



Révision des Équidés (Mammalia, Perissodactyla)
du site pléistocène moyen du lac Karâr
(Tlemcen, Algérie)

Youcef SAM

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION : Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Didier Merle

ASSISTANTS DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITORS*: Emmanuel Côté (geodiv@mnhn.fr); Anne Mabilie

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Emmanuel Côté

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Christine Argot (MNHN, Paris)
Beatrix Azanza (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid)
Raymond L. Bernor (Howard University, Washington DC)
Alain Blicek (USTL, Villeneuve d'Ascq)
Henning Blom (Uppsala University)
Jean Broutin (UPMC, Paris)
Gaël Clément (MNHN, Paris)
Ted Daeschler (Academy of Natural Sciences, Philadelphie)
Bruno David (MNHN, Paris)
Gregory D. Edgecombe (The Natural History Museum, Londres)
Ursula Göhlich (Natural History Museum Vienna)
Jin Meng (American Museum of Natural History, New York)
Brigitte Meyer-Berthaud (CIRAD, Montpellier)
Zhu Min (Chinese Academy of Sciences, Pékin)
Isabelle Rouget (UPMC, Paris)
Sevket Sen (MNHN, Paris)
Stanislav Štamberg (Museum of Eastern Bohemia, Hradec Králové)
Paul Taylor (The Natural History Museum, Londres)

COUVERTURE / *COVER*:

Réalisée à partir de la Figure 3 de cet article/*created from Figure 3 of this article.*

Geodiversitas est indexé dans / *Geodiversitas is indexed in*:

- Science Citation Index Expanded (SciSearch®)
- ISI Alerting Services®
- Current Contents® / Physical, Chemical, and Earth Sciences®
- Scopus®

Geodiversitas est distribué en version électronique par / *Geodiversitas is distributed electronically by*:

- BioOne® (<http://www.bioone.org>)

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Geodiversitas* sont référencés par /
Articles and nomenclatural novelties published in Geodiversitas are referenced by:

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

Geodiversitas est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Geodiversitas is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:
Adansonia, Zoosystema, Anthropolozologica, European Journal of Taxonomy, Naturae.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2018
ISSN (imprimé / *print*): 1280-9659/ ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9395

Révision des Équidés (Mammalia, Perissodactyla) du site pléistocène moyen du lac Karâr (Tlemcen, Algérie)

Youcef SAM

Centre national de Recherches préhistoriques, anthropologiques et historiques,
CNRPAH (annexe de Tlemcen),
3 rue Franklin Roosevelt, Alger, 16500 (Algérie)
sam.youcef_cnrpah_cea@yahoo.fr

Soumis le 18 juillet 2017 | accepté le 8 décembre 2017 | publié le 26 avril 2018

[urn:lsid:zoobank.org:pub:DC280587-B6C0-45AA-830B-B11810D38EDF](https://zoobank.org/pub/DC280587-B6C0-45AA-830B-B11810D38EDF)

Sam. Y. 2018. — Révision des Équidés (Mammalia, Perissodactyla) du site pléistocène moyen du lac Karâr (Tlemcen, Algérie). *Geodiversitas* 40 (8): 171-182. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2018v40a8>. <http://geodiversitas.com/40/8>

RÉSUMÉ

L'étude biométrique des équidés du lac Karâr (composés exclusivement de matériel dentaire) montre qu'ils appartiennent (en majorité) très probablement à l'âne sauvage fossile (*Equus africanus* Heuglin & Fitzinger, 1866) contrairement à l'étude descriptive de Boule (1900) qui les a attribué en totalité à l'espèce fossile et zébrine *Equus mauritanicus* Pomel, 1897 et comme évoqué dans le travail synthétique de Churcher & Richardson (1978). Ce travail remet d'actualité la question toujours mal connue de la date et du lieu d'apparition des ânes en Afrique. En effet, en Afrique du Nord-Ouest (Maghreb) tout du moins, la plupart des ânes fossiles identifiés comme tels et connus sous le nom de l'âne de l'Atlas (*Equus atlanticus* Thomas, 1884; *Equus melkiensis* Bagtache, Hadjouis & Eisenmann, 1984) proviennent de sites datant du Pléistocène supérieur ou de périodes plus récentes (Romer 1928, 1935; Churcher & Richardson 1978; Bagtache & Hadjouis 1983; Bagtache *et al.* 1984; Eisenmann 1986, 1995; Zouhri *et al.* 1997) tandis que le lac Karâr est l'un des rares gisements potentiellement du Pléistocène moyen à avoir livré suffisamment de restes dentaires pouvant appartenir à cette espèce, d'où l'importance d'une étude biomoléculaire et d'une datation radioactive de ce matériel. L'équidé du lac Karâr pourrait donc être le représentant asinien du Pléistocène moyen qui manquait jusqu'ici sachant que le Pléistocène inférieur est symbolisé par *Equus tabeti* Arambourg, 1970, espèce dont le statut spécifique, quoique relativement ambigu (Arambourg, 1970), pourrait avoir des relations phylogénétiques avec l'âne de l'atlas (Hadjouis & Le Bihan 2013). Enfin, la présence dans l'échantillon de l'espèce zébrine *Equus mauritanicus* n'est certainement possible que pour deux molaires inférieures intermédiaires.

MOTS CLÉS
Perissodactyla,
Afrique du Nord,
Algérie,
lac Karâr,
équidés,
âne sauvage.

ABSTRACT

Review of the equids (Mammalia, Perissodactyla) from Middle Pleistocene site of lac Karâr (Tlemcen, Algeria). The review of lac Karâr equids, which mainly consist of dental remains, show that they (mostly) very likely correspond to wild asses (*Equus africanus* Heuglin & Fitzinger, 1866) as this was referred to in the summarized work of Churcher & Richardson (1978) and by contrast to the study of Boule (1900) where whole of the remains were attributed to the fossil zebra species *Equus mauritanicus* Pomel, 1897. This work puts the still poorly understood origin of asses in Africa in spotlight. Most of the clearly identified asses of, at least, the Maghreb (*Equus atlanticus* Thomas, 1884; *Equus melkiensis* Bagtache, Hadjouis & Eisenmann, 1984) known as the Atlas wild ass, in fact, derive from upper Pleistocene or more recent sites (Romer 1928, 1935; Churcher & Richardson 1978; Bagtache & Hadjouis 1983; Bagtache *et al.* 1984; Eisenmann 1986, 1995; Zouhri *et al.* 1997) whereas lac Karâr is one of the uncommon potentially middle Pleistocene deposits where enough dental remains that possibly belong to this species are recognized, hence the importance of conducting a bimolecular and a radioactive study of this material. Lower Pleistocene deposits are symbolized by a single and not clearly identified species *Equus tabeti* Arambourg, 1970 that can have phylogenetic relationships with Atlas wild ass (Hadjouis & Le Bihan 2013). Thus, the asinian equid of lac karâr may well represent the previously unknown missing link between lower and upper Pleistocene species. Finally, the species *Equus mauritanicus* is possibly present with certainty in only two cases of lower intermediate molars.

KEY WORDS
Perissodactyla,
Northern Africa,
Algeria,
lac Karâr,
equids,
wild ass.

INTRODUCTION

Ce travail entre dans le cadre d'un projet de recherches élaboré au laboratoire de préhistoire du CNRPAH (annexe de Tlemcen), qui a pour objectif d'améliorer nos connaissances sur la préhistoire du bassin de la Tafna (Nord-Ouest Algérien).

Dans ce territoire se trouve le lac Karâr, site pléistocène d'importance en Afrique du Nord mais d'âge toujours imprécis car daté uniquement de façon relative : 0,7 Ma d'après Jaeger (1975) et un peu plus de 0,2 Ma d'après Thomas (1977). Considéré comme le mieux connu des gisements acheuléens à sable artésien dans cette région, il est décrit pour la première fois par Gentil (1899). Il correspond à une pièce d'eau ou réservoir naturel de forme elliptique où s'accumulaient des eaux artésiennes de haute température (31°) dont l'origine proviendrait de la chaîne volcanique voisine des Sebaa chioukhs (wilaya d'Ain Témouchent). Le site est d'une longueur de 36 sur 27 mètres de large, il est situé à environ 2 km au Sud-Est de Remchi (ex Montagnac) et à une quinzaine de km au Nord-Ouest de Tlemcen (extrême Nord-Ouest Algérien) au sommet d'un mamelon qui domine le plateau de Remchi sur un rayon d'une quinzaine de km environ (Fig. 1).

Les travaux de curage auxquels Gentil (1899) a assisté ont permis de recueillir un matériel archéologique mêlé aux sables et graviers qui forment le fond et les bords du lac. Ce matériel est constitué de restes d'une faune diversifiée de grands mammifères très mal conservée (profondément imprégnée de pyrite), ainsi que d'un outillage lithique acheuléen composé majoritairement de bifaces façonnés sur de grands éclats de quartzite et des hachereaux. Une industrie microlithique composée d'un grand nombre d'outils en silex (pointes, grattoirs...) a également été

mise à jour lors du dragage de ce site, sa contemporanéité avec les pièces acheuléennes a été difficile à interpréter par Boule (1900) qui s'est, en fin de compte, prononcé pour l'affirmative.

La découverte dans les abords immédiats du lac d'une hache polie ainsi que des pointes de flèches à aileron n'est pas en lien avec le reste du matériel qui constitue, d'après Boule (1900), un ensemble d'une seule formation et de même âge. Toutefois Ballout (1955) n'est pas du même avis et pense que le gisement aurait connu une succession d'occupations étalées dans le temps qui auraient donné naissance à différentes cultures préhistoriques. Un récent sondage, effectué sur place en mars 2017 par le laboratoire de préhistoire du CNRPAH, a permis de mettre à jour un outillage lithique de même type que celui récolté en 1898 (Gentil 1899), son étude technologique en cours a pour objectif de répondre à cette problématique.

Ce gisement est connu et souvent cité par la communauté des chercheurs (Gsell 1901 ; Romer 1928, 1935 ; Ballout 1955 ; Cooke 1963, 1978 ; Thomas 1977 ; Churcher & Richardson 1978 ; Arambourg 1979 ; Geraads 1981 ; Hadjouis 1985, 1993 ; Aumassip 2001). Toutefois le matériel paléontologique mis à jour sur place et constitué presque exclusivement de matériel dentaire de grands mammifères, n'a fait l'objet jusqu'à nos jours que d'une seule publication dans laquelle son auteur (Boule 1900) a fait une description des restes et a établi une liste faunique presque identique à celle de Tighenif : *Elephas atlanticus* Pomel, 1879 ; *Rhinoceros mauritanicus* Pomel, 1888 ou *Rhinoceros simus* Burchell, 1817 ; *Equus mauritanicus* Pomel, 1897 ; *Hippopotamus amphibius* Linnaeus, 1758 ; *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 ; *Cervus cf. elaphus* Linnaeus, 1758 ; *Connochoetes gnu* Zimmermann, 1780 ; *Ovis* sp., *Bubalus antiquus* Duvernoy, 1851 et *Alcelaphus* sp.

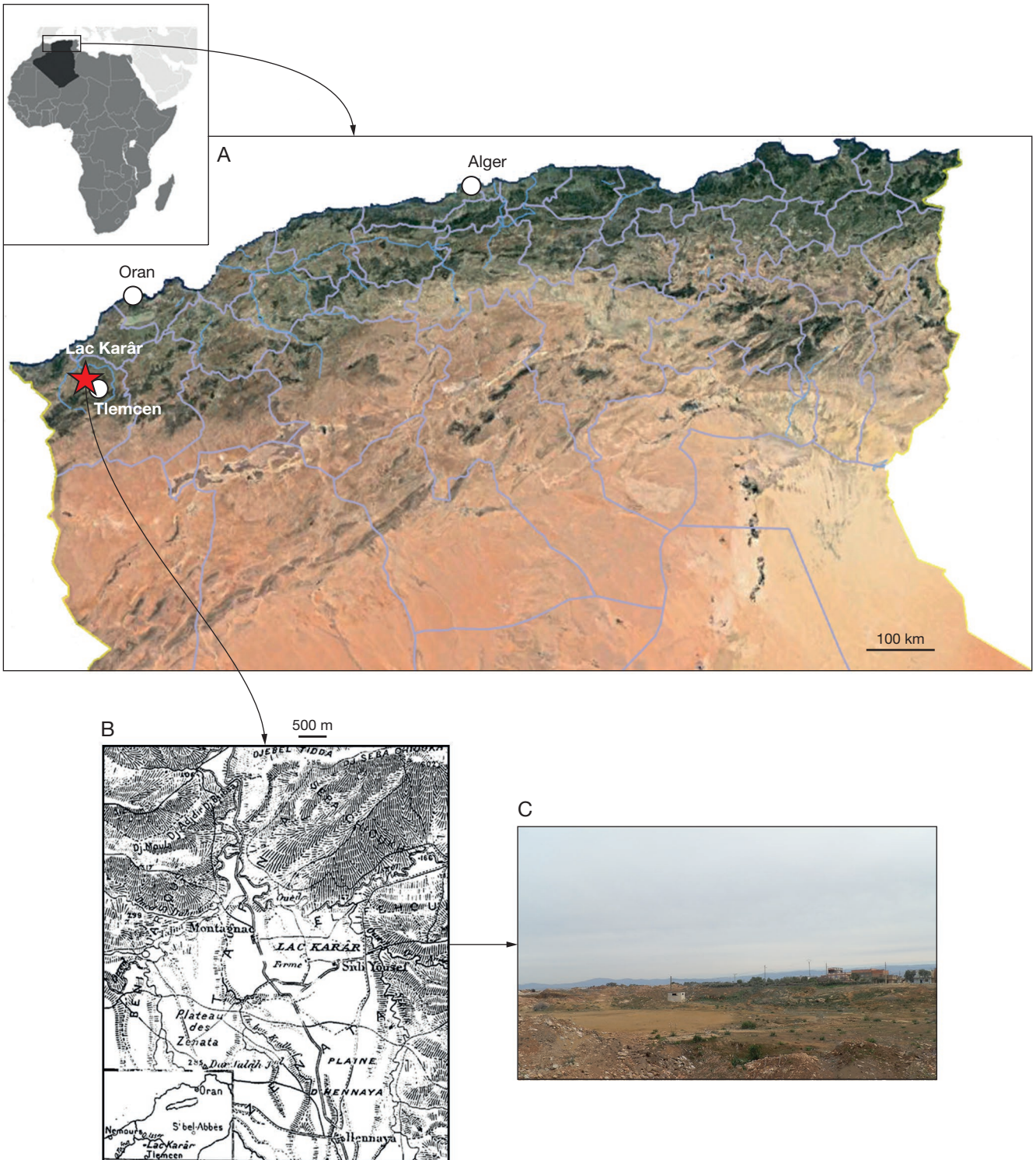


FIG. 1. — Cartes de localisation géographique (A) et topographique (B, d'après Boule 1900) de la station préhistorique du lac Karâr ; C, vue du site en février 2016, cliché Y. Sam.

Churcher & Richardson (1978) ont cité le lac Karâr comme étant un des nombreux sites Nord Africains à avoir livré des restes dentaires d'ânes sauvages fossiles, mais aucun matériel n'a fait l'objet de description ou de mesures et aucune illustration n'est présentée. Dans ses travaux ultérieurs, Churcher (1982, 2014) n'a pas fait mention de ce signalement avec plus de détails, sans doute parce que

l'identification spécifique est restée incertaine ou encore en raison de l'âge imprécis du site qui a été classé en « Middle Pleistocene-Holocene » par Cooke (1978). Dans plusieurs travaux d'autres auteurs ayant étudié les ânes sauvages ou domestiques d'Afrique, ce gisement n'est que cité ou pas du tout (Blench 2000; Grinder *et al.* 2006; Marshall 2007, Bernor *et al.* 2010).

TABLEAU 1. — *Equus africanus* Heuglin & Fitzinger, 1866, lac Karâr, Algérie, mesures occlusales (longueur, largeur, et hauteur de la couronne) en millimètres et latéralité des dents jugales inférieures définitives. Abréviations : g, gauche ; d, droite.

Jugales inférieures		Lo	lo	Ht	Latéralité
p2	Sp. 1	32,5	15,6	49,08	g
p3-p4	Sp. 2	30,08	16,3	58,2	d
	Sp. 3	31,5	16,8	66,6	d
	Sp. 4	31,2	16,8	66,3	d
	Sp. 5	30,1	16,9	51,5	d
	Sp. 6	32,8	17,3	72,8	g
	Sp. 7	32,3	14,6	76,8	g
m1-m2	Sp. 8	25,8	12,3	87,3	g
	Sp. 9	26,3	13,1	82,4	g
	Sp. 10	26,6	16,2	46,1	g
	Sp. 11	24,5	13,8	47,3	g
	Sp. 12	25,2	13,4	59,5	d
	Sp. 13	27,1	13,9	56,4	d
	Sp. 14	26,5	15,1	60,6	d
	Sp. 15	25,5	14,1	47,4	d
	Sp. 16	25,7	14,2	42,7	g
	Sp. 17	27,4	15,4	42,3	g
	Sp. 18	27,6	13,5	47,7	d
	Sp. 19	24,3	? (cassée)	65,3	d
	Sp. 20	25,2	14,1	66,2	d
	Sp. 21	28,05	15,2	54,7	d
m3	Sp. 22	34,3	16,6	49,3	g

Pour toutes ces raisons, nous avons jugé qu'il n'était pas inutile de reprendre l'étude de ces restes dentaires de mammifères, notamment ceux d'équidés et de grands bovidés qui représentent le plus grand échantillonnage de la collection. Ce travail vise donc à re-déterminer les espèces animales par le biais de descriptions morphologiques détaillées et actualisées mais aussi à l'aide de données biométriques et statistiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La quasi-totalité du matériel faunique est conservé au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris dans un seul tiroir avec la mention : « Quaternaire, Mammifères, Algérie, Lac Karâr ».

Contrairement aux bovidés et autres mammifères dont les restes sont marqués et répertoriés sous l'abréviation « KAR » suivi d'un numéro pour chaque pièce, les restes d'équidés n'ont pas de numéros d'inventaire mais sont étiquetés avec la mention de l'espèce et répartis dans plusieurs boîtes. Par ailleurs, une molaire inférieure définitive d'équidé étudiable et conservée au musée de Tlemcen a été également intégrée à ce travail.

Le matériel étudié forme un ensemble homogène par les morphologies et la fossilisation. Il est constitué de dents jugales isolées et définitives plus ou moins bien conservées et mesurables (six dents supérieures et 26 inférieures).

Les dents sont hypsodontes et peuvent correspondre au moins à 14 individus dont dix seraient des ânes sauvages (22 dents inférieures) et deux individus (deux m1-m2) des zèbres. Par ailleurs, afin de contrôler ou de limiter l'effet

TABLEAU 2. — Lac Karâr, Algérie, mesures occlusales (longueur, largeur, et hauteur de la couronne) en millimètres et latéralité de deux m1-m2 attribuées à *Equus mauritanicus* Pomel, 1897. Abréviations : g, gauche.

Jugales inférieures		Lo	lo	Ht	Latéralité
m1-m2	Sp. 23	25,8	13,6	61,7	g
m1-m2	Sp. 24	26,04	14,2	43,6	g

de l'usure sur la variation intra-spécifique, trois m1-m2 et une p2 (correspondant à deux vieux adultes) dont l'usure est trop avancée et une M1-M2 mal conservée (lecture morphologique difficile) ont été exclues de nos analyses. Aussi, en raison de la nature isolée de toutes les dents, il n'a été possible de distinguer avec certitude que quatre groupes de jugales supérieures : P2 ; P3-P4 ; M1-M2 ; M3 et quatre groupes inférieures : p2 ; p3-p4 ; m1-m2 ; m3.

Des mesures individuelles de toutes les dents comprenant les longueurs et largeurs occlusales, les hauteurs des couronnes ainsi que les longueurs des protocônes des jugales supérieures sont regroupées sous forme de tableaux. Les descriptions morphologiques s'appuient sur des critères établis par plusieurs auteurs : Arambourg 1938, 1970 ; Groves 1966, 1974 ; Prat 1968 ; Churcher & Richardson 1978 ; Eisenmann 1980, 1981, 1986, 1995.

ABRÉVIATIONS

MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ;
CNRPAH	Centre national de Recherches préhistoriques, anthropologiques et historiques, Alger ;
Sp.	spécimen ;
P/p	prémolaire définitive supérieure/inférieure ;
M/m	molaire définitive supérieure/inférieure ;
Ht	hauteur de la couronne ;
Lo	longueur occlusale ;
lo	largeur occlusale ;
LP	longueur du protocone.

SYSTÉMATIQUE

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
 Famille EQUIDAE Linnaeus, 1758

Genre *Equus* Linnaeus, 1758

Equus asinus africanus Heuglin & Fitzinger, 1866
 (Figs 2 ; 3)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 22 dents jugales inférieures définitives d'équidés (1 p2, 6 p3-p4, 14 m1-m2 et 1 m3).

MESURES. — Voir Tableau 1.

DESCRIPTION

Données morphologiques

Les doubles boucles sont sténoniennes avec des métaconides convexes tandis que les métastylides sont parfois un peu arrondis, notamment sur les prémolaires (Fig. 2[Sp. 2, 5, 6, 7]), mais le plus souvent apiculés ou triangulaires.



Fig. 2. — *Equus africanus* Heuglin & Fitzinger, 1866, lac Karâr, Algérie, prémolaires inférieures définitives en vues occlusale (a) et linguale (b), sauf Sp. 1 (b) en vue vestibulaire. La position et la latéralité des dents sont indiquées dans le Tableau 1. Abréviation : Sp., spécimen. Échelle : 2 cm.

Les sillons linguaux sont souvent profonds avec une forme généralement pointue. Toutefois, dans le cas de trois prémolaires (Fig. 2[Sp. 1, 6, 7]) et trois molaires (Fig. 3[Sp. 8, 9, 18]) ils présentent un aspect hémionien connu chez certains ânes sauvages (Groves 1966; Eisenmann 1981) avec une plus légère profondeur, une plus grande largeur et une forme arrondie. À noter également dans plusieurs cas l'aspect allongé et bilobé du métaconide (Fig. 2[Sp. 2, 3, 4, 7] et Fig. 3[Sp. 9]) et la présence sur une prémolaire d'un pont entre ce dernier et le métastylide (Fig. 2[Sp. 7]). On trouve ces caractères généralement chez les ânes sauvages d'Afrique d'après Groves (1966), ils sont également fréquents chez les hémioniens actuels et fossiles (Eisenmann & Kuznetsova 2004; Eisenmann 2006; Eisenmann *et al.* 2008).

Le sillon vestibulaire est court dans tous les cas sur les molaires et les prémolaires. Parfois, il est profond mais ne dépasse pas le pédicule de la double boucle et ne vient pas au contact du sillon lingual (Fig. 3[Sp. 11, 20, 22]).

Données biométriques

Les dimensions occlusales (longueur et largeur) sont élevées pour une espèce asinienne de deux prémolaires (Fig. 2[Sp. 6, Sp. 7] avec respectivement 32.8×17.3 mm et 32.3×14.6 mm). La possibilité que ces deux éléments puissent correspondre ou pas à une autre espèce d'équidé a fait l'objet de plus amples analyses dans le chapitre discussion. En dehors de ces deux prémolaires, les dents suivant leurs natures présentent des mesures homogènes (Tableau 1), elles sont plus grandes que celles des ânes actuels (Eisenmann 1981).

Equus mauritanicus Pomel, 1897 (Fig. 4)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Deux m1-m2.

MESURES. — Voir Tableau 2.



FIG. 3. — *Equus africanus*, lac Karâr, Algérie, molaires inférieures définitives en vues occlusale (a) et linguale (b). Sp. 21 est la m1-m2 conservée au Musée de Tlemcen. La position et la latéralité des dents sont indiquées dans le Tableau 1. Abréviations : Sp., spécimen. Échelle : 2 cm.

DESCRIPTION

Seules deux m1-m2 pas trop usées se distinguent de l'ensemble des molaires des équidés par leurs sillons ves-

tibulaires profonds qui pénètrent nettement le pédicule de la double boucle. Dans l'un des deux cas (Fig. 4[Sp. 23a]), le sillon lingual prend une forme aplanie au contact du

TABLEAU 3. — *Equus* sp., lac Karâr, Algérie, mesures occlusales (longueur, largeur et hauteur de la couronne) en millimètres et latéralité de deux p3-p4. Abréviations : d, droite ; g, gauche.

Jugales inférieures		Lo	lo	Ht	Latéralité
p3-p4	Sp. 25	28,2	17	64,2	d
	Sp. 26	30,5	16,6	42,2	g

TABLEAU 4. — *Equus* sp., lac Karâr, Algérie, mesures occlusales (longueur, largeur, longueur du protocone et hauteur de la couronne) en millimètres et latéralité des dents jugales supérieures définitives. Abréviations : g, gauche ; d, droite.

Jugales supérieures		Lo	lo	LP	Ht	Latéralité
P2	Sp. 1	35,9	26,1	9,4	67,6	d
P3-P4	Sp. 2	30,5	26,8	12,3	87,1	d
M1-M2	Sp. 3	25,1	26,2	11,1	55,4	g
	Sp. 4	25,1	25,8	12,1	61,4	d
	Sp. 5	24,7	25,2	11,5	45,2	g
M3	Sp. 6	28,2	24,3	12,08	57,2	d

sillon vestibulaire. Ces deux morphologies, et notamment la dernière, sont rares sinon absentes chez les asiniens domestiques et sauvages, mais fréquentes chez les zèbrins (Eisenmann 1981, 1986).

Equus sp. (Figs 5, 6)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Deux p3-p4 et six dents jugales supérieures définitives.

MESURES. — Voir Tableaux 3 et 4.

DESCRIPTION

Dents inférieures

Deux p3-p4 sténoniennes, dont l'une à son métastylide en partie cassé (Fig. 5[Sp. 25a]), ne présentent pas d'indicateur morphologique distinctif pour les attribuer à l'une (*E. africanus*) ou l'autre espèce (*E. mauritanicus*).

Dents supérieures

Données morphologiques. Sur les dents jugales supérieures définitives (1 P2, 1 P3-P4, 3 M1-M2 et 1 M3) le pli caballin paraît rudimentaire sur la P3-P4 et deux M1-M2, le schéma occlusal d'une autre M1-M2 (Fig. 6[Sp. 4]) est difficile à lire. Il apparaît assez bien marqué sur la P2. Les plissements des fossettes sont en général de faible amplitude et leur nombre entre 5 et 6 plis. Les îlots d'émail ont été relevés sur une P2 et une M3 (hypoglyphe isolé). Les fosses de la muraille externe, dans le cas des molaires, ont un fond plat et légèrement convexe qui se raccorde brusquement, à angle droit, avec les styles, lesquels sont bien saillants (Fig. 6[Sp. 3, 4, 5]). Les post fossettes sont dans tous les cas fermées vers l'arrière.

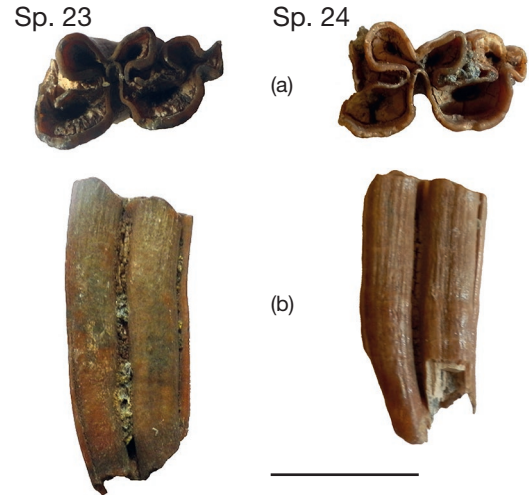


FIG. 4. — *Equus mauritanicus*, lac Karâr, Algérie, molaires inférieures définitives (m1-m2) gauches en vue occlusale (a) et linguale (b). Abréviations : Sp., spécimen. Échelle : 2 cm.

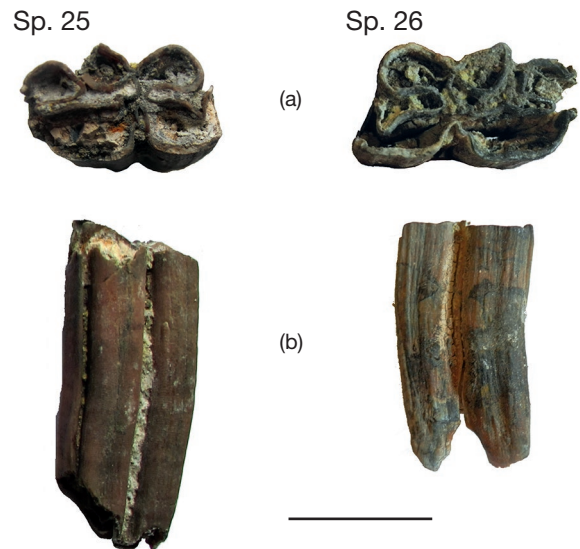


FIG. 5. — *Equus* sp., lac Karâr, Algérie, prémolaires inférieures définitives (p3-p4) droite (Sp 25) et gauche (Sp 26) en vues occlusale (a) et linguale (b). Abréviations : Sp., spécimen. Échelle : 2 cm.

Données biométriques. Suivant la nature des dents, leurs dimensions sont homogènes (Tableau 4). Elles sont (y compris les longueurs des protocones) plus grandes que celles relevées sur les ânes actuels sauvages et domestiques (Eisenmann 1980, 1986).

RÉSULTATS

LES DENTS JUGALES INFÉRIEURES DÉFINITIVES

Comparés aux espèces actuelles d'Afrique, les caractères morphologiques dominants évoquent plutôt les formes asiniennes que les formes zébrines.

Ces deux groupes d'espèces ont en commun la forme sténonienne des doubles boucles mais l'équidé du lac Karâr présente un type de forme qui le distingue et le rapproche davantage d'*E. africanus*. Il s'agit du sillon vestibulaire pas assez profond sur les molaires pour entrer en contact avec le sillon lingual. D'autres caractères, observés sur certaines dents (notamment sur les prémolaires), vont également dans le sens de ce constat, tels les sillons linguaux non sténoniens (type hémionien, Eisenmann 1981), les métastyloïdes arrondis au niveau des prémolaires (Arambourg 1938; Eisenmann 1981), l'aspect bilobé et allongé des métaconides ou l'existence dans un cas d'un pont entre le métaconide et le métastyloïde (Eisenmann 1981).

Les sillons vestibulaires profonds qui pénètrent nettement le pédicule de la double boucle dans le cas de deux m1-m2 associées à leurs doubles boucles sténoniennes nous permettent d'évoquer la présence dans le site d'une deuxième espèce de forme zébrine.

L'attribution spécifique de deux p3-p4 (Sp. 25 et 26) ne peut être certaine, elles peuvent appartenir aux asiniens comme aux zébrins.

LES DENTS JUGALES SUPÉRIEURES DÉFINITIVES

La pauvreté de l'échantillon et son mauvais état de conservation font obstacle à une interprétation fiable. Nous avons tout de même noté que la morphologie de certains éléments semble concorder avec les descriptions formulées pour les asiniens. Il s'agit notamment de la forme typiquement asinienne de la face vestibulaire (Arambourg 1938, 1970) sur une P3-P4 et les M1-M2. La présence d'un hypoglyphe isolé sur la M3 et la fermeture de sa postfossette sont des traits typiquement asiniens, mais ils ne sont pas l'apanage de ces derniers, ils se trouvent également chez les zébrins (Eisenmann 1980, 1986). Concernant les données métriques, les indices protoconiques avec des valeurs basses au niveau de la M3 (42,8%) et de la P3-P4 (40,3%) correspondent à ce qu'on observe chez les asiniens (Eisenmann 1980, 1986) contrairement aux molaires intermédiaires (44,2%, 46,9% et 48,2%) et à la P2 (26,2%). Ces variations métriques vont dans le sens de la présence de deux espèces dans l'échantillon. Toutefois, l'attribution spécifique de ce matériel ne peut être certaine.

DISCUSSION

Le matériel étudié est moyennement bien conservé et homogène par sa morphologie et sa fossilisation. De façon générale et en dépit de l'absence de séries dentaires, les dents jugales inférieures permettent une interprétation des données.

Par leurs caractères morphologiques, elles s'apparentent en majorité au groupe des asiniens et à l'espèce fossile et sauvage *E. africanus*. Nos calculs biométriques vont donc à l'encontre des conclusions basées sur l'étude descriptive de ce matériel par Boule (1900) et dans le sens du signalement de Churcher & Richardson (1978).

En effet, nos comparaisons morphologiques avec les équidés actuels (Eisenmann 1981) montrent une concordance avec les asiniens (*E. asinus* Linnaeus, 1758 et *E. africanus*) par le caractère

dentaire le plus distinctif de ce groupe à savoir le court sillon vestibulaire, ce qui d'emblée exclut *E. hydruntinus* Regalia, 1904, espèce rattachée aux hémionies (Burke *et al.* 2003; Orlando *et al.* 2006, 2009) et connue pour sa microdontie (Eisenmann *et al.* 2008; Geigl & Grange 2012). Parmi les équidés africains, ce sillon n'est court à 100% au niveau des prémolaires que chez les asiniens (Eisenmann 1981, 1986). C'est le cas au lac Karâr. La même chose peut être affirmée à propos des molaires. Seuls les asiniens africains présentent des taux avoisinants les 100% de sillons vestibulaires courts (Eisenmann 1981), ce dernier caractère est considéré comme un des critères dentaires de distinction des ânes sauvages ou domestiques (Eisenmann 1981, 1995) et il se trouve vérifié également au lac Karâr. Aussi, nous estimons que notre échantillon constitué de 14 m1-m2 correspondant à une dizaine d'individus nous paraît suffisamment révélateur à ce sujet. Cette distinction spécifique n'a pu malheureusement être suffisamment vérifiée sur les jugales supérieures en raison de la pauvreté de l'échantillon. Nous avons tout de même noté la concordance de certains éléments avec le seul critère morphologique distinctif et constant des asiniens par rapport aux zébrins et qui concerne, d'après Arambourg (1938), les fosses des murailles externes qui ont un fond plat à légèrement convexe et des styles saillants. La fermeture de la postfossette et la présence d'un hypoglyphe isolé sur la M3 vont également dans ce sens car ceux sont des traits typiquement asiniens (Eisenmann 1980, 1986). Un seul spécimen est cependant insuffisant pour une attribution certaine.

D'autres critères biométriques discriminants et constants chez les asiniens, telle la courte longueur du protocone des molaires intermédiaires (Eisenmann 1981, 1986), ne correspondent pas avec notre matériel. Par ailleurs, l'absence des os des membres (notamment les métapodes) n'a également pas permis une identification certaine.

Enfin, les dimensions (longueur et largeur) relevées sur les dents comparées aux espèces asiniennes fossiles d'Afrique entrent, pour une grande partie, dans les moyennes de variation d'*E. tabeti* Arambourg, 1970. (Arambourg 1970; Eisenmann 1980, 1981). Toutefois, la présence dans l'échantillon de deux jugales inférieures qui se démarquent par leurs trop grandes dimensions soulève quelques questions: cette forte variabilité métrique a-t-elle une signification taxonomique? Relève-t-elle simplement d'une parenté morphologique avec d'autres espèces? Ou enfin, ces jugales proviennent-elles d'une faune extérieure au gisement ou d'un emplacement différent?

La fossilisation de ces deux prémolaires ne semble pas beaucoup différer de l'ensemble du matériel étudié, ce qui exclut a priori l'hypothèse d'une provenance extérieure au lac Karâr.

Par ailleurs, la forme hémionienne de leurs doubles boucles exclut leur attribution aux zébrins chez qui le type sténonien est constant (Eisenmann 1981). Leur attribution aux caballins n'est également pas appropriée, sachant qu'aucun site acheuléen n'a livré jusqu'ici des restes de chevaux en Afrique du Nord, en dehors d'Ain el Maârrouf au Maroc (Geraads & Amani 1997), où l'identification d'une seule dent (une m3) de type caballin n'est pas suffisante pour une attribution certaine. Le premier vrai cheval identifié dans cette région provient du gisement atérien des Phacochères en Algérie (Bagtache &



FIG. 6. — *Equus* sp., lac Karâr, Algérie, prémolaires et molaires supérieures définitives en vues occlusale (a) et linguale (b). Abréviations : Sp., spécimen. Échelle : 2 cm.

Hadjouis 1983; Bagtache *et al.* 1984) puis reconnu dans plusieurs autres sites Maghrébins et contemporains de ce dernier ou datant du Moustérien (Amani 1991; Zouhri *et al.* 1997; Aouraghe & Debenath 1999; Aouraghe 2004; Monchot & Aouraghe 2009).

Géographiquement les sites du Pléistocène moyen au Maghreb ayant fourni suffisamment de restes d'équidés pouvant appartenir à des ânes sauvages fossiles sont rares. La nature et la quantité du matériel livré par le site de Djelfa (sud d'Alger), cité par Churcher & Richardson (1978) et classé en « Middle-late Pleistocene », ne sont pas connus. Le site de Tighenif n'a livré que quelques métapodes qui peuvent appartenir à l'âne fossile de l'Atlas d'après Eisenmann (*in* Hadjouis 2003) et Pomel (1897) et à l'Erg Tihodaine, ce dernier n'a été identifié de façon claire que sur quatre dents inférieures (Thomas 1977). La plupart des dents inférieures étudiées dans ce travail peuvent également être

attribuées à cet équidé connu essentiellement en Afrique du Nord-Ouest et qui peut être rangé comme potentiel candidat à l'origine des ânes actuels, ce qui montre la nécessité d'une étude biomoléculaire et une datation radioactive de notre matériel. En effet, contrairement aux ânes toujours existants ou en voie d'extinction (Groves 2002; Moehlman 2002; Rosenbom *et al.* 2012; Moehlman *et al.* 2016) : l'âne de Nubie (*Equus africanus africanus* Heuglin & Fitzinger, 1866) basé essentiellement en Égypte et au Soudan autour de la mer Rouge et l'âne de Somalie (*E. africanus somaliensis* Noack, 1884) présent également en Érythrée et en Éthiopie, qui ont fait l'objet de divers travaux de recherches basés sur l'ADN (Oakenfull *et al.* 2000; Oakenfull 2002; Beja-Pereira *et al.* 2004; Kimura *et al.* 2011; Steiner & Ryder 2011; Steiner *et al.* 2012; Kefena *et al.* 2014; Rosenbom *et al.* 2015), les ânes fossiles notamment l'âne de l'Atlas (*E. tabeti*, *E. atlanticus* et *E. melkiensis*) restent méconnus de ce

point de vue. Ce dernier pourrait être, comme l'a déjà évoqué Orlando (2015), à l'origine du clade 2 jusqu'ici indéterminé et révélé par les études génétiques de Kimura *et al.* (2011, 2013).

La disparition de cette espèce est pourtant récente (Groves 1986; Faith 2014), elle était encore présente dans les montagnes de l'Atlas et le long de la côte Méditerranéenne jusqu'à la Cyrénaïque il y a environ 300 ans (Antonius 1938; Blench 2000, 2013; Churcher 2014). Cet équidé est également connu à travers les gravures rupestres du Sahara et des mosaïques romaines (Rossel *et al.* 2008).

Enfin, la forme zèbrine reconnue sur deux molaires inférieures et à défaut d'un matériel plus important peut être attribuée à *E. mauritanicus*, seule espèce identifiée jusqu'ici parmi le groupe des zèbrins dans les gisements préhistoriques du Maghreb.

CONCLUSION

Ce travail montre par des calculs biométriques que la plus grande partie des restes dentaires d'équidés du lac Karâr appartiennent très probablement à l'âne sauvage fossile (*E. africanus*) qui pourrait être l'ancêtre d'*E. africanus melkiensis*, espèce de grande taille (Hadjouis 2003) propre à l'Afrique du Nord-Ouest et signalée dans plusieurs sites dont Tighenif. Les restes d'*E. tabeti* (espèce probablement asinienne) étudiés par Arambourg (1970) et Eisenmann (1980, 1981) pourraient également lui correspondre d'autant plus qu'ils ont en commun plusieurs caractères dentaires (grandes dimensions et forme hémionienne des double boucles). Par ailleurs, ce travail souligne la nécessité de plus amples travaux de recherches sur l'âne fossile du Maghreb notamment ceux basés sur l'ADN (qui sont jusqu'ici très peu nombreux pour ne pas dire inexistant) sachant que les progrès réalisés dans l'extraction de l'ADN ancien d'équidés sont démontrés par plusieurs travaux récents (Orlando *et al.* 2009, 2013; Thackeray 2010; Vilstrup *et al.* 2013; Scheu 2017).

Les résultats qui en découleront peuvent contribuer à une meilleure connaissance de l'origine des ânes dans le monde. Ce travail indique également la présence d'une deuxième espèce au lac Karâr, de forme zèbrine, elle pourrait correspondre à *E. mauritanicus*.

Remerciements

Je remercie Christine Argot, responsable des collections de mammifères au MNHN à Paris pour avoir mis à ma disposition le matériel du lac Karâr et facilité son étude sur place. Je n'oublie pas Guillaume Billet (MNHN) qui au tout début de ma demande d'accès pour étudier cette collection a aidé à sa localisation. Merci à Chennoufi Brahim, conservateur en chef du patrimoine archéologique, historique et muséal de Tlemcen pour m'avoir permis l'étude d'une dent inférieure conservée au musée de Tlemcen. Mes remerciements vont également à Hadjouis Djillali qui a bien voulu corriger la première version de ce travail. Enfin, ma reconnaissance aux deux relecteurs, Vera Eisenmann et le second relecteur anonyme, pour les remarques pertinentes apportées à ce manuscrit.

RÉFÉRENCES

- AMANI F. 1991. — *La faune du gisement à Hominidés du Jebel Irhoud. Contribution à l'étude de la chronologie et de l'environnement du Quaternaire marocain*. Thèse de 3^e cycle, Université V, Rabat.
- ANTONIUS O. 1938. — On the geographical distribution in former times and today of the recent Equidae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 107 (4): 557-564.
- AOURAGHE H. 2004. — Les populations de mammifères atériens d'El Harhoura 1 (Témara, Maroc). *Bulletin d'Archéologie marocaine* 20: 83-104.
- AOURAGHE H. & DEBENATH A. 1999. — Les équidés du Pléistocène supérieur de la grotte Zouhrah à El Harhoura, Maroc. *Quaternaire* 10: 283-292. <https://doi.org/10.3406/quate.1999.1649>
- ARAMBOURG C. 1938. — Mammifères fossiles du Maroc. *Mémoires de la Société des Sciences naturelles du Maroc* 46: 1-74.
- ARAMBOURG C. 1970. — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. Vol. 1. *Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle, 7^e série, 10*: 1-128.
- ARAMBOURG C. 1979. — *Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord: Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles, Oiseaux*. Publication de la fondation Singer-Polignac, Paris, 141 p.
- AUMASSIP G. 2001. — *L'Algérie des premiers hommes*. Éditions de la Maison des Sciences de l'Homme, Paris, 224 p. <https://doi.org/10.4000/books.editionsmsmh.6563>
- BAGTACHE B. & HADJOUIS D. 1983. — Deux nouvelles espèces d'*Equus* (Mammalia, Perissodactyla) dans le gisement atérien des Phacochères (Alger). *Libyca* 30: 165-186.
- BAGTACHE B., HADJOUIS D. & EISENMANN V. 1984. — Présence d'un *Equus* caballin (*E. algericus* n. sp.) et d'une autre espèce nouvelle d'*Equus* (*E. melkiensis* n. sp.) dans l'Atérien des Allobroges, Algérie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série II*, 298 (14): 609-612. <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6327060x/f625.item>
- BALLOUT L. 1955. — *Préhistoire de l'Afrique du Nord: essai de chronologie*. Arts et Métiers graphiques, Paris, 544 p.
- BEJA-PEREIRA A., ENGLAND P. R., FERRAND N., JORDAN S., BAKHIET A. O., ABDALLA M. A., MASHKOUR M., JORDANA J., TABERLET P. & LUIKART G. 2004. — African origins of the domestic donkey. *Science* 304: 1781. <https://doi.org/10.1126/science.1096008>
- BERNOR R. L., ARMOUR-CHELU M., GILBERT H., KAISER T. & SCHULZ E. 2010. — Equidae, in WERDELIN L. & SANDERS B. (eds), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley: 682-721.
- BOULE M. 1900. — Étude paléontologique et archéologique sur la station paléolithique du Lac Karâr (Algérie). *L'Anthropologie* 11: 1-21.
- BLENCH R. M. 2000. — A history of donkeys, wild asses and mules in Africa, in BLENCH R. M. & MACDONALD K. C. (eds), *The Origins and Development of African Livestock*. University College Press, London: 339-354.
- BLENCH R. M. 2013. — *Wild Asses and Donkeys in Africa: Interdisciplinary Evidence for their Biogeography, History and Current Use*. Revised and updated version of a paper presented at SOAS, 9th May 2012. Roger Blench Kay Williamson Educational Foundation 8, Cambridge: 1-14.
- BURKE A., EISENMANN V. & AMBLER G. 2003. — The systematic position of *Equus hydruntinus*, an extinct species of Pleistocene equid. *Quaternary Research* 59: 459-469. [https://doi.org/10.1016/S0033-5894\(03\)00059-0](https://doi.org/10.1016/S0033-5894(03)00059-0)
- CHURCHER C. S. & RICHARDSON M. L. 1978. — Equidae, in MAGLIO V.J. & COOKE H. B. S. (eds), *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, Cambridge: 379-422.
- CHURCHER C. S. 1982. — Oldest Ass Recovered from Olduvai Gorge, Tanzania, and the Origin of Asses. *Journal of Paleontology* 5: 1124-1132. <http://www.jstor.org/stable/1304570>
- CHURCHER C. S. 2014. — A vacant niche? The curious distribution of African Perissodactyla. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 69: 1-8. <https://doi.org/10.1080/0035919X.2013.867909>

- COOKE H. B. S. 1963. — Pleistocene mammal faunas of Africa with particular references to Southern Africa, in HOWELL F. C. & BOURLIÈRE F. (eds), *African Ecology and Human Evolution*. Aldine, Chicago: 65-116.
- COOKE H. B. S. 1978. — Africa: the physical setting, in MAGLIO V. J. & COOKE H. B. S. (eds), *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, Cambridge: 17-45.
- EISENMANN V. 1980. — *Les chevaux (Equus sensu lato) fossiles et actuels: crânes et dents jugales supérieures*. CNRS, Paris, 186 p (Cahiers de Paléontologie).
- EISENMANN V. 1981. — Étude des dents jugales inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. *Palaeovertebrata* 10 (3-4): 127-226.
- EISENMANN V. 1986. — Comparative osteology of modern and fossil horses, half asses, and asses, in MEADOW R. H. & UERPMAN H. P. (eds), *Equids in the Ancient World*. Dr. Ludwig Reichart Verlag, Wiesbaden: 67-116.
- EISENMANN V. 1995. — L'origine des ânes: questions et réponses paléontologiques. *Ethnozootechnie* 56: 5-26.
- EISENMANN V. 2006. — Pliocene and Pleistocene Equids: Paleontology versus Molecular Biology, in KAHLKE R. D., MAUL L. C. & MAZZA P. (ed.), *Late Neogene and Quaternary Biodiversity and Evolution: Regional Developments and Interregional Correlations*. Proceedings volume of the 18th International Senckenberg Conference (VI International Palaeontological Colloquium in Weimar), 25th-20th April 2004. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 256: 71-89.
- EISENMANN V. & KUZNETSOVA T. 2004. — Early Pleistocene equids (Mammalia, Perissodactyla) of Nalaikha, Mongolia, and the emergence of modern *Equus Linnaeus*, 1758. *Geodiversitas* 26 (3): 535-561.
- EISENMANN V., HOWE J. & PICHARDO M. 2008. — Old world hemiones and new world slender species (Mammalia, Equidae). *Palaeovertebrata* 36 (1-4): 159-233. <https://doi.org/10.18563/pv.36.1-4.159-233>
- FAITH J. T. 2014. — Late Pleistocene and Holocene mammal extinctions on continental Africa. *Earth-Science Reviews* 128: 105-121. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2013.10.009>
- GEIGL E. M. & GRANGE T. 2012. — Eurasian wild asses in time and space: Morphological versus genetic diversity. *Annals of Anatomy* 194: 88-102. <https://doi.org/10.1016/j.aanat.2011.06.002>
- GENTIL L. 1899. — Un cas singulier de recherche d'eau en Algérie (le lac Karâr). *Comptes rendus du Congrès des Sociétés savantes de Paris et des Départements*. Bibliothèque nationale, Paris: 147-156.
- GERAADS D. 1981. — Bovidae et Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) du Pléistocène de Ternifine (Algérie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 3 (1): 47-86.
- GERAADS D. & AMANI F. 1997. — La faune du gisement d'*Homo erectus* de l'Aïn Maârout, près d'El Hajeb (Maroc). *L'Anthropologie* 101 (3): 522-530.
- GRINDER M. I., KRAUSMAN P. R. & HOFFMANN R. S. 2006. — *Equus asinus*. *Mammalian species* 794: 1-9. <https://doi.org/10.1644/794.1>
- GROVES C. P. 1966. — Taxonomy, in GROVES C. P., ZICCARDI F. & TOSCHI A. (eds), *Sull'Asino Selvatico Africano*. Laboratorio di Zoologia applicata alla Caccia, Università de Bologna 5: 1-30.
- GROVES C. P. 1974. — *Horses, Asses, and Zebras in the Wild*. David and Charles, Newton Abbot, London, 192 p.
- GROVES C. P. 1986. — The taxonomy, distribution, and adaptations of recent equids, in MEADOW R. H. & UERPMANN H. P. (eds), *Equids in the Ancient World*. Ludwig Reichart Verlag, Wiesbaden: 11-65.
- GROVES C. P. 2002. — Taxonomy of Living Equidae, in MOEHLMAN P. D. (ed.), *Equids: Zebras, Asses, and Horses*. IUCN, Gland, Switzerland: 108-112.
- GSELL S. 1901. — Chronique archéologique africaine. Sixième rapport. I. Archéologie indigène. *Mélanges d'Archéologie et d'Histoire* 21: 181-241. <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k65480460/f195.item>
- HADJOUIS D. 1985. — *Les Bovidés du gisement atérien des phacochères (Alger, Algérie): Contribution à l'étude des Bovidés du Pléistocène moyen et supérieur du Maghreb*. Thèse de 3^e cycle, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 329 p.
- HADJOUIS D. 1993. — Répartition paléogéographique et biostratigraphique d'*Equus algericus*. *L'Anthropologie* 97 (1): 135-140.
- HADJOUIS D. 2003. — *Hominidés et grand mammifères dans leur contexte environnemental au cours du Quaternaire maghrébin: Évolution, taxinomie, biostratigraphie, biodynamique, morphogenèse et paléopathologie*. Thèse HDR, Université de Perpignan, 295 p.
- HADJOUIS D. & LE BIHAN P. 2013. — Atlas des mammifères quaternaires et actuels d'Algérie. *Travaux du Centre national de Recherches préhistoriques, anthropologiques et historiques* 20: 137.
- JAEGER J. J. 1975. — *Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pliocène et du Pléistocène du Maghreb. Origine, évolution, données biogéographiques et paléoclimatiques*. Thèse de l'Université des Sciences et Technologies du Languedoc, Montpellier: 1-124.
- KEFENE E., DESSIE T., TEGEGNE A., BEJA-PEREIRA A., YUSUFKURTU M., ROSENBOM S. & HAN J. L. 2014. — Genetic diversity and matrilineal genetic signature of native Ethiopian donkeys (*Equus asinus*) inferred from mitochondrial DNA sequence polymorphism. *Livestock Science* 167: 73-79. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.06.006>
- KIMURA B., MARSHALL F. B., CHEN S., ROSENBOM S., MOEHLMAN P. D., TUROSS N., SABIN R. C., PETERS J., BARICH B., YOHANNES H., KEBEDE F., RECLAI R., BEJA-PEREIRA A. & MULLIGAN C. J. 2011. — Ancient DNA from Nubian and Somali wild ass provides insights into donkey ancestry and domestication. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 50-57. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0708>
- KIMURA B., MARSHALL F., BEJA-PEREIRA A. & MULLIGAN C. 2013. — Donkey domestication. *African Archaeological Review* 30: 83-95. <https://doi.org/10.1007/s10437-012-9126-8>
- MARSHALL F. 2007. — African pastoral perspectives on domestication of the donkey, in DENHAM T. P., IRIARTE J. & VRYDAGHS L. (eds), *Rethinking Agriculture: Archaeological and Ethnoarchaeological Perspectives*. Walnut Creek, CA: One World Archaeology Series, Left Coast Press: 371-407.
- MOEHLMAN P. D. 2002. — Status and action plan for the African wild ass (*Equus africanus*), in MOEHLMAN P. D. (ed.), *Equids: Zebras, Asses and Horses. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland: 2-10.
- MOEHLMAN P. D., KING S. R. B. & KEBEDE F. 2016. — Status and Conservation of Threatened Equids in Wild equids, in RANSOM J. I. & KACZENSKY P. (ed.), *Ecology, Management, and Conservation*. Johns Hopkins University Press: 167-186.
- MONCHOT H. & AOURAGHE H. 2009. — Deciphering the taphonomic history of an Upper Paleolithic faunal assemblage from Zouhrah Cave/El Harhoura 1, Morocco. *Quaternaire* 20: 239-253. <https://doi.org/10.4000/quaternaire.5166>
- OAKENFULL E. A., LIM H. N. & RYDER O. A. 2000. — A survey of equid mitochondrial DNA: implications for the evolution, genetic diversity and conservation of *Equus*. *Conservation Genetics* 1: 341-355. <https://doi.org/10.1023/A:1011559200897>
- OAKENFULL E. A. 2002. — Genetics of equid species and subspecies, in MOEHLMAN P. D. (ed.), *Equids: Zebras, Asses, and Horses. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland: 108-112.
- ORLANDO L., MASHKOUR M., BURKE A., DOUADY C. J., EISENMANN V. & HAENNI C. 2006. — Geographic distribution of an extinct equid (*Equus hydruntinus*: Mammalia, Equidae) revealed by morphological and genetical analyses of fossils. *Molecular Ecology* 15: 2083-2093. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02922.x>
- ORLANDO L., METCALF J. L., ALBERDI M. T., TELLES-ANTUNES M., BONJEAN D., OTTE M., MARTIN F., EISENMANN V., MASHKOUR M., MORELLO F., PRADO J. L., SALAS-GISMONDIL R., SHOCKEY B. J., WRINN P. J., VASILIEV S. K., OVODOV N. D., CHERRYR M. I., HOPWOOD B., MALE D., AUSTIN J. J., HANNI C. & COOPER A.

2009. — Revising the recent evolutionary history of equids using ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 51: 21754-21759. <https://doi.org/10.1073/pnas.0903672106>
- ORLANDO L., GINOLHAC A., ZHANG G., FROESE D., ALBRECHTSEN A., STILLER M., SCHUBERT M., CAPPELLINI E., PETERSEN B., MOLTKE I., JOHNSON P. L., FUMAGALLI M., VILSTRUP J. T., RAGHAVAN M., KORNELIUSSEN T., MALASPINAS A. S., VOGT J., SZKLARCZYK D., KELSTRUP C. D., VINTEGGER J., DOLOCAN A., STENDERUP J., VELAZQUEZ A. M., CAHILL J., RASMUSSEN M., WANG X., MIN J., ZAZULA G. D., SEGUIN-ORLANDO A., MORTENSEN C., MAGNUSSEN K., THOMPSON J. F., WEINSTOCK J., GREGERSEN K., ROED K. H., EISENMANN V., RUBIN C. J., MILLER D. C., ANTCZAK D. F., BERTELSEN M. F., BRUNAK S., AL-RASHEID K. A., RYDER O., ANDERSSON L., MUNDY J., KROGH A., GILBERT M. T., KJAER K., SICHERITZ-PONTEN T., JENSEN L. J., OLSEN J. V., HOFREITER M., NIELSEN R., SHAPIRO B., WANG J., WILLERSLEV E. 2013. — Recalibrating Equus evolution using the genome sequence of an early Middle Pleistocene horse. *Nature* 499: 74-78. <https://doi.org/10.1038/nature12323>
- ORLANDO L. 2015. — Equids. *Current Biology* 25 (20): R973-R978. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.005>
- POMEL A. 1897. — Homme, singe, carnassiers, équidés, suilliens, ovidés. Les Équidés. *Carte géologique de l'Algérie*: 1-44.
- PRAT F. 1968. — *Recherches sur les Équidés pléistocènes de France*. Thèse de doctorat, Faculté des Sciences de l'Université de Bordeaux, Bordeaux, France, 692 p.
- ROMER A. S. 1928. — Pleistocene mammals of Africa. Fauna of the Paleolithic station of Mechta-el-Arbi. *Logan Museum Bulletin* 1: 80-163.
- ROMER A. S. 1935. — Mammalian remains from some Paleolithic stations in Algeria. Part II, in POND A. W., CAPIUS L., ROMER A. S. & BAKER F. C. (eds), Prehistoric habitations in the Sahara and North Africa. *Logan Museum Bulletin* 5: 165-184.
- ROSENBOM S., COSTA V., STECK B., MOEHLMAN P. & BEJA-PEREIRA A. 2012. — Cross-species genetic markers: a useful tool to study the world's most threatened wild equid – *Equus africanus*. *European Journal of Wildlife Research* 58: 609-613. <https://doi.org/10.1007/s10344-011-0578-y>
- ROSENBOM S., COSTA V., CHEN S., KHALATBARI L., YUSEFI G. H., ABDUKADIR A., YANGZOM C., MOEHLMAN P. & BEJA-PEREIRA A. 2015. — Reassessing the evolutionary history of ass-like equids: insights from patterns of genetic variation in contemporary extant populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 85: 88-96. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.01.005>
- ROSSEL S., MARSHALL F., PETERS J., PILGRAM T., ADAMS M. D. & O'CONNOR D. 2008. — Domestication of the donkey: timing, processes and indicators. *Proceedings of the National Academy of Science* 105: 3715-3720. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709692105>
- SCHEU A. 2017. — Neolithic animal domestication as seen from ancient DNA. *Quaternary International* (2017). <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.02.009>
- STEINER C. C. & RYDER O. A. 2011. — Molecular phylogeny and evolution of the Perissodactyla. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 1289-1303. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00752.x>
- STEINER C. C., MITELBERG A., TURSI R. & RYDER O. A. 2012. — Molecular phylogeny of extant equids and effects of ancestral polymorphism in resolving species-level phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 573-581. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.07.010>
- THACKERAY J. F. 2010. — Ancient DNA from fossil equids: A milestone in palaeogenetics. *South African Journal of Science* 106 (1-2): 1, 2. <https://doi.org/10.4102/sajs.v106i1/2.111>
- THOMAS H. 1977. — Géologie et Paléontologie du gisement acheuléen de l'Erg Tihodaine, Ahhagar-Sahara Algérien. *Mémoires du Centre de Recherches anthropologiques, préhistoriques et ethnographiques* 27: 1-22.
- VILSTRUP J. T., SEGUIN-ORLANDO A., STILLER M., GINOLHAC A., RAGHAVAN M., NIELSEN S. C. A., WEINSTOCK J., FROESE D., VASILIEV S. K., OVODOV N. D., CLARY J., HELGEN K. M., FLEISCHER R. C., COOPER A., SHAPIRO B. & ORLANDO L. 2013. — Mitochondrial phylogenomics of modern and ancient equids. *PLoS ONE* 8 (2): e55950. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055950>
- ZOUHRI S. L., EISENMANN V. & AOURAGHE H. 1997. — Présence d'un *Equus* caballin et d'une forme asinienne dans les sites de Sidi Bouknadel (Rabat, Maroc) et de Mugharet El Aliya (Tanger, Maroc). 14^e Colloque des bassins sédimentaires marocains. Université Ibn Tofail, Faculté des Sciences, Kénitra. 24-27 septembre 1997. Résumés des communications: 125.

Soumis le 18 juillet 2017;
 accepté le 8 décembre 2017;
 publié le 26 avril 2018.