



Etude d'un assemblage original de microvertébrés du Pléistocène moyen du nord-est de l'Algérie (Ben Kerat, Oued Zenati) et descriptions de deux nouveaux muridés

Emmanuelle Stoetzel, Martin Pickford

► To cite this version:

Emmanuelle Stoetzel, Martin Pickford. Etude d'un assemblage original de microvertébrés du Pléistocène moyen du nord-est de l'Algérie (Ben Kerat, Oued Zenati) et descriptions de deux nouveaux muridés. *Geodiversitas*, 2022, 44 (8), p.237-263. hal-02958130v2

HAL Id: hal-02958130

<https://hal.science/hal-02958130v2>

Submitted on 17 Feb 2022 (v2), last revised 15 Mar 2022 (v3)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Étude d'un assemblage original de microvertébrés du Pléistocène moyen du nord-est de l'Algérie (Ben Kérat, Oued Zenati) et description de deux nouveaux muridés

Emmanuelle STOETZEL & Martin PICKFORD



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

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

ASSISTANT DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR* : Emmanuel Côté (geodiv@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT* : Chris Le Coquet-Le Roux

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD* :

Christine Argot (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)
Beatriz Azanza (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid)
Raymond L. Bernor (Howard University, Washington DC)
Alain Blicq (chercheur CNRS retraité, Haubourdin)
Henning Blom (Uppsala University)
Jean Broutin (Sorbonne Université, Paris, retraité)
Gaël Clément (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)
Ted Daeschler (Academy of Natural Sciences, Philadelphie)
Bruno David (Muséum national d'Histoire naturelle, 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 (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)
Sevket Sen (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, retraité)
Stanislav Štámbek (Museum of Eastern Bohemia, Hradec Králové)
Paul Taylor (The Natural History Museum, Londres, retraité)

COUVERTURE / *COVER* :

Réalisée à partir des Figures de l'article/*Made from the Figures of the 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*, *Anthropozoologica*,
European Journal of Taxonomy, *Naturae*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*, *Comptes Rendus Palevol*

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, 2022
ISSN (imprimé / *print*) : 1280-9659/ ISSN (électronique / *electronic*) : 1638-9395

Étude d'un assemblage original de microvertébrés du Pléistocène moyen du nord-est de l'Algérie (Ben Kérat, Oued Zenati) et description de deux nouveaux muridés

Emmanuelle STOETZEL

Histoire naturelle de l'Homme préhistorique (HNHP)
UMR 7194 — CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université, UPVD
Département Homme et Environnement, Muséum national d'Histoire naturelle
Musée de l'Homme, 17 place du Trocadéro, F-75016 Paris (France)
emmanuelle.stoetzel@mnhn.fr (corresponding author)

Martin PICKFORD

Centre de Recherche en Paléontologie — Paris (CR2P)
UMR 7207 — CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Université
Département Origines et Évolution, Muséum national d'Histoire naturelle
case postale 38, 8 rue Buffon, F-75005 Paris (France)
martin.pickford@mnhn.fr

Soumis le 1^{er} juillet 2020 | accepté le 16 septembre 2020 | publié le 17 février 2022

[urn:lsid:zoobank.org:pub:E7490671-2900-4DE3-8E2E-D6921D80C6D1](https://doi.org/10.5252/geodiversitas2022v44a8)

Stoetzel E. & Pickford M. 2022. — Étude d'un assemblage original de microvertébrés du Pléistocène moyen du nord-est de l'Algérie (Ben Kérat, Oued Zenati) et description de deux nouveaux muridés. *Geodiversitas* 44 (8): 237-263. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2022v44a8>. <http://geodiversitas.com/44/8>

RÉSUMÉ

La présente étude porte sur l'analyse d'un assemblage inédit de restes de microvertébrés récoltés en 1910 à Ben Kérat, dans le nord-est de l'Algérie. L'objectif principal de cette étude était d'évaluer le potentiel paléontologique du site, et de préciser son contexte géologique et chronologique. L'assemblage étudié obtenu à partir de plusieurs échantillons de brèche comprend 362 restes identifiés, appartenant à 44 individus et 11 taxons : six rongeurs appartenant aux genres *Gerbillus* Desmarest, 1804, *Meriones* Illiger, 1811, *Paraethomys* Petter, 1968, *Mus* Linnaeus, 1758, *Praomys* Thomas, 1915 et *Ellobius* Fischer, 1814, deux soricidés du genre *Crocidura* Wagler, 1832, un amphibien anoure, un lézard lacertidé et un serpent colubridé, indiquant un âge situé vers la fin du Pléistocène moyen. Bien que le spectre faunique global soit similaire à d'autres assemblages de sites maghrébins du Pléistocène moyen, les spécimens de Ben Kérat présentent des caractéristiques dentaires particulières, pouvant traduire soit une période d'amélioration climatique dans un contexte plus global d'aridification et de refroidissement croissant, soit une particularité régionale avec notamment des nouvelles formes de *Paraethomys* et de *Mus* ne s'insérant pas dans les lignées évolutives connues jusqu'ici en Afrique du Nord.

MOTS CLÉS

Rongeurs,
soricomorphes,
amphibiens,
squammates,
Pléistocène moyen,
Algérie orientale,
espèces nouvelles.

ABSTRACT

Study of a new Middle Pleistocene microvertebrate assemblage from northeastern Algeria (Ben Kerat, Oued Zenati) and descriptions of two new species of Muridae.

The present study focuses on the analysis of an unpublished assemblage of microvertebrate remains recovered in 1910 at Ben Kerat, northeastern Algeria. The main aim of this study is to evaluate its palaeontological potential, and to clarify its geological and chronological contexts. The studied assemblage obtained from several chunks of breccia comprises 362 identified remains belonging to 44 individuals and 11 taxa: six rodents belonging to the genera *Gerbillus* Desmarest, 1804, *Meriones* Illiger, 1811, *Paraethomys* Petter, 1968, *Mus* Linnaeus, 1758, *Praomys* Thomas, 1915 and *Ellobius* Fischer, 1814, two soricids of the genus *Crocidura* Wagler, 1832, one anuran, one lacertid lizard and one colubrid snake, that indicate a correlation to the end of the Middle Pleistocene. Although the overall faunal spectrum is similar to other assemblages from North African sites of Middle Pleistocene age, the Ben Kerat specimens display particular dental patterns, which may reflect either a period of climatic amelioration in a more global context of increasing aridification and cooling, or a regional particularity with, notably, new forms of *Paraethomys* and *Mus* that do not fit into the evolutionary lineages known thus far in North Africa.

KEY WORDS

Rodents,
soricomorphs,
squamates,
amphibians,
Middle Pleistocene,
northeastern Algeria,
new species.

INTRODUCTION

Le Maghreb (Maroc, Algérie, Tunisie) présente une situation géographique particulière, bordé par la Méditerranée au nord et à l'est, l'Atlantique à l'ouest et le Sahara au sud. Au gré des événements tectoniques et des fluctuations climatiques, cette région a alterné entre isolement géographique et zone de rencontre d'espèces d'affinités biogéographiques différentes (Dobson & Wright 2000; Agusti *et al.* 2006; Stoetzel 2013; Husemann *et al.* 2014; Aulagnier *et al.* 2017), rendant l'histoire évolutive et biogéographique de sa faune complexe. En Afrique du Nord, les études réalisées spécifiquement sur les microvertébrés ont réellement pris leur essor à partir des années 1970, puis 1990, avant de reprendre un nouveau souffle depuis les années 2010 avec le développement d'approches originales et pluridisciplinaires (Stoetzel *et al.* 2019). Mais ces travaux récents concernent principalement des sites marocains, et très peu d'études sont menées sur des sites tunisiens ou algériens. De plus, concernant ces deux derniers, ce sont surtout des sites datés de la fin du Quaternaire (Pléistocène supérieur et Holocène) qui sont concernés par les travaux entrepris depuis les années 2000 (Stoetzel *et al.* 2019). Le Maghreb, et notamment l'Algérie, se retrouve pourtant depuis quelques années au cœur de débats importants sur les phénomènes d'émergence et de dispersion de différents hominines en Afrique, particulièrement au cours du Pléistocène moyen. En effet, bien que les preuves de présence d'hominines anciens aient été établies dès le Pléistocène inférieur (Aïn Boucherit, Algérie, *c.* 1,9-2,4 Ma: Sahnouni *et al.* 2018a; Carrière Thomas unité L, Maroc, *c.* 1 Ma: Raynal *et al.* 2002), les plus anciens restes humains découverts au Maghreb, attribués à des représentants du groupe des *Homo erectus*, ou *Homo rhodesiensis* (Tighennif, Algérie, 700-800 ka à >1 Ma: Geraads *et al.* 1986; Hublin 2001; Sahnouni *et al.* 2018b; Pickford 2020; Grotte à Hominidés et Grotte des Rhinocéros, Maroc, 700-600 ka: Hublin 2001; Raynal *et al.* 2002; Raynal & Mohib 2016) puis aux premiers *Homo sapiens* archaïques (Jebel Irhoud, Maroc, >300 ka: Hublin *et al.* 2017; Richter *et al.* 2017) datent du Pléistocène moyen. Une bonne connais-

sance du contexte environnemental local de ces occupations est de première importance pour une meilleure compréhension de l'évolution biologique et culturelle de ces hominines, mais aussi de leurs stratégies de subsistance et d'occupation des territoires. Mais ces données restent rares, et les sites archéologiques datant de cette période sont encore peu nombreux en Afrique du Nord. L'intégration de données fauniques et environnementales issues de sites paléontologiques (non-anthropiques) contemporains permettent de combler certaines lacunes dans nos connaissances sur l'évolution de la biodiversité, du climat et des paysages. C'est dans ce contexte que l'étude de l'assemblage microfaunique du site algérien de Ben Kérat prend toute son importance. Alors que tous les autres sites algériens datés du Pléistocène moyen sont localisés en Algérie occidentale (Stoetzel 2013), le site de Ben Kérat permet d'apporter des informations inédites et complémentaires sur les faunes et les environnements passés du nord-est de l'Algérie.

HISTORIQUE ET LOCALISATION DU SITE

Dans les années 1980, un bloc de brèche de grande taille provenant de Ben Kérat en Algérie a été donné à M. Pickford par L. Ginsburg dans le but d'en évaluer le contenu, avec l'espoir de revenir ensuite sur le terrain pour préciser son contexte géologique et le potentiel de la région pour de nouvelles découvertes paléontologiques. Mais les recherches d'informations sur la localisation précise de ce site sont restées infructueuses, ce qui rendait impossible la vérification du contexte des fossiles. Ces derniers ont alors été mis de côté plusieurs années.

En 2017, lors d'une visite à l'Université de Lyon, M. Pickford a retrouvé, avec l'aide du responsable des collections E. Robert, un petit plateau en carton contenant plusieurs blocs de brèche riches en restes microfauniques associés à une étiquette indiquant qu'ils provenaient de « Ben Kérat (à 3 km au sud de Clauzel et Hammam-Meskoutine) trouvé dans les fentes d'un petit massif calcaire néocomien récifal. Feuille d'Oued Zenati » (Fig. 1). Ces informations ont permis de réduire considérablement la



Fig. 1. — Photographies d'une partie des blocs de brèche de Ben Kérat et des étiquettes associées.

zone de recherche. Une deuxième étiquette, portant les mêmes informations ainsi que la mention de « Travertins à ossements », mentionne le nom de Dareste.

La carte géologique de la région de l'Oued Zenati porte des informations selon lesquelles elle a été compilée à partir de diverses sources, y compris des notes de J. Dareste de la Chavanne en 1910. Il est donc probable que, en cartographiant la géologie de la région de l'Oued Zenati en Algérie, Dareste ait découvert le site de Ben Kérat. Mais malgré des recherches approfondies, aucune localité dénommée Ben Kérat n'a été retrouvée dans cette région.

Nous avons alors géoréférencé la carte géologique de 1910 pour tenter de retrouver la localisation la plus probable du site (Fig. 2). La feuille de carte géologique au 1/50 000^{ème} d'Oued Zenati (Fig. 2) montre l'existence de plusieurs bancs du Cénomaniens (affleurements ovoïdes de calcaire crétacé, notés C8-7 et figurés en jaune clair sur la carte) situés au sud de Clauzel (aujourd'hui connu sous le nom de Aïn Hassainia ou Houari Boumédienne). Le massif figuré en rouge semble être celui d'où proviennent le plus probablement les échantillons de Ben Kérat (Fig. 2) : c'est le plus proche au sud de Clauzel, à une distance d'un peu plus de 3 km, ce qui correspond aux descriptions sur les étiquettes associées aux blocs. De plus, dans le secteur sud de cet affleurement, il y a une carrière qui aurait pu exposer les fentes fossilifères. D'autres jebels sont composés de roches de l'Éocène et font donc de moins bons candidats pour la localisation du site, bien qu'on ne puisse pas totalement exclure cette hypothèse. Pour relocaliser le site avec certitude, il faudrait retourner sur le terrain et faire une reconnaissance détaillée des différents jebels calcaires du secteur.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL D'ÉTUDE

En 2018, une première analyse du matériel donné à M. Pickford par L. Ginsburg dans les années 1980 (dénommé

échantillon A dans le présent article) a été effectuée par E. Stoetzel, et les résultats préliminaires ont été présentés au 15^{ème} Congrès de la Pan-African Archaeological Association (PanAf) à Rabat (Stoetzel & Pickford 2018). En 2019, E. Stoetzel s'est rendue à l'Université de Lyon pour récupérer les morceaux de brèche restants (dénommés échantillons B : bloc1, bloc2 et bloc3 dans le présent article) et les ramener temporairement à Paris pour extraction du matériel osseux et étude, afin de compléter l'analyse. Cet assemblage est enregistré dans les collections de Géologie de l'Université Lyon 1 (UMR 5276 LGLTPE – CERES), avec un numéro spécifique attribué aux deux nouveaux spécimens types (*Paraethomys geraadsi* n. sp. : UCBL-FSL 99507 ; *Muskerati* n. sp. : UCBL-FSL 99508) et un numéro par « bloc » pour le reste du matériel (échantillon A : UCBL-FSL 99509 ; échantillon B-bloc1 : UCBL-FSL 99510 ; échantillon B-bloc2 : UCBL-FSL 99511 ; échantillon B-bloc3 : UCBL-FSL 99512).

EXTRACTION DES OSSEMENTS

Afin d'en extraire le matériel osseux, les blocs ont été dissous dans de l'acide formique à 7 % avec un tampon calcium triphosphate. De nombreux restes de petits vertébrés ont ainsi été récoltés, mais leur grande fragilité a imposé de les consolider en appliquant une solution de glyptol diluée dans l'acétone à l'aide d'un pinceau souple. Malgré ces précautions, plusieurs restes ont été fragmentés au cours de l'opération et n'ont pas pu être étudiés. Pour la même raison, aucune analyse taphonomique du matériel n'a pu être menée. Un fragment-témoin de brèche a été gardé pour chacun des trois blocs traités en 2018. Au cours de l'étude, la numérotation des échantillons a été faite comme suit : échantillon A = échantillon donné dans les années 1980 par L. Ginsburg à M. Pickford ; échantillons B = échantillons récupérés à Lyon par E. Stoetzel en 2019, en séparant les blocs 1, 2 et 3.

IDENTIFICATIONS SPÉCIFIQUES

Les identifications spécifiques ont été faites sur la base de la morphologie et de la taille des restes cranio-dentaires pour les rongeurs et soricomorphes, et le post-cranien pour les amphibiens et squamates. Les restes post-craniens de micromammifères (rongeurs et soricomorphes) ont été décomptés mais non étudiés spécifiquement. Dans le but d'affiner les identifications et l'âge de l'assemblage, nous avons effectué des mesures sur les restes cranio-dentaires de micromammifères et des comparaisons avec les données de la littérature issues d'autres sites pléistocènes marocains, algériens et tunisiens. Des comparaisons ont également été faites avec des squelettes de spécimens actuels provenant de collectes au Maroc dans le cadre du projet ANR-09-PEXT-004 'MOHMIE' (dir. C. Denys, MNHN UMR 7205) et des collections patrimoniales du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et d'autres musées et instituts de systématique français et étrangers, dont certains spécimens avaient été observés et photographiés lors de précédentes études (cf. Cornette *et al.* 2015; Stoetzel *et al.* 2013, 2017). Le matériel fossile des gisements de Casablanca au Maroc (prêt D. Geraads, MNHN) et de différents autres sites maghrébins (Université de Lyon, ISEM Montpellier) a également pu faire l'objet d'observations directes.

Les décomptes ont été effectués en nombre de restes identifiables au moins anatomiquement (NR) et en nombre minimum d'individus (NMI), estimé à partir de l'élément le plus représenté pour chaque taxon (Andrews 1990).

PRISE DE MESURES ET ILLUSTRATIONS

Les photos et les mesures du matériel identifiable de Ben Kérat ont été prises avec un microscope digital Dino-Lite AM7915MZTL associé au logiciel DinoCapture 2.0. Pour une meilleure qualité d'image, les photos d'illustration ont été prises avec un stéréomicroscope Stemi équipé d'une caméra couleur associé au logiciel ZEN core v2.7 (avec option focus stacking).

Les mesures prises sur les dents de Murinae et de Gerbillinae sont la longueur selon l'axe antéro-postérieur et la plus grande largeur perpendiculaire. Pour les Arvicolinae, la longueur est prise selon l'axe antéro-postérieur; la largeur est celle du lobe postérieur sur les molaires inférieures et du lobe antérieur sur les molaires supérieures; l'indice d'hypsodontie est le rapport de la hauteur de la couronne (mesurée au niveau du lobe postérieur) sur le diamètre mésio-distal maximum (Jaeger 1988). Pour les crocidures, les mesures ont été prises suivant Reumer (1984) et Rzebik-Kowalska (1988a). Les spécimens trop abîmés n'ont pas été considérés pour ne pas fausser les mesures. L'échelle a été systématiquement vérifiée.

ABRÉVIATIONS

Les dents inférieures sont écrites en minuscules (ex: m1 pour la première molaire inférieure, u pour les unicuspidés inférieures des crocidures) et les dents supérieures en majuscules (ex: M1 pour la première molaire supérieure, U pour les unicuspidés supérieures des crocidures).

G	gauche;
D	droite;
NR	nombre de restes identifiés;

NMI	nombre minimum d'individus;
N	nombre de spécimens mesurés;
σ	écart-type.

Mesures des rongeurs

L	longueur;
l	largeur;
Ih	indice d'hypsodontie.

Mesures des crocidures

Incisive inférieure

L	longueur maximale en vue labiale (sans la racine);
H	hauteur maximale en vue labiale.

m1, m2, m3

L	longueur maximale en vue occlusale;
l	largeur maximale (au niveau du talonide pour les m1 et m2, et du trigonide pour les m3) en vue occlusale; cingulum inclus dans les mesures.

Mandibule

H (m2)	hauteur du corps mandibulaire sous la m2 en vue linguale.
--------	---

Condyle articulaire

HC	hauteur maximale du condyle en vue postérieure;
LFS	longueur de la facette supérieure en vue postérieure;
LFI	longueur de la facette inférieure en vue postérieure.

Incisive supérieure

L	longueur maximale en vue labiale (sans la racine);
LT	longueur du talon en vue labiale;
H	hauteur du talon en vue labiale.

P4

LB	longueur maximale du côté labial en vue occlusale;
LL	longueur maximale du talon côté lingual en vue occlusale;
l	largeur maximale en vue occlusale.

M1 et M2

LB	longueur maximale du côté labial en vue occlusale;
LE	longueur au niveau de l'émargination médiale;
LL	longueur maximale du talon côté lingual en vue occlusale;
lA	largeur antérieure maximale en vue occlusale;
lP	largeur postérieure maximale en vue occlusale.

M3

L	longueur maximale en vue occlusale;
l	largeur maximale en vue occlusale.

Mesures du serpent

CL	longueur du centrum de la vertèbre;
NAW	largeur du centrum de la vertèbre.

RÉSULTATS

L'assemblage microfaunique de Ben Kérat se compose de 362 restes déterminables au moins anatomiquement (NR), appartenant à des rongeurs, soricidés, amphibiens, lézards et serpents (Table 1). Ce sont les rongeurs, et plus particu-

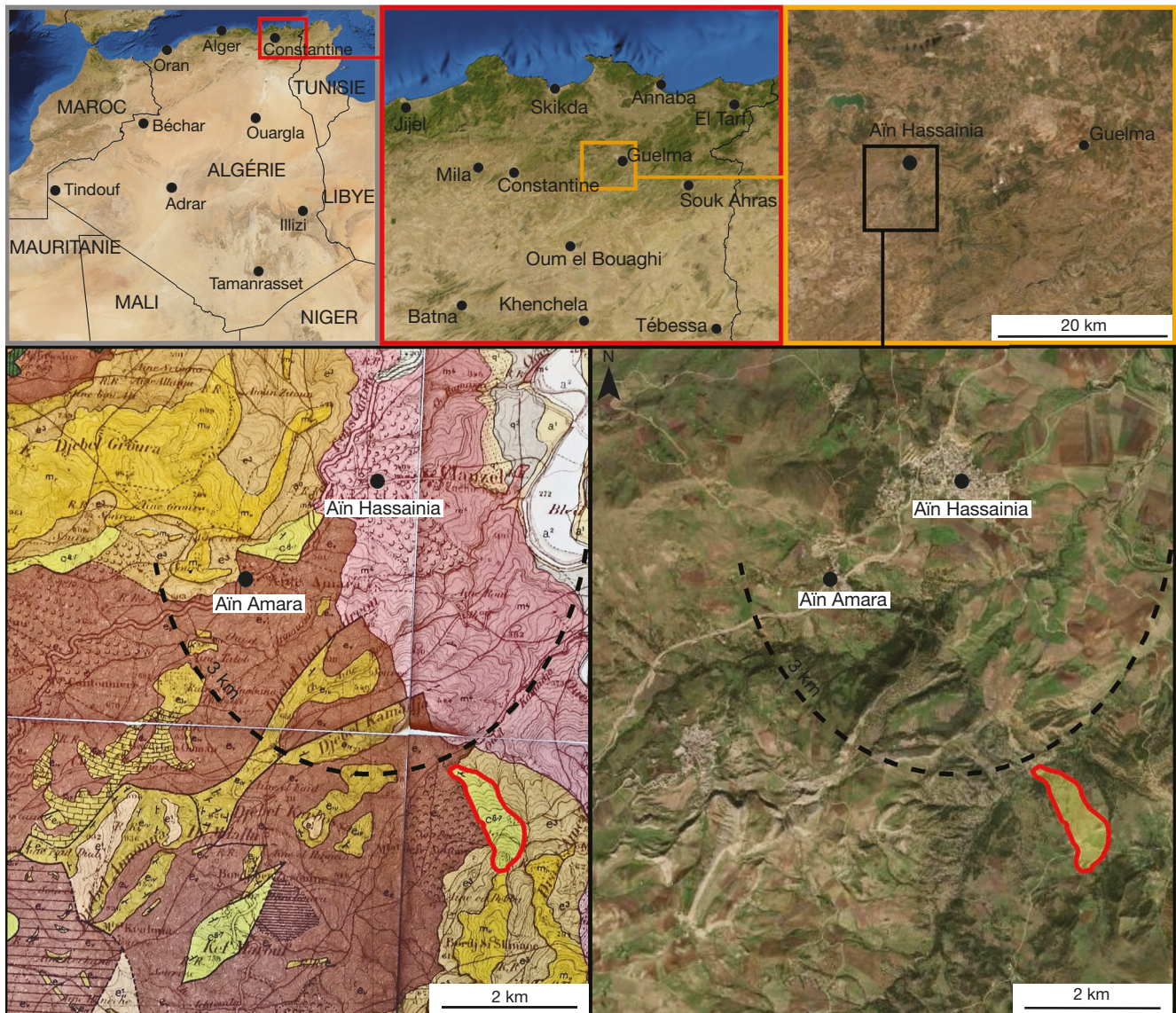


FIG. 2. — Localisation présumée du site de Ben Kérat (cercle rouge). Le demi-cercle en pointillés figure la limite d'un rayon de 3 km au sud de Clauzel (appelé aujourd'hui Ain Hassainia ou Houari Boumediène). La carte géologique de la région de Oued Zenati (Carte géologique de l'Algérie 1:50 000. 75, Oued Zenati) a été géoréférencée sous ArcGis for Desktop 10.5.

lièrement *Paraethomys*, qui dominent l'assemblage. De rares esquilles d'ossements de mammifères de plus grande taille ont également été observées mais non comptabilisées.

Classe MAMMALIA Linnaeus, 1758
Ordre RODENTIA Bowdich, 1821
Famille MURIDAE Illiger, 1811
Sous-famille GERBILLINAE Gray, 1825
Genre *Gerbillus* Desmarest, 1804

Gerbillus cf. *grandis* Tong, 1989

MATÉRIEL. — NR = 18+; une m1 G, une m1 D, une m2 G, une m2 D, une M1 G, trois M2 G, une M1 G, une M2 G, deux M2 D et onze m3/M3 isolées (+ fragments d'émail de molaires isolées non identifiables).

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Les gerbilles de Ben Kérat (Table 2; Figs 3 et 4) présentent une taille intermédiaire entre l'actuelle *G. campestris* Loche, 1867 et l'espèce fossile *G. grandis* Tong, 1989. Cette dernière a été décrite dans le gisement pléistocène moyen de Thomas 1 (Maroc) et observée ensuite dans plusieurs autres sites maghrébins datés du Pléistocène moyen (Stoetzel 2013). Les M1 montrent deux racines principales et une troisième petite racine linguale, des crêtes longitudinales hautes (antérolophule et néolophe L), et un protocône modérément décalé par rapport au paracône. Les m1 présentent deux racines (une m1 porte une ébauche de troisième racine très réduite du côté labial), les crêtes longitudinales (antérolophulide et néolophide L) sont hautes et alignées sur un même plan, l'hypoconide est décalé postérieurement par rapport à l'entoconide, et une m1 (la plus usée) porte un cingulum postérieur bien marqué. Sur la base de ces caractères de taille et

TABLE 1. — Liste faunique des microvertébrés de Ben Kérat (**NR**, nombre de restes identifiables au moins anatomiquement ; **NMI**, nombre minimum d'individus). L'échantillon A correspond à celui donné dans les années 1980 à M. Pickford par L. Ginsburg ; les échantillons B correspondent aux trois blocs traités en 2018. Le NMI total n'est pas une addition des NMI de chaque échantillon, mais a été recalculé sur l'ensemble du matériel pour chaque taxon. Les micromammifères indet. et Anoures indet. n'ont pas été pris en compte dans le décompte des NMI totaux.

Taxons	Échantillon B									
	Échantillon A		Échantillon B						TOTAL	
	NR	NMI	Bloc 1		Bloc 2		Bloc 3		NR	NMI
<i>Gerbillus</i> cf. <i>grandis</i>	3	1	5	1	14	2	1	1	23	3
<i>Meriones</i> sp.	—	—	2	1	—	—	—	—	2	1
<i>Paraethomys geraadsi</i> n. sp.	39	9	16	3	58	9	5	2	118	16
<i>Mus kerati</i> n. sp.	—	—	13	3	21	7	—	—	34	7
<i>Praomys</i> cf. <i>pomeli</i>	—	—	1	1	2	1	3	1	6	2
<i>Ellobius</i> cf. <i>barbarus</i>	9	3	2	1	13	3	3	2	27	6
<i>Crocidura</i> cf. <i>maghrebiana</i>	7	3	1	1	7	2	—	—	15	3
<i>Crocidura</i> cf. <i>whitakeri</i>	1	1	1	1	5	1	—	—	7	2
Micromammifères indet.	1	1	32	2	81	3	10	1	124	(5)
<i>Discoglossus</i> sp.	—	—	1	1	—	—	—	—	1	1
Anoures indet.	—	—	—	—	2	1	—	—	2	(1)
Lacertidae	1	1	—	—	1	1	—	—	2	2
cf. <i>Malpolon</i> sp.	—	—	—	—	1	1	—	—	1	1
Total	61	18	74	13	205	27	22	6	362	44

TABLE 2. — Mesures de longueur et largeur (en mm) des molaires inférieures et supérieures des *Gerbillus* de Ben Kérat.

<i>Gerbillus</i>	N	L moy	L min	L max	σ	I moy	I min	I max	σ
M1	3	2,43	2,31	2,58	0,14	1,66	1,63	1,68	0,03
M2	4	1,42	1,31	1,48	0,08	1,46	1,41	1,5	0,04
m1	2	2,5	2,47	2,53	—	1,51	1,5	1,52	—
m2	2	1,5	1,45	1,55	—	1,44	1,36	1,51	—

de morphologie, nous attribuons les molaires de gerbilles de Ben Kérat à *Gerbillus* cf. *grandis* (Tong 1989). *G. grandis* est proche morphologiquement de *G. campestris*, mais outre une taille plus réduite, cette dernière se distingue notamment par des M1 avec un paracône orienté antéro-labiale et relié au protocône par une courte crête, alors que chez *G. grandis* le paracône est parallèle au protocône, ces deux derniers étant orientés labio-lingualement et largement unis. De plus, les m1 de *G. campestris* présentent un néolophide L moins haut que chez *G. grandis* (Tong 1989). La forme de Ben Kérat pourrait correspondre à la sous espèce *G. grandis minor* décrite par Geraads (1994, 2016a) à Oulad Hamida 1 (Grotte des Rhinocéros, Casablanca, Maroc), qui présente une taille un peu inférieure et des M1 avec des tubercules moins alternes que la sous-espèce nominale.

Il apparaît également qu'une révision d'une partie des collections serait nécessaire. Par exemple au sein du groupe des *G. campestris* fossiles la variabilité de taille est très grande (Fig. 4) et il est possible que parmi ces spécimens, notamment ceux datant du Pléistocène moyen, certains appartiennent à d'autres espèces (à Aïn Mefta par exemple).

Genre *Meriones* Illiger, 1811

Meriones sp.

MATÉRIEL. — NR = 2+ ; un fragment de M1 G et une M3 isolées (+ fragments d'email de molaires isolées non identifiables).

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Le genre *Meriones* Illiger, 1811 apparaît au Maghreb à la fin du Pléistocène inférieur, mais se développe surtout au cours du Pléistocène moyen, avec *M. maximus* Tong, 1986, *M. maghrebianus* Tong, 1989, *M. cherratae*, et le groupe des *M. shawii* Duvernoy, 1842/*M. grandis* Cabrera, 1907 actuelles (Stoetzel 2013). Les autres espèces actuelles, notamment celles adaptées aux milieux arides (*M. libycus* Lichtenstein, 1823, *M. crassus* Sundevall, 1842) sont rares dans le registre fossile, et c'est toujours le groupe *M. shawii*/*grandis* qui domine les assemblages dans les sites archéologiques du Pléistocène supérieur et de l'Holocène (Stoetzel 2013 ; Stoetzel et al. 2017). Les mériones présentent une morphologie dentaire très homogène d'une espèce à l'autre, et souvent seules la taille ou des analyses morphométriques plus poussées permettent de les discriminer efficacement. *M. maximus* présente une taille nettement plus importante que les autres représentants du genre, et les espèces actuelles *M. libycus* et *M. crassus* sont les plus petites. Parmi les espèces de taille moyenne, et bien que les données biométriques disponibles dans la littérature soient assez limitées, il semble que l'espèce fossile *M. maghrebianus* soit de plus grandes dimensions que *M. grandis*, et surtout que *M. shawii* (Stoetzel et al. 2010, 2017).

Malheureusement, la rareté et le mauvais état de conservation des restes de *Meriones* de Ben Kérat ne permettent pas une attribution spécifique précise. Cependant, la taille des restes de Ben Kérat (longueur de la M1 abimée = c. 3,06 mm ; M3 = 0,79 × 0,92 mm) semble se rapprocher davantage d'une espèce de taille moyenne comme *M. maghrebianus*, *M. grandis* ou *M. shawii* (Tong 1989 ; Stoetzel 2009 ; Stoetzel et al. 2010).

Sous-famille MURINAE Illiger, 1811

Genre *Paraethomys* Petter, 1968

Paraethomys geraadsi n. sp.

[urn:lsid:zoobank.org:act:F6265477-99EE-4BAF-A2D9-F3F53A51AA1D](https://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:act:F6265477-99EE-4BAF-A2D9-F3F53A51AA1D)

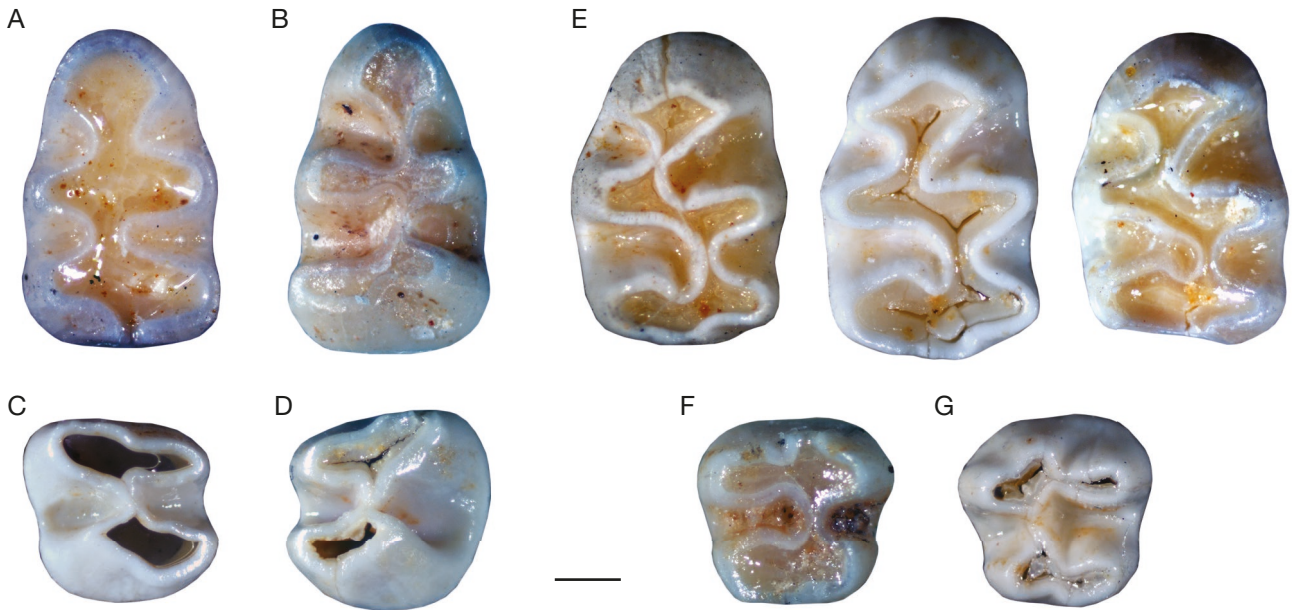


FIG. 3. — Exemples de molaires de *Gerbillus* cf. *grandis* de Ben Kérat en vue occlusale: A, m1 gauche; B, m1 droite; C, m2 gauche; D, m2 droite; E, trois M1 gauches; F, M2 gauche; G, M2 droite. Barre d'échelle: 0,5 mm.

HOLOTYPE. — Un fragment de maxillaire droit avec M1 en place (n° UCBL-FSL 99507; Ben Kérat, échantillon A; Collections de Géologie, UMR 5276 LGLTPE – CERESSE, Université Lyon 1).

MATÉRIEL. — NR = 118+; deux fragments de mandibules G (avec deux m1 et une m2 en place), cinq fragments de mandibules D (avec trois m1, quatre m2 et deux m3 en place), trois fragments de maxillaires G (avec deux M1 et une M2 en place), deux fragments de maxillaires D (avec deux M1 et une M2 en place), cinq m1 G, dix m1 D, quatre m2 G, douze m2 D, huit m3 G, sept m3 D, douze M1 G, trois M1 D, treize M2 G, six M2 D, quinze M3 G et onze M3 D isolées (+ fragments de molaires isolées non identifiées).

LOCALITÉ TYPE. — Ben Kérat, Oued Zénati, Algérie nord-orientale.

AUTRES SITES. — Jebel Ressay 4, sous la dénomination *Paraethomys* cf. *darelbeidae* Jaeger, 1975 (Mein & Pickford 1992).

DERIVATIO NOMINIS. — Nom dérivé de Denis Geraads, paléontologue au Muséum national d'Histoire naturelle (CR2P UMR 7207), qui a beaucoup contribué à la connaissance des faunes mammaliennes mio-plio-quaternaires d'Afrique du Nord notamment.

DIAGNOSE. — *Paraethomys* possédant les principales caractéristiques du genre, mais avec des molaires présentant une stéphanodontie modérée et une taille supérieure à toutes les autres espèces connues du genre. Sur la M1, le t6 est décalé postérieurement, isolé de t4-t5 par une « vallée » marquée; le t7 est absent ou réduit à une petite crête entre t8 et t4; le t9 est réduit, parfois simplement à un élargissement de la liaison entre t8 et t6. Sur la m1, le cp et le tma sont absents, ou réduits à un petit renflement d'émail; la marge cingulaire externe est modérément développée, avec c1 et c3 toujours présents, c2 fréquent. Sur la m2, tE réduit, c3 toujours présents, c1 très fréquent mais plus ou moins développé.

MESURES. — cf. Table 3.

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Le genre *Paraethomys* Petter, 1968 a connu une évolution et une diversification importantes depuis le Miocène supérieur

jusqu'à la fin du Pléistocène moyen, et présente une valeur biochronologique importante (Stoetzel 2013). Se succèdent ainsi: *Pa. miocaenicus* Jaeger, Michaux et Thaler, 1975 et *Pa. lissasfensis* Geraads, 1998 au Miocène, *Pa. debruijini* Coiffait-Martin, 1991 à la fin du Miocène et au Pliocène, puis *Pa. anomalus* De Bruijn, Dawson et Mein, 1970, *Pa. athmeniae* Coiffait et Coiffait, 1981, *Pa. chibensis* Coiffait-Martin, 1991, *Pa. pusillus* Coiffait-Martin, 1991, *Pa. smendovensensis* Coiffait-Martin, 1991 au Pliocène, avec la persistance au Pléistocène inférieure de *Pa. anomalus* accompagné de *Pa. chikeri* Jaeger, 1975, *Pa. rbiae* Jaeger, 1975, *Pa. mellahe*, puis *Pa. tighennifae* Jaeger, 1975, *Pa. darelbeidae* Jaeger, 1975, *Pa. filifilae* Petter, 1968 et *Pa. ras* Jaeger, 1975 au Pléistocène moyen. Le genre s'éteint ensuite au début du Pléistocène supérieur. Il se pourrait que certaines de ces espèces puissent être mises en synonymies, comme *Pa. filifilae* et *Pa. ras* (Jaeger 1975), ou *Pa. anomalus* et *Pa. debruijini* (Coiffait-Martin, 1991). De plus, certaines espèces ont été décrites dans le cadre de travaux universitaires non publiés (Coiffait-Martin 1991), et parfois dans un seul site (p. ex. *Pa. smendovensensis* à Oued Smendou, Algérie; *Pa. chibensis* à Oued Athmenia, Algérie). Mais ces travaux sont régulièrement cités dans la littérature, et participent à la connaissance et aux discussions sur la biodiversité passée des petits mammifères nord-africains, nous avons donc choisi de les prendre en considération.

Plusieurs lignées ont été identifiées au sein des *Paraethomys*, avec deux grands groupes: 1) le groupe nord africain, puisant ses origines dans le Turolien moyen: *Pa. miocaenicus* – *Pa. chibensis* – *Pa. chikeri* – *Pa. rbiae* – *Pa. tighennifae* – *Pa. darelbeidae*; *Pa. athmeniae* et *Pa. pusillus* (le plus petit *Paraethomys* connu) apparaissant comme deux outsiders d'origine locale mais ne s'inscrivant pas dans cette lignée; 2) le groupe d'origine européenne, puisant ses origines dans

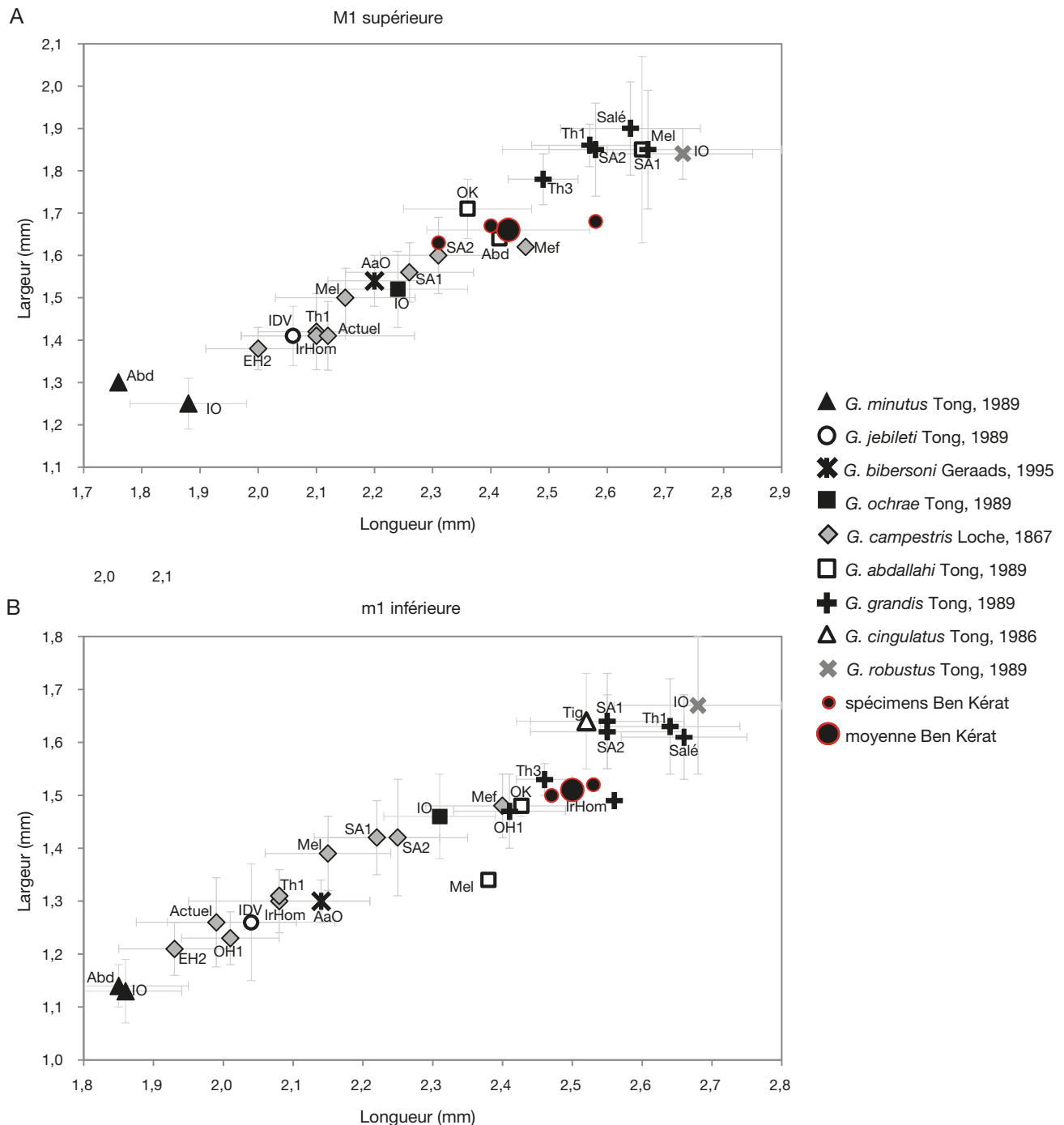


FIG. 4. — Remplacement des premières molaires supérieures (A) et inférieures (B) de *Gerbillus* de Ben Kérat au sein de la variabilité de taille d'autres gerbilles fossiles du Maghreb (Tong 1989; Geraads 1994, 1995, 2016a; Stoetzel 2009; Stoetzel *et al.* 2010; Geraads *et al.* 2013). Abréviations: **AaO**, Ahl al Oughlam; **Abd**, Sidi Abdallah; **Actuel**, spécimens actuels de *G. campestris* du Maroc; **EH2**, El Harourha 2; **IDV**, Irhoud Derbala Virage; **IO**, Irhoud Ocre; **IrHom**, Irhoud Hominidé (anciennement Irhoud Néanderthal); **Mef**, Ain Mefta; **Mel**, El Melah; **OH1**, Oulad Hamida 1; **OK**, Oued Kremia; **SA1**, Sidi Abderrahmane 1; **SA2**, Sidi Abderrahmane 2; **Salé**, Salé; **Th1**, Thomas 1; **Th3**, Thomas 3; **Tig**, Tighennif. Barres d'erreur: écart-type.

le Turolien terminal: *Pa. anomalus/debruijini* – *Pa. smend-ovens* – *Pa. filiflaelras*; *Pa. lissasfensis* se rapprocherait de cette lignée de par ses similitudes morphologiques avec les formes espagnoles (Jaeger 1975; Coiffait-Martin 1991; Geraads 1998). Au sein de chaque lignée on note une augmentation graduelle de la taille et de la stéphanodontie, ainsi que sur la M1 une réduction du t9, une inclinaison

du t6 vers l'arrière et la disparition du cingulum postérieur. Il serait trop long ici de décrire les caractéristiques dentaires de chaque espèce; nous en référons donc aux publications précédentes (Jaeger 1975; Ameur 1976; Ameur-Chehbeur 1988; Coiffait & Coiffait 1981; Coiffait-Martin 1991; Geraads 1994, 1995, 1998, 2002, 2016a; Renaud *et al.* 1999; Geraads *et al.* 2013).

TABLE 3. — Mesures de longueur et largeur (en mm) des molaires inférieures et supérieures des *Paraethomys* de Ben Kérat. *, seules les mesures des dents dont le « plateau » antérieur était visible (c'est-à-dire, non chevauché par la dent précédente) sont présentées ici.

<i>Paraethomys</i>	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M1	10	4,11	3,87	4,28	0,13	2,95	2,82	3,05	0,08
M2*	12	3,42	3,21	3,61	0,13	2,77	2,61	2,89	0,09
M3*	18	2,34	2,12	2,55	0,11	1,96	1,82	2,09	0,09
m1	13	3,69	3,51	4,05	0,15	2,42	2,31	2,53	0,06
m2*	12	2,77	2,69	2,83	0,05	2,5	2,34	2,58	0,08
m3*	13	2,47	2,34	2,6	0,08	2,06	1,96	2,21	0,07
Rangée inférieure	3	8,37	7,9	8,73	—	—	—	—	—

Les *Paraethomys* de Ben Kérat (Fig. 5) représentent une forme dérivée proche des formes pléistocènes et distincte des formes mio-pliocènes : grande taille ; M1 et M2 avec t7 absent (ou représenté par une petite crête) et t9 absent ou réduit (sous forme de liaison élargie entre t8 et t6), t1 et t3 plus ou moins au même niveau ; sur les m1, absence de tma (ébauche sur une seule dent), cp absent ou très réduit, tF relié à tE, crête entre tF et tD, tC décalé, présence de tubercules cingulaires labiaux bien développés (c1 et c3 toujours présents, parfois petit c2) ; stéphanodontie modérée (sur les molaires supérieures, parfois petit éperon postérieur sur t3 ; sur les molaires inférieures, crête longitudinale basse peu développée), loin d'atteindre le stade ultime de *Pa. ras*. À noter également la présence sur une M1 d'un petit tubercule accessoire sur le prélobe. Ainsi, bien qu'ils soient proches morphologiquement de *Pa. tighennifae* et *Pa. darelbeidae*, les restes de Ben Kérat diffèrent par une taille nettement supérieure (Table 3 ; Fig. 6) et une stéphanodontie moins prononcée. De plus, les M1 présentent systématiquement un t6 totalement isolé des t4-t5 par une profonde vallée (bien qu'une liaison puisse parfois apparaître chez les individus les plus âgés), un caractère qui se rencontre rarement chez les autres formes de *Paraethomys*. À Ben Kérat on observe également la présence fréquente d'un c1 plus ou moins développé sur les m2 (sur environ les $\frac{3}{4}$ des dents suffisamment intactes pour pouvoir observer sa présence/absence), alors que chez *Pa. tighennifae* et *Pa. darelbeidae* il est le plus souvent absent ou réduit à un bourgeon d'email (Jaeger 1975). Sur les M2 de Ben Kérat, le t3 est réduit mais encore bien individualisé en un petit tubercule arrondi, alors que chez *Pa. darelbeidae* le t3 est réduit à un bourrelet en forme de virgule (Jaeger 1975). La stéphanodontie est également très modérée sur les m2 et M2.

Nous sommes donc probablement en présence d'une nouvelle espèce, correspondant à une branche évolutive distincte des lignées connues des *Paraethomys* du Maghreb. À Ben Kérat on observe à la fois des caractères archaïques (faible stéphanodontie, persistance d'un c1 sur la plupart des m2 et d'un t3 bien individualisé sur les M2) et plus dérivés (grande taille, disparition du t9 sur les M1 et du cingulum postérieur sur les molaires inférieures). Considérant les caractères dentaires, il est possible que cette nouvelle espèce soit dérivée de *Pa. rbiae*, en suivant en Algérie orientale un chemin évolutif parallèle à celui de *Pa. tighennifae* et *Pa. darelbeidae* en Algérie occidentale et au Maroc. Jaeger (1975) émettait déjà l'hypothèse

d'une différenciation géographique, avec l'existence d'espèces différentes en zone atlantique et méditerranéenne d'une part, et dans les régions plus centrales d'autre part. Pour Ben Kérat, situé en Algérie orientale, il convient alors de mener plutôt des comparaisons avec d'autres sites du Maghreb oriental, en Tunisie notamment. Les seuls sites ayant livré des niveaux du Pléistocène moyen dans cette zone sont Jebel Ressay (loci 2, 3, 4 ; Tunisie ; Mein & Pickford 1992), Oued Serrat (Tunisie ; Martinez-Navarro *et al.* 2014), Bulla Regia 2 (Tunisie ; Jaeger 1975) et probablement Jebel Filfila (Algérie orientale ; initialement attribué au début du Pléistocène supérieur par Jaeger 1975). Jebel Ressay 4 apparaît particulièrement intéressant, car il a livré une « forme géante » de *Pa. cf. darelbeidae*, en association avec une forme plus petite identifiée comme *Pa. ras* (Mein & Pickford 1992). Le *Paraethomys* de Ben Kérat pourrait ainsi se rapprocher du *Pa. cf. darelbeidae* de grande taille de Jebel Ressay 4, dont l'âge a été estimé par les auteurs à une phase tardive du Pléistocène moyen, peut-être contemporain de Jebel Irhoud Hominidé, voire plus tardive encore. Mais ce matériel n'a pas fait l'objet de descriptions précises ni de mesures dans la publication, excepté un graphique avec le produit de la longueur et de la largeur de la moyenne des M1 (Mein & Pickford 1992). Dans les collections de l'Université de Lyon, le matériel se référant à Jebel Ressay 4 tient dans une petite boîte contenant seulement deux m3 d'*Ellobius*, une m1 et deux M2 de *Paraethomys*, une M3 de *Meriones*, une M3 de *Crociodura* et une canine de chiroptère. D'après les notes de P. Mein associées à la collection, il s'agit bien ici de tout le matériel de ce locus. Les mesures prises par ce dernier sur les spécimens de *Paraethomys* de Jebel Ressay 4 montrent que la m1 présente en effet une très grande taille (3,73 × 2,43 mm), dans la variabilité des m1 de Ben Kérat, et supérieure à toutes les autres espèces connues de *Paraethomys* du Maghreb (Table 3 ; Fig. 6).

Genre *Mus* Linnaeus, 1758

Mus kerati n. sp.

[urn:lsid:zoobank.org:act:6BD36F79-EF75-465A-A967-31A102055533](https://zoobank.org/act:6BD36F79-EF75-465A-A967-31A102055533)

HOLOTYPE. — Une M1 supérieure gauche (n° UCBL-FSL 99508 ; Ben Kérat, échantillon B-bloc 2 ; Collections de Géologie, UMR 5276 LGLTPE – CERES, Université Lyon 1).

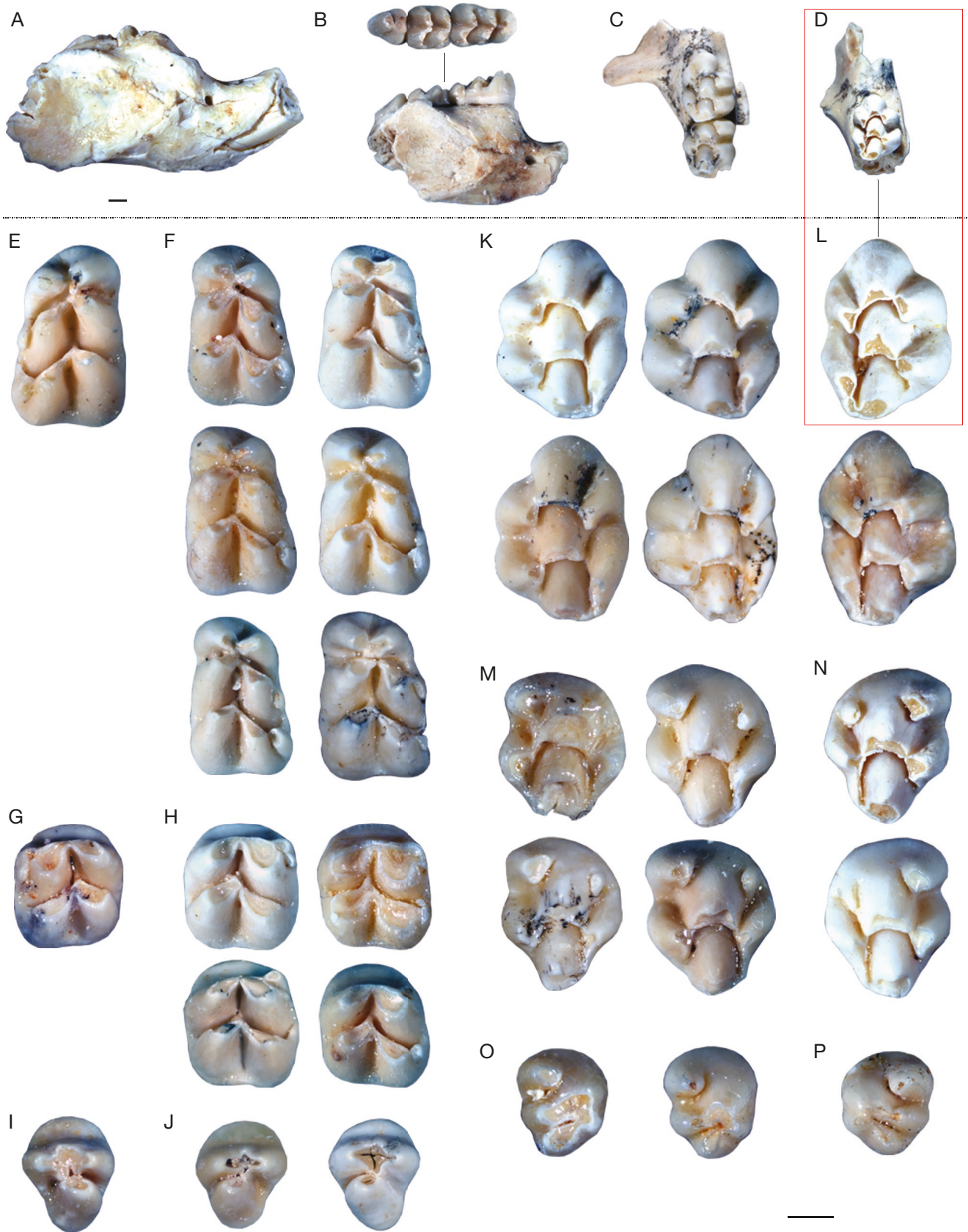


FIG. 5. — Exemples de restes de *Paraethomys geraadsi* n. sp. de Ben Kérat : **A**, mandibule droite édentée; **B**, mandibule droite avec m1-m2-m3 en place; **C**, maxillaire droit avec M1-M2 en place; **D**, maxillaire droit avec M1 en place; **E**, m1 gauche; **F**, six m1 droites; **G**, m2 gauche; **H**, quatre m2 droites; **I**, m3 gauche; **J**, deux m3 droites; **K**, quatre M1 gauches; **L**, deux M1 droites; **M**, quatre M2 gauches; **N**, deux M2 droites; **O**, deux M3 gauches; **P**, M3 droite. Encadré en rouge : spécimen type n° UCBL-FSL 99507. Barres d'échelle : 1 mm.

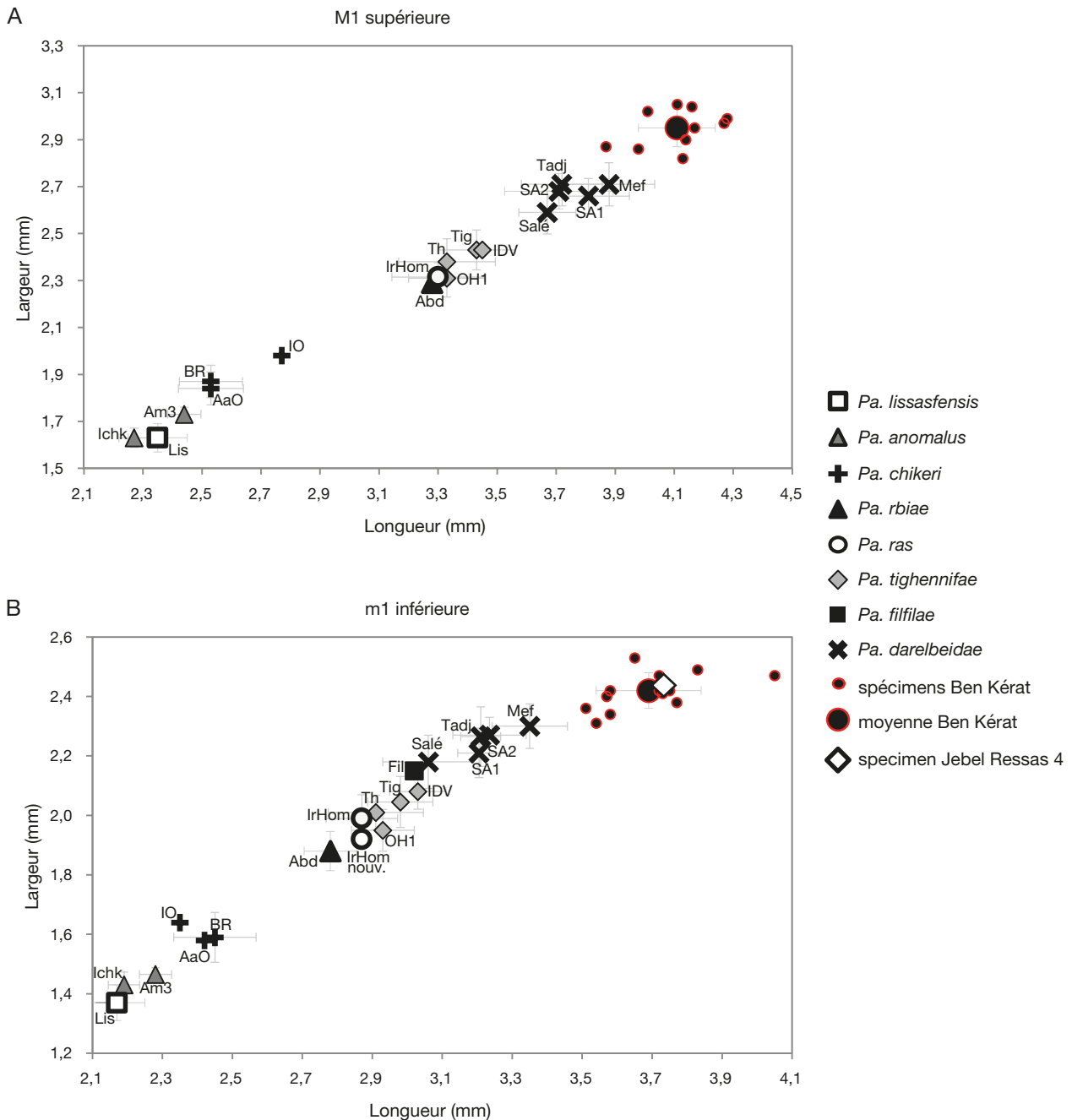


FIG. 6. — Remplacement des premières molaires supérieures (A) et inférieures (B) de *Paraethomys* de Ben Kérat et de Jebel Ressas 4 au sein de la variabilité de taille d'autres espèces fossiles de *Paraethomys* du Maghreb (Jaeger 1975; Geraads 1994, 1995, 1998, 2016a; Geraads *et al.* 2013). Abréviations: **AaO**, Ahl al Oughlam; **Abd**, Sidi Abdallah; **Am3**, Amama 3; **BR**, Bulla Regia; **Fil**, Jebel Filfila; **Ichk**, Lac Ichkeul; **IDV**, Irhoud Derbala Virage; **IO**, Irhoud Ocre; **IrHom**, Irhoud Hominidé (**IrHom nouv.**, nouvelles données Geraads *et al.* 2013); **JR4**, Jebel Ressas 4; **Lis**, Lissasfa; **Mef**, Ain Mefta; **OH1**, Oulad Hamida 1; **SA1**, Sidi Abderrahmane 1; **SA2**, Sidi Abderrahmane 2; **Salé**, Salé; **Tadj**, Tadjera; **Th**, carrière Thomas; **Tig**, Tighennif. Barres d'erreur: écart-type.

MATÉRIEL. — NR = 34; un maxillaire droit avec M1 D en place, sept M1 G, six M1 D, quatre M2 G, deux M2 D, quatre m1 G, trois m2 G, deux m2 D, deux m3 G et deux m3 D isolées, ainsi qu'un fragment de m3 ou M3 (non identifiable).

LOCALITÉ TYPE. — Ben Kérat, Oued Zénati, Algérie nord-orientale.

DERIVATIO NOMINIS. — Nom dérivé de la localité type, Ben Kérat.

DIAGNOSE. — *Mus* d'assez grande taille, dont les m1 présentent une taille proche des *M. spretus* Lataste, 1883 du Pléistocène,

mais dont les M1 présentent des dimensions supérieures en raison d'un allongement plus marqué du prélobe. Sur la M1, le t1 et le t4 sont décalés et étirés postérieurement, le prélobe est modérément allongé et porte parfois un tubercule plus ou moins développé. Sur les M2, le t3 est présent mais très réduit. Sur la m1, le cp est bien développé, il n'y a pas de c1 ou de marge cingulaire externe et les tubercules antérieurs sont inégaux, tF étant nettement plus développé que les autres et occupant une position plus médiane.

MESURES. — cf. Table 4.



FIG. 7. — Exemples de restes de *Mus kerati* n. sp. de Ben Kérat : **A**, quatre m1 gauches ; **B**, trois m2 gauches ; **C**, m2 droite ; **D**, cinq M1 gauches ; **E**, maxillaire droit avec M1 en place ; **F**, cinq M1 droites ; **G**, trois M2 gauches ; **H**, deux M2 droites. Encadré en rouge : spécimen type n° UCBL-FSL 99508. Barre d'échelle : 0,5 mm.

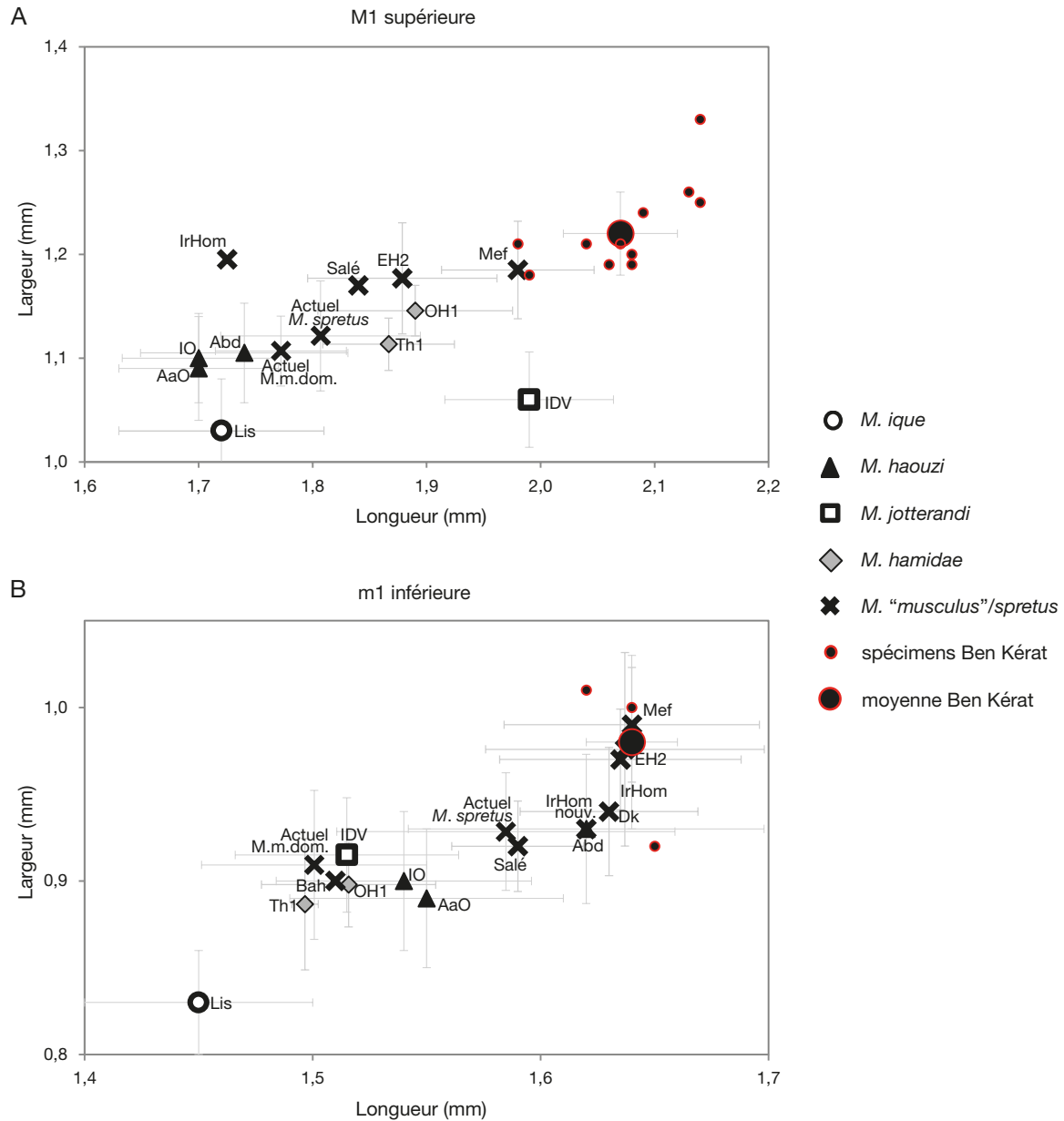


FIG. 8. — Remplacement des premières molaires supérieures (A) et inférieures (B) de *Mus* de Ben Kérat au sein de la variabilité de taille d'autres *Mus* fossiles du Maghreb (Jaeger 1975; Geraads 1994, 1995, 1998, 2016a; Darviche *et al.* 2006; Geraads *et al.* 2013). Abréviations: **AaO**, Ahi al Oughlam; **Abd**, Sidi Abdallah; **Bah**, Aïn Bahya; **Dk**, Doukkala; **EH2**, El Harhoura 2; **IDV**, Irhoud Derbala Virage; **IO**, Irhoud Ocre; **IrHom**, Irhoud Hominidé (**IrHom nouv.**, nouvelles données Geraads *et al.* 2013); **Lis**, Lissasfa; **Mef**, Aïn Mefta; **OH1**, Oulad Hamida 1; **Salé**, Salé. Barres d'erreur: écart-type.

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Les plus anciennes formes de *Mus* au Maghreb sont représentées par l'espèce *Mus ique* Geraads, 1998 au Miocène à Lissasfa (Geraads 1998). Se succèdent ensuite *Mus haouzi* Jaeger, 1975 au Pliocène et au Pléistocène inférieur, *Mus jotterandi* Jaeger, 1975 au Pléistocène inférieur et moyen, *Mus hamidae* Geraads, 1994 au Pléistocène moyen, puis l'espèce actuelle *Mus spretus* (anciennement dénommée *Mus musculus* Linnaeus, 1758) qui fait son apparition au cours du Pléistocène moyen et devient le seul représentant du genre au Pléistocène supérieur (Stoetzel 2013). Il semble qu'aucune lignée évolutive anagénétique ne puisse

être mise en évidence chez les souris du Maghreb, qui ont probablement connu différentes vagues de migrations depuis l'Afrique sub-saharienne (*M. jotterandi*) et l'est du Bassin méditerranéen (Stoetzel *et al.* 2013). Ces différentes espèces se distinguent bien par la taille et la morphologie dentaire. *M. haouzi* présente des dents de petite taille, des M1 larges avec un prélobe très court, un t2 réduit et un t1 très décalé distalement par rapport au t2, des m1 avec quatre cuspides antérieures de taille sub-égale et confluentes, un tma et un c1 fréquemment présents et bien développés (Jaeger 1975; Geraads 1995). *M. hamidae* présente également des petites molaires, les M1 ont un prélobe

TABLE 4. — Mesures de longueur et largeur (en mm) des molaires inférieures et supérieures des *Mus* de Ben Kérat.

Mus	N	L moy	L min	L max	σ	I moy	I min	I max	σ
M1	11	2,07	1,98	2,14	0,05	1,22	1,18	1,33	0,04
M2	4	1,29	1,23	1,36	0,05	1,05	0,97	1,13	0,07
m1	3	1,59	1,57	1,6	0,02	0,98	0,92	1,01	0,05
m2	5	1,1	1,06	1,2	0,06	0,97	0,88	1,05	0,07
m3	3	0,73	0,68	0,77	0,05	0,68	0,66	0,73	0,04

plus développé que chez *M. haouzi*, portant souvent un cingulum antérieur, et le t3 est plus décalé distalement que chez ce dernier ; sur les m1 le tF est uniquement relié au tE, relié ensuite labialement à tC, lui-même relié à TD, et il n'y a généralement pas de tma ni de c1 ; les m2 portent deux racines postérieures (Geraads 1994, 2016a). *M. jottelandi* présente des caractéristiques dentaires très proches des *Nannomys* Peters, 1876 africains : la M1 possède un prélobe très allongé portant fréquemment un cingulum ou une cuspidé antérieure supplémentaire, et un t9 réduit, alors que la m1 présente une cuspidé antérieure unique et très développée, et un cingulum postérieur réduit (Jaeger 1975). Les *M. spretus* des sites pléistocènes possèdent les plus grandes molaires parmi les souris nord-africaines (y compris les populations de *M. spretus* actuelles), les M1 présentent un prélobe court, un t3 plus réduit et un t1 et un t4 moins décalés distalement comparé à *M. haouzi* ou *M. hamidae*, la m1 porte quatre cuspidés antérieures confluentes avec un tE légèrement réduit par rapport à tF, le c1 est quasi-systématiquement présent et bien développé (Stoetzel *et al.* 2013). Notons également qu'une révision de certaines collections serait à envisager, notamment en ce qui concerne les souris dénommées « *Mus musculus* » lors d'études anciennes, qui seraient pour la plupart à réattribuer à *M. spretus*, voire à d'autres espèces fossiles.

Les M1 de Ben Kérat (Fig. 7) sont relativement étroites et présentent un prélobe assez long portant souvent un renflement, voire une petite cuspidé antérieure. Les m1 présentent un lobe antérieur quadrilobé asymétrique, avec un tE très réduit par rapport au tF, un cp développé, et une absence de c1 sur les spécimens observés. Les souris de Ben Kérat se rapprochent ainsi morphologiquement de *Mus hamidae*, bien que sur les rares m1 de Ben Kérat la position du tF apparaisse un peu plus médiane et que la liaison préférentielle du tF au tE puis au tC n'ait pas été observée. *M. hamidae* est connue à Oulad Hamida 1 (Geraads 1994, 2016a), Thomas 1 (Geraads 2002) et peut-être Oued Serrat (Martinez-Navarro *et al.* 2014). Mais les seules descriptions précises avec tableaux de mesures (mais sans les écarts-types) viennent d'Oulad Hamida 1 (Geraads 1994, 2016a), et la variabilité globale de l'espèce reste mal connue. Nous avons refait des mesures sur la base de photos de *Mus hamidae* de Oulad Hamida 1 et Thomas 1 (cf. Stoetzel *et al.* 2013) que nous avons intégrées à la Fig. 8. La taille des m1 de Ben Kérat sont nettement supérieures à cette dernière et se rapprochent des grands *M. spretus* pléistocènes. La taille des M1 apparaissent encore plus

grandes. Mais la morphologie dentaire diffère nettement de *M. spretus*, notamment par des M1 avec un prélobe plus allongé, un t1 et surtout un t4 plus étirés vers l'arrière, un t9 moins réduit, et des m1 dépourvues de c1 avec une morphologie de prélobe différente. Il existe dans le matériel de Ben Kérat une variabilité notable en ce qui concerne la longueur du prélobe de la M1, ce qui peut expliquer la variabilité de taille de cette dent (Fig. 8). Ainsi les souris de Ben Kérat présentent une certaine proximité morphologique avec *M. hamidae*, mais une taille nettement plus grande qui se rapproche des plus grands *M. spretus* pléistocènes, avec des M1 plus longues en raison d'un prélobe plus développé, justifiant la création d'une nouvelle espèce pour le matériel de Ben Kérat.

Genre *Praomys* Thomas, 1915

Praomys cf. *pomeli* Jaeger, 1975

MATÉRIEL. — NR = 6 ; une m1 D isolée (2,00 × 1,63 mm), une M2 D isolée (2,64 × 1,61 mm), une m2 G isolée (1,89 × 1,60 mm), une m3 G isolée (1,36 × 1,13 mm) et deux m3 D isolées (1,35 × 1,21 mm ; 1,23 × 1,09 mm).

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Les restes d'un Muridae de taille moyenne, plus grand que *Mus* mais largement plus petit que *Paraethomys* Petter, 1968, ont été attribués au genre *Praomys* Thomas, 1915 (Jaeger 1975 ; Geraads 1994, 1995, 2016a). Le genre *Praomys*, d'affinité africaine, fait son apparition en Afrique du Nord dès la fin du Miocène, avant de se diversifier de façon importante dans cette région (Stoetzel 2013) : *Pr. skouri* Jaeger, 1975 au Pliocène et au Pléistocène inférieur, *Pr. abdallahi* Jaeger, 1975 au Pléistocène inférieur, *Pr. eghrisae* Jaeger, 1975 au Pléistocène inférieur et moyen, *Pr. pomeli* Jaeger, 1975 et *Pr. darelbeidae* Geraads, 1994 au Pléistocène moyen. Comme pour *Paraethomys*, le genre *Praomys* disparaît au Pléistocène supérieur. Bien que la morphologie dentaire soit très proche d'une espèce à l'autre, il existe des différences marquées du point de vue de la taille : *Pr. skouri* est la plus petite, puis viennent *Pr. darelbeidae*, *Pr. abdallahi*, *Pr. eghrisae*, et enfin *Pr. pomeli* qui est la plus grande (Jaeger 1975 ; Geraads 1994, 2016a).

La M2 de Ben Kérat (Fig. 9) porte un t1 très développé et un t3 réduit mais encore bien individualisé, tous deux étant reliés par une petite crête transversale antérieure, mais basse et peu développée. La m1 porte quatre cuspidés antérieures subégales et confluentes, une ébauche de tma (sous forme d'un petit renflement d'email), un c1 bien développé et individualisé, et un c4 réduit à un bourrelet d'email. La m2 porte également un c1 bien développé et un tE bien marqué. Les grandes dimensions des molaires de Ben Kérat les rapprocheraient davantage de *Pr. pomeli* (Fig. 10) mais la rareté et la mauvaise conservation du matériel nous incitent à rester prudents et à limiter l'attribution de ces spécimens à *Praomys* cf. *pomeli*.

Famille CRICETIDAE Fisher, 1817
Sous-famille ARVICOLINAE Gray, 1821
Genre *Ellobius* Fischer, 1814

Ellobius cf. *barbarus* Pomel, 1892

MATÉRIEL. — N = 27+ ; deux M1 G, une M1 D, deux M3 G, une M3 D, cinq m1 G, trois m1 D, deux m2 G, deux m2 D, six m3 G et trois m3 D isolées (+ fragments d'émail de molaires isolées non identifiées).

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Ellobius Fischer, 1814 est le seul Arvicolinae ayant jamais existé au Maghreb, et seulement au cours du Pléistocène moyen (Stoetzel 2013). Venu du Proche-Orient, son histoire évolutive en Afrique du Nord diffère de celle des populations asiatiques. Se succèdent ainsi plusieurs espèces au cours du Pléistocène moyen : *E. africanus* Jaeger, 1988, *E. atlanticus* Jaeger, 1988, *E. barbarus* Pomel, 1892, *E. zimae* Jaeger, 1988, avant de disparaître au Pléistocène supérieur. Certains auteurs suggèrent que le genre *Ellobius* aurait pu s'éteindre plus tôt au Maghreb occidental (Maroc et ouest de l'Algérie) qu'au Maghreb oriental (Tunisie) (Mein & Pickford 1992). De plus, sa présence à Tighennif, dont l'âge serait potentiellement à reculer considérablement d'après des études récentes (Sahnouni *et al.* 2018b ; Pickford 2020), pourrait également refléter une présence au Maghreb dès le Pléistocène inférieur (à confirmer avec l'analyse du matériel microfaunique des fouilles récentes ; Saidani, thèse en cours). Trois de ces espèces représenteraient une lignée anagénétique : *E. africanus* – *E. atlanticus* – *E. barbarus*. Au cours du temps, on observe une augmentation progressive de la taille des molaires (longueur et largeur), une augmentation de l'indice d'hypsodontie, un développement d'échancrures d'émail, l'angle rentrant lingual 1 des M2 devient plus profond et plus large et le lobe antérieur des m1 se simplifie (Jaeger 1975, 1988). *E. zimae* serait issu d'une autre lignée (s'enracinant peut-être chez *E. africanus*) et présente des caractères dentaires un peu distincts, comme la disparition de la racine linguale sur les M1, des m3 réduites, des m1 à deux racines avec un lobe antérieur large et court et un moindre développement des échancrures d'émail (Jaeger 1988). Au sein de la lignée *E. africanus* – *E. atlanticus* – *E. barbarus*, *E. africanus* est le plus petit, l'indice d'hypsodontie est faible, les molaires inférieures sont plus étroites, le lobe antérieur de la m1 est large et complexe avec de nombreux replis d'émail, les échancrures d'émail sont peu développées, les M2 et m2 sont nettement moins longues que les M1 et m1. *E. atlanticus* a une taille et un degré d'hypsodontie intermédiaires entre *E. africanus* et *E. barbarus*, le lobe antérieur de la m1 est court mais large (étendu du côté lingual), lisse et dépourvu de plissements d'émail, les échancrures d'émail sont peu développées, les M2 sont presque aussi longues que les M1. *E. barbarus* est le plus grand (molaires plus longues et plus larges), l'indice d'hypsodontie est plus important que chez les autres espèces fossiles (mais inférieur aux espèces actuelles), les échancrures d'émail sont relativement élevées,

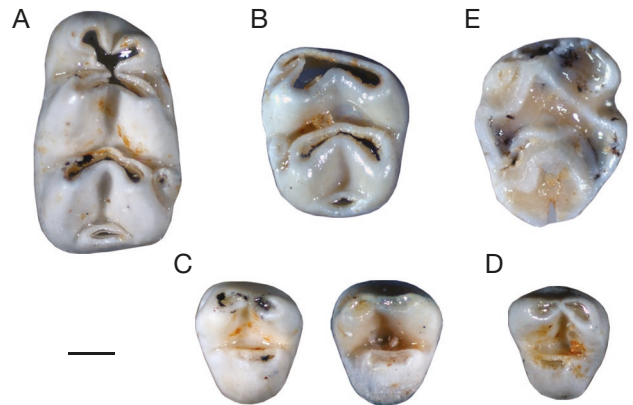


Fig. 9. — Exemples de molaires de *Praomys* cf. *pomeli* de Ben Kérat en vue occlusale : A, m1 droite ; B, m2 gauche ; C, deux m3 droites ; D, m3 gauche ; E, M2 droite. Barre d'échelle : 0,5 mm.

le lobe antérieur de la m1 est simple, étroit et allongé mais porte parfois un ou deux plissements d'émail sur le rebord antéro-labial, la racine linguale de la M1 est réduite, les M3 sont plus réduites (Jaeger 1988 ; Geraads 1994, 2016a). Chez les représentants asiatiques actuels (*E. lutescens* Thomas, 1897, *E. fuscocapillus* Blyth, 1843, *E. talpinus* Pallas, 1770), la taille est plus réduite, le degré d'hypsodontie est plus important, les échancrures d'émail sont plus élevées, la proportion des M2 et m2 est moindre, sur la m1 le lobe antérieur est large et plus simple (pas d'incisions labiales ou linguales) et des différences existent également au niveau de l'ouverture des angles rentrants linguaux et de la position respective des triangles (Jaeger 1988).

Au moins deux m1 de Ben Kérat (Fig. 11) présentent plusieurs indentations sur leur lobe antérieur (la plupart des dents sont abimées sur leur partie antérieure), un caractère qui est habituellement plutôt associé aux formes anciennes (comme *E. africanus*), bien qu'il se retrouve aussi parfois chez *E. barbarus* (Jaeger 1988). De plus, l'indice d'hypsodontie observé dans le matériel de Ben Kérat est assez modéré (moy 0,83 ; min 0,73 ; max 1,02), se rapprochant davantage de *E. africanus* (0,92 à Tighennif) ou *E. atlanticus* (1,03 à la carrière Thomas) que de *E. barbarus* (1,14 à Ain Mefta) (Jaeger 1988 ; Table 7). Il faut cependant garder à l'esprit que la valeur de l'indice d'hypsodontie peut légèrement varier avec l'âge individuel et l'usure dentaire (Chaline 1972). Les spécimens de Ben Kérat présentent de plus une taille particulièrement importante, se situant dans la variabilité haute de *E. barbarus*, voire au-delà (Table 5 ; Fig. 12), les m2 et m3 sont peu réduites, et les molaires inférieures sont relativement larges (Table 6). Ainsi, les restes de Ben Kérat se rapprochent davantage de *E. barbarus*, malgré un indice d'hypsodontie plus modéré et une taille un peu plus importante. Devant la faible quantité de matériel et son mauvais état de préservation, nous préférons rester prudents et limiter l'attribution à *E. cf. barbarus*. Les différences observées pourraient aller dans le sens de l'hypothèse de « différenciations géographiques » liées à des conditions climatiques locales particulières déjà évoquée par Jaeger (1988) pour *E. zimae* par exemple.

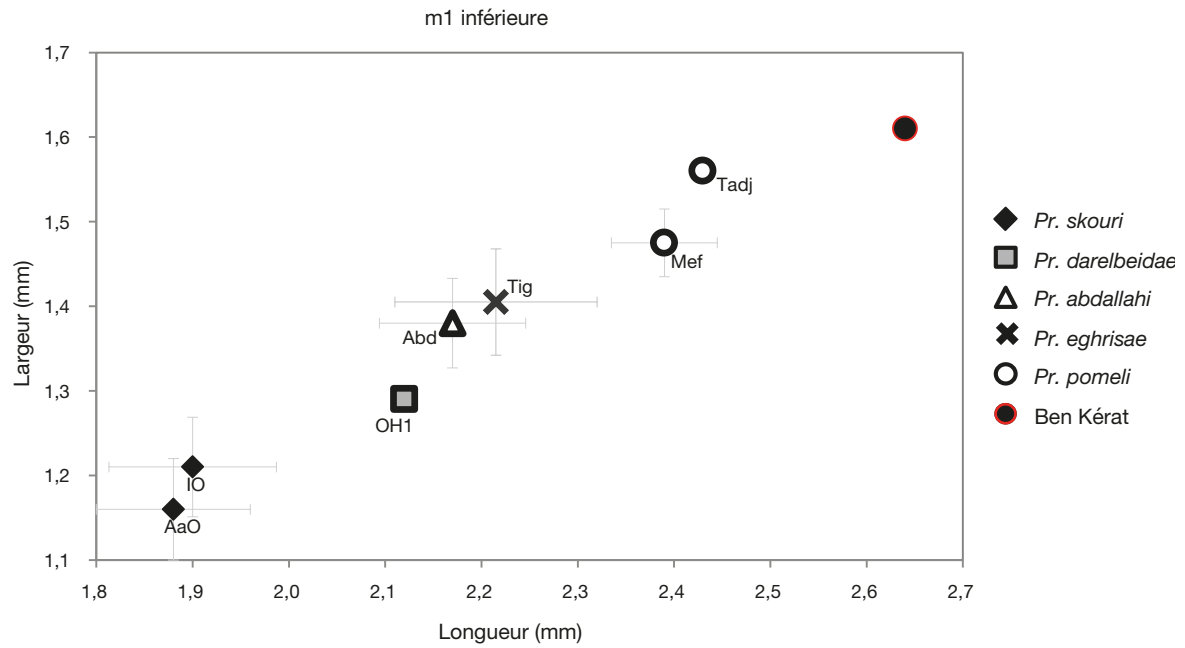


FIG. 10. — Remplacement de la m1 de *Praomys* de Ben Kérat au sein de la variabilité de taille d'autres *Praomys* fossiles du Maghreb (Jaeger 1975; Geraads 1994, 1995, 2016a). Abréviations: **AaO**, Ahl al Oughlam; **Abd**, Sidi Abdallah; **IO**, Irhoud Ocre; **Mef**, Ain Mefta; **OH1**, Oulad Hamida 1; **Tadj**, Tadjera; **Tig**, Tighennif. Barres d'erreur: écart-type.

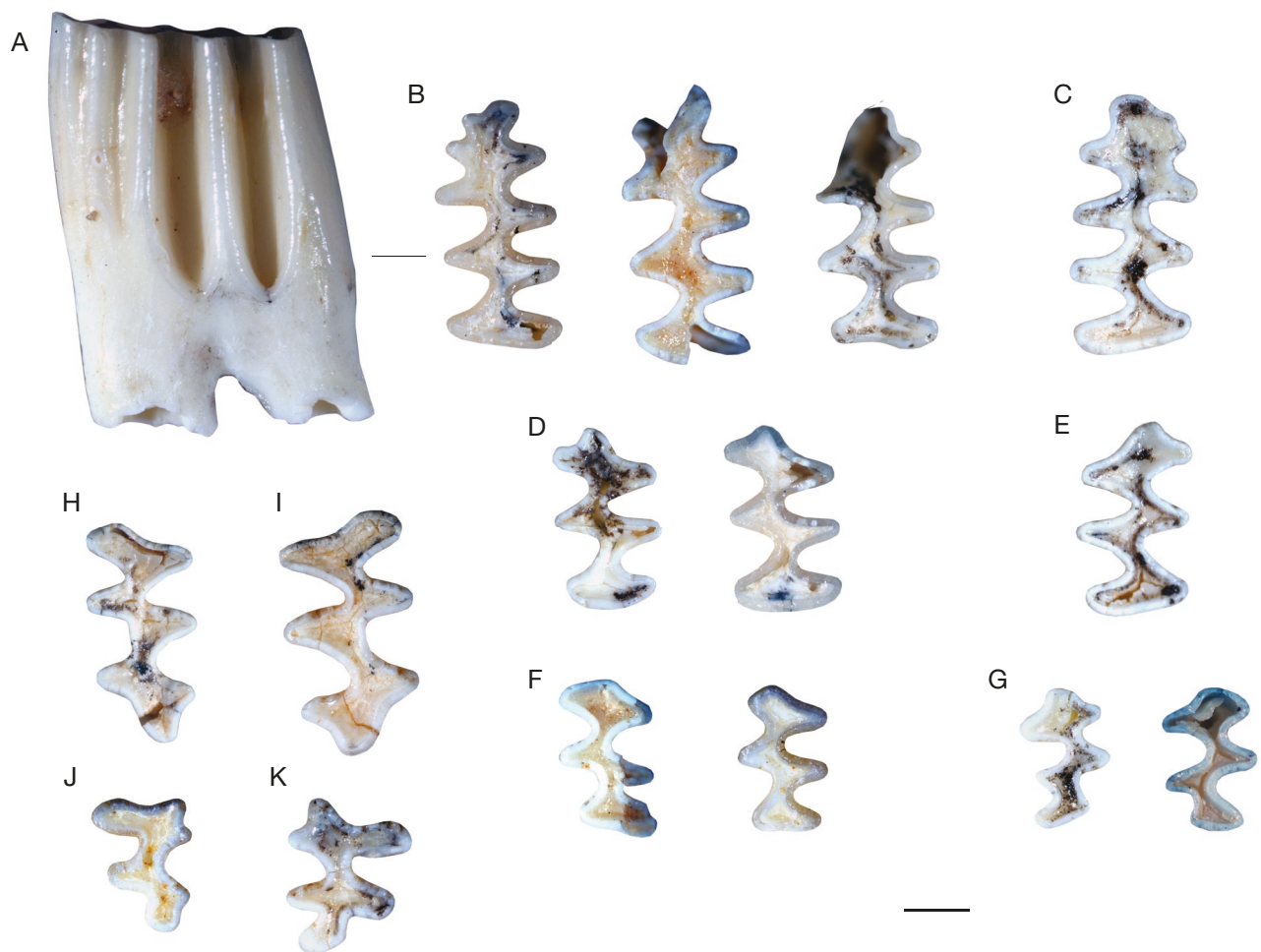


FIG. 11. — Exemples de molaires d'*Ellobius* de Ben Kérat en vue latérale (**A**) et occlusale (**B-K**): **A** et **B**, trois m1 gauches; **C**, m1 droite; **D**, deux m2 gauches; **E**, m2 droite; **F**, deux m3 gauches; **G**, deux m3 droites; **H**, M1 gauche; **I**, M1 droite; **J**, M3 gauche; **K**, M3 droite. Barre d'échelle: 1 mm.

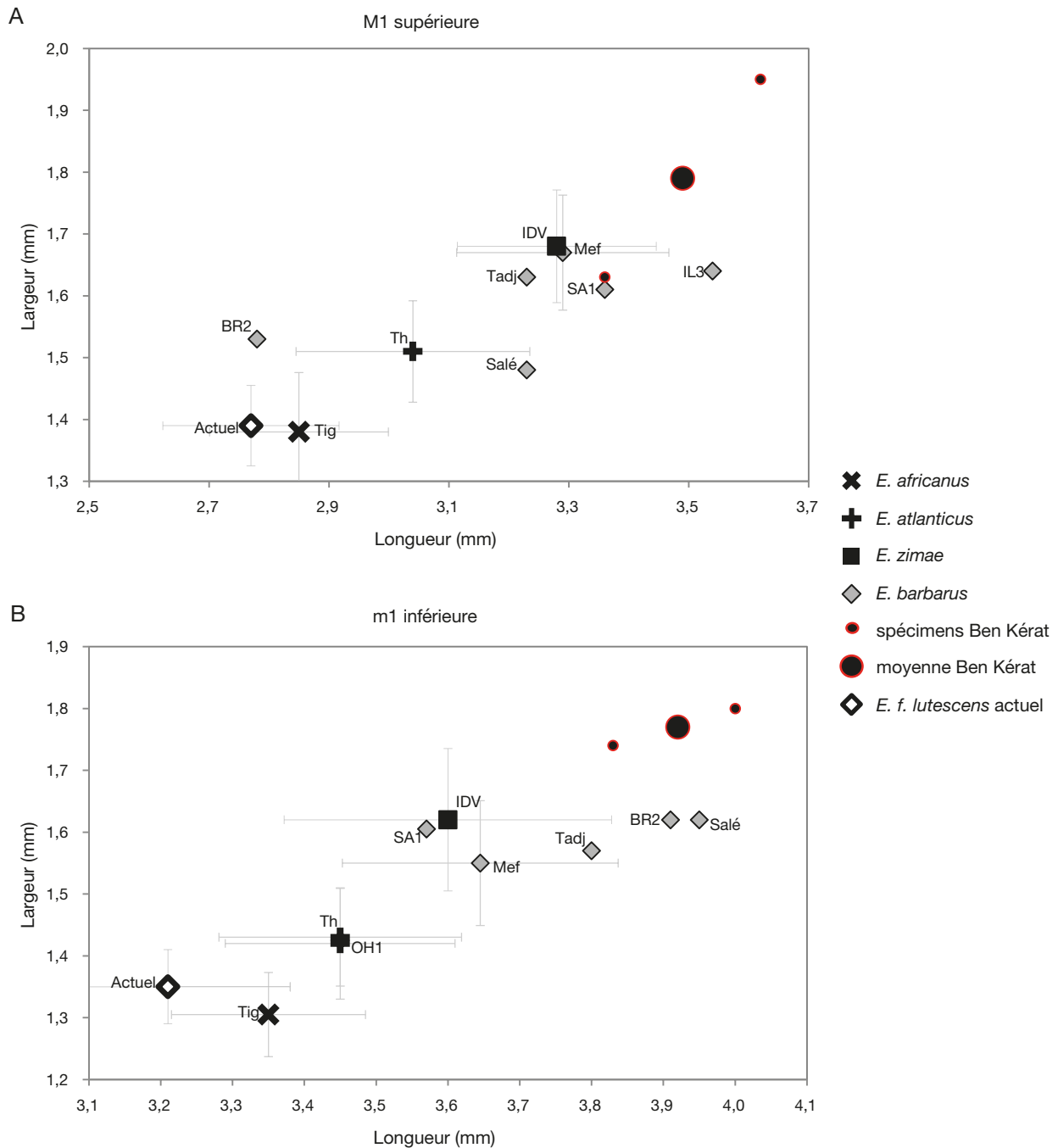


FIG. 12. — Remplacement des premières molaires supérieures (A) et inférieures (B) d'*Ellobius* de Ben Kérat au sein de la variabilité de taille d'autres *Ellobius* fossiles du Maghreb (Jaeger 1988; Geraads 1994, 2016a). Abréviations : **Actuel**, spécimens actuels d'Iran ; **BR2**, Bulla Regia 2 ; **IDV**, Irhoud Derbala Virage ; **IL3**, Irhoud Lanz 3 ; **Mef**, Aïn Mefta ; **OH1**, Oulad Hamida 1 ; **SA1**, Sidi Abderrahmane 1 ; **Salé**, Salé ; **Tadj**, Tadjera ; **Th**, carrière Thomas ; **Tig**, Tighennif. Barres d'erreur : écart-type.

Ordre SORICOMORPHA Gregory, 1910
 Famille SORICIDAE Fischer, 1814
 Sous-famille CROCIDURINAE Milne-Edwards, 1872

Genre *Crocidura* Wagler, 1832

REMARQUES

En Afrique du Nord, le genre *Crocidura* (musaraignes à dents blanches) apparaît au Pléistocène inférieur, et connaît ensuite

une diversification importante (Stoetzel 2013) : *C. jaegeri* Rzebik-Kowalska, 1988 (Pléistocène inférieur), *C. abdalahi nomen nudum* d'après Vergilino (1999) (Pléistocène inférieur), *C. darelbeidae* Geraads, 1993 (Pléistocène inférieur et moyen), *C. thomasi nomen nudum* d'après Vergilino (1999) (Pléistocène moyen), *C. maghrebiana* Hutterer, 1991 (Pléistocène moyen), *C. marocana* Rzebik-Kowalska, 1988 (Pléistocène moyen), *C. tadjerensis nomen nudum* d'après Vergilino (1999) (Pléistocène moyen), *C. russula* Hermann,

TABLE 5. — Mesures de longueur et largeur (en mm) des molaires inférieures et supérieures des *Ellobius* de Ben Kérat.

<i>Ellobius</i>	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M1	2	3,49	3,36	3,62	—	1,79	1,63	1,95	—
M3	2	2,15	1,99	2,3	—	1,65	1,51	1,79	—
m1	2	3,92	3,83	4	—	1,77	1,74	1,8	—
m2	3	2,84	2,77	2,96	0,1	1,5	1,36	1,74	0,13
m3	3	2,14	2,08	2,2	0,06	0,89	0,8	1,02	0,11

TABLE 6. — Proportion relative des molaires (% par rapport à la longueur de la M1 ou m1), rapport de la largeur sur la longueur de la m1 (l/L m1) et indice d'hypsodontie (lh max) des *Ellobius* fossiles du Maghreb incluant le matériel de Ben Kérat (données de référence issues de Jaeger 1988).

Espèce	Origine	Proportion relative des molaires						l/L m1	lh max
		M1	M2	M3	m1	m2	m3		
<i>E. f. lutescens</i>	Actuel Iran	100	82,3	67,5	100	65	56	0,42	1,3
<i>E. africanus</i>	Tighennif	100	87,7	66,3	100	66,6	51,6	0,39	0,92
<i>E. atlanticus</i>	Thomas	100	95,1	66,3	100	73,9	58,3	0,41	1,03
<i>E. barbarus</i>	Aïn Mefta	100	90,6	59	100	71,9	57,3	0,43	1,14
<i>E. zimae</i>	Irhou Derbala Virage	100	89	58,8	100	74,4	48,9	0,45	1,13
<i>Ellobius</i> sp.	Ben Kérat	100	—	61,6	100	72,5	55,2	0,45	1,02

1780 (depuis le Pléistocène inférieur, encore présente actuellement), *C. viaria* Geoffroy Saint-Hilaire, 1834 (depuis le Pléistocène moyen, encore présente actuellement), *C. tarfayensis* Vesmanis & Vesmanis, 1980 (depuis le Pléistocène moyen, encore présente actuellement), *C. whitakeri* de Winton, 1898 (depuis le Pléistocène moyen, encore présente actuellement). La position taxinomique de certaines espèces est encore débattue, notamment *C. jaegeri* qui appartiendrait plutôt au genre *Suncus* Ehrenberg, 1832 (Butler 1998; Vergilino 1999), ainsi que d'autres espèces décrites dans le cadre de travaux universitaires non publiés (*C. abdallahi*, *C. thomasi*, *C. tadjerensis*; Vergilino 1999), parfois dans un seul site, et qui nécessitent une révision. Il est de plus difficile de connaître précisément les relations phylogénétiques entre ces différentes espèces. Mais plusieurs groupes de taille ont été reconnus, et sur cette base deux espèces semblent présentes à Ben Kérat.

Crociodura cf. *maghrebiana* Hutterer, 1991 : 249

Crociodura cf. *darelbeidae* Geraads, 1993 : 282, n. syn.

MATÉRIEL. — NR = 15; cinq fragments de mandibules G (trois édentées, une avec m1-m2 en place, une avec m2-m3 en place), un fragment de mandibule D (avec m1-m2 en place), deux fragments de maxillaire G (un avec P4 en place, un avec M1 en place), une unicuspidé isolée (u2 ?), deux m1 G, une m1 D, un fragment de m2 G, une incisive inférieure G et une incisive supérieure D isolées.

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

D'après certains auteurs, *C. darelbeidae* Geraads, 1993 serait à mettre en synonymie avec *C. maghrebiana* Hutterer, 1991 (Butler 1998; Vergilino 1999; Geraads 2016b) et nous les désignons donc sous le terme *C. maghrebiana*. Elles présentent une grande taille, proche de l'actuelle *C. viaria*, bien que certains caractères dentaires et métriques les séparent (Rzebik-Kowalska 1988b; Hutterer 1991; Geraads 1993, 2016b).

À Ben Kérat, deux fragments de mandibules, robustes et de grande taille, se rapprochent du groupe *C. maghrebiana* – *viaria* (Table 7; Fig. 13). Le condyle en vue postérieure présente une forme en « L », avec la partie interne de la facette inférieure assez longue et courbée vers le bas, ce qui la rapproche de *C. maghrebiana*, alors que chez *C. viaria* la facette inférieure apparaît plus courte et transversale (Hutterer 1986; Geraads 1993, 2016b; Vergilino 1999). L'incisive inférieure de Ben Kérat se rapproche également de *C. maghrebiana*, avec un bord supérieur presque rectiligne, et un sillon lingual positionné plus ventralement que chez l'actuelle *C. viaria* (Geraads 1993, 2016b). Les molaires inférieures de Ben Kérat ne présentent pas de caractère particulier : le cingulum labial est épais et plus ou moins onduleux sur toute la longueur des dents, mais le cingulum lingual est incomplet, souvent limité au paraconide ; les m1 et m2 présentent un talonide fermé postéro-lingualement, l'hypolophide ne rejoint pas l'entoconide ; la m3 montre un talonide réduit dépourvu d'entoconide. L'incisive supérieure est massive, avec un talon épais, un cingulum labial bien marqué, et une forme globale qui se rapproche de *C. maghrebiana* (Geraads 1993, 2016b) et la distingue de l'actuelle *C. viaria* (qui présente notamment une échancrure marquée en avant du talon, cf. Hutterer 1986). La P4 de Ben Kérat montre un parastyle bien séparé de la cuspidé principale, bien qu'il apparaisse moins développé que sur le spécimen type de *C. maghrebiana* (Hutterer 1991) ; le cingulum labial est épais au niveau du parastyle et s'affine vers la partie postérieure de la dent ; la partie linguale de la P4 est de forme carrée. Ces caractères se rapprochent davantage de *C. maghrebiana* que de *C. viaria*, chez qui le parastyle est plus rapproché du paracone et le cingulum est plus restreint sur toute la longueur (Geraads 1993, 2016b; Vergilino 1999). Malheureusement l'absence de U3 *in situ* empêche l'observation de la position relative de cette dernière par rapport au parastyle de la P4 en vue

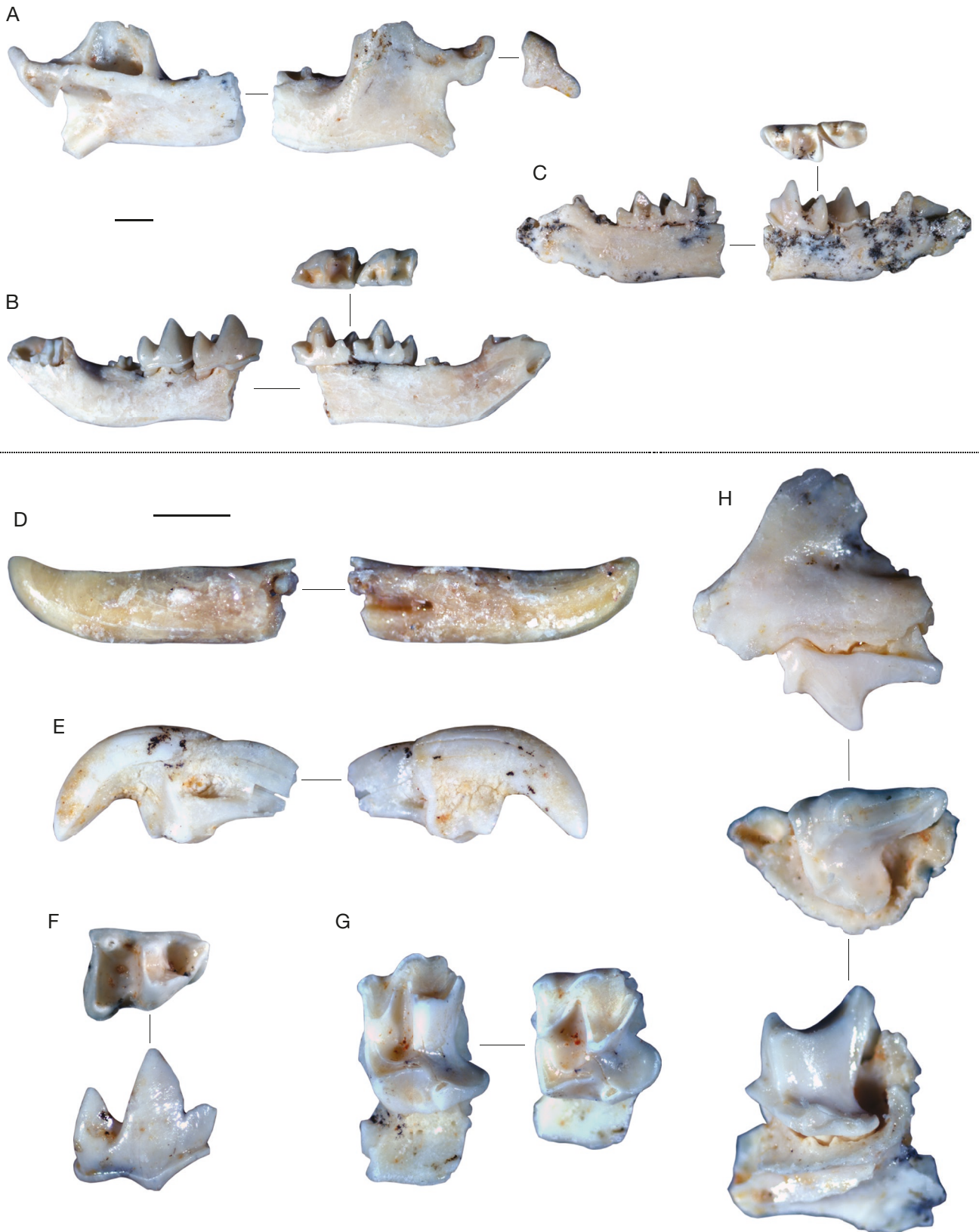


FIG. 13. — Exemples de restes de *Crocidura cf. maghrebiana* de Ben Kérat : **A**, fragment de mandibule gauche en vue linguale et labiale, et condyle en vue postérieure ; **B**, fragment de mandibule droite en vue labiale et linguale, et m1-m2 en vue occlusale ; **C**, fragment de mandibule gauche en vue linguale et labiale, et m2-m3 en place en vue occlusale ; **D**, incisive inférieure gauche en vue labiale et linguale ; **E**, incisive supérieure droite en vue linguale et labiale ; **F**, m1 droite en vue occlusale et labiale ; **G**, fragment de maxillaire gauche avec M1 en place en vue linguale et occlusale ; **H**, fragment de maxillaire gauche avec P4 en place en vue labiale, occlusale et linguale. Barres d'échelle : 1 mm.

TABLE 7. — Mesures (en mm) prises sur les mandibules et les dents inférieures et supérieures des crocidures de Ben Kérat. *, mesures approximatives (dent abîmée dans sa partie postéro-labiale).

Mesures		<i>Crocidura cf. maghrebiana</i>					<i>Crocidura cf. whitakeri</i>				
		N	moy	min	max	σ	N	moy	min	max	σ
Incisive inf.	L	1	3,82	—	—	—	0	—	—	—	—
	H		1,01	—	—	—		—	—	—	—
m1	L	5	1,61	1,57	1,7	0,05	0	—	—	—	—
	I		1,17	1,13	1,23	0,04		—	—	—	—
m2	L	3	1,64	1,56	1,68	0,07	0	—	—	—	—
	I		1,03	0,99	1,07	0,04		—	—	—	—
m3	L	1	1,33	—	—	—	0	—	—	—	—
	I		0,74	—	—	—		—	—	—	—
Mandibule Condyle	H (m2)	5	1,71	1,42	1,95	0,21	1	0,98	—	—	—
	HC	1	1,82	—	—	—	0	—	—	—	—
	LFS		0,89	—	—	—		—	—	—	—
	LFI		1,53	—	—	—		—	—	—	—
Incisive sup.	L	1	2,13	—	—	—	0	—	—	—	—
	LT		1,09	—	—	—		—	—	—	—
	H		1,46	—	—	—		—	—	—	—
P4	LB	1	2,09	—	—	—	2	1,73	1,65	1,8	—
	LL		1,21	—	—	—		0,86	0,85	0,87	—
	I		1,6	—	—	—		1,36	1,35	1,37	—
M1	LB	1	1,42*	—	—	—	3	1,38	1,3	1,45	0,08
	LE		1,14	—	—	—		1,05	0,98	1,16	0,09
	LL		1,57	—	—	—		1,31	1,15	1,41	0,14
	IA		1,85	—	—	—		1,56	1,46	1,62	0,09
	IP		1,95*	—	—	—		1,92	1,75	2,05	0,16
	LB		—	—	—	—	2	1,18	1,05	1,3	—
M2	LE	0	—	—	—	—		0,94	0,89	0,99	—
	LL		—	—	—	—		1,08	1,07	1,09	—
	IA		—	—	—	—		1,69	1,55	1,83	—
	IP		—	—	—	—		1,51	1,46	1,55	—
M3	L	0	—	—	—	—	1	0,64	—	—	—
	I		—	—	—	—		1,3	—	—	—

labiale. La M1 de Ben Kérat est relativement large avec un hypocône très développé, ce qui là encore rapproche davantage ce spécimen de *C. maghrebiana* que de *C. viaria* (Geraads 1993, 2016b). Ainsi, bien que le matériel de Ben Kérat soit assez limité et fragmenté, et qu'il paraisse un peu plus gracile que celui de la Grotte des Rhinocéros (Maroc), une majorité de critères va en faveur d'une attribution de ce matériel à *C. maghrebiana*. À noter qu'à Jebel Ressa 4, une M3 de crocidure a été attribué à *C. viaria* uniquement sur la base de sa grande taille (Mein & Pickford 1992; Mein, notes personnelles non publiées), mais sur ce seul critère elle pourrait tout aussi bien appartenir à *C. maghrebiana*.

Crocidura cf. whitakeri de Winton, 1898

MATÉRIEL. — NR = 7; un fragment de mandibule G (édentée), un fragment de mandibule D (édentée), trois fragments de maxillaires G (un avec U3-P4 en place, un avec M1 en place, un avec P4-M1-M2-M3 en place), deux fragments de maxillaires D (un avec M1 en place, un avec M2 en place).

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Un fragment de maxillaire présente une taille et une morphologie dentaire proches du groupe *C. marocana* – *tarfayensis* – *whitakeri* (Table 7; Fig. 14). Il est plus petit, plus

gracile, avec une M3 proportionnellement moins réduite que chez l'actuelle *C. russula*, et se rapproche de *C. whitakeri* (Rzebik-Kowalska 1988a). Nous pouvons également éliminer *C. abdallahi* et *C. tadjerensi* qui, bien qu'elles présentent des caractères morphologiques se rapprochant de *C. whitakeri* pour la première et de *C. suaveolens* Pallas, 1811 pour la seconde, sont de taille comparable à *C. russula* (Vergilino 1999). Le matériel de Ben Kérat se distingue aussi de *C. abdallahi* par les M1 et M2 qui présentent chez cette dernière un bord lingual de forme décalée et un hypocône réduit et bas (Vergilino 1999). L'actuelle *C. lusitania* Dollman, 1915 se distingue également par une taille nettement plus petite et une M3 plus réduite et fine (Hutterer 1986). La validité de l'espèce fossile *C. thomasi*, de taille légèrement supérieure à *C. whitakeri* (Vergilino 1999) reste encore débattue, et elle a été décrite sur certains critères difficilement applicables dans le cas du matériel fragmentaire de Ben Kérat (par exemple morphologie de la branche montante de la mandibule, caractères sur les unicuspidés inférieures). Nous gardons donc pour comparaison l'espèce fossile *C. marocana* et les actuelles *C. tariffayensis* et *C. whitakeri*. Certains auteurs pensent que *C. whitakeri*, *C. tariffayensis* et *C. canariensis* Hutterer, Lopez-Jurado & Vogel, 1987 (connue seulement dans les Iles Canaries et proche morphologiquement des deux dernières), pourraient être issues d'une même espèce

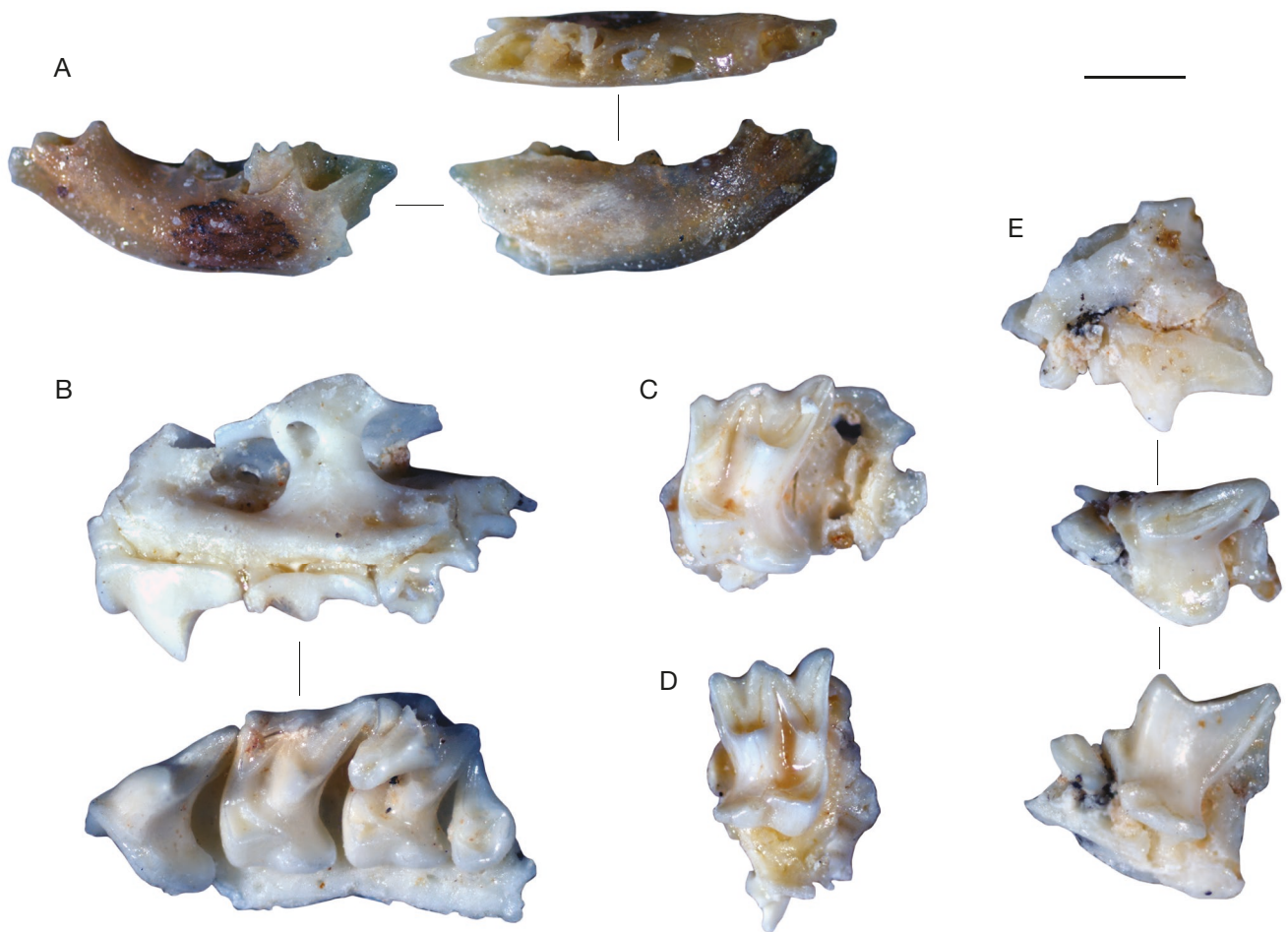


FIG. 14. — Exemples de restes de *Crocidura* cf. *whitakeri* de Ben Kérat: **A**, fragment de mandibule droite en vue labiale, linguale et occlusale; **B**, fragment de maxillaire gauche avec P4-M1-M2-M3 en place en vue labiale et occlusale (un fragment d'ossetment ou de dent est collé sur la M2); **C**, fragment de maxillaire gauche avec M1 en place en vue linguale; **D**, fragment de maxillaire droit avec M2 en place en vue linguale; **E**, fragment de maxillaire gauche avec U3-P4 en place en vue labiale, occlusale et linguale. Barre d'échelle: 1 mm.

ancestrale (Sara 1995; Vogel *et al.* 2006) qui pourrait être *C. marocana* (Kowalski & Rzebik-Kowalska 1991). *C. marocana* n'a été décrite qu'à Irhoud Derbala Virage (Rzebik-Kowalska 1988b). Cette espèce fossile montre de fortes similitudes avec l'actuelle *C. whitakeri*, mais s'en distingue par une taille un peu plus petite, un rapport différent par les tailles des unicuspidés supérieurs (non vérifiable dans le matériel de Ben Kérat) et des M1 et M2 plus larges et de forme plus carrée (Rzebik-Kowalska 1988b). La différenciation entre *C. tarfayensis* et *C. whitakeri* sur des critères ostéologiques n'est pas aisée (Hutterer 1986; Rzebik-Kowalska 1988a; Vergilino 1999; Vogel *et al.* 2006). Toutes deux possèdent des M1 et M2 fines à forte concavité postérieure (alors qu'elles sont de forme plus « carrée » chez *C. russula*) et une M3 réduite (mais proportionnellement moins que chez *C. russula*). Cependant, sur la P4 le parastyle est bien séparé du paracône chez *C. whitakeri*, alors qu'il est rapproché chez *C. tarfayensis*; le parastyle est plus haut que la U3 en vue labiale chez *C. whitakeri*, alors qu'il est de même hauteur chez *C. tarfayensis*; la M3 est plus courte

et étroite chez *C. tarfayensis* que chez *C. whitakeri* (qui présente une partie postérieure plus développée); la m3 de *C. tarfayensis* est relativement longue, avec un talon moins réduit et la persistance d'un entoconide, contrairement à *C. whitakeri* chez qui le talon est très réduit (non vérifiable dans le matériel de Ben Kérat). De plus, la répartition de *C. tarfayensis* semble être limitée à la côte atlantique du Maroc (Aulagnier *et al.* 2017).

À Ben Kérat la P4 montre un parastyle bien séparé du paracône, et apparaît plus proche de *C. whitakeri* bien que le parastyle se situe approximativement au même niveau que la U3 en vue labiale. Les M1 et M2 sont allongées, à l'instar de *C. whitakeri* ou *C. tarfayensis*, mais la M3 est assez large et apparaît plus proche de *C. whitakeri*. Malheureusement les critères mandibulaires ne sont pas observables à Ben Kérat en raison de l'état fragmentaire du matériel et l'absence de molaires inférieures. Sur la base des critères à la fois de morphologie de taille et de répartition géographique, nous attribuons le matériel de Ben Kérat à *C. cf. whitakeri*.

Micromammifères indéterminés

MATÉRIEL. — NR = 124+ ; trois vertèbres thoraciques, dix-sept vertèbres caudales, six centrums isolés de vertèbres, deux côtes, deux fémurs proximaux, trois têtes fémorales, trois fémurs distaux, une épiphyse distale de fémur isolée, deux tibias proximaux, une épiphyse proximale de tibia isolée, quatre diaphyses de tibias, deux tibias distaux, un humérus distal, trois poulies articulaires distales d'humérus isolées, deux ulnas proximaux, un radius proximal, trois fragments de scapulas, trois fragments de pelvis, cinq patellas, un carpe, un talus, deux calcaneums, vingt métapodes, trente phalanges, plusieurs fragments d'os crâniens, nombreux fragments de bandes d'émail d'incisives de rongeurs + plus spécifiquement identifiés comme appartenant à des soricomorphes : trois humérus proximaux, un humérus distal, une diaphyse d'humérus, une ulna proximale.

REMARQUES

Les éléments post-crâniens permettent rarement une identification précise des espèces de micromammifères (bien qu'il soit souvent au moins possible de discriminer rongeurs et soricomorphes, et que des tailles différentes aient été observées). Ils ont donc seulement été décomptés pour une évaluation globale du matériel de Ben Kérat, mais non étudiés plus précisément. De plus, le matériel de Ben Kérat est très fragmenté et très fragile. De très nombreuses esquilles, fragments de diaphyses d'os longs et d'émail d'incisives et de molaires de rongeurs non identifiables ont été observés mais non décomptés exhaustivement. Seuls les éléments les mieux conservés ont été listés ici.

Classe AMPHIBIA Gray, 1825
Ordre ANURA Fischer, 1813
Famille ALYTIDAE Fitzinger, 1843
Genre *Discoglossus* Otth, 1837

Discoglossus sp.

MATÉRIEL. — NR = 1 ; un fragment d'urostyle.

DESCRIPTION

Les restes de Discoglossidae découverts dans le site miocène de Beni Mellal (Maroc) ont tout d'abord été attribués au genre *Discoglossus* Otth, 1837 avant d'être réattribués au genre *Latoglossus* Hossini, 2000 (Hossini 2000). Les proches représentants de l'espèce actuelle *D. scovazzi* Camerano, 1878 (anciennement *D. pictus* Otth, 1837) apparaissent au Maghreb au Pléistocène inférieur-moyen (Tighennif, Denys *et al.* 1987 ; Oulad Hamida 1 – Grotte des Rhinocéros, Hossini 2000, 2001 ; Oued Serrat, Martinez-Navarro *et al.* 2014), et sont ensuite bien représentés au Pléistocène supérieur (Doukkala 2, Ould Sabar & Michel 1996 ; El Harhoura 2, Stoetzel 2009, Stoetzel *et al.* 2012) et à l'Holocène (Guenfouda, Aouraghe *et al.* 2010 ; El Harhoura 2, Stoetzel 2009, Stoetzel *et al.* 2012 ; Gueldaman, Saidani *et al.* 2016). L'urostyle de Ben Kérat présente des départs d'expansions osseuses de chaque côté de la région antérieure, deux cotyles antérieurs, une crête neurale réduite portant un sillon en vue dorsale (Fig. 15), des caractères propres au genre *Discoglossus* (Bailon 1999).

Anura indéterminés

MATÉRIEL. — NR = 2 ; deux fragments de tarse ou de métapodes ?

REMARQUES

Les tarse et les métapodes sont généralement des éléments peu discriminants, d'autant plus que le matériel de Ben Kérat est mal préservé, et ne peut pas être attribué à un genre d'anoure en particulier.

Classe REPTILIA Laurenti, 1768

Ordre SQUAMATA Oppel, 1811

REMARQUES

Les grandes familles actuelles de squamates sont connues au Maghreb depuis le Miocène, et des formes proches ou identiques aux espèces actuelles ont été observées dès le début du Pléistocène inférieur (Bailon 2000 ; Bailon *et al.* 2017). Malheureusement, en raison d'un manque de spécialistes, de matériel ostéologique de comparaison et d'une méconnaissance des caractères distinctifs, les identifications s'arrêtent souvent à la famille ou au genre, limitant les interprétations évolutives et biochronologiques au sein de ce groupe.

Sous-ordre SAURIA Macartney, 1802
Famille LACERTIDAE Oppel, 1811

Lacertidae indéterminés

MATÉRIEL. — NR = 2 ; une vertèbre thoracique, un fragment de dentaire (détruit lors de sa manipulation en raison de sa grande fragilité).

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

La vertèbre de lézard retrouvée à Ben Kérat (Fig. 16) est d'assez grande taille, de forme sub-quadrangulaire, procoele, avec un condyle et un cotyle de forme sub-circulaire ; la carène hémale est large et s'ouvre antérieurement vers les synapophyses, qui présentent un aspect globuleux ; il existe un système articulaire de type pseudozygosphène, bien que peu développé ; la neurépine est cassée (empêchant de voir le développement postérieur de la pointe inter-zygapophysaire). Ces caractères rapprochent plus cette vertèbre des Lacertidae que des Scincidae, chez qui les vertèbres sont plus allongées, avec des condyles et cotyles aplatis dorso-ventralement et une structure articulaire de type pseudozygosphène-pseudozygantrum (Bailon 1991).

Le fragment de dentaire est de très petite taille, et la morphologie générale difficile à observer (Fig. 16). Les dents y sont également mal conservées, on ne peut pas observer la morphologie ni le nombre des cuspidés, mais il s'agit de dents pleurodentes, isodontes, cylindriques, assez minces et espacées les unes des autres, semblables à ce qui peut être observé chez différentes espèces de petits Lacertidae (Bailon 1991 ; Blain 2005).

Sous-ordre SERPENTES Linnaeus, 1758
 Famille COLUBRIDAE Oppel, 1811
 Sous-famille COLUBRINAE Oppel, 1811
 Genre *Malpolon* Fitzinger, 1826

cf. *Malpolon* sp.

MATÉRIEL. — NR = 1 ; un fragment de vertèbre thoracique.

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

La vertèbre de colubriné de Ben Kérat (Fig. 17) est robuste, d'assez grande taille (longueur du centrum CL = c. 6,2 mm) et sans hypapophyses, alors que chez les Natricinés ces dernières sont présentes sur toutes les vertèbres dorsales (Bailon 1991). En vue ventrale, le centrum est allongé (CL/NAW = c. 1,45) et porte une carène hémale longue et fine sur toute sa longueur, avec des bords latéraux bien définis et un bord ventral « tranchant ». La grande taille et la morphologie de ce fragment de vertèbre le rapprochent du genre *Malpolon* (Bailon 1991 ; Bailon & Aouraghe 2002 ; Blain 2005 ; Stoetzel *et al.* 2008) mais son mauvais état de conservation ne permet pas une attribution certaine.

DISCUSSION

ORIGINE DE L'ASSEMBLAGE ET OBSERVATIONS TAPHONOMIQUES

Aucune analyse taphonomique précise du matériel n'a pu être entreprise en raison du mauvais état de conservation des ossements et de l'utilisation d'acide pour dissoudre les blocs de brèche (altérant également les surfaces osseuses et dentaires). D'après les descriptions fournies par Dareste, le matériel a été trouvé « dans les fentes (ou fissures) d'un petit massif calcaire néocomien récifal » (Fig. 1). Il pourrait donc s'agir soit d'une accumulation « naturelle » par chute des animaux dans une crevasse, soit d'une coprocoenose par accumulation de pelotes de rejection de rapaces qui se seraient perchés en aplomb. Malheureusement, l'état des surfaces dentaires et osseuses ne permet pas de vérifier cette hypothèse par la présence ou non de traces de digestion. À noter cependant que la plupart des éléments anatomiques sont représentés. Des traces caractéristiques d'oxydes de manganèse ont été observées sur la plupart des ossements (mais de faible étendue). Plusieurs molaires « creuses » et bandes d'émail d'incisives de rongeurs indiquent la dissolution de la dentine et une meilleure résistance de l'émail, probablement sous l'action du traitement chimique subit pour extraire les ossements des brèches consolidées. Nous avons également observé que le matériel issu du traitement des blocs de brèche en 2018 était plus abondant et plus diversifié que le premier échantillon donné à M. Pickford par L. Ginsburg dans les années 1980, laissant supposer un biais dans la représentation faunique et osseuse pour ce dernier (biais de tri ?).

INTERPRÉTATION BIOCHRONOLOGIQUE

La présence d'*Ellobius* et son association à *Gerbillus grandis*, *Meriones* sp., *Paraethomys geraadsi* n. sp., *Mus kerati* n. sp.,

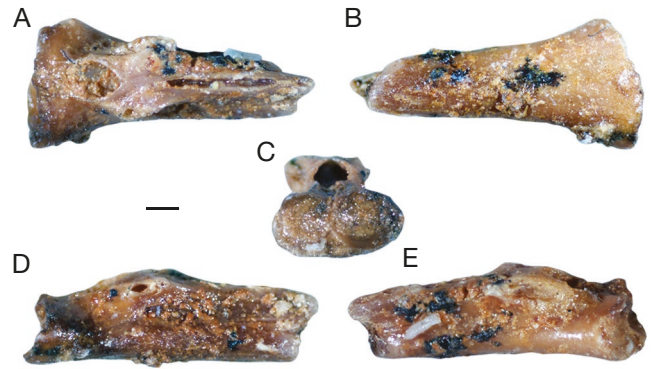


FIG. 15. — Urostyle de *Discoglossus* sp. de Ben Kérat : A, en vue dorsale ; B, en vue ventrale ; C, en vue antérieure ; D, en vue latérale gauche ; E, en vue latérale droite. Barre d'échelle : 0,5 mm.

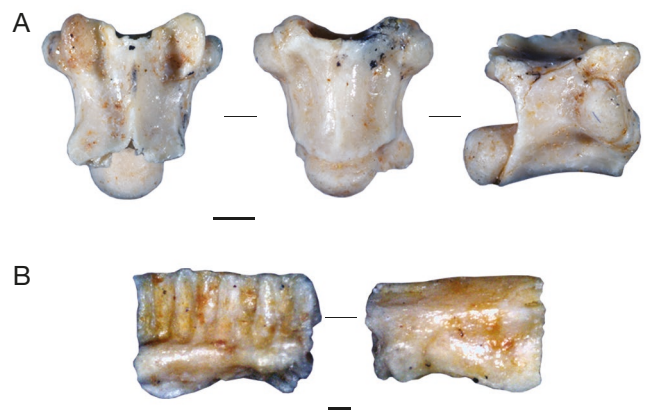


FIG. 16. — Restes de Lacertidae de Ben Kérat : A, vertèbre thoracique en vue dorsale, ventrale et latérale droite ; B, fragment de dentaire en vue médiale et latérale. Barres d'échelle : A, 1 mm ; B, 0,2 mm.

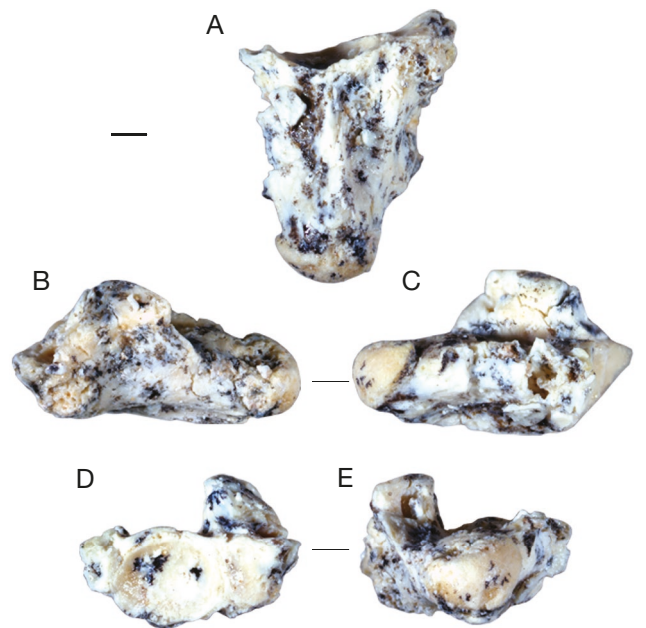


FIG. 17. — Vertèbre thoracique de serpent cf. *Malpolon* sp. de Ben Kérat : A, en vue ventrale ; B, en vue latérale droite ; C, en vue antérieure ; D, en vue postérieure (d). Barre d'échelle : 1 mm.

Praomys cf. pomeli et deux espèces de *Crocidura* (une grande et une petite) indique un âge Pléistocène moyen, proche des associations d'autres sites maghrébins datés de cette période tels que Carrière Thomas 1, Salé et Sidi Abderrahmane au Maroc, Aïn Mefta et Tadjera en Algérie, Bulla Regia et Jebel Ressay en Tunisie (Biozone 8; Stoetzel 2013). D'après les espèces identifiées, Ben Kérat apparaît plus jeune que Tighennif (700-800 ka à >1 Ma; Geraads *et al.* 1986; Hublin 2001; Sahnouni *et al.* 2018b; Pickford 2020), Oued Serrat (c. 700 ka; Martinez-Navarro *et al.* 2014) ou encore les sites de Casablanca (Grotte à Hominidés et Grotte des Rhinocéros, 700-600 ka; Raynal *et al.* 2002; Raynal & Mohib 2016). À noter que des études récentes (Sahnouni *et al.* 2018b; Pickford 2020) indiqueraient plutôt un âge Pléistocène inférieur pour la grande faune de Tighennif, mais les échantillons microfauniques étudiés par Jaeger (1975) et Tong (1989), plutôt attribués au début du Pléistocène moyen, pourraient provenir d'un autre locus. L'analyse en cours de la microfaune des fouilles récentes (Saidani, thèse en cours) pourra apporter des informations précieuses sur la biochronologie des rongeurs de ce gisement.

L'assemblage de Ben Kérat se rapproche plus particulièrement de l'assemblage tunisien de Jebel Ressay 4 (Mein & Pickford 1992). Ce gisement a en effet livré des restes d'*Ellobius barbarus*, de *Meriones shawii*, d'un *Paraethomys* de très grande taille proche de celui de Ben Kérat, et d'une grande musaraigne identifiée comme *Crocidura viaria*. L'âge de Jebel Ressay 4 a été estimé par les auteurs à une phase tardive du Pléistocène moyen, peut-être contemporaine de Jebel Irhoud Hominidé, voire plus tardive encore. La présence d'*Ellobius* à Ben Kérat pourrait indiquer un âge plus ancien que Jebel Irhoud Hominidé (>300 ka; Richter *et al.* 2017), où il est absent. Mais selon certains auteurs, le genre *Ellobius* aurait pu s'éteindre plus tôt au Maghreb occidental qu'au Maghreb oriental (Mein & Pickford 1992). Il faut également tenir compte des données paléoclimatiques et de l'écologie de ce rongeur de milieu steppique, qui aurait pu temporairement régresser lors de périodes d'amélioration climatique au cours du Pléistocène moyen. Son absence à Jebel Irhoud Hominidé peut donc avoir différentes causes, ne permettant pas d'exclure totalement la contemporanéité du gisement de Ben Kérat avec ce site, et posant la question de la validité de la sous-biozone 8a de Stoetzel (2013) à l'échelle de tout le Maghreb, et l'importance de considérer les particularités régionales.

Nous avons tenté de réaliser une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) sur les listes fauniques (soricomorphes + rongeurs) de tous les sites quaternaires du Maghreb (excluant ceux avec une seule espèce), afin de mieux visualiser comment se plaçait Ben Kérat par rapport aux autres sites. Une certaine structuration est apparue sur les deux premiers axes, avec sur l'axe 1 une nette séparation des sites du Pléistocène inférieur par rapport aux autres sites, et sur l'axe 2 une bonne discrimination entre les sites du Pléistocène moyen d'un côté, et du Pléistocène supérieur et de l'Holocène de l'autre (faunes « modernes »). Mais les deux premiers axes ne cumulaient que 12,7 % de la variabilité totale, ce qui est peu représentatif. Ce résultat peut être lié à l'hétérogénéité des données (listes fauniques plus ou moins complètes selon

les sites) mais aussi dans certains cas à la superposition d'un signal paléoenvironnemental sur le signal biochronologique. Nous avons donc choisi de ne pas représenter cette analyse dans le présent article, en attendant l'ajout de nouvelles données plus complètes.

Ainsi, l'originalité de la microfaune de Ben Kérat (notamment la présence de nouvelles formes de *Paraethomys*, de *Mus* et peut-être d'*Ellobius* de grande taille) pourrait indiquer une spécificité régionale, et rend difficile son intégration dans une biochronologie globale dans l'état actuel des connaissances (Stoetzel 2013). Il nous est donc pour le moment impossible de donner un âge précis à cet assemblage. Néanmoins, considérant à la fois la composition faunique et le fait que la plupart des lignées de rongeurs, notamment au sein des *Paraethomys* et des *Ellobius*, montrent une augmentation de la taille des molaires avec le temps, il est probable que le gisement de Ben Kérat se rattache à une période tardive du Pléistocène moyen.

INFÉRENCES PALÉOENVIRONNEMENTALES

Classiquement, les analyses paléocologiques reposent sur le principe d'actualisme en se basant sur l'écologie connue des espèces actuelles et l'utilisation de différents indices. Ceci peut être facilement appliqué aux périodes récentes (Pléistocène supérieur et Holocène) pour lesquelles les faunes actuelles sont déjà bien en place, alors que pour les périodes anciennes la présence de taxons éteints complique considérablement la tâche. Il est cependant en partie possible de contourner cette difficulté. Par exemple, pour les espèces du genre *Paraethomys*, l'étude de certains caractères dentaires (Petter 1968; Jaeger 1975; Jaeger *et al.* 1975; Ameur 1976; Coiffait & Coiffait 1981) et des analyses de morphométrie géométrique sur les molaires (Renaud *et al.* 1999) ont permis de poser des hypothèses sur leur régime alimentaire et leur environnement. Ainsi, les formes anciennes présentent une taille plus petite, peu ou pas de stéphanodontie et une conformation différente des formes plus évoluées, alors que ces dernières montrent au cours du temps une augmentation de la taille et de la stéphanodontie. On observe un changement marqué autour de 3 Ma, corrélé à un refroidissement et une aridification du climat (Renaud *et al.* 1999). L'augmentation de la taille peut ainsi être liée à une efficacité masticatoire accrue ou à une adaptation métabolique face aux conditions environnementales plus fraîches. En parallèle, la modification de la conformation des molaires et l'augmentation de la stéphanodontie seraient directement liées à un changement de régime alimentaire, allant d'une alimentation omnivore-granivore vers une végétation herbacée plus abrasive (en lien avec une aridification du climat). À Ben Kérat, il est intéressant de noter que la taille est particulièrement importante, alors que l'on observe une faible stéphanodontie, ce qui ne suit pas la tendance évolutive observée jusqu'ici dans la lignée principale des *Paraethomys* du Maghreb. Dans la logique de réflexion des auteurs ayant étudié ces rongeurs fossiles, le schéma observé à Ben Kérat correspondrait à un climat frais mais non aride et un paysage dominé par une végétation peu abrasive (régime plutôt omnivore-granivore).

Lorsque l'on s'intéresse aux autres taxons présents à Ben Kérat, les gerbilles (*Gerbillus*) et les rats-taupes (*Ellobius*) sont des rongeurs de milieux steppiques, mais l'écologie précise des espèces fossiles reste inconnue, et les murinés (*Mus*, *Praomys*) et les musaraignes (*Crocidura*) évitent généralement les zones trop arides. Les *Ellobius* de Ben Kérat présentent une grande taille et une faible hypsodontie, allant dans le même sens que les interprétations écologiques faites pour les *Paraethomys* de Ben Kérat, qui présentent une faible stéphanodontie. En effet, le développement de l'hypsodontie, tout comme la stéphanodontie chez d'autres taxons, semble étroitement lié aux contraintes environnementales (aridification) et à une alimentation plus coriace et abrasive (Jeannet 1978 ; Jernvall & Fortelius 2002 ; Renaud *et al.* 1999, 2005 ; Gomes-Rodrigues *et al.* 2013). De plus, les Murinae dominent largement l'assemblage par rapport aux Gerbillinae (rapport Gerbillinae/Murinae = 0,16), argumentant là encore en faveur de conditions peu arides (Meunier *et al.* 2020), et les discoglosses sont des amphibiens anoures nécessitant la présence de cours d'eau permanents et/ou de zones humides dans leur environnement proche.

Ces observations pourraient traduire une période d'amélioration climatique dans un contexte plus global d'aridification et de refroidissement au cours du Pléistocène moyen, ou une particularité climatique et/ou géographique régionale avec des grandes formes de *Paraethomys*, *Mus*, *Praomys* et *Ellobius* qui auraient divergé des lignées évolutives classiquement reconnues jusqu'ici au Maghreb. Mais les considérations paléoenvironnementales, tout comme les interprétations biochronologiques, restent limitées par le peu de données comparatives.

En effet, les sites datés du Pléistocène moyen actuellement connus en Algérie sont relativement rares, et tous localisés dans l'ouest du pays. Le site oriental de Ben Kérat apporte donc une contribution inédite à la connaissance des faunes de cette région, avec l'identification d'une dizaine de taxons de microvertébrés incluant au moins deux nouvelles espèces de rongeurs, et mettant en lumière de fortes similitudes avec des sites tunisiens. Nous confirmons ici l'existence d'un certain régionalisme des faunes au Pléistocène en Afrique du Nord, distinguant d'un côté le Maroc et l'Algérie occidentale, et de l'autre l'Algérie orientale et la Tunisie, incluant également des particularités plus locales. Ce « clivage » qui s'observe dans les faunes fossiles, s'observe également dans les faunes actuelles (Nicolas *et al.* 2014 ; Stoetzel *et al.* 2019), et doit donc traduire l'existence de facteurs écologiques et/ou géographiques forts ayant opéré dans la région depuis plusieurs centaines de milliers, voire plusieurs millions d'années. Des réponses ne pourront être apportées que par la découverte d'autres gisements voisins et contemporains qui fourniront des informations complémentaires et permettront de tester ces hypothèses.

Remerciements

Nous remercions Denis Geraads et Lutz Maul pour les discussions autour de *Paraethomys* et d'*Ellobius*, ainsi que pour l'accès au matériel fossile des sites de Casablanca (D. Geraads). Merci à Emmanuel Robert (Collections de Géologie, UMR 5276 LGLTPE – CERES, Université Lyon 1 – CNRS –

ENS-Lyon, Université de Lyon) pour son accueil et sa disponibilité. Des missions d'étude de matériel fossile de sites maghrébins à l'Université de Lyon et à l'ISEM de Montpellier ont été financées dans le cadre de l'Action Thématique du Muséum (ATM) « ArviClim-Arvicanthis : des climats et des hommes au Pléistocène et à l'Holocène en Afrique » (dir. E. Stoetzel & R. Cornette). Merci à Maxime Cammas pour son aide précieuse dans la réalisation de la carte de localisation du site. Enfin, nous remercions les deux rapporteurs, Rainer Hutterer et Sevket Sen, pour leurs remarques et corrections qui ont permis d'améliorer le manuscrit.

RÉFÉRENCES

- AGUSTÍ J., GARCÉS M. & KRIJGSMAN W. 2006. — Evidence for African-Iberian exchanges during the Messinian in the Spanish mammalian record. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 238 : 5-14. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.03.013>
- AMEUR R. 1976. — Données nouvelles sur les rongeurs d'âge Pléistocène moyen du gisement d'Aïn Meftah (Willaya de Tlemcen). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Afrique du Nord* 67 (1-2) : 133-140.
- AMEUR-CHEHBEUR A. 1988. — *Biochronologie des formations continentales du Néogène et du Quaternaire de l'Algérie. Contribution des micromammifères*. Thèse de Doctorat, Université d'Oran, Algérie, 434 p.
- ANDREWS P. 1990. — *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Museum Publications, London, 231 p.
- AOURAGHE H., AGUSTÍ J., OUCHAOUB B., BAILON S., LOPEZ-GARCIA J. M., HADDOUNI H., EL HAMMOUTI K., OUJAA A. & BOUGARIANE B. 2010. — The Holocene vertebrate fauna from Guenfouda site, Eastern Morocco. *Historical Biology* 22 (1-3) : 320-326. <https://doi.org/10.1080/08912961003701193>
- AULAGNIER S., CUZIN F. & THEVENOT M. 2017. — *Mammifères sauvages du Maroc : peuplement, répartition, écologie*. Société française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, Toulouse, France, 340 p.
- BAILON S. 1991. — *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne : mise en place et évolution des faunes*. Thèse de Doctorat, Université Paris 7, 499 p.
- BAILON S. 1999. — *Différenciation ostéologique des anoures (Amphibia, Anura) de France*. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie, série C : Varia. CNRS, APDCA, Antibes, 41 p.
- BAILON S. 2000. — Amphibiens et reptiles du Pliocène Terminal d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geodiversitas* 22 (4) : 539-558. <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/periodiques/geodiversitas/22/4/amphibiens-et-reptiles-du-pliocene-terminal-d-ahl-al-oughlam-casablanca-maroc>
- BAILON S. & AOURAGHE H. 2002. — Amphibiens, chéloniens et squamates du Pléistocène supérieur d'El Harhoura I (Témara, Maroc). *Geodiversitas* 24 (4) : 821-830. <https://sciencepress.mnhn.fr/en/periodiques/geodiversitas/24/4/amphibiens-cheloniens-et-squamates-du-pleistocene-superieur-d-el-harhoura-1-temara-maroc>
- BAILON S., HOSSINI S. & RAGE J. C. 2017. — Amphibians and lepidosaurs from the Cenozoic of Morocco, in ZOUHRI S. (ed.), *Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances*. Mémoires de la Société géologique de France, 180 : 453-484.
- BLAIN H. A. 2005. — *Contribution de la Paléoherpétofaune (Amphibia & Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 402 p.
- BUTLER P. M. 1998. — Fossil history of shrews in Africa, in WOJCIK J. M. & WOLAN M. (eds), *Evolution of Shrews*. Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, Białowieża : 121-132.

- CHALINE J. 1972. — *Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (systématique – biostratigraphie – paléoclimatologie)*. Cahiers de Paléontologie, Éditions du Centre national de la Recherche scientifique, Paris, 410 p.
- COIFFAIT-MARTIN B. 1991. — *Contribution des rongeurs du Néogène d'Algérie à la biochronologie mammalienne d'Afrique Nord-Occidentale*. Thèse de Doctorat, Université Nancy 1, France, 389 p.
- COIFFAIT B. & COIFFAIT B. E. 1981. — Découverte d'un gisement de micromammifères d'âge Pliocène dans le bassin de Constantine (Algérie). Présence d'un Muridé nouveau: *Paraethomys athmeniae* n. sp. *Palaeovertebrata* 11 (1): 1-15.
- CORNETTE R., STOETZEL E., HERREL A., MOULIN S., HUTTERER R., NESPOULET R., EL HAJRAOUI M. A., DENYS C. & BAYLAC M. 2015. — Shrews of the genus *Crociodura* from El Harhoura 2 (Témara, Morocco): the contribution of broken specimens to the understanding of Late Pleistocene-Holocene palaeoenvironments in North Africa. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 436: 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.06.020>
- DARVICHE D., ORTH A. & MICHAUX J. 2006. — *Mus spretus* et *M. musculus* (Rodentia, Mammalia) en zone méditerranéenne: différenciation biométrique et morphologique: application à des fossiles marocains pléistocènes. *Mammalia* 70 (1/2): 90-97. <https://doi.org/10.1515/MAMM.2006.010>
- DENYS C., GERAADS D., HUBLIN J. J. & TONG H. 1987. — Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés. Application au site Pléistocène de Tighenif (Algérie). *Archeozoologia* 2: 53-82.
- DOBSON M. & WRIGHT A. 2000. — Faunal relationships and zoogeographical affinities of mammals in north-west Africa. *Journal of Biogeography* 27: 417-424. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00384.x>
- GERAADS D. 1993. — Middle Pleistocene *Crociodura* (Mammalia, Insectivora) from Oulad Hamida I, Morocco, and their phylogenetic relationships. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 96 (3): 281-294.
- GERAADS D. 1994. — Rongeurs et Lagomorphes du Pléistocène moyen de la «Grotte des Rhinocéros», carrière Oulad Hamida 1, à Casablanca, Maroc. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh* 191 (2): 147-172.
- GERAADS D. 1995. — Rongeurs et insectivores (Mammalia) du Pliocène final de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios* 28 (1): 99-115. [https://doi.org/10.1016%2FS0016-6995\(95\)80206-1](https://doi.org/10.1016%2FS0016-6995(95)80206-1)
- GERAADS D. 1998. — Rongeurs du Mio-Pliocène de Lissasfa (Casablanca, Maroc). *Geobios* 31 (2): 229-245. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(98\)80040-5](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(98)80040-5)
- GERAADS D. 2002. — Plio-Pleistocene mammalian biostratigraphy of Atlantic Morocco. *Quaternaire* 13 (1): 43-53. <https://doi.org/10.3406/quate.2002.1702>
- GERAADS D. 2016a. — La faune de vertébrés du Pléistocène moyen de la Grotte des Rhinocéros, Casablanca, Maroc: 4 – Rodentia et Lagomorpha, in RAYNAL J. P. & MOHIB A. (eds), *Préhistoire de Casablanca. 1 – La Grotte des Rhinocéros (fouilles 1991 et 1996)*. Villes et Sites Archéologiques du Maroc, Vol. VI, Rabat: 95-104.
- GERAADS D. 2016b. — La faune de vertébrés du Pléistocène moyen de la Grotte des Rhinocéros, Casablanca, Maroc: 5 – Insectivores, in RAYNAL J. P. & MOHIB A. (eds), *Préhistoire de Casablanca. 1 – La Grotte des Rhinocéros (fouilles 1991 et 1996)*. Villes et Sites Archéologiques du Maroc, Vol. VI, Rabat: 105-110.
- GERAADS D., HUBLIN J. J., JAEGER J. J., TONG H., SEN S. & TOUBEAU P. 1986. — The Pleistocene hominid site of Ternifine, Algeria: new results on the environment, age and human industries. *Quaternary Research* 25: 380-386. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(86\)90008-6](https://doi.org/10.1016/0033-5894(86)90008-6)
- GERAADS D., AMANI F., BEN-NCER A., MCPHERSON S., RAYNAL J. P. & HUBLIN J. J. 2013. — The rodents from the late middle Pleistocene hominid-bearing site of J'bel Irhoud, Morocco, and their chronological and paleoenvironmental implications. *Quaternary Research* 80: 552-561. <https://doi.org/10.1016/j.yqres.2013.08.003>
- GOMES-RODRIGUES H., RENAUD S., CHARLES C., LE POUL Y., SOLÉ F., AGUILAR J. P., MICHAUX J., TAFFOREAU P., HEADON D., JERNVALL J. & VIRIOT L. 2013. — Roles of dental development and adaptation in rodent evolution. *Nature Communication* 4 (1): 2504: 1-8. <https://doi.org/10.1038/ncomms3504>
- HOSSINI S. 2000. — Un nouveau Discoglossidé (Amphibia, Anura) dans le Miocène supérieur du gisement marocain «Oued Zra». *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes* 331: 621-626. [https://doi.org/10.1016/S1251-8050\(00\)01447-6](https://doi.org/10.1016/S1251-8050(00)01447-6)
- HOSSINI S. 2001. — Les Anoures (amphibiens) du Pléistocène inférieur («Villafranchien») du Jebel Irhoud (carrière «Ocre»), Maroc. *Annales de Paléontologie* 87 (2): 79-97. [https://doi.org/10.1016/S0753-3969\(01\)80004-5](https://doi.org/10.1016/S0753-3969(01)80004-5)
- HUBLIN J. J. 2001. — Northwestern African Middle Pleistocene hominids and their bearing on the emergence of *Homo sapiens*, in BARHAM L. S. & ROBSON-BROWN K. A. (eds), *Human Roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene*. Western Academic & Specialist Press, Bristol: 99-121.
- HUBLIN J. J., BEN-NCER A., BAILEY S. E., FREIDLINE S. E., NEUBAUER S., SKINNER M. W., BERGMANN I., LE CABEC A., BENAZZI S., HARVATI K. & GUNZ P. 2017. — New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature* 546: 289-292. <https://doi.org/10.1038/nature22336>
- HUSEMANN M., SCHMITT T., ZACHOS F. E., ULRICH W. & HABEL J. C. 2014. — Palaeoartctic biogeography revisited: evidence for the existence of a North African refugium for Western Palaeoartctic biota. *Journal of Biogeography* 41: 81-94. <https://doi.org/10.1111/jbi.12180>
- HUTTERER R. 1986. — The species of *Crociodura* (Soricidae) in Morocco. *Mammalia* 50 (4): 521-534. <https://doi.org/10.1515/mamm.1986.50.4.521>
- HUTTERER R. 1991. — Variation and evolution of the Sicilian shrew: taxonomic conclusions and description of a possibly related species from the Pleistocene of Morocco (Mammalia: Soricidae). *Bonner Zoologische Beiträge* 42 (3-4): 241-251.
- JAEGER J. J. 1975. — *Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pliocène et du Pléistocène du Maghreb. Origine; évolution; données biogéographiques et paléoclimatiques*. Thèse de Doctorat, Université Montpellier 2, France, 124 p.
- JAEGER J. J. 1988. — Origine et évolution du genre *Ellobius* (Mammalia, Rodentia) en Afrique nord-occidentale. *Folia Quaternaria* 57: 3-50.
- JAEGER J. J., MICHAUX J. & THALER L. 1975. — Présence d'un rongeur muridé nouveau, *Paraethomys miocaenicus* n. sp., dans le Turolien supérieur du Maroc et d'Espagne. Implications paléogéographiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 280: 1673-1675. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k57685706/f713.item>
- JEANNET M. 1978. — L'hypsodontie chez les Campagnols et les autres mammifères. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 5: 206-213. <https://doi.org/10.3406/linly.1978.10309>
- JERNVALL J. & FORTELIUS M. 2002. — Common mammals drive the evolutionary increase of hypsodonty in the Neogene. *Nature* 417: 538-540. <https://doi.org/10.1038/417538a>
- KOWALSKI K. & RZEBIK-KOWALSKA B. 1991. — *Mammals of Algeria*. Zakład Narodowy im. Ossolinskich – Wydawnictwo, Wrocław, Poland, 370 p. <https://doi.org/10.2307/1382086>
- MARTÍNEZ-NAVARRO B., KAROUI-YAAKOUB N., OMS O., AMRI L., LOPEZ-GARCÍA J. M., ZERAI K., BLAIN H. A., MTIMET M. S., ESPIGARES M. P., BEN HAJ ALI N., ROS-MONTOYA S., BOUGHDIRI M., AGUSTÍ J., KHAYATI-AMMAR H., MAALAOUI K., EL KHIR M. O., SALA R., OTHMANI A., HAWAS R., GOMEZ-MERINO G., SOLE A., CARBONELL E. & PALMQVIST P. 2014. — The early Middle Pleistocene archeopaleontological site of Wadi Sarrat (Tunisia) and the earliest record of *Bos primigenius*. *Quaternary Science Reviews* 90: 37-46. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.02.016>

- MEIN P. & PICKFORD M. 1992. — Gisements karstiques pléistocènes au Djebel Ressas, Tunisie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II* 315: 247-253. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k6304735s/f261.item>
- MEUNIER M., STOETZEL E., SOUTTOU K., SEKOUR M., MOUSSA H., BOUKHEMZA M., DOUMANDJI S. & DENYS C. 2020. — Mise à jour de la liste des rongeurs d'Algérie, biogéographie et implications paléocologiques. *Bulletin de la Société zoologique de France* 145 (4): 413-474.
- NICOLAS V., NDIAYE A., BENAZZOU T., SOUTTOU K., DELAPRÉ A. & DENYS C. 2014. — Phylogeography of the north African dipodil (Rodentia: Muridae) based on cytochrome-b sequences. *Journal of Mammalogy* 95 (2): 241-253. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-241>
- OULD SABAR M. S. & MICHEL P. 1996. — Les anoures (amphibiens) du Pléistocène moyen (Amirien) et supérieur (Tensiftien et Soltanien) des carrières Doukkala I et Doukkala II (Région de Temara-Maroc atlantique). *Quaternaire* 7 (1): 39-51. <https://doi.org/10.3406/quate.1996.2056>
- PETTER F. 1968. — Un Muridé quaternaire nouveau d'Algérie, *Paraethomys filifilae*. *Mammalia* 32 (1): 54-59. <https://doi.org/10.1515/mamm.1968.32.1.54>
- PICKFORD M. 2020. — The Fossil Suidae (Mammalia, Artiodactyla) from Ternifine (Tighenif) Algeria. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* (A) 50: 1-66.
- RAYNAL J. P. & MOHIB A. 2016. — *Préhistoire de Casablanca. 1 – La Grotte des Rhinocéros (fouilles 1991 et 1996)*. Villes et Sites Archéologiques du Maroc, Vol. VI, Rabat, 300 p.
- RAYNAL J. P., SBIHI-ALAOU F. Z., MAGOGA L., MOHIB A. & ZOUAK M. 2002. — Casablanca and the earliest occupation of North-Atlantic Morocco. *Quaternaire* 13 (1): 65-77. <https://doi.org/10.3406/quate.2002.1704>
- RENAUD S., BENAMMI M. & JAEGER J. J. 1999. — Morphological evolution of the murine rodent *Paraethomys* in response to climatic variations (Mio-Pleistocene of North-Africa). *Palaeobiology* 25 (3): 369-382. <https://doi.org/10.1017/S0094837300021333>
- RENAUD S., MICHAUX J., SCHMIDT D. N., AGUILAR J. P., MEIN P. & AUFRAY J. C. 2005. — Morphological evolution, ecological diversification and climate change in rodents. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 609-617. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2992>
- REUMER J. W. F. 1984. — Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica* 73: 173 p.
- RICHTER D., GRÜN R., JOANNES-BOYAU R., STEELE T. E., AMANI F., RUÉ M., FERNANDES P., RAYNAL J. P., GERAADS D., BENNCER A., HUBLIN J. J. & MCPHERRON S. P. 2017. — The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the middle stone age. *Nature* 546: 293-296. <https://doi.org/10.1038/nature22335>
- RZEBIK-KOWALSKA B. 1988a. — Studies on the genus *Crociodura* (Insectivora, Mammalia) in Algeria. *Acta Zoologica Cracoviensia* 31 (4): 167-192.
- RZEBIK-KOWALSKA B. 1988b. — Soricidae (Mammalia, Insectivora) from the Plio-Pleistocene and Middle Quaternary of Morocco and Algeria. *Folia Quaternaria* 57: 51-90.
- SAHNOUNI M., PARES J. M., DUVAL M., CACERES I., HARICHANE Z., VAN DER MADE J., PEREZ-GONZALEZ A., ABDESSADOK S., KANDI N., DERRADJI A., MEDIG M., BOULAGHRAIF K. & SEMAW S. 2018a. — 1.9-million- and 2.4-million-year-old artifacts and stone tool cutmarked bones from Ain Boucherit, Algeria. *Science* 362 (6420): 1297-1301. <https://doi.org/10.1126/science.aau0008>
- SAHNOUNI M., PARES J., DUVAL M., VAN DER MADE J., HARICHANE Z., PEREZ-GONZALEZ A., ABDESSADOK S., ARNOLD L., CACERES I., KANDI N., CHELLI-CHEHEB R., BOULAGHRAIF K., AGUSTI J., SAIDANI N. & MOUHOUBI Y. 2018b. — Early *Homo* adaptive and behavioral patterns in North Africa: Perspectives from Ain Hanech and Tighennif (formerly Ternifine) sites in northern Algeria. Communication orale, 15th PANAF Congress, 10-14 September 2018, Rabat, Morocco. Abstract Book, p. 5.
- SAIDANI N., MERZOUG S., KHERBOUCHE F. & STOETZEL E. 2016. — Nouvelles données sur le contexte taphonomique et environnemental des occupations néolithiques de la grotte de Gueldaman GLD1 (Algérie) d'après l'étude des microvertébrés. *Journal of Materials and Environmental Science* 7 (10): 3800-3817.
- SARA M. 1995. — The Sicilian (*Crociodura sicula*) and the Canary (*C. canariensis*) shrew (Mammalia, Soricidae): Peripheral isolate formation and geographic variation. *Bolletino di zoologia* 62 (2): 173-182.
- STOETZEL E. 2009. — *Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Harhoura 2 (Pléistocène supérieure-Holocène, Maroc): systématique, évolution, taphonomie et paléocologie*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 432 p.
- STOETZEL E. 2013. — Late Cenozoic micromammal biochronology of northwestern Africa. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 392: 359-381. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.09.026>
- STOETZEL E. & PICKFORD M. 2018. — Study of a small middle Pleistocene assemblage of microvertebrate remains from Ben Kerat (Oued Zenati, northeastern Algeria). Poster, 15th PANAF Congress, 10-14 September 2018, Rabat, Morocco. Abstract Book, p. 23.
- STOETZEL E., BAILON S., EL HAJRAOUI M. A. & NESPOULET R. 2008. — Apport sur les connaissances des paléoenvironnements néolithiques du Maroc à partir des amphibiens-reptiles de la couche 1 d'El Harhoura 2, Rabat-Témara, Maroc. *L'Anthropologie* 112 (4-5): 731-756. <https://doi.org/10.1016/j.anthro.2008.06.007>
- STOETZEL E., BAILON S., NESPOULET R., EL HAJRAOUI M. A. & DENYS C. 2010. — Pleistocene and Holocene small vertebrates of El Harhoura 2 cave (Rabat-Temara, Morocco): an annotated preliminary taxonomic list. *Historical Biology* 22 (1-3): 303-319. <https://doi.org/10.1080/08912960903461288>
- STOETZEL E., DENYS C., BAILON S., EL HAJRAOUI M. A. & NESPOULET R. 2012. — Taphonomic analysis of amphibian and squamate remains from El Harhoura 2 (Rabat-Témara, Morocco): contributions to palaeoecological and archaeological interpretations. *International Journal of Osteoarchaeology* 22: 616-635. <https://doi.org/10.1002/oa.1275>
- STOETZEL E., DENYS C., MICHAUX J. & RENAUD S. 2013. — *Mus* in Morocco: a Quaternary sequence of intraspecific evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 109: 599-621. <https://doi.org/10.1111/bj.12065>
- STOETZEL E., CORNETTE R., LALIS A., NICOLAS V., CUCCHI T. & DENYS C. 2017. — Systematics and evolution of the *Meriones shawiilgrandis* complex (Rodentia, Gerbillinae) during the Late Quaternary in northwestern Africa: exploring the role of environmental and anthropogenic changes. *Quaternary Science Reviews* 164: 199-216. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.04.002>
- STOETZEL E., LALIS A., NICOLAS V., AULAGNIER S., BENAZZOU T., DAUPHIN Y., EL HAJRAOUI M. A., EL HASSANI A., FAHD S., FEKHAOU M., GEIGL E. M., LAPOINTE F. J., LEBLOIS R., OHLER A., NESPOULET R. & DENYS C. 2019. — Quaternary terrestrial microvertebrates from Mediterranean northwestern Africa: state-of-the-art focused on recent multidisciplinary studies. *Quaternary Science Reviews* 224: 105966. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.105966>
- TONG H. 1989. — Origine et évolution des Gerbillidae (Mammalia, Rodentia) en Afrique du Nord. *Mémoires de la Société Géologique de France* 155, 120 p.
- VERGILINO M. 1999. — *Les peuplements de Soricidae (Lypotyphla, Mammalia) du Maghreb depuis le Miocène*. Mémoire de DEA, Université de Montpellier, France, 33 p.
- VOGEL P., MEHMETI A. M., DUBEY S., VOGEL-GERBER C., KOYASU K. & RIBI M. 2006. — Habitat, morphology and karyotype of the Saharan shrew *Crociodura tarfayensis* (Mammalia: Soricidae). *Acta Theriologica* 51 (4): 353-361. <https://doi.org/10.1007/BF03195182>

Soumis le 1^{er} juillet 2020;
 accepté le 16 septembre 2020;
 publié le 17 février 2022.