

ESTRATTO DALLA

# **PALAEONTOGRAPHIA ITALICA**

**RACCOLTA DI MONOGRAFIE PALEONTOLOGICHE**

**FONDATA DA MARIO CANAVARI**

**CONTINUATA E ACCRESCIUTA DA GIUSEPPE STEFANINI**

**Comitato di Redazione**

**G. MERLA - E. TONGIORGI - L. TREVISAN**

**Vol. LXXI - (n. ser. Vol. XLI) - Anni 1978-1979**

Véra Eisenmann

**Etude des cornets des dents incisives inférieures  
des Equus (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles**

PISA

Industrie Grafiche V. Lischi & Figli

1979

# Etude des cornets des dents incisives inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles

VÉRA EISENMANN \*

**SUMMARY** — The phylogenetic and systematic implications of the lack of infundibula on the lower incisors of some modern and fossil *Equus* result in the necessity to learn more about these structures, their frequencies and their dependence from the stage of wear. The study has been conducted on every modern species, wild and domestic (more than 500 individuals) and on some african, eurasiatic and north-american pliocene and pleistocene ones. The following main remarks may be drawn from this study. 1) There is no modern species in which all the incisors of all the individuals exhibit or lack infundibula; many intermediate morphologies exist between the perfect infundibulum and its entire lack; they lead to suppose that the infundibulum is not formed by an invagination of the enamel but by the coalescence of enamel buds of the lingual wall of the tooth; this coalescence could be hindered by a precocious eruption of the incisors. 2) Although data concerning miocene and pliocene species of Equids are particularly scarce, it seems possible to assume that the presence of infundibula is a plesiomorphous character for the genus *Equus* (though an apomorphous one for the Equidae in general). If this assumption is true, at least one plio-pleistocene species (*E. teilhardi*) and 4 pleistocene groups have lost their infundibula more or less completely: *E. burchelli* in Africa; north-and south-american Equids with peculiar lower cheek teeth (*E. « nevadanus »*, *E. altidens*, *E. hibbardi*, *E. occidentalis?*); north american species with asinine or stenonine lower cheek teeth (*E. « frater-nus »*, *E. francisci*, *E. zoyatalis*); north-american and eurasiatic species with caballine lower cheek teeth (*E. « occidentalis »* from McKittrick, *Equus* sp. from Spandau). This loss is the result of a parallel evolution expressing a common evolutive tendency rather than a synapomorphy.

**RIASSUNTO** — In alcune specie attuali e fossili del genere *Equus* mancano gli « infundiboli » negli incisivi inferiori. Oggetto di questo studio è la ricerca del significato di tale mancanza nel quadro della sistematica e dei rapporti filogenetici. A questo scopo sono stati esaminati incisivi di tutte le specie attuali (più di 500 esemplari) e incisivi di varie specie eurasiatiche, africane e nordamericane del Pliocene e del Pleistocene. È risultato che la presenza o l'assenza degli infundiboli non è mai costante nelle specie attuali. Gli infundiboli si formano probabilmente per fusione di germogli di smalto nella parte posteriore del dente. Benché le specie mioceniche e plioceniche siano mal conosciute, la presenza degli infundiboli nel genere *Equus* può essere considerata carattere plesiomorfo. Se questa ipotesi è valida, almeno una specie plio-pleistocenica e quattro gruppi di spe-

cie pleistoceniche hanno perduto, completamente o quasi, gli infundiboli. Questa perdita è riferibile a evoluzione parallela piuttosto che a sinapomorfia.

## REMARQUES PRELIMINAIRES

L'étude des cornets des incisives inférieures du genre *Equus* s'inscrit dans le cadre plus général d'un travail sur les Equidés pliocènes et pléistocènes. La chronologie actuellement la plus usitée fait commencer le Pliocène il y a environ 5 millions d'années (MA) et fait coïncider le début du Pléistocène avec l'épisode magnétique normal d'Olduvai, il y a 1,71 à 1,86 MA environ. Le Pléistocène moyen commence avec l'épisode magnétique normal de Brunhes, vieux de 0,7 MA environ et le Pléistocène supérieur, avec l'interglaciaire Riss-Würm. Le terme « Plio-Pléistocène » désigne ici la période de passage du Pliocène au Pléistocène, sans grande précision, son emploi est commode pour qualifier un gisement dont l'âge exact est inconnu ou une espèce qui semble se rencontrer à la fois dans le Pliocène et le Pléistocène (*E. simplicidens*, *E. stenonis*).

Géographiquement mon étude se limite à certaines espèces africaines, eurasiatiques et nord-américaines. Les problèmes posés par les Equidés sud-américains (HOPFSTETTER, 1952) n'ont pas encore pu être abordés.

Une grande partie de l'étude est consacrée aux espèces actuelles. Je considère qu'elles font toutes partie du même genre, *Equus* (auquel je rapporte d'ailleurs aussi toutes les espèces pliocènes et pléistocènes étudiées ici). A l'intérieur de ce genre, les données craniennes traitées par les analyses multidimensionnelles (EISENMANN et TURLOT, 1978) permettent de distinguer 6 entités taxinomiques: 1. Caballins = *E. caballus*, domestique + *E. przewalskii*, sauvage; 2. Hémiioniens = *E. hemionus*, sauvage + *E. kiang*, sauvage; 3. Asiniens = *E. asinus*, domestique + *E. africanus*, sauvage; 4. *E. zebra*; 5. *E. grevyi*; 6. Couaggas s.l. = *E. burchelli* (avec toutes les sous-espèces plus ou moins valides: *granti*,

\* Institut de Paléontologie, 8 rue de Buffon, 75005 Paris

*boehmi*, *antiquorum*, *chapmani*, etc.), sauvage + *E. quagga*, sauvage, éteint depuis environ un siècle.

Il m'est impossible de remercier ici nommément toutes les personnes qui m'ont accueilli et aidé au cours de mes missions d'étude dans une vingtaine de musées européens et africains. Je ne peux pas non plus citer les noms de tous ceux, qui à Paris, ont participé à l'élaboration de ce manuscrit. Toutefois, je remercie particulièrement MM. A. Azzaroli, J. Brunet et C. De Giuli pour leurs conseils et les discussions que nous avons eues ensemble; MM. R. Hoffstetter et E. Heintz pour leurs critiques du manuscrit; Madame Molin pour sa frappe et celle des tableaux, M. D. Serrette pour les planches photographiques, Mademoiselle Molez et Madame Larroche pour les figures. Ce travail a été fait dans le cadre du LA 12 du CNRS et facilité financièrement par la RCP 292 (responsable M. Y. Coppens).

## I. - GENERALITES ET METHODES

### A - Généralités

Le cornet (ou infundibulum) se présente comme une invagination d'émail à l'intérieur de la couronne de l'incisive; cette invagination est plus ou moins remplie de ciment. Présent chez la plupart des Equidés actuels, le cornet semble être apparu au cours de l'évolution; d'après SIMPSON (1951, p. 126), les premières traces se voient sur les incisives supérieures de *Mesobippus*, à l'Oligocène; au cours du Miocène, chez *Parabippus* (SIMPSON, 1951, p. 133), les cornets parachèvent leur développement sur les incisives supérieures et apparaissent sur les inférieures. Les cornets sont couramment interprétés comme une adaptation favorable à l'alimentation: augmentation de la résistance et de l'efficacité des incisives (GROMOVA, 1949, t. 2, p. 87; SIMPSON, 1951, p. 133). La présence de ces structures devrait donc être considérée, a priori, comme un caractère progressif des Equidés qu'on pourrait s'attendre à rencontrer chez toutes les formes pléistocènes ou même pliocènes.

Toutefois, si la présence de cornets semble constante sur les incisives supérieures, les incisives inférieures de certaines espèces fossiles postmiocènes échappent à cette règle. Faut-il considérer que ces espèces ont conservé une

structure archaïque ou, au contraire, que leurs cornets ont involué après avoir acquis un développement normal? Avant de discuter ce point, il convient de préciser autant que possible la fréquence des cornets sur les incisives inférieures des espèces actuelles et fossiles.

Comme son nom l'indique, le cornet présente à peu près la forme d'un cône; sa base étant au niveau de la surface occlusale, le cône s'enfonce en direction de la racine mais ne l'atteint pas par son sommet. Au cours de l'usure de la partie de la couronne qui contient le cornet, la section de celui-ci apparaît sur la surface occlusale sous la forme d'un îlot d'émail appelé « marque », dont l'aspect varie avec l'usure. Lorsque l'usure a dépassé le sommet du cornet, la marque disparaît. A peu près au même niveau, apparaît sur la face occlusale une formation plus ou moins arrondie (pl. I, fig. 3) qui résulte du comblement de la chambre pulpaire par de l'ivoire secondaire (TAGAND & BARONE, 1954, t. 2, n° 1, p. 111). Bien que cette formation ne soit jamais entourée d'émail, sa ressemblance avec une marque peut être assez grande pour engendrer des confusions; toutefois, la vraie marque se trouve plus près du bord lingual de la dent et présente au toucher un léger relief qui correspond à l'émail du cornet. Les remarques précédentes montrent que l'étude des cornets doit se garder de deux erreurs: prendre pour une marque le cercle d'ivoire secondaire; conclure à l'absence permanente de cornet devant une absence de marque due à l'usure.

### B - Méthodes

La reconnaissance d'une liaison entre l'âge et l'aspect des incisives a depuis longtemps permis aux maquignons de déterminer l'âge d'un Cheval en regardant l'état de ses incisives inférieures, plus commodes à observer que les supérieures. Par la suite, la plupart des tables de correspondances ont été établies d'après la forme des incisives inférieures et de leurs marques; 13 stades d'usure ont ainsi été décrits chez le Cheval et des comparaisons ont été faites avec l'Ane (TAGAND et BARONE, 1954).

Toutefois, l'absence de cornets sur les incisives inférieures de certains Zébrins, alors que l'âge devrait être déterminé d'après leurs marques, conduit à une impasse. Une solution consiste à utiliser les incisives supérieures (toujours pourvues de cornets) à la place des inférieures, ce qui a été fait chez *E. burchelli* où 9 stades ont été reconnus (KLINGEL et KLINGEL, 1966).

Par analogie, JOUBERT (1972) a fait de même chez *E. zebra* (7 stades) bien que cette espèce présente, comme le Cheval et l'Âne, des cornets inférieurs. Il ne semble pas y avoir encore de renseignements sur les relations entre l'âge et l'aspect des incisives des autres espèces sauvages actuelles.

Au total, l'étude des cornets inférieurs a nécessité l'établissement de correspondances approximatives entre l'aspect des incisives supérieures et inférieures et l'extrapolation à certains *Equus* actuels sauvages des données concernant les formes domestiques, *E. burchelli* et *E. zebra*. Dans ces conditions, il m'a paru plus pratique et plus prudent de ne distinguer que 3 stades d'usure, déterminés essentiellement d'après la forme occlusale des  $I_1$ . De façon générale, les individus sont classés dans le premier groupe (stade 1 = dents peu usées) lorsque les surfaces occlusales des  $I_1$  sont elliptiques (pl. I, fig. 1), dans le deuxième groupe (stade 2 = dents moyennement usées) lorsque ces surfaces sont triangulaires (pl. I, fig. 2) et dans le troisième, lorsque leur diamètre vestibulo-lingual est nettement plus grand que le mésio-distal (pl. I, fig. 3). Cependant, chez *E. burchelli*, les surfaces occlusales des  $I_1$  usées ont souvent des diamètres vestibulo-linguaux très faibles tandis qu'une forme plus ou moins elliptique ne se trouve que sur des  $I_1$  moyennement usées. Dans ces cas, le stade 1 correspond aux  $I_1$  très aplaties d'avant en arrière (pl. I, fig. 4), le stade 2 aux  $I_1$  dont le diamètre vestibulo-lingual est un peu plus petit que le diamètre mésio-distal (pl. I, fig. 5) et le stade 3 aux  $I_1$  où le premier est le plus grand (pl. I, fig. 6). Les limites entre tous ces groupes ne sont pas très précises, mais on arrive à distinguer approximativement des incisives peu, moyennement ou très usées.

Un autre problème se pose à propos de la description des cornets ou des marques. Ainsi que l'a montré VAN HOEPEN (1940, p. 6 et suivantes, fig. 1-15), il existe une série de morphologies intermédiaires entre le cornet parfait, habituel chez les Chevaux, et l'absence totale de cornets de certains Zébrins: le cornet peut être fendu sur tout ou partie de sa hauteur de sorte que la marque n'est plus un îlot mais une poche d'émail plus ou moins béante du côté lingual (pl. I, fig. 8:  $I_1$ ; VAN HOEPEN, 1940, fig. 2, 6:  $I_2$ ; GROMOVA, 1949, t. 2, fig. 9A:  $I_1$ ); il peut exister un cornet rudimentaire, sans paroi linguale mais avec des bourrelets latéraux convergents vers la racine (pl. I, fig. 8:  $I_2$ ; VAN HOEPEN, 1940, fig. 13; GROMOVA, 1949, t. 2, fig. 9H)

ou quelques tubercules d'émail (pl. I, fig. 9:  $I_2$ ; VAN HOEPEN, 1940, fig. 3:  $I_1$ ); dans certains cas, même les bourrelets et les tubercules sont absents et les incisives présentent une gouttière plus ou moins prononcée sur leurs faces linguales (pl. I, fig. 7-9:  $I_3$ ; VAN HOEPEN, 1940, fig. 3, 12). Suivant le niveau d'usure de la dent, un même cornet peut correspondre à une marque close ou ouverte ou ne correspondre à aucune marque (il arrive aussi, comme sur la figure 7 de la planche I, que deux incisives de même rang portent une marque mieux développée d'un côté que de l'autre). Enfin, les  $I_1$  peuvent avoir des marques closes, les  $I_2$  des marques ouvertes et les  $I_3$  se trouver sans marques.

Au total, j'ai distingué trois possibilités: marques closes; marques ouvertes et rudimentaires (tubercules et bourrelets); gouttières peu profondes ou absentes. Leurs fréquences ont été étudiées séparément sur les trois incisives permanentes en tenant compte des stades d'usure définis plus haut. Les données sur les incisives lactéales sont peu nombreuses et groupées sans distinction de stades d'usure.

## II. - CORNETS DES INCISIVES INFÉRIEURES DES ESPÈCES ACTUELLES

### A - *Equus grevyi* (pl. I, fig. 1-2)

Le matériel se compose de 46 arcades incisives adultes et 12 arcades portant des incisives lactéales.

L'évaluation de la fréquence des marques sur les incisives permanentes en tenant compte de leur état d'usure (tabl. 1) montre que:

— les cornets sont présents et presque toujours parfaitement clos sur les  $I_1$  et les  $I_2$ ; sur les  $I_3$ , les marques disparaissent en général au cours du stade d'usure moyenne mais peuvent encore s'observer au cours du troisième stade; sur les  $I_2$ , les marques persistent plus longtemps que sur les  $I_1$ ;

— les cornets existent dans 75% des  $I_3$ , mais leur développement peut être imparfait dans la partie supérieure de la couronne de sorte que le pourcentage de marques closes augmente avec l'usure (fig. 2). Contrairement aux suppositions de GROMOVA (1949, t. 2, p. 87) les cornets des  $I_3$  d'*E. grevyi* ne sont pas vraiment rudimentaires.

En ce qui concerne les incisives lactéales, les cornets sont constants et parfaits sur les  $dI_1$

et les  $dI_2$ ; les marques correspondantes disparaissent au moment où les  $M_2$  commencent à s'user. Sur les  $dI_3$ , les cornets sont parfaits dans 45% des cas, ouverts ou rudimentaires dans 36% des cas, absents dans 18% des cas.

On remarque que les cornets sont un peu plus fréquents sur les  $dI_3$  que sur les  $I_3$  et sur les  $dI_2$  que sur les  $I_2$ .

#### B - *Equus burchelli* (pl. I, fig. 4-9)

VAN HOEPEN (1940) semble avoir été le premier à remarquer que les cornets pouvaient être rudimentaires ou absents sur les incisives inférieures de certaines formes sud-africaines d'*E. burchelli*. D'après HOFFSTETTER (1950), les cornets sont au contraire constants chez les *E. burchelli* méridionaux et toujours absents chez les formes septentrionales de cette espèce; cette dernière proposition se retrouve chez KLINGEL (1965, p. 128). Une précédente étude (EISENMANN & DE GIULI, 1974) a déjà montré que les cornets peuvent être absents, rudimentaires ou bien développés chez certains *E. burchelli* méridionaux. J'ai étudié depuis un matériel plus riche et plus varié qui permet d'apporter de nouvelles précisions à ce sujet.

Outre les données recueillies dans de nombreux musées, j'ai à ma disposition 20 arcades incisives, envoyées par W. F. H. Ansell, qui les avait obtenues grâce à l'obligeance de la « Research Division of the Game Department » de Nairobi et du « Research Office » du Kruger National Park. La moitié de ce matériel provient du Kenya (District de Narok), l'autre d'Afrique du Sud (Kruger National Park). Je tiens à remercier ici W.F.H. Ansell et les deux institutions citées plus haut pour la collecte, la préparation et le don de ce matériel.

Nous allons d'abord considérer les incisives inférieures définitives de l'ensemble des *E. burchelli*, puis comparer les fréquences des marques des représentants septentrionaux et méridionaux de cette espèce, enfin donner quelques indications sur les cornets des incisives lactéales.

#### 1 - INCISIVES DÉFINITIVES d'*Equus burchelli*

Le matériel se compose d'environ 200 arcades incisives adultes. Le tableau 1 et la figure 2 montrent que:

— les marques closes sont toujours rares, surtout sur les  $I_3$  (elles peuvent néanmoins être présentes, contrairement à l'affirmation de COOKE, 1950, p. 431);

— elles disparaissent plus vite sur les  $I_1$  et les  $I_3$ : aux stades d'usure avancée, seules les  $I_2$  ont encore des marques closes;

— les marques closes sont toujours un peu plus fréquentes aux stades 2: c'est dans la partie moyenne de la couronne que le cornet est le mieux développé; plus haut il peut être encore imparfait, plus bas il peut déjà avoir disparu du fait de l'usure.

#### 2 - INCISIVES DÉFINITIVES DES FORMES SEPTENTRIONALES ET MÉRIDIIONALES

Si on compare les spécimens provenant de régions situées au nord du Zambèze (environ 120) avec ceux qui proviennent de régions situées au sud ou à l'ouest du Zambèze (environ 70), on note que (fig. 2):

— quel que soit le stade d'usure, sur les  $I_1$ , les  $I_2$  et les  $I_3$ , l'absence de marques est toujours plus fréquente au nord du Zambèze; en outre, les marques closes sont toujours plus fréquentes sur les  $I_1$  et  $I_2$  au sud du Zambèze;

— chez les formes septentrionales, il n'y a jamais de marques closes aux premiers et aux derniers stades d'usure; les  $I_3$  des formes septentrionales qui sont au premier stade d'usure n'ont de cornets ni clos ni rudimentaires;

— au total, il n'y a pas de différences absolues entre les deux groupes mais les  $I_1$  et les  $I_2$  des formes méridionales ont des cornets ou des ébauches de cornets plus fréquents (à stades d'usure égaux) et mieux développés: des marques closes peuvent apparaître dès le stade 1 et persister au stade 3.

#### 3 - INCISIVES LACTÉALES

Le matériel est restreint: 22 à 31 incisives de chaque sorte pour les formes septentrionales et 6 à 11 pour les formes méridionales (tabl. 2). D'après ce matériel, l'absence de marques est en général plus fréquente au nord du Zambèze. La fréquence des cornets clos décroît de la  $dI_1$  à la  $dI_3$ ; les cornets clos sont beaucoup plus fréquents chez les formes méridionales. Dans la plupart des cas, les cornets clos sont plus fréquents sur les lactéales que sur les définitives de même rang.

#### C - *Equus quagga*

Le matériel comprend 14 à 16 incisives de chaque catégorie (tabl. 1). Le stade 3 n'est représenté que par une ou deux dents, de sorte

que la fréquence des cornets en fonction des stades d'usure est difficile à interpréter. Il semble toutefois que les cornets parfaits sont au moins aussi fréquents sur les I<sub>1</sub> et I<sub>2</sub> peu usées que sur celles dont l'usure est moyenne; sur les I<sub>3</sub>, la fréquence des marques closes augmente du stade 1 au stade 2. Dans l'ensemble, *E. quagga* ressemble donc davantage à *E. grevyi* qu'à *E. burchelli*: les cornets des I<sub>1</sub> et I<sub>2</sub> sont parfaits dès le début de l'usure alors que ceux des I<sub>3</sub> peuvent être imparfaits dans la partie supérieure de la couronne; on a vu que chez *E. burchelli*, le cornet est souvent mieux développé dans la partie moyenne de la couronne qu'à son sommet.

L'existence d'un gradient nord-sud à l'intérieur des Couaggas s.l. (*E. burchelli* + *E. quagga*) est suggérée par certaines observations sur les crânes (EISENMANN et TURLLOT, 1978, p. 186) et les dents jugales supérieures et inférieures (EISENMANN, 1979a, p. 144 et 255). L'étude de la fréquence des cornets pourrait aussi apporter quelque contribution à ce sujet. Pour tenter de suivre de façon plus détaillée l'éventuelle augmentation progressive de la fréquence des cornets du nord au sud, j'ai subdivisé les *E. burchelli* septentrionaux et méridionaux en deux groupes géographiques chacun. Par ailleurs, pour pallier la pauvreté de certains échantillons, j'ai calculé les fréquences en regroupant les stades d'usure 1 et 2. Les données qui vont suivre concernent donc les incisives peu et moyennement usées de cinq sortes de Couaggas s.l. soit:

— environ 85 individus provenant du Kenya, du Ruanda et de régions voisines;

— une douzaine provenant du Katanga, de la Zambie et de régions voisines;

— une trentaine de l'Angola, de la partie septentrionale du Sud-Ouest africain, du Nord du Botswana, de la Rhodésie, du Mozambique et de régions voisines;

— une vingtaine provenant du Kruger National Park, du Zululand et de l'Afrique du Sud en général ;

— 13 à 14 *E. quagga*.

L'examen de la figure 1 montre, du nord au sud, une augmentation assez régulière de la fréquence des cornets parfaits sur les I<sub>1</sub> et les I<sub>2</sub> et des cornets rudimentaires sur les I<sub>3</sub>; ces observations peuvent appuyer l'hypothèse de l'existence d'un gradient dans le groupe des Couaggas s.l. qui pourraient ainsi ne représenter qu'une seule espèce comme le pense Rau (1974). En revanche, deux autres observations cadrent mal

avec cette hypothèse: il n'y a jamais de cornets rudimentaires sur les I<sub>1</sub> d'*E. quagga* (les marques sont toujours closes quand elles ne sont pas affectées par l'usure); il n'y pas d'augmentation progressive de la fréquence des cornets parfaits sur les I<sub>3</sub>. Il reste bien entendu possible que l'insuffisance numérique des échantillons en soit la cause. Toutefois, il semble bien exister une sorte de hiatus, ou de grand saut quantitatif, entre les formes les plus méridionales d'*E. burchelli* et *E. quagga*, au moins en ce qui concerne les I<sub>1</sub> et les I<sub>3</sub>. Quoi qu'il en soit, dans l'état actuel de nos connaissances, l'étude des cornets des Couaggas s.l. n'apporte pas d'argument décisif en faveur de leur co-spécificité ni de leur division en deux espèces distinctes.

#### D - *Equus zebra* (pl. I, fig. 3)

Les incisives définitives appartiennent à une cinquantaine d'individus (tabl. 1). Les cornets sont constants et parfaits sur les I<sub>1</sub> et les I<sub>2</sub>; les marques correspondantes disparaissent en moyenne plus vite sur les I<sub>1</sub> que sur les I<sub>2</sub> mais peuvent persister même sur des I<sub>1</sub> très usées. En ce qui concerne les I<sub>3</sub>, les cornets sont probablement constants mais peuvent être imparfaits dans la partie la moins usée de la couronne. Dans l'ensemble (fig. 2), les cornets parfaits semblent plus fréquents que chez *E. grevyi*. Ainsi que l'avaient noté GROMOVA (1949, t. 2, p. 87) et COOKE (1950, p. 431), les cornets sont bien développés sur les trois incisives d'*E. zebra*.

Les données sur les incisives lactéales sont très pauvres. Les cornets parfaits semblent constants sur les dI<sub>1</sub> et les dI<sub>2</sub> (3 spécimens de chaque); ils sont toujours parfaits sur les dI<sub>3</sub> (4) mais parfois peu profonds (2).

#### E - *Asiniens*

Mon matériel est insuffisant pour une étude séparée d'*E. asinus* et *E. africanus*, de sorte que tous les Asiniens (une quarantaine d'individus) seront étudiés ensemble (tabl. 1); on trouvera, pour mémoire, les données concernant *E. africanus* dans le tableau 3.

Les cornets sont probablement constants sur les I<sub>1</sub> et les I<sub>2</sub> mais ils peuvent être imparfaits sur ces dernières; à la différence des espèces précédentes, les marques ne disparaissent pas plus vite sur les I<sub>1</sub> que sur les I<sub>2</sub> (fig. 3). Les cornets parfaits sont rares sur les I<sub>3</sub> et paraissent peu profonds: le pourcentage de marques est particulièrement faible aux stades d'usure moyenne et

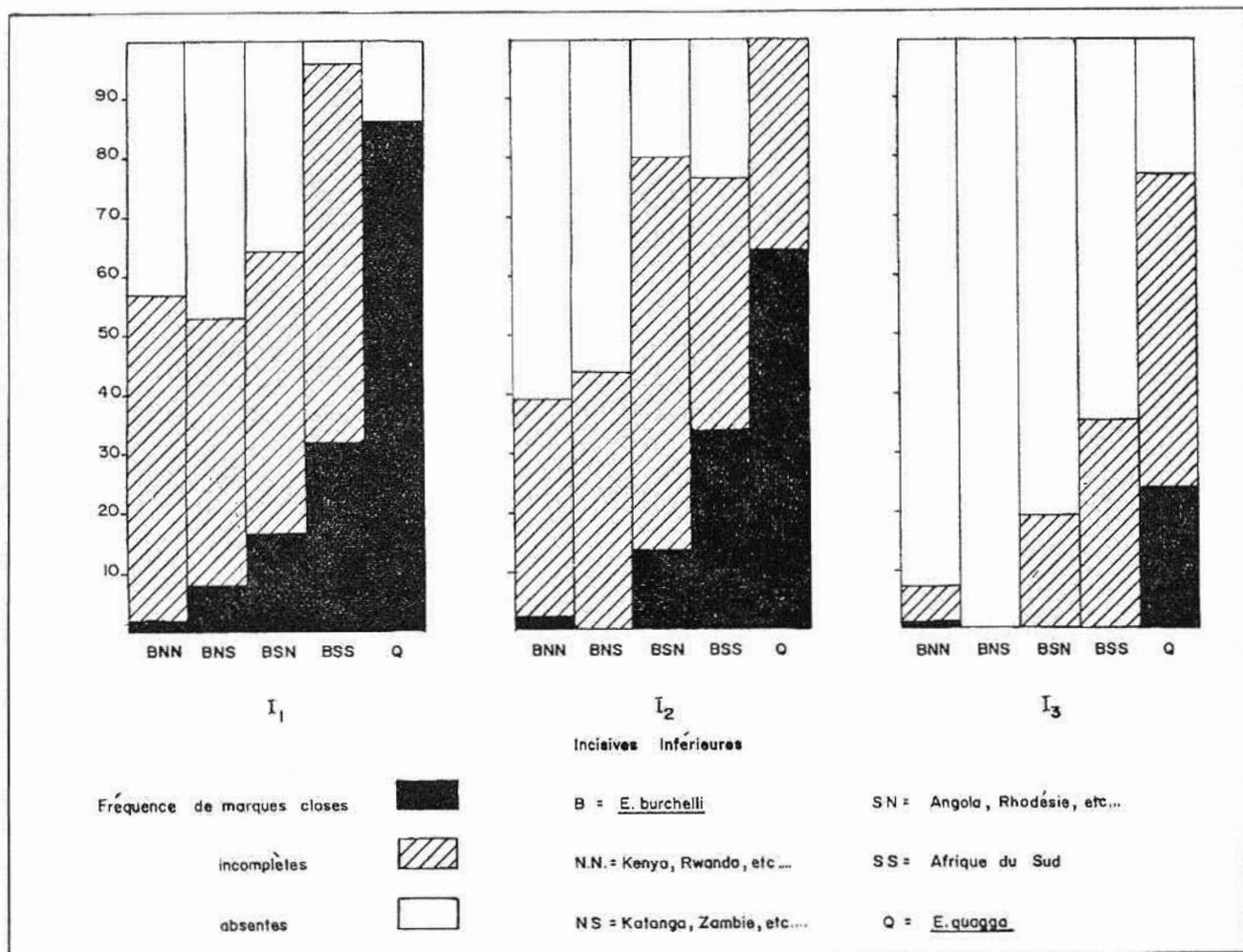


FIG. 1. — Couaggas s.l. Les *E. burchelli* provenant de régions situées au nord (BN) et au sud du Zambèze (BS) ont été subdivisés suivant leur provenance géographique plus ou moins septentrionale:

BNN = Kenya, Ruanda et régions voisines (n = environ 85);

BNS = Katanga, Zambie et régions voisines (n = environ 12);

BSN = Angola, Sud-Ouest africain, Botswana, Rhodésie, Mozambique et régions voisines (n = environ 30);

BSS = Kruger National Park, Zululand et Afrique du Sud en général (n = environ 20);

Q = *E. quagga* (n = environ 13).

Les fréquences ont été calculées sur la somme des incisives peu et moyennement usées (stades 1 et 2).

avancée. L'ensemble de mes données confirme en les précisant des notions qui semblent universellement admises (VAN HOEPEN, 1940, p. 4; GROMOVA, 1949, t. 2, p. 87; TAGAND et BARONE, 1954, p. 123).

Je ne dispose malheureusement pas de données sur les incisives lactéales des Asiniens. D'après VAN HOEPEN (1940, p. 6-7, 9), les cornets des dI<sub>1</sub> et dI<sub>2</sub> sont mieux développés que chez les Zèbres de Burchell, moins que chez les Chevaux; les cornets peuvent être imparfaits sur les dI<sub>2</sub> et minuscules sur les dI<sub>3</sub>.

#### F - Hémioniens

Le matériel se prête mal à une étude séparée d'*E. kiang* et *E. hemionus*. A titre indicatif, le tableau 3 fournit les fréquences des cornets

des incisives définitives séparément pour les deux espèces; il semble que les cornets des I<sub>3</sub> sont un peu plus rares chez *E. hemionus* mais un matériel plus riche sera nécessaire pour confirmer ou infirmer cette supposition. Si on considère l'ensemble des Hémioniens, environ 70 individus, on voit que les cornets parfaits sont presque constants sur les I<sub>1</sub> et I<sub>2</sub> peu ou moyennement usées (tabl. 1). Comme chez les Asiniens, la disparition des marques est à peu près simultanée sur les I<sub>1</sub> et I<sub>2</sub> (fig. 3). Sur les I<sub>3</sub>, les marques closes sont fréquentes (environ 60% des cas) à tous les stades d'usure; les marques rudimentaires sont assez fréquentes sur les I<sub>3</sub> peu ou moyennement usées (environ 30% des cas); l'absence de marques est rare.

En ce qui concerne les incisives lactéales (tabl. 2), les cornets parfaits paraissent constants

TABLEAU 1. — *Equidés actuels*: pourcentages de marques closes (+), rudimentaires (≈) et absentes (0) sur les incisives inférieures définitives (I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, I<sub>3</sub>) aux stades d'usure débutante (1), moyenne (2) et avancée (3).

n = nombre d'observations; G = *E. grevyi*; B = *E. burchelli*; Q = *E. quagga*; Z = *E. zebra*; A = Asiniens; H = Hémioniens; C = Caballins.

		I <sub>1</sub>				I <sub>2</sub>				I <sub>3</sub>			
		+	≈	0	n	+	≈	0	n	+	≈	0	n
G	1	94	6		18	89	11		18	28	50	22	18
	2	85		15	20	90		10	20	50	25	25	20
	3	13		87	8	50		50	8	75		25	8
B	1	8	59	33	99	6	40	54	99		9	91	86
	2	12	48	40	58	12	52	36	58	2	16	82	57
	3		5	95	42	5	22	73	45		5	95	44
Q	1	100			9	67	33		9	12	75	12	8
	2	60		40	5	60	40		5	40	20	40	5
	3	50		50	2	100			2		100		1
Z	1	100			22	100			22	63	37		19
	2	83		17	18	83		17	18	89		11	18
	3	9		91	11	36		64	11	45		55	11
A	1	100			17	83	17		18	25	50	25	12
	2	94		6	17	94	6		17	6	59	35	17
	3	17		83	12	17		83	12	8		92	12
H	1	100			23	100			21	60	33	7	15
	2	96		4	26	100			27	67	29	4	27
	3	32		68	22	35		65	23	50	8	42	24
C	1	92	8		26	81	19		27	77	18	5	22
	2	71	4	25	24	79	17	4	24	60	16	24	25
	3			100	13	7		93	14			100	10

TABLEAU 2. — *Equidés actuels*: pourcentages de marques closes (+), rudimentaires (≈) et absentes (0) sur les incisives lactéales (dI<sub>1</sub>, dI<sub>2</sub>, dI<sub>3</sub>). n = nombre d'observation; BN = *E. burchelli* septentrionaux; BS = *E. burchelli* méridionaux; K = *E. kiang*; H = *E. hemionus*; P = *E. przewalskii*.

	dI <sub>1</sub>				dI <sub>2</sub>				dI <sub>3</sub>			
	+	≈	0	n	+	≈	0	n	+	≈	0	n
BN	14	54	32	22	7	74	19	27		23	77	31
BS	78		22	9	55	27	18	11	33	17	50	6
K	100			6	100			9	100			11
H	86		14	7	100			8	50	38	12	8
P	78	22		9	78	22		9	29	71		7

chez *E. kiang*, même sur les dI<sub>3</sub>. Chez *E. hemionus*, les cornets peuvent être imparfaits sur les dI<sub>3</sub>. On remarque que les cornets parfaits sont plus fréquents sur les dI<sub>3</sub> que sur les I<sub>3</sub> chez *E. kiang* mais pas chez *E. hemionus*. Là encore, un matériel plus riche devra confirmer ces observations.

#### G - Caballins

Comme précédemment, le matériel ne se prête pas à une étude séparée des Chevaux sauvages et domestiques; les données concernant *E.*

*przewalskii* ont toutefois été notées dans le tableau 3. L'étude d'une soixantaine de Caballins (tabl. 1) montre que les marques sont constantes sur les I<sub>1</sub> et I<sub>2</sub> mais qu'elles peuvent être rudimentaires (fig. 3); à la différence des Hémioniens, les marques disparaissent plus tard sur les I<sub>2</sub> que sur les I<sub>1</sub> et les I<sub>3</sub>. Ces dernières peuvent être totalement dépourvues de cornet.

Les cornets des incisives lactéales ont été étudiés sur 10 arcades plus ou moins complètes d'*E. przewalskii* (tabl. 2). Les cornets semblent constants sur les trois incisives, ils sont souvent rudimentaires sur les dI<sub>3</sub>, parfois sur les dI<sub>1</sub> et dI<sub>2</sub>.

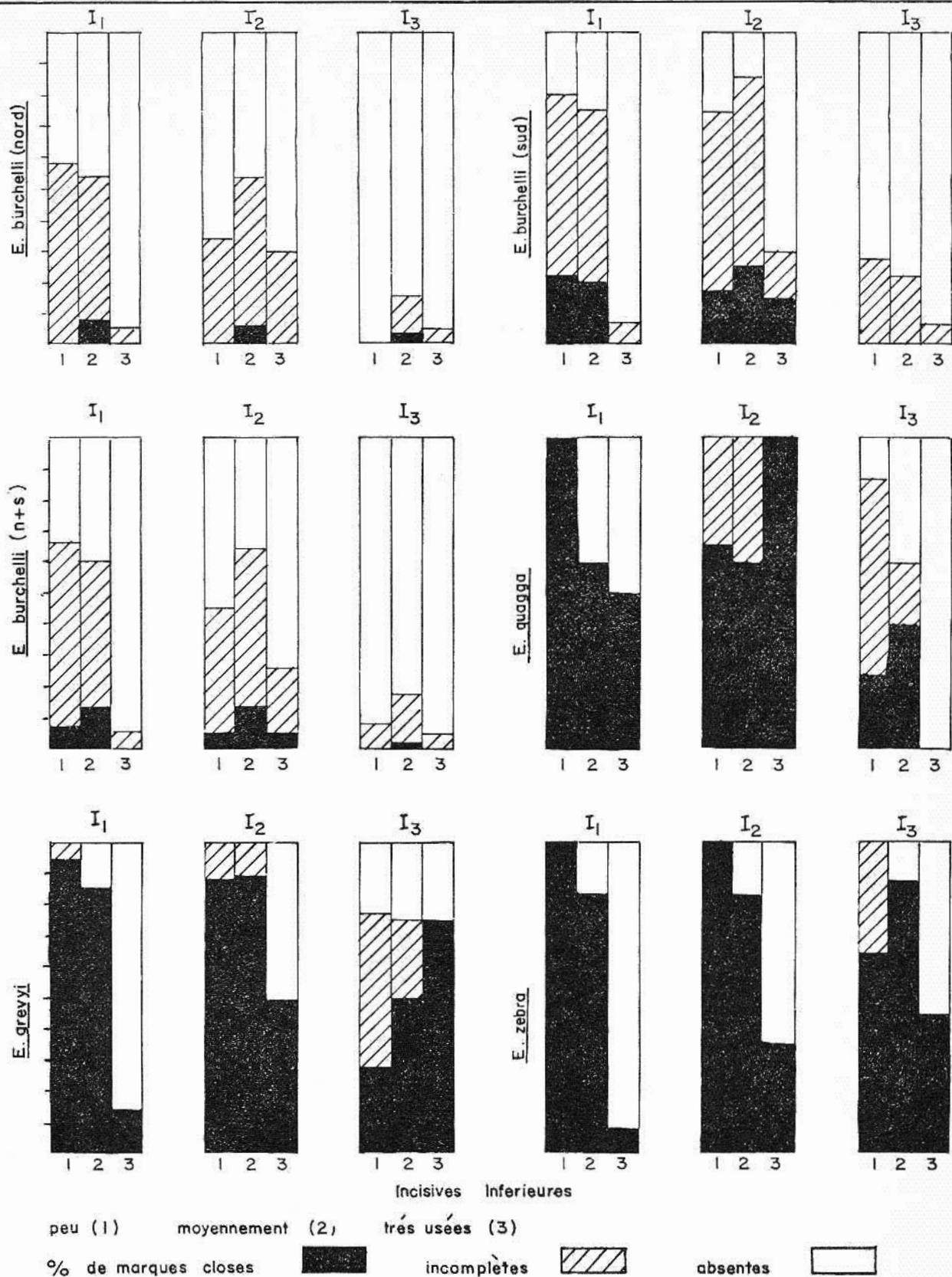


FIG. 2. — Zébrins. Les fréquences ont été calculées séparément pour les incisives peu, moyennement ou très usées (stades 1, 2 et 3). *E. burchelli* septentrionaux: n = environ 120; *E. burchelli* méridionaux: n = environ 70. Pour les autres n, voir tableau 1.

TABLEAU 3. — *Equidés actuels*: nombre de marques closes (+), rudimentaires (∞) et absentes (0) sur les incisives définitives (I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, I<sub>3</sub>) aux stades d'usure débutante (1), moyenne (2) et avancée (3)

n = nombre total d'observations; Af = *E. africanus*; K = *E. kiang*; H = *E. hemionus*; P = *E. przewalskii*.

		I <sub>1</sub>				I <sub>2</sub>				I <sub>3</sub>			
		+	∞	0	n	+	∞	0	n	+	∞	0	n
Af	1	8			8	8	1		9	2	3	2	7
	2	6			6	5	1		6		4	2	6
	3			4	4			4	4			4	4
K	1	11			11	10			10	5	3		8
	2	8			8	8			8	5	3		8
	3	2		6	8	3		5	8	4		4	8
H	1	12			12	11			11	4	2	1	7
	2	17		1	18	19			19	13	5	1	19
	3	5		9	14	5		10	15	8	2	6	16
P	1	4			4	3	1		4	2			2
	2	5		3	8	6	1	1	8	4	1	3	8
	3			8	8	1		8	9			9	9

### III. - REMARQUES SYNTHÉTIQUES SUR LES CORNETS DES ESPÈCES ACTUELLES

#### A - Discrimination

Les possibilités de discrimination des espèces d'après leurs cornets varient suivant la richesse et le degré d'usure du matériel ainsi que suivant les espèces à discriminer. D'après le matériel actuel étudié ici, les seules « certitudes » sont les suivantes: au premier stade d'usure, les cornets parfaits sont constants sur les I<sub>1</sub> d'*E. quagga*, *E. zebra*, des Asiniens et des Hémioniens et sur les I<sub>2</sub> d'*E. zebra* et des Hémioniens; toujours au premier stade d'usure, les cornets parfaits sont totalement absents sur les I<sub>1</sub> d'*E. burchelli* et sur les I<sub>1</sub> et I<sub>2</sub> des formes septentrionales de cette espèce.

Pour les autres espèces et les autres stades d'usure, les fréquences relatives des cornets (fig. 2 et 3) peuvent être de quelque utilité mais les discriminations resteront incertaines. L'absence de cornets parfaits sur les I<sub>1</sub> est particulièrement peu discriminante.

#### B - Structure des cornets

L'interprétation des observations brutes (marques closes, rudimentaires et absentes) se heurte à quelques difficultés.

On a vu que les cornets sont parfois ouverts dans leur partie la plus éloignée de la racine, ou sur toute leur hauteur; dans la première éventualité, la fréquence de marques closes pourra être plus grande sur les incisives moyennement usées que sur les incisives peu usées et cette circonstance de-

vrait recommander, comme matériel d'étude, les premières de préférence aux secondes. Toutefois d'autres observations aboutissent à une recommandation inverse: si le cornet est peu profond, la marque correspondante disparaîtra au cours du stade d'usure moyenne et on ne saura jamais, devant une incisive moyennement usée sans marque, si le cornet a toujours manqué ou s'il a disparu du fait de l'usure. Ainsi, l'évaluation de la fréquence des cornets d'après les marques closes risque toujours une sous-estimation. Pour mieux étudier la structure et la profondeur des cornets, il m'a semblé préférable de prendre le risque inverse en considérant la somme des marques closes et rudimentaires au cours du stade 1: à ce stade, l'usure n'a pas pu encore intervenir, ce qui est un avantage, mais des marques rudimentaires sont, peut-être abusivement, considérées comme appartenant à des cornets clos plus près de la racine.

Si on considère l'ensemble des marques closes et rudimentaires comme signe de la présence de cornets, on remarque les faits suivants:

— les cornets sont constants sur les I<sub>1</sub> et I<sub>3</sub> de toutes les espèces actuelles sauf *E. burchelli*; dans cette espèce, les cornets sont plus fréquents sur les I<sub>1</sub> que sur les I<sub>2</sub> et chez les formes méridionales que chez les septentrionales;

— en ce qui concerne les I<sub>1</sub>, les cornets semblent constants chez *E. zebra*; viennent ensuite, par ordre décroissant, les Caballins, les Hémioniens, *E. quagga*, *E. grevyi*, les Asiniens et *E. burchelli*.

Voyons maintenant ce que l'usure peut nous apprendre sur la structure des cornets (en par-

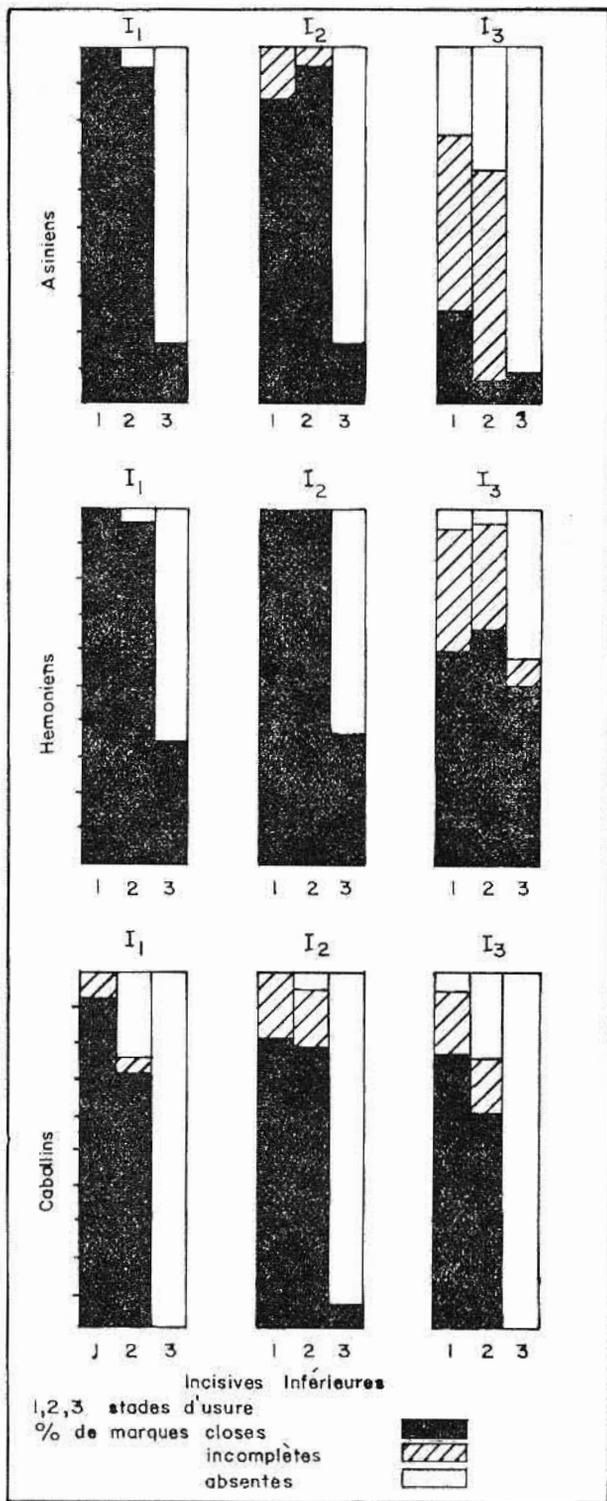


FIG. 3. — Autres Equidés actuels. Les fréquences ont été calculées séparément pour les incisives peu, moyennement ou très usées (stades 1, 2 et 3). Pour n, voir tableau 1.

tant toujours de la somme des marques closes et rudimentaires).

Chez la plupart des espèces, le nombre de cornets au stade 2 est, au plus, égal à celui stade 1. Font exception les I<sub>3</sub> des Hémiomions et les I<sub>1</sub> et I<sub>3</sub> d'*E. burchelli*. Les différences ne sont

pas significatives en ce qui concerne les Hémiomions; elles ont 75 à 90% de chances d'être significatives pour les I<sub>3</sub> d'*E. burchelli* et de 97,5 à 99% pour les I<sub>2</sub> de la même espèce (tests de Yates d'après SIMPSON et al., 1963, p. 187, 190, 323). Nous avons déjà remarqué l'apparence singulière de l'extrémité libre des incisives peu usées d'*E. burchelli* (voir p. 3) et la fréquence plus grande de marques closes aux stades 2 (voir p. 4); l'étude des cornets d'après les marques closes et rudimentaires apporte des éléments qui peuvent s'interpréter dans le même sens: les incisives inférieures d'*E. burchelli* se distinguent de celles des autres espèces (y compris *E. quagga*) par la rareté des cornets clos et rudimentaires, surtout dans la partie supérieure de la couronne (celle qui est le plus éloignée des racines).

Si les cornets étaient réellement formés par une invagination de l'émail du pôle libre vers le pôle radulaire de la dent, il n'y aurait aucune raison pour que leur fréquence soit plus grande au stade 2 qu'au stade 1. En fait, comme l'a justement noté VAN HOEPEN (1940, p. 7), le cornet semble se former par la coalescence de crêtes ou de bourgeons d'émail situés sur la face linguale des incisives (pl. I, fig. 8-9). Si ces bourgeons se trouvent à distance du bord libre de la dent, comme c'est le cas de certains *E. burchelli*, on comprend que ces ébauches de cornets passent inaperçues sur des incisives peu usées.

Toujours à partir de la somme des marques closes et rudimentaires, on peut comparer les taux de disparition des marques au cours de l'usure chez les espèces autres qu'*E. burchelli*. Entre les stades 1 et 2, la diminution est faible ou nulle chez les Hémiomions ainsi que sur les I<sub>2</sub> des Caballins, Asiniens et *E. quagga*. Au stade 3, les Hémiomions, *E. grevyi* et *E. zebra* ont des cornets plus fréquents sur les I<sub>3</sub> que sur les autres dents (*E. quagga* ne peut pas être étudié pour ce caractère, faute d'un matériel suffisant). Au total:

— les Hémiomions ont des cornets profonds sur toutes les incisives;

— les cornets de I<sub>2</sub> sont plus profonds chez les Asiniens, les Caballins et *E. quagga* que chez *E. grevyi* et *E. zebra*;

— les cornets de I<sub>3</sub> sont profonds chez *E. grevyi* et *E. zebra*.

Les remarques précédentes sont sujettes à caution dans la mesure où seule une observation directe des cornets donnerait des résultats cer-

tains. Comme celle-ci nécessiterait une extraction et une section sagittale ou une radiographie de chaque incisive étudiée (difficilement envisageables), il faut bien se contenter pour le moment de simples déductions, même incertaines.

#### C - Développement des cornets et dates d'éruption des incisives

Chez la plupart des espèces actuelles, les cornets sont un peu mieux développés sur les I<sub>1</sub> que sur les I<sub>2</sub> mais les différences sont assez faibles (fig. 2 et 3). Au contraire, le développement peut être très différent sur les I<sub>3</sub>: la fréquence des cornets parfaits est à peu près la même sur les I<sub>2</sub> et I<sub>3</sub> des Caballins, plus faible sur les I<sub>3</sub> d'*E. zebra* et des Hémioniens, beaucoup plus faible chez *E. grevyi* et les Asiniens.

On peut se demander si ces différences ne sont pas dues, au moins en partie, au temps qui s'écoule entre l'éruption des différentes incisives. L'ordre de l'éruption est le même chez toutes les espèces où il a été étudié (TAGAND et BARONE, 1954, p. 123, 125, 127; KING, 1965, tabl. 1; KLINGEL et KLINGEL, 1966; JOUBERT, 1972) mais il semble exister quelques différences chronologiques: les deuxièmes incisives apparaissent un an après les premières chez *E. caballus* et *E. zebra*, 8 à 9 mois après chez *E. burchelli*; un an sépare l'éruption des deuxièmes et troisièmes incisives chez le Cheval, 9 mois chez *E. burchelli*, 6 mois seulement chez *E. zebra*. Or on constate que les cornets clos ont la même fréquence sur les I<sub>2</sub> et I<sub>3</sub> des Caballins alors que leur fréquence est nettement plus faible sur les I<sub>3</sub> d'*E. zebra* qui ont une éruption plus précoce. Il serait intéressant de savoir si les I<sub>3</sub> d'*E. grevyi*, des Hémioniens et surtout des Asiniens n'ont pas, elles aussi, une éruption relativement rapprochée de celle des I<sub>2</sub> (*E. burchelli*, pour lequel ces données existent, se prête mal à ce genre d'observation car les cornets clos y sont rarissimes; on peut cependant remarquer que, d'après certaines estimations (KING, 1965, tabl. 1), les trois incisives de cette espèce font éruption 8 à 15 mois plus tôt que chez *E. caballus*). Dans l'état actuel de nos connaissances, la question d'une éventuelle involution des cornets liée à une éruption précoce des incisives peut seulement être posée.

#### D - Arguments en faveur d'une involution des cornets

En ce qui concerne l'interprétation évolu-

tive des cornets, l'étude des Equidés actuels conduit aux remarques suivantes.

La présence constante de cornets (plus ou moins parfaits) au moins sur les I<sub>1</sub> et I<sub>2</sub> de toutes les espèces actuelles sauf *E. burchelli* permet de supposer que les cornets sont un caractère primitif, commun à tous les membres du genre *Equus*. *E. burchelli* aurait perdu ses cornets inférieurs au cours d'une évolution particulière à cette espèce.

Si on admet que les dents lactéales sont plus primitives que les définitives et conservent plus longtemps des caractères archaïques, on doit s'attendre à trouver chez *E. burchelli* plus de cornets sur les incisives lactéales que sur les définitives. C'est bien ce que montre l'étude des *E. burchelli* septentrionaux, seul groupe pour lequel l'échantillon lactéal est à peu près satisfaisant: comparer les fréquences des cornets sur les incisives lactéales (tabl. 2) et sur les incisives définitives (fig. 2).

Des échantillons beaucoup plus riches (en particulier pour les lactéales) devront être observés avant de tenter une interprétation des cornets des I<sub>3</sub>, qui, nous l'avons vu, sont inconstants et imparfaits chez la plupart des espèces actuelles.

#### IV. - CORNETS DES INCISIVES INFERIEURES DES EQUIDES FOSSILES D'AMERIQUE DU NORD ET D'EURASIE

Les chapitres qui vont suivre sont consacrés d'abord à l'étude des fossiles nord-américains et eurasiatiques, puis aux fossiles africains.

#### A - Miocène et Mio-pliocène d'Amérique du Nord

Il ne semble pas exister de figurations ni de commentaires concernant les incisives inférieures des espèces mio-pliocènes qui peuvent être considérées comme proches des ancêtres des *Equus* actuels: *Dinohippus interpolatus* et *leidyanus*, *Astrohippus ansae*, *Pliohippus mexicanus* (STIRTON, 1940; LANCE, 1950; QUINN, 1955). En revanche, d'après les figurations d'espèces miocènes, les marques sont rudimentaires sur les I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub> et I<sub>3</sub> de *Parahippus* (OSBORN, 1918, fig. 53, 55, 57, 69); elles sont closes sur les I<sub>1</sub> et I<sub>2</sub> de *Merychippus labrosus* mais rudimentaires sur les I<sub>3</sub> (ibidem, fig. 84); elles sont presque closes sur les I<sub>3</sub> de *Protohippus niobransis* dont les I<sub>1</sub> et I<sub>2</sub> sont très usées (ibidem,