

III. — REMARQUES SYNTHÉTIQUES SUR LES JUGALES INFÉRIEURES D'ÉQUIDÉS ACTUELS

A. — DONNÉES BIOMÉTRIQUES

1/ Longueurs occlusales (Lo)

Les coefficients de variation des longueurs occlusales (vLo) varient suivant les échantillons (tabl. 1 et 2). Dans l'échantillon le plus homogène (une trentaine d'*E. burchelli boehmi* provenant de la même localité, Kitengela), les vLo sont compris entre 2,9 et 6,6 ; pour une espèce sauvage à large répartition (*E. burchelli*), on trouve des vLo compris entre 5,4 et 8,3 ; ceux d'une espèce domestique (*E. caballus*) sont bien plus grands : 11,1 à 13,2. Les vLo sont un peu plus petits sur les prémolaires (surtout les P/4) que sur les molaires mais les différences sont faibles. Les vLo sont à peu près les mêmes sur les jugales supérieures et inférieures ; la concordance est particulièrement nette pour les espèces sauvages (Eisenmann, 1980, tabl. 9).

	vLo	vlo	vLF	vIF
P ₂	4,8 à 7,6	4,9 à 8,1	7 à 11,4	5,7 à 10,1
P ₃	3,8 à 8	4,8 à 7,6	9 à 13,1	6,3 à 12,5
P ₄	3,8 à 6,4	4,9 à 9	8,8 à 13,8	7,2 à 12,5
M ₁	4,3 à 8,6	4,8 à 9,1	13,4 à 23,5	11,4 à 19,5
M ₂	4,2 à 9,5	4,9 à 12,9	10,3 à 24,9	9,2 à 17,8
M ₃	5,8 à 8,8	5,9 à 13,3		

TABLEAU 1

Equus sauvages actuels

Coefficients de variation ($v = \frac{100s}{\bar{x}}$) des mesures de : Lo = longueur occlusale ; lo = largeur occlusale ; LF = longueur occlusale du postflexide ; IF = indice postflexidique des jugales inférieures définitives.

	vLo	vlo	vLF	vIF
P ₂	7,1 à 11,4	5,6 à 11,5	8,4 à 11	7 à 8,2
P ₃	6,8 à 11,5	5,5 à 10,3	13,9 à 14,3	9,1 à 11
P ₄	5,2 à 11,5	6,9 à 12,8	14,8 à 15,2	9,9 à 12,7
M ₁	7,4 à 13,2	6,9 à 10,2	17,7 à 19,3	9,9 à 15,6
M ₂	8,8 à 13,2	8,3 à 11,2	13,2 à 19,9	10,5 à 11,8
M ₃	6,5 à 13,2	9,1 à 20		

TABLEAU 2
Equus domestiques actuels

L'application du test de Student à certaines différences dans les Lo d'espèces sauvages voisines a montré que celles-ci sont rarement significatives. J'ai, en outre, testé les différences de Lo entre les P/3 d'*E. grevyi*, *E. burchelli*, *E. zebra*, *E. africanus*, *E. hemionus* et *E. przewalskii* (tabl. 3). Les différences sont significatives entre les trois groupes suivants : *E. grevyi* et *E. przewalskii* (grandes Lo), *E. burchelli* (petites Lo) et autres espèces (Lo moyennes). Ainsi qu'il a été noté à propos des jugales supérieures (Eisenmann, 1980), les résultats obtenus pour une certaine dent (P/3 en l'occurrence) ne sont pas forcément vrais pour les autres dents de la série.

		largeur occlusale de la P ₃						
		G	B	Z	A	H	P	
longueur occlusale de la P ₃	G		+	+	+	+	~	G
	B	+		+	+	+	+	B
	Z	+	+		0	0	+	Z
	A	+	+	0		0	+	A
	H	+	+	0	0		+	H
	P	0	+	+	+	+		P
		G	B	Z	A	H	P	
		longueur occlusale de la P ₃						

TABLEAU 3
Résultats des tests de Student comparant les longueurs et largeurs occlusales des P/3 des différentes espèces actuelles d'*Equus*.
G = *E. grevyi*; B = *E. burchelli*; Z = *E. zebra*; A = *E. africanus*; H = *E. hemionus*; P = *E. przewalskii*. Le seuil de signification est de 1 %; + = différence significative; ~ = différence presque significative; 0 = différence non significative.

Si on considère les longueurs relatives des dents à l'intérieur des séries, on s'aperçoit que les Lo moyennes diminuent presque toujours de la P/2 à la M/1, la seule exception étant *E. quagga* dont les P/4 sont un peu plus longues que les P/3. La M/2 est en moyenne plus longue que la M/1 chez *E. grevyi*, *E. zebra*, *E. asinus*, les Hémioniens et *E. przewalskii* ; les deux longueurs sont égales chez *E. burchelli* ; dans les autres espèces, la M/2 est en moyenne plus courte que la M/1. La Lo moyenne augmente toujours de la M/2 à la M/3 mais les différences de longueur sont particulièrement fortes chez *E. quagga* et les Caballins.

2/ Largeurs occlusales (lo)

Les coefficients de variation des largeurs occlusales (vlo) sont compris entre 5,2 et 8,6 dans l'échantillon le plus homogène (*E. burchelli boehmi* de Kitengela) ; ils vont de 5,4 à 9,2 chez une espèce sauvage (*E. burchelli*) et de 10,2 à 14 chez une espèce domestique (*E. caballus*). Les tableaux 1 et 2 montrent que, sur les jugales inférieures, les vlo diffèrent peu des vLo et qu'ils sont à peine plus élevés sur les molaires que sur les prémolaires (les vlo très élevés des M/2 et M/3 d'*E. africanus* (tabl. 13) sont probablement dus à la présence d'un individu très jeune chez qui les lo de ces deux dents sont encore faibles). Enfin on remarque que les vlo des jugales inférieures d'*Equus* sauvages sont plus grands que ceux des jugales supérieures (Eisenmann, 1980, tabl. 9) ; cette observation s'explique sans doute par des erreurs relatives plus grandes dans les mesures. A la différence des jugales supérieures, il ne semble pas exister de relation inverse entre les vlo et les vLo.

La comparaison des lo moyennes d'espèces voisines sauvages a montré que les différences sont significatives entre *E. burchelli* et *E. quagga* (sauf pour les P/3) ; elles ne sont jamais significatives entre *E. hemionus* et *E. kiang*. En ce qui concerne les P/3 des autres espèces étudiées (tabl. 3), les résultats sont à peu près les mêmes que pour les longueurs occlusales ; toutefois il existe une différence presque significative entre *E. grevyi* et *E. przewalskii* dont les P/3 sont plus larges. Rappelons que ces observations ne s'appliquent pas forcément aux autres dents de la série.

A l'intérieur des séries, les lo moyennes augmentent toujours de la P/2 à la P/3 et diminuent toujours de la P/4 à la M/3. Les lo des P/4 peuvent être un peu supérieures, égales ou un peu inférieures à celles des P/3. *E. grevyi* se distingue des autres espèces par une faible différence entre les largeurs des P/2 et des P/3 et une forte différence entre les largeurs des P/4 et des M/1.

3/ Longueur du postflexide (LF)

Les coefficients de variation du postflexide (vLF) vont de 5,7 à 11,1 dans l'échantillon le plus homogène, de 9 à 13,4 chez *E. burchelli* et de 11,4 à 19,9 chez *E. caballus*. Ils sont en général plus élevés sur les M/1 que sur les autres dents (tabl. 1 et 2). Si on compare les vLF aux vLP (coefficients de variation des longueurs protoconiques des jugales supérieures), on voit que sur les prémolaires, la longueur du postflexide n'est pas plus variable que celle du protocône ; en revanche, le vLF est plus élevé que le vLP sur les molaires (Eisenmann, 1980, tabl. 9 et 10).

Ces observations s'expliquent si on se rappelle que l'usure peut faire entièrement disparaître le postflexide alors que le protocone reste présent et que les M/1 sont toujours les dents les plus usées des séries. Mes calculs n'ont pas tenu compte des quelques cas où la longueur du postflexide était nulle mais j'ai retenu des postflexides fortement raccourcis par l'usure. Dans le cas d'*E. przewalskii* (tabl. 17), les vLF exceptionnellement élevés des M/1 et M/2 sont probablement dus à la composition de l'échantillon : majorité d'individus séniles associés à quelques adultes jeunes.

La comparaison des LF moyennes des espèces sauvages voisines n'a pas trouvé de différences significatives. Pour ce qui est des P/3 étudiées, les différences ne sont significatives qu'entre le groupe formé par *E. grevyi* et *E. przewalskii* et celui formé par les autres espèces (tabl. 4). Là encore, les résultats ne s'appliquent peut-être pas aux autres dents que la P/3.

indice postflexidique de la P₃

	G	B	Z	A	H	P	
longueur du postflexide de la P ₃	G	0	0	~	0	0	G
	B	+	0	+	0	0	B
	Z	+	0	0	0	0	Z
	A	+	0	0	0	~	A
	H	+	0	0	0	0	H
	P	0	+	+	+	+	P
		G	B	Z	A	H	P
	longueur du postflexide de la P ₃						

indice postflexidique de la P₃

TABLEAU 4

Résultats des tests de Student comparant les longueurs occlusales des postflexides et les indices postflexidiques des P/3 de différentes espèces actuelles d'*Equus*.

Chez toutes les espèces, les LF moyennes décroissent de la P/2 à la M/1. On peut distinguer celles où la LF de la P/3 est à peine plus petite que celle de la P/2 (*E. grevyi* et Couaggas *s.l.*) et les autres espèces, où la différence entre les deux LF est beaucoup plus grande. On peut distinguer aussi les espèces où la LF de la M/1 est bien plus petite que celle de la P/4 (Zébrins et Caballins) et celles où la différence entre les deux est plus faible (Hémioniens et surtout Asiniens). Les LF sont subégales sur les M/1 et M/2 d'*E. zebra* et *E. burchelli*; chez les autres espèces, la LF de la M/2 est plus grande que celle de la M/1.

4/ Indice postflexidique (IF)

Les coefficients de variation des indices postflexidiques (vIF) vont de 5,5 à 8,6 dans l'échantillon le plus homogène, de 8,2 à 11,5 chez *E. burchelli* et de 8,2 à 10,5 chez *E. caballus*. Ils sont en général plus élevés sur les molaires (surtout les M/1) que sur les prémolaires (tabl. 1 et 2). Comparés aux indices protoconiques, les IF sont moins, ou aussi, variables sur les prémolaires, plus variables sur les molaires (Eisenmann, 1980, tabl. 9 et 10); l'explication avancée précédemment à propos des LF s'applique sans doute aussi aux IF.

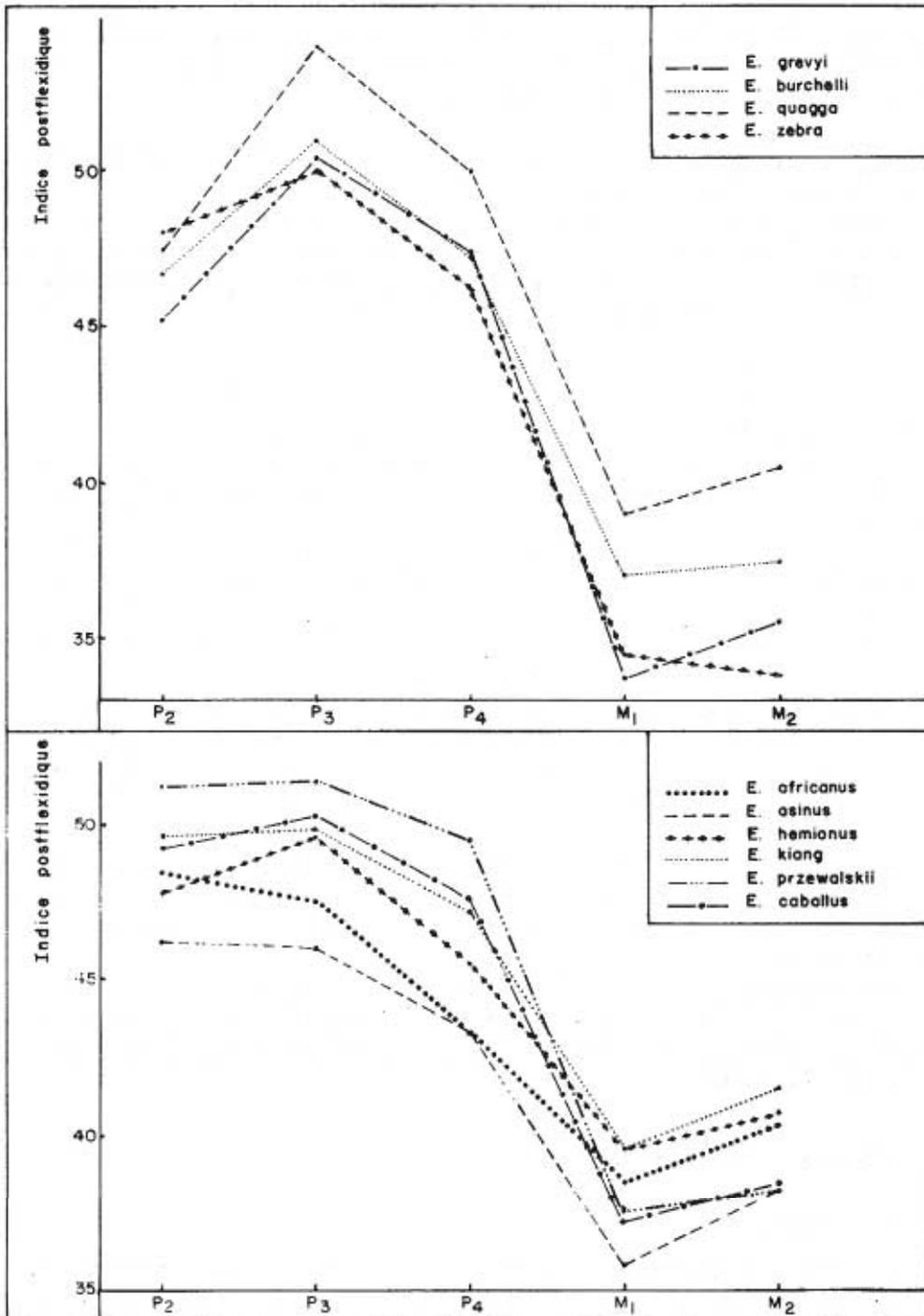


Fig. 6 et 7. — Indices postflexidiques moyens d'*Equus* actuels. Pour n, voir tableaux 9 à 18.

Les tests de Student ont montré qu'il n'y a pas de différences significatives entre les IF d'espèces voisines. En ce qui concerne les P/3 des autres espèces étudiées (tabl. 4), les différences ne sont presque jamais significatives ; des résultats probablement différents auraient été obtenus sur d'autres dents que la P/3.

Si on considère l'ensemble des dents de la série, les IF moyens permettent de distinguer les mêmes groupes que les LF.

— Chez *E. grevyi* et les Couaggas *s.l.*, il existe une forte élévation des IF moyens de la P/2 à la P/3 (fig. 6) ; cette élévation est plus faible ou absente chez les autres espèces (fig. 6 et 7). Chez les premiers, l'IF augmente de la P/2 à la P/3 dans 82 à 93 % des séries ; chez les seconds, la fréquence varie de 46 à 71 % (tabl. 5).

	G	B	Q	Z	Af	As	H	K	P	C
% de cas d'augmentation des IF de la P ₂ à la P ₃	93	84	82	71	46	46	58	59	67	71
$\frac{Lo P_2 \times 100}{Lo P_3}$	114	114,5	118	114	113	107,5	112	112,5	112	118
$\frac{IF P_4 \times 100}{IF M_1}$	140	127,5	128	133,5	113	120,5	114,5	118,5	131	127,5

TABLEAU 5

Valeurs moyennes de divers indices des jugales inférieures définitives d'Équidés actuels

G = *E. grevyi* ; B = *E. burchelli* ; Q = *E. quagga* ; Z = *E. zebra* ; Af = *E. africanus* ;
As = *E. asinus* ; H = *E. hemionus* ; K = *E. kiang* ; P = *E. przewalskii* ; C = *E. caballus* ;
IF = indices postflexidiques moyens ; Lo = longueurs occlusales moyennes.

— Par ailleurs, les IF moyens diminuent beaucoup de la P/4 à la M/1 chez les Zébrins et les Caballins, moins chez les Asiniens et les Hémioniens. Chez les premiers, l'IF moyen de la P/4 est égal à plus de 127 % de celui de la M/1 ; chez les seconds, à moins de 121 %.

— On remarque, en outre, que les IF moyens sont toujours plus élevés sur les P/3 P/4 que sur les M/1 M/2 ; toutefois leurs fortes variations entraînent un tel chevauchement des valeurs possibles qu'on peut difficilement utiliser les IF pour trier prémolaires et molaires isolées.

B. — DONNÉES MORPHOLOGIQUES

1/ Double boucle

Nous avons distingué trois types principaux : sténonien, hémionien et caballin. Le type sténonien peut se rencontrer chez toutes les espèces mais avec des fréquences inégales : constant chez *E. grevyi*, les Couaggas *s.l.* et les Asiniens, presque constant chez *E. zebra*, moins fréquent chez les Hémioniens et *E. przewalskii*, exceptionnel chez *E. caballus*. Le type hémionien s'observe chez les Hémioniens et certaines prémolaires de

Caballins. Le type caballin est surtout net sur les M/1 et M/2 des Caballins ; des tendances caballines peuvent se voir chez les Hémioniens et quelques prémolaires d'*E. zebra*.

Ces trois types principaux peuvent s'associer à des sillons linguaux très profonds (*E. grevyi* et Asiniens), peu profonds (*E. zebra*, Hémioniens), peu ou moyennement profonds (Caballins) ou de profondeurs variables (Couaggas).

Le « pont » entre métaconide et métastylide est fréquent chez *E. africanus somaliensis*, mais s'observe aussi chez *E. grevyi* et, plus rarement, chez *E. burchelli*.

Au total, il est indispensable de tenir compte de la forme de la double boucle pour déterminer des jugales inférieures, mais les types ne sont pas absolument spécifiques d'une espèce ou d'un groupe d'espèces. Rappelons que l'interprétation de dents peu ou très usées, de P/2 et de M/3 est difficile ou impossible.

2/ Pli caballinide

Le pli caballinide est moins fréquent que le pli caballin des jugales supérieures. Comme ce dernier, il se voit plus souvent sur les prémolaires que sur les molaires.

Les *Equus* actuels peuvent être divisés en deux groupes : chez *E. grevyi*, les Couaggas, *E. africanus* et les Caballins, la fréquence moyenne (sur toutes les dents) varie de 20 à 40 % environ ; chez les autres espèces, la fréquence est plus faible, 5 à 15 % environ. Les groupes sont les mêmes que ceux qui ont été distingués d'après la fréquence du pli caballin, à l'exception d'*E. quagga* qui était classé avec les espèces à plis caballins peu fréquents.

Le pli caballinide n'est certainement pas un caractère spécifique ; son intérêt pour une discrimination est réduit.

3/ Protostylide

L'étude du protostylide sur les différentes dents de la série inférieure (Eisenmann, 1976 a) a montré qu'il faut distinguer les P/2 des autres jugales.

— La présence d'un protostylide sur une P/2 interdit son attribution à *E. zebra* ou aux Hémioniens. Si le protostylide est bien développé, la P/2 appartient très probablement à *E. grevyi*.

— Sur les autres jugales, le protostylide n'a guère de valeur diagnostique. Tout au plus peut-on remarquer qu'il est fréquent (37 %) sur les P/3 P/4 d'*E. zebra*. Nous reviendrons plus loin sur l'interprétation générale des protostylides.

4/ Sillon vestibulaire (tabl. 6, fig. 8)

Quatre degrés de profondeur croissante ont été distingués pour les sillons vestibulaires (voir p. 138).

La grande majorité des SV des P/2 et P/3 de toutes les espèces se classent dans la première catégorie (SV très peu profonds). La majorité des SV des P/4 appartient aussi à cette catégorie mais les degrés 2 et 3 sont assez bien représentés chez *E. grevyi*, les Couaggas et *E. caballus*.

En ce qui concerne les molaires, on peut distinguer trois groupes principaux :

— Zébrins, sauf *E. quagga* : les SV appartenant à la première catégorie sont exceptionnels sur toutes les molaires ;

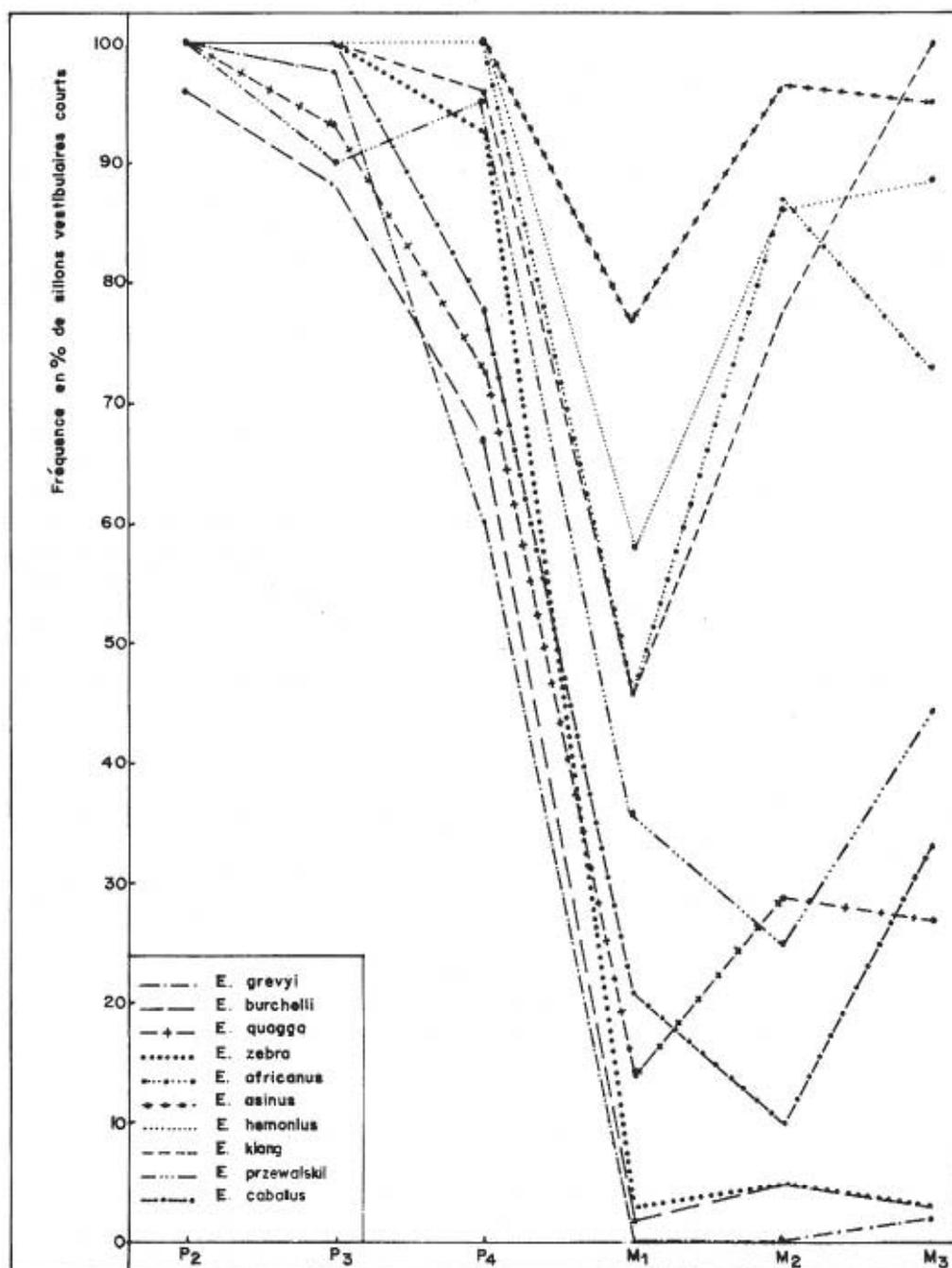


Fig. 8 — Fréquence de sillons vestibulaires (SV) courts (modalité 1 = pas de pénétration du SV dans le pédicule de la double boucle) sur les différentes dents de la série chez les *Equus* actuels. Voir aussi tableau 6.

— Asiniens et Hémioniens : près ou plus de la moitié des SV appartiennent à la première catégorie ; ces SV très peu profonds sont toujours beaucoup plus fréquents sur les M/2 que sur les M/1 ; *E. kiang* est la seule espèce où les SV soient toujours très courts sur les M/3 ;

— Caballins et *E. quagga* : la fréquence de SV très peu profonds est intermédiaire entre celles des deux groupes précédents ; chez *E. quagga*, comme chez les Asiniens et les Hémioniens, cette fréquence augmente de la M/1 à la M/2 ; elle diminue au contraire chez les Caballins.

Dans le paragraphe consacré aux méthodes d'étude des jugales inférieures, j'ai supposé l'existence d'une relation inverse entre la longueur du postflexide (ou l'indice postflexidique, IF) et la profondeur du sillon vestibulaire (SV). Cette relation ne pourra être élucidée que par des études plus précises et plus poussées que celles que j'ai pu entreprendre ici. Toutefois il est déjà possible de faire quelques observations à son sujet.

J'ai porté sur un graphique, les valeurs des IF des M/1 d'*E. grevyi* en abscisses et les quatre degrés de profondeur du SV en ordonnées. Contrairement à mon attente, les M/1 où les IF sont les plus petits ne sont pas celles où les SV sont les plus profonds ; l'inverse n'est pas vrai non plus.

Un examen plus détaillé des données montre une relation entre les profondeurs des SV et l'âge des animaux. Sur 29 SV de degré 4 (SV très profond, entrant en contact avec le sillon lingual), 17 sont des adultes jeunes, 12 ont un âge moyen, aucun n'est sénile. Au contraire, sur 13 SV de degré 3 (SV profond mais sans contact avec le sillon lingual), 7 sont séniles, 4 ont un âge moyen et 2 seulement sont jeunes. Il semble donc que le SV se raccourcisse au cours de l'usure des M/1. Il existe aussi une relation entre l'âge des animaux et la valeur des IF : parmi les dents à SV de degré 4, la moyenne des IF est de 35,4 chez les jeunes et de 33,5 chez les spécimens d'âge moyen ; la différence a plus de 99 % de chances d'être significative.

Si le SV et le postflexide se raccourcissent tous deux sous l'effet de l'usure, une influence du premier sur le second ne pourra être mise en évidence que sur des dents appartenant à la même classe d'âge. En considérant les individus d'âge moyen, la moyenne des IF (= 34) est plus grande quand les SV sont de type 3 que lorsque les SV sont de type 4 (moyenne des IF = 33,5) ; malgré la pauvreté des échantillons, la différence a plus de 95 % de chances d'être significative.

Il semble bien exister une relation inverse entre profondeur des SV et IF, mais elle peut être plus ou moins masquée par l'usure dentaire, si les échantillons comparés ne contiennent pas la même proportion d'individus jeunes, moyens et séniles, ce qui est le cas des échantillons étudiés dans ce travail.

Il est aussi intéressant de voir si, malgré l'intervention du facteur usure, une relation à un niveau plus général, interspécifique, existe entre les deux variables considérées.

On sait que les IF moyens de la M/1 varient de 33,8 (*E. grevyi*) à 39,8 (Hémioniens) ; entre ces deux extrêmes, on trouve dans l'ordre croissant des IF : *E. zebra*, *E. asinus*, *E. burchelli*, *E. caballus*, *E. przewalskii*, *E. africanus* et *E. quagga*. La fréquence de SV très courts sur les M/1 (qui devraient accompagner les IF élevés) est comprise entre 0 % (*E. grevyi*) et 77 % (*E. asinus*) (tabl. 6) ; entre les deux, se trouvent successivement : *E. burchelli*, *E. zebra*, *E. quagga*, *E. caballus*, *E. przewalskii*, *E. kiang*, *E. africanus* et *E. hemionus*. On voit que les deux séries ne sont pas identiques. Une meilleure concordance est obtenue si l'on compare la fréquence de SV très courts sur les M/1 avec les rapports entre les IF des M/1 et des P/4. Pour ces derniers (tabl. 5), l'ordre des espèces est le suivant : *E. grevyi*, *E. zebra*, *E. przewalskii*, les Couaggas *s.l.* et *E. caballus*, *E. asinus*, *E. kiang*, *E. hemionus* et *E. africanus*.

	E.g.	E.b.	E.q.	E.z.	E.af.	E.as.	E.h.	E.k.	E.p.	E.c.
P ₂ O 1/2 + C	100	96 1 3	100	100	100	100	100	100	100	100
P ₃ O 1/2 + C	98 2	88 6 6	93 7	100	100	100	100	100	90 10	100
P ₄ O 1/2 + C	60 33 7	67 17 9 7	72 14 14	92 3 5	100	100	100	96 4	95 5	78 17 5
M ₁ O 1/2 + C	2 29 69	2 3 29 66	14 21 29 36	3 8 37 52	47 47 6	77 23	58 20 22	46 36 18	36 50 14	21 21 53 5
M ₂ O 1/2 + C	9 16 75	5 8 17 70	29 6 36 29	5 12 83	87 13	96	86 14	77 23	25 35 40	10 70 15 5
M ₃ O 1/2 + C	2 2 11 84	3 1 10 85	27 18 27 27	3 8 8 89	73 7 13 7	95 5	88 6 3 3	100	44 11 39 6	33 28 33 6

TABLEAU 6

Jugales inférieures définitives d'*Equus* actuels. Degrés de profondeur du sillon vestibulaire (SV).
 E.g. = *E. grevyi* ; E.b. = *E. burchelli* ; E.q. = *E. quagga* ; E.z. = *E. zebra* ; E.af. = *E. africanus* ;
 E.a. = *E. asinus* ; E.h. = *E. hemionus* ; E.k. = *E. kiang* ; E.p. = *E. przewalskii* ; E.c. = *E. caballus*.
 O = le SV ne pénètre pas dans le pédicule de la double boucle ; 1/2 = pénétration douteuse ;
 + = le SV pénètre nettement mais reste à distance du sillon lingual (SL) ;
 C = il y a contact entre SV et SL ; fréquences exprimées en pourcentages.

Au total, on peut faire les remarques suivantes :

— il existe certainement une relation entre l'usure des dents, la longueur du postflexide et la profondeur du sillon vestibulaire ; il existe sans doute aussi, indépendamment de l'usure, une relation entre la profondeur du sillon vestibulaire et la longueur du postflexide au moins sur les M/1 ; cette dernière semble mieux mise en évidence par les indices IFP/4 IFM/1 que par les IF des M/1 ;

— la profondeur du SV n'a pas grand intérêt dans la détermination de prémolaires ; elle est un élément important pour l'attribution des molaires. Schématiquement : les sillons vestibulaires sont très longs sur les molaires de la plupart des Zébrins,

courts chez les Asiniens et les Hémioniens, intermédiaires chez *E. quagga* et les Caballins.

5/ Îlots d'émail

Depuis les travaux de Rutimeyer (1863), on sait que les jugales inférieures d'Équidés présentent parfois des éléments d'émail accessoires. On reconnaît en particulier ceux qui sont situés le long du bord antéro-externe de la dent (protostylides), dans le sillon qui sépare proto- et hypoconide (ectostylides), le long du bord postéro-externe (hypostylides). Ces éléments peuvent se présenter sous la forme de plis ou d'îlots d'émail. D'après Rutimeyer, plis et îlots n'auraient pas toujours la même origine : les plis résulteraient de phénomènes de compression par les dents voisines (protostylides et certains hypostylides), les îlots pourraient relever du même mécanisme (protostylides, une partie des hypostylides) ou refléter l'existence de colonnettes d'émail issues du cingulum (ectostylides, une partie des hypostylides). Dans les deux premiers cas, ces éléments apparaîtraient surtout sur des dents peu usées, dans le troisième, il faudrait attendre que l'usure de la dent atteigne le niveau des colonnettes cingulaires, en général peu développées en hauteur.

Le terme de « plis de compression » implique une interprétation mécaniste dont nous n'avons pas de preuves ; la correspondance entre l'apparition plus ou moins précoce des éléments accessoires et leur origine n'est pas toujours conforme aux prévisions de Rutimeyer. Néanmoins la distinction établie par cet auteur est intéressante. Certains plis ou îlots paraissent contingents ; ils émanent de façon évidente d'une formation voisine habituelle dont ils constituent un prolongement, isolé ou non. C'est dans cette catégorie qu'il faut ranger la plupart des « anomalies » citées plus haut : îlots plus ou moins rattachés aux flexides, doubles boucles isolées en tout ou en partie. De même, la plupart des protostylides et hypostylides semblent de simples prolongements du protoconide ou de l'hypoconulide ; ils sont en général situés près des bords antérieur ou postérieur de la dent et sont aplatis d'avant en arrière ; forme et position suggèrent les compressions par les dents voisines invoquées par Rutimeyer pour expliquer leur formation. Cependant, contrairement aux dires de Rutimeyer, mes observations montrent que ces éléments (en particulier les protostylides de toutes les dents sauf les P/2 et dP/2) apparaissent souvent sur des dents usées (Eisenmann, 1976 a). Dans d'autres cas, plis et îlots ne semblent pas résulter d'une anomalie occasionnelle mais constituent un caractère relativement constant dans une espèce (protostylides des P/2 et dP/2 d'*E. grevyi*) ou reflètent la présence d'une structure cingulaire indépendante. Les premiers se voient surtout sur des dents peu usées, les seconds apparaissent plus ou moins tôt suivant que les colonnettes cingulaires sont plus ou moins hautes.

Il semble qu'aucune colonnette véritable d'origine cingulaire n'ait jamais été signalée sur des jugales définitives d'*Equus*. Un protostylide isolé a été décrit par Van Hoesen (1932, fig. 7) chez *E. burchelli* mais sa position et sa forme montrent qu'il s'agit sans doute d'un diverticule isolé du protoconide. Les ectostylides semblent totalement inconnus chez *Equus* (Gromova, 1949, t. 2, p. 109). Les hypostylides isolés décrits par Rutimeyer (1863), Boule (1900), Mc Grew (1944) se rapportent à des lactéales et sont en général des diverticules de l'hypoconulide. Les éléments accessoires que j'ai observé à trois reprises sur des jugales définitives d'*E. burchelli* méritent donc une description spéciale.

— Une P/4 (PA 1903-484) porte un îlot d'émail arrondi près du bord antéro-externe de la dent. D'après sa position et sa forme, ce protostylide devrait correspondre à une colonnette cingulaire.

— Une autre P/4 (AC 1972-9) présente un îlot d'émail arrondi, appliqué sur la face externe de l'hypoconide. Position et forme indiquent qu'il s'agit probablement d'un ectostylide. Cet ectostylide est situé un peu plus en arrière que les ectostylides des Hipparions.

— Une P/3 (ST 6709) montre un îlot d'émail arrondi dans son angle postéro-externe. Là encore, forme et position suggèrent l'existence d'une colonnette cingulaire à l'origine de cet hypostylide.

Il est évident que la forme et la position de ces stylides ne constituent qu'une présomption en faveur de leur origine cingulaire, qui ne pourra être prouvée que par dissection des dents ; cette origine paraît cependant très probable.

En définitive, les îlots d'émail accessoires de jugales inférieures définitives sont rares à l'intérieur du genre *Equus*. La plupart peuvent être interprétés comme des diverticules de structures voisines, fortuitement isolés. Trois cas de colonnettes cingulaires probables ont été observés chez *E. burchelli* après examen de plusieurs milliers de dents d'*Equus*. Contrairement aux protostylides des P/2, les îlots d'émail n'ont guère d'intérêt pratique dans l'étude des Équidés actuels.

C. — JUGALES INFÉRIEURES LACTÉALES

1/ Dent de loup

a) Données bibliographiques

D'après Gromova (1949, t. 2, p. 104), la dP/1 est totalement absente chez les *Equus*. D'après Petit (1939, p. 44), elle est « infiniment plus rare » que la dP1/. La couronne est en général rudimentaire et peut même se réduire à un stylet. Petit a observé une dent de loup inférieure dans 4 cas sur 1 500 Chevaux adultes (0,26 %) et 3 fois sur 18 têtes immatures (17 %). Chez des individus « relativement jeunes » d'*E. asinus*, Petit (1939, p. 255) a trouvé 9 dP/1 sur 17 têtes.

b) Données personnelles (tabl. 7)

La dP/1 est plus rare que la dP1/ ; elle s'observe surtout chez les animaux âgés de moins de deux ans ; ses dimensions varient de 1 ou 2 mm de diamètre antéropostérieur à plus de 10 mm.

En ce qui concerne les animaux immatures, il faut d'abord remarquer que le matériel est assez pauvre, surtout pour *E. quagga* et *E. africanus*. Comme la fréquence des dP/1 est parfois faible, les pourcentages donnés par le tableau 7 doivent être considérés comme de simples indications, non comme des données précises. Chez *E. hemionus* et les Zébrins, sauf *E. quagga*, les dP/1 sont présentes dans la moitié des cas environ. La fréquence semble plus faible pour *E. kiang* et *E. przewalskii* (14 et 20 %). Le pourcentage trouvé pour ces derniers (15 individus) est voisin de celui donné par Petit pour *E. caballus* (18 individus). Si on réunit les deux échantillons, on voit que la fréquence chez 33 Caballins est nettement plus petite que celle que j'ai trouvée chez 31 *E. burchelli*.

En ce qui concerne les individus adultes, je n'ai observé de dP/1 que chez *E. burchelli*, et dans 3 % des cas seulement. Si la fréquence pour les autres espèces est voisine de celle que Petit donne pour *E. caballus* (0,26 %), il n'est pas surprenant que mes échantillons de 10 à 40 individus n'aient pas réussi à mettre en évidence des dP/1 ailleurs que chez *E. burchelli*.

	I m m a t u r e s			A d u l t e s		
	n ind.	ndP ₁	%	n ind.	ndP ₁	%
<i>E. grevyi</i>	15	8	53	44	0	0
<i>E. burchelli</i>	31	16	52	151	5	3
<i>E. quagga</i>	3	0	0	12	0	0
<i>E. zebra</i>	9	5	55	34	0	0
<i>E. africanus</i>	3	1	33	16	0	0
<i>E. hemionus</i>	14	6	43	34	0	0
<i>E. kiang</i>	14	2	14	21	0	0
<i>E. przewalskii</i>	15	3	20	21	0	0

TABLEAU 7
Fréquence de la dent de loup inférieure (dP/1)
chez des individus immatures et adultes d'*Equus* actuels.

c) Conclusions

Au total, chez les animaux immatures, la dP/1 est rare sans être exceptionnelle. Elle est plus fréquente chez *E. burchelli* que chez les Caballins. Chez les individus adultes, la dP/1 est exceptionnelle : 0,26 % d'*E. caballus* d'après les données de Petit, 0 % chez toutes les espèces sauf *E. burchelli* (3 %) d'après mes données. Les dP/1 les mieux développées (plus de 10 mm de longueur occlusale) ont été observées chez cette espèce.

2/ Autres lactéales

Rappelons que tous mes échantillons sont insuffisants ; les remarques suivantes devront être vérifiées sur un meilleur matériel.

Les longueurs occlusales moyennes permettent de distinguer *E. grevyi* et *E. przewalskii* (grandes dents) des autres espèces (Hémioniens, *E. zebra*, *E. burchelli*). Les dP/2 sont relativement longues chez *E. grevyi* et *E. kiang* ; les dP/4 sont en moyenne plus longues que les dP/3, surtout chez *E. przewalskii*. Les longueurs occlusales des postflexides mettent à part *E. przewalskii* chez qui les postflexides sont particulièrement longs. Aucune distinction nette n'apparaît d'après les largeurs occlusales moyennes.

Sur les dP/2, les protostylides sont presque constants chez *E. grevyi* (87 %), plus rares chez *E. burchelli* (50 %), *E. zebra* (10 %), absents chez les Hémioniens et *E. przewalskii*. Pour les dP/3 dP/4, le protostylide est présent dans 50 à 70 % des cas chez la plupart des espèces ; il est un peu plus rare chez *E. grevyi* (33 %) et *E. przewalskii* (10 %). Plus les dP/3 dP/4 sont usées, plus les protostylides sont fréquents.

D. — CONCLUSIONS

1/ *Discrimination*

De façon générale, *E. grevyi* et *E. przewalskii* ont de grandes dents, *E. burchelli* des petites dents, les autres espèces ont des dents de taille moyenne. Les chances d'arriver à une détermination exacte dépendent du nombre de dents et de leur degré d'usure mais aussi de leur position dans la série.

• Si on dispose d'un petit nombre de dents isolées, on peut faire appel aux critères suivants :

— une P/2 qui porte un protostylide a beaucoup de chances d'appartenir à *E. grevyi* si elle est grande, à *E. burchelli* si elle est petite ;

— sur une P/3 ou une P/4, une double boucle sténonienne est un bon argument en faveur des Zébrins et des Asiniens ; ces derniers auront souvent un métastylide plus arrondi. Une double boucle sténonienne associée à un sillon lingual profond fera penser à *E. grevyi* si la dent est grande, ou à un Asinien si la dent est petite. Une double boucle sténonienne associée à un sillon lingual peu profond évoque *E. zebra*. Les Hémioniens se caractérisent par des doubles boucles hémioniennes à sillon lingual très peu profond. La double boucle caballine est facile à reconnaître mais n'est pas constante chez les Caballins ; chez ces derniers le sillon lingual n'est jamais très profond.

— les molaires n'apportent pas non plus d'éléments diagnostiques absolus, sauf dans un cas : les M/3 d'*E. kiang* ont toujours des sillons vestibulaires très courts. Schématiquement, les sillons vestibulaires courts sont assez caractéristiques des Hémioniens et des Asiniens, tandis que le contact entre sillons vestibulaire et lingual indique plutôt *E. grevyi*, *E. burchelli* ou *E. zebra*.

• La détermination de séries complètes est plus facile parce qu'elle peut faire appel à des différences de proportions entre les dents de la série. A côté des caractères précédemment cités, on peut tenir compte des observations suivantes :

— la M/3 est relativement plus longue que la M/2 chez les Caballins et *E. quagga* ;
— chez *E. grevyi*, les différences de largeur sont faibles entre P/2 et P/3, fortes entre P/4 et M/1 ;

— la différence entre les longueurs du postflexide (LF) des P/2 et P/3 est plus faible chez *E. grevyi* et les Couaggas que chez les autres espèces. Les différences entre les LF des P/4 et des M/1 sont plus faibles chez les Asiniens et les Hémioniens que chez les Zébrins et les Caballins ;

— les observations inverses s'appliquent aux indices postflexidiques des P/2 et P/3 ; les mêmes observations s'appliquent aux IF des P/4 et des M/1 (fig. 6 et 7).

• En ce qui concerne les dents lactéales, on peut noter que :

— la présence d'une dP/1 chez un adulte permet de supposer qu'il s'agit d'un *E. burchelli* ;

— la présence d'un protostylide sur une dP/2 suggère *E. grevyi* si la dent est grande, *E. burchelli* si elle est petite ;

— la longueur du postflexide est plus grande chez *E. przewalskii* que chez les autres espèces étudiées.

2/ Résultats généraux

Deux caractères diagnostiques principaux se dégagent de l'étude des jugales inférieures : forme de la double boucle et profondeur du sillon vestibulaire des molaires. Aucun n'a de valeur absolue.

— La forme, en général sténonienne, de la double boucle rapproche les Asiniens de tous les Zébrins. Il n'y a pas de type commun aux Hémioniens et aux Caballins qui puisse être opposé au sténonien mais il y a une certaine parenté morphologique et de nombreuses formes intermédiaires entre les doubles boucles caballines et hémioniennes.

— Le sillon vestibulaire, en général long sur les molaires, caractérise bien les Zébrins, sauf *E. quagga*, par rapport aux Asiniens et aux Hémioniens. *E. quagga* et les Caballins occupent une place intermédiaire, un peu plus proche des Zébrins que des autres espèces (fig. 8). Il existe ainsi une opposition parfaite entre d'une part les Hémioniens, d'autre part la majorité des Zébrins, mais les autres espèces se rapprochent des premiers ou des seconds soit par la double boucle soit par le sillon vestibulaire.

A côté de ces caractères assez largement distribués, il faut en citer trois qui sont plus rares : relativement forte fréquence des dents de loup chez les *E. burchelli* adultes ; forte fréquence des protostylides sur les P/2 et dP/2 d'*E. grevyi* ; forte augmentation des indices postflexidiques entre P/2 et P/3 chez *E. grevyi* et les Couaggas.

La meilleure représentation des ressemblances et des différences entre les jugales inférieures des Équidés actuels est le cercle déjà proposé par l'analyse des crânes (Eisenmann, 1980, fig. 14). Aucune coupure nette, reposant sur l'association de plusieurs caractères, ne peut y être établie. Les Caballins et *E. quagga* sont intermédiaires entre Hémioniens et Zébrins par la profondeur du sillon vestibulaire ; les Asiniens sont aussi proches des Hémioniens (sillon vestibulaire) que des Zébrins (double boucle), tout au moins si on attache la même importance aux deux caractères. On remarque que les jugales inférieures, comme les supérieures, rapprochent *E. grevyi* d'*E. burchelli* plus que d'*E. zebra* (Eisenmann, 1980). *E. quagga* paraît devoir être distingué d'*E. burchelli*.

IV. — JUGALES INFÉRIEURES FOSSILES D'AMÉRIQUE DU NORD ET D'EURASIE

Sauf quelques exceptions, le matériel étudié ici appartient ou a été attribué (lorsque l'attribution est sujette à caution, le nom de l'espèce est mis entre guillemets : « ... ») aux espèces dont les dents jugales supérieures et les crânes ont été étudiés précédemment (Eisenmann, 1980). Ces Équidés proviennent du Miocène et du Pliocène d'Amérique du Nord, du Pliopléistocène d'Eurasie et du Pléistocène d'Amérique du Nord, d'Eurasie et d'Afrique.

Certaines observations résultent d'un examen direct des spécimens fossiles (matériel africain, une part du matériel eurasiatique), d'autres sont fondées uniquement sur les illustrations et les données publiées. Étant donné que je n'ai pas trouvé dans la littérature de renseignements sur les dimensions absolues ou relatives du postflexide,

l'indice postflexidique de certaines espèces fossiles, notamment nord-américaines, est mal documenté. Pour pallier cette pénurie, j'ai étudié quelques espèces dont les crânes sont inconnus mais dont plusieurs séries jugales inférieures ont été figurées.

Les données dont je dispose sur les jugales inférieures lactéales sont trop pauvres pour justifier une étude biométrique ; je me bornerai à signaler, le cas échéant, la présence de protostylides.

A. — ÉQUIDÉS NORD-AMÉRICAINS MIOCÈNES

La systématique des Équidés miocènes nord-américains est un domaine complexe sujet à de fréquents remaniements. Les révisions les plus récentes (Webb, 1969 ; Forstén, 1975) ne discutent pas des espèces qui nous intéressent ici ; je suivrai donc, à une exception près, la nomenclature proposée par Quinn (1955).

1/ *Dinohippus interpolatus* (Hemphillian)

Pliohippus interpolatus, Cope 1893 : 42

Pliohippus interpolatus, Matthew & Stirton 1930 : 356

Dinohippus interpolatus, Quinn 1955 : 43

Le trait le plus frappant des trois séries figurées par Matthew & Stirton (1930, pl. 50 ; pl. 51, fig. 1-2) de la loc. 20, Hemphill Co., Texas, est l'opposition entre l'aspect « juvénile » des prémolaires (émail compliqué, doubles boucles bien dessinées) et l'aspect « usé » des molaires (petits postflexides, émail simple, doubles boucles mal dessinées), même quand les séries sont immatures (*ibid.*, pl. 51, fig. 1). Les seules P/3 et P/4 qui sont à un stade d'usure moyenne (*ibid.*, pl. 51, fig. 2) ont une double boucle plutôt sténonienne mais avec un sillon lingual très peu profond. Le pli caballinide semble toujours absent, sauf sur une P/2 (*ibid.*, pl. 50). Les P/2 n'ont pas de protostylide. Le sillon vestibulaire des prémolaires est très court. Sur les molaires, le type de la double boucle est peut-être sténonien. Le sillon vestibulaire est très profond sur les M/2 (degrés 3 ou 4), moins profond sur les M/1 (degrés 2-3).

On remarque aussi que la P/2 est moins longue que la P/3 et que la M/1 est parfois plus longue que la P/4. Les indices postflexidiques moyens sont, de la P/2 à la M/2 : 49 ; 47,4 ; 47,4 ; 26,3 et 32,8 ; ils diminuent un peu de la P/2 à la P/3 et beaucoup de la P/2 à la M/1 (fig. 9).

2/ *Dinohippus leidymanus* (Hemphillian)

Pliohippus leidymanus, Osborn 1918 : 162

Pliohippus (Pliohippus) leidymanus, Stirton 1940 : 194

Dinohippus leidymanus, Quinn 1955 : 43

Dinohippus leidymanus, Skinner & al. 1977 : 359

Sur cette série de l'Upper Snake Creek, Nebraska, (Osborn, 1918, pl. 30, fig. c), l'allure jeune des prémolaires contraste aussi avec l'aspect usé des molaires. La P/2 n'a pas de protostylide. Le pli caballinide est absent sur les molaires, faible sur les prémolaires. La double boucle des prémolaires semble sténonienne avec un sillon lingual peu profond ; le sillon vestibulaire est très court. Sur la M/1, la double boucle est très mal

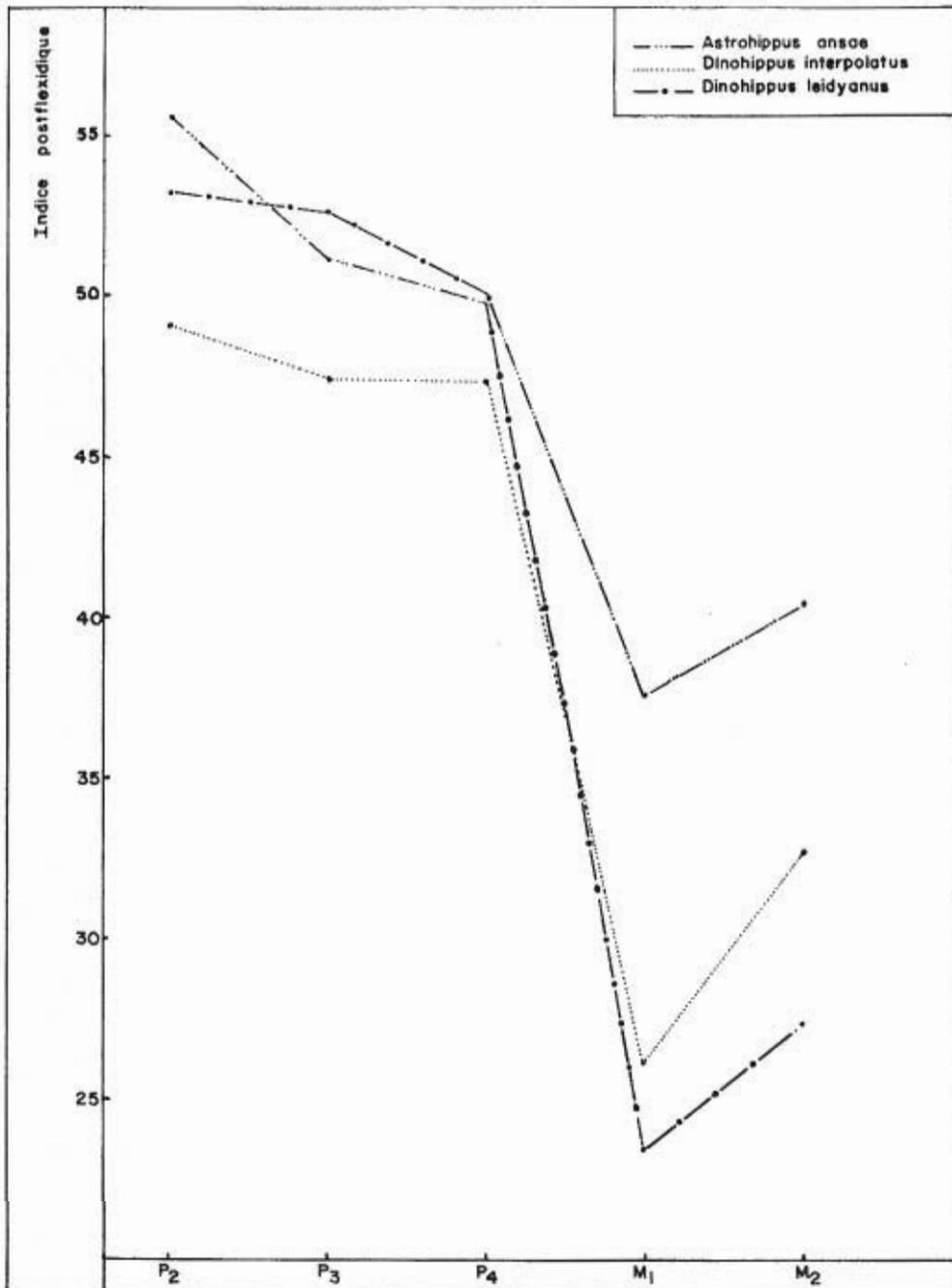


Fig. 9. — Indices postflexidiques d'Équidés fossiles nord-américains. Pour n, voir le texte.

dessinée (effacée par l'usure ?) ; les M/2 et M/3 ont des doubles boucles sténoniennes. Le sillon vestibulaire est peu profond sur la M/1 (degré 2), très profond sur la M/2 et la M/3 (degré 4).

La P/2 est à peine plus longue que la P/3. Les indices postflexidiques baissent légèrement de la P/2 à la P/3, fortement de la P/4 à la M/1 (fig. 9). De la P/2 à la M/2, ils sont : 53,1 ; 52,6 ; 50 ; 23,5 et 27,4.

3/ *Astrohippus ansae* (Hemphillian)

Protohippus ansae, Matthew & Stirton 1930 : 361.

Pliohippus (Astrohippus) ansae, Stirton 1940 : 190.

Astrohippus ansae, Quinn 1955 : 40.

Contrairement aux espèces précédentes, les molaires d'*A. ansae* (loc. 20, Hemphill Co., Texas), ne paraissent pas plus simples ou plus usées que les prémolaires (Matthew & Stirton, 1930, pl. 54). La P/2 n'a pas de protostylide. Le pli caballinide est toujours absent. La double boucle se rapproche du type hémionien ; le sillon lingual est très peu profond. Le sillon vestibulaire est très court sur les prémolaires (degré 1), court sur les molaires (degré 2).

P/2 et P/3 ont la même longueur occlusale. Les indices postflexidiques (55,5 ; 51,1 ; 49,8 ; 37,6 et 40,5) diminuent de la P/2 à la P/3 et de la P/4 à la M/1, mais la différence entre ces deux derniers IF est bien moindre que chez *D. interpolatus* et *D. leidyani* (fig. 9).

4/ Commentaires

Les trois espèces miocènes ont en commun la taille subégale des deux premières prémolaires définitives, caractère déjà noté sur les jugales supérieures (Eisenmann, 1980). Les trois espèces présentent aussi une baisse de l'indice postflexidique (IF) entre P/2 et P/3.

Les deux espèces de *Dinohippus* diffèrent d'*A. ansae* par la forme de la double boucle, plutôt sténonienne chez le premier, plutôt hémionienne chez le second, et par le sillon vestibulaire des molaires, en général plus court chez *A. ansae* que chez les deux espèces de *Dinohippus* ; ce dernier caractère semble, à première vue, traduit par les rapports des IFP/4 IFM/1 : 182 et 213 chez *Dinohippus*, 132 chez *Astrohippus*, mais un examen plus attentif montre que les deux phénomènes ne sont pas liés. En effet, un sillon vestibulaire de profondeur voisine dans les deux cas (stades 2 ou 3) est tantôt associé à un IF de M/1 très bas (environ 25 chez *Dinohippus*) tantôt à un IF plus élevé (environ 37 chez *A. ansae*). Ainsi, *Dinohippus* et *Astrohippus* diffèrent non seulement par les profondeurs des sillons vestibulaires des M/2 et M/3 mais aussi par le développement du postflexide, beaucoup plus grand sur la M/1 d'*Astrohippus*.

La comparaison avec les Équidés actuels permet les observations suivantes :

— Les IF des P/2 sont en moyenne plus élevés chez les espèces miocènes ; les IF des P/3 et P/4 sont voisins chez les espèces miocènes et actuelles.

— Seules les M/1 actuelles très usées ont des IF aussi bas que ceux qu'on observe sur les séries jeunes ou d'âge moyen de *Dinohippus* ; les IF des M/2 sont en général aussi plus petits chez les formes miocènes mais la différence est moindre.

Si on admet que les formes ancestrales des Équidés actuels ressemblaient aux *Dino-*

hippus étudiés, leur évolution s'est accompagnée d'un allongement des P/2 et d'un allongement des postflexides, au moins sur les M/1.

— En supposant que les dimensions des P/3 n'ont pas changé, un allongement des P/2 plus rapide que l'allongement du postflexide de la même dent conduirait à ce qu'on observe chez la plupart des Équidés actuels : IF presque égaux sur les P/2 et P/3 ou plus élevés sur les P/3, alors que les IF des P/2 sont les plus élevés chez *Dinohippus* et *Astrohippus*. Si ces transformations se font de façon irréversible, les Asiniens sont les espèces actuelles les plus « primitives » alors que les Couaggas et *E. grevyi* sont les espèces les plus « évoluées ».

— Si l'allongement des postflexides est un caractère progressif, les prémolaires sont en avance sur les molaires ; la M/1 est « en retard » sur les autres dents et conserve une partie de ce retard chez toutes les espèces actuelles sauf *E. zebra*. En se fondant sur la longueur des postflexides des M/1 par rapport à ceux des P/4 et des M/2, *A. ansae* a déjà atteint un stade actuel tandis que les *Dinohippus* sont plus primitifs.

5/ *Pliohippus mexicanus*

Asinus mexicanus, Quinn 1955 : 52

Cette espèce a été créée par Lance (1950, p. 35) sur un matériel provenant de la région de Yepomera, non loin de Chihuahua, au Mexique ; la faune de Yepomera daterait de la fin de l'Hemphillian (Lance, 1950, p. 1).

D'après trois séries dentaires inférieures adultes figurées par Lance (fig. 5), les doubles boucles sont sténoniennes, avec des sillons linguaux parfois peu profonds. Le sillon vestibulaire (SV) est toujours court sur les prémolaires, toujours long sur les M/2 et M/3, parfois court sur les M/1. Les indices postflexidiques moyens sont de 43,7 ; 50,6 ; 45,5 ; 30,6 et 29,7 ; on voit (fig. 11) qu'ils augmentent de la P/2 à la P/3 et diminuent ensuite ; la différence entre les IF des P/4 et les IF des M/1 est moins grande que chez les espèces miocènes qui viennent d'être étudiées (fig. 9), plus grandes que chez les espèces actuelles (fig. 6 et 7).

Quinn (1955, p. 52 et suivantes) a trouvé chez cette espèce des caractères zébrins qu'il considère comme primitifs (présence de stylides sur les lactéales, SV profonds sur une partie des molaires) et des caractères asiniens qu'il considère comme évolués (SV courts sur certaines molaires, absence occasionnelle de stylides sur les lactéales) ; d'après cet auteur, si le matériel décrit par Lance sous le nom de *mexicanus* appartient à une seule espèce d'Équidé, celle-ci doit être rapportée au genre *Asinus*. La ressemblance dans la forme des doubles boucles (métastylide globuleux, sillon lingual parfois profond) tend aussi à faire rapprocher *Pliohippus mexicanus* des Asiniens. Cependant, si on considère les IF, l'espèce mexicaine ressemble à certains *E. simplicidens* plus qu'aux autres espèces fossiles, et aux Zébrins, plus qu'aux autres espèces actuelles. Par ailleurs, on a vu que la présence de SV courts sur les molaires n'est pas un caractère spécifique des Asiniens actuels ; on verra que des SV courts se rencontrent aussi chez des espèces fossiles comme *E. stenonis*. Il est intéressant de noter que les indices protoconiques de *Pliohippus mexicanus* (calculés d'après le tableau 9 de Lance) sont voisins de ceux d'*E. stenonis vireti* ; à la différence des Asiniens actuels, les IP de la M1/ sont plus grands que ceux de la P4/ chez 4 individus sur 5. En définitive, contrairement à l'opinion de Quinn, il semble prématuré de considérer *Pliohippus mexicanus* comme

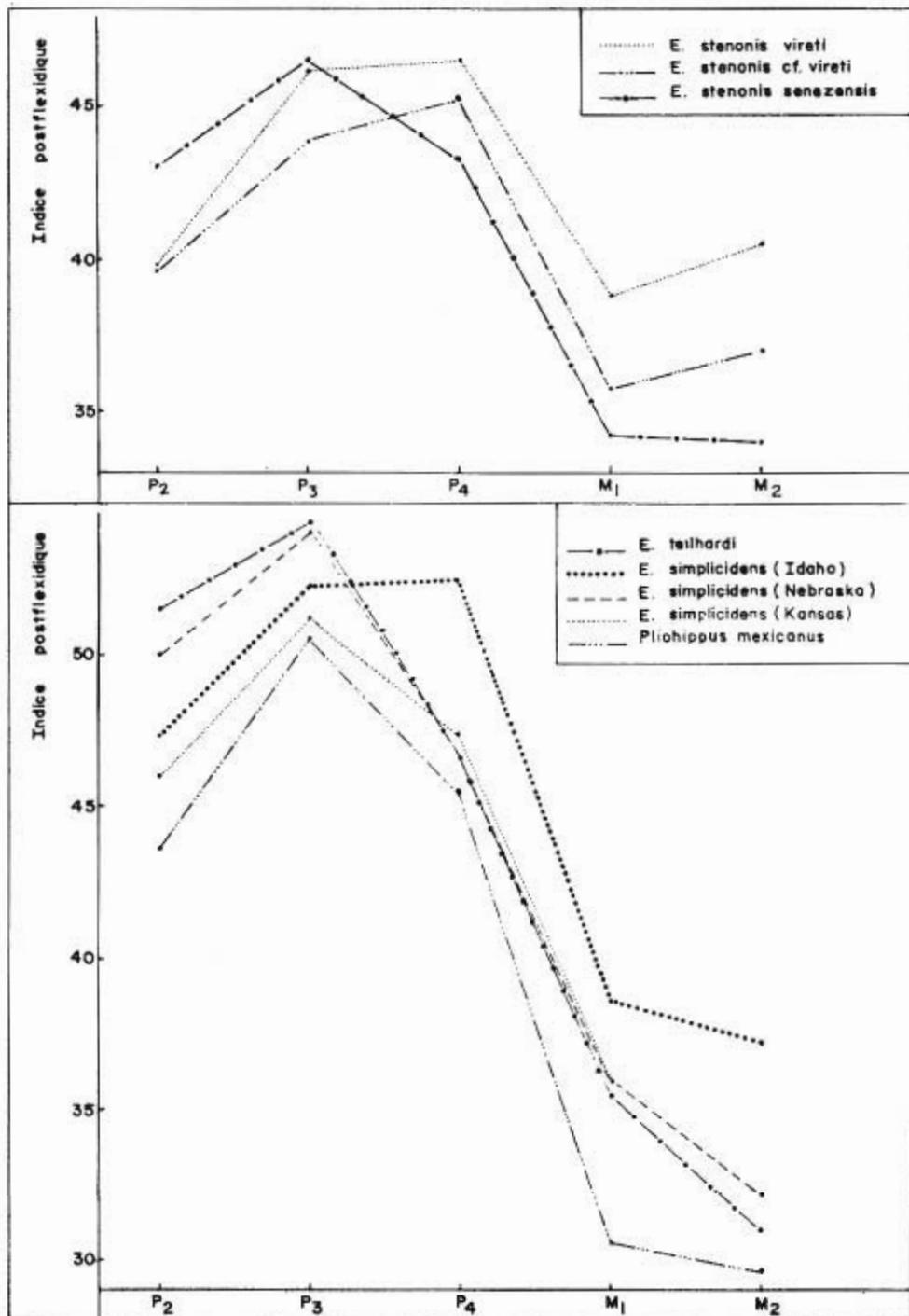


Fig. 10 et 11. — Indices postflexidiques d'Équidés fossiles. Pour n, voir les tableaux 19 à 21 et le texte.