

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_1 que sur les I_2 mais les différences sont assez faibles (fig. 2 et 3). Au contraire, le développement peut être très différent sur les I_3 : la fréquence des cornets parfaits est à peu près la même sur les I_2 et I_3 des Caballins, plus faible sur les I_3 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_2 et I_3 des Caballins alors que leur fréquence est nettement plus faible sur les I_3 d'*E. zebra* qui ont une éruption plus précoce. Il serait intéressant de savoir si les I_3 d'*E. grevyi*, des Hémioniens et surtout des Asiniens n'ont pas, elles aussi, une éruption relativement rapprochée de celle des I_2 (*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_1 et I_2 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_3 , qui, nous l'avons vu, sont inconsistants et imparfaits chez la plupart des espèces actuelles.

IV. - CORNETS DES INCISIVES INFÉRIEURES DES EQUIDES FOSSILES D'AMÉRIQUE 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_1 , I_2 et I_3 de *Parahippus* (OSBORN, 1918, fig. 53, 55, 57, 69); elles sont closes sur les I_1 et I_2 de *Merychippus labrosus* mais rudimentaires sur les I_3 (ibidem, fig. 84); elles sont presque closes sur les I_3 de *Protohippus niobrarenis* dont les I_1 et I_2 sont très usées (ibidem,

fig. 108). Jusqu'à preuve du contraire, on peut supposer que le développement des cornets a continué à progresser au cours du Miocène et que les cornets étaient développés au moins sur les I_1 et I_2 de *Dinohippus*, *Astrohippus* et *Pliohippus*.

B - Plio-pléistocène

1 - EQUUS STENONIS STENONIS

(Valdarno, Italie)

La mandibule qui fait partie de l'holotype d'*E. stenonis* présente des marques closes sur les I_1 et I_2 , rudimentaires sur les I_3 (AZZAROLI, 1965, pl. IV, fig. 4a).

Les deux mandibules provenant d'Olivola, que DE GIULI (1972, pl. X, fig. 2, 4) attribue à la même sous-espèce, présentent des marques closes sur les I_1 et I_2 , closes ou ouvertes sur les I_3 .

2 - EQUUS STENONIS VIRETI

(Saint-Vallier, France)

Une mandibule (QSV 227, VIRET, 1954, pl. 28, fig. 5) présente des marques closes sur les trois incisives; sur une autre, plus usée (QSV 324), les marques sont absentes sur les I_1 mais présentes et closes sur les I_2 et I_3 .

3 - EQUUS STENONIS cf. VIRETI

(La Puebla de Valverde, Espagne)

Une arcade mandibulaire adulte complète présente des marques closes sur toutes les incisives. Le tri des incisives isolées suivant leur appartenance au maxillaire ou à la mandibule est sujet à caution; on se contentera de noter que toutes les incisives définitives dont l'usure n'est pas trop avancée (une quinzaine) ont des marques fermées. Toutes les incisives lactéales (une vingtaine) présentent aussi des cornets; ceux-ci sont peu profonds sur les dents qui semblent être des dI_3 .

4 - EQUUS STENONIS SENEZENSIS

(Senèze, France)

Lorsque les incisives ne sont pas trop usées (4 I_1 , 7 I_2 et 5 I_3), les marques sont constantes et closes sur les I_1 et I_2 , et la plupart des I_3 (PRAT, 1968, fig. 12).

5 - EQUUS SIMPLICIDENS

ET FORMES APPARENTÉES

Les auteurs américains ont regroupé sous le nom d'*E. simplicidens* COPE, 1892, des fossiles de gisements et d'âges différents:

— formation de Rexroad, Kansas (HIBBARD, 1941), dont la faune serait âgée d'au moins 3,6 MA (SKINNER et al., 1972, p. 131);

— formation de Hagerman, Idaho, Blancan inférieur, d'âge un peu plus récent (ibid.) dont les fossiles ont été décrits par GAZIN (1936) sous le nom de *Plesippus shoshonensis*;

— Mont Blanco, Texas, Blancan (SKINNER et al., 1972);

— membre de Lisco de la formation de Broadwater, Nebraska (HOWE, 1970), d'âge Blancan supérieur et vieille d'environ 3 MA (BOELLSTORFF, 1976, p. 65, fig. 8);

— « Pléistocène inférieur » du Nebraska (SKINNER et al., 1972, fig. 57b).

D'après le matériel figuré par GAZIN (1936, pl. 28, fig. 1-3), *E. simplicidens* avait des cornets parfaits sur les dI_1 , dI_2 et I_1 , parfaits ou non sur les I_2 , absents ou très rudimentaires sur les I_3 ; les figures ne permettent pas de juger de la morphologie des dI_3 (cornet très peu profond?). Les observations de GAZIN (1936, p. 302-304) apportent quelques informations complémentaires: les I_3 peuvent (rarement) présenter un cornet; les dI_3 ont en général des cornets imparfaits ou rudimentaires; toutefois ces données ne suffisent pas à juger de la fréquence relative des cornets sur les lactéales et les définitives.

Je ne dispose malheureusement pas de données sur les autres fossiles attribués à *E. simplicidens*.

Bien que son âge exact soit inconnu, il est probable que le matériel provenant des « Coso Mountains », Californie, et attribué par SCHULTZ (1936) à l'espèce *francescana*, est à peu près contemporain de celui de Hagerman attribué à *E. simplicidens* (SCHULTZ, 1936, p. 3). Sur une mandibule à dents peu usées (SCHULTZ, 1936, pl. 1), les cornets sont parfaits sur les I_1 , imparfaits sur les I_2 et les I_3 .

6 - EQUUS SANMENIENSIS et EQUUS TEILHARDI

(pl. II, fig. 1)

Parmi le matériel de Nihowan (Chine) décrit par TEILHARD DE CHARDIN & PIVETEAU

(1930), deux séries d'incisives inférieures peuvent être attribuées à *E. sanmeniensis* (EISENMANN, 1975, p. 128-129). L'une (NIH 002), qui appartient au lectotype, est trop usée pour présenter des marques. L'autre (T. DE CHARDIN & PIVETEAU, 1930, pl. IV, fig. 1) présente des marques closes sur toutes les incisives.

Une troisième mandibule (NIH 001) constitue l'holotype de l'espèce *teilhardi* (EISENMANN, 1975, p. 131). Elle se distingue des précédentes par ses dimensions plus faibles et par l'absence de marques sur toutes les incisives, alors que celles-ci n'ont pas dépassé un stade d'usure moyenne (pl. II, fig. 1).

7 - CONCLUSIONS SUR LES ESPÈCES PLIO-PLÉISTOCÈNES

D'après les spécimens étudiés ici, *E. teilhardi* est la seule espèce plio-pléistocène à ne pas présenter de cornets sur les incisives inférieures. En effet, contrairement aux suppositions de GROMOVA (1949, t. 2, p. 89), *E. stenonis*, comme *E. simplicidens* de l'Idaho et la plupart des *Equus* actuels, a des cornets bien développés au moins sur les I_1 et I_2 .

Il est regrettable que la pauvreté des informations recueillies ne permette pas de comparer le degré de développement et la fréquence des marques sur les incisives lactéales et définitives; cette comparaison aurait peut-être donné des indications sur l'évolution progressive ou l'involution des cornets chez ces espèces, en particulier chez *E. teilhardi*.

L'âge exact d'*E. teilhardi* est inconnu. Les jugales inférieures de cette espèce ressemblent à celles de l'*E. simplicidens* du Pléistocène inférieur du Nebraska (EISENMANN, 1979a, p. 297, fig. 103); faut-il supposer à cette forme, dont les incisives ne semblent pas connues, la même absence d'évolution ou la même involution des cornets? Par ailleurs, les jugales inférieures d'*E. teilhardi* diffèrent de celles d'*E. simplicidens* de l'Idaho dont les incisives ont des cornets; les formes de l'Idaho et du Nebraska appartiennent-elles à la même espèce et ne serait-il pas plus justifié de distinguer d'une part *E. simplicidens* de l'Idaho (qui ressemble plutôt à certains *E. stenonis* et qui comme eux a des cornets), et d'autre part *E. simplicidens* du Nebraska (qui ressemble à *E. teilhardi*, et qui, comme ce dernier, pourrait avoir perdu ou ne pas avoir acquis des cornets)?

Tant qu'un matériel plus riche de ces espèces n'aura pas été découvert et décrit, ces questions resteront posées.

C - Pléistocène d'Amérique du Nord

Nous ne nous arrêterons pas ici sur les problèmes complexes de la nomenclature des Equidés nord-américains (validité des noms spécifiques, synonymies); lorsque les incisives ne font pas partie du matériel original sur lequel l'espèce a été créée, le nom de celle-ci sera en principe mis entre guillemets.

1 - EQUUS SCOTTI (Rock Creek, Texas)

Cette espèce appartient probablement à la fin du Kansan (HIBBARD et DALQUEST, 1966, p. 1) qui correspondrait à notre Günz (BERGGREN et VAN COUVERING, 1974, p. 147). L'étude des crânes et des dents jugales montre un mélange de caractères dont certains peuvent être considérés comme caballins.

D'après GIDLEY (1901, p. 105, fig. 5, D, E, F et fig. 6B), les cornets sont normalement développés sur les I_1 et I_2 mais peuvent être rudimentaires sur les I_3 .

2 - EQUUS LAMBEI (Yukon) *E. NIORARENSIS ALASKAE* (Alaska)

L'âge absolu et relatif de ces deux espèces caballines est inconnu. L'étude des crânes et des dents jugales supérieures d'*E. lambei* (HAY, 1917) et de *E. niobrarenensis alaskae* (HAY, 1913b) a montré de grandes ressemblances (EISENMANN, 1979a, p. 108 et 196).

Il n'y a pas d'incisives inférieures associées au crâne d'*E. niobrarenensis alaskae*. La dentition d'*E. lambei* est trop usée pour que des marques soient bien visibles sur les incisives inférieures (HAY, 1917, p. 438) mais Hay semble avoir trouvé des traces d'un corne sur les I_3 (ibidem, p. 422).

L'étude des jugales supérieures (EISENMANN, 1979a, p. 197-198) a montré que QUINN (1957, p. 14) avait probablement eu tort de rapprocher *E. lambei* des Asiniens. Il a aussi attribué à *E. lambei* des incisives lactéales sans cornets (ibid. p. 15), en se fondant sur l'absence présumée de cornets sur le matériel type de l'espèce. Nous venons de voir que cette absence est hypothétique, de sorte que l'attribution de Quinn n'est pas justifiée.

3 - EQUUS OCCIDENTALIS et EQUUS « OCCIDENTALIS »

L'Equus occidentalis de Rancho La Brea a vécu en Californie il y a environ 13000 à 16000 ans (WILLOUGHBY, 1974, p. 386). Il est représenté par de très nombreux restes, à peu près inédits. Autant qu'on puisse en juger d'après ce qui a été publié, le crâne ne ressemble à aucun crâne actuel; les dents jugales sont trop mal figurées pour pouvoir être discutées (EISENMANN, 1979a).

HOFFSTETTER (1952, p. 234, 236, 239) semble avoir été le seul auteur à remarquer l'absence de cornets sur toutes les incisives inférieures de Rancho La Brea figurées par MERRIAM (1913, fig. 6, 10, 11). Depuis la publication de Merriam et les remarques d'Hoffstetter, aucune étude ne paraît avoir apporté d'éléments nouveaux à ce sujet.

SCHULTZ (1938) a attribué à l'espèce de Rancho La Brea un certain nombre de spécimens provenant de McKittrick, également en Californie. Comme Merriam (à propos du matériel de Rancho La Brea, 1913, p. 404), Schultz se contente de signaler que les I_3 de McKittrick ne portent pas de cornets. Autant qu'on puisse en juger par l'illustration (pl. 14, fig. 1a), les cornets sont aussi rudimentaires ou absents sur les I_1 et les I_2 . *E. « occidentalis »* de McKittrick associe un crâne et des dentitions jugales plutôt caballines (EISENMANN, 1979a, p. 111, 202, 303) avec des cornets rudimentaires sur toutes (?) les incisives; ce dernier caractère semble en désaccord avec les autres puisque, chez les Caballins, les cornets sont en général présents au moins sur les I_1 et les I_2 .

4 - EQUUS « FRATERNUS »

COPE (1892, p. 125: note infrapaginale) mentionne des restes d'Equidé fossile découverts en Floride et attribués par LEIDY (1889, p. 16) à *E. fraternus*. D'après Cope, l'absence de cornets sur les incisives inférieures justifie la création d'un nouveau genre: *Tomolabis*. Les quatre incisives en question (les I_2 et I_3 droites manquent) ont été figurées par HAY (1913a, pl. 69, fig. 1): le corne est rudimentaire sur les I_1 et la I_2 et semble absent sur la I_3 . Les deux jugales inférieures associées (HAY, 1913a, fig. 6) ont un dessin sténonien. D'après QUINN (1957, p. 20), *E. fraternus* aurait vécu au Pléistocène supérieur (« post-Illinoian to post-Wisconsin? »).

5 - EQUUS FRANCISCI et EQUUS ZOYATALIS

E. francisci a été décrit par HAY (1915, p. 535) sur une tête osseuse endommagée et de nombreux fragments squelettiques. Hay ne figure pas les incisives inférieures du spécimen mais remarque (p. 541) que leur sillon médian est large et peu profond. Cette indication ne serait pas suffisamment précise pour permettre d'affirmer une absence de cornets chez *E. francisci* s'il ne venait s'y ajouter le témoignage de LUNDELIUS & STEVENS (1970, p. 148), qui notent que les infundibula sont absents sur les incisives inférieures du spécimen type. D'après ces auteurs, la formation de Lissie (Wharton County, Texas), d'où provient *E. francisci*, appartient au Pléistocène moyen (Yarmouth équivalent de notre Günz-Mindel).

MOOSER (1959, p. 422) a décrit dans la faune de Cedazo (Mexique) l'espèce *zoyatalis* sur un fragment de mandibule. Les incisives ne sont pas figurées, mais Mooser note qu'elles ne présentent pas de cornets. La faune de Cedazo est probablement d'âge Illinoian (MOOSER & DALQUEST, 1975, p. 783) ce qui correspondrait à notre Mindel. *E. zoyatalis* est peut-être synonyme d'*E. francisci* auquel il ressemble par le dessin asinien des jugales inférieures et l'absence de cornets (LUNDELIUS & STEVENS, 1970, p. 148) ou d'*E. conversidens* (MOOSER & DALQUEST, 1975, p. 805). Cette dernière synonymie paraît hypothétique dans la mesure où il n'y a pas de jugales ni d'incisives inférieures associées au matériel type d'*E. conversidens*.

6 - EQUUS « COMPLICATUS » et EQUUS NIOBRARENSIS

GIDLEY (1901, p. 105) remarque que les cornets sont en général absents ou malformés sur les I_3 de certaines espèces fossiles à museau court, notamment sur celles qui proviennent de « Niobrara River » et qu'il attribue à *E. complicatus* (ibidem, p. 133).

HAY (1913a, p. 576) décrit *E. niobrarensis* sur une tête osseuse provenant de la même région et lui rapporte les spécimens mentionnés par Gidley. Hay note aussi le caractère rudimentaire des cornets sur certaines I_3 et même I_2 (ibidem, p. 580, pl. 71, fig. 1-2). Les jugales inférieures (HAY, 1913a, fig. 21) présentent un dessin caballin. L'âge exact de ces fossiles est inconnu.

7 - EQUUS « EXCELSUS »

Dans la même publication, HAY (1913a, pl. 71, fig. 3) figure une symphyse mandibulaire qu'il attribue à *E. excelsus*; les cornets sont incomplets sur les I₁ et I₂ et rudimentaires sur les I₃. L'âge du fossile est inconnu.

8 - EQUUS sp. du Yukon

HAY (1917, p. 441-442) signale une mandibule provenant des mêmes dépôts qu'*E. lambei* mais qui n'appartiendrait pas à cette espèce. La I₃ (non figurée) ne porte pas de cornet mais un large sillon sur sa face postérieure. Les jugales inférieures ne sont pas figurées. L'âge exact du fossile est inconnu.

9 - EQUUS « NEVADANUS » et EQUUS ALTIDENS

Le même auteur (HAY, 1927, p. 57) attribue à *E. nevadanus* une mandibule dont les incisives (non figurées) ne présentent pas de cornets mais seulement des bourrelets d'émail. Sur les jugales inférieures (ibidem, pl. II, fig. 3), le sillon vestibulaire est court et le sillon lingual en général peu profond; l'ensemble évoque les spécimens attribués à *E. « calobatus »* par SKINNER et al. (1972, fig. 58B) et par MOOSER & DALQUEST (1975, fig. 8). L'âge du spécimen est inconnu.

QUINN (1957, p. 16) a créé l'espèce *altidens* sur un matériel provenant de Blanco Creek, Texas, d'âge Pléistocène moyen (Sangamon, équivalent de notre Mindel-Riss). Les I₁ et les I₂ portent des cornets plus ou moins rudimentaires (ibidem, pl. I, fig. 5 et p. 17). Les jugales inférieures (pl. I, fig. 3-4) ont un métaconide très allongé, présentant parfois un renflement à sa base; les sillons vestibulaires des M₁ et M₂ sont courts. La morphologie des jugales inférieures et l'absence de cornets bien développés permettent de rapprocher *E. altidens* du spécimen précédent attribué par Hay à *E. nevadanus*. Il faut signaler toutefois qu'un protostylide est présent sur la P₂ d'*E. altidens*, comme chez de nombreux *Equus* sud-américains (HOFFSTETTER, 1952, p. 242, 264, 292; EISENMANN, 1976, p. 359), alors que le protostylide semble absent chez *E. « nevadanus »* et peu net ou absent sur les P₂ figurées sous le nom de *calobatus*.

10 - EQUUS MIDLANDENSIS

QUINN (1957, p. 24-26, pl. VI, fig. 1) a créé l'espèce *midlandensis* sur un matériel texan

d'âge Pléistocène supérieur (« Wisconsin? », équivalent de nos dernières glaciations). Le cornet est clos sur la I₁; presque clos sur la I₂ et rudimentaire sur la I₃. Les jugales inférieures présentent des doubles boucles caballines.

11 - EQUUS HIBBARDI

L'espèce *hibbardi* a été créée par MOOSER (1959, p. 428) sur deux séries jugales supérieures du matériel de Cedazo (Mindel). Non loin de l'holotype (ibidem, p. 432) ont été trouvés des restes de mandibule d'un poulain. Les incisives lactéales n'ont pas de cornets; les jugales inférieures lactéales présentent des sillons vestibulaires courts et des métaconides très allongés et renflés à la base; les dP₂ n'ont pas de protostylide mais présentent l'angulation souvent observée chez les Hémioniens et *E. przewalskii* (EISENMANN, 1976, p. 352, fig. 4).

12 - COMMENTAIRES SUR LES ESPECES
NORD-AMERICAINES

Les incisives inférieures d'espèces caballines (c'est-à-dire qui présentent des caractères de Caballins actuels sur leurs crânes et/ou leurs jugales inférieures) ont en général des cornets bien développés sur les I₁ et les I₂ mais peuvent avoir des cornets rudimentaires ou absents sur les I₃: c'est le cas d'*E. scotti*, *E. niobrarensis* et *E. midlandensis*; *E. « occidentalis »* de McKittrick semble constituer une exception: espèce apparemment caballine sans cornets? (les incisives sont mal visibles sur la figuration).

Lorsque les cornets sont rudimentaires ou absents sur toutes les incisives inférieures, les jugales inférieures associées sont de type (*) sténonien ou asinien (*E. « fraternus »* dont seules la P₂ et la P₃ sont connues), asinien (*E. francisci* et *E. zoyatalis*) ou bien évoquent à la fois les Hémioniens actuels et les *Equus* sud-américains (*E. « nevadanus »*, *E. altidens*, *E. hibbardi*). La place d'*E. occidentalis* ne peut être précisée faute d'une figuration correcte de la dentition jugale inférieure.

La comparaison des observations précédentes avec celles qui ont été faites sur les espèces actuelles conduit à quelques remarques.

— L'absence de cornets sur les I₃ des Caballins actuels semble plus rare que chez les fossiles nord-américains mais elle n'est pas exceptionnelle.

(*) Pour la description des « types » de doubles boucles chez les Equidés, voir Eisenmann, 1977.

— En revanche, l'association, chez certains fossiles nord-américains, de doubles boucles asiennes ou hémioniennes avec des incisives sans cornets est plus troublante: contrairement à ce que note MOOSER (1959, p. 422), l'absence de cornets sur toutes les incisives ou même seulement sur les I_3 , n'est nullement caractéristique des Hémioniens (genre *Onager* dans l'acception de QUINN, 1957); de même, chez les Asiniens actuels, les cornets parfaits, rares sur les I_3 , sont toutefois presque constants sur les I_1 et I_2 (fig. 2).

D - Pléistocène d'Eurasie

1 - EQUUS MOSBACHENSIS (Mosbach, Allemagne)

Cette espèce provient de niveaux considérés comme mindéliens (BRÜNING, 1974). Il s'agit certainement d'une espèce caballine mais non identique aux espèces actuelles (EISENMANN, 1979a, p. 113, 203, 304).

D'après mes propres observations (2 arcades incisives du Musée de Mayence), les cornets sont clos sur les I_1 , I_2 et I_3 . REICHENAU (1915, pl. XII, fig. 2, 4-7, 9-10) a figuré quelques spécimens appartenant aux collections de Frankfort, Wiesbaden, Berlin et Mayence. Deux sont trop usés pour porter des marques (ibidem, fig. 7, 10); les autres présentent des cornets sur toutes les incisives mais ceux-ci sont parfois fendus sur les I_3 (ibidem, fig. 4).

2 - EQUUS GERMANICUS

Le terme de *germanicus* a été proposé par NEHRING (1884) pour une variété d'*E. caballus* trouvée à Remagen en Allemagne. D'après PRAT (1968, p. 326) *E. germanicus* date de la dernière glaciation. Il ne semble pas y avoir d'incisives inférieures provenant de Remagen. Les cornets sont clos sur toutes les incisives de la mandibule attribuée par PRAT à *E. cf. germanicus* du gisement « Les Rivaux » (PRAT, 1968, fig. 54).

3 - EQUUS sp. de Spandau, Allemagne

NEHRING (1884, pl. 7, fig. 6) a figuré un fragment de mandibule provenant du gisement de Spandau (âge du Bronze). Les marques sont

ouvertes sur toutes les incisives; les jugales inférieures présentent un dessin caballin.

4 - COMMENTAIRES SUR LES ESPECES EURASIATIQUES

Il faut d'abord souligner que les données sont particulièrement pauvres. D'après les quelques spécimens cités plus haut, les espèces caballines européennes ont en général des cornets clos au moins sur les I_1 et I_2 . Toutefois il existe au moins une forme caballine dont toutes les incisives inférieures portent des cornets rudimentaires.

V. - CORNETS DES INCISIVES INFÉRIEURES DES EQUIDES FOSSILES D'AFRIQUE

A - Aïn Hanech (Algérie)

La stratigraphie du gisement de l'Aïn Hanech a été étudiée et décrite par ARAMBOURG (1970, p. 18 et suivantes). D'après cet auteur, les niveaux de l'Aïn Hanech datent du Villafranchien supérieur. COPPENS (1972) place ce gisement dans sa zone III, avec le Bed I et la partie inférieure du Bed II d'Olduvai. Sur le matériel de l'Aïn Hanech, Arambourg a créé l'espèce *E. tabeti*. Celui-ci présente des affinités asiennes et hémioniennes (ARAMBOURG, 1970; EISENMANN, 1979b); c'est le seul Equidé représenté à l'Aïn Hanech.

1 - INCISIVES DEFINITIVES

Il y a 4 séries inférieures certaines et 98 incisives isolées dont 42 paraissent être des inférieures.

a) Arcades incisives

L'une porte des incisives très usées, sans marques; les trois autres appartiennent à des animaux immatures de sorte que les I_3 ne sont pas observables. Sur les I_1 et les I_2 , les cornets sont parfaits; comme il arrive souvent sur des incisives inférieures, la paroi linguale du cornet est un peu moins haute que la vestibulaire.

b) Incisives isolées

Le matériel comprend 12 I_1 ou I_2 et I_3 , trop usées pour présenter des traces de cornets.

Parmi les incisives moins usées, sur 10 I₃ probables, le cornet est parfait 2 fois, rudimentaire 5 fois et absent 3 fois.

La distinction entre I₁ et I₂ est tout à fait incertaine parmi les 28 incisives restantes; cela n'a heureusement pas beaucoup d'importance parce que tous les spécimens ont des marques closes.

c) En résumé,

Les I₁ et I₂ d'*E. tabeti* ont toujours des cornets parfaits; ceux-ci sont en général rudimentaires sur les I₃.

2 - INCISIVES LACTEALES

Il n'y a que quatre incisives lactéales, probablement des dI₁ et dI₂, qui présentent toutes des cornets bien développés.

B - *Ternifine* (pl. II, fig. 2-4), Algérie

Le gisement de Ternifine est connu depuis plus d'un siècle. POMEL (1897) y a décrit *Equus mauritanicus*. Des fouilles plus récentes y ont été faites en 1931, puis en 1954-1956 (ARAMBOURG & HOFFSTETTER, 1963). Le gisement appartient au Pléistocène moyen; d'après sa faune de Ronqueurs, il devrait être plus récent que celui d'Ubeidiya en Israël, dont l'âge serait compris entre 1,6 et 0,64 MA (JAEGER, 1975, p. 119-120). D'après les crânes et les jugales, *E. mauritanicus* peut être rapproché des Couaggas actuels s.l. (EISENMANN, 1979b).

1 - INCISIVES DEFINITIVES

Le matériel se compose de 8 arcades mandibulaires et de 73 incisives isolées dont 47 sont probablement des inférieures.

a) Arcades incisives

Trois spécimens portent des incisives trop usées pour présenter encore des marques; les I₁ d'un quatrième sont aussi très usées.

Sur le reste du matériel on note que:

— les marques sont closes sur les I₁ (pl. II, fig. 3 et 4); les parois linguales des cornets sont fendues et beaucoup moins hautes que les vestibulaires sur les I₁ peu usées d'un spécimen;

— sur les I₂, les marques sont closes (pl. II, fig. 2 et 3) ou ouvertes; le cornet semble incomplètement développé sur une I₂ en voie d'éruption;

— sur les I₃, les cornets sont rudimentaires ou absents.

b) Incisives isolées

Le matériel comprend 17 I₁ ou I₂ et 9 I₃ très usées dont les marques ont pu être effacées par l'usure. Six I₁ probables (stades 1 et 2) portent des marques closes. Sur six I₂ probables, la marque est close 3 fois, ouverte 3 fois. Sur 9 I₃, le cornet est absent 2 fois, rudimentaire 6 fois et parfait 1 fois (dent très usée).

c) En résumé,

Les I₁ d'*E. mauritanicus* présentent presque toujours des cornets parfaits, sauf dans la partie supérieure de la couronne. Sur les I₂, les marques sont à peu près aussi souvent closes qu'ouvertes. Les I₃ ont rarement des cornets clos (1 cas), parfois pas de cornets (4 cas), souvent des cornets rudimentaires (7 cas).

2 - INCISIVES LACTEALES

Il est difficile de trier les incisives lactéales isolées en supérieures et inférieures. Si mon tri est exact, il y a 7 incisives supérieures et 14 inférieures. Sur les 9 dI₃ probables, le cornet est parfait 1 fois, absent 3 fois et rudimentaire 5 fois. Sur 3 dI₁ probables, le cornet est bien formé; il est rudimentaire sur 2 dI₂ probables.

VI. - CONCLUSIONS

A - *Remarques générales*

L'étude des cornets des incisives inférieures montre que ces structures n'obéissent pas à des modalités absolues: il n'y a pas d'espèce bien documentée où toutes les incisives aient toujours des cornets, ni d'espèce où toutes les incisives soient dépourvues de cornet; il existe, en outre, toute une série d'intermédiaires anatomiques entre le cornet clos sur toute sa hauteur et l'absence totale de cornet.

Les incisives d'*E. burchelli* (en général dépourvues de cornets parfaits) permettent de supposer que les cornets sont formés, non par une invagination de l'émail, mais par une coalescen-

ce de bourgeons d'émail, parfois situés à distance du pôle libre de la dent. Il est possible que cette coalescence soit entravée par une éruption précoce des incisives.

Les cornets n'occupent pas toute la hauteur de la couronne; au-delà d'un certain degré d'usure, les marques correspondantes disparaissent de la face occlusale. Par ailleurs, les cornets n'ont probablement pas la même profondeur sur toutes les incisives de toutes les espèces, de sorte que les marques disparaissent plus ou moins tôt.

Lorsqu'on a affaire à des dents isolées, le tri entre incisives supérieures et inférieures d'une part, entre I_1 , I_2 et I_3 d'autre part, peut présenter de grandes difficultés.

En conséquence:

— la discrimination des espèces en fonction de la présence/absence de cornets ou de leur degré de développement doit être faite avec une extrême prudence;

— une étude satisfaisante ne peut être conduite que sur un échantillon particulièrement riche d'incisives inférieures certaines, associées et pas trop usées.

B - Interprétations évolutives

Les avis sont partagés quant au mécanisme responsable de l'absence de cornets sur les incisives inférieures de certains *Equus*. VAN HOEPEN (1940, p. 10) et GROMOVA (1949, t. 2, p. 89; 1963, p. 10 et suivantes) considèrent qu'il s'agit d'un retard d'acquisition tandis qu'HOFFSTETTER (1950, p. 691; 1952, p. 241), QUINN (1957, p. 8) et LUNDELIUS & STEVENS (1970, p. 152) supposent une involution progressive. Plusieurs sortes d'arguments peuvent être impliqués dans la discussion.

D'un point de vue paléontologique, les cornets inférieurs sont apparus dès le Miocène chez les Equidés et ils sont constants (au moins sur les I_1 et I_2) chez la plupart des espèces actuelles. Il est donc tentant de supposer que les cornets sont un caractère commun aux *Equus*, hérité du ou des ancêtres probables (qu'on cherche parmi les *Dinobippus*, *Astrobippus* et *Pliobippus*); toutefois, il faut bien avouer que nous ne savons rien des incisives inférieures de ces genres.

Les données sont aussi insuffisantes et contradictoires en ce qui concerne les *Equus* plio-pléistocènes. Nous savons seulement que les cornets sont bien développés chez *E. stenorhis*, chez

au moins une forme d'*E. simplicidens* et chez *E. sanmeniensis*; ils semblent en revanche absents chez une autre espèce, *E. teilhardi*, mais on n'en connaît qu'une seule arcade incisive mandibulaire pour le moment. Les observations sur *Equus stenorhis* affaiblissent l'argumentation de Gromova qui supposait une absence primitive de cornets chez cette espèce qu'elle plaçait à l'origine de tous les *Equus* actuels. D'un autre côté, *E. teilhardi* (dont l'âge exact est malheureusement inconnu) pourrait théoriquement remplir ces fonctions « d'ancêtre primitif » à la place d'*E. stenorhis*.

Sur un plan à la fois paléontologique et ontogénique, on peut faire appel à la comparaison des incisives lactéales et définitives. S'il est vrai que les premières conservent plus longtemps des caractères archaïques, la fréquence des cornets devrait être plus élevée sur les lactéales dans le cas d'une involution et plus basse dans le cas d'une évolution progressive. Le matériel fossile étudié ici et la plupart du matériel actuel se prêtent mal à ce genre de comparaisons; le nombre de lactéales (et parfois même de définitives) est beaucoup trop faible. Toutefois, nous avons déjà vu (voir p. 4 et 11) que les incisives de certains *E. burchelli* semblent appuyer l'hypothèse d'une involution.

Une autre question est celle du degré de parenté qu'on doit supposer entre deux espèces dépourvues de cornets. Ainsi que l'a noté HOFFSTETTER (1952, p. 241), il est peu vraisemblable que les *E. burchelli* soient en rapport particulièrement étroit avec les *Equus* sud-américains. L'un des arguments de cet auteur est constitué par l'absence d'un maillon fossile intermédiaire en Europe ou en Asie qui permettrait de relier les deux groupes. Cet argument n'est plus valable depuis la description d'une espèce plio-pléistocène asiatique dépourvue de cornets, au moins occasionnellement. Reste un autre argument qui conserve toute son importance: les ressemblances étroites entre les *E. burchelli* sans cornets, ceux à cornets occasionnels et les *E. quagga* où les cornets sont fréquents. On est ainsi conduit à admettre avec Hoffstetter, Quinn et Lundelius & Stevens la possibilité d'une involution parallèle chez des lignées différentes. A notre connaissance ce phénomène a pu se produire au moins quatre fois chez des espèces pléistocènes: *E. burchelli*; *Equus* sud et nord-américains à jugales inférieures para-hémioniennes (*E. « nevadanus »*, *E. altidens*, *E. hibbardi*); *Equus* nord-américains à jugales inférieures asiennes ou sténoniennes (*E. « fraternus »*, *E.*

francisci, *E. zoyatalis*); *Equus* nord-américains et européens à caractères caballins (*E. « occidentalis »* de McKittrick, *Equus* sp. de Spandau). Il faut citer aussi *E. occidentalis* de Rancho La Brea, dont les affinités sont actuellement incertaines, et *E. teilhardi*, espèce plio-pléistocène.

En ce qui concerne les espèces africaines relativement bien connues, on peut noter les faits suivants. *E. tabeti*, à affinités asiniennes et hémioniennes présente des cornets parfaits au moins aussi souvent que les Asiniens actuels; en admettant une involution progressive des cornets, *E. tabeti* peut donc être considéré comme l'ancêtre des Asiniens. En revanche ses cornets semblent plus souvent rudimentaires sur les I₃ que chez les Hémioniens actuels; si Asiniens et Hémioniens n'étaient pas encore différenciés à l'époque où vivait *E. tabeti*, comme j'en ai fait l'hypothèse (EISENMANN, 1979b), la fréquence des cornets de cette espèce indiquerait qu'*E. tabeti* est une branche latérale du tronc commun Asiniens-Hémioniens; d'autres caractères dentaires peuvent s'interpréter dans le même sens (EISENMANN, 1979a).

Par la fréquence de ses cornets, *E. mauritanicus* occupe une position intermédiaire entre *E. burchelli* et *E. quagga*; il fait probablement partie de la lignée des Couaggas s.l. (EISENMANN, 1979b) mais ne peut pas être considéré comme leur ancêtre direct; des indications de même sens ont été fournies par l'étude des jugales supérieures et inférieures (EISENMANN, 1979a, p. 228 et 328).

BIBLIOGRAFIA

- ARAMBOURG C. (1970) - *Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord*: vol. I. Archs Mus. natn. Hist. nat. Paris, 10 (7e sér.), pag. 128, fig. 67, pl. 24, tabl. 57.
- ARAMBOURG C. & HOFFSTETTER R. (1963) - *Le gisement de Ternifine*. I. Archs Inst. Paléont. hum., mém. 32, pag. 190, fig. 98, pl. 11, Paris.
- AZZAROLI A. (1965) - *The two villafranchian Horses of the Upper Valdarno*. Palaeontogr. ital., 59 (n.s. 29), pag. 12, fig. 3, pl. 10, Pisa.
- BERGGREN W. A. & VAN COUVERING J. A. (1974) - *The Late Neogene. Biostratigraphy, geochronology and paleoclimatology of the last 15 million years in marine and continental sequences*. Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol., 16 (1/2) spec. iss., pag. 216, Amsterdam.
- BOELLSTORFF J. (1976) - *The succession of Late Cenozoic volcanic ashes in the Great Plains. A progress report*. In: *Stratigraphy and faunal sequence. Meade County, Kansas*. Guide-Book 24 th Ann. Meet. Midwestern Friends of the Pleistocene; may 1976, ser. 1, Kansas Geol. Survey, 37-71, fig. 8, tabl. 3.
- BRÜNING H. (1974) - *Das Quartär - Profil im Dyckerhoff-Steinbruch, Wiesbaden-Hesen*. Rhein-Main. Forsch., 78, 57-81, fig. 3.
- COOKE H.B.S. (1950) - *A critical revision of the Quaternary Perissodactyla of Southern Africa*. Ann. S. Afr. Mus., 31 (4), 393-479, fig. 31.
- COPE E. D. (1892) - *A contribution to the vertebrate paleontology of Texas*. Proc. Am. phil. Soc., 30, 123-131, Philadelphia.
- COPPENS Y. (1972) - *Tentative de zonation du Pliocène et du Pléistocène d'Afrique par les grands Mammifères*. C. R. Acad. Sci. Paris (D), 274, 181-184, pl. 2.
- DE GIULI C. (1972) - *On the type form of Equus steinonis Cocchi*. Palaeontogr. ital., 68 (n.s. 38), 35-49, fig. 3, pl. 11, tabl. 21, Pisa.
- EISENMANN V. (1975) - *Nouvelles interprétations des restes d'Equidés (Mammalia, Perissodactyla) de Nibouan (Pléistocène inférieur de la Chine du Nord): Equus teilhardi nov. sp.* Géobios, 8 (2), 125-134, tabl. 3, Lyon.
- EISENMANN V. (1976) - *Le protostylide: valeur systématique et signification phylétique chez les espèces actuelles et fossiles du genre Equus (Perissodactyla, Mammalia)*. Z. Säugetierk. 41 (6), 349-365, fig. 10, tabl. 4.
- EISENMANN V. (1977) - *Les Hipparions africains; valeur et signification de quelques caractères des jugales inférieures*. Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, 3e sér., Sc. de la Terre 60 (438), 69-87, fig. 4, pl. 1, tabl. 4.
- EISENMANN V. (1979a) - *Les Chevaux (Equus s. l.) fossiles et actuels. Etude craniologique et odontologique*. Thèse Doctorat d'Etat Sci. Nat., vol. 2, pag. 444, fig. 121, pl. 28, tabl. 106, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris.
- EISENMANN V. (1979b) - *Caractères évolutifs et phylogénie du genre Equus (Mammalia, Perissodactyla)*. C. R. Acad. Sci., Paris (D), 288, 497-500, fig. 3.
- EISENMANN V. & DE GIULI C. (1974) - *Caractères distinctifs entre vrais Zèbres (Equus zebra) et Zèbres de Chapman (Equus burchelli antiquorum) d'après l'étude de 60 têtes osseuses*. Mammalia, 38 (3), 509-543, fig. 7, tabl. 4.
- EISENMANN V. & TURLOT J. C. (1978) - *Sur la taxonomie du genre Equus (Equidés)*. Les Cah. Analyse des Données, 3 (2), 179-201, fig. 11.
- GAUTIER F. & HEINTZ E. (1974) - *Le gisement villafranchien de la Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne)*. Bull. Mus. nat. Hist. nat., Sc. de la Terre 36, (228), 113-136, fig. 5, pl. 2.
- GAZIN C. L. (1936) - *A study of the fossil horse remains from the upper Pliocene of Idaho*. Proc. U.S. natn. Mus., 83 (2985), 281-320, fig. 21-24, pl. 23-33, tabl. 5, Washington.
- GIDLEY J. W. (1901) - *Tooth characters and revision of the North American species of the genus Equus*. Bull. Am. Mus. nat. Hist., 14 (9), 91-141, fig. 27, New York.
- GROMOVA V. (1949) - *Istorija loshadej (roda Equus) v Starom Svete. Chast'2. Evoljutsija i klasifikatsija roda*. Trudy paleont. Inst. 17 (2), pag. 162, fig. 15 tabl. 30, Moskva, Leningrad.

- HAY O. P. (1913a) - *Notes on some fossil horses with description of four new species*. Proc. U. S. natn. Mus., 44 (1969), 569-594, fig. 28, pl. 5, Washington.
- HAY O. P. (1915) - *Description of the skull of an extinct horse found in Central Alaska*. Smithson. misc. Collns, 61 (2), pag. 18, fig. 8, pl. 2, Washington.
- HAY O. P. (1915) - *Contributions to the knowledge of the Mammals of the Pleistocene of North America*. Proc. U.S. natn. Mus., 48, 515-573, fig. 5, pl. 30-37, tabl. Washington.
- HAY O. P. (1917) - *Description of a new species of extinct horse, Equus lambei, from the Pleistocene of Yukon territory*. Proc. U.S. natn. Mus., 53, 435-443, pl. 3.
- HAY O. P. (1927) - *The Pleistocene of the western region of North America and its vertebrated animals*. Publs Carnegie Instn, 322 B, pag. 346, fig. 19. pl. 11, cartes 21, Washington.
- HIBBARD C. W. (1941) - *Mammals of the Rexroad Fauna from the upper Pliocene of south western Kansas*. Trans. Kans. Acad. Sci., 44, 265-313, pl. 4, Topeka.
- HIBBARD C. W. & DALQUEST W. W. (1966) - *Fossils from the Seymour Formation of Knox and Baylor Counties, Texas, and their bearing on the Late Kansan climate of that region*. Contr. Mus. Paleont. Univ. Michigan, 21, pag. 66, fig. 8, pl. 5, tabl. 3, Ann Arbor.
- HOFFSTETTER R. (1950) - *La structure des incisives inférieures chez les Equidés modernes. Importance dans la classification des Zèbres-Couaggas*. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 2e sér., 22 (6), 684-692.
- HOFFSTETTER R. (1952) - *Les Mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur*. Mém. Soc. Géol. Fr., n.s. 31 (66), pag. 391, fig. 110, pl. 8, tabl. 27, Paris.
- HOWE J. A. (1970) - *The range of variation in Equus (Plesippus) simplicidens Cope from the Broadwater quarries of Nebraska*. J. Paleont., 44 (5), 958-968, fig. 3, tabl. 5, Chicago.
- JAEGER J. J. (1975) - *Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pliocène et du Pléistocène du Maghreb. Origine, évolution, données biogéographiques et paléoclimatiques*. Thèse Univ. Sci. et Techn. Languedoc, Montpellier, pag. 124, fig. 19, pl. 4, tabl. 61.
- JOUBERT E. (1972) - *Tooth development and age determination in the Hartmann Zebra, Equus zebra hartmannae*. Madoqua, ser. 1 (6), 5-16, fig. 1, tabl. 1, photos 21.
- KING J. M. (1965) - *A field guide to the reproduction of the Grant's Zebra and Grevy's Zebra*. East Afr. Wildl. J., 3, 99-117, fig. 10, Nairobi.
- KLINGEL H. (1965) - *Notes on tooth development and ageing criteria in the plains zebra, Equus quagga boehmi Matschie*. East Afr. Wildl. J., 3, 127-129, fig. 1, Nairobi.
- KLINGEL H. & KLINGEL U. (1966) - *Tooth development and age determination in the Plains Zebra (Equus quagga boehmi Matschie)*. Zool. Gart., N. F., 33, (1-3), 34-54, fig. 26, Frankfurt.
- LANCE J. F. (1950) - *Paleontología y estratigrafía del Plioceno de Yepomera, Estado de Chihuahua: 1ª parte: Equidos excepto Neohipparion*. Univ. Nac. Aut. Mexico, Inst. Geol., 54, pag. 81, fig. 10.
- LEIDY J. (1889) - *Description of mammalian remains from a rock crevice in Florida*. Trans. Wagner free Inst. Sci Philadelphia, 13-17, fig. 1, 5-9, pl. 3.
- LUNDELINUS E. L. & STEVENS M. S. (1970) - *Equus francisci - Hay, a small stilt legged horse, middle Pleistocene of Texas*. J. Paleont., 44 (1), 148-153, fig. 3, tabl. 1, Chicago.
- MERRIAM J. C. (1913) - *Preliminary report on the horses of Rancho La Brea*. Univ. Calif Publs geol. Sci., 7 (21), 397-418, fig. 14, Berkeley.
- MOOSER O. (1959) - *La fauna «Cedazo» del Pleistoceno en Aguascalientes*. An. Inst. Biol. Univ. Mexico, 29 (1-2), 409-452, fig. 29.
- MOOSER O. & DALQUEST W. W. (1975) - *Pleistocene mammals from Aguascalientes, Central Mexico*. J. Mammal., 56 (4), 781-820, fig. 12, Baltimore.
- NEHRING A. (1884) - *Fossile Pferde aus deutschen Diluvial-Ablagerungen und ihre Beziehungen zu den lebenden Pferden. Ein Beitrag zur Geschichte des Hauspferdes*. Landwirthshaf. Jahr., 13, 81-160, pl. 5-9.
- OSBORN H. F. (1918) - *Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America, Iconographic type revision*. Mem. Am. Mus. nat. Hist., n.s., 2 (1), pag. 217, fig. 173, pl. 54, New York.
- POMEL A. (1897) - *Homme, singe, carnassiers, équidés, suilliens, ovidés. Les Equidés*. Carte géol. Algérie, Pal. Mon., pag. 44, pl. 12.
- PRAT F. (1968) - *Recherches sur les Equidés pléistocènes de France*. Thèse Sci. nat., vol. 4, pag. 662, fig. 149, tabl. 126, Bordeaux.
- QUINN J. H. (1955) - *Miocene Equidae of the Texas Gulf Coastal Plain*. Univ. Texas Publs (5516), pag. 102, pl. 14., Austin.
- QUINN J. H. (1957) - *Pleistocene Equidae of Texas*. Univ. Texas, Bur. Econ. Geol., Rep. Invest., 33, pag. 51, fig. 1, pl. 7, tabl. 10.
- RAU R. E. (1974) - *Revised list of the preserved material of the extinct Cape Colony Quagga, Equus quagga quagga (Gmelin)*. Ann. S. Afr. Mus., 65 (2), 41-87, fig. 25, Cape Town.
- REICHENAU W. von (1915) - *Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus deutschem Pleistozän, insbesondere über die Entwicklung und die Abkautadien des Gebisses vom Hochterrassenpferd (Equus mosbachensis v. R.)*. Abh. hess. geol. Landesanst. 7 (1), pag. 155, fig. 164, pl. 14.
- SCHULTZ J. R. (1936) - *Plesippus francescana (Frick) from the late Pliocene, Coso Mountains, California, with a review of the genus Plesippus*. Publs Carnegie Instn, 473, pag. 13, fig. 3, pl. 3, Washington.
- SCHULTZ J. R. (1938) - *A late Quaternary mammal fauna from the Tar Seeps of McKittrick, California*. Publs Carnegie Instn, 487, 111-215, fig. 12, pl. 17, Washington.
- SIMPSON G. G. (1951) - *Horses. The story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history*. Oxford Univ. Press: i- xvi + pag. 247, fig. 34, pl. 32, New York.
- SIMPSON G. G., ROE A & LEWONTIN R. C. (1963) - *Quantitative zoology*. Harcourt & Brace Ed., pag. 440, New York.

- SKINNER M. F., HIBBARD C. W. et al (1972) - *Early Pleistocene pre-glacial and glacial rocks and faunas of North Central Nebraska*. Bull. Amer. Mus. nat. Hist., 148 (1), pag. 148, fig. 60, tabl. 21, New York.
- STIRTON R. A. (1940) - *Phylogeny of north american Equidae*. Univ. Calif. Publs. geol. Sci., 25 (4), 165-198, fig. 52, Barkeley.
- TAGAND R. & BARONE R (1954) - *Anatomie des Equidés domestiques*. T. II: *Splanchnologie et angiologie par R. Barone; fasc. 1: Appareil digestif*. Lab. Anat., Ecol. nat. vétér. Lyon, pag. 456, fig. pl.
- TEILHARD DE CHARDIN P. & PIVETEAU J. (1930) - *Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine)*. Ann. Pal., 19, 3-134, fig. 42, pl. 23.
- VAN HOEPEN E. C. N. (1940) - *Oor die Tande van die Equinae*. I. *Die Snytande van die Onderkaak*. Tydskr. Wet. Kuns N. S., I (1), 101-114, fig. 15, Bloemfontein.
- VIRET J. (1954) - *Le loess à bancs durcis de Saint-Valier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens*. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon, 4, pag. 200, fig. 43, pl. 33.
- WILLOUGHBY D. P. (1974) - *The empire of Equus*. Barnes Ed., pag. 475, fig. 251, tabl. 31, New York.