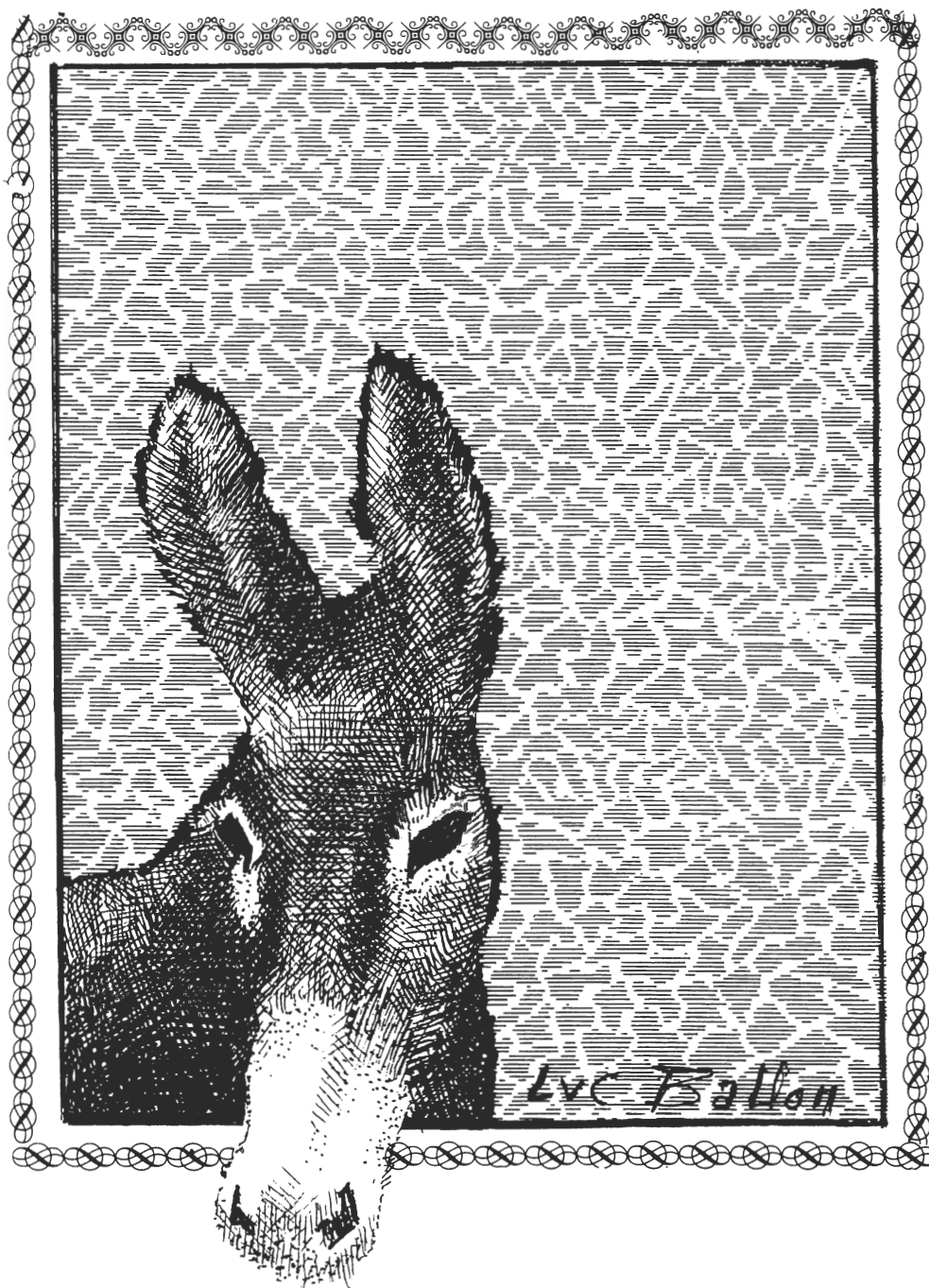


L'ANE



L'ORIGINE DES ÂNES : QUESTIONS ET RÉPONSES PALÉONTOLOGIQUES

Véra EISENMANN

URA 12 et URA 1415 du CNRS, Laboratoire de Paléontologie,
Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France

Résumé — L'examen des restes osseux et dentaires des ânes actuels sauvages et domestiques, permet de définir certains caractères anatomiques spécifiques des ânes. L'application de ces critères à l'étude des fossiles "asiniens", montre que les ânes proprement dits forment une espèce probablement différenciée il y a quelques centaines de milliers d'années en Afrique.

Qu'est-ce qu'un âne ?

Poser cette question au début d'une journée d'étude de la Société d'Ethnozootechnie consacrée à cet animal peut paraître une provocation. Elle me paraît cependant nécessaire en particulier à cause de deux mots présents dans le titre de la communication : "paléontologique" et "origine".

Nous savons reconnaître un âne, en tout cas domestique, et le distinguer d'un cheval ou d'un zèbre : les oreilles, la crinière et la robe ne laissent pas de doute. S'il faut distinguer l'âne d'un hémione, cela devient déjà moins évident. Ce n'est pas par hasard que les noms d'hémione et d'hémi-âne font allusion à l'aspect demi-âne ou demi-cheval de ces équidés ni que le nom d'onagre, littéralement "âne sauvage" a été attribué à certains d'entre eux (George, 1869). De nombreuses raisons biologiques permettent toutefois d'affirmer que les ânes appartiennent bien à une espèce différente des hémiones et, *a fortiori*, des zèbres et des chevaux.

Parmi les ânes sauvages actuels, les zoologues distinguent en général l'âne de Somalie et l'âne de Nubie en se fondant sur la présence éventuelle et le développement relatif de zébrures aux pattes et de bandes dorsale et cruciale sur le tronc. Groves (1966, 1986) a cependant montré toute la complexité de la question : ni les ânes de Nubie, ni les ânes de Somalie ne constituent des ensembles homogènes du point de vue de leur extérieur. Il semble exister un cline permettant de passer du type "âne de Nubie" où la bande cruciale est courte mais très marquée (Atbara) au type "âne de Somalie" où la bande, quand elle existe, est longue et faible (Danakil, Djibouti, Ogaden, Somalie). Les ânes des collines de la Mer Rouge, du nord de l'Érythrée ont des robes intermédiaires et certains ânes provenant de Somalie n'ont pas de bande cruciale du tout. Comme ces observations concernent des "populations" de seulement 6 à 19 individus, on conçoit les difficultés de leur interprétation. Il faut admettre que notre connaissance des ânes sauvages, même actuels, est très limitée du fait de leur rareté, alliée à la possibilité de retour à l'état sauvage de formes plus ou moins domestiques, ou hybrides de domestiques, qui ont pu être décrites comme des sous-espèces (*E. africanus taeniopus* et *E. africanus diana* par exemple).

D'après Groves, ni l'âne de Nubie, ni l'âne de Somalie ne sont des candidats satisfaisants au rôle d'ancêtre de nos ânes domestiques, si on en juge par l'extérieur : les ânes domestiques actuels ont des

colorations différentes, notamment au niveau des oreilles, et une raie cruciale à la fois longue et bien marquée. Quant à l'âne du Maghreb, troisième sous-espèce possible d'âne sauvage, son extérieur ne nous est connu que par quelques figurations. Camps (1984) attire l'attention sur la petite taille des oreilles et suppose qu'il s'agit d'un zèbre peu ou pas rayé. Enfin, un âne sauvage a probablement existé au Sahara. D'après Groves, il pourrait ressembler en plus petit à l'âne de Nubie.

Les paléontologues sont confrontés à des difficultés supplémentaires. La première tient au fait qu'ils ne voient de l'animal que ce qui est d'habitude caché : le squelette et les dents. Il leur faudra donc établir un pont, une sorte de correspondance, entre les caractères extérieurs évidents, et des caractères osseux qui ne le sont pas toujours. La deuxième difficulté tient au fait qu'ils ont rarement à leur disposition un squelette entier, c'est-à-dire une association de caractères. Il leur faudra donc se fier à la fameuse loi des corrélations de Cuvier et supposer qu'un caractère "asinien", même isolé, fait nécessairement partie d'un ensemble "asinien" et permet donc de reconnaître un âne. En admettant que cela soit bien le cas pour les animaux actuels, s'intéresser à leur origine implique qu'on s'intéresse à quelque chose de différent de la forme actuelle. Et les problèmes de corrélation entre caractères en prennent encore plus d'acuité. Enfin, les paléontologues ont aussi affaire à des espèces plus ou moins "asiniennes" disparues, comme l'*E. lylei* d'Afrique du Sud et l'*E. hydruntinus* d'Europe, dont les affinités sont loin d'être claires.

Finalement, aborder la question "qu'est-ce qu'un âne ?" va me permettre de justifier les incertitudes ou les absences de réponses paléontologiques concernant son origine.

Principaux caractères ostéologiques des ânes

Crâne

Les analyses factorielles des correspondances (Eisenmann et Turlot, 1978) permettent de visualiser les relations qui existent entre les proportions crâniennes des chevaux, hémiones, ânes et zèbres actuels. On constate que les crânes d'ânes "s'opposent" à ceux des zèbres de plaine et sont "intermédiaires" entre ceux des hémiones et des zèbres de montagne (fig. 1). Leurs caractéristiques principales sont la largeur du front (T13), le développement du méat auditif externe (O20) et la longueur du vomer (L3). Aucun de ces caractères n'est toutefois uniquement propre aux ânes. D'autre part, l'étendue des nuages représentant chaque taxon et leurs chevauchements attirent l'attention sur la variation individuelle qui interfère avec les différences entre taxons.

Les crânes d'ânes domestiques sont en général plus petits que ceux des ânes sauvages (tableau 1). Ils ressemblent plus aux crânes provenant d'Atbara (Nubie) qu'aux autres, mais leurs palais et museaux (mesures 2-5 et 5 de la fig. 2) sont relativement plus courts. Les ânes du Poitou se distinguent des domestiques non seulement par la grande taille mais aussi par l'étroitesse des choanes et la hauteur de la face (mesures 10 et 25 de la fig. 2). Enfin les ânes blancs d'Égypte, plus grands que les ânes sauvages actuels mais plus petits que les ânes du Poitou, ressemblent plutôt aux ânes de Somalie (fig. 3); leurs choanes sont étroites, comme chez les ânes du Poitou.

Dents jugales supérieures

Les protocônes sont relativement petits et l'émail peu plissé. La variation individuelle est très forte et interfère ici aussi avec les différences entre espèces : il peut être possible de distinguer deux échantillons en comparant leurs moyennes, mais pas toujours deux dents. Par ailleurs, aucun caractère n'est propre aux ânes : le protocône est court chez de nombreux Équidés primitifs, l'émail est peu plissé chez tous les Équidés dont l'alimentation est sèche. Les jugales supérieures ne peuvent être qu'un élément d'appoint pour la détermination d'un âne.

Dents jugales inférieures

La forme de la double boucle est commune aux ânes, aux zèbres, et à de nombreuses formes primitives. Elle se distingue en général bien de celle qu'on observe chez le cheval (Eisenmann, 1981, fig. 3 et 5). La distinction peut être impossible avec certains hémiones.

Au niveau des trois molaires, le sillon lingual est en général court, comme chez les hémiones. Ce sillon est long chez la plupart des zèbres et la plupart des Équidés primitifs (Eisenmann, 1981, fig. 2A). Le raccourcissement du sillon lingual est peut-être une adaptation à une alimentation sèche. Un sillon court s'observe parfois aussi chez des chevaux.

En somme, une série jugale inférieure complète peut éliminer le diagnostic d'âne, ou le confirmer ; elle ne peut pas l'établir.

Incisives

Les cornets des incisives sont apparus au cours de l'évolution des Équidés. Ils sont constants sur toutes les incisives supérieures de tous les Équidés actuels mais peuvent manquer sur les incisives inférieures ou être plus ou moins développés sur certaines incisives (Eisenmann, 1979b). Chez les ânes, les cornets sont en général moins développés sur les troisièmes incisives que chez tous les autres taxons sauf les zèbres de plaine (qui peuvent en être totalement dépourvus). Les incisives inférieures ne sont aussi que des éléments d'appoint à une détermination.

Troisièmes métacarpiens

Les analyses factorielles des correspondances (Eisenmann et Karchoud, 1982, fig. 1) montrent que les troisièmes métacarpiens (MC III) d'ânes et de zèbres de Grévy, pourtant très différents par la taille, ne se distinguent guère par les proportions. Ils sont plus graciles que ceux des zèbres de montagne, plus robustes que ceux des hémiones. L'extrémité distale est moins développée que chez les chevaux.

Chez les ânes domestiques (fig. 4), la diaphyse des métacarpiens (tableau 2) est presque toujours moins épaisse d'avant en arrière (mesure 4) que chez les ânes sauvages (fig. 5). Il s'agit peut-être là d'un caractère allométrique car les ânes du Poitou et les grands ânes blancs d'Égypte ont parfois aussi une diaphyse épaisse.

Troisièmes métatarsiens (MT III)

Les différences de robustesse sont les mêmes avec les zèbres de montagne et les hémiones mais la ressemblance est moins marquée avec les zèbres de Grévy, plus marquée avec les chevaux (Eisenmann et Karchoud, 1982, fig. 6). Le diagramme de Simpson (tableau 3, fig. 6) montre que les MT III de poneys et ânes domestiques actuels diffèrent surtout au niveau de l'extrémité distale (mesures 10, 11, 12) ; les MT III de poneys sont aussi plus robustes : plus petite longueur (mesure 1) pour une plus grande largeur (mesure 3).

Proportions des segments de membres

À la différence des hémiones (tableau 4, fig. 7), les métapodes sont relativement courts par rapport aux segments proximaux des membres (humérus, fémur, radius, tibia) ; les premières phalanges postérieures sont relativement longues par rapport aux antérieures. Les proportions sont voisines de celles des zèbres de Grévy, mais les sabots sont beaucoup plus étroits. L'étroitesse du sabot distingue aussi l'âne du cheval, ainsi que les longueurs relatives des métapodes et premières phalanges des doigts antérieurs et postérieurs (Eisenmann, 1991). La plupart de ces caractères se laissent interpréter de façon fonctionnelle : des segments distaux relativement longs par rapport aux segments proximaux sont considérés comme une adaptation cursoriale ; des segments distaux très courts s'observent chez les animaux de montagne ; des sabots larges sont en rapport avec un sol "mou" ; la robustesse et la gracilité semblent dépendre du climat humide ou sec (Eisenmann, 1984).

Les recherches paléontologiques des origines : principes et limites

La recherche de l'origine d'une espèce est forcément guidée par ses ressemblances avec les autres espèces, fossiles et actuelles. Les cladistes (Goujet, 1989) remarquent à bon droit que toutes les ressemblances n'ont pas la même valeur pour témoigner d'une parenté. Les cinq doigts de l'homme et de l'éléphant n'en font pas des parents proches pour autant. C'est parce que la présence de cinq doigts est un caractère primitif (on dit aussi "plésiomorphe") pour tous les Mammifères (et même tous les Vertébrés). La présence de cinq doigts chez deux Mammifères signifie simplement que tous deux n'ont pas changé cette partie de leur anatomie. Mais si une espèce a acquis un caractère original (on dit "dérivé" ou "apomorphe"), la présence du nouveau caractère chez ses descendants témoigne de leur parenté par origine commune du fait même de l'héritage commun de cette innovation. Ce n'est que la ressemblance par partage d'un caractère évolué (on dit "synapomorphie") qui doit être prise en compte pour démêler parentés et origines. Il faut toutefois que le nouveau caractère ne soit pas apparu indépendamment, de façon parallèle, comme par exemple l'épaississement de la peau des "Pachydermes", qui, dans les anciennes classifications, regroupaient éléphants, hippopotames et rhinocéros.

En ce qui concerne le genre *Equus* en général et l'âne en particulier, il me paraît nécessaire de souligner les points suivants :

- beaucoup de caractères sont probablement adaptatifs ; ils paraîtront plus ou moins "spécifiques" suivant que les espèces seront plus ou moins inféodées à certaines conditions de vie. Mais comment savoir si les ressemblances entre les ânes (sauvages) et

les zèbres de Grévy sont dues au partage du même habitat, ou à une origine commune, ou aux deux facteurs ?

- Il est difficile de définir une polarisation stable allant d'un état primitif à un état dérivé pour les caractères considérés, en tout cas au niveau du genre *Equus* : il est vrai que les cornets des incisives sont dérivés chez l'ensemble des Équidés, mais ils ont certainement involué chez certains *Equus* et de façon probablement indépendante (Eisenmann, 1979a) ; comment interpréter dès lors les cornets imparfaits des ânes ?

On peut donc mettre en doute la valeur pratique d'une approche cladiste de la phylogénie des *Equus* et d'autant plus que :

- la variation individuelle limite la portée de toutes les prétendues "caractéristiques" de toutes les espèces d'*Equus* ;
- même chez les animaux actuels, la corrélation entre caractères est loin d'être absolue : des protocônes courts peuvent être associés à des sillons linguaux courts chez certaines espèces, ou à des sillons longs chez d'autres espèces ; deux espèces peuvent se ressembler par les MC III mais non par les MT III ; des métapodes peuvent se distinguer au niveau de leurs extrémités distales tout en se ressemblant au niveau des extrémités proximales ;
- c'est donc un ensemble de caractères qui définit une espèce d'*Equus* en général et un âne en particulier : aucun caractère n'est parfaitement "spécifique" à lui seul. En revanche, certains caractères peuvent interdire une détermination. Nous savons par exemple que les ânes actuels ont des fronts larges, des méats auditifs (et des oreilles) bien développés et un vomer long. Nous savons aussi que sur les dents jugales inférieures les double boucles sont primitives mais les sillons vestibulaires des molaires sont courts (évolués). Nous ne retiendrons donc pas comme étant un âne un animal où même un seul de ces caractères présente un état opposé (front étroit, vomer court, etc.). Bien entendu, l'âne tel que nous le connaissons aujourd'hui est l'aboutissement d'une série d'innovations, de sorte que ses ancêtres n'étaient pas, par définition, des ânes. Mais en paléontologie, la recherche de l'ancêtre-non-âne passe par l'inventaire des ânes-cousins.

En tenant compte de toutes ces considérations, que pouvons-nous reconnaître comme ânes parmi les fossiles et que pouvons-nous supposer de leur origine et de leur place parmi les autres espèces du genre *Equus* ? Une analyse cladistique des caractères du crâne, des dents et des métapodes (Eisenmann, 1979a, fig. 3 et 1979c, fig. 19) a suggéré un schéma qui rapproche les groupes "ânes-hémiones" et "zèbres de Grévy-zèbres de montagne". Nous reviendrons sur ce schéma après avoir examiné les fossiles plus ou moins "asiniens" d'Afrique, du Moyen Orient et de l'Europe. Mais il convient d'abord de rappeler quelques points de chronologie.

Chronologie

En Amérique du Nord, on peut attribuer sans hésitation des fossiles au genre *Equus* au Pliocène, il y a environ 3,5 millions d'années (mA). Les premiers représentants du genre en Europe et en Afrique (probablement venus d'Amérique par la région du détroit de Bering) ne sont connus qu'à partir de 2,5 mA environ. Au cours du Pléistocène inférieur (entre 1,8 et 0,8 mA environ), du Pléistocène moyen (entre 800 000 et 130 000 ans environ) et du Pléistocène supérieur (entre 130 000 ans et 10 000 ans environ) de nombreuses espèces immigrent à nouveau d'Amérique du Nord et se différencient dans l'Ancien Monde. Pendant le même laps de temps et au cours de l'Holocène (entre il y a environ 10 000 ans et aujourd'hui), certaines espèces s'éteignent tandis que d'autres survivent jusqu'à l'heure actuelle.

Ânes fossiles d'Afrique

Les plus anciens fossiles pour lesquels on peut évoquer des affinités asiniennes datent du Pléistocène inférieur. Churcher (1982) attribue à un âne un troisième métatarsien provenant du milieu du Bed II d'Olduvai dont l'âge serait d'environ 1,6 mA. L'exemplaire, de petite taille, est très mal conservé et ne ressemble à aucun âne actuel. Un troisième métacarpien d'âge voisin provenant de l'unité sub-Chari de la Formation de Koobi Fora appartient peut-être à la même espèce (Eisenmann, 1985). Dans aucun de ces deux cas, ni dans ceux des autres espèces "asiniennes" du Pléistocène moyen d'Afrique, comme *E. tabeti*, les molaires trouvées dans les mêmes niveaux n'ont de sillon vestibulaire court. D'après notre définition, il ne peut donc pas s'agir d'ânes.

Un fragment crânien d'*Equus* provenant des grès de Rabat (Ennouchi, 1951) pourrait dater de la fin du Pléistocène moyen (Hublin, 1985). Les méats auditifs externes ne sont pas conservés. La petite taille du crâne et sa largeur frontale font penser à un âne mais la distance palais-vomer paraît beaucoup trop courte. Si cette brièveté est réelle et non le résultat d'un dégagement intempestif lors de la préparation du fossile, il ne peut pas s'agir d'un âne.

Une espèce différente du cheval et d'*E. mauritanicus* (zèbre fossile du Pléistocène moyen d'Afrique du Nord) a été décrite sous le nom d'*Equus melkiensis* (Bagtache et al., 1984) ; elle vivait au Maghreb au Pléistocène supérieur. Ses restes ont été trouvés en Algérie (Allobroges, Filfila, Guyotville) et au Maroc (Bou Knadel, Taza el Tanger) et ont souvent été attribués à un zèbre (Arambourg, 1932; Ennouchi, 1953 ; Balout, 1962 ; Ginsburg et al., 1968). La diaphyse des métapodes est très épaisse d'avant en arrière (fig. 5), ce qui n'est pas le cas chez *E. mauritanicus*. Quelques métapodes de Ternifine (Algérie) pourraient être toutefois rapportés à la même forme. À Filfila, les premières phalanges associées aux métapodes ont des longueurs relatives asiniennes (fig. 7). Dans les trois sites algériens, les molaires inférieures sont également asiniennes. Ainsi, le matériel est suffisant pour évoquer un âne, trop pauvre pour l'identifier. S'il s'agit de la même espèce que celle représentée par les figurations discutées par Camps (1984) et par le crâne des grès de Rabat (en admettant que les premières sont bien fidèles et le second bien dégagé), les petites oreilles de cette espèce et son vomer court interdisent cette détermination.

Brink (1994) a récemment réexaminé le matériel postcrânien de Florisbad (Afrique du Sud) attribué à *E. lylei*. Les métapodes et les phalanges montrent que cette espèce, souvent considérée comme une sous-espèce de zèbre de plaine, se rapproche peut-être des ânes. Sur les molaires inférieures (dont des moulages m'ont été aimablement communiqués par J.S. Brink), les sillons vestibulaires sont très longs, ce qui n'est pas le cas des ânes actuels. D'après ce caractère, *E. lylei* ressemble plus à *E. hydruntinus* européen, mais il en diffère par sa plus grande robustesse. La faune de Florisbad aurait 100 à 130 000 ans.

A Kom Ombo (Égypte) une faune âgée de 10 à 15 000 ans (Churcher, 1972) contient quelques restes appartenant peut-être à un âne sauvage (métatarsien très épais d'avant en arrière, molaires inférieures à sillons vestibulaires courts).

D'après Bökönyi (1991), la domestication de l'âne a probablement eu lieu en Égypte au 4^e millénaire avant J.C. à partir de l'âne de Nubie dont l'aire d'extension s'étendait à l'Égypte. Les squelettes de trois ânes domestiques vieux d'environ 4 000 à 4 500 ans (Clutton-Brock, 1992) ont été trouvés dans la tombe de Tarkhan en Égypte ; j'ai pu étudier l'un des crânes actuellement au British Museum. Les dimensions sont plus faibles que celles des ânes sauvages actuels (fig. 3). Les proportions ressemblent plus à celles des ânes du sud de la Somalie (Lak Dero) qu'à celles des ânes de Nubie, alors que les crânes d'ânes domestiques actuels ressemblent davantage à ceux des ânes d'Atbara, en Nubie (fig. 2). Comme chez les ânes blancs d'Égypte et les ânes du Poitou, les choanes (mesure 10) sont étroites.

Ânes fossiles du Moyen Orient

Au Moyen Orient comme en Afrique, les formes à affinités "asiniennes" du Pléistocène inférieur (Oubeidiyeh, Israël) et moyen (Latamné, Syrie ; Gesher Benot Yakov, Israël) ne peuvent pas être attribuées à des ânes vrais. Ces *Equus cf. tabeti* ou *E. cf. altidens* ont tous des sillons vestibulaires longs sur les molaires (Eisenmann, 1986 ; Guérin et al., 1993).

En Azerbaïdjan, "l'âne de Binagady" décrit par Gadjiev (1953) comme un *E. cf. hydruntinus* daterait de la fin du Pléistocène moyen. D'après ce que j'ai pu en voir, le matériel comprend une majorité de restes de petit hémione et quelques spécimens d'*E. hydruntinus*. Il ne semble pas y avoir de restes d'âne.

En Israël, dans les niveaux moustériens de Qafzeh, seule une dent inférieure peut être (avec doute) attribuée à un âne. À Shkul, Kebara (environ 60 000 ans) et Tabun B, c'est *E. hydruntinus* qui est présent (Eisenmann, 1992).

À Tell Mureybet (Syrie) des restes très fragmentaires mais très abondants attribués à un âne sauvage (Ducos, 1970, 1978, 1986) ont été trouvés dans des niveaux du PPNA, datant du 8^e millénaire avant J.C. Les dents jugales inférieures ont des sillons vestibulaires courts, ce qui exclut *E. hydruntinus*. L'unique troisième métatarsien (MT III) complet (sol de la structure LIV ter, collection Cauvin) est trop robuste et sa diaphyse trop plate pour un hémione (fig. 6). On peut se demander toutefois s'il s'agit bien d'un âne sauvage : le MT III de Mureybet est plus petit, plus robuste et moins épais d'avant en arrière que les MT III d'ânes sauvages d'Afrique. En outre, la présence d'un hémione est également certaine à Mureybet (au moins un fragment de MT III). Enfin, d'après les mesures données par Ducos (1978, p. 34-35), les premières phalanges antérieures sont beaucoup plus longues que les postérieures ce qui est habituel chez les hémiones (fig. 8) mais non chez les ânes. Il y a donc un problème pour l'attribution des restes, notamment des restes fragmentaires qui sont de loin les plus nombreux.

Les fossiles de Cayonu en Turquie, qui datent d'environ 7 000 ans avant J.C. ont été rapportés à un hémione (Meadow, 1986). En Iraq, à Umm Dabayah (Bökönyi, 1986) et en Syrie à El Kowm 2 (Helmer, sous presse), au cours du 7^e millénaire avant J.C., tous les restes peuvent aussi être attribués à un hémione.

Au 4^e millénaire avant J.C., des ânes domestiques sont signalés en Iran (Zeder, 1986) et en Anatolie (Bökönyi, 1991). Les restes d'ânes indubitables se font plus nombreux au Moyen Orient au cours du 3^e millénaire. C'est le cas de Tell Duweir en Palestine, Abu Salabikh en Iraq et Apamée en Syrie (Ducos, 1986) et de Maysar en Oman (Uerpmann, 1991) ; leur origine domestique est tout-à-fait possible. À Maysar 25, les longueurs du MT III et de la première phalange postérieure associée sont intermédiaires entre celles des ânes domestiques et des ânes sauvages (fig. 7).

Ânes fossiles d'Europe

Les fossiles d'*Equus* du Pliocène et du Pléistocène inférieur d'Europe sont souvent regroupés sous le nom d'*E. stenorhis*, bien qu'ils représentent certainement plusieurs espèces différentes. Azzaroli (1965) a décrit l'une de ces espèces sous le nom d'*E. stehlini* et a attiré l'attention sur certains caractères asiniens des crânes correspondants. Dans ses travaux ultérieurs (1979, 1982), il place toutefois *E. stehlini* sur une branche spécialisée d'*Equus*, à l'écart de l'origine des ânes actuels et pléistocènes supérieurs.

L'écrasante majorité des restes fossiles européens pour lesquels la détermination d'âne ou d'hémione a été discutée peuvent être rapportés à *E. hydruntinus* et à ses ancêtres probables. *E. hydruntinus* n'est ni un âne, ni un hémione typique (voir Stehlin et Graziosi, 1935). Cette espèce dont le crâne est très mal connu, est caractérisée par des dents jugales supérieures petites et à protocônes très courts, des dents jugales inférieures primitives et des membres assez graciles. Malheureusement les restes sont rares, rarement associés et les représentations préhistoriques ne se ressemblent pas entre elles, ce qui ajoute aux difficultés de leur interprétation : certaines évoquent des ânes sauvages, d'autres des hémippes. L'*E. hydruntinus* est surtout connu au Pléistocène supérieur, mais une sous-espèce de petite taille a été décrite du Pléistocène moyen de Lunel-Viel (Bonifay, 1991). Au Pléistocène inférieur en Espagne (Venta Micena) et en Italie (Selvella, Pirro) et au début du Pléistocène moyen, à Süssenborn en Allemagne, *Equus granatensis* et *Equus altidens*, encore assez mal connus, pourraient être les ancêtres d'*E. hydruntinus* (De Giuli, 1987 ; De Giuli et al., 1987 ; Forsten, 1990 ; Marin, 1987 ; Musil, 1969).

Du Pléistocène supérieur de Toscane, Azzaroli (1966, 1979) a décrit un crâne fragmentaire en l'attribuant à une nouvelle espèce d'âne, *E. graziosi*. Ainsi que le note cet auteur, le museau est remarquablement étroit, à la fois au niveau des troisièmes incisives (mesure 17) et au niveau du diastème (mesure 17 bis). Une telle étroitesse est exceptionnelle chez les ânes sauvages ou domestiques. Je ne l'ai rencontrée que deux fois, chez un âne du Hoggar (malheureusement juvénile) et chez un âne de Somalie ; les trois crânes sont comparés sur la figure 9. L'état de conservation du crâne d'*E. graziosi* ne permet pas de juger du développement du méat auditif externe. Les jugales supérieures ont des protocônes trop longs pour un *E. hydruntinus*. Les mandibules décrites par Azzaroli, dont aucune n'appartient au crâne, portent des dents jugales typiquement caballines. Les métapodes et phalanges ne sont pas connus. Au total, si le fossile n'était pas daté du Pléistocène supérieur, on pourrait se demander s'il ne s'agit pas d'un bardot. Pour le moment, les affinités de cette espèce avec les ânes sont probables sans être certaines. L'appartenance des mandibules caballines à *E. graziosi* est douteuse. La mise en synonymie avec *E. hydruntinus* semble exclue.

La détermination d'âne est plausible pour le métacarpien provenant d'un limon sableux pléistocène à Montbrun-Lauragais (Haute Garonne). Ce spécimen (fig. 5) fut décrit sous le nom d'*E. lauracensis* par Astre (1948). Sa petite taille évoque la sous-espèce du Pléistocène moyen de Lunel-Viel mais sa diaphyse est trop plate d'avant en arrière pour un *E. hydruntinus* typique.

Il est tentant de rapporter à la même espèce asinienne le MC III de Haute Garonne et le crâne de Toscane, d'autant que les gravures aurignaciennes et magdaléniennes de la grotte des Trois Frères à Montesquieu-Avantès (Ariège) évoquent bien des ânes (Begouën et Breuil, 1958, fig. 5 et fig. 65 ; Prat, 1968, fig. 100). Le MC III serait certes trop petit pour appartenir au même individu que le crâne, mais les deux tombent à l'intérieur de la variation admissible pour des ânes (Eisenmann et Karchoud, 1982, fig. 11 et 12).

D'après Bökönyi (1991), l'âne domestique arrive assez tard en Europe : 9e et 8e siècles avant J.C. en Ukraine et âge du fer (10e au 5e siècles avant J.C.) en Italie. Le MC III de Tortoreto-Fortellezza pour lequel Bökönyi donne quelques mesures est petit, trapu, et présente une extrémité proximale épaisse d'avant en arrière. Il ressemble beaucoup (fig. 10) au MC III de Didova Khata en Ukraine (4e-3e s. avant J.C.) et à celui d'Olvia (époque romaine) que j'ai pu examiner à Kiev grâce à l'obligeance de O.P. Zhuravlev.

Données biologiques, formes fossiles d'Amérique du Nord et discussion

L'essai de synthèse proposé par George et Ryder (1986) à partir d'études des chromosomes, des protéines sériques et surtout de l'ADN mitochondrial, offre d'une part un modèle phylogénique de parenté, d'autre part un cadre chronologique d'évolution des *Equus*. D'après ces auteurs, l'espèce qui se trouve à l'origine de tous les *Equus* vivait il y a environ 3,9 mA. À partir de ce tronc commun, entre 3,9 et 3,4 mA, s'est d'abord individualisée une branche qui mènerait en son temps aux chevaux, aux hémiones et aux ânes actuels. On ne sait pas dans quel ordre ni à quel moment les rameaux correspondants se sont séparés. Les trois espèces de zèbres actuels n'étaient pas encore différenciées de leur ancêtre commun il y a 2,8 mA. Le zèbre de Grévy se serait séparé du zèbre de plaine il y a environ 1,6 mA. Dans ce modèle, les zèbres constituent donc un ensemble monophylétique, tandis que chevaux, hémiones et ânes restent à part, sans qu'il soit bien possible de préciser leurs relations mutuelles.

D'autres analyses des séquences d'ADN mitochondrial (Ishida et al., 1995) rapprochent plutôt ânes et zèbres de Grévy. Par ailleurs, des observations sur l'extérieur et sur les parties molles (Pocock, 1902 ; Bourdelle, 1934) ont mis en évidence des ressemblances entre ânes et zèbres de montagne. Le cladogramme que j'ai proposé en 1979 rapprochait l'ensemble zèbres de Grévy et zèbres de montagne de l'ensemble ânes et hémiones. Il n'y a donc pas de consensus et ni la biologie, ni l'anatomie comparée, ni la paléontologie n'ont encore réussi à démêler l'écheveau phylogénique des espèces d'*Equus*.

En revanche, la paléontologie permet de discuter le cadre chronologique proposé par George et Ryder et le cadre géographique qui en découle. Il existe bien des fossiles appartenant clairement au genre *Equus* en Amérique du Nord il y a 3,4 mA. L'âge de 3,9 mA proposé par George et Ryder pour l'ancêtre commun des *Equus* est donc acceptable. Dans l'Ancien Monde, les premiers *Equus* n'apparaissent qu'un million d'années plus tard. Ces *Equus stenorhis* ne peuvent en aucune façon être considérés comme des ancêtres des espèces actuelles. Ce n'est que beaucoup plus tard, depuis un million d'années au maximum, que des fossiles sont reconnaissables comme chevaux ou hémiones, d'abord en Amérique du Nord, puis dans l'Ancien Monde. Nous avons vu que les premiers fossiles peut-être asiniens (*Equus melkiensis*) ne datent que du Pléistocène moyen au plus tôt, et ne sont connus qu'en Afrique du Nord. Il ne semble pas y avoir du tout d'ânes fossiles en Amérique. L'individualisation du groupe "cheval-hémione-âne" entre 3,9 et 3,4 mA paraît donc peu vraisemblable, à moins d'accepter que l'ensemble ait conservé un incognito anatomique pendant près de 3 mA.

Du point de vue paléontologique, l'âne aurait plutôt évolué dans l'Ancien Monde. Forsten (1992) pense que le sous-continent indien a pu en être le berceau mais les fossiles de cette région sont encore très mal connus. Pour l'instant, l'Afrique me semble le lieu d'origine le plus probable pour l'âne et je me demande si le rapprochement entre ânes et hémiones, qui est si classique et que j'ai moi-même défendu, n'est pas erroné.

Conclusions

Contrairement à ce qu'on croit en général, beaucoup d'animaux, même domestiques sont encore très mal connus. Quand il s'agit d'anatomie interne, en particulier d'ossements et de dents, la pauvreté du matériel disponible est navrante. Il suffit de voir le nombre de spécimens utilisés dans ce travail : 2 squelettes d'ânes blancs d'Égypte, 6 crânes (mais seulement 3 squelettes) d'ânes du Poitou, 16

squelettes d'ânes domestiques. Ces données ont pourtant été récoltées dans la plupart des collections mondiales, et pendant près de 25 ans. Bien évidemment, la situation est rarement meilleure pour les restes d'animaux sauvages. La qualité du matériel est aussi un sérieux handicap : comment se fier à des observations faites sur des spécimens pathologiques, cassés, mal préparés, juvéniles ou séniles ? Tous les naturalistes, professionnels et amateurs, devraient être conscients de l'extrême importance des collections et tenter de les enrichir.

Les observations sur le matériel sont la base même des recherches. Mais cette base tend à être masquée par la sophistication des techniques d'élaboration. À juste titre, personne ne met en doute les possibilités extraordinaires des programmes informatiques de plus en plus raffinés, sur des ordinateurs de plus en plus puissants. Il est toutefois dommage que cette confiance dans les techniques débouche sur une confiance dans les résultats et un grand optimisme sur l'état global de nos connaissances.

Devant les progrès réels mais lents de la zoologie traditionnelle, beaucoup d'espoirs se sont tournés vers la biologie moléculaire. Là encore, les possibilités ne sont pas à mettre en cause. Il est d'ailleurs intéressant de noter que là où la biologie moléculaire est certaine de ses résultats, ceux-ci confirment souvent les conclusions zoologiques : la proche parenté du Couagga éteint et du zèbre de plaine, celle du Mammouth éteint et de l'éléphant d'Asie ne faisaient guère de doute avant l'étude de leur ADN. Mais l'approche biologique se heurte finalement aux mêmes problèmes de matériel et d'interprétation que rencontrent les anatomistes : où trouver le sang ou le squelette d'un animal en voie de disparition ? Comment choisir entre plusieurs arbres phylétiques à peu près aussi probables ? Il n'y a pas de panacée, d'autant que la compréhension réelle de ce que c'est qu'un animal, du pourquoi de ses caractères tant anatomiques que biologiques et de leur liaison aléatoire ou obligée nous échappe encore.

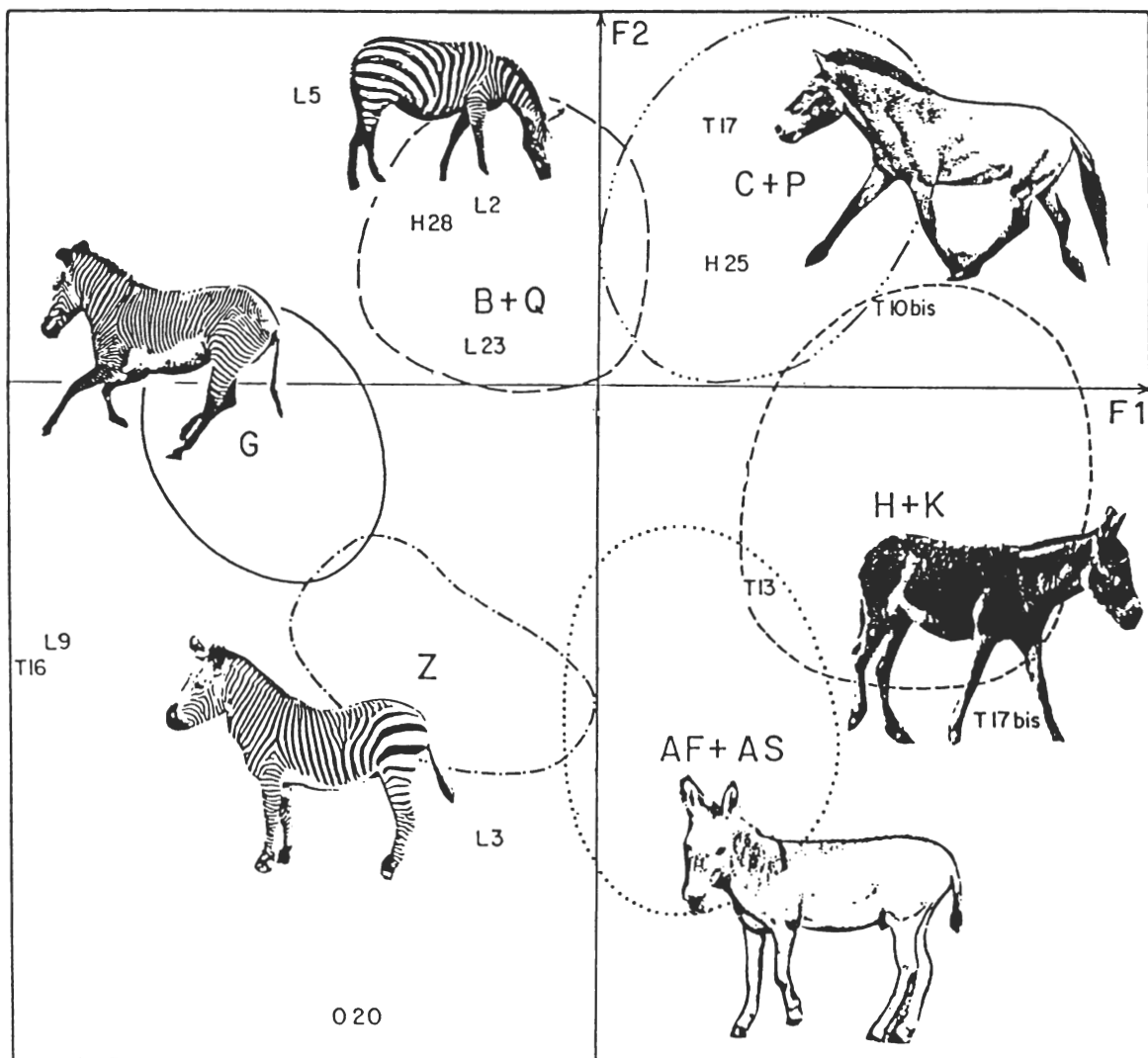


Figure 1

Représentation simplifiée du premier plan d'une analyse factorielle des correspondances portant sur 349 crânes d'*Equus* et 21 mesures (Eisenmann, 1980, fig. 14).

C + P : chevaux domestiques et chevaux de Prjewalski ; H + K : hémiones et kiangs ; AF + AS : ânes sauvages et domestiques ;
 Z : zèbres de montagne ; G : zèbres de Grévy ; B + Q : zèbres de plaine actuels et couaggas éteints.
 Les mesures principales sont explicitées dans la légende de la figure suivante.

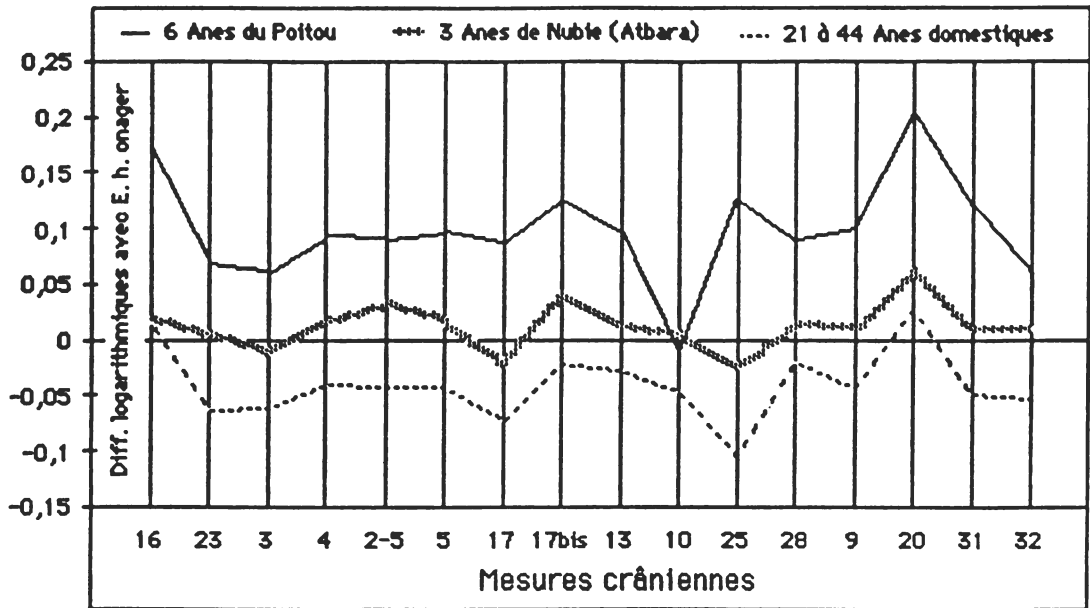


Figure 2

Diagramme logarithmique de Simpson comparant les crânes d'ânes du Poitou, d'Atbara (Nubie) et domestiques actuels, entre eux et avec la moyenne des crânes de l'hémione de Perse qui sert de référence (ligne zéro).

16 : largeur de la protubérance occipitale externe ; 23 : longueur de la ligne oculaire antérieure ; 3 : longueur palais-vomer ; 4 : longueur vomer - basion ; 2-5 : longueur du palais ; 5 : longueur du museau ; 17 et 17bis : largeurs maximale et minimale du museau ; 13 : largeur frontale ; 10 : largeur des choanes ; 25 et 28 : hauteurs de la face et du crâne ; 9 : longueur des choanes ; 20 : hauteur du méat auditif externe ; 31 : profondeur de l'échancrure naso-incisive ; 32 : longueur de la joue.
On remarque l'étroitesse des choanes et la hauteur de la face des ânes du Poitou (mesures 10 et 25).

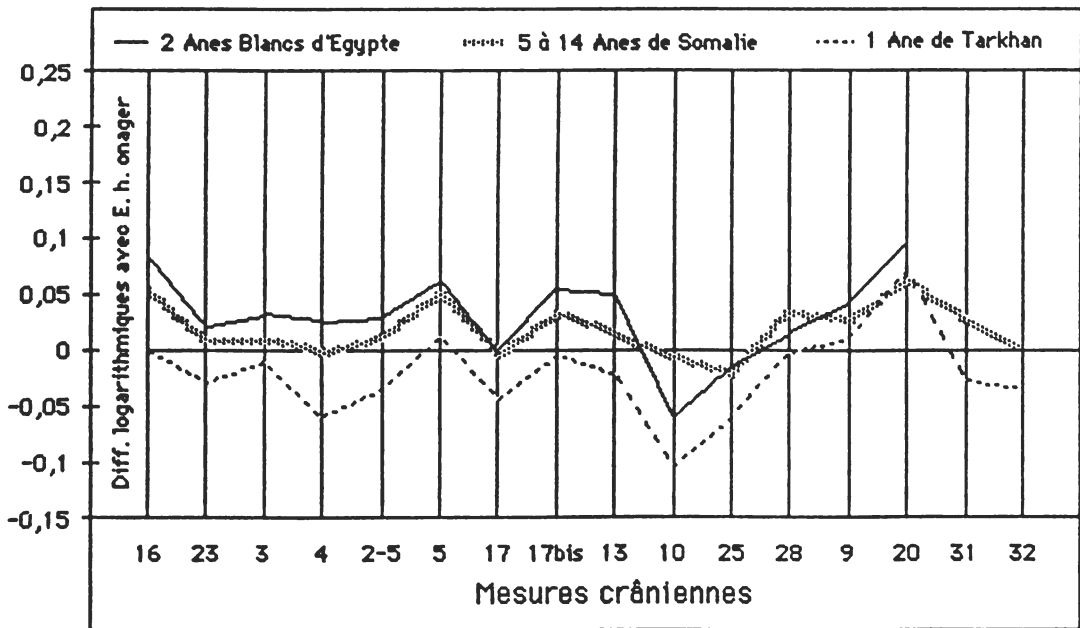


Figure 3

Diagramme logarithmique de Simpson comparant les crânes d'ânes blancs d'Égypte, de Somalie et un crâne de la tombe de Tarkhan, entre eux et avec la moyenne des crânes de l'hémione de Perse qui sert de référence (ligne zéro).

On remarque l'étroitesse des choanes (mesure 10) chez les ânes blancs et l'âne de Tarkhan. Voir le diagramme précédent pour la définition des mesures.

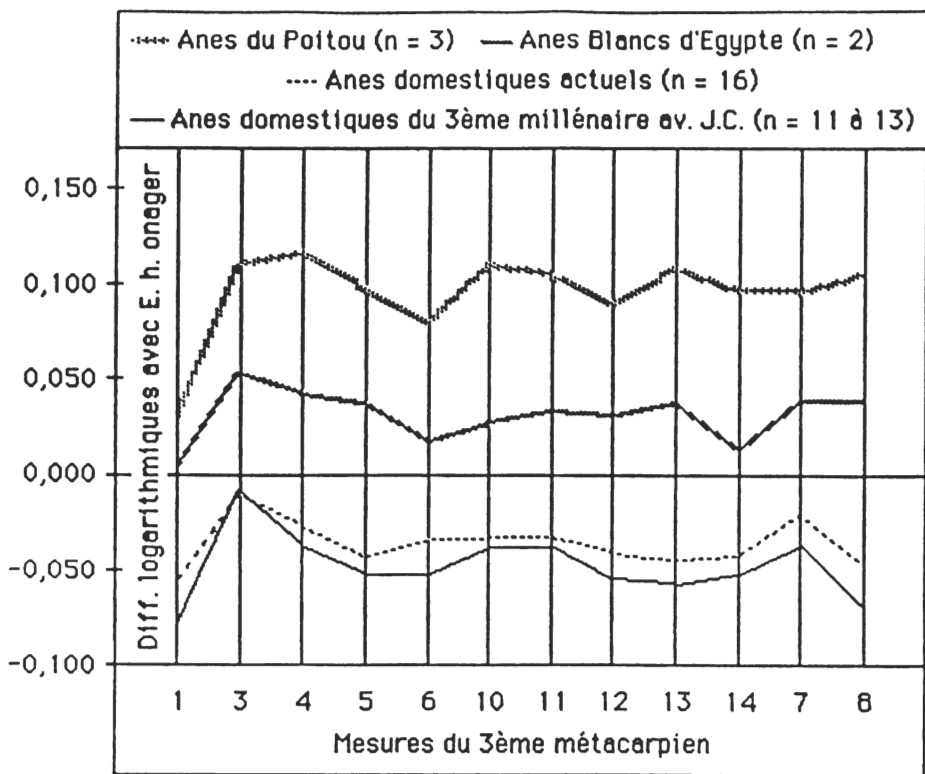


Figure 4

Diagramme logarithmique de Simpson comparant les troisièmes métacarpiens (MC III) d'ânes du Poitou, d'ânes blancs d'Égypte, et d'ânes domestiques actuels et chalcolithiques (Ikrit, Israël), entre eux et avec la moyenne des MC III de l'hémionide de Perse qui sert de référence (ligne zéro).

n : nombre de spécimens. 1 : longueur maximale ; 3 : largeur au milieu de la diaphyse ; 4 : diamètre antéro-postérieur (DAP) au même niveau ; 5 : largeur articulaire de l'extrémité proximale ; 6 : DAP articulaire proximal ; 10 : largeur distale au niveau des tubérosités sus-articulaires ; 11 : largeur distale articulaire ; 12 : DAP de la quille guide ; 13 et 14 : DAP minimal et maximal du condyle interne ; 7 : diamètre de la facette articulaire pour le magnum ; 8 : diamètre de la facette articulaire antérieure pour l'unciforme.

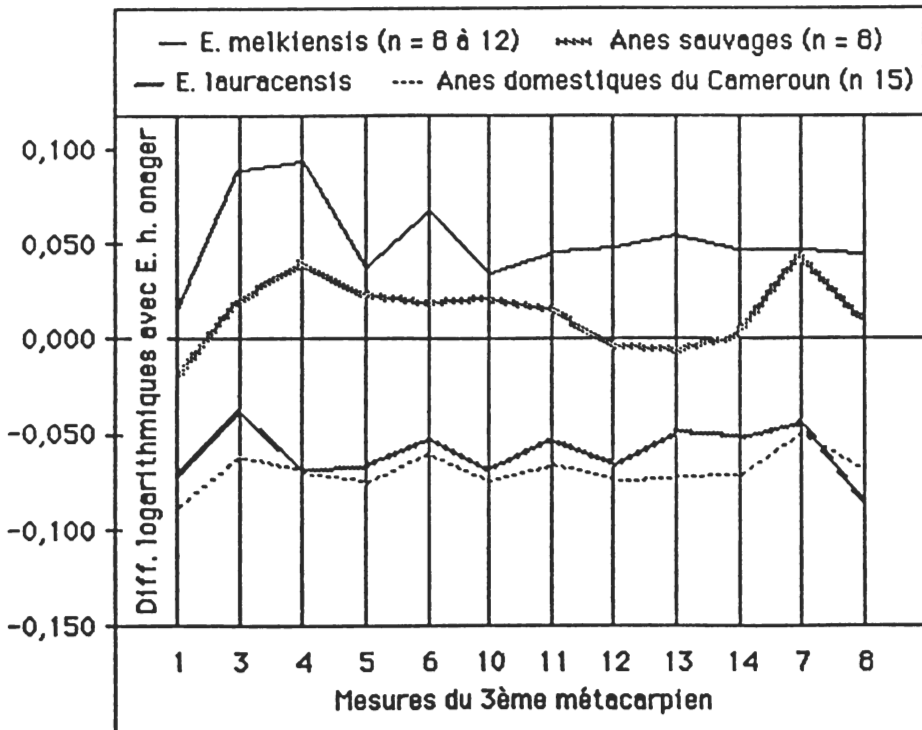


Figure 5

Diagramme logarithmique de Simpson comparant les MC III fossiles d'*Equus melkiensis* (Afrique du Nord), et d'*Equus lauracensis* (France), avec les MC III d'ânes actuels, domestiques (Garoua, Cameroun) et sauvages. La moyenne des MC III de l'hémionide de Perse sert de référence (ligne zéro). Voir le diagramme précédent pour la définition des mesures.

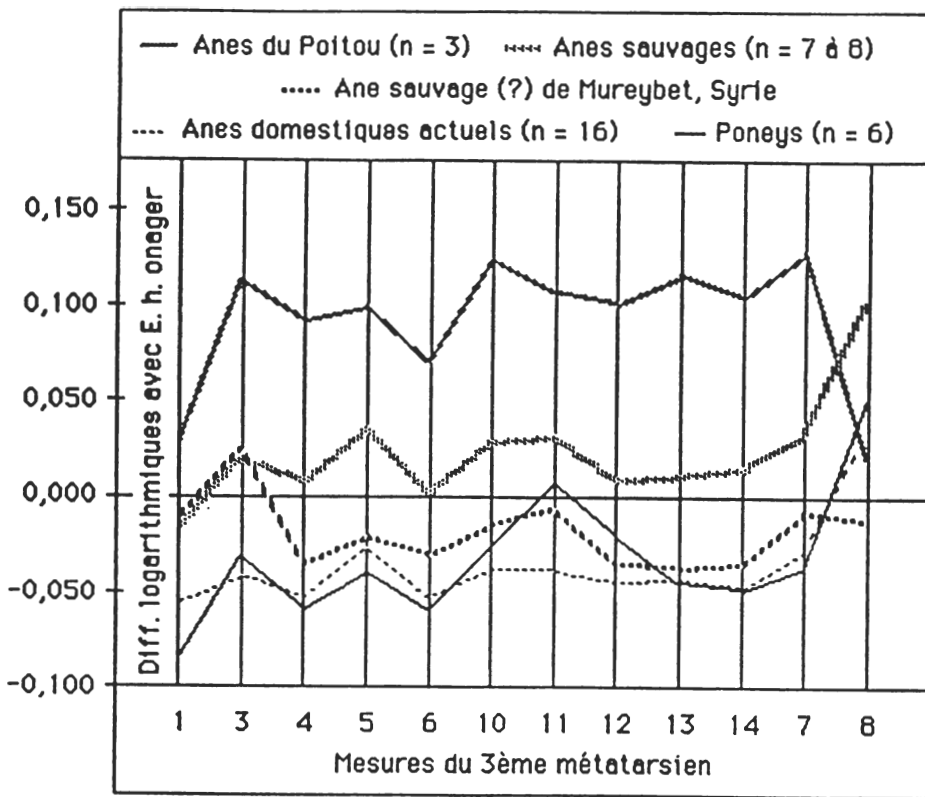


Figure 6

Diagramme logarithmique de Simpson comparant les troisièmes métatarsiens (MT III) d'ânes du Poitou, d'ânes sauvages et domestiques actuels et de poneys actuels avec un MT III de Mureybet (Syrie, 8e millénaire avant J.C.). La moyenne des MC III de l'hémione de Perse sert de référence (ligne zéro). Mêmes définitions des mesures que sur le diagramme précédent sauf 7 : diamètre de la facette articulaire pour le grand cunéiforme et 8 : diamètre de la facette articulaire pour le cuboïde.

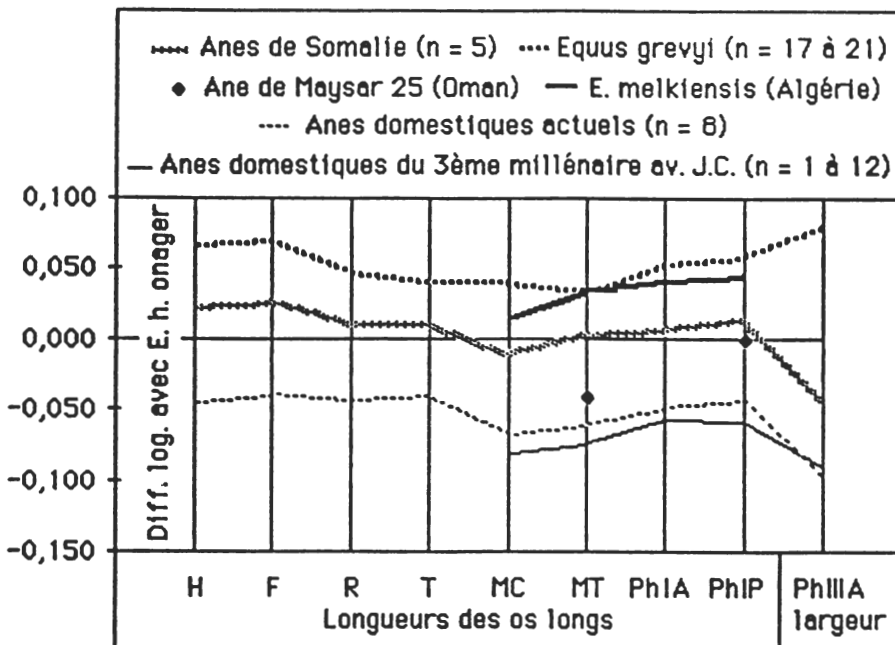


Figure 7

Diagramme logarithmique de Simpson comparant les longueurs des os longs (H : humérus, F : fémur, R : radius, T : tibia, MC : os canon antérieur, MT : os canon postérieur, PhIA et PhIP : premières phalanges antérieure et postérieure) et la largeur de la 3e phalange antérieure (PhIIIA) chez les zèbres de Grévy, les ânes de Somalie, les ânes domestiques actuels et chalcolithiques, ainsi que chez *Equus melkiensis* du Pléistocène supérieur (Filfila, Algérie) et un âne du 3e millénaire avant J.C. (Maysar 25, Oman). On remarque l'étroitesse des 3e phalanges antérieures des ânes.

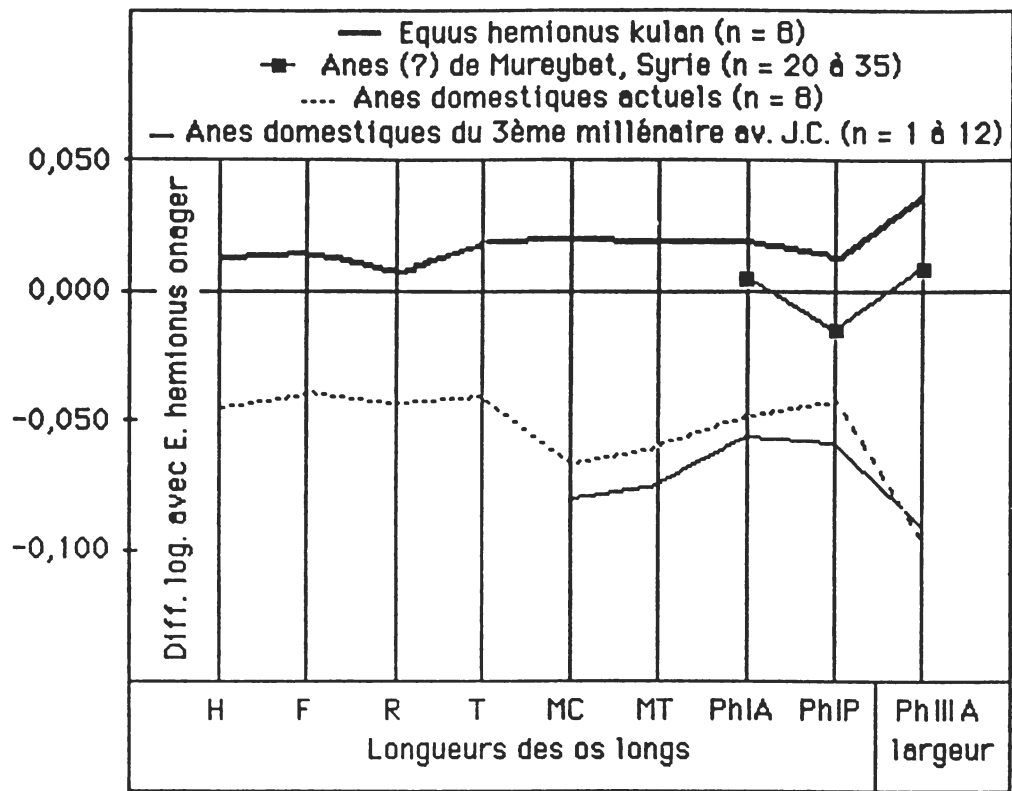


Figure 8

Diagramme logarithmique de Simpson comparant les longueurs des os longs et la largeur de la 3e phalange antérieure chez l'hémione de Turkménie, les ânes domestiques actuels et chalcolithiques et chez les *Equus* de Mureybet (8e millénaire avant J.C.). Les proportions relatives des mesures des phalanges de Mureybet ressemblent plus à celles des hémiones de Turkménie qu'à celles des ânes domestiques ou sauvages (voir aussi le diagramme précédent).

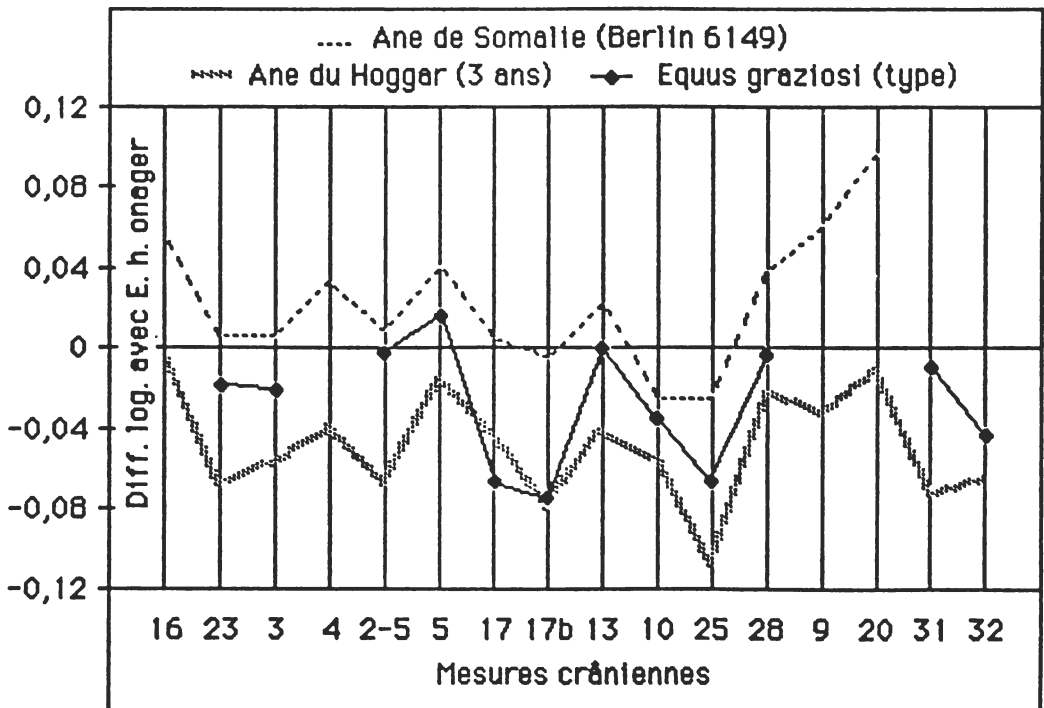


Figure 9

Diagramme logarithmique de Simpson comparant les crânes d'un âne de Somalie, un âne du Hoggar et le crâne type d'*E. graziosi* (Pléistocène supérieur, Italie), entre eux et avec la moyenne des crânes de l'hémione de Perse qui sert de référence (ligne zéro). Le museau d'*E. graziosi* est remarquablement étroit (mesures 17 et 17 bis).

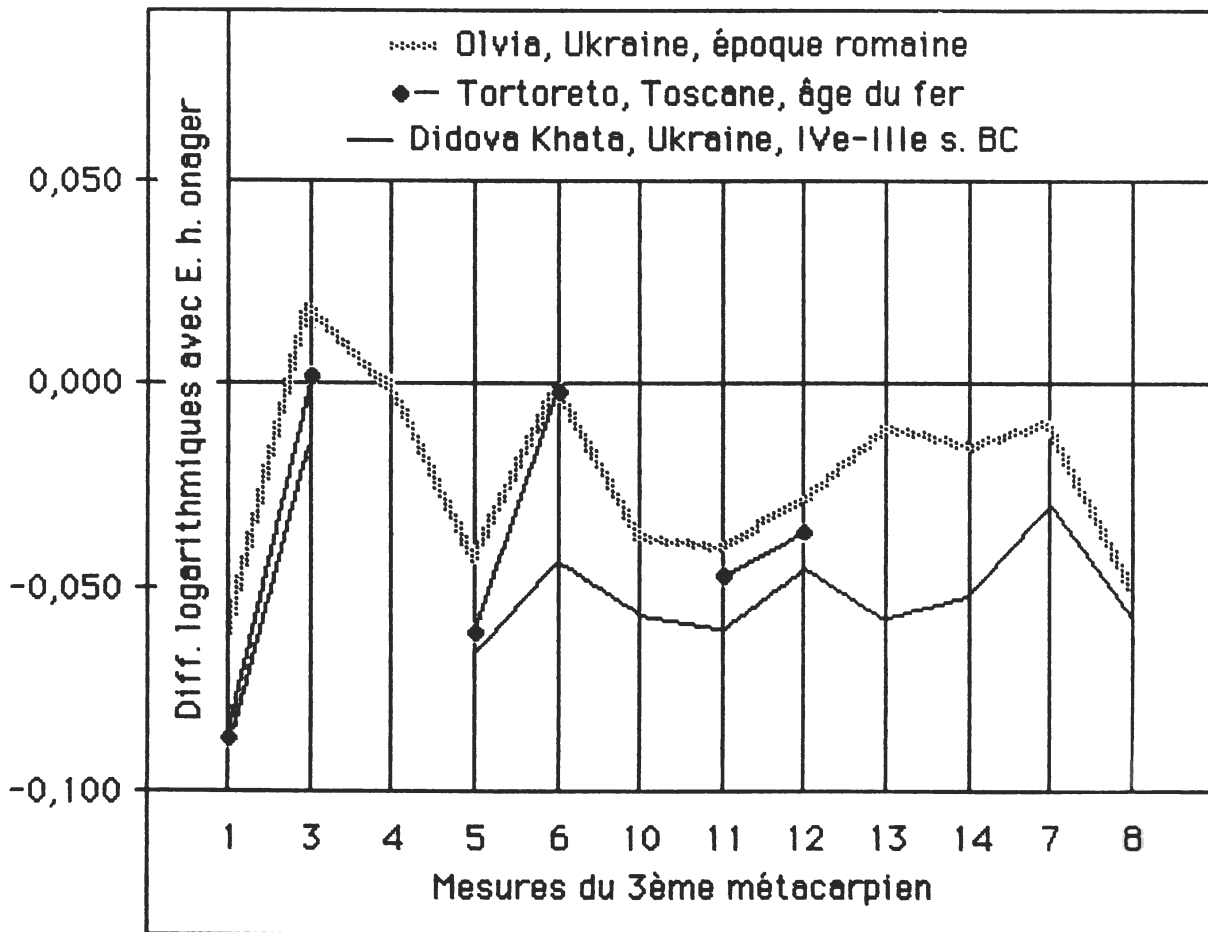


Figure 10

Diagramme logarithmique de Simpson comparant les MC III d'ânes domestiques fossiles d'Europe. La moyenne des MC III de l'hémione de Perse sert de référence (ligne zéro). Voir la figure 5 pour la définition des mesures.

CRANES	n = 5-14	n = 3	n = 21 à 44	n = 2	n = 6	n = 1	n = 1	n = 1
	A. Somalie	A. Albara	A. domest.	A. blancs	A. Poitou	A. Hoggar	E. graziosi	A. Tarkhan
16	64,5	60,0	59,0	69,3	84,8	57,0		57,0
23	351,8	349,0	296,9	362,5	403,3	295,0	330,0	323,0
3	121,1	115,7	102,9	127,5	136,5	104,0	113,0	116,0
4	101,2	106,0	92,8	108,0	126,2	93,0		89,0
2-5-2	116,3	122,3	102,6	122,0	139,5	97,0	113,0	105,0
5	116,8	107,7	94,0	120,0	129,9	100,0	108,0	107,0
17	54,8	52,7	46,9	55,0	67,6	50,0	47,5	50,0
17bis	44,8	45,7	39,5	47,0	55,5	34,5	35,0	41,0
13	202,6	200,7	183,6	219,5	245,7	178,0	196,0	186,0
10	46,9	48,0	42,7	41,5	46,3	42,0	44,0	37,5
25	96,2	96,0	79,5	98,0	135,2	79,0	87,0	88,0
28	97,2	92,3	85,6	93,0	110,0	85,0	89,0	89,0
9	66,4	64,0	56,3	69,0	78,7	58,0		64,0
20	16,6	16,6	15,3	18,0	23,0	14,0		17,0
31	152,4	146,0	127,7		189,0	121,0	140,0	134,0
32	161,5	165,5	143,3		186,5	140,0	147,0	149,0

Tableau 1

Crânes : mesures moyennes en millimètres chez différents *Equus* actuels et fossiles.

n = nombre de spécimens ; A. = ânes ; E. = *Equus*. 16 : largeur de la protubérance occipitale externe ; 23 : longueur de la ligne oculaire antérieure ; 3 : longueur palais-vomer ; 4 : longueur vomer - basion ; 2-5 : longueur du palais ; 5 : longueur du museau ; 17 et 17bis : largeurs maximale et minimale du museau ; 13 : largeur frontale ; 10 : largeur des choanes ; 25 et 28 : hauteurs de la face et du crâne ; 9 : longueur des choanes ; 20 : hauteur du méat auditif externe ; 31 : profondeur de l'échancrure naso-incisive ; 32 : longueur de la joue.

	MC III	n = 8	n = 16	n = 2	n = 3	n = 15	
		A. sauvages	A. domest.	A. blancs	A. Poitou	A. Cameroun	
1	Longueur maximale	201,4	185,9	213,5	226,0	173,1	
3	DT à mi-diaphyse	27,1	25,3	29,3	33,3	22,4	
4	DAP à mi-diaphyse	23,1	19,8	23,3	27,6	17,9	
5	DT proximal art.	45,5	39,2	47,0	54,0	36,3	
6	DAP proximal art.	28,3	25,1	28,3	32,5	23,6	
10	DT distal sus-art.	40,7	35,9	41,3	49,9	32,6	
11	DT distal art.	39,8	35,7	41,5	48,9	33,0	
12	DAP distal quille	29,1	26,7	31,5	36,1	24,8	
13	DAP min. cond. int.	23,8	21,8	26,3	30,9	20,4	
14	DAP max. cond. int.	26,1	23,6	26,8	32,4	22,0	
7	D facette magnum	37,9	32,7	37,5	42,7	30,6	
8	D facette unciforme	12,7	11,1	13,5	15,7	10,5	
		n = 8-12	n = 11-13	n = 1	n = 1	n = 1	
	E. melkensis	E. lauracensis	Ikrit	Ovta	Didova Khata	Tortoreto	
1		219,4	179,0	176,5	183,0	172,0	173,5
3		31,8	23,7	25,4	27,0	25,0	26,0
4		26,2	18,0	19,4	21,0		
5		47,2	37,0	38,3	39,0	37,0	37,5
6		31,7	24,0	24,0	27,0	24,5	27,0
10		42,0	33,0	35,5	35,5	34,0	
11		42,7	34,0	35,3	35,0	33,5	34,5
12		32,8	25,2	25,9	27,5	26,5	27,0
13		27,4	21,5	21,1	23,5	21,1	
14		28,9	23,0	23,0	25,0	23,0	
7		38,2	31,0	31,5	33,5	32,0	
8		13,6	10,1	10,5	11,0	10,8	

Tableau 2

Troisièmes métacarpiens (MC III) : mesures moyennes en millimètres chez différents *Equus* actuels et fossiles.

n = nombre de spécimens ; A. = ânes ; E. = *Equus* ; max. = maximal ; DT = diamètre transversal = largeur ; DAP = diamètre antéro-postérieur = épaisseur ; prox. = proximal ; art. = articulaire ; dist. = distal ; min. = minimal ; cond. = condyle ; int. = interne ; D = diamètre.

MT III	n = 7-8	n = 16	n = 3	n = 1	n = 6
	A. sauvages	A. domest.	A. Poitou	Mureybet	Poneys
Longueur maximale	236,8	217,7	263,0	240,0	202,8
DT à mi-diaphyse	26,2	22,8	32,5	26,5	23,3
DAP à mi-diaphyse	25,7	22,4	31,3	23,3	22,1
DT proximal art.	44,0	38,1	51,0	38,6	37,1
DAP proximal art.	35,1	31,0	41,2	32,6	30,5
DT distal sus-art.	40,8	35,0	50,8	36,9	36,1
DT distal articulaire	40,2	34,2	47,8	36,8	38,0
DAP distal quille	30,6	27,1	37,9	27,7	28,7
DAP min. cond. int.	24,2	21,4	30,9	21,7	21,3
DAP max. cond. int.	27,1	23,5	33,4	24,2	23,5
D facette grand cuné.	38,8	33,8	48,3	35,3	33,1
D facette cuboïde	11,1	9,5	9,2	8,5	9,9

Tableau 3

Troisièmes métatarsiens (MT III) :
mesures moyennes en millimètres chez différents *Equus* actuels et fossiles.

n = nombre de spécimens ; A. = ânes ; DT = diamètre transversal = largeur ; DAP = diamètre antéro-postérieur = épaisseur ; art. = articulaire ; dist. = distal ; min. = minimal ; cond. = condyle ; int. = interne ; max. = maximal ; D = diamètre ; cuné. = cunéiforme.

	H	F	R	T	MC	MT	Ph I A	Ph I P	Ph III A
<i>E. grevyi</i> (17-21)	282,0	385,5	329,0	342,9	232,0	266,5	86,4	81,5	65,3
Anes Somalie (5)	254,4	349,6	301,6	319,9	206,0	248,4	77,5	73,3	49,0
Anes domest. (8)	218,3	300,4	266,5	284,8	181,7	215,5	68,5	64,7	43,4
Anes Ikrit (1-12)					176,5	208,7	67,3	62,1	44,0
<i>E. melkiensis</i> (1)					219,5	267,5	84,0	79,0	
Myreybet (20-35)							77,4	68,8	55,3
Maysar 25 (1)						225,0		71,0	
<i>E. hem. onager</i> (8-10)	241,3	329,7	293,5	313,0	214,1	250,8	76,3	71,2	54,0
<i>E. hem. kulan</i> (8)	248,5	339,6	300,1	326,6	221,7	258,0	79,8	73,2	59,0

Tableau 4

Longueurs moyennes en millimètres des os longs et largeurs de la troisième phalange antérieure
chez différents *Equus* actuels et fossiles.

H = humérus ; F = fémur ; R = radius ; T = tibia ; MC = troisième métacarpien ; MT = troisième métatarsien ;
Ph I A = première phalange antérieure ; Ph I P = première phalange postérieure ; Ph III A = troisième phalange antérieure ;
E. = *Equus* ; hem. = hemionus. Entre parenthèses le nombre de spécimens mesurés.

Bibliographie

- ARAMBOURG C., 1932. - Note préliminaire sur une nouvelle grotte à ossements des environs d'Alger. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord, 23 : 154-162. Alger.
- ASTRE G., 1948. - Petit Asinien Pléistocène du Lauraguais. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, 83, 1er et 2ème trimestre : 118-128, 1 pl. Toulouse.
- AZZAROLI A., 1965. - The two Villafranchian Horses of the Upper Valdarno. Palaeontographia italica, 59 (n.s. 29) : 1-12, 3 fig., 10 pl., Pisa.
- AZZAROLI A., 1966. - Pleistocene and living Horses of the old World. Palaeontographia italica, 61 (n.s. 31) : 1-15, 46 pl., Pisa.
- AZZAROLI A., 1979. - On a Late Pleistocene Ass from Tuscany; with notes on the History of Asses. Palaeontographia italica, 71 (n.s. 41) : 27-47, 8 fig., 9 pl., Pisa.
- AZZAROLI A., 1982. - On Villafranchian Palaeartic Equids and their allies. Palaeontographia italica, 72 (n.s. 42) : 74-97, 9 fig., 4 pl., Pisa.
- AZZAROLI A., 1990. - The genus *Equus* in Europe. European Neogene Mammal Chronology : 339-355, 5 fig.. Lindsay E.H. et al., eds. Plenum Press, New York.
- BAGTACHE B., HADJOUIS D. et V. EISENMANN, 1984. - Présence d'un *Equus* caballin (*E. algericus* n. sp.) et d'une autre espèce nouvelle d'*Equus* (*E. melkiensis* n. sp.) dans l'Atérien des Allobroges, Algérie. C.R.Ac.Sc., Paris, t. 298, série II, n°14, 609-612, 4 fig.
- BALOUT L., 1962. Données nouvelles sur l'Atérien. VIème Congrès International des Sciences Préhistoriques et Protohistoriques, Rome, 29 Août-3 Septembre 1962, II Comunicazioni Sezioni I-IV, Atti : 148.
- BEGOUE H. & BREUIL H., 1958. - Les cavernes du Volp, Trois-Frères, Tuc d'Audoubert à Montesquieu, Avantès (Ariège). Travaux de l'I.P.H. Arts et Métiers graphiques, Paris, 124pp, 115 fig., 32 pl.
- BÖKÖNYI S., 1986. - The Equids of Umm-Dabayah, Iraq. In : MEADOW R.H. & H.P. UERPMANN, eds, Equids in the ancient world. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A : 302-317, 4 fig., 1 pl., 3 tabl., Wiesbaden.
- BÖKÖNYI S., 1991. - The Earliest Occurrence of Domestic Asses in Italy. In : MEADOW R.H. & H.P. UERPMANN, eds, Equids in the ancient world. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A (Naturwissenschaften) 19/2, volume II : 217-225, 4 pl., 2 tabl., Dr Ludwig Reichert Verlag, Wiesbaden.
- BONIFAY M.-F., 1991. - *Equus hydruntinus* *Regalia minor* n.ssp. from the caves of Lunel-Viel (Hérault, France) In : Equids in the ancient world, vol. II, eds : R.H. MEADOW and H.-P. UERPMANN, Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A (Naturwissenschaften), Nr. 19/2, Dr Ludwig Reichert Verlag, Wiesbaden : 178-216, 16 fig., 1 pl., 14 tabl.
- BOURDELLE E., 1934. - Notes anatomiques et considérations zoologiques sur les Zèbres. Congrès des Sociétés savantes, 67 : 99-112.
- BRINK J.S., 1994. - An ass, *Equus (Asinus)* sp., from the late Quaternary mammalian assemblages of Florisbad and Vlakkrak, central southern Africa. Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap, 90 : 497-500.
- CAMPS G., 1984. - Quelques réflexions sur la représentation des Equidés dans l'art rupestre nord-africain et saharien. Bulletin de la Société Préhistorique de France, 81 (10-12) : 371-381, 4 fig., 2 tabl. Paris.

- CHURCHER C.S., 1972. - Late Pleistocene Vertebrates from Archaeological Sites in the Plain of Kom Ombo, Upper Egypt. Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum, 82 : 172pp., 44 fig., 5 tabl. Toronto.
- CHURCHER C.S., 1982. - Oldest Ass recovered from Olduvai gorge, Tanzania, and the origin of Asses. Journal of Paleontology, 56 (5) : 1124-1132, 1 fig., 2 tabl.
- CLUTTON-BROCK J., 1992. - Horse Power. A history of the horse and donkey in human societies. Natural History Museum Publications : 192pp., fig. London.
- DE GIULI C., 1987. - Late villafranchian faunas of Italy : the Selvella local fauna in the southern Chiana valley - Umbria. Palaeontographia italica, 74 : 11-50, 2 fig., 18 pl., 5 tabl., Pisa.
- DE GIULI C., MASINI F., TORRE D., 1987. - The latest villafranchian faunas in Italy : the Pirro Nord fauna (Apricena, Gargano). Palaeontographia italica, 74 : 51-62, 3 fig., 4 pl., 3 tabl., Pisa.
- DUCOS P., 1970. - The Oriental Institute excavations at Mureybit, Syria : Preliminary report on the 1965 campaign. Part IV : Les restes d'Equidés. Journal of Near Eastern Studies, 29 (4) : 273-289, 3 fig., 6 tabl. Chicago.
- DUCOS P., 1978. - Tell-Mureybet, étude archéozoologique et problèmes d'écologie humaine, 1 : 3-136, 8 fig., 2 pl., tabl. Editions du CNRS, Lyon.
- DUCOS P., 1986. - The Equid from Tell Muraibit, Syria. In : Meadow R.H. and H.P. UERPMANN, eds, Equids in the ancient world. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A : 237-245, 4 fig., 1 tabl., Wiesbaden.
- EISENMANN V. et TURLLOT J.-C., 1978. - Sur la taxinomie du genre *Equus*. Les Cahiers de l'Analyse des Données, volume III (2) : 179-201, 11 fig.
- EISENMANN V., 1979a. - Caractères évolutifs et phylogénie du genre *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). C.R.Acad.Sci., Paris, sér. D, t.288, 497-500, 3 fig.
- EISENMANN V., 1979b. - Etude des cornets des dents incisives inférieures des *Equus* actuels et fossiles. Palaeontographia italica, 71 (n.s. 41), 55-75, 3 fig., 2 pl., 3 tabl.
- EISENMANN V., 1979c. - Les métapodes d'*Equus* sensu lato (Mammalia, Perissodactyla). Géobios, vol. 12, fasc. 6, 863-886, 19 fig., 11 tabl.
- EISENMANN V., 1980. - Les Chevaux (*Equus* sensu lato) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. Cah. Paléont., 186p., 67 fig., 22pl., 72 tabl.
- EISENMANN V., 1981. - Etude des dents jugales inférieures des *Equus* actuels et fossiles, Palaeovertebrata, Montpellier, vol. 10, fasc. 3-4, 127-226, 19 fig., 4 pl., 32 tabl.
- EISENMANN V. et KARCHOUD A., 1982. - Analyses multidimensionnelles des métapodes d'*Equus*. Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ème série, t. 4, 1-2, Section C, 75-103, 12 fig., 5 tabl.
- EISENMANN V., 1984. - Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* et leurs implications paléoécologiques. Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris, 4ème série, 6, section C, 2 : 185-195, 3 fig., 1 tabl.
- EISENMANN V., 1985.- Indications paléoécologiques fournies par les *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) pliocènes et pléistocènes d'Afrique. In : "L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène". Actes Colloque international Fondation Singer-Polignac (juin 1981), Masson Ed.: 57-79, 9 fig., 2 tabl.
- EISENMANN V., 1986. - Les Equidés du Pléistocène d'Oubeidiyeh. In : E. TCHERNOV ed. : Les Mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubeidiyeh. Mémoires et Travaux du

Centre de Recherche Préhistorique Français, 5, 191-212, 3 fig., 2 pl., 10 tabl. Association Paléorient, Paris.

EISENMANN V., 1991 - Proportions squelettiques de chevaux quaternaires et actuels. *Géobios*, M.S. n°13 : 25-32, 9 fig., 3 tabl.

EISENMANN V., 1992 - Systematic and biostratigraphical interpretation of the equids from Qafzeh, Tabun, Shkul, and Kebara (Acheulo-Yabrudian to Upper Palaeolithic of Israel). *ArchaeoZoologia*. Vol. V/1: 43-62, 3 fig., 1 pl., 3 tabl.

EISENMANN V., 1992. - Origins, dispersals, and migrations of *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, 153 : 161:170, 3 tabl. Frankfurt a. M.

ENNOUCHI E., 1951. - Nouveaux documents fossiles du Quaternaire de Rabat. *Comptes rendus des Sciences naturelles du Maroc*, 7 : 88-89.

ENNOUCHI E., 1953. - La faune des limons rouges de Bou-Knadel (Maroc). Actes du IVème Congrès International du Quaternaire, Rome-Pise, Août - Septembre 1953 : 3-4.

FORSTEN A., 1990. - Old World "Asses". *Quartärpaläontologie*, Berlin, 8 : 71- 78, 6 fig.

FORSTEN A., 1992. - Mitochondrial-DNA time-table and the evolution of *Equus* : comparison of molecular and paleontological evidence. *Ann. Zool. Fennici* 28 : 301-309, 2 fig. Helsinki.

GADJIEV V.G., 1953. - Binagadinskij iskopaiemyj osel *Equus cf. hydruntinus* Reg. Binagadinskoie mestonakhodenie chetvertichnoj fauny i flory, III. Trudy estestvenno-istoricheskogo museia im. G. Zardavi (6) : 5-156, 29 fig., 39 tabl., Baku.

GEORGE M., 1869. - Etudes zoologiques sur les Hémiones et quelques autres espèces chevalines. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Paléontologie*, 5ème série, tome XII : 1-47, 4 pl., 1 tabl., Paris.

GEORGE, M., Jr. & O.A. RYDER, 1986. - Mitochondrial DNA Evolution in the Genus *Equus* . *Molecular Biology Evolution*, 3 (6) : 535-546, 4 fig. Chicago.

GINSBURG L., HILLY J., TAQUET Ph., 1968. - Une faune würmienne dans un remplissage de fente du massif du Filfila (littoral nord-constantinois, Algérie). *Compte rendu sommaire des séances de la Société géologique de France*, 5 : 157.

GOUJET D., 1989. - Cladistique. *Encyclopaedia Universalis* : 1189-1190. Paris.

GROVES C.P., 1966. - Taxonomy . In : GROVES, C.P., ZICCARDI, F., TOSCHI, A., Sull'asino selvatico africano, *Supplemento alle Ricerche di Zoologia Applicata alla Caccia*, 5(1) : 2-11, 2 fig. Bologna.

GROVES C.P., 1986. - The taxonomy, distribution, and adaptations of recent equids . In : MEADOW R.H. and H.P. UERPMANN, eds, *Equids in the ancient world*. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A : 11-65, 8 fig., 3 tabl., Wiesbaden.

GUERIN C., EISENMANN V. et FAURE M., 1993 - Les grands Mammifères du gisement pléistocène moyen de Latamné (vallée de l'Oronte, Syrie). *BAR International series* 587, In : *Le Paléolithique de la vallée de l'Oronte, Syrie*, sous la direction de P. Salanville, J. Besançon, L. Copeland et S. Muhesen, 169-178, 5 fig., 6 tabl.

HELMER D., sous presse. - Etude de la faune mammalienne d'El Kowm 2 (Syrie). In : STORDEUR D. éd. *Une île dans le désert : El Kowm 2 - Caracol, Syrie, 8000 - 7500 BP*. Ed. ADPS (ERC), Paris.

HUBLIN J.J., 1985. - Human fossils from the North African Middle Pleistocene and the origin of *Homo sapiens* . In : *Ancestors : the hard evidence*, E. Delson Ed. : 283-288, 1 fig., Alan R. Liss, Inc., New York.

- ISHIDA N., OYUNSUREN T., MASHIMA H., MUKOYAMA H., SAITOU N., 1995. - Mitochondrial DNA sequences of various species of the genus *Equus* with special reference to the phylogenetic relationship between Przewalskii's wild horse and domestic horse. *Journal of Molecular Evolution*, 41 : 180-188, 4 fig., 4 tabl.
- MARIN M., 1987. - *Equus stenorhis granatensis* en el Pleistoceno inferior de Venta Micena (Granada, España). *Paleont. i Evol., Mem. Esp.*, 1 : 255-282, 18 fig., 33 tabl.
- MEADOW R.H., 1986. - Some Equid Remains from Cayönü, Southeastern Turkey. In : Meadow R.H. and H.P. UERPMANN, eds, *Equids in the ancient world*. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A : 266-301, 3 fig., 7 tabl., Wiesbaden.
- MUSIL R., 1969. - Die Equidenreste aus dem Pleistozän von Süssenborn bei Weimar. *Paläontol. Abhandl. A*, III, 3-4, 317-364, 15 fig., pl. XXXVII-XLV, 34 tabl., Berlin.
- POCOCK R.I., 1902. - A new arrangement of the existing species of Equidae with the description of a new subspecies of "Zebra". *Ann. Mag. natural History, ser. 7*, 10 (43) : 304-308. London.
- PRAT F., 1968. - Recherches sur les Equidés pléistocènes de France. Thèse de Sci. nat., Bordeaux : Fac. sci., 4 vol., 662p., 149 fig., 126 tabl.
- STEHLIN H.G., GRAZIOSI P., 1935. - Ricerche sugli Asinidi fossili d'Europa. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse* 56 (3) : 1-73.
- UERPMANN H.-P., 1991. - *Equus africanus* in Arabia. In : MEADOW R.H. and H.P. UERPMANN, eds, *Equids in the ancient world*. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A (Naturwissenschaften) 19/2, volume II : 12-33, 8 fig., 7 tabl., Dr Ludwig Reichert Verlag, Wiesbaden.
- ZEDER M.A., 1986. - The Equid Remains from Tal-e Malayan, Southern Iran. In : MEADOW R.H. and H.P. UERPMANN, eds, *Equids in the ancient world*. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A : 366-412, 23 fig., 4 pl., 8 tabl., Wiesbaden.