



10 Mars 1982

LE CHEVAL ET SES PROCHES PARENTS :
ÉVOLUTION ET PHYLOGÉNIE

Docteur Véra EISENMANN
Institut de Paléontologie
Laboratoire associé 12 du C.N.R.S.
8, Rue de Buffon
75005 PARIS

RESUME

Place des chevaux dans l'ordre des Périssodactyles. Evolution de la famille des Equidae pendant 60 millions d'années : Hyracothères, Anchithères, Hipparions et Equinés. Systématique du genre Equus. Apparition des premiers vrais chevaux (Equus scotti) en Amérique du Nord il y a 700 à 900 000 ans. Existence dans le Nouveau et l'Ancien Mondes de deux types craniens caballins fossiles. Les chevaux actuels dits "lourds" semblent appartenir au groupe à museaux longs ; les "Poneys" au groupe à museaux courts, indépendamment de la taille générale des crânes.

Mots clés : Equidae, Equus, Caballins, Evolution, Crânes.

Remerciements

Mes remerciements vont à tous les conservateurs de Musées d'Histoire Naturelle qui m'ont donné accès à leurs collections et notamment aux laboratoires d'Anatomie Comparée et des Mammifères et Oiseaux du M.N.H.N., Paris ; au Paleontological Museum, Berkeley ; au Field Museum, Chicago ; à l'American Museum of Natural History, New York ; à la Smithsonian Institution, Washington. Les "National Science Foundation" et "Louis Leakey Foundation" ont participé aux frais de séjour aux Etats-Unis. Les illustrations sont l'oeuvre de Madame F. PILARD, avec l'assistance de Madame MOLIN.

Le genre Equus (Chevaux, Hémiones, Anes et Zèbres) s'enracine dans l'ordre des Périssodactyles (Bourdelle in Grassé, 1955), caractérisé ostéologiquement par la structure de l'astragale ainsi que par la répartition préférentielle du poids du corps sur les doigts médians ; c'est la "mésaxonie". Ainsi, Equus est apparenté (figure I) à des groupes éteints comme les Chalicothères et les Brontothères mais aussi à des groupes encore représentés à l'heure actuelle comme les Tapirs et les Rhinocéros (Viret in Piveteau, 1958 ; Thenius, 1980).

Nous allons examiner successivement la position du genre Equus à l'intérieur de la famille des Equidae, puis celle du cheval, ou plutôt de diverses formes qu'on peut qualifier de "caballines" à l'intérieur du genre Equus. La première partie s'appuiera sur une bibliographie moderne, la seconde sur les travaux récents de l'auteur en matière de craniologie comparée des Equus actuels et fossiles.

I - LA FAMILLE DES EQUIDAE

Dans la superfamille des Equoidea (figure I), la famille des Equidae peut être subdivisée en quatre sous-familles (Sondaar, 1969) d'après le stade d'adaptation locomotrice et alimentaire, au lieu des trois proposées par SIMPSON (1951).

Les Hyracotheriinae comprennent le célèbre Hyracotherium qui vivait il y a environ 60 millions d'années (MA), à l'Éocène inférieur (figure II) en Europe et en Amérique du Nord. Le nom d'Eohippus lui fut donné aux Etats Unis tant que la synonymie entre les deux genres ne fut pas établie mais il ne doit plus être utilisé puisque la priorité revient à Hyracotherium.

FIGURE I

L'ORDRE DES PERISSODACTYLES (INSPIRE DE THENIUS, 1980)

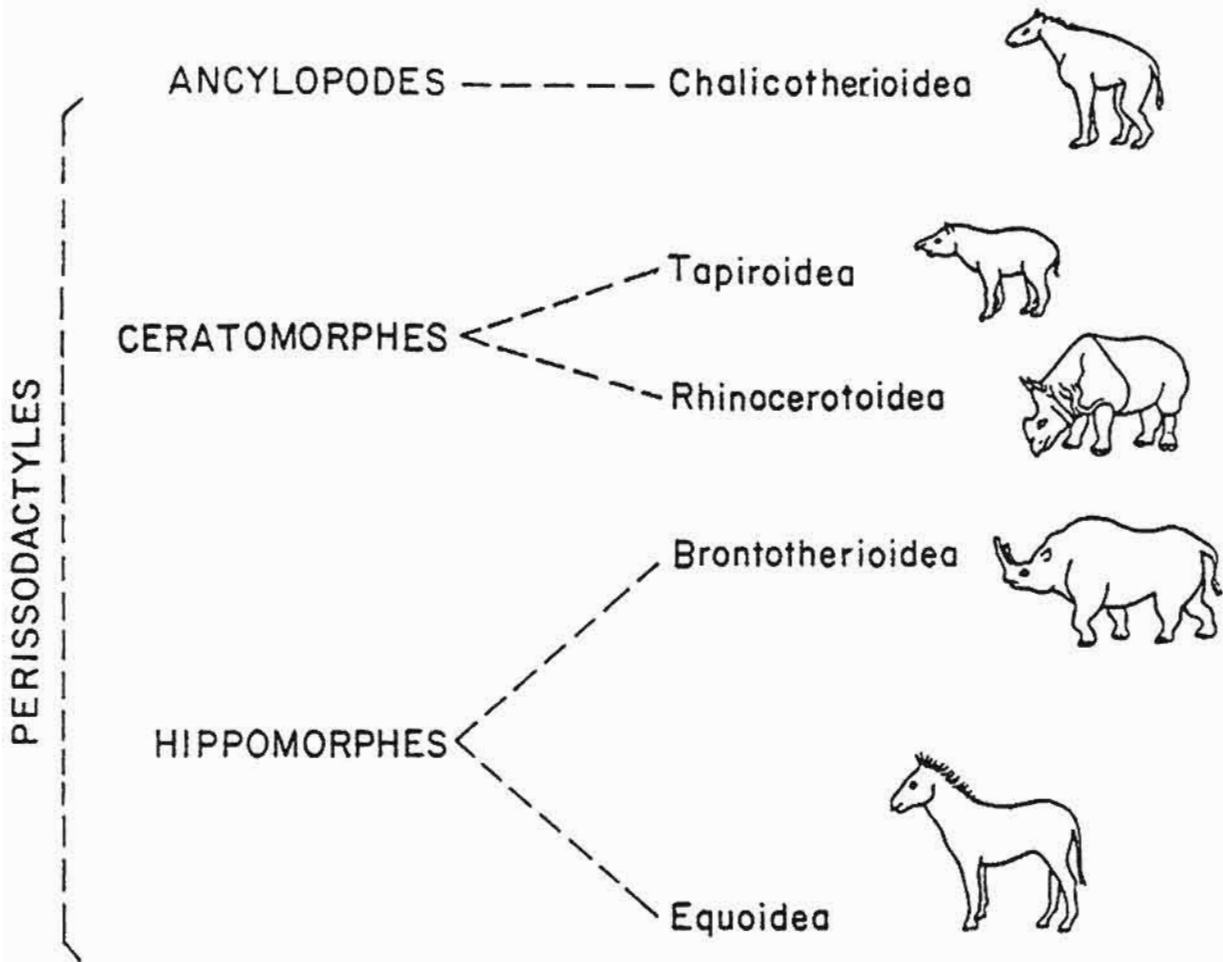
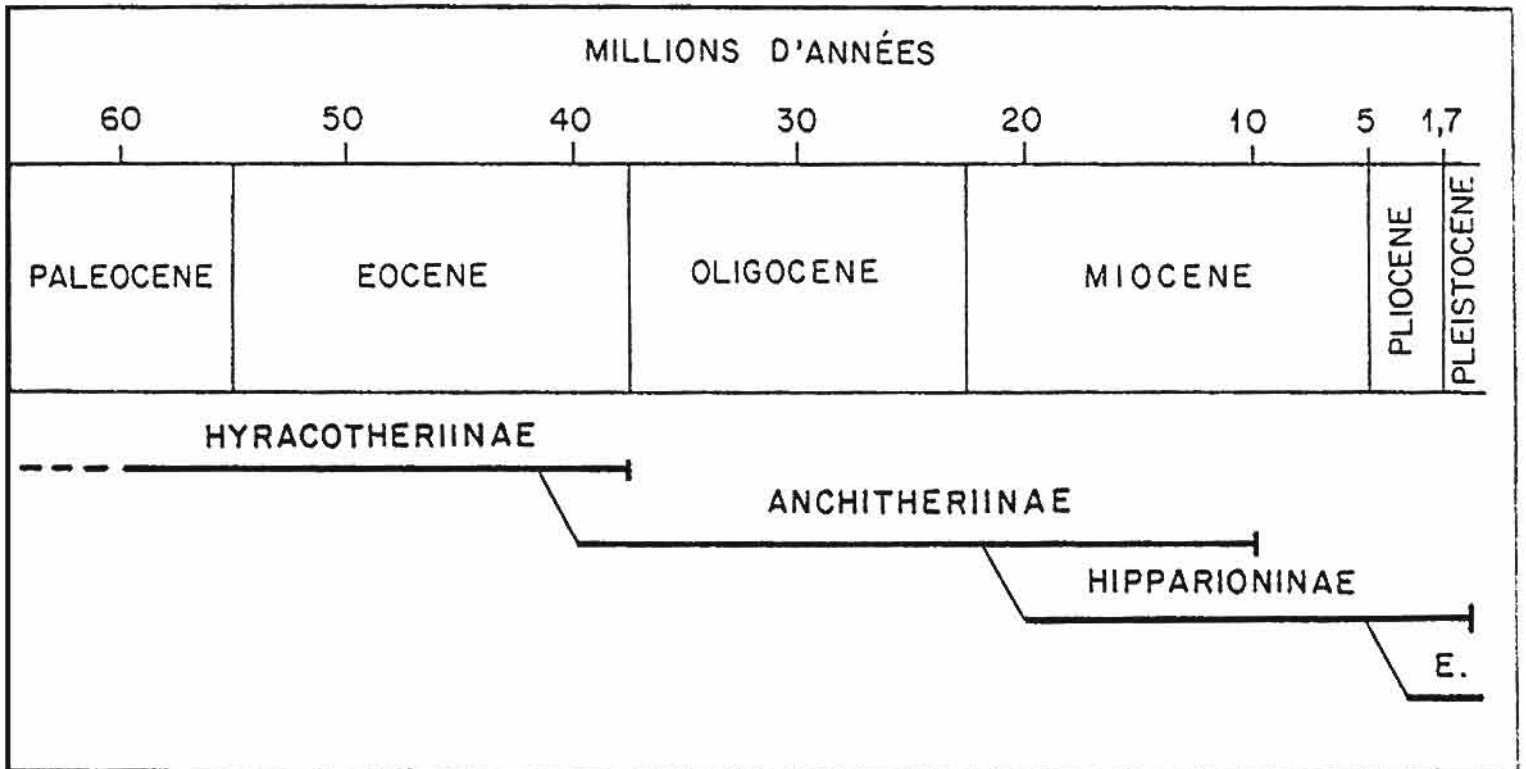


FIGURE II

CHRONOLOGIE DE L'EVOLUTION DE LA FAMILLE DES EQUIDAE



Ce lointain ancêtre des chevaux (figure III) avait la taille d'un chat ou d'un renard, un museau court et une longue queue. Les membres comprenaient quatre doigts et trois orteils reposant sur des coussinets comme ceux des carnivores actuels mais terminés par de petits sabots. Les mouvements antéro-postérieurs des articulations métapodiophalangiennes (boulets) étaient encore réduits ; en revanche, tous les doigts étaient fonctionnels et indépendants. La faible hauteur des dents jugales ou "brachyodontie" et la présence de tubercules arrondis ("bunodontie") sur la face occlusale ont suggéré une alimentation à base de feuilles et de fruits plutôt que d'herbe, qui use plus les dents. Au-delà de tout espoir, une preuve en a été apportée par les fossiles de Messel (FRANZEN, 1977). Le contenu stomacal miraculeusement conservé de Propalaeotherium messelense, vieux de 50 MA, a été examiné aux microscopes optique et électronique. On y a vu des débris végétaux et reconnu des stomates, orifices servant à la respiration et à l'excrétion et qui sont caractéristiques des faces inférieures de feuilles.

Tandis que la branche européenne des Hyracothères s'éteignait au cours de l'Eocène, la branche américaine se développait et donnait naissance au cours de l'Oligocène aux trois sous-familles suivantes : Anchitheriinae, Hipparioninae et Equinae.

Les Anchitheriinae sont bien représentés par l'Anchitherium miocène, premier Equidé à migrer vers l'Ancien Monde par le détroit de Béring. Les Anchitherium ont vécu entre il y a 25 à 10 MA (SONDAAR, 1971) ; ils étaient plus grands que les Hyracothères et avaient perdu un doigt à la main. Par ailleurs, ils ne différaient guère du groupe précédent et devaient donc mieux être adaptés à un habitat forestier qu'à des espaces ouverts herbeux.

Les Hipparioninae (figure IV) issus du groupe foisonnant et encore mal connu des Merychippus nord-américains (FORSTEN, 1975) ont aussi migré vers l'Ancien Monde et les représentants du genre Hipparion (FORSTEN, 1968) y ont progressivement remplacé les Anchithères. On estime que les premiers Hipparions sont arrivés en Europe il y a 12 MA et s'y sont éteints il y a environ 2,5 MA, peu après l'arrivée des Equus. En Afrique, les deux genres ont coexisté assez longtemps et les derniers Hipparions ont certainement été connus par nos ancêtres Homo d'il y a 400 000 ans (EISENMANN, 1979 a). Les Hipparions diffèrent entre eux par la taille et la gracilité ou robustesse des membres. Les pattes sont toujours tridactyles, mais fonctionnellement beaucoup plus proches du type monodactyle des Equidés actuels : la mobilité antéro-postérieure est prédominante, l'unguligradie est accentuée et on s'interroge sur l'importance du rôle joué par les doigts latéraux (SONDAAR, 1968 ; FORSTEN, 1973 ; HUSSAIN, 1975). Les dents sont évoluées, elles aussi : l'"hypsodontie" liée à une croissance prolongée de la couronne est remarquable chez certaines espèces ; la disposition de l'émail sur la surface occlusale permet le broyage de végétaux moins tendres que les feuilles. On peut ainsi supposer que certains au moins des Hipparions étaient herbivores et même que c'est l'extension des graminées au cours du Miocène qui a favorisé leur développement.

FIGURE III

RECONSTITUTION D'UN HYRACOTHERIUM VIEUX DE SOIXANTE
MILLIONS D'ANNEES

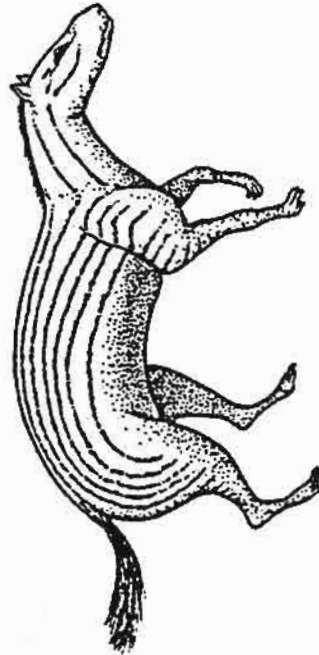
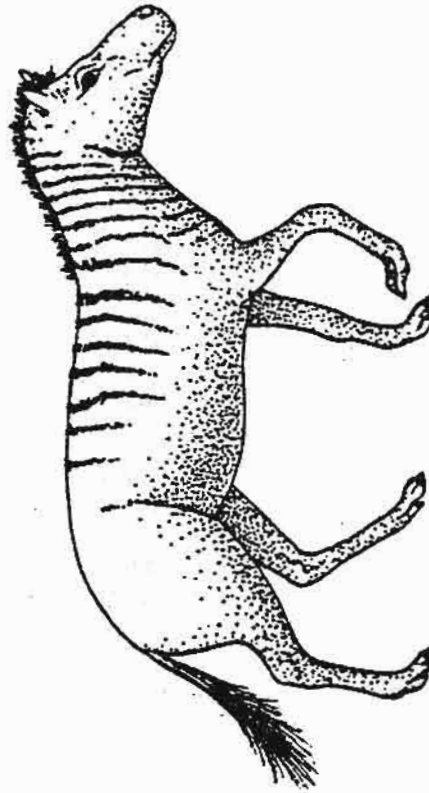


FIGURE IV

RECONSTITUTION D'UN HIPPARIONINE VIEUX DE
QUINZE MILLIONS D'ANNEES



Enfin, les Equinae apparaissent à leur tour en Amérique du Nord il y a environ 3 MA et migrent également vers l'ancien monde peut-être à plusieurs reprises. Ils ont atteint le stade monodactyle unguigrade ; leur articulation métapodiophalangienne est parfaitement adaptée à la course grâce au jeu de ressort des ligaments sésamoïdiens (CAMP et SMITH, 1942). Par l'hypsodontie, le développement des glandes salivaires et divers traits du tube digestif, les Equinae actuels apparaissent bien adaptés au régime herbivore. Ainsi, le système locomoteur, comme le mode de nutrition, en font des habitants d'espaces ouverts à sol dur, même si certains Equinae ont pu vivre sous des climats humides.

II - LE GENRE EQUUS

Parmi les Equus actuels, il est raisonnable de distinguer 6 groupes (ou sous-genres) : les Caballins, les Hémioniens, les Asiniens, les Zèbres de montagne, les Zèbres de plaine, les Zèbres de Grévy (EISENMANN, 1979 b, c, 1980 ; GROVES et WILLOUGHBY, 1981). Cette systématique découle des analyses multidimensionnelles des crânes (EISENMANN et TURLOT, 1978), aussi bien que des comparaisons de formats et de proportions des membres (WILLOUGHBY, 1974 ; EISENMANN, 1979 d). La systématique et la phylogénie se compliquent dès qu'on se tourne aussi vers les formes fossiles. De nombreuses espèces sont mal définies faute de matériel adéquat ; certaines formes nord - et sud américaines ne rentrent dans aucun des cadres actuels. Ainsi, Equus occidentalis de Californie, encore vivant il y a quelques milliers d'années, n'a aucun rapport direct avec les Equus actuels bien que certains le rapprochent des zèbres de plaine (WILLOUGHBY, 1974 ; BENNETT, 1980). L'Amérique du Nord a aussi donné naissance à des formes de très grande taille dont les dents jugales inférieures ont des dessins d'émail particuliers et dont les métapodes sont sveltes ; leurs restes sont souvent associés dans les mêmes gisements, et parfois confondus au niveau de la systématique, avec ceux d'une autre espèce de grande taille, Equus scottii, premier Equus caballin.

III - LES "CHEVAUX"

Si la définition morphologique et biologique d'un cheval actuel est relativement aisée malgré l'existence de races variées, la définition purement ostéologique du groupe caballin est plus difficile.

Les études multidimensionnelles réalisées sur 35 paramètres mesurés sur chacune des têtes osseuses de 350 Equus actuels, dont 17 chevaux sauvages (E. przewalskii) et 27 domestiques (E. caballus) ont montré que les crânes de ces deux échantillons se distinguent bien de ceux des autres Equus actuels et assez peu entre eux (EISENMANN, 1980).

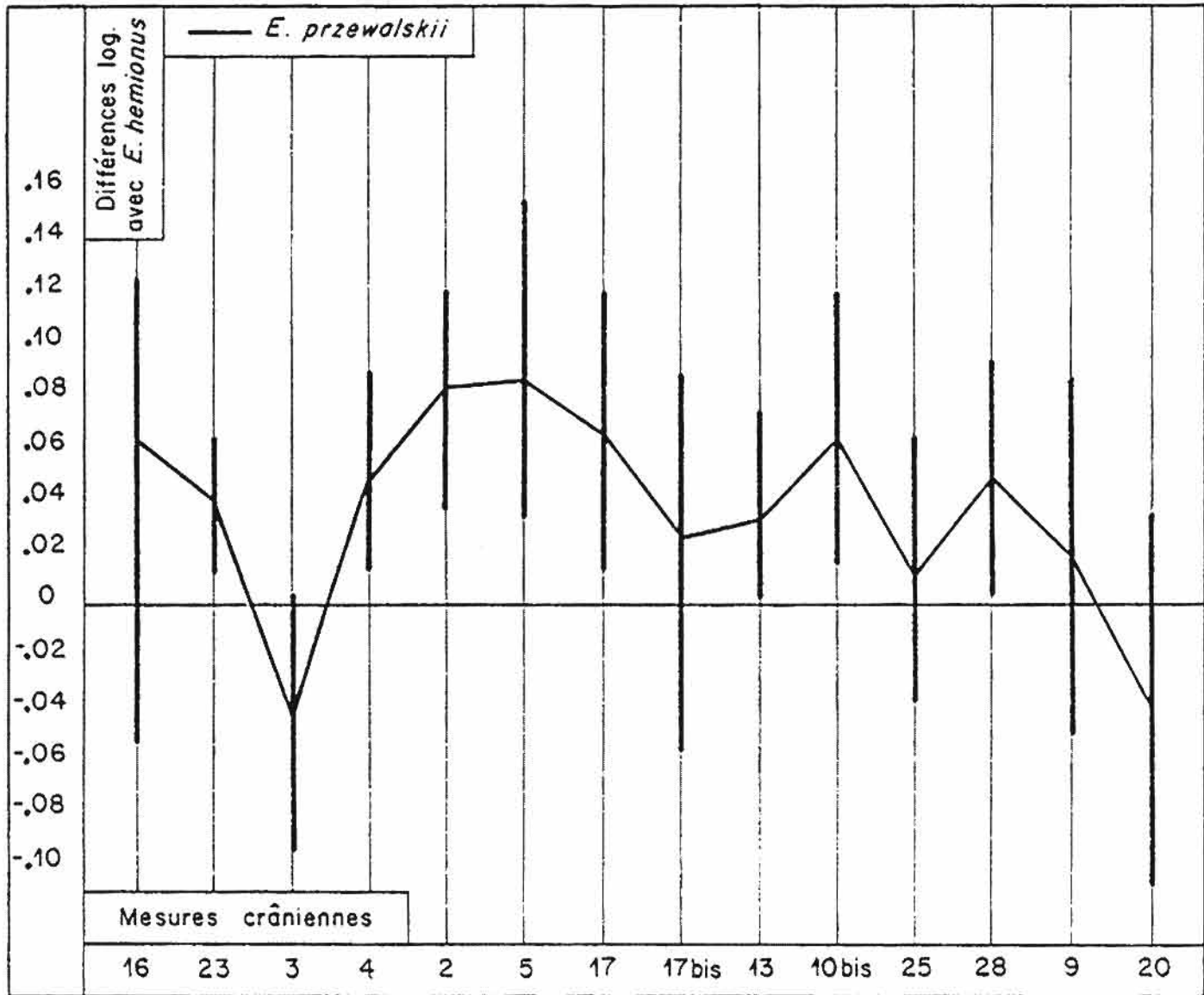
Ils sont caractérisés par un occiput étroit, des orbites à position assez postérieure, un vomer éloigné du basion et rapproché du palais, un palais long, un museau long et large, un front large, des choanes larges et courtes. Sur les dents jugales supérieures, les protocônes sont longs (EISENMANN, 1980). Les dents jugales inférieures présentent un dessin typique de l'émail (EISENMANN, 1981) dit "caballin". Les incisives inférieures sont en général pourvues de cornets complets (EISENMANN, 1979 e).

Une étude approfondie de toutes les formes caballines fossiles et des races caballines actuelles est en cours. Aujourd'hui, il est déjà possible de commenter l'évolution des chevaux à partir des crânes de quelques-uns d'entre eux. Les caractères craniens sont analysés sur des diagrammes de rapports (figure V à VIII) qui comparent les logarithmes des mesures moyennes des chevaux, entre eux et avec E. hemionus, espèce arbitrairement choisie comme référence (c'est-à-dire que les logarithmes de ses mesures craniennes se trouvent sur la ligne zéro des graphiques). Les mesures comparées sont celles qui se sont montrées les plus intéressantes au cours des analyses multidimensionnelles.

1. LE PLUS ANCIEN CHEVAL CONNU : EQUUS SCOTTI

Cette espèce texane est probablement contemporaine de la fin de la première glaciation (0,9 à 0,7 MA). Le graphique (figure VI) établi à partir de trois crânes (AMNH 10612 et 10608 de New York et Berkeley ; P 12895 de Chicago) diffère peu de celui d'E. przewalskii (figure V, établi à partir de 24 crânes) sauf par la relative étroitesse des choanes (mesure 10 bis) et de l'occiput (mesure 16) et par la relative longueur des choanes et de la distance entre le vomer et le palais (mesures 9 et 3). Pour ces caractères qui sont primitifs à l'intérieur du genre Equus, E. scotti n'a pas encore réalisé le type caballin actuel. Mais contrairement à l'hypothèse de BENNETT (1980) ce ne peut pas être un Hémionien.

FIGURE V
 DIAGRAMME DES RAPPORTS DES CRANES d'EQUUS
 PRZEWALSKII



Moyennes et intervalles de variations, sur 24 crânes, des mesures de :
 16 = largeur de la protubérance occipitale externe ; 23 = ligne o-
 culaire antérieure ; 3 = distance entre bords postérieurs du palais et
 du vomer ; 4 = distance entre bord postérieur du vomer et basion ;
 2 = longueur du palais ; 5 = longueur du museau ; 17 = largeur maximale
 du museau ; 17 bis = largeur minimale du museau ; 13 = largeur frontale ;
 10 bis = largeur des choanes ; 25 = hauteur de la face ; 28 = hauteur
 du crâne ; 9 = longueur des choanes ; 20 = hauteur du méat auditif
 externe.

Pour la technique et la description détaillée des mesures, voir
 EISENMANN, 1980 ;
 Pour le principe détaillé des diagrammes de rapports, voir EISENMANN
 1979 d.

FIGURE VI

DIAGRAMMES DES RAPPORTS DES MOYENNES DE TROIS CRANES D'E. SCOTTI ET DE TROIS CRANES D'E. NIOBRARENSIS

(Voir aussi légende de la figure V)

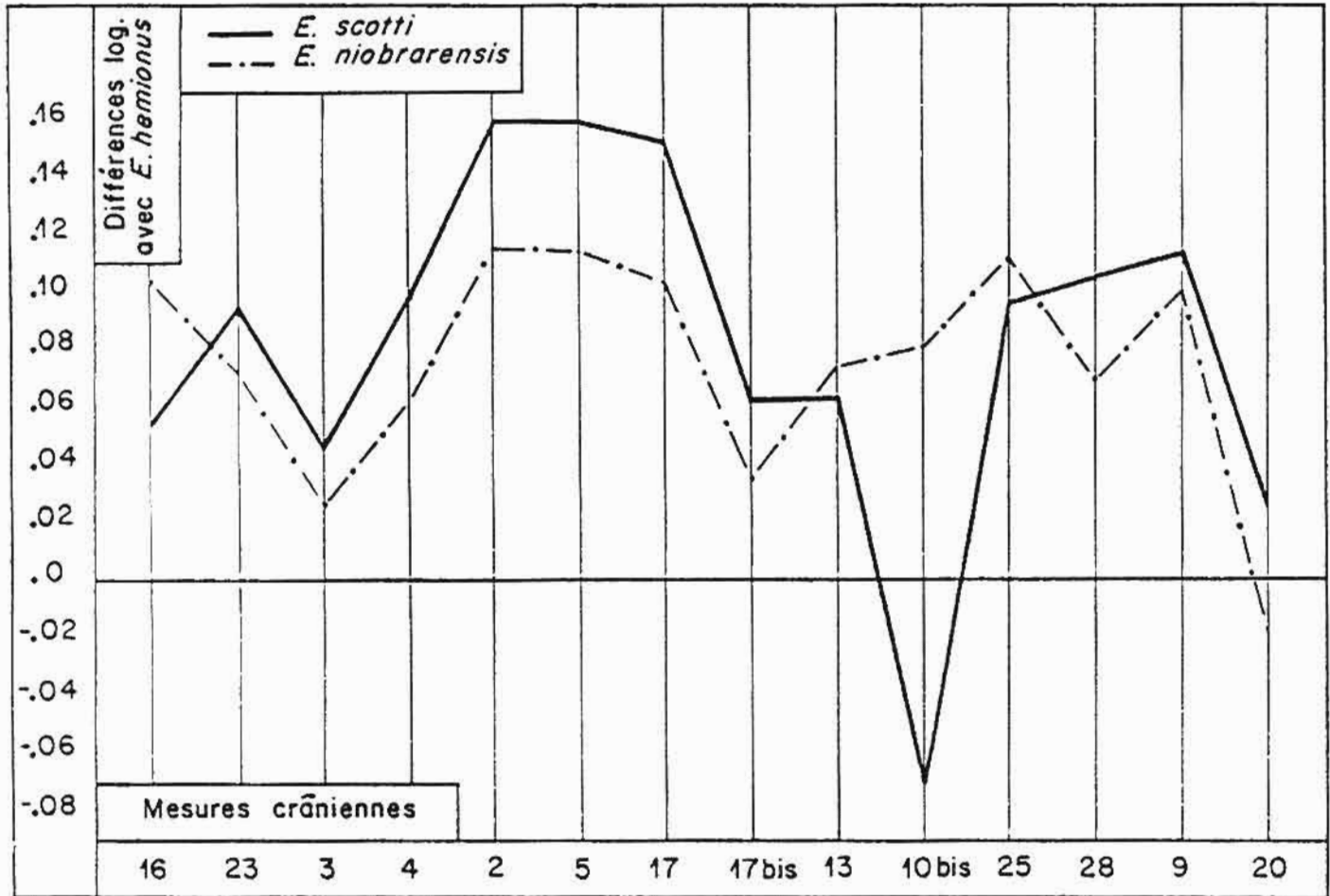


FIGURE VII

DIAGRAMMES DES RAPPORTS DES MOYENNES DE TROIS CRANES DE
CHEVAUX BOULONNAIS, DEUX FLAMANDS ET DEUX PERCHERONS

(Voir aussi légende de la figure V)

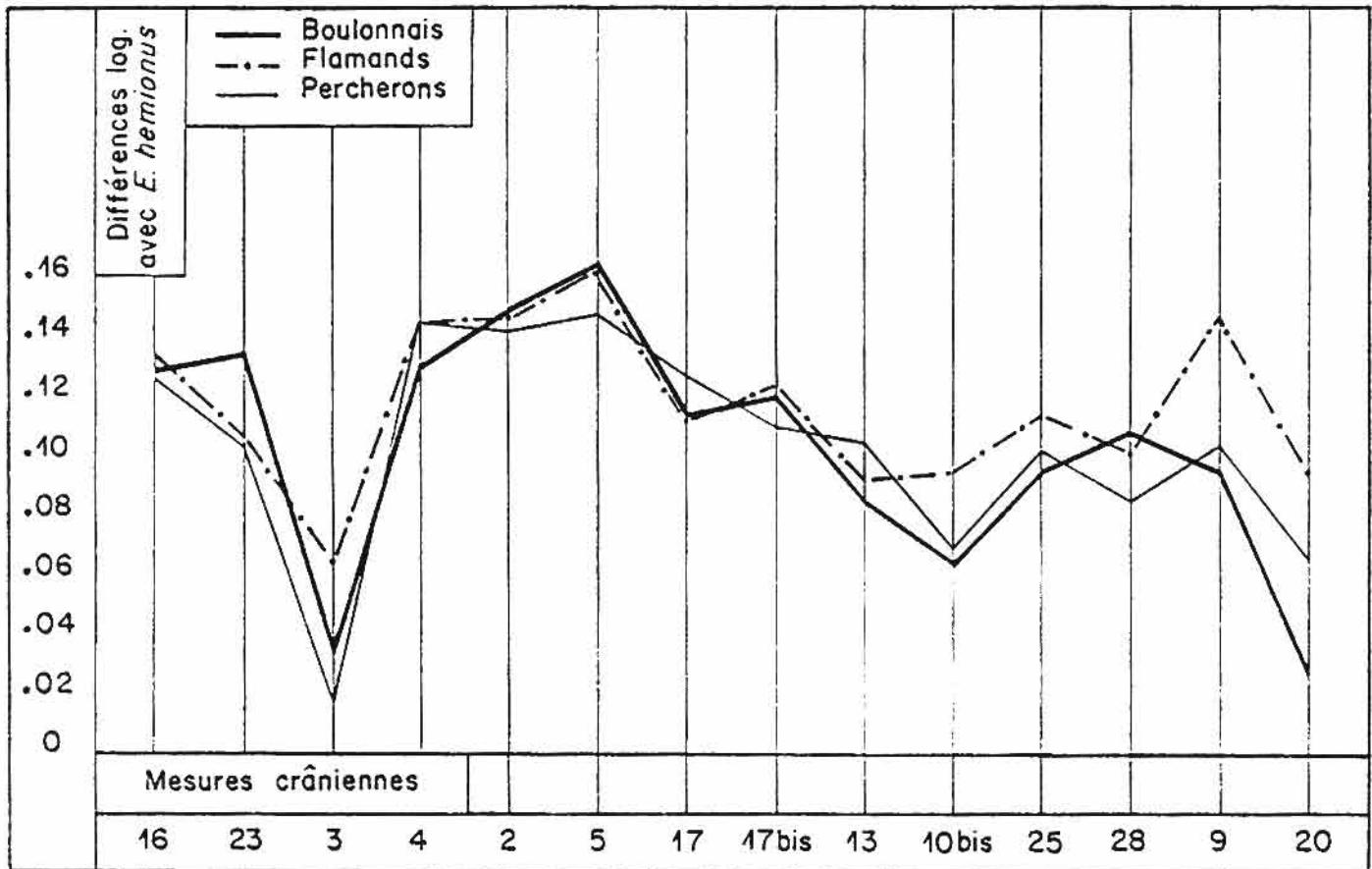
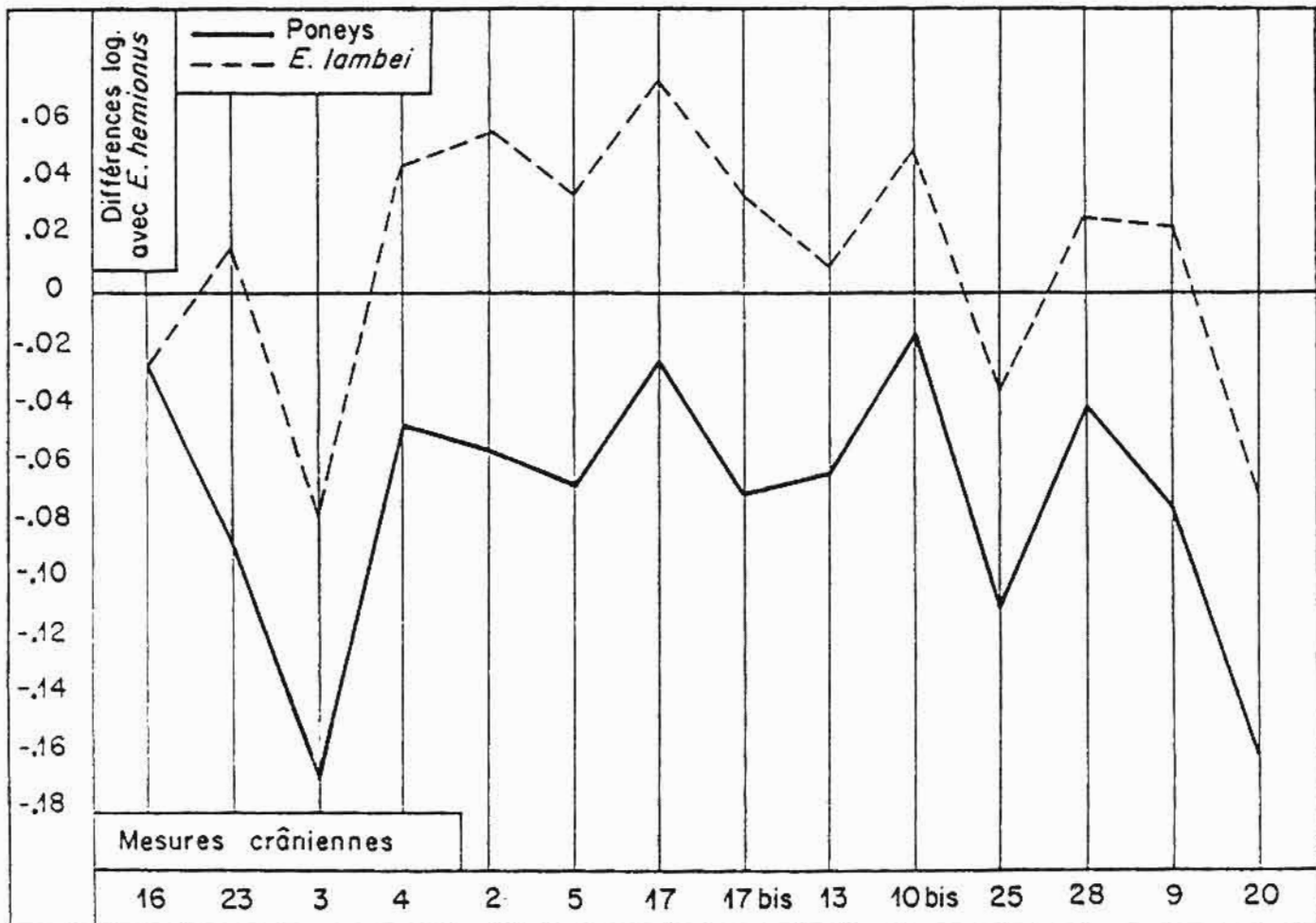


FIGURE VIII
 DIAGRAMMES DES RAPPORTS D'UN CRANE D'E. LAMBEI ET
 DES MOYENNES DE QUATRE CRANES DE PONEYS
 (voir aussi légende de la figure V)



2. EQUUS NIOBRARENSIS

Décrits sous des noms différents (HAY, 1913 a,b, 1915) trois crânes du Pléistocène du Nebraska (USNM 4999, 7700 et 7868, Washington) appartiennent certainement à cette même espèce, bien que le dernier ait été rapproché du zèbre de montagne (BENNETT, 1980). Le graphique (figure VI) montre, par rapport à E. Scotti, un élargissement de l'occiput et des choanes (mesures 16 et 10 bis). La ressemblance avec E. przewalskii (figure V) s'accroît ; les seules différences notables concernent la hauteur de la face (mesure 25) et la longueur des choanes (mesure 9).

3. EQUUS LAMBEI, EQUUS GERMANICUS, EQUUS GALLICUS

Outre E. scotti et E. niobrarensis, au moins une autre forme caballine (par la plupart des caractères définis plus haut) vivait en Amérique du Nord au cours du Pléistocène. Décrit par Hay (1917), le crâne d'E. lambei provient du territoire du Yukon au Canada ; son âge exact est inconnu ; le crâne est conservé à Washington (USNM 8426). Le graphique (figure VIII) montre que le crâne est plus petit que celui d'E. niobrarensis (figure VI) et qu'il présente un occiput et un front relativement étroits (mesures 16 et 13), un museau court (mesure 5) et une face basse (mesure 25). La plupart de ces caractères distinguent aussi E. lambei d'E. przewalskii.

Au cours de la dernière glaciation, il y a moins de 100 000 ans, vivaient en Europe des espèces (ou des formes) "caballines" connues sous les noms d'Equus germanicus et Equus gallicus (ou E. caballus germanicus et E. caballus gallicus) ; le second dériverait du premier. Les crânes sont imparfaitement connus mais il semble bien que les fossiles de Remagen (GROMOVA, 1949), de Grenelle (PRAT, 1968) et de Jaurens (MOURER-CHAUVIRE, 1980) ressemblent, en plus grand, à E. lambei. Ils ont en tout cas un museau relativement court et un front étroit.

4. LES RACES ACTUELLES DE CHEVAUX "LOURDS"

Le matériel étudié ici est restreint aux crânes conservés à Paris, aux laboratoires d'Anatomie comparée (A.C.) et des Mammifères et Oiseaux du MNHN (Muséum National d'Histoire Naturelle) Il comprend trois "Boulonnais" (A 14095, 1930-27 et 1930-32) 2 "Flamands" (1930-28 et 1930-29) et 2 "Percherons" (1940-399 et 1977-84). D'après les renseignements obtenus en réponse à une enquête lancée auprès des autres Musées d'histoire naturelle de France, un nombre à peu près égal de crânes pourrait se trouver en province.

En attendant la récolte de données plus riches, les graphiques (figure VII) montrent que les trois races étudiées sont très proches par les dimensions et les proportions crâniennes. La plupart des mesures dépassent les valeurs maximales observées sur 24 crânes d'E. przewalskii. Par rapport à cette espèce, les choanes sont relativement plus étroites et plus longues (mesures 10 bis et 9) et la face plus haute (mesure 25). Les mêmes caractères rapprochent les chevaux lourds actuels d'E. niobrarensis (figure VI). La longueur du museau est beaucoup plus forte que dans le groupe E. lambei - E. germanicus - E. gallicus ; les choanes sont plus étroites et la face plus haute.

5. LES PONEYS ACTUELS

Quatre crânes ont été étudiés, dont deux sans autre spécification (A 2318 et 1937-51 du laboratoire d'A.C. du MNHN) et deux qualifiés de "Shetland" (FM 46019 de Chicago et 1950-8 d'A.C.). Toutes les mesures, sauf la largeur occipitale (mesure 16), sont inférieures aux valeurs minimales d'E. przewalskii. La figure VIII montre une similitude remarquable entre les proportions des crânes de poneys et celui d'E. lambei, sauf pour la largeur occipitale, relativement plus grande chez les poneys. Notons que la variation intraspécifique de cette mesure est spécialement élevée (figure V) de sorte que cette différence peut ne pas être significative.

6. Ainsi d'après les données dont je dispose actuellement, les caballins peuvent être divisés en deux groupes : formes à museaux longs avec E. scotti, E. niobrarensis, E. przewalskii, chevaux Boulonnais, Flamands et Percherons. (Le cheval de Mosbach, en Allemagne, vieux de 500 000 ans environ, appartient aussi à ce groupe qui comprend des crânes de tailles moyennes et grandes) ; formes à museaux courts avec E. lambei, E. germanicus, E. gallicus, certains poneys, notamment de Shetland (au même groupe se rapporte E. chosaricus qui vivait il y a 400 000 ans sur les bords de la Volga ; les tailles peuvent être petites, moyennes ou grandes).

A l'intérieur de chaque groupe, les crânes peuvent différer par la hauteur de la face ou la largeur des choanes et de l'occiput. Malheureusement ces caractères sont plus variables ou plus difficiles à apprécier sur les fossiles, de sorte que la longueur du museau paraît être un critère de distinction plus fiable.

CONCLUSIONS

On dit souvent que les Equidés sont un groupe dont l'évolution est bien documentée et claire. En réalité, nous sommes loin d'avoir démêlé l'émergence des formes tridactyles-miocènes et monodactyles-pliocènes ainsi que leur évolution, si ce n'est dans les grandes lignes. Un énorme travail reste à faire dans la description des formes d'Amérique du Nord et du Sud.

Si on considère les problèmes concernant les chevaux au sens strict, il apparaît que la définition des caractères caballins à partir du matériel étudié en analyses multidimensionnelles des crânes doit être reconsidérée.

Certains crânes fossiles et actuels qui appartiennent à l'évidence à des chevaux, sortent du cadre "caballin". Les seuls caractères qui semblent constants chez les chevaux sont l'étroitesse de l'occiput, la position du bord postérieur du vomer (plus proche du palais que du basion), la longueur du palais et la largeur du museau ; ces caractères sont bien sûr "relatifs" à ceux qu'on observe chez les autres Equus (Hémiones, Anes et Zèbres).

L'existence d'au moins deux morphologies crâniennes chez les chevaux pose un problème d'interprétation de l'évolution des Caballins, et par conséquent de systématique. Faut-il considérer que les deux groupes distingués comprennent des races, des variétés, des sous-espèces ou des espèces ? Il est certainement trop tôt pour en décider. J'ai utilisé ici des noms d'espèces mais la question sera à reconsidérer quand nos connaissances des chevaux actuels et fossiles se seront complétées.

Depuis le XIX^e siècle, avec SANSON, jusqu'à nos jours avec BOKONYI, EBHARDT, NOBIS, de nombreux travaux ont cherché à préciser l'origine des races domestiques. Un bon résumé en a été donné par GROVES (1974). Toutefois le moment semble venu d'envisager une synthèse bibliographique détaillée de la question, en tenant compte notamment des recherches en biologie et biochimie.

Parallèlement, la nouvelle approche à l'étude des crânes, fondée sur la comparaison graphique de leurs proportions, devra être étendue à un matériel plus riche en fossiles et plus représentatif des différentes races actuelles. Un premier pas a été fait dans ce sens par l'inventaire que l'Unité Etudes et Réalisations Pédagogiques sur le Cheval du CEREOPA a entrepris des restes ostéologiques de chevaux conservés actuellement en France ; il semble en effet plus difficile de rassembler un bon échantillon de crânes de Percherons que de zèbres de Grévy !

Bibliographie

- . Bennett, D.K., 1980. - Stripes do not a zebra make. Part I : A cladistic analysis of Equus. Syst. Zool., 29 (3) : 272-287, 6 fig., 1 tabl.
- . Bourdelle, E., 1955. - Sous-ordre des Hippomorpha, famille des Equidae Gray, 1821. In P.P. Grassé : Traité de Zoologie, 17 (1) : 1006-1088, fig. 961-1030, Masson Ed. Paris.
- . Camp, C.L. & Smith, N., 1942. - Phylogeny and function of the digital ligaments of the horse. Mem. Univ. California, 13 (2) : 69-124, 41 fig., 4 pl.
- . Eisenmann, V., 1979 a. - Le genre Hipparion (Mammalia, Perissodactyla) et son intérêt biostratigraphique en Afrique. Bull. Soc. géol. France, 21 (3), sér. 7 : 277-281, 1 fig.
- . Eisenmann, V., 1979 b. - Les Chevaux (Equus sensu lato) fossiles et actuels : étude craniologique et odontologique. Thèse Doctorat d'Etat Sci. nat., Univ. P. et M. Curie (Paris VI) : 1-444, 121 fig., 28 pl., 106 tabl.
- . Eisenmann, V., 1979 c. - Caractères évolutifs et phylogénie du genre Equus (Mammalia, Perissodactyla). C. r. Acad. Sci. Paris, 288, sér. D : 497-500, 3 fig.
- . Eisenmann, V., 1979 d. - Les métapodes d'Equus sensu lato (Mammalia, Perissodactyla). Géobios 12 (6) : 863-886, 19 fig., 11 tabl.
- . Eisenmann, V., 1979 e. - Etude des cornets des dents incisives inférieures des Equus (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. Palaeontographia italica, 71 (n.s. 41) : 55-75, 3 fig., 2 pl., 3 tabl.
- . Eisenmann, V., 1980. - Les Chevaux (Equus sensu lato) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. Cah. Paléont. : 1-186, 67 fig., 22 pl., 72 tabl., CNRS Ed. Paris.
- . Eisenmann, V., 1981. - Etude des dents jugales inférieures des Equus (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. Palaeovertebrata, 10 (3-4) : 127-226, 19 fig., 4 pl., 32 tabl.
- . Eisenmann, V. & Turlot, J.C., 1978. - Sur la taxinomie du genre Equus : description et discrimination des espèces actuelles d'après les données craniométriques. Cah. Analyse des Données, 3 (2) : 179-201, 12 fig., 6 tabl.
- . Forstén, A.M., 1968. - Revision of the Palearctic Hipparion. Acta Zool. Fenn., 119 : 1-134, 42 fig., 4 pl., 27 tabl.
- . Forstén, A.M., 1973. - Evolutionary changes in the metapodials of fossil horses. Comm. Biologicae Helsinki, 69 : 1-18, 7 fig., 5 tabl.
- . Forstén, A.M., 1975. - The fossil horses of the Texas Gulf coastal plain : a revision. The Pearce Sellards Ser. (22) : 1-86, 7 fig., 39 tabl.

- . Franzen, J., 1977. - Urpferdchen und Krokodile Messel vor 50 Millionen Jahren. Kleine Senckenb.-Reihe 7, Senckenb. Naturforschenden Gessellschaft : 1-36, 23 fig.
- . Gromova, V., 1949a.- Istorija loshadej (roda Equus) v Starom Svete. Chast' 1. Obzor i opisanie form. Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R., 17 (1) : 1-373, 53 fig. 8 pl., 20 tabl.
- . Gromova, V., 1949 b .- Istorija loshadej (roda Equus) v Starom Svete. Chast' 2. Evoljutsija i klasifikatsija roda. Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R., 17 (2) : 1-162, 15 fig., 30 tabl.
- . Groves, C.P., 1974. - Horses, Asses and Zebras in the Wild . David & Charles Eds, London : 1-192, 12 fig., 16 pl.
- . Groves, C.P. & Willoughby, D.P., 1981. - Studies on the taxonomy and phylogeny of the genus Equus. 1. Subgeneric classification of the recent species. Mammalia, 45 (3) : 321-354, 14 fig., 8 tabl.
- . Hay, O.P., 1913a.- Notes on some fossil horses with descriptions of four new species. Proc. U.S. Nat. Mus., 44 (1969) : 569-594, 28 fig., 5 pl.
- . Hay, O.P., 1913 b . - Description of the skull of an extinct horse found in Central Alaska. Smithson. Miscell. Coll. 61 (2) : 1-18, 8 fig., 2 pl.
- . Hay, O.P., 1915. - Contributions to the knowledge of the mammals of the Pleistocene of North America. Proc. U.S. Nat. Mus., 48 : 515-573, 5 fig., pl. 30-37, tabl.
- . Hay, O.P., 1917. - Description of a new species of extinct horse, Equus lambei, from the Pleistocene of Yukon Territory. Proc. U.S. Nat. Mus., 53 : 435-443, 3 pl.
- . Hussain, S.T., 1975. - Evolutionary and functional anatomy of the pelvic limb in fossil and recent Equidae (Perissodactyla, Mammalia). Anat., Hist., Embryol., 4 : 179-222, 14 fig.,
- . Mourer-Chauviré, C., 1980. - Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens, à Nespouls, Corrèze, France : les Equidés (Mammalia, Perissodactyla). Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon, 18 : 17-60, 6 fig., 5 pl., 28 tabl.
- . Prat, F., 1968. - Recherches sur les Equidés pléistocènes de France. Thèse Doctorat d'Etat, Sci. nat., Fac. Sci. Bordeaux, 4 vol. : 1-662, 149 fig., 126 tabl.
- . Simpson, G.G., 1951. - Horses. The story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history. Oxford Univ. Press, New York : i-xvi + 247 p., 34 fig., 32 pl.

- . Sondaar, P., 1968. - The osteology of the manus of fossil and recent Equidae with special reference to phylogeny and function. Koninkl. Nederl. Akad. van Wetenschappen, 25 (1) : 1-76, 25 fig., 5 pl., 18 tabl.
- . Sondaar, P., 1969. - Some remark on horse evolution and classification. Z. f. Säugetierkunde, 34 (5) : 307-311, 1 fig.,
- . Sondaar, P., 1971. - An Anchitherium from the Vallesian of Soblay (Ain, France). In Ve Congr. du Néogène Méditerranéen, Lyon 1971, Mém. B.R.G.M. 1 (78) : 247-252, 1 pl., 1 tabl.
- . Thenius, E., 1980. - Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York : 1-375, 112 fig.
- . Viret, J., 1958. - Perissodactyla. In J. Piveteau : Traité de Paléontologie, t. VI, vol. 2 : 368-475, 112 fig., 1 pl., Masson Ed. Paris.
- . Willoughby, D.P., 1974. - The empire of Equus. Barnes Ed., New York : 1-475, 251 fig., 31 tabl.

° °