

EXTRAIT DE

# MAMMALIA

Revue trimestrielle  
publiée avec le concours  
du  
Centre National de la Recherche Scientifique



55, rue de Buffon  
PARIS-V\*

CARACTÈRES DISTINCTIFS ENTRE VRAIS ZÈBRES  
(*EQUUS ZEBRA*) ET ZÈBRES DE CHAPMAN  
(*EQUUS BURCHELLI ANTIQUORUM*)  
D'APRÈS L'ÉTUDE DE 60 TÊTES OSSEUSES

par

V. EISENMANN \* et C. DE GIULI \*\*

Cette étude comparée de 60 crânes de *Equus zebra* et *Equus burchelli antiquorum* met en évidence des caractères permettant de distinguer les deux groupes ; elle apporte d'autre part des éléments de référence utilisables dans toute étude craniologique d'Équidés actuels ou fossiles.

La plupart des données sont de nature quantitative ; pour chaque crâne, 90 mesures et indices ont été soumis à une analyse statistique détaillée dont les résultats sont donnés en tableaux.

L'objet de ce travail est la mise en évidence de différences craniologiques entre deux groupes de Zèbres qui appartiennent à deux espèces différentes. Peut-être sont-ils aussi distincts à un niveau taxinomique supérieur, mais leurs rapports phylogéniques, entre eux ou avec les autres Equidés, ne seront pas envisagés ici. La nomenclature spécifique est celle employée par Azzaroli (1966) ; elle n'implique aucune prise de position sur la systématique et ne constitue qu'une commodité de langage.

Outre cet aspect d'anatomie comparée, nous avons aussi cherché à caractériser les crânes par le maximum de mesures et d'observations qui constituent autant d'éléments de référence utilisables en paléontologie.

*Les Zèbres et leur répartition.*

On peut diviser les Zèbres en trois grands groupes (Fig. 1) :

1) En Éthiopie et dans le Nord du Kenya : les Zèbres de Grévy ou *Equus grevyi*.

2) Dans les régions montagneuses du Sud de l'Afrique : les vrais Zèbres ou *Equus zebra*. On distingue *E. zebra zebra* (Zèbre commun, Zèbre des montagnes, Zèbre de Linné) à présent confiné dans les

---

\* L.A. 12 du C.N.R.S., Institut de Paléontologie, Paris, France.

\*\* Istituto di Geologia, Università degli Studi, 62032, Camerino, Italia.

réserves du Cap et *E. zebra hartmannae* (Zèbre de Hartmann) habitant le Sud-Ouest africain et une partie de l'Angola.

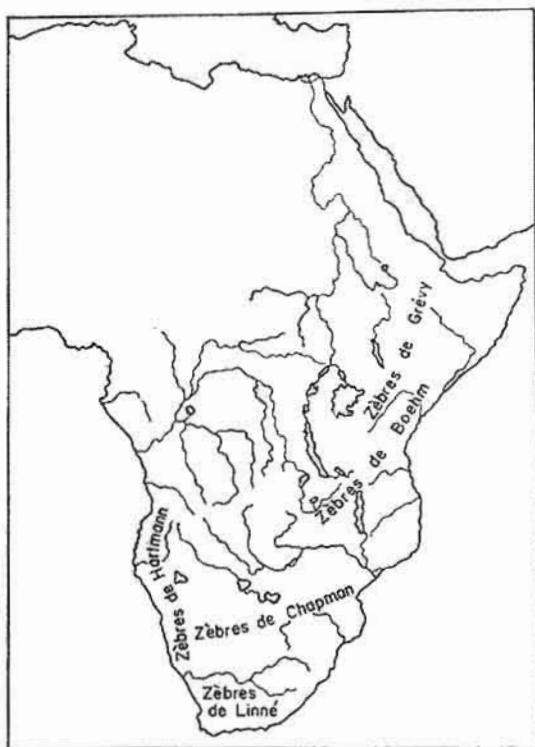


Fig. 1. — Répartition géographique des Zèbres.

3) Entre ces deux pôles de l'Afrique se place le vaste territoire de *Equus burchelli*, coupé en deux par le cours Ouest-Est du Zambèze. Les formes septentrionales vivent en Zambie, dans le Nord du Mozambique, en Tanzanie, au Ruanda, au Burundi, en Ouganda et au Kenya et sont groupées ici sous le nom de *E. burchelli boehmi* (Zèbre de Boehm). Au Sud du Zambèze — au Mozambique, en Rhodésie, au Botswana, en Afrique du Sud — ainsi que dans le Sud-Ouest africain et le Sud de l'Angola, vivent une ou plusieurs formes dont *E. burchelli antiquorum* (Zèbre de Chapman). *Equus burchelli burchelli* (vrai Zèbre de Burchell ou Dauw) passe pour avoir disparu. Une quatrième espèce, certainement éteinte au cours du XIX<sup>e</sup> siècle, *Equus quagga*, a pourtant laissé son nom à l'ensemble de ces Zèbres souvent appelés « Couaggas ».

Les trois groupes actuels de Zèbres se distinguent aisément par leur morphologie externe. Les différences sont beaucoup moins apparentes sur les crânes. Si *E. grevyi* est immédiatement reconnaissable grâce à sa forte taille, il n'en va pas de même pour *E. zebra* et *E. burchelli*. C'est pourquoi le premier est depuis longtemps classé par tous les auteurs dans un genre ou un sous genre à part alors que les deux autres sont parfois réunis sous le nom d'*Hippotigris*. Malgré divers travaux de craniologie signalant quelques bons critères distinctifs, Roberts (1951) a pu écrire qu'il n'y a pas de différences craniennes notables entre le sous-genre *Hippotigris* — avec l'espèce *zebra* — et le sous-genre *Quagga* — avec les espèces *quagga* et *burchelli*.

La fréquence avec laquelle des erreurs de détermination se glissent dans les collections d'anatomie comparée semble lui donner raison. Dans la plupart des cas il s'agit de confusions entre « Zèbres de Hartmann » et « Zèbres de Chapman » qui s'expliquent par la taille assez semblable des crânes, la consonance des noms et par le fait qu'ils subsistent tous deux sur des territoires qui se recouvrent partiellement.

En réalité, des différences craniennes notables existent entre les deux et certaines ont déjà été signalées, mais leur constance et leur valeur sont difficiles à établir quand on ne dispose que de quelques spécimens pour la comparaison. Nous avons donc tenté de réunir le plus grand nombre possible d'observations : 60 têtes osseuses ont été examinées et mesurées afin de déterminer leur caractères distinctifs et apprécier la valeur discriminante de ces caractères.

## MATÉRIEL

Pour *E. zebra*, comme pour *E. b. antiquorum*, les crânes étudiés ne forment pas un échantillon de population au sens biologique du terme ; le matériel est constitué par les spécimens conservés dans divers musées européens, catalogués sous des noms divers mais équivalents, avec des origines géographiques compatibles avec ces noms.

Les crânes d'*E. zebra* sont très rares ; leur détermination subspécifique n'est pas toujours possible. De ce fait, c'est l'ensemble *E. z. zebra* et *E. z. hartmannae* qui a été comparé à *E. b. antiquorum*. Il est évident qu'une comparaison entre *E. z. hartmannae* et *E. b. antiquorum* — formes souvent confondues — aurait été plus intéressante, mais le matériel ne la permet pas. L'échantillon de 30 crânes d'*E. zebra* est constitué de tous les crânes disponibles y compris ceux sans localité d'origine et ceux provenant de parcs zoologiques.

Pour *E. burchelli*, les conditions sont meilleures. L'échantillon, 30 crânes également, ne comporte que des animaux dont l'habitat était toujours au sud du Zambèze, entre 15° et 21° latitude sud, sauf quelques pièces provenant de l'Angola, un peu plus au nord. Il peut être considéré comme suffisamment représentatif de la sous-espèce *E. b. antiquorum*. Les spécimens de jardins zoologiques ou de provenances inconnues n'ont pas été intégrés dans l'étude.

Le manque d'homogénéité du matériel, qui réunit deux sous-espèces dans un cas et rassemble des animaux provenant de localités très dispersées dans l'autre, incite à la prudence dans l'interprétation des observations et leur traitement statistique. Mal-

gré ces inconvénients inhérents au matériel, l'étude a mis en évidence de nombreux caractères différentiels ; le grand nombre de spécimens et les précautions prises dans l'exploitation des données leur confèrent un bon degré de fiabilité.

#### DÉTAIL DU MATÉRIEL

*Equus zebra* : 28 têtes osseuses, 2 crânes, 1 mandibule.

1. France, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.

Laboratoire d'Anatomie Comparée ; 6 têtes osseuses et une mandibule : 1932-364, femelle, adulte, zoo ; 1933-562, mâle, adulte zoo ; 1936-325, femelle, 4 ans, zoo ; 1937-102, mâle, 1 an, zoo ; 1948-54, femelle, adulte, zoo ; 1940-3, femelle, adulte, zoo, cataloguée comme « zèbre de Chapman » ; 1919-59, mandibule de femelle adulte, zoo. Laboratoire des Mammifères et Oiseaux ; 2 têtes osseuses : l'une, provenant d'un mâle adulte, porte la date 31-1-40 et l'indication Zèbre de Hartmann ; l'autre, femelle adulte sans numéro, porte l'indication Zebra du Jardin d'acclimatation.

2. Belgique.

Tervuren, Musée Royal d'Afrique Centrale ; 1 tête osseuse : 22956, femelle, adulte, zoo de Léopoldville, provenant de l'Angola.

Bruxelles, Institut Royal des Sciences Naturelles ; 1 tête osseuse : 3974, femelle, 2 ans, zoo.

3. URSS, Leningrad, Institut Zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS ; 1 tête :

111, adulte, catalogué comme femelle. Les fortes canines semblent indiquer un mâle, zoo,

4. Pays-Bas.

Amsterdam, Zoologisch Museum ; 6 têtes osseuses : 536 a, femelle, âgée, Afrique du Sud ; 987, mâle, adulte, zoo ; 2505, mâle, 3 ans et demi, zoo ; 7381, mâle, adulte, zoo, Sud Ouest Africain ; 7691, femelle, adulte, zoo ; 11320, femelle, adulte, sans origine.

Leiden, Rijksmuseum van Natuurlijke Historie ; 1 tête osseuse : 19888, femelle, adulte, zoo, Sud Ouest Africain.

5. Grande-Bretagne, Londres, British Museum (Natural History) ; 8 têtes et 2 crânes :

706a = 46-3-23-10, mâle et 706d = 47-1-27-2, femelle, adultes, Afrique du Sud ; 706b, mâle, 3 ans et demi, sans origine ; 20-4-27-52, mâle, adulte, 20-4-27-54, mâle, moins de 4 ans, sans mandibule, 20-4-27-55, femelle, adulte et 20-7-29-1, mâle, adulte, Angola ; 28-9-11-416, femelle, sans mandibule et 39-4781, mâle, adultes, Sud Ouest Africain ; 1963-6-13-1, mâle, adulte, zoo.

6. Italie, Florence, Musée de Zoologie « La Specola » ; 2 têtes osseuses :

M. 1970/1 coll. 5561 et coll. 5562, femelles, adultes, Angola.

7. USA, New York, American Museum of Natural History ; 5 têtes osseuses :

42753 (Chubb coll. 178), femelle, 3 ans et demi, 81775, mâle, adulte, 81781, femelle, adulte, et 83602, mâle, adulte, Afrique du Sud, 99700, femelle, adulte, zoo. Ces spécimens n'ont pas été mesurés mais seulement observés d'après des photographies.

*Equus burchelli antiquorum* : 30 têtes osseuses.

1. France, Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.

Laboratoire d'Anatomie Comparée ; 1 tête : A 10904 = 1886-331, mâle, adulte, Angola, catalogué comme « *Equus zebra* (Linné) ».

Institut de Paléontologie ; 2 têtes : 2 mâles adultes du Sud Ouest Africain portant le numéro 1964-39.

2. URSS, Leningrad, Institut Zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS ;  
1 tête :  
5238, mâle, adulte, Rhodésie.
3. Grande-Bretagne, Londres, British Museum (Natural History) ; 23 têtes osseuses :  
20-4-27-53, mâle, adulte, Angola ; 28-9-11-417, femelle, âgée, 28-9-11-418, mâle, adulte, 28-9-11-420, mâle, âgé, 35-9-1-321, femelle, adulte et 35-9-1-322, mâle, âgé, Sud Ouest Africain ; 31-2-1-53, mâle, et 31-2-1-54, femelle, adultes, Botswana ; 31-5-30-1, femelle, âgée, 66-408, 4 ans et demi, 66-409, âgé, 66-410, 4 ans, 66-412, adulte, 66-414, moins de 4 ans, 66-417, adulte, 66-419, âgé et 66-420, âgé, mâles, 66-411, adulte, 66-413, adulte, 66-415, moins de 3 ans, 66-416, moins de 4 ans, 66-418, moins de 4 ans et 66-421, adulte, femelles, Rhodésie.
4. Italie, Florence, Musée de Zoologie « La Specola » ; 3 têtes osseuses :  
M.4835 coll. 2001 et 2002, femelles, âgées, Mozambique ; M.1970/1 coll. 5560, femelle, moins de 4 ans, Angola.
5. USA, New York, American Museum of Natural History ; 2 têtes osseuses :  
80596, femelle, moins de 4 ans, Angola et 83452, mâle, adulte, Botswana. Ces spécimens n'ont pas été mesurés mais seulement observés d'après des photographies.

## MESURES

L'étude comparée de *Equus zebra* et *Equus burchelli* porte sur 13 caractères qualitatifs (9 sur le crâne et 4 sur la mandibule) et 35 quantitatifs (28 mesures sur le crâne et 7 sur la mandibule). Les termes anatomiques utilisés sont pris dans Barone (1966). Les mesures effectuées sont les suivantes :

## CRANE

1. Longueur basilaire : entre le basion **B** (point le plus antérieur du foramen magnum) et le point le plus antérieur du palais entre les deux  $I^1$ , point **I**.
2. Longueur palatine : entre **P**, situé à la base (et non au sommet) de l'épine palatine et **I**.
3. Longueur comprise entre **P** et le milieu du bord postérieur du vomer **V**.
4. Longueur comprise entre **V** et **B**.
5. Longueur du museau : entre **I** et le milieu de la ligne unissant le bord antérieur des deuxièmes prémolaires,  $P^2$ .
6. Longueur du diastème : entre le point le plus postérieur de l'alvéole de  $I^2$  et le point le plus antérieur de celui de  $P^2$ .
7. Longueur de la série pré-molaire : au niveau de la face occlusale sans inclure la  $P^1$  quand elle existe.
- 7 bis. Longueur de la série molaire : au niveau de la face occlusale.
8. Longueur de la série dentaire : au niveau de la face occlusale.
9. Longueur des choanes : en projection entre **P** et le niveau où se raccordent la portion gutturale et la portion caudale du vomer (voir fig. 4a).
10. Largeur maximale des choanes.
11. Largeur de la face entre les points les plus antérieurs des crêtes faciales.
12. Longueur entre **B** et le milieu de la ligne unissant le bord antérieur des  $P^2$ .
13. Largeur frontale : entre les points les plus externes des rebords postérieurs des orbites, points **F**.

14. Largeur bizygomatique : entre les points les plus externes des arcades zygomatiques.

15. Largeur maximale de la boîte crânienne : entre les points les plus externes des régions pariétotemporales.

16. Largeur maximale de la protubérance occipitale externe : au niveau ou en arrière de la suture occipito-pariétale.

17. Largeur du prémaxillaire : entre les points les plus postérieurs des alvéoles des I<sup>s</sup>.

18. Longueur totale du crâne : le crâne étant posé sur sa face ventrale, mesure en projection de la distance entre I et le point le plus postérieur de la protubérance occipitale externe. Si la protubérance présente une encoche sur la ligne médiane, on prend le milieu de la droite unissant les deux points les plus postérieurs situés de part et d'autre de l'encoche.

19. Hauteur minimale de la portion infra-orbitaire de l'arcade zygomatique.

20. Hauteur du méat auditif externe, y compris l'épaisseur du pourtour osseux.

21. Diamètre orbitaire antéro-postérieur.

22. Diamètre orbitaire perpendiculaire au précédent.

23. Longueur de la ligne oculaire antérieure : entre les points I et F.

24. Longueur de la ligne oculaire postérieure : entre F et le milieu de la protubérance occipitale externe.

25. Hauteur de la face en avant de P<sup>2</sup> : le crâne étant posé sur sa face ventrale, mesure au compas de la distance entre le point le plus antérieur de l'alvéole P<sup>2</sup> et le point de la suture internasale à la verticale.

26. Hauteur de la face entre P<sup>4</sup> et M<sup>1</sup> : même technique.

27. Hauteur de la face en arrière de M<sup>3</sup> : même technique, le point dorsal étant toujours pris sur la ligne médiane du crâne.

28. Hauteur du crâne immédiatement en arrière des orbites : même technique, le point ventral est sur la ligne médiane du corps du basisphénoïde, ou sur le vomer lorsque celui-ci est fortement développé vers l'arrière.

#### MANDIBULE

1<sup>r</sup>. Longueur de l'hémimandibule : entre le point le plus postérieur du condyle articulaire et le point le plus antérieur situé entre les deux I<sub>1</sub>, en projection.

2<sup>r</sup>. Rayon de l'angle de la mandibule : entre le point le plus postérieur de l'alvéole de M<sup>3</sup> et le point de l'angle de la mandibule qui en est le plus éloigné.

3<sup>r</sup>. Longueur du diastème : entre le point le plus postérieur de l'alvéole de I<sub>3</sub> et le point le plus antérieur de celui de P<sub>2</sub>.

4<sup>r</sup>. Longueur de la série prémolaire : au niveau de la face occlusale.

4<sup>r bis</sup>. Longueur de la série molaire : même technique.

5<sup>r</sup>. Longueur de la série dentaire : même technique.

6<sup>r</sup>. Longueur de la symphyse : sur la face ventrale, entre le point situé le plus en avant entre les deux I<sub>1</sub> et le point médian le plus postérieur de la symphyse.

7<sup>r</sup>. Largeur de la portion incisive de la mandibule : entre les points les plus postérieurs des alvéoles des I<sub>3</sub>.

Toutes les mesures ont été effectuées par les auteurs au millimètre près, sauf les mesures 19 et 20 prises au 1/10 de millimètre.

TABLEAU I. — Valeurs absolues des mesures 1 à 14 du crâne et indices sur la mesure 1.

	E. zebra E. b. ant.		E. zebra E. b. ant.		E. zebra E. b. ant.		E. zebra E. b. ant.		E. zebra E. b. ant.	
	1		2		3		4		5	
n	30	30	30	30	30	29	30	28	29	30
X	466,36	460,66	237,73	241,20	119,40	108,07	116,66	115,83	120,44	128,70
min	420	443	205	223	102	91	98	107	120	120
max	505	482	255	259	131	124	133	135	135	137
σ	21,92	10,99	12,13	8,38	8,11	8,17	8,75	7,37	7,45	5,25
SX	4,00	2,00	2,21	1,53	1,48	1,52	1,59	1,39	1,38	0,95
l. c.	11,03	5,53	6,10	4,23	4,08	4,19	4,40	3,86	3,82	2,64
v	4,68	2,38	5,10	3,47	6,79	7,55	7,50	6,37	6,19	4,07
n			30	30	30	29	30	27	29	30
X			50,76	52,35	25,48	23,47	24,90	25,24	25,70	27,93
min			48,59	49,01	23,44	19,78	21,07	21,95	22,35	26,31
max			54,83	54,94	27,52	26,95	27,33	29,67	27,67	29,67
σ			1,45	1,29	1,15	1,57	1,40	1,63	1,01	0,91
SX			0,26	0,23	0,21	0,29	0,25	0,31	0,18	0,16
l. c.			0,73	0,65	0,58	0,81	0,70	0,87	0,51	0,45
v			2,85	2,46	4,51	6,68	5,62	6,45	3,92	3,25
r			0,83	0,70	0,75	0,48	0,67	0,13	0,77	0,60
a			1,807	1,310	2,703	1,338	2,505	1,549	2,990	2,064
b			38,731	144,649	145,575	315,606	176,072	280,317	108,265	195,129
o			0,182	0,169	0,326	0,217	0,338	0,295	0,354	0,301
tva	1,71	0,1)P>0,05	1,29	0,2)P<0,3	5,34	P<0,001	0,38	0,7)P<0,8	4,93	P<0,001
tind			4,48	P<0,001	5,62	P<0,001	0,84	P=0,4	8,91	P<0,001
Z <sub>1</sub>			2,0027		3,4855		2,1309		1,9928	
Z <sub>2</sub>			29,4347		6,6134		29,0884		14,7575	
	6		7		7bis		8		9	
n	30	30	29	30	28	29	28	29	30	28
X	87,90	100,03	85,41	83,53	75,86	68,79	160,10	152,07	79,23	68,60
min	71	87	79	76	64	57	147	133	70	60
max	107	116	92	91	84	79	175	170	92	81
σ	8,51	6,97	3,39	3,83	4,62	3,91	7,68	6,98	5,97	5,62
SX	1,55	1,27	0,63	0,70	0,87	0,73	1,45	1,30	1,09	1,06
l. c.	4,28	3,51	1,74	1,92	2,42	2,01	4,02	3,58	3,00	2,94
v	9,68	7,17	3,96	4,58	6,05	5,61	4,79	4,58	7,55	8,19
n	30	30	29	30	28	29	28	29	30	28
X	18,76	21,71	18,21	18,13	16,09	14,91	33,98	32,96	16,90	14,91
min	15,44	19,56	16,63	16,17	14,58	12,47	29,25	29,10	15,15	13,04
max	23,01	25,38	20,95	20,00	18,20	16,25	36,88	34,97	18,62	17,31
σ	1,58	1,44	0,98	0,79	0,86	0,73	1,55	1,28	0,83	1,06
SX	0,28	0,26	0,18	0,14	0,16	0,13	0,29	0,23	0,15	0,20
l. c.	0,79	0,72	0,50	0,39	0,45	0,37	0,81	0,65	0,42	0,55
v	8,42	6,63	5,38	4,35	5,34	4,89	4,56	3,88	4,91	7,10
r	0,48	0,30	0,22	0,35	0,52	0,51	0,47	0,53	0,76	0,55
b	2,575	1,576	6,199	2,870	4,139	2,754	2,466	1,568	3,673	1,952
o	241,942	302,965	-59,849	220,852	157,473	271,726	73,366	222,853	177,365	325,936
σ	0,413	0,274	1,123	0,491	0,669	0,439	0,415	0,247	0,438	0,307
tva	6,03	P<0,001	1,99	0,1)P>0,05	6,24	P<0,001	4,13	P<0,001	6,97	P<0,001
tind	7,55	P<0,001	0,34	0,8)P>0,7	5,59	P<0,001	2,71	0,01)P>0,005	7,98	P<0,001
Z <sub>1</sub>	2,01		2,71		1,73		1,90		3,21	
Z <sub>2</sub>	9,12		0,66		4,94		3,20		7,53	
	10		11		12		13		14	
n	30	28	30	30	21	28	30	30	30	30
X	44,96	44,78	146,30	146,80	351,42	334,50	200,76	187,16	196,17	193,27
min	35	39	128	134	315	320	175	171	174	183
max	51	50	160	156	387	355	216	202	207	205
σ	3,10	2,36	9,13	5,35	17,32	8,70	8,85	7,79	8,15	6,17
SX	0,57	0,45	1,65	0,98	3,78	1,64	1,61	1,42	1,49	1,12
l. c.	1,56	1,24	4,60	2,69	10,73	4,56	4,45	3,92	4,10	3,11
v	6,99	5,27	6,24	3,61	4,92	2,59	4,41	4,16	4,15	3,24
n	30	28	30	30	21	28	30	30	30	30
X	9,60	9,73	31,24	31,87	73,06	72,60	42,91	40,63	41,92	41,96
min	8,13	8,69	28,35	29,45	72,91	71,45	39,27	37,20	38,77	38,88
max	10,93	10,63	33,54	34,09	78,65	74,28	47,12	43,81	45,74	44,39
σ	0,49	0,45	1,44	1,20	1,44	0,73	2,01	1,55	1,68	1,34
SX	0,09	0,08	0,26	0,22	0,31	0,13	0,36	0,28	0,30	0,24
l. c.	0,25	0,23	0,72	0,60	0,89	0,38	1,01	0,78	0,84	0,67
v	5,10	4,62	4,50	3,76	1,91	1,00	4,68	4,16	4,00	3,19
r	0,69	0,47	0,68	0,28	0,92	0,92	0,47	0,41	0,60	0,35
b	7,069	4,644	2,401	2,054	1,225	1,309	2,477	1,411	2,691	1,781
o	150,511	251,899	117,126	159,071	37,767	22,964	-28,984	196,637	-59,615	116,512
σ	0,929	0,775	0,322	0,360	0,104	0,097	0,398	0,234	0,393	0,304
tva	0,24	0,9)P>0,8	0,25	P=0,8	4,48	P<0,001	6,31	P<0,001	1,55	0,2)P>0,1
tind	1,05	0,3)P>0,2	1,84	0,1)P>0,05	7,81	P<0,001	4,91	P<0,001	0,10	0,95)P>0,9
Z <sub>1</sub>	2,00		0,71		0,59		2,30		1,83	
Z <sub>2</sub>	68,16		73,77		11,41		6,01		1,45	



TABLEAU II. — Valeurs absolues des mesures 15 à 28 du crâne, de la mesure 1' de la mandibule et indices sur la mesure 1.

	E.zebra E.b. ant. 15		E.zebra E.b. ant. 16		E.zebra E. b. ant. 17		E.zebra E. b. ant. 18		E.zebra E. b. ant. 19	
n	21	29	30	29	27	29	21	29	30	30
X	104,71	98,33	75,07	65,10	58,44	58,31	531,00	520,10	9,21	13,66
min	97	92	66	57,5	51	51	487	505	6	10,1
max	110	110	84	71	63	65,5	575	557	12,3	17,5
$\sigma$	3,35	4,34	5,26	3,82	2,79	3,35	23,70	13,06	1,72	1,67
SX	0,73	0,81	0,96	0,71	0,54	0,62	5,17	2,42	0,31	0,31
l. c.	2,08	2,23	2,65	1,96	1,49	1,72	14,71	6,70	0,87	0,84
V	3,24	4,42	7,02	5,86	4,77	5,74	4,46	2,51	18,67	12,22
Valeurs absolues										
n	21	29	30	29	27	29	21	29	30	30
X	22,39	21,36	16,02	14,13	12,40	12,64	113,42	112,90	1,96	2,96
min	21,16	19,45	14,77	12,74	11,22	11,28	109,95	110,00	1,37	2,19
max	24,18	23,86	17,79	15,80	13,47	14,31	115,78	116,41	2,64	3,80
$\sigma$	0,85	1,08	0,84	0,82	0,58	0,64	1,43	1,73	0,34	0,36
SX	0,18	0,20	0,15	0,15	0,11	0,11	0,31	0,32	0,06	0,06
l. c.	0,52	0,55	0,42	0,42	0,31	0,33	0,89	0,89	0,17	0,18
V	3,79	5,05	5,24	5,80	4,67	5,06	1,26	1,53	17,34	12,16
r	0,57	-0,04	0,66	0,25	0,45	0,48	0,96	0,81	0,37	0,07
a	6,334	2,579	4,169	2,929	6,932	3,217	0,895	0,856	12,745	6,561
b	195,106	206,892	155,390	270,001	66,500	273,593	7,068	15,183	350,981	371,014
$\sigma_0$	1,131	0,478	0,574	0,527	1,194	0,523	0,055	0,094	2,161	1,195
tva	5,58	P<0,001	8,30	P<0,001	0,15	0,9)P>0,8	2,08	0,05)P>0,025	10,16	P<0,001
t ind	3,62	P<0,001	8,74	P<0,001	1,46	0,2)P>0,1	1,12	0,3)P>0,2	11,06	P<0,001
Z <sub>1</sub>	3,05		1,59		2,84		0,35		2,50	
Z <sub>2</sub>	5,39		7,14		121,62		3,13		9,58	
Indices sur 1										
n	28	29	21	30	21	30	30	29	30	29
X	18,27	13,40	61,03	61,14	56,73	54,46	367,73	363,89	199,63	192,14
min	16,5	11,5	50	55	51	50	322	350	180	180
max	22,4	17	69	68	61	59	395	389	210	205
$\sigma$	1,37	1,16	4,37	3,07	2,64	2,01	18,25	9,94	8,03	6,64
SX	0,26	0,22	0,95	0,56	0,57	0,37	3,33	1,84	1,47	1,23
l. c.	0,72	0,59	2,71	1,55	1,64	1,01	9,18	5,09	4,04	3,41
V	7,49	8,65	7,15	5,02	4,66	3,69	4,96	2,72	4,02	3,45
n	28	29	21	30	21	30	30	29	30	29
X	3,91	2,91	13,03	13,28	12,13	11,82	78,74	78,99	42,71	41,71
min	3,41	2,36	11,49	12,15	11,08	10,63	72,26	76,59	40,81	39,19
max	4,77	3,73	14,65	14,94	13,24	13,03	84,98	81,39	46,13	44,01
$\sigma$	0,34	0,26	0,79	0,75	0,61	0,49	2,02	1,06	1,36	1,25
SX	0,06	0,04	0,17	0,13	0,13	0,09	0,37	0,20	0,24	0,23
l. c.	0,17	0,13	0,49	0,38	0,38	0,25	0,75	0,56	0,68	0,64
V	8,69	8,93	6,06	5,64	5,02	4,14	2,56	1,34	3,18	2,99
r	0,52	-0,12	0,57	-0,04	0,36	0,09	0,86	0,86	0,75	0,52
u	16,488	9,659	4,856	3,576	8,022	5,462	1,185	1,126	2,739	1,684
b	166,868	331,256	171,809	241,972	13,051	163,198	31,282	50,888	-79,272	137,007
$\sigma_0$	3,112	1,781	0,870	0,652	1,630	0,993	0,111	0,106	0,329	0,266
tva	14,50	P<0,001	0,10	0,9)P>0,90	3,48	0,005)P>0,001	0,99	0,4)P>0,3	3,89	P<0,001
t ind	12,50	P<0,001	1,14	0,3)P>0,2	2,00	0,1)P>0,05	0,59	0,6)P>0,5	2,93	0,005)P>0,001
Z <sub>1</sub>	1,90		1,17		1,34		0,38		2,49	
Z <sub>2</sub>	5,86		137,07		3,24		5,93		6,19	
Valeurs absolues										
n	20	30	19	29	19	28	20	29	26	29
X	101,45	99,60	130,00	129,34	133,58	135,75	97,55	99,44	412,03	409,48
min	88	86	118	121	125	124	92	88	383	395
max	112	112	140	142	142	146	104	106	440	435
$\sigma$	5,85	5,88	6,26	5,13	5,67	5,71	3,38	3,68	17,08	11,18
SX	1,31	1,07	1,44	0,95	1,30	1,08	0,75	0,68	3,35	2,07
l. c.	3,74	2,96	4,14	2,63	3,74	2,99	2,16	1,40	9,34	5,74
V	5,76	5,90	4,81	3,96	4,24	4,20	3,46	3,70	4,14	2,74
n	20	30	19	29	19	28	20	29	26	29
X	21,58	21,62	27,55	28,13	28,31	29,49	20,78	21,63	88,16	88,89
min	20,00	19,32	25,80	26,47	25,70	27,82	19,67	19,13	84,05	85,86
max	23,33	24,24	29,35	30,73	29,46	31,30	22,36	23,02	93,40	92,30
$\sigma$	0,96	1,19	1,18	1,15	1,02	1,21	0,85	0,81	1,95	1,69
SX	0,21	0,21	0,27	0,21	0,23	0,22	0,19	0,15	0,38	0,31
l. c.	0,61	0,60	0,78	0,59	0,67	0,63	0,54	0,32	1,06	0,86
V	4,44	5,50	4,28	4,08	3,60	4,10	4,09	3,38	2,21	1,90
r	0,63	0,35	0,53	0,21	0,59	0,29	0,47	0,19	0,86	0,73
a	3,387	1,869	2,956	1,964	3,265	1,723	6,012	2,738	1,188	1,000
b	126,483	274,452	87,606	205,686	35,720	226,428	16,661	187,492	-22,021	51,033
$\sigma_0$	0,585	0,319	0,574	0,356	0,601	0,311	1,189	0,498	0,117	0,127
tva	1,09	0,3)P>0,2	0,39	0,7)P>0,6	1,28	0,3)P>0,2	1,82	0,1)P>0,06	0,66	0,6)P>0,5
t ind	0,12	0,6)P>0,90	1,69	0,1)P>0,05	3,48	0,005)P>0,001	3,46	0,009)P>0,001	1,48	0,2)P>0,1
Z <sub>1</sub>	2,27		1,46		2,27		2,53		1,08	
Z <sub>2</sub>	4,46		42,34		26,53		18,66		18,51	
Indices sur 1'										

TABLEAU III. — Indices divers du crâne.

	E.zebra E. b. ant. 4/3		E.zebra E. b. ant. 6/7		E.zebra E. b. ant. 7bis/7		E.zebra E. b. ant. 10/9		
n	30	27	29	30	28	29	30	28	
$\bar{x}$	97,98	107,07	103,43	120,17	88,50	82,47	56,92	65,44	
min	80,32	81,04	80,91	101,12	77,10	75,00	48,61	55,55	
max	116,21	135,00	125,88	152,63	97,56	87,57	67,14	76,66	
$\sigma$	8,43	12,10	12,29	11,94	5,11	3,48	4,71	5,15	
$S\bar{x}$	1,53	2,32	2,28	2,18	0,96	0,64	0,86	0,97	
l. c.	4,24	6,47	6,30	6,01	2,67	1,79	2,37	2,69	
V	8,60	11,30	11,88	9,93	5,77	4,21	8,27	7,86	
r	0,30	-0,50	-0,42	-0,39	0,40	0,67	0,38	0,38	
a	0,927	1,008	0,392	0,546	0,744	0,972	1,902	2,454	
b	11,197	-7,940	50,858	28,832	29,159	16,548	-6,262	-41,027	
$\sigma_a$	0,161	0,167	0,065	0,091	0,128	0,133	0,320	0,429	
tind	3,31	0,005	P<0,001	5,30	P<0,001	5,22	P<0,001	6,58	P<0,001
Z <sub>1</sub>	0,34			1,37		1,23		1,03	
Z <sub>2</sub>	100,82			11,15		5,19		213,15	
	10/3		13/14		15/28		17/5		
n	30	28	30	30	21	28	27	29	
$\bar{x}$	37,71	41,59	102,39	96,83	107,61	98,94	48,32	45,24	
min	31,53	35,48	95,97	92,63	101,01	92,00	42,96	40,47	
max	45,09	46,00	110,75	101,52	112,76	109,09	55,26	50,81	
$\sigma$	3,14	2,78	3,43	2,23	3,20	4,47	3,03	2,42	
$S\bar{x}$	0,57	0,52	0,62	0,40	0,69	0,84	0,58	0,45	
l. c.	1,58	1,45	1,72	1,12	1,98	2,34	1,62	1,24	
V	8,32	6,68	3,34	2,30	2,97	4,51	6,27	5,34	
r	0,32	0,44	0,70	0,83	0,62	0,43	0,28	0,45	
a	2,589	3,461	0,918	0,794	1,035	0,848	2,436	1,582	
b	3,129	-46,820	11,663	44,602	-11,062	16,046	-21,168	36,691	
$\sigma_a$	0,448	0,588	0,119	0,080	0,176	0,145	0,449	0,263	
tind	4,96	P<0,001	7,44	P<0,001	7,54	P<0,001	4,21	P<0,001	
Z <sub>1</sub>	1,17		0,86		0,82		1,64		
Z <sub>2</sub>	166,73		9,13		10,88		227,78		
	22/21		24/23		28/26				
n	21	30	30	29	19	29			
$\bar{x}$	93,40	89,33	54,34	52,81	75,37	76,98			
min	80,43	80,88	51,57	49,33	70,67	66,30			
max	108,00	101,80	60,30	55,71	82,20	84,29			
$\sigma$	7,82	4,61	2,01	1,66	3,20	3,74			
$S\bar{x}$	1,70	0,84	0,36	0,30	0,73	0,69			
l. c.	4,86	2,32	1,01	0,85	2,11	1,91			
V	8,37	5,16	3,69	3,14	4,24	4,85			
r	0,08	0,38	0,70	0,50	0,52	0,16			
a	1,652	1,561	2,271	1,490	1,956	1,393			
b	-32,686	-23,959	-85,637	77,524	-61,381	-9,260			
$\sigma_a$	0,359	0,263	0,294	0,239	0,382	0,255			
tind	2,33	0,025	P<0,02	3,18	0,005	P<0,001	1,54	0,2	P>0,1
Z <sub>1</sub>	0,20			2,06			1,22		
Z <sub>2</sub>	7,07			7,14			7,66		

LÉGENDE DES TABLEAUX I à IV

Les mesures du crâne (1, 2, 3, . . . , 28) et de la mandibule (1', 2', . . . , 7') sont données en millimètres. Elles sont définies dans le chapitre « Mesures ».

Le chapitre « Analyse biométrique » traite en détail des techniques statistiques utilisées.

Les abréviations sont les suivantes :

n : nombre d'observations ;  $\bar{x}$  : moyenne ; min, max : valeurs extrêmes observées ;  $\sigma$  : écart type ;  $S\bar{x}$  : erreur type ; l. c. : limites de confiance de la moyenne pour une probabilité de 0,01 % ; V : coefficient de variation ; r : coefficient de corrélation de l'indice ; a : pente de l'axe de régression réduit ; b : ordonnée à l'origine de cet axe ;  $\sigma_a$  : écart type de la pente de cet axe ; tva : t de Student pour la valeur absolue ; tind : t de Student pour l'indice ; P : probabilité pour que les groupes d'observations proviennent de la même population ; Z<sub>1</sub> : coefficient comparant les pentes des axes de régression réduits ; Z<sub>2</sub> : coefficient comparant les ordonnées à l'origine de ces axes.

TABLEAU IV. — Valeurs absolues des mesures 2' à 7' de la mandibule, indices sur la mesure 1', indices divers de la mandibule et indice 6'1.

	E. zebra E. b. ant. 2'		E. zebra E. c. ant. 3'		E. zebra E. b. ant. 4'		E. zebra E. b. ant. 4'bis		E. zebra E. b. ant. 5'	
n	27	29	16	27	18	28	17	28	24	29
X	126,92	121,72	85,13	93,66	81,66	79,52	80,47	74,18	160,21	153,34
min	114	109	72,5	80	74	70	74,5	67	144	137
max	140	133	101	107	86,4	87	87	81	172	164
$\sigma$	6,21	6,06	7,65	7,17	3,36	3,82	3,06	3,35	6,63	5,64
S $\bar{X}$	1,19	1,13	1,91	1,38	0,79	0,72	0,74	0,63	1,35	1,05
l. c.	3,22	3,11	5,63	3,83	2,29	1,99	2,17	1,76	3,80	2,89
V	4,89	5,03	8,98	7,68	4,11	4,80	3,80	4,51	4,13	3,67
n	27	29	16	27	18	28	17	28	24	29
X	30,77	29,73	20,49	22,89	19,74	19,40	19,38	18,09	38,65	37,41
min	28,14	27,05	17,76	19,75	17,41	16,90	18,57	16,18	36,00	33,09
max	32,76	32,25	23,76	26,09	21,51	21,21	20,38	20,00	40,93	39,74
$\sigma$	1,04	1,49	1,63	1,61	1,07	0,89	0,62	0,79	1,43	1,35
S $\bar{X}$	0,20	0,27	0,40	0,31	0,25	0,16	0,15	0,14	0,29	0,25
l. c.	0,55	0,76	1,20	0,86	0,73	0,47	0,44	0,41	0,82	0,69
V	3,37	5,01	7,95	7,03	5,42	4,58	3,19	4,36	3,69	3,60
r	0,73	0,26	0,46	0,38	0,04	0,34	0,59	0,35	0,55	0,38
a	2,725	1,844	1,840	1,405	4,182	2,888	4,449	3,287	2,298	1,918
b	66,587	184,972	258,490	277,458	72,473	180,283	57,116	166,163	46,408	115,770
$\sigma a$	0,357	0,330	0,408	0,249	0,985	0,514	0,866	0,581	0,391	0,329
tva	3,17	0,005 P<0,001	3,67	P<0,001	1,99	0,1 P>0,05	6,30	P<0,001	4,07	P<0,001
tind	3,00	0,005 P>0,001	4,70	P<0,001	1,16	0,3 P>0,02	5,73	P<0,001	3,24	0,005 P>0,001
Z <sub>1</sub>	1,81		0,91		1,16		1,11		0,74	
Z <sub>2</sub>	6,99		10,07		2,59		5,71		5,40	
	6'		7'		Indices divers					
n	23	29	18	28	2'		4'bis/4'		4'/3'	
X	80,43	81,00	49,94	54,68	24	28	17	29	16	28
min	73	69	39	41	79,62	79,72	98,72	93,14	96,48	85,93
max	88	94	58	57	72,63	70,76	88,69	79,31	73,26	66,22
$\sigma$	4,91	5,66	4,82	3,58	84,90	91,97	113,51	101,28	119,17	107,40
S $\bar{X}$	1,02	1,05	1,13	0,67	3,47	5,13	3,53	4,65	11,83	9,85
l. c.	2,88	2,90	3,29	1,87	0,70	0,97	1,34	0,86	2,95	1,86
V	6,10	6,98	9,65	6,92	1,98	2,68	3,92	2,38	8,71	5,16
n	23	29	18	28	4,35	6,43	5,60	4,99	12,26	11,46
X	19,50	19,77	12,06	12,63	0,55	-0,16	0,06	0,39	-0,72	-0,58
min	17,38	17,46	9,76	10,00	1,061	1,008	1,088	1,188	2,243	1,996
max	21,72	22,22	13,56	14,23	24,898	30,300	-5,951	-8,362	-97,276	-65,404
$\sigma$	1,19	1,19	1,11	0,82	0,180	0,188	0,263	0,202	0,390	0,308
S $\bar{X}$	0,24	0,22	0,26	0,15	0,38	0,8 P>0,1	0,20	0,30	3,17	0,005 P>0,001
l. c.	0,70	0,61	0,76	0,43	0,08	0,95 P>0,9	3,66	P<0,001	0,49	
V	6,10	6,01	9,23	6,49	1,72		15,50		22,04	
r	0,32	0,51	0,30	0,36						
a	3,452	1,976	2,918	2,759						
b	135,057	249,407	268,309	266,518						
$\sigma a$	0,582	0,315	0,656	0,487						
tva	0,38	0,8 P>0,7	1,40	0,2 P>0,1						
tind	0,81	0,5 P>0,4	2,00	0,1 P>0,05						
Z <sub>1</sub>	1,96		0,19							
Z <sub>2</sub>	23,01		12,85							
	6'/5'		7'/3'		6'/1					
n	20	29	16	28	23		30			
X	50,29	52,78	59,01	55,83	17,14	17,59	15,35	15,00		
min	45,39	43,94	50,00	47,11	19,13	20,13	1,13	1,14		
max	54,66	67,30	73,10	57,90	0,66	0,83	0,23	0,20		
$\sigma$	2,99	4,48	6,73	5,71	1,91	2,30	0,66	0,57		
S $\bar{X}$	0,66	0,83	1,69	1,07	5,94	8,49	11,40	10,22		
l. c.	1,91	2,30	5,00	2,99	0,36	-0,09	0,32	0,16		
V	5,94	8,49	11,40	10,22	4,109	1,977	139,038	300,408		
r	0,36	-0,09	1,515	2,205	0,838	0,344				
a	1,470	1,019	9,281	-20,786						
b	41,736	71,084	0,359	0,411						
$\sigma a$	0,306	0,188	1,66	0,2 P>0,1						
tind	2,17	0,06 P>0,025	1,26							
Z <sub>1</sub>	1,25		1,26							
Z <sub>2</sub>	70,45		10,74							

## ANALYSE BIOMÉTRIQUE

Les mesures décrites ci-dessus ont été soumises à un traitement statistique dans le but d'obtenir une représentation synthétique des échantillons analysés. Les résultats sont réunis dans les tableaux I à IV. Pour chaque mesure, on a calculé d'abord les caractéristiques suivantes :

- $n$  : nombre d'observations ;
- $\bar{x}$  : moyenne arithmétique simple ;
- min : plus petite valeur observée ;
- max : plus grande valeur observée ;
- $\sigma$  : écart type ;
- $S\bar{x}$  : erreur type sur la moyenne ;
- l.c. : limites de confiance de la moyenne pour une probabilité de 99% ;
- V : coefficient de variation.

Significations et formules de ces caractéristiques sont détaillées dans Simpson, Roe et Lewontin (1963) auxquels nous renvoyons de façon générale. Quelques explications concernant la cause et le mode d'utilisation de certaines d'entre elles sont cependant nécessaires.

Le coefficient de variation  $V = \frac{100\sigma}{\bar{x}}$ , nombre pur, est utile pour comparer entre elles des mesures très différentes en valeur absolue, alors que l'écart type  $\sigma$ , lié à l'ordre de grandeur de la mesure, ne permet pas cette comparaison.

Dans la plupart des travaux biologiques, un seuil de signification de 5% est considéré comme satisfaisant. Nos échantillons, peu homogènes par les circonstances mêmes de leur rassemblement, ont conduit à choisir un seuil de 1% pour augmenter la fiabilité des résultats. Les limites de confiance de la moyenne sont donc calculées à ce niveau de probabilité. Le même seuil de signification a été considéré comme discriminant lors de l'utilisation du test t de Student. Valeurs du t et probabilités correspondantes sont données par les tableaux I à IV.

Les différences entre les mesures prises sur les deux échantillons ont été testées à l'aide du t de Student et de la comparaison des limites de confiance de la moyenne. Nous avons décidé de ne considérer comme satisfaisants que les cas où les deux méthodes à la fois donnaient des résultats significatifs.

Le choix d'un seuil de signification plus sévère (1% au lieu de 5%) conduit probablement à sous-estimer la valeur de certaines observations. Cette solution nous a paru préférable, le matériel à notre disposition — peu satisfaisant, nous l'avons vu — incitant à une grande prudence dans l'interprétation des résultats.

Dans une certaine mesure, l'analyse bivariable permet d'atténuer les erreurs dues à l'échantillonnage et parfois de contrôler la valeur des résultats obtenus. En prenant la longueur basilaire comme indicatrice de la variation de taille des crânes, nous avons calculé le coefficient de corrélation entre cette dimension et toutes les autres. Les deux groupes de Zèbres étudiés différant par la taille du crâne, il est évident que parmi les mesures différentes en valeur absolue, les plus intéressantes sont celles qui ne dépendent pas de cette taille — celles dont le coefficient de corrélation avec la longueur basilaire est le plus bas. Les relations entre deux mesures prises sur un même crâne sont en outre représentées par les indices (rapports d'une mesure à une autre) et par la régression entre ces deux mesures. Les indices résultant de valeurs normalement distribuées sont considérés comme normalement distribués eux-mêmes et ont été traités de la même façon que les valeurs absolues. En ce qui concerne la régression, étant donné la nature indépendante des deux variables, nous avons employé la méthode de l'axe majeur réduit définie et illustrée par Imbrie (1956) en utilisant la loi générale et la confrontation entre les deux échantillons. Cette méthode a déjà été appliquée par Torre à l'étude des Mammifères fossiles (1967). Comme l'axe majeur réduit n'est pas d'un usage très courant, il nous paraît utile de rapporter les formules utilisées pour son calcul.

Soient  $x$  et  $y$  deux paramètres dont les caractéristiques sont :

$n$  = nombre d'individus,

$\bar{x}$  = moyenne des  $x$ ,

$\bar{y}$  = moyenne des  $y$ ,

$\sigma_x$  = écart type des  $x$ ,

$\sigma_y$  = écart type des  $y$ ,

$r$  = coefficient de corrélation,

la droite de régression a pour formule  $b = \bar{y} - a\bar{x}$  où  $a$  est la pente de la droite et  $b$  l'ordonnée à l'origine.

$$a = \frac{\sigma_y}{\sigma_x}, \text{ et l'écart type de } a, \sigma_a = \sigma_y \sqrt{\frac{1-r^2}{n}}$$

La discrimination entre deux échantillons se fait en deux phases. On cherche d'abord si la différence entre les coefficients angulaires (ou pentes) des deux droites de régression est significative par le

calcul de  $Z_1 = \frac{a_1 - a_2}{\sqrt{\sigma_{a_1}^2 + \sigma_{a_2}^2}}$

Si elle ne l'est pas, on étudie la différence entre deux points des axes ( $y_n^1$  et  $y_n^2$ ) correspondant à une même valeur de  $x$ , en utilisant la formule

$$Z_2 = \frac{x_0(a_1 - a_2) + (b_1 - b_2)}{\sqrt{\sigma_{a_1}^2(x_0 - \bar{x}_1)^2 + \sigma_{a_2}^2(x_0 - \bar{x}_2)^2}}$$

où  $x_0$  est une valeur de  $x$ , comprise entre les deux moyennes. Si les deux moyennes sont proches, l'utilisation de  $\bar{x}_1$  ou de  $\bar{x}_2$  à la place de  $x_0$  simplifie la formule. En prenant  $x_0 = \bar{x}_1$  on obtient :

$$Z_2 = \frac{\bar{x}_1(a_1 - a_2) + (b_1 - b_2)}{\sigma_{a_2}^2(\bar{x}_1 - \bar{x}_2)}$$

Les degrés de significativité de  $Z$  sont donnés dans les tables statistiques. Les plus fréquemment utilisés sont :

Z	1,96	2,58	3,29
P	0,05	0,01	0,001

Les résultats obtenus ici avec le test de  $Z_2$  sont en général positifs. La grande variabilité rencontrée dans la distribution des points est l'approximation implicite de l'axe de régression en sont peut-être responsables. En attendant de pouvoir étudier cette question, nous préférons ne pas tenir compte de ce dernier test ni des informations qu'il pourrait apporter.

## ÉTUDE DES TÊTES OSSEUSES

### I. Principales différences crâniennes

Dès le premier abord, *Equus zebra* se distingue de *Equus burchelli antiquorum* par :

- un front plat ;
- une forte saillie latérale du rebord orbitaire postérieur ;
- une faible hauteur du pont osseux infraorbitaire ;
- un fort développement de l'orifice auditif externe ;
- une large protubérance occipitale externe ;
- des choanes étroites et allongées ;
- une suture naso-prémaxillaire particulière.

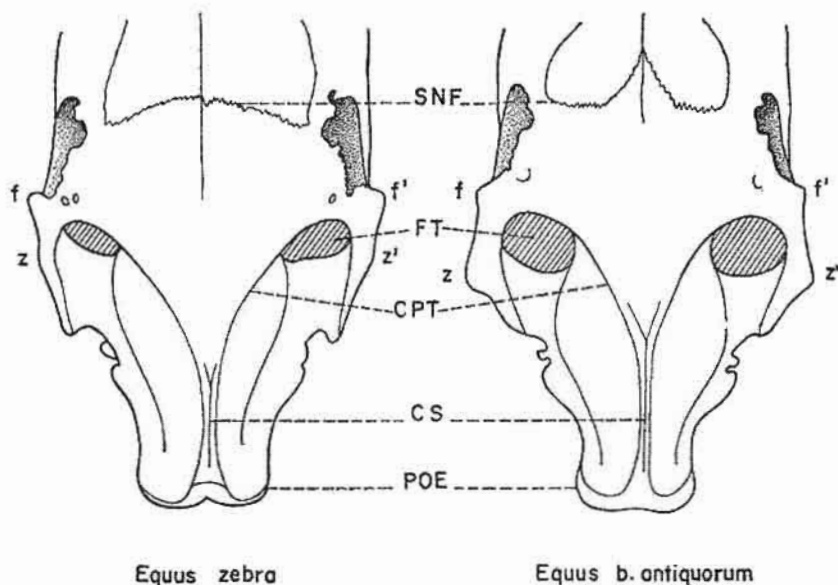
#### A — FRONT

Une façon simple d'opposer les crânes consiste à les faire reposer par leur face supérieure sur un plan. En général, les crânes de *E. b. antiquorum* ont une faible surface de contact avec le plan et oscillent au moindre mouvement qui leur est imprimé, ceux de *E. zebra* restent au contraire parfaitement stables (Tableau 1).

TABLEAU 1. — Différences dans la convexité du front

	Front plat	Front convexe	N
<i>E. zebra</i>	20	3	23
<i>E. b. antiquorum</i>	3	26	29

Le front plat des vrais Zèbres par opposition au front convexe des Couaggas en général a été noté en 1912 par Schwarz, en 1949 par Gromova et en 1966 par Azzaroli, alors que Flerov (1931) et Groves et Mazak (1967) signalaient la convexité du front de tous les « *Hippotigris* » c'est-à-dire de tous les zèbres.

Fig. 2. — Vue dorsale de l'arrière crâne de *E. zebra* et *E. b. antiquorum*.

SNF : Suture naso-frontale ; ff' : Largeur frontale ; zz' : Largeur byzygomatique ; FT : Fosse temporale ; CPT : Crête pariéto-temporale ; CS : Crête sagittale ; POE : Protubérance occipitale externe.

#### B — SAILLIE LATÉRALE DU REBORD ORBITAIRE POSTÉRIEUR

Un sourcil orbitaire saillant vers l'extérieur donne à *E. zebra* une largeur frontale (mesure 13) supérieure à celle de *E. b. antiquorum*. La différence est significative pour les valeurs absolues et pour les indices de la largeur frontale à la longueur basilaire (13 / 1), eux aussi supérieurs chez *E. zebra*. Si l'on compare les largeurs frontale et byzygomatique (14) on voit que la première (fig. 2, ff') est presque toujours supérieure à la seconde (zz') chez *E. zebra* contrairement à *E. b. antiquorum* (Tableau 2).

TABLEAU 2. — Différences dans les largeurs frontales ( $ff'$ ) et bizygomatiques ( $zz'$ ).

	$ff' > zz'$	$ff' = zz'$	$ff' < zz'$	N
<i>Equus zebra</i>	22	1	7	30
<i>E. b. antiquorum</i>	1	1	28	30

Les différences montrées par l'indice 13/14 sont statistiquement significatives.

L'indice de largeur frontale (13/1) a été utilisé par Hilzheimer (1912) pour isoler spécifiquement *E. quagga* et le placer entre *E. zebra* à front plus large et tous les autres Zèbres à front plus étroit. Schwarz (1912) reconnaît ce caractère mais conteste sa valeur spécifique. Gromova (1949) a classé les Equidés suivant cet indice en trois groupes :

- front étroit : indice inférieur ou égal à 42,5 ;
- front moyen : indice compris entre 42,6 et 45 ;
- front large : indice supérieur à 45.

Elle place la plupart des Zèbres au sens large du mot dans le premier, *E. zebra* et une partie de *E. burchelli boehmi* dans le second. Ce classement reste valable si l'on considère les moyennes des indices obtenus : 42,9 pour *E. zebra*, 40,6 pour *E. b. antiquorum*. De façon assez surprenante, Cockerell (1903) signale une ressemblance entre vrais Zèbres et Zèbres de Chapman qui auraient des indices de largeurs frontale et bizygomatique inférieurs à ceux des Couaggas. Regroupant ces derniers et les vrais Zèbres sous le nom d'*Hippotigris*, Flerov (1931) et Groves et Mazak (1967) les opposent aux Anes et aux Chevaux. Seuls Anes et Chevaux auraient une largeur frontale supérieure à la bizygomatique. Mais Schwarz (1912) note bien que la largeur frontale est plus grande que la bizygomatique chez *E. zebra*, à l'inverse des Couaggas.

### C — PONT OSSEUX INFRAORBITAIRE (fig. 3 : AZ)

L'orbite des Equidés est limitée ventralement par un pont osseux résultant de l'union du zygomatique et du temporal. La hauteur minimale de ce pont (mesure 19) est en général beaucoup plus faible chez *E. zebra* que chez *E. antiquorum* ainsi que l'indice de cette hauteur sur la longueur basilaire (19/1). Dans les deux cas, la différence est significative. La corrélation très faible entre les mesures 19 et 1 montre que l'épaisseur du pont infraorbitaire ne dépend pas de la taille du crâne et confirme ainsi la valeur distinctive de ce caractère.

Schwarz semble avoir été le seul à noter cette particularité. En 1912 il écrit à propos des Couaggas que le malaire est très élargi dans sa partie postérieure et, à propos du vrai zèbre, que dans sa partie postérieure le malaire n'est que peu élargi.



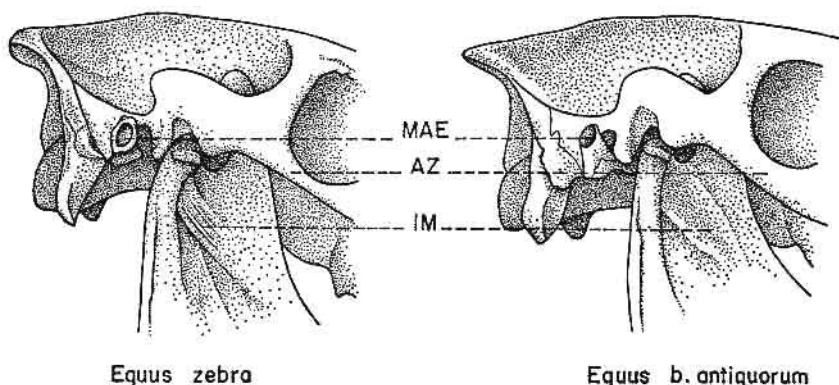


Fig. 3. — Vue de profil de l'arrière crâne et de la branche montante de la mandibule de *E. zebra* et *E. b. antiquorum*.

MAE : Méat auditif externe ; AZ : Arcade zygomatique ; IM : Zone d'insertion du masseter.

#### D — ORIFICE AUDITIF EXTERNE (fig. 3 : MAE)

Ainsi que l'a signalé Lundholm (1951), l'orifice auditif externe est plus grand chez *E. zebra* que chez *E. burchelli* et son pourtour osseux est plus épais. Les différences observées entre les mesures 20 et les indices 20/1 sont significatives. Là encore, le coefficient de corrélation est très bas.

#### E — PROTUBÉRANCE OCCIPITALE EXTERNE (fig. 2 : POE)

Cette protubérance est plus large chez *E. zebra* que chez *E. b. antiquorum*. La différence entre les mesures 16 et les indices 16/1 est significative.

Cette grande largeur a été signalée par Schwarz (1912), Lundholm (1951) et Azzaroli (1966).

#### F — CHOANES (fig. 4)

L'orifice guttural des fosses nasales (O G) formé des deux choanes, est plus long et proportionnellement plus étroit chez *E. zebra* que chez *E. b. antiquorum*. La mesure de sa longueur est prise en projection car les extrémités rostrale et caudale de l'orifice ne sont pas dans le même plan (fig. 4a). Les différences obtenues pour cette longueur (mesure 9) et l'indice de la largeur maximale de l'orifice sur sa longueur (10/9) sont significatives.

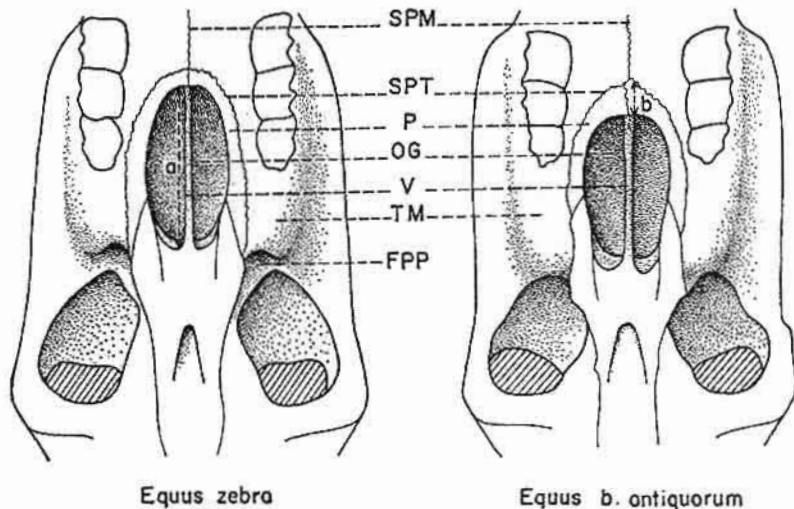


Fig. 4. — Vue ventrale de l'orifice guttural d'*E. zebra* et *E. b. antiquorum*.  
 SPM : Suture palatine médiane ; SPT : Suture palatine transverse ; b : Suture interpalatine ; P : Palatin ; OG : Orifice guttural des fosses nasales (choanes) ; a : Longueur mesurée des choanes ; V : Vomer ; TM : Tubérosité maxillaire ; FPP : Vestibule de la fosse ptérygo-palatine.

#### G — SUTURE NASO-PRÉMAXILLAIRE (fig. 5)

L'extrémité caudale du prémaxillaire de *E. b. antiquorum* s'effile et s'insinue en coin entre le maxillaire et le nasal. Elle est tronquée ou arrondie chez *E. zebra*.

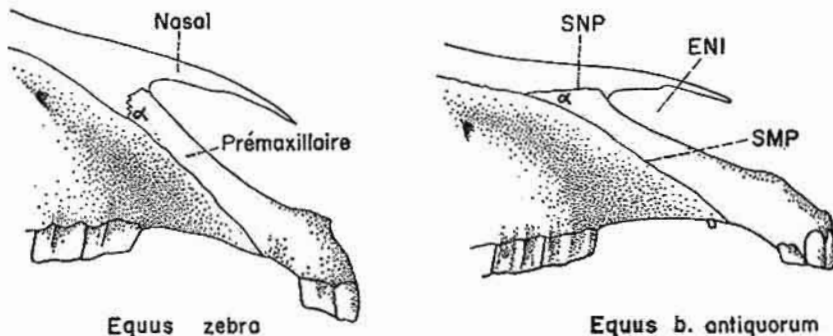


Fig. 5. — Vue de profil du rostre d'*E. zebra* et *E. b. antiquorum*.  
 SNP : Suture naso-prémaxillaire ; ENI : Echancrure naso-incisive ; SMP : Suture maxillo-prémaxillaire ;  $\alpha$  : Angle entre les sutures naso-prémaxillaires et maxillo-prémaxillaire.

La suture naso-prémaxillaire de *E. b. antiquorum* se dirige en arrière et rejoint la suture maxillo-nasale qui la prolonge caudalement presque en ligne droite. Chez *E. zebra*, elle oblique rapidement en direction ventrale pour rejoindre la droite que forment les sutures maxillo-nasale et maxillo-prémaxillaire en prolongement l'une de l'autre.

Le point de rencontre des sutures naso-prémaxillaire et maxillo-nasale de *E. b. antiquorum* est très en arrière du sommet de l'échancre naso-incisive. Chez *E. zebra*, il est en bas et un peu en arrière de ce sommet.

L'angle  $\alpha$  entre les sutures naso-prémaxillaire et maxillo-prémaxillaire est aigu chez *E. b. antiquorum*. Il est droit ou obtus chez *E. zebra* (Tableau 3).

TABLEAU 3. — Différences dans la forme des sutures naso-prémaxillaires

	Suture de type <i>E. zebra</i>	Suture intermédiaire	Suture de type <i>E. b. antiquorum</i>	N
<i>E. zebra</i>	31	2	0	33
<i>E. b. antiquorum</i>	0	2	29	31

## II — Etude détaillée de la tête osseuse

### A — PARTIE FACIALE

#### 1) *Incurvation du processus rostral.*

On l'apprécie aisément sur des photographies de profil. Chez *E. zebra*, la droite alvéolaire, passant par le point le plus antérieur de l'alvéole de P<sup>2</sup> et le point le plus postérieur de l'alvéole de M<sup>3</sup> (Gromova, 1949, T. II, fig. 8A), coupe le prémaxillaire en dessous ou peu au dessus des alvéoles des incisives médianes. Chez *E. b. antiquorum*, dont le processus rostral est plus recourbé vers le bas, elle passe toujours au dessus des incisives (Tableau 4).

TABLEAU 4. — Niveau d'intersection de la droite alvéolaire et des incisives.

	Alvéole et au-dessous	1 cm au-dessus	2 cm	3 cm	4 cm	N
<i>E. zebra</i>	12	8	5	2	0	27
<i>E. b. antiquorum</i>	0	4	9	0	1	14

Gromova (1959, T. II, p. 82) a utilisé ce critère pour distinguer les Equidés entre eux. Nos données confirment ses suppositions concernant *E. zebra*. Elles confirment aussi la variabilité de ce caractère contre laquelle Gromova met en garde.

2) *Développement de l'échancrure naso-incisive.*

La position du sommet de cette échancrure peut être appréciée en utilisant aussi la droite alvéolaire. A partir du sommet de l'échancrure, on abaisse sur cette droite une perpendiculaire. Celle-ci coupe le maxillaire en avant de la P<sup>2</sup> ou à divers niveaux de cette dent. Le tableau 5 montre que l'échancrure naso-incisive est plus profonde chez *E. zebra* que chez *E. b. antiquorum*.

TABLEAU 5. — Limite postérieure de l'échancrure naso-incisive.

	<i>E. zebra</i>	<i>E. b. antiquorum</i>
En avant de P <sup>2</sup>	0	13
Bord antérieur de P <sup>2</sup>	3	1
Tiers antérieur de P <sup>2</sup>	15	0
Milieu de P <sup>2</sup>	6	0
Tiers postérieur de P <sup>2</sup>	3	0
Nombre de crânes	27	14

D'après Gromova (1949) les Hémiones et les Zèbres sauf *E. zebra* ont une échancrure plus courte (s'arrêtant au bord antérieur de la P<sup>2</sup> ou très peu en arrière) contrairement aux Anes et aux Chevaux où l'échancrure s'étend jusqu'au milieu ou au bord postérieur de cette dent. Nos observations le confirment.

3) *Largeur du prémaxillaire en arrière des I<sup>3</sup>.*

Il n'y a pas de différences entre *E. zebra* et *E. b. antiquorum* pour la largeur du prémaxillaire (mesure 17) et l'indice 17/1.

4) *Longueurs du museau et du diastème.*

*E. b. antiquorum* a un museau (mesure 5) et un diastème (mesure 6) plus longs que *E. zebra*. Pour les deux mesures la différence est statistiquement significative.

5) *Hauteur de la face en avant de P<sup>2</sup> (mesure 25).*

Pas de différence significative entre les deux groupes, ni pour la mesure 25 ni pour l'indice 25/1.

Gromova (1949) a classé les Equidés en trois groupes suivant cet indice :

- inférieur à 19 : Tarpan, Cheval de Przewalski, Zèbre de Grévy ;
- compris entre 19 et 21 : majorité des Chevaux, Zèbres ;
- supérieur à 21 (et jusqu'à 24) : Hémiones.

D'après les données obtenues ici, *E. b. antiquorum* et *E. zebra* chevauchent les deux dernières catégories. Les valeurs respectives de l'indice vont de 19 à 24 et de 20 à 23.

6) *Longueur de la série des prémolaires* (mesure 7).

Pas de différence entre les deux groupes.

7) *Comparaison des longueurs du diastème et de la série des prémolaires.*

Chez *E. b. antiquorum*, le diastème (mesure 6) est toujours plus long que la série P<sup>2</sup> P<sup>4</sup> (mesure 7), contrairement à *E. zebra* (Tableau 6). L'indice 6/7 donne des différences significatives entre les deux espèces.

TABLEAU 6. — Comparaison des longueurs du diastème (mesure 6) et des prémolaires (mesure 7).

	6 > 7	6 = 7	6 < 7	N (plus de 3 ans 1/2)
<i>E. zebra</i>	16	1	11	28
<i>E. b. antiquorum</i>	29	0	0	29

Ces données sont en contradiction avec celles de Cooke (1943). D'après lui, *E. zebra* a un diastème beaucoup plus long que la série des prémolaires, *E. quagga* a un diastème plus court et *E. burchelli* un diastème légèrement plus long ou de longueur égale à celle des prémolaires. Au contraire, d'après nos mesures, non seulement le diastème est *plus souvent* plus long que les prémolaires chez *E. b. antiquorum*, mais il est aussi *relativement* plus long que chez *E. zebra*, ainsi que le montre le calcul du rapport 6/7. Peut-être les spécimens de *E. burchelli* mesurés par Cooke appartenaient-ils à d'autres sous-espèces que celle étudiée ici.

Il faut aussi remarquer que l'âge de l'animal intervient dans le rapport de ces deux longueurs : chez les vieux individus, la longueur de la série jugale supérieure diminue et celle du diastème augmente. Cette relation avec l'âge n'est cependant pas constante.

8) *Longueur de la série des molaires* (mesure 7 bis).

*E. zebra* a une série molaire plus longue que *E. b. antiquorum*. La différence est significative pour 7 bis et 7 bis/1.

9) *Hauteur de la face entre P<sup>4</sup> et M<sup>1</sup>* (mesure 26).

Il n'y a pas de différence entre les deux groupes. L'indice 26/1 ne montre pas de différence non plus.

10) *Largeur faciale* (mesure 11).

Pas de différence entre les deux groupes.

11) *Longueur de la série des jugales supérieures.*

La série des jugales supérieures est plus longue chez *E. zebra*. La différence avec *E. b. antiquorum* est significative pour la mesure 8 et le rapport 8/1.

12) *Hauteur de la face en arrière de M<sup>3</sup>* (mesure 27).

Pas de différence entre les deux groupes. Pour l'indice 27/1, le *t* montre une différence significative alors que les moyennes se recouvrent dans leurs limites de confiance.

Gromova (1949) note que l'indice 27/1 est supérieur à 27,5 chez les Hémiones et la majorité des Zèbres ; seuls quelques Zèbres ont un indice inférieur à 26,4. D'après nos calculs, *E. b. antiquorum* et la majorité de *E. zebra* entrent dans la première catégorie. Dans la deuxième ne se trouvent que 4 *E. zebra* sur 17.

13) *Suture naso-frontale* (fig. 2 : SNF).

En 1912, Schwarz avait noté que les bords postérieurs des nasaux ne sont presque pas échancrés et que c'est là le trait le plus frappant du crâne d'*Equus zebra*. En effet, dans la plupart des cas, les sutures, naso-frontales des *E. zebra*, presque *rectilignes*, se raccordent sur la ligne médiane suivant un angle très obtus ouvert vers l'arrière. Chez *E. burchelli*, une pointe médiane du frontal pénètre entre les bords *arrondis* des nasaux ; les sutures naso-frontales sont concaves vers l'avant.

Gromova (1949) a tenté de chiffrer le degré de pénétration de la pointe frontale entre les nasaux en mesurant la largeur postérieure maximale des nasaux (a) et la longueur de la pointe frontale médiane (h). Le rapport h/a lui permet de diviser les Equidés en deux groupes : rapport inférieur à 20% chez tous les Zèbres, rapport supérieur à 20% chez tous les autres Equidés. La mesure « a » est malaisée à prendre de façon assez précise chez les Zèbres ; nous avons donc préféré comparer les angles que forment entre elles les sutures naso-frontales. Cette mesure au rapporteur peut se faire directement sur les crânes ou sur des photographies et nous paraît plus satisfaisante pour comparer les Zèbres entre eux (Tableau 7).

TABLEAU 7. — Angle formé par les sutures naso-frontales.

	< 90°	> 90°	N
<i>E. zebra</i>	2	33	35
<i>E. b. antiquorum</i>	25	4	29

Il faut observer que dans 6 cas, *E. zebra* présentait une pointe médiane très fine, entre des sutures naso-frontales rectilignes et très écartées. La mesure n'a pas tenu compte de cette pointe.

#### 14) *Constriction postorbitaire et lignes pariéto-temporales* (fig. 2).

La boîte crânienne des Equidés présente un rétrécissement au niveau de la partie antéro-interne des fosses temporales (FT). En vue dorsale, la largeur minimale est directement visible chez *E. b. antiquorum*. Chez *E. zebra*, elle est cachée sous les lignes pariéto-temporales qui s'écartent plus vite l'une de l'autre suivant un angle plus ouvert. Corrélativement le diamètre antéro-postérieur apparent de la fosse temporale y est moindre.

Cette différence a été remarquée par Hilzheimer (1912); Schwarz (1912) lui a refusé, à tort, toute valeur taxinomique, l'attribuant à des variations individuelles ou en rapport avec l'âge ou le sexe de l'animal.

#### 15) *Orbite*.

Le diamètre antéro-postérieur de l'orbite (mesure 21) est semblable dans les deux groupes. Le diamètre dorso-ventral (mesure 22) est plus grand chez *E. zebra* que chez *E. b. antiquorum*, le rapport 22/21 est par conséquent plus élevé chez *E. zebra* mais ni la mesure 22 ni l'indice 22/21 ne montrent de différences significatives.

D'après Gromova (1949), seuls les Equidés fossiles et quelques Hémionides ont une orbite allongée d'avant en arrière et un indice orbitaire inférieur à 85. Tous les Equidés actuels ont une orbite arrondie et des indices compris entre 85 et 100. D'après nos données, l'indice peut même atteindre 108 chez certains *E. zebra*. Quelques animaux ont un indice inférieur à 85.

#### 16) *Aspect du pont osseux infraorbitaire en vue ventrale*.

Chez *E. zebra*, ce pont osseux présente en général une face ventrale. Chez *E. b. antiquorum*, cette face est souvent remplacée par un bord ventral et une face interne ou inféro-interne qui regarde en bas et en dedans. Ces caractères, pas très constants ni toujours nets — il existe des aspects intermédiaires entre la face et le bord — peuvent néanmoins servir d'argument supplémentaire pour une détermination (Tableau 8).

TABLEAU 8. — Aspect du pont infra-orbitaire en vue ventrale.

	Face	Intermédiaire	Bord	N
<i>E. zebra</i>	23	5	2	30
<i>E. b. antiquorum</i>	4	6	20	30

Une différence, peut-être liée à celle-ci, s'observe sur la branche montante de la mandibule, au niveau de la fosse masséterine qui donne, elle aussi, insertion au faisceau profond du muscle masseter (Barone 1966, p. 330 et 1968, p. 496). Nous y reviendrons.

#### 17) Position de l'orbite par rapport à la M<sup>3</sup>.

Elle peut être évaluée en projetant le point le plus rostral de l'orbite sur la droite alvéolaire (définie au paragraphe 1). Chez *E. zebra*, l'orbite est plus éloignée de la M<sup>3</sup> que chez *E. b. antiquorum* (Tableau 9).

TABLEAU 9. — Niveau de projection du point le plus antérieur de l'orbite.

	En arrière de la M <sup>3</sup>	Au niveau de son bord postérieur	Au niveau de la M <sup>3</sup>	N
<i>E. zebra</i>	17	7	3	27
<i>E. b. antiquorum</i>	1	7	6	14

Gromova (1949) n'établit pas de distinction entre les différents Zèbres ; chez tous l'orbite serait assez éloignée du bord postérieur de la M<sup>3</sup>.

#### 18) Tubérosité maxillaire et fosse ptérygopalatine (fig. 4).

Chez *E. zebra*, la tubérosité maxillaire s'étend moins loin en arrière que le plafond de la fosse ptérygopalatine (située en arrière et en dedans de la tubérosité). Si l'on examine un crâne d'*E. zebra* par sa face ventrale, le vestibule de la fosse ptérygopalatine (FPP) est apparent. Sur la plupart des crânes de *E. b. antiquorum*, ce vestibule est masqué par le fort développement postérieur de la tubérosité maxillaire (TM) qui s'étend plus loin que le plafond de la fosse (Tableau 10).

TABLEAU 10. — Fosse ptérygopalatine en vue ventrale.

	Apparente	Peu apparente	Non apparente	N
<i>E. zebra</i>	31	3	0	34
<i>E. b. antiquorum</i>	4	4	25	33

#### 19) Longueur du palais (mesure 2).

Pas de différence entre les deux groupes, mais la différence est significative sur l'indice 2/1, plus grand chez *E. b. antiquorum*.



20) *Position du staphylion par rapport aux M<sup>3</sup>.*

Le palais s'étend un peu plus loin en direction caudale chez *E. b. antiquorum* que chez *E. zebra* (Tableau 11).

TABLEAU 11. — Position du staphylion par rapport aux molaires.

	M <sup>2</sup>			M <sup>2</sup> -M <sup>3</sup>	M <sup>3</sup>		N
	Tiers ant.	Milieu	Tiers post.		Tiers ant.		
<i>E. zebra</i>	4	7	6	3	3	23	
<i>E. b. antiquorum</i>	1	2	5	2	0	10	

D'après Gromova (1949), le palais des Anes, Hémiones et Zèbres se termine entre le bord antérieur et le milieu de la M<sup>2</sup>. Chez les Chevaux, il s'étend plus caudalement et se termine entre le milieu de la M<sup>2</sup> et celui de la M<sup>3</sup>. On a montré que ce caractère est variable, en tout cas chez les groupes étudiés ici. Il ne devient intéressant que si l'on dispose d'un nombre suffisant de crânes.

21) *Choanes* (fig. 4 : OG).

Il n'y a pas de différence entre les deux groupes en ce qui concerne la largeur maximale de l'ouverture (mesure 10). Gromova (1959) mesure la largeur minimale de cet orifice, entre les crochets ptérygoïdiens ; cette largeur semble plus grande chez *Z. zebra* mais nous ne disposons pas d'un nombre suffisant de mesures pour pouvoir les soumettre à un traitement statistique.

La plus grande longueur de l'ouverture gutturale de *E. zebra* a été signalée plus haut comme un caractère important. Le contour de cette ouverture est différent, lui aussi, dans les deux groupes. Il est ovalaire chez *E. zebra* alors qu'il évoque un fer à cheval chez *E. b. antiquorum* parce que son pôle antérieur est tronqué. Tout se passe comme si la région médiane du palais s'ossifiait plus loin en arrière chez ce dernier. Il en résulte que le bord rostral de l'ouverture gutturale de *E. zebra* reste parallèle à la suture entre palatin et maxillaire ; chez *E. b. antiquorum*, il s'en écarte au fur et à mesure qu'on se rapproche de la ligne médiane. En conséquence, la longueur de la suture interpalatine est plus grande chez *E. b. antiquorum* (Tableau 12, fig. 4 b).

TABLEAU 12. — Longueur de la suture interpalatine.

	Longueur de la suture interpalatine	Moyenne	N
<i>E. zebra</i>	6 à 16 mm	12,2 mm	13
<i>E. b. antiquorum</i>	14 à 23 mm	19,3 mm	12

Schwarz (1912) signale que la portion horizontale du palatin est très petite chez *E. zebra*.

## 22) Région vomérienne.

La distance entre le staphylion et le bord postérieur du vomer est plus grande chez les vrais Zèbres. Mesure 3 et indice 3/1 montrent des différences significatives.

En revanche, la longueur qui sépare le basion du bord postérieur du vomer (mesure 4) est semblable pour les deux groupes, de même que l'indice 4/1.

La comparaison de ces deux longueurs sert depuis longtemps à opposer Anes et Chevaux : la mesure 3 est plus grande que la 4 chez les Anes, plus petite chez les Chevaux. Antonius (1951) a trouvé une disposition « asinienne » chez *Equus zebra* dans 11 cas sur 16. En ce qui concerne les Couaggas, il y aurait pour lui une différence entre les formes nordiques, plus souvent asiniennes (2 cas sur 4, longueurs égales dans 1 cas) et les formes méridionales, plus souvent caballines (7 cas sur 11). Le tableau 13 montre qu'il y a une certaine différence entre vrais Zèbres et Couaggas mais pas de différence entre *E. burchelli boehmi* et *E. burchelli antiquorum*.

TABLEAU 13. — Comparaison des longueurs staphylion-vomer (mesure 3) et vomer-basion (mesure 4).

	Disposition « asinienne »	3 = 4	Disposition « caballine »	N
	3 > 4		3 < 4	
<i>E. zebra</i>	16	1	13	30
<i>E. burchelli antiquorum</i>	8	1	18	27
<i>E. burchelli boehmi</i>	25	5	69	99

L'indice vomérien (4/3) est plus grand chez *E. b. antiquorum*. La différence n'est pas significative d'après les limites de confiance de la moyenne bien que le t donne une probabilité inférieure à 1%. D'après Gromova (1949) la plupart des Equidés ont un indice vomérien inférieur à 105. Seuls les Chevaux et quelques rares Zèbres et Hémionés ont un indice supérieur. Nos données montrent que *E. b. antiquorum* se situe à la limite des deux groupes de Gromova, *E. zebra* est plus « asinien ». Gromova suppose que chez les Zèbres, les Hémionés et les Anes, l'indice vomérien est diminué non seulement par la position postérieure du vomer, mais aussi par le déplacement en avant du palais. Bien qu'il soit difficile de déterminer le rôle joué par ces deux facteurs, il est intéressant de noter que l'indice vomérien est précisément plus bas chez *E. zebra* dont le palais s'étend moins en arrière que chez *E. b. antiquorum*, ainsi que le montrent la forme des choanes et la position du palais par rapport aux molaires. En

outre, la région vomérienne réagit de façon différente à l'accroissement de taille. La distance entre staphylion et vomer (mesure 3) et la longueur des choanes (mesure 9) sont parmi les seules dimensions qui, rapportées à la longueur basilaire, donnent pour les deux espèces des différences significatives dans la pente des axes de régression.

#### B — CRANE PROPREMENT DIT

Le grand intérêt diagnostique de la largeur frontale, de l'indice correspondant et du rapport entre les largeurs frontale et byzigomatique a été signalé plus haut.

La largeur bizygomatique (mesure 14) et l'indice 14/1 ne montrent pas de différence entre les deux groupes.

La hauteur postorbitaire (mesure 28) est plus petite chez *E. zebra*, mais la différence n'est pas significative. Pour l'indice 28/1, les limites de confiance des moyennes se recouvrent très légèrement alors que le *t* montre une différence significative.

La largeur maximale de la boîte crânienne (mesure 15) est plus grande chez *E. zebra*. La différence est significative.

La longueur de la ligne oculaire postérieure est supérieure chez *E. zebra*. La différence est significative pour la mesure 24 mais non pour l'indice 24/1.

Ainsi qu'il a été dit plus haut, la hauteur de l'orifice auditif externe constitue un excellent caractère diagnostique. L'orientation du conduit auditif externe est différente, elle aussi, dans les deux groupes. Comme l'a noté Lundholm (1951), l'axe de ce conduit est dirigé vers le haut chez les Couaggas, il reste horizontal chez *E. zebra*. Le matériel étudié confirme ces observations et permet d'ajouter que chez *E. b. antiquorum* l'axe est non seulement dirigé vers le haut mais souvent aussi en arrière, contrairement à *E. zebra* où il se dirige toujours en avant (Tableau 14).

TABLEAU 14. — Orientation de l'axe du conduit auditif externe.

	Avant	Avant et en haut	Haut	Haut et arrière	N
<i>E. zebra</i>	25	3	0	0	28
<i>E. b. antiquorum</i>	0	1	9	19	29

#### C — RAPPORTS DU CRANE ET DE LA FACE

##### 1) Angle basicranio-alvéolaire.

Cet angle est compris entre la droite alvéolaire et la tangente à la partie basilaire de l'occipital (voir Gromova, 1949, T. II, fig. 8A).

Il n'a été mesuré que sur les photographies à notre disposition. Sa variation est grande :

- 8 à 33° chez 28 crânes de *E. zebra*,
- 13 à 23° chez 11 crânes de *E. b. antiquorum*.

La mesure de cet angle ne permet pas de distinguer les deux groupes étudiés.

## 2) *Rapports de longueur entre crâne et face.*

La longueur relative de la face est souvent exprimée par le rapport des lignes oculaires antérieure (LOA) et postérieure (LOP) qui définit la position de l'orbite (Osborn, 1912). Ce rapport de la mesure 24 à la mesure 23 ne montre pas de différence significative entre les deux groupes pas plus que les rapports 23/1 et 24/1.

D'après Gromova (1949), la position de l'orbite est plus antérieure chez *E. zebra* et sa face est plus courte. Mais cet auteur ne disposait que d'un seul crâne de cette espèce et ce spécimen occupe une place extrême à l'intérieur du lot étudié ici. Gromova suppose que l'allongement ou le raccourcissement de la face au cours de l'évolution des Equidés, sont le fait de la région située immédiatement en avant de l'orbite. Lorsque la face s'allonge, l'orbite s'étire d'avant en arrière et devient ovale, la tubérosité maxillaire s'allonge et la M<sup>3</sup> s'éloigne de l'orbite. Dans les deux groupes étudiés ici, ces caractères ne sont pas liés. *E. b. antiquorum*, à face très légèrement plus longue, a bien une orbite allongée mais les M<sup>3</sup> sont plus proches des orbites que chez *E. zebra* où l'orbite est plus arrondie.

Si la face dans son ensemble a la même longueur relative dans les deux groupes, le palais et le museau sont plus allongés chez *E. b. antiquorum* : les indices 2/1, 5/1, et 6/1 y sont plus grands. Les différences entre les deux sont significatives.

## D — MANDIBULE

### 1) *Longueur (mesure 1').*

Pas de différence entre les deux groupes ni pour la mesure 1' ni pour le rapport 1'/1.

### 2) *Rayon de l'angle de la mandibule (mesure 2').*

Le rayon est plus grand chez *E. zebra* mais la différence n'est significative ni pour la mesure 2' ni pour l'indice 2'/1'.

### 3) *Diastème (mesure 3').*

Le diastème est plus court chez *E. zebra* mais la différence n'est significative que pour l'indice 3'/1'.

4) *Longueur de la série prémolaire inférieure* (mesure 4').

Pas de différences pour cette mesure ni pour les indices 4'/3' et 4'/1'.

5) *Longueur de la série molaire inférieure* (mesure 4' bis).

La série molaire est plus longue chez *E. zebra*. La différence est significative pour la mesure 4' bis et l'indice 4' bis/1'. Elle ne l'est pas pour l'indice 4' bis/4'.

6) *Longueur de la série jugale inférieure* (mesure 5').

Elle est plus grande chez *Z. zebra*, mais seule la valeur absolue montre une différence significative. Pas de différences pour le rapport 2'/5'.

7) *Symphyse mandibulaire*.

Lundholm a insisté sur la différence entre la forme de la symphyse de *E. zebra* et des Couaggas et figuré (1951, fig. 2) les « profils » de ces symphyses.

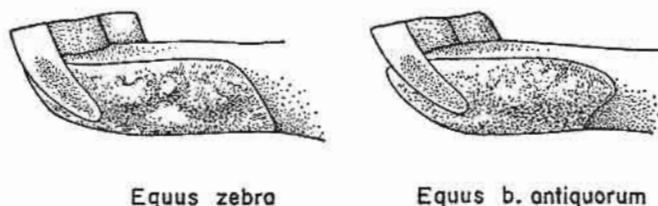


Fig. 6. — Vue en coupe de la symphyse mandibulaire de *E. zebra* et *E. b. antiquorum*.

Le contour de la surface de contact des deux hémimandibules n'est directement visible que si elles sont désarticulées. Pour l'étude, nous avons utilisé un « conformateur » (appareil qui relève les contours des moulures). Comme l'a remarqué Lundholm, dans la plupart des cas le bord postérieur de la symphyse de *E. zebra* est sur toute sa longueur oblique en bas et en arrière ; chez *E. b. antiquorum* il est plus souvent d'abord incliné en bas et en arrière puis en bas et en avant (fig. 6 et Tableau 15).

TABLEAU 15. — Forme de la symphyse mandibulaire.

	Symphyse de type <i>E. zebra</i>	Symphyse de type Couagga	N
<i>E. zebra</i>	20	3	23
<i>E. b. antiquorum</i>	7	20	27

D'après Lundholm, il existe aussi une différence dans le rapport de la longueur de la symphyse (mesure 6') à la longueur basilaire du

crâne (mesure 1), ce rapport étant plus élevé chez *E. zebra* que chez les Couaggas. Les mesures dont nous disposons ne permettent aucune distinction entre les deux groupes ni pour la longueur 6', ni pour les rapports 6'/1, 6'/1', 6'/5'.

8) *Largeur entre les I<sub>3</sub>* (mesure 7').

Pas de différence entre les deux groupes ni pour la mesure 7' ni pour l'indice 7'/1'.

9) *Incurvation de la portion rostrale.*

Elle accompagne celle du rostre cranien et s'évalue de façon analogue : la ligne alvéolaire coupe les incisives à leur bord occlusal ou passe au dessus. Chez *E. zebra* la déviation est moindre et la ligne alvéolaire coupe souvent les incisives (Tableau 16).

TABLEAU 16. — Position de la droite alvéolaire par rapport aux incisives.

	Coupe les incisives	Tangente à la surface occlusale	Passe au-dessus	N
<i>E. zebra</i>	15	6	5	26
<i>E. b. antiquorum</i>	3	5	5	13

10) *Face externe de la branche montante.*

Chez *E. zebra* cette région porte une dépression allongée, oblique de haut en bas et d'arrière en avant. Les bords antéro-supérieur et postéro-inférieur qui la limitent sont parallèles et saillants : ce sont de véritables crêtes qui surplombent la dépression. En arrière, celle-ci est limitée par le pilier osseux qui forme plus haut le col du condyle. Elle n'est pas limitée en avant. Sa largeur est de 13 mm environ, sa longueur varie de 40 à 80 mm. Si l'on examine la branche montante par transparence, la dépression apparaît encore mieux sous la forme d'un rectangle d'os mince et translucide encadré par l'opacité de l'os plus épais qui l'entoure. Ce rectangle est lui-même parcouru par une ou deux crêtes longitudinales parallèles (fig. 3).

Chez *E. burchelli*, la même région montre aussi une légère dépression mais sans limites nettes. On trouve parfois une crête en arrière et en bas, mais il n'existe en général pas de crête parallèle en haut et en avant de la dépression (Tableau 17).

TABLEAU 17. — Insertion musculaire sur la branche montante de la mandibule.

	Rectangle bien limité	Intermédiaire	Dépression diffuse	N
<i>E. zebra</i>	28	4	2	34
<i>E. b. antiquorum</i>	2	10	19	31

Chez le Cheval cette région donne insertion au faisceau profond du muscle masseter mais il ne semble pas y avoir de dépression semblable à celle de *E. zebra* ni même à celle de *E. b. antiquorum*. Nous ne connaissons pas d'études de myologie sur cette région chez les Zèbres, il est donc impossible d'interpréter cette différence d'un point de vue myologique et fonctionnel.

#### E — CORNETS DES INCISIVES INFÉRIEURES (fig. 7 et Tableau 18)

Van Hoepen en 1940 a comparé les incisives inférieures des Chevaux, des Anes et de certains Couaggas d'Afrique du Sud. Il a remarqué que ces Couaggas ne possédaient jamais de cornets bien formés comme ceux du Cheval. Parfois existent quelques bourgeons d'émail sur la face linguale des incisives qui, par coalescence, peuvent

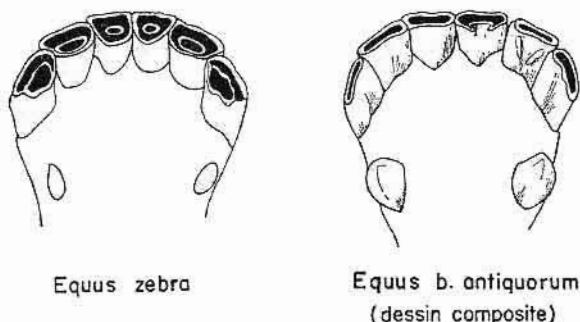


Fig. 7. — Vue occlusale des incisives inférieures de *E. zebra* et *E. b. antiquorum*. Pour ce dernier, le dessin composite montre, côte à côte, des incisives à paroi linguale lisse (les deux  $I_2$  et les  $I_1$  et  $I_2$  gauches), un cornet ouvert sur la  $I_1$  droite, des replis longitudinaux d'émail sur la  $I_1$  droite.

former une ébauche de muraille postérieure et limiter ainsi un cornet très peu profond. Cooke (1943) précise que *E. quagga* et *E. zebra* ont, eux, des cornets parfaitement développés au moins sur les  $I_1$  et les  $I_2$ . Hoffstetter (1950) a fait les mêmes observations sur les deux espèces mais a également trouvé des cornets chez tous les *E. burchelli* du Sud du Zambèze qu'il a pu examiner. D'après son étude, les cornets ne manquent que chez *E. burchelli* du Nord du Zambèze qui peut ainsi être séparé dans un nouveau sous-genre : *Pseudoquagga* ; dans le sous-genre *Quagga* restent tous les Couaggas méridionaux : *E. quagga*, *E. burchelli burchelli*, *E. burchelli antiquorum*, et les autres sous-espèces actuelles.

Après avoir éliminé de l'étude les incisives trop usées où d'éventuels cornets auraient été effacés par l'âge et les incisives lactéales, il apparaît que :

— tous les *E. zebra* ont des cornets clos sur les  $I_1$  et  $I_2$  au moins, et souvent sur les  $I_3$  ;

— *E. burchelli antiquorum* n'a jamais de cornets sur les  $I_3$ , rarement sur les  $I_1$  et les  $I_2$ . Parfois la paroi postérieure du cornet est ouverte sur une largeur de 1 ou 2 mm mais, le plus souvent, cette paroi est réduite à deux replis longitudinaux ou quelques bourgeons d'émail. Parfois même la face linguale de l'incisive est parfaitement lisse. Le seul spécimen d'*E. burchelli antiquorum* examiné par Hoffstetter, portant l'étiquette « Zèbre de Chapman du Parc zoologique de Vincennes », s'est révélé un *E. zebra hartmannae*.

TABLEAU 18. — Cornets des incisives inférieures.

		Cornets clos	Cornets fendus	Ebauches de cornets	Paroi lisse	N de dents
<i>E. zebra</i>	$I_1$	49				49
	$I_2$	50				50
	$I_3$	35	2	7		44
<i>E. burchelli antiquorum</i>	$I_1$	6	8	15	3	37
	$I_2$	4	9	25	10	48
	$I_3$			29	11	40

Avant de se prononcer sur la validité de la distinction entre « *Pseudoquagga* » et « *Quagga* », il est nécessaire d'étudier la fréquence des cornets sur le plus grand nombre possible de crânes d'*E. quagga* et d'*E. burchelli*. Il est possible que les formes les plus méridionales (*E. quagga* †, *E. burchelli* †, certains *E. burchelli* actuels vivant plus au sud que *E. b. antiquorum*) se distinguent, par la présence constante de cornets, d'*E. b. boehmi* et *E. b. antiquorum*. La distinction proposée par Hoffstetter garderait toute sa valeur mais une limite plus méridionale que le Zambèze séparerait « *Pseudoquaggas* » et « *Quaggas* ».

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

La comparaison craniologique de *Equus zebra* et *Equus burchelli antiquorum* montre qu'ils diffèrent dans la conformation de diverses régions de la tête. Certaines différences ont déjà été décrites chez les Zèbres au sens large du terme (région frontale, conduit auditif externe, incisives inférieures) ; d'autres chez les Equidés (région vomérienne, orbite) ; d'autres enfin sont décrites ici pour la première fois (région ptérygo-palatine, branche montante de la mandibule).



TABLEAU RÉCAPITULATIF DES PRINCIPALES DIFFÉRENCES CRANIENNES

	<i>Equus zebra</i>	<i>Equus burchelli antiquorum</i>
CRANES		
Incurvation du rostre vers le bas	faible	forte
Echancrure naso-incisive	profonde	courte
<i>Suture naso-prémaxillaire</i>	angle de raccordement droit	angle aigu
Museau et diastème (5 et 6)	courts	longs
Diastème et prémolaires (6/7)	indice petit	indice élevé
Molaires (7 bis)	longues	courtes
Série jugale (8)	longue	courte
Longueurs palatine et basilaire (2/1)	indice petit	indice élevé
<i>Suture interpalatine</i>	courte	longue
<i>Choanes</i> (9)	longues	courtes
Longueur staphylion-vomer (3)	grande	faible
Orbite (22)	arrondi et postérieure	allongée et antérieure
<i>Pont infraorbitaire</i> (19)	mince, à face ventrale	épais, à bord ventral
Constriction post-orbitaire	plus antérieure	plus postérieure
<i>Largeur frontale</i> (13)	> l. bizygomatique	< l. bizygomatique
<i>Front</i>	plat	convexe
<i>Suture nasofrontale</i>	angle > 90°	angle < 90°
Fosse ptérygopalatine	visible	invisible
Ligne oculaire postérieure (24)	longue	courte
Boîte cranienne (15)	large	étroite
Conduit auditif externe	oblique en dehors et en avant	en haut et en arrière
<i>Mét auditif externe</i> (20)	grand	petit
<i>Protubérance occipitale externe</i> (16)	large	étroite
MANDIBULES		
Diastème (3')	court	long
Molaires (4' bis)	longues	courtes
Série jugale (5')	longue	courte
Symphyse, bord postérieur	oblique en bas et en arrière	arrondi
Incurvation du rostre vers le bas	dépression quadrangulaire	forte
<i>Face externe de la branche montante</i>	présents	diffuse
<i>Cornets des I inférieures</i>		rare

L'utilisation d'un matériel bien plus abondant que celui qui a servi aux études antérieures, l'adjonction aux données descriptives classiques de nombreuses données numériques (90 mesures et indices divers par tête osseuse) et le traitement statistique de ces données ont permis d'augmenter et de définir la fiabilité des caractères différentiels.

Aucune mesure, aucun indice, aucun caractère qualitatif n'a de valeur absolue pour distinguer *Equus zebra* de *Equus burchelli antiquorum*, qui constituent des groupes voisins. L'absence de différences significatives pour les pentes de la majorité des axes de régression le confirme. Cependant l'utilisation simultanée de plusieurs caractères conduit, dans la plupart des cas, à une détermination certaine. La plupart des caractères distinctifs entre *E. zebra* et *E. b. antiquorum* sont probablement applicables à une distinction plus large entre vrais Zèbres et Couaggas de toutes sortes, du Sud et du Nord, vivants et éteints. Nous ne pouvons envisager cette question faute de données suffisantes.

Ce travail, qui n'aborde qu'un problème limité, entre dans le cadre d'une recherche étendue sur les Equidés actuels et fossiles. En effet, seule l'étude craniologique d'autres Equidés peut montrer si les différences observées ici ont une valeur diagnostique plus générale, si elles sont liées à l'adaptation à un mode de vie particulier, si elles correspondent à un stade évolutif du groupe. Par ailleurs, l'étude des crânes doit nécessairement se compléter de l'étude des dents jugales et des os des membres.

La systématique actuelle, presque uniquement fondée sur l'aspect extérieur de l'animal (dessin de la robe en particulier), ne tient pas compte des caractères ostéologiques ou dentaires qui sont les seuls utilisables en Paléontologie. Une meilleure observation de ces caractères chez les Equidés actuels est nécessaire pour l'attribution correcte des restes fossiles et l'étude de la phylogénie du groupe. Cette dernière, en contre-partie, doit éclairer et préciser la position occupée par les représentants actuels du groupe et réduire la confusion taxinomique engendrée par l'utilisation de critères insuffisants.

#### REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur reconnaissance à tous les Directeurs, Conservateurs et personnels des Musées qui leur ont facilité l'accès et l'étude des collections : MM. Anthony et Petter à Paris ; Misonne à Bruxelles et Thys van den Auerden à Tervuren ; van Bree à Amsterdam et Husson à Leiden ; Bykhovsky et Barychnikov à Léninegrad ; Gentry à Londres ; Mme Azzaroli à Florence.

Ils remercient M. Azzaroli qui les a fait profiter de certaines photographies et informations utiles.

M. Jean Brunet leur a communiqué ses photographies prises à l'American Museum of Natural History et a initié l'un d'entre eux (V.E.) à de nombreux aspects pratiques de la recherche.

MM. Hoffstetter et Heintz ont bien voulu relire le manuscrit et le critiquer.

Qu'ils reçoivent tous nos remerciements ainsi que Mme Pilard pour l'exécution des dessins, Mme Brondel pour la frappe des tableaux de chiffres et Mme Seurin pour celle du manuscrit.

Ce travail a été réalisé avec l'aide de la R.C.P. 292 du C.N.R.S. : Anthropologie des Hommes fossiles et Paléontologie des Vertébrés du Tertiaire et du Quaternaire d'Afrique, et du Consiglio Nazionale delle Ricerche, Contratto di Ricerca n° 71.0168805.

#### SUMMARY

A comparative craniological study of 60 skulls of *Equus zebra* and *Equus burchelli antiquorum* was conducted in order to determine distinctive characteristics between the two groups and obtain reference elements for use in further studies on recent or fossil Equid skulls.

Most of the data are quantitative : 90 measures and indices for each skull were submitted to a statistical analysis. Mean, standard deviation, standard error, confidence interval, variation and correlation coefficients, reduced major axis, t test and Z-statistic are grouped in the tables to give a synthetic representation of the characteristics of the two species.

Although all the measures and ratios overlap, a distinction based upon a simultaneous utilisation of several characteristics is always possible : skulls as well as skins may be used for a diagnosis of two species of Zebras.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ANTONIUS, O., 1951. — *Die Tigerperde. Die Zebræ*. Monograph. Wildsäugetiere, XI, Frankfurt/Main, 148 p. 46 fig., 4 tabl.
- AZZAROLI, A., 1966. — Pleistocene and living Horses of the old World. *Palaeont. Ital.*, Pisa, LXI, (n. ser. XXXI), 15 p., XLVI pl.
- BARONE, R., 1966. — *Anatomie comparée des Mammifères domestiques*. T. 1, *Ostéologie*, Labor. Anat., Ecole Nat. Vétérinaire, Lyon, 811 p.
- BARONE, R., 1968. — *Anatomie comparée des Mammifères domestiques*. T. 2, *Arthrologie et Myologie*. Labor. Anat., Ecole Nat. Vétérinaire, Lyon, 1066 p.
- COCKERELL, T. D. A., 1903. — Chapman's zebra. *Nature, London*, 67, (1739) : 391.
- COOKE, H. B. S., 1943. — Cranial and dental characters of the recent South African Equidae. *South Afr. Journ. Sci.*, Johannesburg, XL : 254-257, 1 fig.
- FLEROV, C., 1931. — Quelques données sur la craniologie de la famille des Equidae. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 10 : 269-272, 3 fig. (en russe).
- GROMOVA, V., 1949. — Histoire des Chevaux (genre *Equus*) dans l'Ancien Monde. 2<sup>e</sup> partie ; Evolution et classification du genre. *Trudy paleont. Inst.*, XVII, (2) : 162 p., 15 fig., 30 tabl. (en russe).
- GROVES, C. P., et V. MAZAK, 1967. — On some taxonomic problems of Asiatic wild Asses. *Z. f. Säugetierkunde*, 32 (6) : 321-355, 13 fig., 4 tabl.
- HILZHEIMER, M., 1912. — Die in Deutschland aufbewahrten Reste des Quagga. *Abh. der Senckenb. naturf. Gesellsch.*, 31 (2) : 83-105, 2 fig., pl. 4 à 9, Frankfurt/Main.
- HOFFSTETTER, R., 1950. — La structure des incisives inférieures chez les Equidés modernes. Importance dans la classification des Zèbres-Couaggas. *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 22 (6) : 684-692.
- IMBRIE, J., 1956. — Biometrical methods in the Study of invertebrate fossils. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 108 (2) : 217-252, 10 fig., 7 tabl.
- LUNDHOLM, B., 1951. — A skull of the true quagga (*Equus quagga*) in the collection of the Transvaal Museum. *South Afr. Journ. Sci.*, Johannesburg, 47 (11) : 307-312, 5 fig.

- OSBORN, H. F., 1912. — Craniometry of the Equidae. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, I (part 3), : 57-100, 7 fig.
- ROBERTS, A., 1951. — *The Mammals of South Africa. Family Equidae*. Johannesburg, p. 243-251.
- SCHWARZ, E., 1912. — Beitrage zur Kenntnis der Zebras. *Arch. f. Naturg.*, 78, (A-7) : 34-57, 6 pl.
- SIMPSON, G. G., A. ROE et R. C. LEWONTIN, 1963. — *Quantitative zoology*. Harcourt, Brace et World Inc., 440 p.
- TORRE, D., 1967. — I cani villafranchiani della Toscana. *Palaeont. Ital.*, LXIII (n. ser. XXXIII) : 113-138, pl. X-XIX, 6 fig.
- VAN HOEPEN, E. C. N., 1940. — Oor die Tande van die Equinae. I. Die Snytande van die Onderkaak. *Tydskr. v. Wetenskap. en Kuns*, I (1) : 101-114, 15 fig., Bloemfontein.