Centre des Etudes Doctorales مركز دراسات الدكتوراه
Les Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine

**Laboratoire: les sciences de l'archéologie et de l'archéomatériaux**
**Equipe de recherche: les hommes fossiles du Maroc dans leurs contextes naturel et culturel**

**Thèse de doctorat**

**Sous le thème**

# LES PETITS VERTEBRES DU SITE ARCHEOLOGIQUE D'IFRI N'AMMAR (FIN DU PLEISTOCENE MOYEN – PLEISTOCENE SUPERIEUR, RIF ORIENTAL, MAROC) : SYSTEMATIQUE, TAPHONOMIE ET PALEOECOLOGIE

**Présentée par :**

**TOURIA MOUHSINE**

**Sous la direction du professeur:**

**ABDELOUAHED BEN-NCER**

devant le jury composé de :

| Nom et prénom | Etablissement | Statut |
|---|---|---|
| 1 M. Hassan AOURAGHE | Université Mohamed 1er , Oujda. | Président et rapporteur |
| 2 M. Abdelouahed BEN-NCER | INSAP, Rabat | Directeur de thèse |
| 3 Mme. Emmanuelle STOETZEL | Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique- UMR 7194, Musée de l'Homme, Paris | Rapporteur |
| 4 M. Mohssine EL GRAOUI | INSAP, Rabat | Rapporteur |
| 5 M. Fethi AMANI | INSAP, Rabat | Examinateur |
| 6 M. Abdesslam MIKDAD | INSAP, Rabat | Examinateur |
| 7 M. Larbi BOUDAD | Um5r, Université Mohamed 5, Rabat | Examinateur |

Année universitaire 2023-2024.

# REMERCIEMENTS

C’est avec plaisir et reconnaissance que j’adresse mes remerciements les plus sincères à toutes les personnes qui m’ont permis de mener à bien ce travail.

En premier lieu, je tiens à remercier Monsieur Fethi Amani, qui a accepté d’encadrer ce travail. Je lui suis profondément reconnaissante pour ses conseils et recommandations judicieux, ainsi que pour la confiance qu’il m’a témoignée tout au long de la réalisation de ma thèse et de mes travaux, depuis mon premier mémoire de fin d’études dans le domaine de la paléontologie animale.

Je souhaite également exprimer ma profonde gratitude à Monsieur Abdesslam Mikdad, qui m’a confié l’étude du matériel d’Ifri n’Ammar et qui a co-dirigé ce travail.

Monsieur Abdelouahed Ben-Ncer, qui a accepté de diriger ce travail durant cette dernière année, m’a toujours soutenue et aidée. Je lui adresse mes remerciements les plus sincères.

Ma gratitude va également à Monsieur Abdeljalil Bouzouggar, Directeur de l’Institut National des Sciences de l’Archéologie et du Patrimoine, pour l’intérêt qu’il a porté à mon travail, ainsi que pour ses précieux conseils et sa confiance.

Je ne saurais oublier Madame Emmanuelle Stoetzel, à qui j’exprime toute ma gratitude pour m’avoir fourni, dès le début de mon travail, la documentation nécessaire à l’étude de la microfaune, ainsi que pour nos discussions lors de ses passages au Maroc. Je la remercie très sincèrement pour l’intérêt qu’elle porte à mon sujet de recherche et pour avoir accepté de juger ce travail.

Je tiens à remercier les membres du jury, Monsieur Hassan Aouraghe et Monsieur Mohssine El Graoui, pour avoir accepté de juger ce travail. Mes remerciements s’adressent également à Monsieur Larbi Boudad, qui a accepté d’examiner ce travail.

Mes vifs remerciements vont à l’ancien Directeur de l’Institut Scientifique de Rabat, Monsieur Mohamed Fekhaoui, pour m’avoir accueillie et pour m’avoir fourni la loupe binoculaire nécessaire à l’examen des spécimens actuels de petits vertébrés conservés dans le département de zoologie de cet institut.

Je tiens à exprimer ma gratitude envers les chercheurs de l’Institut Scientifique de Rabat, notamment Madame Oumnia Himmi et Monsieur Abdeljebbar Qninba, ainsi que le personnel de l’Institut, en particulier Monsieur Abderrahmane Mataame et Monsieur Zouheir, pour leur accueil chaleureux et leur disponibilité

Mes remerciements vont également au personnel de l’INSAP pour leur disponibilité et pour avoir facilité certaines démarches administratives.

Je remercie sincèrement mon mari et mes enfants, Reda et Rim, qui ont fait preuve d'une patience exemplaire tout au long de ces dernières années de travail de thèse et qui m'ont apporté un soutien constant. Je leur dédie ce travail, car sans leur compréhension et leur amour, je n'aurais jamais pu le réaliser.

Enfin, une pensée particulière va à la mémoire de mon père, ainsi qu'un vif remerciement à toute ma famille pour leur soutien inconditionnel tout au long de ce parcours.

# TABLE DES MATIERES

**Introduction**……..……..…...**1**

**I. Présentation de la zone d'étude ……4**

**I.1 Ifri n'Ammar** : **Cadre naturel et situation**……...….**5**

**I.2 Description** ……..…….…....**8**

**I.3 Historique des Fouilles ……..……..……..9**

**I.4 Stratigraphie et attribution culturelle**……..……**11**

I.4.1 Résultats de l'analyse sédimentologique de la séquence stratigraphique……..16

**I.5 Datations** ……...…….…**17**

**I.6 Mobilier archéologique …….....19**

*I.6.1 Industrie lithique*……..…….....19

*I.6.2 Industrie osseuse*…….……..21

I.*6.3 Restes humains* ……22

*I.6.4 Autres manifestations culturelles*……..23

*I.6.5 Restes fauniques : Paléontologie et archéozoologie des grands vertébrés*……..23

*I.6.5.1 Liste taxonomique*……..…….....24

*I.6.5.2 Données paléoécologiques*……..……...30

I.*6.5.3 Mode de subsistance de l'Homme Ibéromaurusien d'Ifri n'Ammar*…….....30

*I.6.5.4 Faune des grands vertébrés au Middle Stone Age (MSA)*……..……....34

**I.7 Aperçu de la faune actuelle du Rif oriental.....36**

**II. MATERIEL ET METHODES……38**

**II.1 Matériel étudié…….……39**

**II.2 Equipement utilisé……....40**

**II.3 Matériel de comparaison ……41**

**II.4 Nomenclature…….....42**

*II.4.1 Petits mammifères*…….……..…….…42

*II.4.2 Herpétofaune*……..……..44

**II.5 Méthodes d'étude …….……...48**

*II.5.1 Quantification des individus*…….……48

*II.5.2 Prise de mesures*……48

*II.5.3 Taphonomie*…….……..…….....48

*II.5.3.1 Taphonomie : Définitions et finalités*……48

*II.5.3.2 Revue des études taphonomiques d'assemblages microfauniques en Afrique du Nord*……...53

*II.5.3.3 Méthodologie appliquée aux assemblages de petits vertébrés d'Ifri n'Ammar*……. 54

*Composition taxonomique* ……..…….……55

*Représentation des éléments anatomiques*…….……55

*Fragmentation*…….……..56

*Digestion*…….…….. 57

*Autres traces de prédation*……..…….. 60

*Action anthropique* ……..61

*Processus post-dépositionnels*…….. 63

*II.5.4 Paléoécologie*…….. 64

**III. Systématique.....67**

**III.1 Liste faunique.....…..…68**

**III.2 Micromammifères.....….70**

**III.3 Amphibiens.....……..135**

**III.4 Chéloniens…….……...141**

**III.5 Squamates.....…...144**

**Article :** Mouhsine, T., Amani, F., Mikdad, A. (2022). *Agama bibronii* (sauria : agamidae) et *Chamaeleo chamaeleon* (sauria : chamaeleonidae) d'ifri n'Ammar (rif oriental, Maroc). *Quaternaire, 33 (3)*, 151-168. https://doi.org/10.4000/quaternaire.16948.

**IV. Taphonomie…….....197**

**IV.1 Petits mammifères des niveaux *MSA*……...198**

*IV.1.1 Composition taxonomique* ……..…….198

*IV.1.2 Représentation anatomique*……..201

- *Micromammifères*……...201
- *Ctenodactylus* et *Atlantoxerus* ……..207
- *Lagomorphes*…….……209

*IV.1.3 Fragmentation* ……..….211

- *Micromammifères*……..……..…...211
- *Ctenodactylus* et *Atlantoxerus*……..214
- *Lagomorphes*……..…….216

*IV.1.4 Digestion* ……..216

- *Micromammifères*……..……..…..216
- *Ctenodactylus et Atlantoxerus*…….……223
- *Lagomorphes*……..……...224

*IV.1.5 Autres traces liées à la prédation*…….....225

- *Micromammifères*…….….225

- *Lagomorphes*……..226

*IV.1.6 Action anthropique*……..228

**Article :** Mouhsine, T., Amani, F., Mikdad, A. (2024). Archaeological evidence of rodent consumption in North Africa: The Middle Stone Age of the rock shelter Ifri n'ammar in northeastern Morocco. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 55, 1-17. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2024.104507

*IV.1.7 Altérations post-dépositionnelles des restes de petits mammifères à Ifri n'Ammar* ……230

**IV.2 Petits mammifères des niveaux *LSA*……...233**

*IV.2.1 Observations générales*…….....233

*IV.2.2 Etat des surfaces osseuses et dentaires* ……234

**IV.3 Herpétofaune des niveaux *MSA* et *LSA* ……236**

*IV.3.1 Observations générales*……236

*IV.3.2 Etat des surfaces osseuses et dentaires* ……238

**IV.4 Conclusions sur l'origine et l'histoire taphonomique des accumulations de petits vertébrés à Ifri n'Ammar……241**

*IV.4.1 au MSA*…….. 241

*IV.4.2 au LSA*……242

**V. Paléoécologie ……248**

**V.1 Ecologie et répartition des petits vertébrés identifiés à Ifri n'Ammar……..……..249**

**V.2 Indice taxonomique d'habitat ……..……262**

**V.3 Climatogramme ……..…….....264**

**V.4 Analyse de la diversité ……..…....266**

**V.5 Cénogramme……..…….....267**

**V.6 Bilan de la Paléoécologie d'Ifri n'Ammar……..……..269**

**VI. Synthèse……..……..270**

**VI.1 Apports et limites de l'approche menée à Ifri n'Ammar……..271**

**VI.2 Histoire taphonomique de l'accumulation des restes de petits vertébrés au *MSA* et au *LSA* à Ifri n'Ammar……...…….271**

**VI.3 Paléoenvironnement et Paléoclimat : fin du Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur …….....273**

*VI.3.1 Occupation inférieure du Middle Stone Age (MSA-OI) ……..*.....273

*VI.3.2 Occupation supérieure du Middle Stone Age (MSA-OS) ……*274

*VI.3.3 Occupation du Later Stone Age (LSA) ……*....276

**VI.4 Biochronologie de l'abri sous roche Ifri n'Ammar…….…..281**

**Conclusions générales et perspectives…..... …287**

**Références bibliographiques……..……..291**

**Liste des figures…….331**

**Liste des tableaux……..347**

# Introduction

Les microvertébrés tels que les rongeurs, les musaraignes, les amphibiens, les reptiles (chéloniens, squamates), les petits oiseaux, et parfois même les poissons sont fréquemment retrouvés en grande abondance dans les gisements archéologiques et paléontologiques (Andrews, 1990 ; Denys *et al*., 2022). Leur petite taille, leur diversité taxonomique et leur affinité pour des niches écologiques bien définies, combinées à leur abondance dans les sites, en font d'excellents bio-indicateurs de l'environnement local (Andrews, 1990, Denys *et al*., 2022).

Par ailleurs, leur proximité fréquente avec les habitats humains fait d'eux des témoins précieux des dynamiques d'anthropisation des milieux, et renseigne également sur certains aspects du mode de vie des hominidés (Denys, 2011 ; Denys *et al*., 2018 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel & Denys, 2011 ; Denys *et al*., 2022). Cette pertinence des microvertébrés pour l'analyse des environnements passés et des dynamiques d'occupation humaine est notamment bien illustrée, par exemple, par l'étude menée sur le site archéologique d'El Harhoura 2.

Ainsi, l'étude taxonomique et taphonomique détaillée des assemblages fossiles de petits vertébrés de cette grotte (Stoetzel, 2009 ; Stoetzel *et al*., 2011 ; 2012) a permis de déterminer l'origine des accumulations et de préciser les fluctuations climatiques ayant caractérisé les différents niveaux d'occupation du site, depuis le Pléistocène supérieur jusqu'à l'Holocène. Ces analyses ont également contribué à mieux comprendre les implications de ces changements environnementaux sur l'adaptation et l'installation de l'Homme anatomiquement moderne dans cette région (Stoetzel, 2009).

Les assemblages de petits vertébrés, qu'ils soient actuels ou fossiles, résultent généralement de l'accumulation de pelotes de réjection de rapaces ou de fèces de petits carnivores (e.g., Andrews, 1990 ; Denys *et al*., 2018 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 2016 ; Fernández *et al*., 2017 ; Stoetzel *et al*., 2011). Au fil des dernières décennies, nos connaissances sur ces assemblages se sont considérablement enrichies dans différentes régions du monde, grâce à l'élaboration de référentiels taphonomiques (e.g., Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 2016 ; Fernández *et al*., 2017b ; Montalvo & Fernández, 2019) fondés sur des études actualistes analysant les modifications que les prédateurs infligent aux os de leurs proies.

Ces recherches se sont principalement concentrées sur les petits mammifères (e.g., Andrews, 1990 ; Campmas *et al*., 2018 ; Cochard, 2004 ; Denys, 2011 ; Denys *et al*., 2018 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 2016 ; Lloveras *et al*., 2008 ; Lopez *et al*., 2023 ; Montalvo & Fernández, 2019 ; Sékour *et al*., 2010 ; Souttou *et al*., 2012). Toutefois, elles ont aussi occasionnellement porté sur l'étude d'autres groupes taxonomiques de petits vertébrés tels que les poissons, les amphibiens, les reptiles et les oiseaux (e.g., Bochenski & Tomek, 1997 ; Bailon, 2011 ; Broughton *et al*., 2006 ; Laroulandie, 2000 ; Mignino *et al*., 2021 ; Stoetzel *et al*., 2012).

En Afrique du Nord, les prédateurs nocturnes et diurnes, tels que les chouettes et les mammifères carnivores, forment des assemblages multi-taxons qui incluent une grande diversité d'espèces, allant des rongeurs aux oiseaux, en passant par les amphibiens, les squamates et même les insectes dans certaines circonstances (Denys *et al*., 2018). Cependant, la connaissance des régimes alimentaires des prédateurs actuels, de leurs niches écologiques et des modifications osseuses qu'ils induisent reste encore incomplète (Denys *et al*., 2018).

Dans cette région, la plupart des travaux se sont principalement concentrés sur la taxonomie (Denys *et al*., 2018), et seules quelques études ont intégré les aspects taphonomiques lors de l'analyse des assemblages fossiles de petits vertébrés (Stoetzel & Denys, 2011 ; Denys *et al*., 2022). Parmi ces recherches, on peut citer celles portant sur le site de Tighenif en Algérie, daté du Pléistocène moyen (Dauphin *et al*., 1994 ; Denys *et al*., 1987), la grotte d'El Harhoura 2 au Maroc, remontant au Pléistocène supérieur-Holocène (Stoetzel *et al*., 2008 ; 2011 ; 2012), la grotte de Gueldaman GLD1 en Algérie, attribuée à l'Holocène (Saidani *et al*., 2016), et la grotte d'El Guenfouda au Maroc, également datée de l'Holocène (López-García *et al*., 2013 ; Mhamdi, 2023).

Le Rif oriental du Maroc représente aujourd'hui une région importante pour l'étude de la préhistoire nord-africaine. Longtemps restée en marge des grandes investigations archéologiques, cette zone n'a véritablement suscité l'intérêt scientifique que depuis les dernières décennies, à la suite de découvertes majeures réalisées sur des sites tels qu'Ifri n'Ammar, Ifri el-Baroud, Taghit Haddouch, Hassi Ouenzga, Ifri Armas, Ifri Oudadane ou encore Ifri Ouzabour (Mikdad *et al*., 2002 ; Linstädter, 2011 ; Linstädter *et al*., 2012). Ces recherches ont permis de mettre en évidence des séquences stratigraphiques riches en matériel archéologique et faunique, couvrant l'ensemble des grandes phases de la préhistoire : le *Middle Stone Age* (*MSA*), le *Later Stone Age* ou Ibéromaurusien (*LSA*), l'Épipaléolithique et le Néolithique.

Ces sites livrent des données précieuses pour la compréhension des dynamiques d'occupation humaine dans cette région, encore peu documentée jusqu'à récemment. Ifri N'Ammar se distingue particulièrement par sa longue séquence stratigraphique, s'étendant du stade isotopique marin MIS 6 jusqu'à l'Holocène, et permettant ainsi de documenter des périodes encore mal connues, telles que la transition MIS 6-5. Par ailleurs, grâce à l'étude combinée des industries lithiques, des restes fauniques, des céramiques et de divers éléments du mobilier archéologique, plusieurs sites du Rif oriental, notamment Taghit Haddouch, Hassi Ouenzga, Ifri Ouzabour, Ifri Armas et Ifri Oudadane, ont permis de mieux cerner les stratégies d'adaptation des groupes humains face aux variations environnementales, ainsi que les modalités de transition entre les sociétés de chasseurs-cueilleurs et les premières communautés néolithiques (transition Épipaléolithique-Néolithique) (Linstädter, 2011).

La région du Rif oriental se distingue par une diversité faunique liée à sa position biogéographique, au carrefour des influences méditerranéennes et sahariennes (Aulagnier, 1992). Principalement située dans l'étage bioclimatique semi-aride, elle présente néanmoins une diversité de microclimats en lien avec le relief, offrant une mosaïque de biotopes favorables à l'installation d'espèces variées (Fahd, 2002). Dans ce contexte, l'analyse de la composition faunique des petits vertébrés issus de la séquence stratigraphique de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar vise à déterminer dans quelle mesure les dynamiques environnementales régionales se traduisent par des continuités ou des ruptures dans le peuplement faunique au cours du temps.

C'est dans ce contexte régional particulièrement riche que s'inscrit le site d'Ifri N'Ammar, objet de la présente étude. Cet abri sous roche, situé dans le Rif oriental, présente une séquence stratigraphique de plus de six mètres de profondeur, datée entre 171 et 10 ka BP. Les recherches menées sur le mobilier archéologique, notamment l'industrie lithique (Nami & Moser, 2010), révèlent une discontinuité dans l'occupation de l'abri depuis la fin du Pléistocène moyen et tout au long du Pléistocène supérieur. La présente étude a pour objectif, à travers l'analyse des assemblages de petits vertébrés et de leurs implications paléoécologiques, de reconstituer les

changements paléoclimatiques ayant marqué cette longue séquence d'occupation (entre MIS 6 et MIS 2), et d'évaluer dans quelle mesure certaines caractéristiques paléoenvironnementales de cette période du Quaternaire ont pu influencer à la fois l'installation humaine dans le nord-est du Maroc et les modes de subsistance des populations du *MSA* et du *LSA*.

Ce travail est articulé autour de six chapitres principaux, structurés comme suit :

- **Contexte du site d'étude** : Ce chapitre replace le site d'Ifri n'Ammar dans son contexte géographique, stratigraphique, chronologique et archéologique. Il présente également les témoins matériels de l'occupation humaine, en incluant les données relatives aux restes humains et fauniques découverts.
- **Matériel et méthodes :** Ce chapitre détaille la méthodologie employée dans cette étude. Il fournit des informations sur le matériel étudié ainsi que sur les méthodes utilisées pour analyser les assemblages de petits vertébrés.
- **Étude systématique :** Ce chapitre présente une description détaillée des restes inédits des espèces identifiées à Ifri n'Ammar, en les comparant avec ceux provenant d'autres sites archéologiques. Il fournit également des informations sur leur répartition temporelle et spatiale, ainsi que sur leurs biotopes respectifs.
- **Analyse taphonomique** : dédié à l'examen des processus et agents responsables de l'accumulation des assemblages osseux, ce chapitre vise à clarifier les mécanismes de dépôt et de préservation des restes et à évaluer les biais potentiels de représentativité.
- **Reconstitution paléoécologique :** basée sur diverses méthodes telles que l'indice taxonomique d'habitat, le climatogramme, les indices de diversité et le cénogramme. Ces approches sont combinées avec des données actuelles sur la distribution et l'écologie des espèces présentes à Ifri n'Ammar, afin de reconstituer le paléoenvironnement.
- **Synthèse :** Ce dernier chapitre synthétise les résultats des analyses taphonomiques et paléoécologiques, tout en replaçant Ifri n'Ammar dans le contexte plus large des variations climatiques ayant marqué la fin du Pléistocène moyen et tout le Pléistocène supérieur. La synthèse présente également les conclusions biochronologiques issues de l'étude de l'association des petits vertébrés.

# I. Présentation de la zone d'étude

## I.1 Ifri n'Ammar : Cadre naturel et situation

L'abri sous roche d'Ifri n'Ammar se trouve dans le Rif oriental marocain (Fig. 1), une région délimitée par des formations orographiques majeures : la chaîne rifaine au nord-ouest, la chaîne atlasique au sud et les plateaux de l'Oriental à l'est (Bachiri Taoufiq *et al*., 2008*).* Cette zone semi-aride, caractérisée par un faible couvert végétal, présente une grande diversité de formes de relief, incluant des reliefs structuraux, des glacis emboîtés, des terrasses alluviales, des littoraux surélevés et bas, ainsi que des badlands et paysages d'érosion. Ces formations témoignent des interactions complexes entre tectonique, transgressions marines et crises climatiques (Maurer, 1989).

Parmi les reliefs structuraux marquants de la région figurent le chaînon jurassico-crétacé des Kerker, le massif de Kebdana, le flysch des Béni Bou Ifrour et les formations volcaniques du Gourougou (Fig. 1.1). Entre ces formations se trouvent de vastes dépressions synclinales comblées par des dépôts miocènes et quaternaires, dont la plaine du Gareb, lieu de notre étude, qui a vu sa subsidence durer Jusqu'au Quaternaire récent (Jeannette et Hamel, 1961).

Les vastes plaines de cette zone du Rif oriental sont traversées par des cours d'eau au régime hydrographique inégal, tels que l'Oued Moulouya, l'Oued Kert et l'Oued Nkor. Ce réseau fluvial a, au fil du temps, sculpté de larges vallées débouchant sur la Méditerranée. Dans la zone d'étude, outre le secteur continental marqué par des plaines et des reliefs montagneux, le secteur littoral se distingue par une grande diversité géomorphologique et écologique. Il offre une variété d'environnements comprenant des falaises vives, notamment au Cap des Trois Fourches et au Cap de l'Eau, ainsi que des falaises mortes et des systèmes estuaires et lagunaires (Nami et Moser, 2010).

La région subit une érosion croissante, exacerbée par l'aridité et l'avancée de la désertification. À cela s'ajoute une érosion d'origine anthropique récente, imputable à des pratiques agricoles fortement dépendantes des précipitations ainsi qu'à un pâturage extensif. Ces activités contribuent à la dégradation du couvert végétal et intensifient les processus érosifs (Bartz *et al*., 2017).

L'abri sous roche d'Ifri n'Ammar est localisé dans le bassin versant de Wadi Selloum (Fig. 1.5), un affluent occidental de la basse Moulouya (Bartz *et al*., 2017). Ce bassin, d'une superficie de 290 km², draine le prolongement le plus septentrional des montagnes du Moyen Atlas dans le nord-est du Maroc. L'oued Moulouya, principal cours d'eau du nord-est marocain, prend sa source dans le Haut Atlas à une altitude de 1 770 mètres, près de la zone de contact entre le Moyen et le Haut Atlas. Son bassin versant s'étend de l'Atlas central à la Méditerranée, couvrant une superficie de 53 500 km² (Snoussi *et al*., 2002).

L'ensemble du bassin versant de la Moulouya se caractérise par un climat méditerranéen, variant du semi-aride à l'aride, avec des précipitations faibles oscillant entre 200 et 600 mm, concentrées lors d'événements ponctuels et intenses *(*Snoussi *et al*., 2002 ; Ibouhouten *et al*., 2008*).* Selon la classification bioclimatique de Sauvage (1963), la transition entre la Moyenne et la Basse Moulouya marque un passage d'un climat méditerranéen aride à un climat semi-aride (Fig. 2). Cette transition se traduit par la présence d'espèces végétales caractéristiques telles que *Stipa tenacissima* (alfa) et *Artemisia herba-alba* (armoise).

Dans les zones littorales et montagnardes de la Basse Moulouya, la végétation semi-aride est dominée par *Pistacia atlantica*, *Olea oleaster* et *Juniperus phoenicea*, tandis que des formations

végétales allant du semi-aride au subhumide, telles que celles composées de *Tetraclinis articulata*, y sont également présentes. Le lit de l'oued abrite des buissons de *Tamarix*, *Salix* et *Populus alba (*Benabid, 2000 ; Ibouhouten *et al*., 2008*)*.

La zone du bassin versant supérieur de Wadi Selloum (Fig. 1.5c), où se situe l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar, est composée exclusivement de calcaire mésozoïque et de dolomite (Bartz *et al*., 2017). Le réseau fluvial intermittent de ce bassin draine les contreforts de l'abri d'Ifri n'Ammar dans une direction d'écoulement sud-est et est alimenté par deux affluents (Fig. 1.4 et 1.5) (Bartz *et al*., 2017).

L'analyse des dépôts de ces cours d'eau intermittents du bassin Wadi Selloum, à proximité immédiate de l'abri Ifri n'Ammar (Bartz, 2019 ; Bartz *et al*., 2015 ; 2017), a permis d'identifier les phases de stabilité morphodynamique (pédogenèse) et d'activité (crues). Les résultats de ces recherches combinant des méthodes micromorphologiques, sédimentologiques, géochimiques et minéralogiques ont permis de reconstituer la variabilité paléoenvironnementale et l'évolution géomorphologique de la région, enregistrées par deux systèmes fluviaux : Les cours d'eau intermittents du Wadi Selloum d'une part, et d'autre part, la rivière pérenne de la Moulouya. Un cadre géochronologique des dépôts fluviaux a également été établi pour la première fois dans le nord-est du Maroc, grâce à l'application de techniques de datation par luminescence.

Le site d'Ifri n'Ammar témoigne de phases d'occupation humaine discontinues depuis environ 170 ka. Les recherches menées sur les systèmes fluviaux ont visé à reconstituer l'évolution paléoenvironnementale dans la région immédiate de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar, dans le nord-est du Maroc, afin de déterminer si ces dynamiques d'occupation pourraient être liées à des changements paysagers ou influencées par des contraintes climatiques.

Les résultats montrent que les dépôts des cours d'eau intermittents du Wadi Selloum ont été fortement marqués par l'écosystème sensible de la région méditerranéenne. Ces cours d'eau présentent un enregistrement sédimentaire discontinu et hétérogène, influencé par des variations climatiques ponctuelles et par l'activité humaine (Bartz *et al*., 2015 ; 2017).

Les datations obtenues par luminescence optiquement stimulée (OSL) appliquées aux dépôts fluviaux révèlent des âges compris entre 102 ± 8 ka et 1,3 ± 0,2 ka, mettant en évidence une sédimentation intermittente. Les principales phases d'aggradation, datées d'environ 100 ka (MIS 5c), 75 ka (MIS 5a), 55 ka (MIS 3), ainsi qu'après le Dernier Maximum Glaciaire (MIS 2) et durant l'Holocène, coïncident avec des périodes climatiques plus humides et chaudes, favorables aux installations humaines (Bartz *et al*., 2015 ; 2017). En outre, la formation des sols (pédogenèse) reflète également ces périodes de conditions climatiques propices.

En revanche, le registre des terrasses de la basse Moulouya a été profondément influencé par les processus tectoniques associés à la collision des plaques africaine et eurasienne. Une faille de chevauchement orientée est-ouest a été identifiée dans cette région ; elle a significativement déformé la séquence sédimentaire du Néogène terminal dans le bassin inférieur drainé par la Moulouya (Bartz *et al*., 2019, ainsi que les références associées).

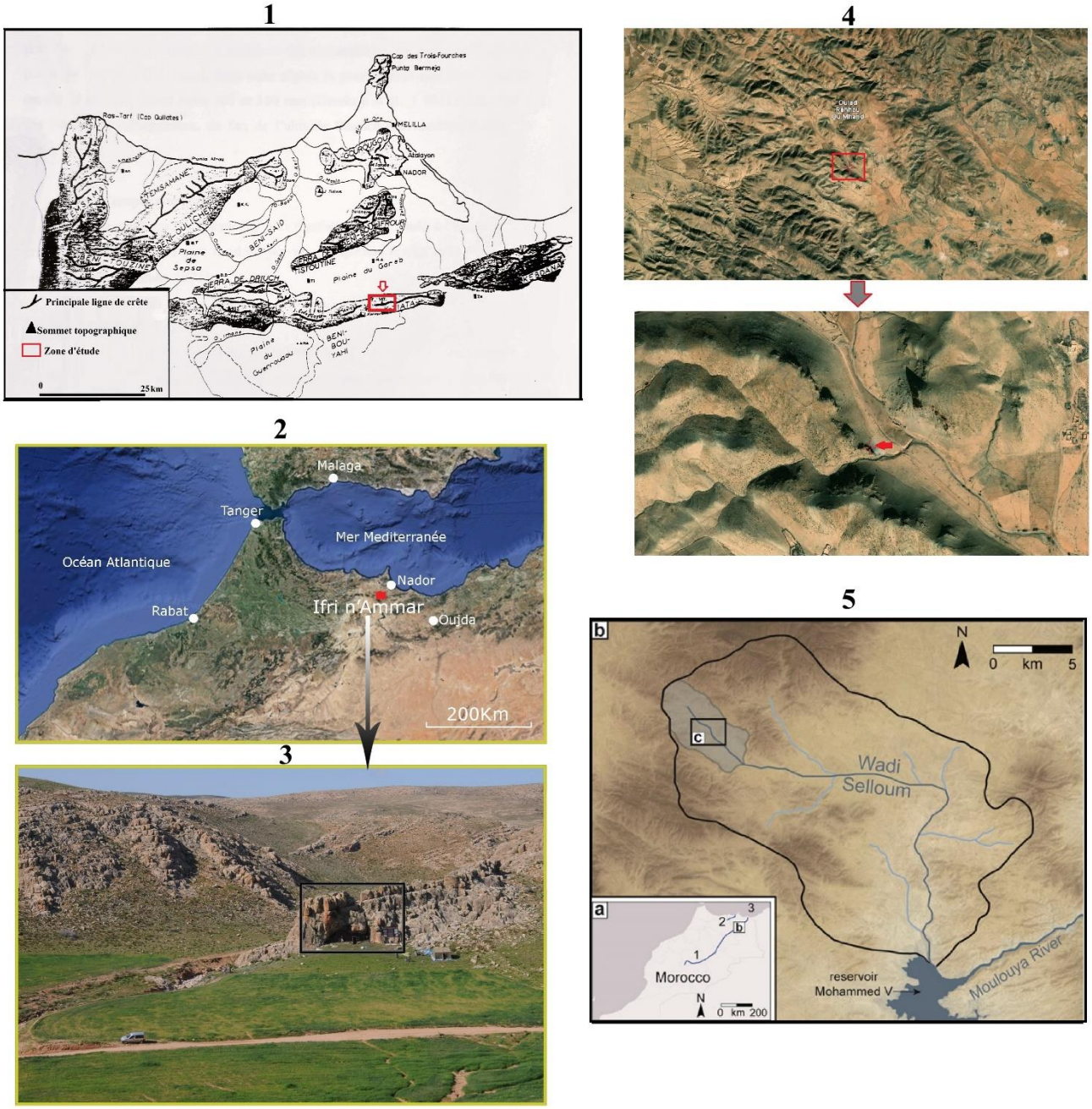



**Fig. 1.** Localisation et contexte topographique de l'abri sous roche Ifri n'Ammar. 1) Schéma orographique du Rif oriental (d'après Jeannette et Hamel, 1961), 2) Carte de localisation ; 3) photo de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar (cliché : A. Mikdad, INSAP, Maroc) ; 4) images satellite du contexte topographique de la grotte d'Ifri n'Ammar (source : *Earth maps online. Service*) ; 5 : 5a- zone d'étude avec l'oued Moulouya « 1 », oued Kert « 2 » et Mer d'Alboran « 3 », 5b : Bassin versant de Wadi Selloum (~290 km²), affluent occidental de la basse Moulouya, 5c : le bassin versant supérieur de Wadi Selloum à proximité immédiate de l'abri sous roche Ifri n'Ammar (carte (5) d'après Bartz *et al.*, 2017).

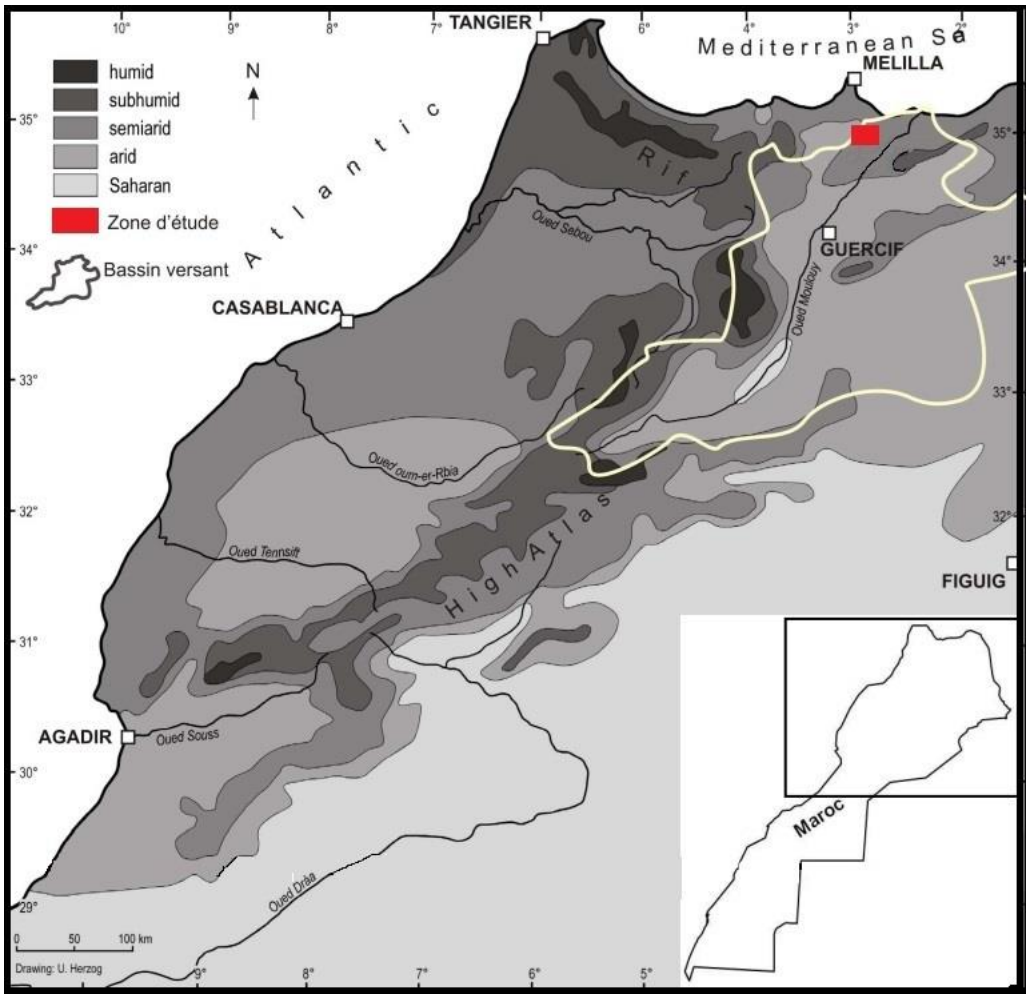



**Fig. 2.** Situation du bassin versant de la Moulouya dans l'étagement bioclimatique selon Emberger (1939) et Sauvage (1963), adapté d'après Ibouhouten *et al*., 2008.

## I.2 Description

Situé à 7 km à l'est de la commune d'Afsou, dans la province de Nador, l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar se trouve à l'extrémité sud-est du Dhar Bou'Arfa (Fig. 1.3), un éperon rocheux constitué de calcaires du Jurassique supérieur grossièrement lités en bancs très compacts (Reisch, 2010). Le site domine une vallée étroite formée par l'oued Selloum (Fig. 1.4), un ancien affluent de la Moulouya, et fait face à la falaise abrupte de Selloum, qui s'élève à environ 150 mètres de hauteur.

Vers l'est, l'abri est également bordé par un autre cours d'eau, l'un des nombreux affluents du principal cours d'eau situé en bas de la falaise Selloum. Le site d'Ifri n'Ammar se divise en deux zones : une partie interne, qui correspond à l'intérieur de l'abri même, et une partie externe, qui est une vaste étendue à ciel ouvert formant l'extension du remplissage vers l'extérieur. L'ouverture de l'abri mesure 12 mètres au niveau du sol actuel, et sa hauteur varie selon la morphologie de la limite externe du plafond, pouvant atteindre jusqu'à 5 mètres (Fig. 3). La profondeur maximale est estimée à 8 mètres (Nami et Moser, 2010).

La limite entre l'espace interne du site et la surface extérieure est marquée par des éboulis et des blocs détachés du plafond externe. La partie extérieure du site comprend un large cône de déjection qui s'étend sur une grande surface du talus de l'abri, présentant un pendage moyen.

La surface de cet abri est parsemée d'innombrables objets archéologiques liés à différentes périodes préhistoriques, notamment des lamelles parfois retouchées datant de l'Ibéromaurusien. À proximité immédiate d'Ifri n'Ammar, quelques petits abris ont été découverts où l'on trouve occasionnellement des artefacts lithiques ibéromaurusiens, ainsi que des objets de diverses périodes du Néolithique, en particulier sur les versants et le sommet de la falaise de Selloum (Nami et Moser, 2010).

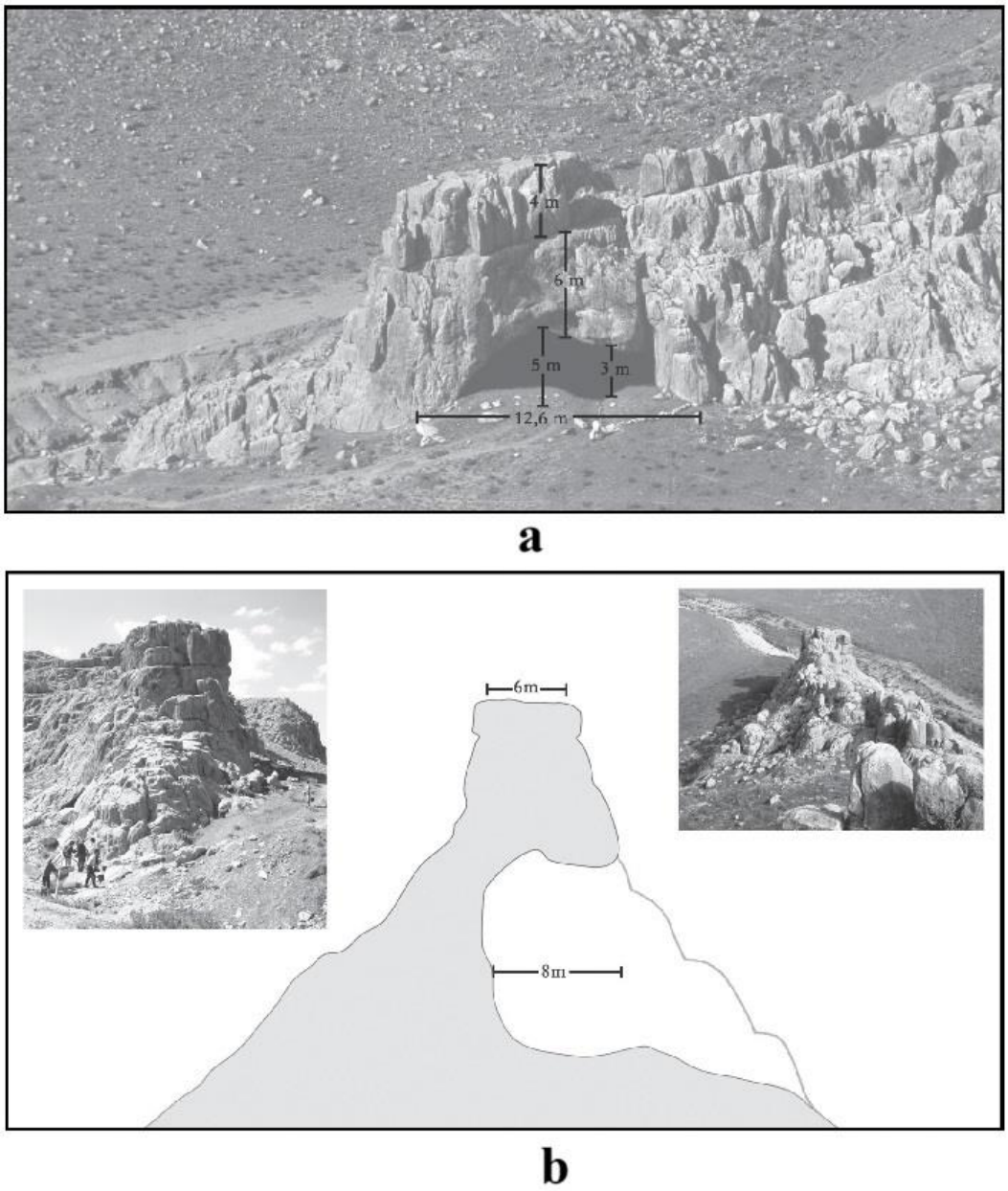



**Fig. 3.** Dimensions de l'abri Ifri n'Ammar (d'après Nami et Moser, 2010). a) photo de l'entrée du site vue de l'extérieur ; b) plan du site et vues de l'éperon rocheux.

### I.3 Historique des Fouilles

Les fouilles archéologiques d'Ifri n'Ammar ont débuté à la suite de la découverte du site en 1996, dans le cadre d'un programme de coopération scientifique entre l'Institut National des

Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine (INSAP) et la *Kommission für Archäologie Außereuropäischer Kulturen* (KAAK) du *Deutsches Archäologisches Institut* (DAI). Les opérations de terrain se sont déroulées en deux grandes phases : la première, menée de 1997 à 2015, s'inscrivait dans le cadre de ce partenariat. À partir de 2015, l'INSAP a poursuivi seul la direction des fouilles sur le site.

Durant les premières campagnes de 1997 et 1999, un sondage initial sous forme de tranchée orientée ouest-est (carrés M/L 11→26) a été réalisé à partir du fond de l'abri vers l'extérieur. En 1999, un autre sondage de 2 mètres de longueur sur 2 mètres de largeur (M/L 32-33) a été ouvert à l'extérieur de la grotte. Entre 2001 et 2004, l'extension de la zone de fouille s'est poursuivie vers la paroi gauche de l'abri jusqu'à l'atteinte du substratum (Fig. 4).

Après une interruption de cinq ans, les fouilles ont repris en 2009 et se sont étendues jusqu'en 2022. Cette période a été particulièrement consacrée à l'exploration de la partie du remplissage située vers la paroi droite de l'abri (Fig. 4).

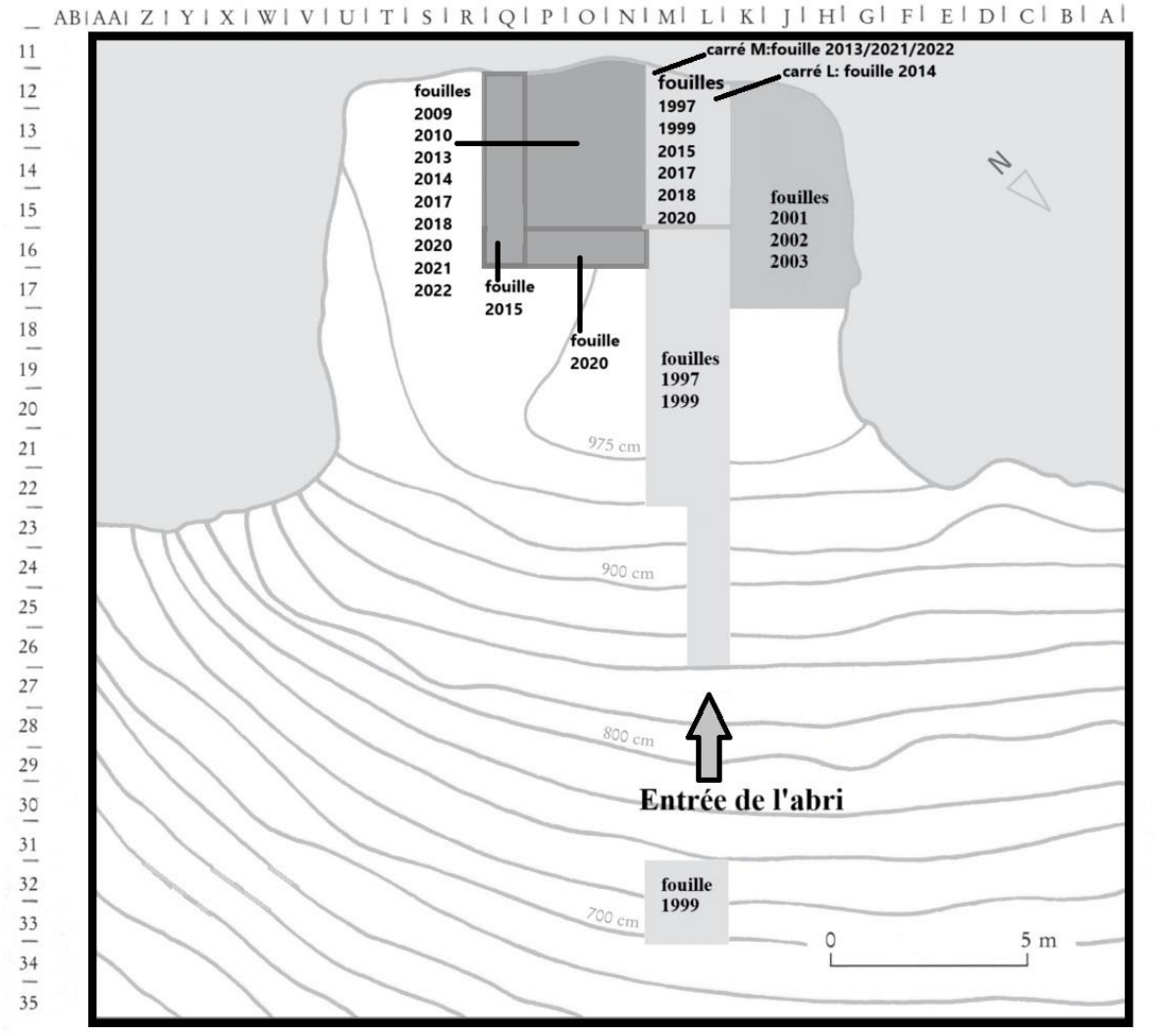



**Fig. 4.** Plan des différentes campagnes de fouilles effectuées à Ifri n'Ammar entre 1997 et 2022 (adapté et complété d'après Nami et Moser, 2010).

## I.4 Stratigraphie et attribution culturelle

À la suite des campagnes de fouilles menées dans l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar, une stratigraphie synthétique a été établie (Fig. 5.1). Celle-ci couvre une épaisseur de 6,30 m et se divise en 43 unités morpho-sédimentaires, elles-mêmes organisées en 5 ensembles chrono-culturels (pour plus de détails sur les unités, voir Nami et Moser, 2010) :

- **Ensemble 1 : Unité 1 (0,0 à -0,60 m)**

Cette unité est composée de fumier contenant une variété d'artefacts provenant de différentes époques, y compris des monnaies modernes, de la céramique moderne et peut-être néolithique, une hache polie, des coquilles d'œufs d'autruche, des outils en os, des lamelles à bord abattu, des ossements fauniques et des fragments de charbon de bois. Bien que perturbée par des interventions humaines récentes, cette couche recouvre et préserve les niveaux archéologiques sous-jacents.

- **Ensemble 2 : unités II–XIVb (-0,60 à -2,70 m)**

Cet ensemble correspond à l'escargotière proprement dite, composée de sédiments très friables et cendreux, de pierres de diverses tailles, et d'un grand nombre de gastéropodes terrestres. Le matériel archéologique de cette couche est exclusivement constitué d'objets typiquement ibéromaurusiens, avec une industrie lithique principalement réalisée en silex (Moser, 2003). On y trouve également une présence notable d'industrie osseuse et une quantité importante d'ossements fauniques (Mouhsine, 2003). Plusieurs foyers et structures de combustion sont aussi présents dans cet ensemble.

- **Ensemble « couche rouge »**

Cette unité correspond à un épais ensemble de dépôts limoneux à sableux légèrement rougeâtres, désignés sous le nom de « couche rouge ». Cet ensemble, qui marque la transition du *Middle Stone Age* (*MSA*) au *Later Stone Age* (*LSA)*, ne correspond à aucune unité de l'ancien profil établi avant l'année 2009 (Fig. 5.1). La transition dans le profil synthétique (Fig. 5.1) du *MSA* (unité XVa), au *LSA* (unité XIVb), n'était pas clairement définie dans la coupe stratigraphique. Cependant, les faibles épaisseurs de sédiment séparant ces deux unités ont révélé un assemblage lithique illustrant un mélange notable entre les outils typiquement atériens (pédonculés, racloirs, etc.) et des outils clairement ibéromaurusiens (lamelles à dos).

Lors des fouilles menées en 2009, un nouveau profil stratigraphique a été établi au centre de la grotte, dans les carrés P13 à P15. Celui-ci a permis de documenter la couche rouge (unité B, d'après Klasen *et al*., 2018), intercalée entre l'escargotière (ensemble 2, *LSA* récent) et les dépôts attribués au *MSA* (ensemble 3, unité C, d'après Klasen *et al*., 2018). La partie supérieure de cette unité est associée à l'Ibéromaurusien ancien (Fig. 5.2), tandis que la partie inférieure pourrait constituer une véritable zone de transition entre les dépôts du *MSA* et ceux du *LSA*. Les sédiments de cette unité présentent une large gamme de teintes allant du gris foncé au brun, brun rougeâtre, jaunâtre et jusqu'au blanc. De nombreux fragments de charbon de bois sont concentrés dans la partie supérieure de l'unité B ; leur taille et leur abondance diminuent progressivement vers sa base. Des signes de bioturbation sont visibles au sein de cette couche, et la base de l'unité est marquée par la présence abondante de plaques de sédiments sous forme de précipités de gypse blancs (Klasen *et al*., 2018).

**Ensemble 3 : unités XVa–XVII (-2,70 à -4,40 m)**

La séquence du *MSA* à Ifri n'Ammar comprend deux grandes unités stratigraphiques de différentes épaisseurs, séparées par une épaisse couche stérile de concrétions calcaires : l'occupation inférieure (OI) et l'occupation supérieure (OS) (Fig. 5.1, Richter *et al*., 2010). L'Ensemble 3, qui s'étend de -2,70 à -4,40 m, correspond à l'occupation supérieure du *MSA*. Il se compose principalement de couches argileuses compactes. Au sein de ces dépôts du *MSA* (Figs. 7.2, 7.3), certaines zones restreintes comprennent des blocs de sédiments concrétionnés très denses, qui renferment également des artefacts lithiques, eux-mêmes concrétionnés. Cette unité est directement située sous l'escargotière ibéromaurusienne, selon le profil synthétique établi avant 2009. Les couches argileuses, de couleur rouge brun, varient en compacité, étant par endroits très denses et ailleurs plus friables. L'épaisseur totale de l'occupation atteint environ 1,70 m (Nami & Moser, 2010).

Cet ensemble contient une riche collection d'outils lithiques (Fig. 8), incluant des pièces pédonculées, des racloirs, des pointes de type moustérien, des grattoirs et des denticulés (Nami & Moser, 2010), ainsi que des coquilles intentionnellement perforées (Eiwanger *et al*., 2009 ; Nami & Moser, 2010) (Fig. 11).

**Ensemble 4 : unités XVIIa–XXIV (- 4,40 à -5,10 m)**

Cet ensemble se caractérise par la présence de lits de croûtes calcaires de type « caliche » extrêmement compactes (Reisch, 2010). La période de sédimentation de cette concrétion est vraisemblablement à corréler avec les phases finales du stade isotopique 6, qui correspond aussi à la dernière phase du Tensiftien selon la subdivision du Quaternaire continental marocain (Fig. 6). Le niveau sommital de ces concrétions est daté à environ 130 ka (Richter *et al*., 2010).

**Ensemble 5 : unités XXV–XXXIa (-5,10 à -6,30 m)**

Cet ensemble inférieur, reposant sur le substratum de la grotte, est caractérisé par un sédiment orange compact notamment vers la paroi et brun compact mêlé à des pierrailles de différentes tailles dans la masse du remplissage (Fig. 7.3). Cet ensemble a livré un matériel lithique peu abondant par rapport à l'occupation supérieure.

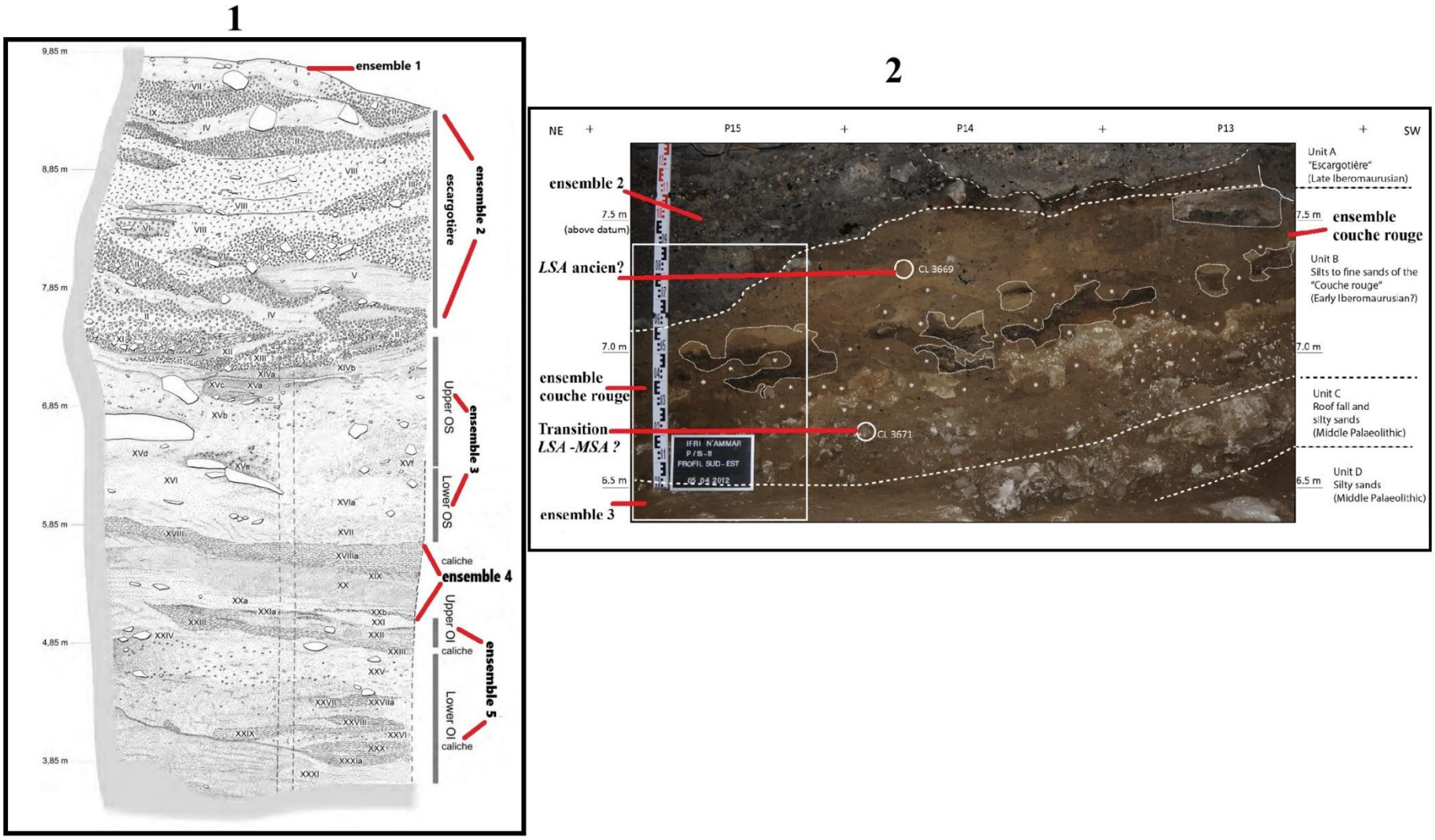



**Fig. 5.** 1) La séquence stratigraphique d'Ifri n'Ammar avec les différents ensembles rattachés à l'Ibéromaurusien (*Later Stone Age*) et au *Middle Stone Age* (Unités OS et OI) (modifiée d'après Nami et Moser, 2010 ; Richter *et al*., 2010). 2) Ensemble « couche rouge », avec une partie supérieure rattachée à l'Ibéromaurusien ancien ? et une partie inférieure correspondant à la transition *MSA-LSA* ? (carrés P13-P15), coupe établie en 2012 et 2014 (Unité B, d'après Klasen *et al*., 2018), l'ensemble 2, correspondant à l'Ibéromaurusien récent « escargotière », est situé au-dessus de la couche rouge, tandis que l'ensemble 3, en dessous de celle-ci, est rattaché au *Middle Stone Age* (occupation supérieure "OS").

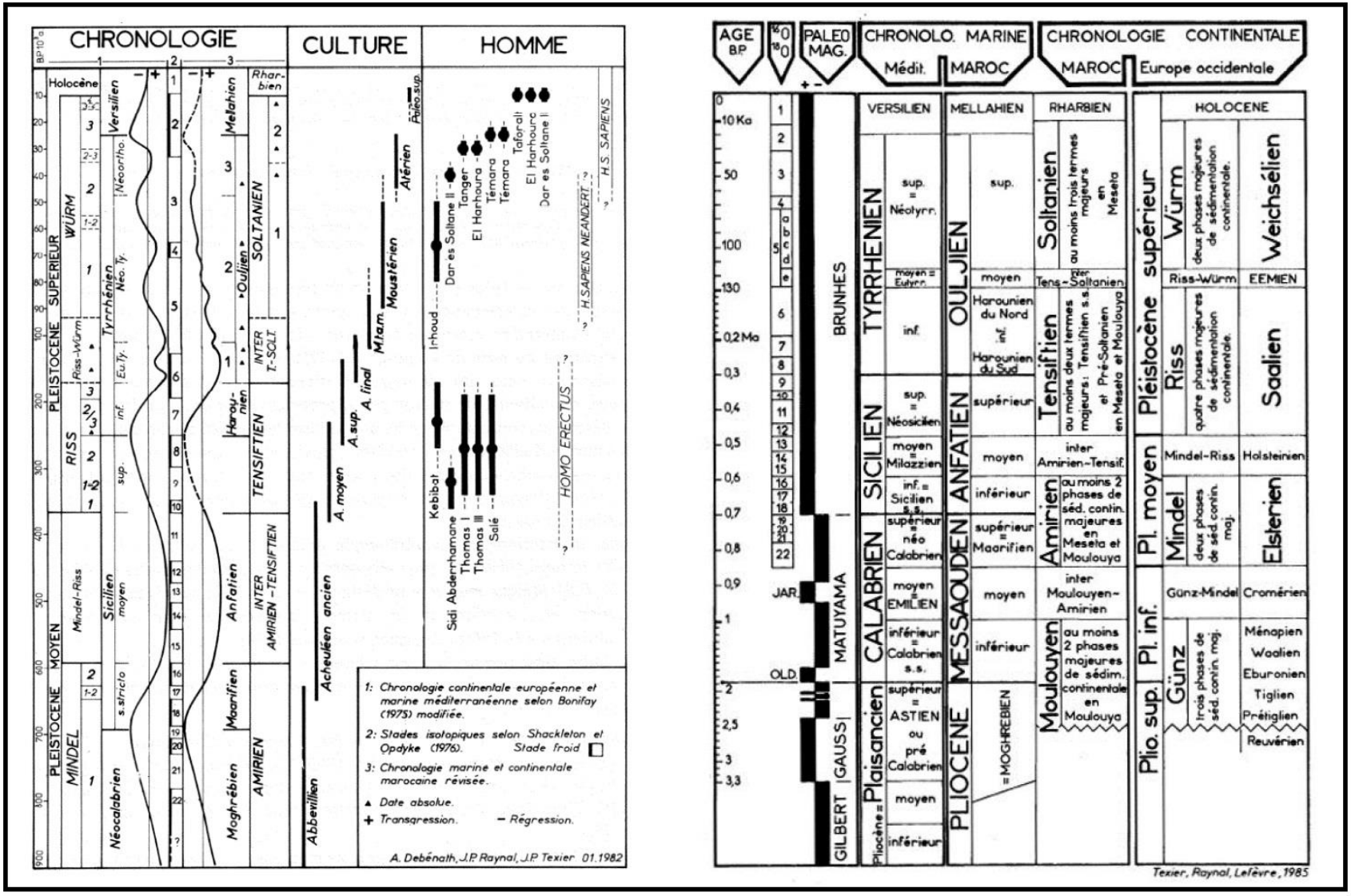


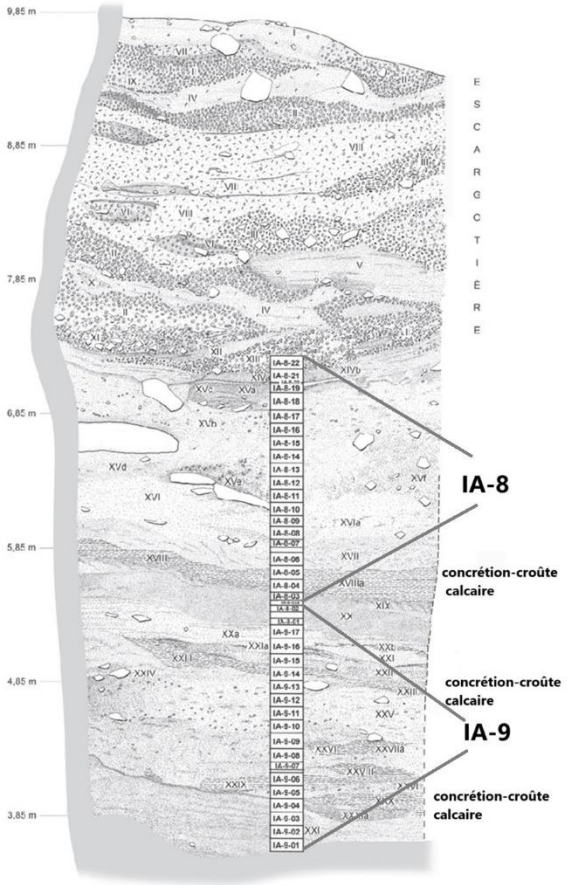

**Fig. 6.** Essais de chronologie du Quaternaire marin et continental au Maroc par Debénath *et al.*, 1982 (à gauche), et par Texier *et al.*,1985 (à droite).




**Fig. 7.** 1) Fouille des niveaux de l'occupation inférieure (OI) du *MSA*, d'après Mikdad *et al*., 2004 ; 2) Photographie illustrant le passage entre les dépôts du *MSA* et du *LSA* (escargotière), d'après Nami et Moser, 2010 ; 3) Séquence du *MSA* (occupations OI et OS), d'après Mikdad *et al*., 2004.

### I.4.1 Résultats de l'analyse sédimentologique de la séquence stratigraphique

Les analyses des séries d'échantillons IA-8 et IA-9 (Reisch, 2010), prélevées au centre de la grotte dans les mètres carrés I 16/17 et représentant une partie du remplissage du site, depuis le substrat rocheux jusqu'à la base de l'escargotière, mettent en évidence une prédominance marquée de la fraction fine dans les parties inférieure et centrale de la séquence stratigraphique (ensemble 5, Fig. 5), attribuée à des apports récurrents de sédiments d'origine éolienne. En revanche, une augmentation progressive et constante de la fraction grossière est observée dans la partie supérieure de la séquence (ensemble 3, Fig. 5), probablement due à la décomposition d'éléments détritiques (Reisch, 2010).




Ces résultats suggèrent que les processus de sédimentation à Ifri n'Ammar sont principalement influencés par des apports éoliens (Reisch, 2010 ; Klasen, 2018). Les distributions des phosphates et des substances humiques atteignent des valeurs assez élevées dans la partie la plus haute et la partie la plus basse de la séquence étudiée, tandis qu'elles régressent dans la partie centrale de cette séquence, révélant des indices d'activités anthropiques. En revanche, la composition fine des sédiments ne permet pas de tirer de conclusions directes sur les conditions climatiques, bien qu'elle illustre une sédimentation majoritairement éolienne (Reisch, 2010).

La séquence stratigraphique d'Ifri n'Ammar présente, entre les enlèvements 41 et 58 (ensembles 4 et 5, entre - 4,10 m et -5,80 m), des croûtes calcaires de type « caliche », formées secondairement dans la grotte. Ces concrétions, résultant de précipitations de carbonate de calcium, peuvent refléter des conditions climatiques plus humides ou une couverture végétale et sédimentaire au-dessus des couches calcaires du plafond de la grotte, similaires à celles favorisant la formation de spéléothèmes comme les stalagmites et les stalactites (Reisch, 2010). Ce phénomène aurait eu lieu lors de plusieurs épisodes climatiques, ou du moins pendant des périodes de pluviométrie intense, comme le révèlent les analyses de lames minces pratiquées sur une partie de cette croûte. Ces analyses montrent que le sédiment s'est fixé par l'action des bactéries, un processus qui ne peut s'expliquer que par des phases répétées de forte humidité dans le sol de la grotte (Reisch, 2010). Les caliches, observés principalement entre les enlèvements 41 et 58, montrent que ces conditions climatiques spécifiques se manifestent uniquement pendant des phases particulières de la séquence stratigraphique.

## I.5 Datations

Les couches archéologiques de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar témoignent d'occupations humaines discontinues sur les derniers ~170 ka (Bartz *et al.*, 2017). La partie inférieure, attribuée au *MSA* (Nami et Moser, 2010), a été datée par thermoluminescence (TL) sur du silex chauffé (Richter *et al*., 2010). Cette phase du *MSA* se subdivise en deux grandes unités stratigraphiques de différentes épaisseurs : l'occupation inférieure (OI), datée entre 171 ± 12 ka et 145 ± 9 ka, et l'occupation supérieure (OS), qui s'étend de 130 ± 8 ka à 83 ± 6 ka (Richter *et al*., 2010) (Tab. 1). De plus, la partie la plus récente de la séquence du *MSA* a été datée au carbone 14, révélant une période entre 51,5 ± 1,3 ka BP et 38,9 ± 2,0 ka BP (Linstädter *et al*., 2012 ; Mikdad *et al*., 2002 ; Moser, 2003) (Tab. 1).

La partie supérieure de la séquence archéologique, correspondant au *LSA* et associée à la culture ibéromaurusienne. Ce niveau est subdivisé en deux unités stratigraphiques, A et B (d'après Klasen, 2018). L'unité A, également appelée « escargotière » (d'après Nami & Moser, 2010) et rattachée au *LSA* récent, est datée au $^{14}C$ entre 13,9 ± 0,08 ka BP (16,8-16,5 ka cal BP) et 10,0 ± 0,08 ka BP (11,7 ± 0,4 ka cal BP) (Linstädter *et al*., 2012 ; Moser, 2003). L'unité B, surnommée « couche rouge » et située juste en dessous des dépôts de l'escargotière, a été datée pour sa partie supérieure (B1, d'après Klasen *et al*., 2018) par luminescence stimulée optiquement (OSL) à 14,7 ± 0,9 ka (Klasen *et al*., 2018) (Tab. 2), correspondant à un Ibéromaurusien ancien. La partie inférieure de la couche rouge (B3, d'après Klasen *et al*., 2018) pourrait constituer la transition entre les niveaux *MSA* et *LSA*, et a fourni des dates autour de 25 ka.

| Attribution culturelle | Niveau | Age (ka) | Age calibré (cal BP)* | Méthode et matériel | Références | Résultats de datations par TL et 14C |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Enlévement 31 (-3,1 de profondeur) | Upper OS | 39,700± 1320 | 43,620 ± 980 | 14C, charbon de bois (KIA8822) | Mikdad *et al*., 2002 ; Moser, 2003 | **Datations par radiocarbone de la séquence du *MSA* (unité OS): entre 51.5 et 39 ka BP** |
| Enlévement 35 (-3,5 de profondeur) | Lower OS | 38,740± 2290 | 42,850 ± 1800 | 14C, charbon de bois (KIA8823) | Mikdad *et al*., 2002 ; Moser, 2003 | |
| Enlévement 36 (-3,6 de profondeur) | Lower OS | 51,480 ±1470 | 55,560 ±2520 | 14C, charbon de bois (KIA8824) | Mikdad *et al*., 2002 ; Moser, 2003 | |
| ***Middle Stone Age*** **Occupation supèrieure, OS (*Upper* OS et *Lower* OS) Occupation inférieure ,OI (*Upper* OI et *Lower* OI)** | Upper OS | 100,600 ±12,000 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | **La moyenne pondérée des dates par TL, pour les deux unités du *MSA* (OS et OI) d'après Richter et al., 2010 est: *Upper* OS=83 ±6 *Lower* OS= 130± 8 *Upper* OI= 145 ±9 *Lower* OI= 171 ± 12** |
| | Lower OS | 105,000 ±18,200 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OS | 114,200 ±17,800 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OS | 114,200 ±17,800 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OI | 118,500 ±18,900 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OI | 125,500 ± 26,800 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OS | 128,700 ±23,100 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OS | 131,200 ±18,300 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OS | 131,900 ±24,100 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OS | 134,600 ±20,000 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OS | 140,200 ±24,700 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OI | 141,800 ±23,000 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | LowerOS | 142,900 ±24,700 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OI | 143,500 ±23,600 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OI | 147,200±23,600 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OI | 149,700± 21,900 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OS | 149,900 ±22,800 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OI | 152,400± 27,800 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OI | 157,500 ±23,200 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OI | 158,400 ±28,400 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OI | 161,000 ±26,100 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OS | 163,700± 26,200 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OI | 180,800 ±31,100 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OI | 183,300 ±30,400 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OI | 185,200± 26,000 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OI | 199,100± 35,500 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OI | 249,500 ±28,300 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Lower OI | 339,700 ±29,400 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OS | 65,500 ±6100 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OS | 78,200 ±11,800 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OS | 80,300± 12,400 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OS | 82,300 ±13,000 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OS | 82,500 ±13,200 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OS | 83,700 ±12,400 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |
| | Upper OS | 97,500 ±14,700 | | TL, silex brûlé | Richter, 2010 | |

**Tab. 1.** Datations des unités du *MSA* par radiocarbone ($^{14}$C) (Mikdad *et al*., 2002 ; Moser, 2003) et par Thermoluminescence (TL) (Richter *et al*., 2010).

*les calibrations ont été effectuées à l'aide de la courbe CalPal 2007 Hulu.

| Attribution culturelle | Enlèvement (profondeur en m) | Code laboratoire | Age (BP) | Age calibré (cal BP)* | Matériel et méthode | Références |
|---|---|---|---|---|---|---|
| **Couche grise /escargotière-unité A Ibéromaurusien récent** | 4 (-0,30 à -0,40) | Erl- 4394 | 10,022 ± 80 | 11653 ± 427 | Charbon de bois-échantillon HK 5 (14C) | Moser, 2003 |
| | 11 (-1,00 à -1,10 ) | Erl- 4399 | 11,009 ± 144 | 13,017 ± 368 | Charbon de bois-Sépulture II (14C) | Moser, 2003 |
| | 6 (-0,50 à - 0,60) | Utc 6182 | 11,370 ± 70 | 13,383 -13,189 | Charbon de bois (14C) | Moser, 2003 |
| | 7 (- 0,60 à -0,70) | Utc 6175 | 11,670 ± 60 | 13,730 -13,499 | Charbon de bois -Foyer (14C) | Moser, 2003 |
| | 9 (-0,80 à -0,90) | Erl- 4396 | 11,519 ± 105 | 13,494 ± 322 | Charbon de bois-échantillon HK31 (14C) | Moser, 2003 |
| | 10 (-0,90 à -1,00) | Erl- 4398 | 11,526 ± 110 | 13,496 ± 321 | Charbon de bois-Sépulture I (14C) | Moser, 2003 |
| | 10 (-0,90 à -1,00) | Utc 6179 | 11,760 ± 60 | 13,837 -13,594 | Charbon de bois (14C) | Moser, 2003 |
| | 12(- 1,10 à -1,20) | Erl- 4406 | 11,949 ± 105 | 14,367 ± 804 | Charbon de bois-échantillon HK43 (14C) | Moser, 2003 |
| | 14(-1,30 à -1,40) | Utc 6183 | 11,610 ± 100 | 13,690 -13,405 | Charbon de bois (14C) | Moser, 2003 |
| | 15(-1,40 à -1,50) | Erl- 4397 | 12,374 ± 108 | 14,757 ± 649 | Charbon de bois-échantillon HK85 (14C) | Moser, 2003 |
| | 16(-1,50 à - 1,60) | Erl- 4400 | 11,853 ± 105 | 13,793 ± 312 | Charbon de bois-Sépulture III (14C) | Moser, 2003 |
| | 18(- 1,70 à -1,80) | Erl-4401 | 12,290 ± 133 | 14,635± 786 | Charbon de bois-Sépulture IV (14C) | Moser, 2003 |
| | 18(- 1,70 à -1,80) | Erl-4407 | 12,384 ± 100 | 14,756 ± 640 | Charbon de bois-échantillon HK108 (14C) | Moser, 2003 |
| | 18(- 1,70 à -1,80) | Utc 6176 | 12,430 ± 70 | 14,735-14,378 | Charbon de bois -Foyer (14C) | Moser, 2003 |
| | 18(- 1,70 à -1,80) | Utc 6177 | 12,480 ± 80 | 14,815-14,436 | Charbon de bois (14C) | Moser, 2003 |
| **Couche rouge partie supérieure de l'unité B /Ibéromaurusien ancien ? d'après Klasen et al., 2018** | 23(-2,20 à - 2,30) | Utc 6178 | 12,640 ± 90 | 15,066-14,647 | Charbon de bois (14C) | Moser, 2003 |
| | 25(- 2,40 à - 2,50) | Utc 6181 | 13,880 ± 80 | 16778- 16514 | Charbon de bois (14C) | Moser, 2003 |
| | 26(-2,50 à -2,60) | Utc 6180 | 13,590 ± 70 | 16411- 16150 | Charbon de bois (14C) | Moser, 2003 |
| | Unité B1, partie supérieure couche rouge | C-L3669 | 14,7±0,9 ka | | OSL | Klasen *et al.* , 2018 |
| **Transition *MSA* - Ibéromaurusien** | Unité B3, partie inférieure couche rouge | C-L3671 | 25,6 ± 1,8 ka | | OSL | Klasen *et al* ., 2018 |

**Tab. 2.** Datations par radiocarbone ($^{14}$C, non calibrées et calibrées) et par luminescence stimulée optiquement (OSL) des niveaux Ibéromaurusiens d'Ifri n'Ammar (*LSA*).

* les calibrations ont été effectuées à l'aide de la courbe IntCal98.

## I.6 Mobilier archéologique

### I.6.1 Industrie lithique

Sur le site d'Ifri n'Ammar, l'industrie lithique occupe une place centrale au sein du mobilier archéologique et en constitue la majeure partie. L'outillage associé aux différentes phases de l'Ibéromaurusien (*LSA*) se compose de pointes, de microburins et de nombreuses lamelles à dos (Moser, 2003) (Fig. 8).

Les ensembles stratigraphiques 3, 4 et 5 de la séquence d'Ifri n'Ammar (Fig. 5) ont livré un riche matériel attribué au *MSA*.

L'ensemble 3, correspondant à l'occupation supérieure (OS) du *MSA*, renferme, dans sa partie supérieure (*Upper* OS) d'une épaisseur de 1 m, un ensemble lithique riche et varié comprenant des grattoirs latéraux, des pointes de type moustérien, des grattoirs, des denticulés et des pièces à encoches (Nami & Moser, 2010). Il inclut également des pièces foliacées, unifaciales et bifaciales, ainsi que des outils pédonculés. En revanche, la couche inférieure de l'occupation supérieure (*Lower* OS), d'une épaisseur de 0,7 m, présente un assemblage similaire mais moins abondant, dépourvu d'outils pédonculés et de pièces foliacées (Nami et Moser, 2010 ; Richter *et al*., 2010).

Le matériel lithique associé à cette occupation supérieure (OS), particulièrement abondant dans le sommet (~1 m d'épaisseur), indique que l'abri Ifri n'Ammar a été occupé sur une période d'environ cinquante millénaires, entre 130 ka BP à sa base et 83 ka BP à son sommet (Richter *et al*., 2010). Cette chronologie correspond au MIS5, englobant l'ensemble du dernier interglaciaire ainsi que les premières phases de la dernière glaciation würmienne (Nami & Moser, 2010).

Séparée par environ 0,7 m de sédiments presque stériles, principalement composés de concrétions calcaires (« caliche »=ensemble 4), suit l'ensemble 5, avec la couche supérieure de l'occupation inférieure (*Upper OI* ; épaisseur d'environ 0,3 m), qui contient des outils pédonculés en association avec l'industrie caractéristique du *MSA*.

Enfin, la plus ancienne occupation du *MSA* à Ifri n'Ammar, correspondant au *Lower OI* (épaisseur de 1 m), est caractérisé par des grattoirs latéraux, des denticulés et des pièces à encoches (Nami & Moser, 2010). Cette couche est également séparée de la couche sus-jacente par 0,2 m de sédiments stériles formés principalement de concrétions calcaires (Richter *et al*., 2010).

Une grande variété de matières premières a été utilisée pour la production des outils lithiques tout au long de la séquence, notamment le silex, la calcédoine, le quartzite et le basalte (Nami et Moser, 2010) (Fig. 8).

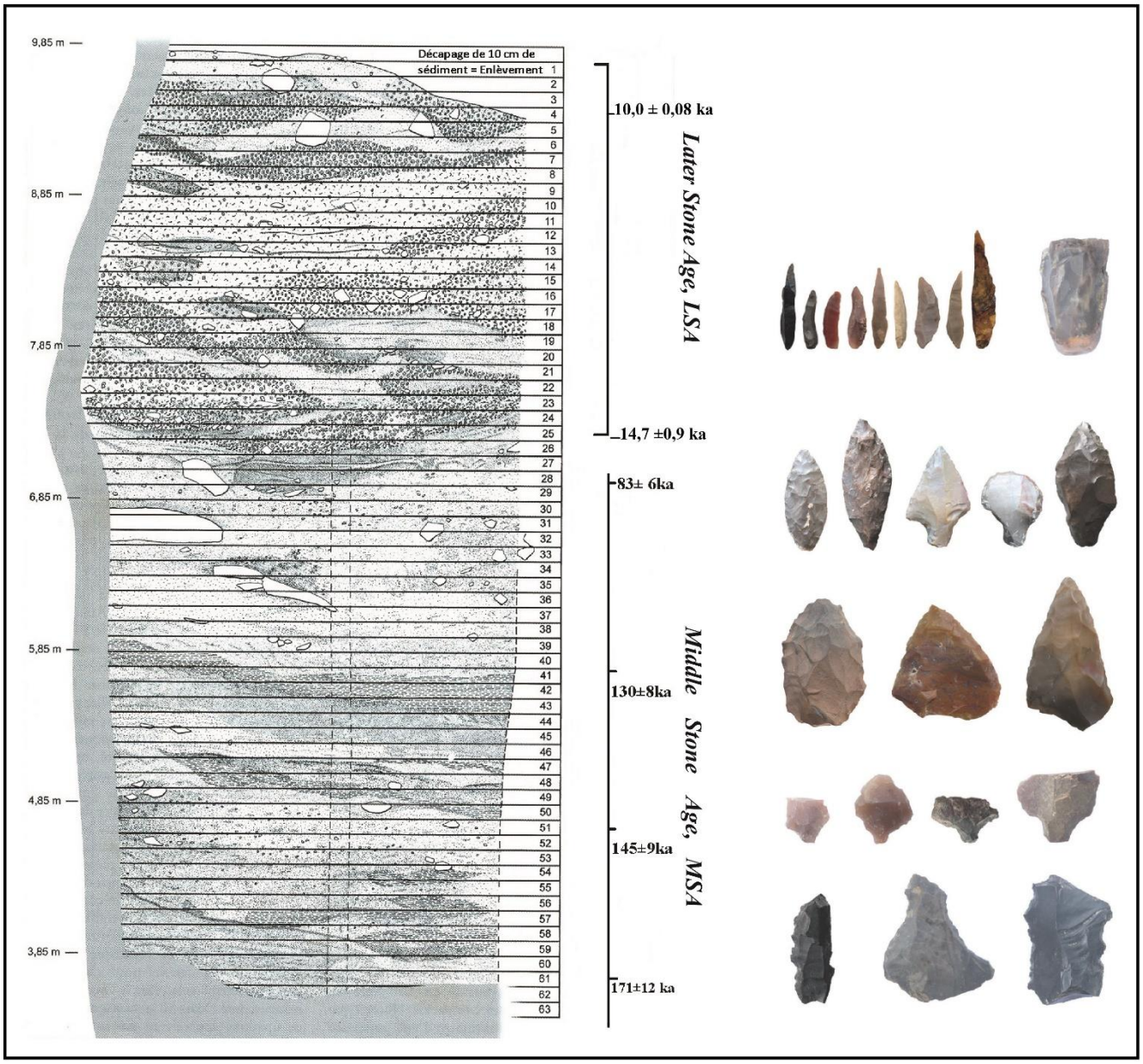



**Fig. 8.** Coupe stratigraphique avec les datations et le matériel lithique caractéristique de chaque niveau (modifiée d'après Nami & Moser., 2010).

### I.6.2 Industrie osseuse

L'industrie osseuse caractérise principalement l'occupation de l'Ibéromaurusien et se distingue par divers stades de fabrication, allant de la simple fracturation des os et du détachement d'esquilles sommairement appointées jusqu'à l'élaboration d'objets finis. Ces derniers incluent des objets perforants tels que des poinçons et des alênes, ainsi que des outils à bords arrondis, représentés par des lissoirs (Fig. 9).



**Fig. 9.** Industrie osseuse de l'Ibéromaurusien récent (*LSA*) (Crédit Photo J. Moser).

### I.6.3 Restes humains

Quatre sépultures d'enfants ont été découvertes dans la grotte d'Ifri n'Ammar en 2001 dans un niveau attribué à l'Ibéromaurusien récent (*LSA*). Ces enfants, décédés en bas âge, présentent plusieurs caractéristiques communes (Ben-Ncer in Mikdad *et al*., 2002) : les quatre sépultures sont alignées côte à côte, formant un « S » renversé près de la paroi latérale gauche de l'abri. Trois des quatre sépultures ont été inhumées dans des fosses préalablement aménagées avec les dépouilles positionnées la tête au nord. La cause du décès semble être la même pour au moins trois des enfants, suggérant la possibilité d'accidents, de maladies ou d'épidémies (Ben-Ncer in Mikdad *et al*. ,2002)

En 2002, la sépulture d'un individu adulte de sexe masculin a été mise au jour (Ben-Ncer *et al*., 2015). Il était inhumé dans une fosse de forme plus ou moins circulaire, d'environ 50 cm de diamètre, creusée à la base de l'escargotière (Ibéromaurusien récent), près de la paroi latérale de l'abri. Le sujet était en position assise, les membres inférieurs fléchis. Il présentait une avulsion des incisives centrales supérieures (Fig. 10), une pratique courante durant l'Ibéromaurusien en Afrique du Nord (Camps, 1974 ; Ben-Ncer *et al*., 2015).



**Fig. 10.** Squelette de l'Ibéromaurusien récent avec avulsion dentaire (crédit photo : J. Moser).

### I.6.4 Autres manifestations culturelles

À l'Ibéromaurusien (*LSA*), les objets de parure sont principalement constitués de coquilles et de valves de pétoncle, ainsi que de quelques fragments d'œufs d'autruche perforés. En complément de ces éléments, l'utilisation de colorants d'origine minérale est également attestée sur le site. Les hommes préhistoriques de la grotte ont laissé des traces concrètes de cette pratique sous forme de blocs d'ocre rouge ou jaune, ainsi que de pierres et d'os imprégnés de ces pigments. Par ailleurs, des peintures rupestres ont été découvertes dans l'abri d'Ifri n'Ammar. Celles-ci sont situées sur la paroi de l'abri et recouvertes par des couches archéologiques ibéromaurusiennes. Il s'agit d'une tache de peinture rouge présentant des ramifications (Eiwanger, 2003).

Au *MSA*, notamment dans les niveaux datés d'environ 83 ka BP (ensemble 3 - *Upper* OS), deux coquilles perforées intentionnellement, appartenant aux espèces *Tritia gibbosula* et *Columbella rustica*, ont été découvertes (Eiwanger *et al*., 2009 ; Nami & Moser, 2010 ; Sehasseh *et al*., 2021). Ces coquilles sont similaires à celles trouvées dans d'autres sites du *MSA* en Afrique du Nord (Bouzouggar *et al*., 2007 ; Sehasseh *et al*., 2021). Par ailleurs, au Maroc, les plus anciens ornements et coquilles de l'espèce *Tritia gibbosula* ont été mises au jour dans la grotte de Bizmoune, près d'Essaouira, dans des niveaux datés d'au moins 142 ka. Ces objets de parure témoignent de l'ancienneté des comportements modernes et symboliques d'*Homo sapiens* anciens en Afrique du Nord (Nami & Moser, 2010 ; Sehasseh *et al*., 2021).

À Ifri n'Ammar, des morceaux de galène et d'ocre rouge ont également été découverts dans les niveaux corrélés à ceux où les coquilles perforées ont été retrouvées (Nami & Moser, 2010), renforçant l'importance des pratiques symboliques dans ces contextes préhistoriques.




**Fig. 11.** Coquilles perforées, occupation supérieure (*Upper* OS) du *Middle Stone Age* (d'après Nami & Moser, 2010).

### I.6.5 Restes fauniques : Paléontologie et archéozoologie des grands vertébrés

L'étude paléontologique et archéozoologiques des grands vertébrés a, jusqu'à présent, été réalisée uniquement sur les restes retrouvés dans le niveau supérieur de l'Ibéromaurusien (*LSA*). Elle s'appuie sur les résultats de nos travaux antérieurs (Mouhsine, 2003), que nous avons repris, enrichis et soumis à une analyse approfondie (Tab. 3).

Les restes de macrofaune des niveaux *MSA* n'ont pas encore fait l'objet d'une étude approfondie, à l'exception de quelques déterminations préliminaires que nous avons effectuées sommairement (Tab. 4). Par ailleurs, l'étude des restes de petits vertébrés constitue l'objet principal de la présente thèse. Dans les pages suivantes, nous présentons les résultats de l'analyse globale de la faune associée à l'Ibéromaurusien.

### I.6.5.1 Liste taxonomique

Le matériel osseux du *LSA* a permis d'attribuer les restes à plusieurs groupes : Eulipotyphles, Lagomorphes, Rongeurs, Carnivores, Périssodactyles et Cétartiodactyles. De plus, le tamisage à l'eau de trois échantillons supplémentaires de sédiments provenant de ce niveau, réalisé en 2022-2023, a révélé la présence de quelques restes de reptiles et d'amphibiens. Ces derniers sont rares dans l'escargotière, mais beaucoup plus abondants dans l'échantillon prélevé dans la couche rouge.

La liste des grands vertébrés du niveau Ibéromaurusien d'Ifri n'Ammar est constituée d'une variété d'espèces (Fig. 12), les herbivores constituent le taxon le plus abondant en termes de restes anatomiques.

| | ***LSA* - Escargotière** | | ***LSA* – Couche rouge** | |
|---|---|---|---|---|
| | **NRDt** | **NMI** | **NRDt** | **NMI** |
| *Ammotragus lervia* | 2711 | 82 | 164 | 6 |
| *Gazella cuvieri* | 1088 | 59 | 28 | 3 |
| *Alcelaphus buseplaphus* | 173 | 14 | 82 | 5 |
| *Bos primigenius* | 49 | 11 | 4 | 2 |
| *Equus* sp. | 722 | 32 | 36 | 4 |
| Rhinoceros | - | - | 1 | 1 |
| *Lepus capensis* | 19 | 7 | 7 | 2 |
| *Canis aureus* | 8 | 4 | - | - |
| *Vulpes vulpes* | 25 | 5 | 1 | 1 |
| *Panthera pardus* | 10 | 3 | 1 | 1 |
| Autres carnivores (*Ursus arctos, Felis silvestris, Felis* sp. *Panthera leo, Hyaena hyaena)* | 4 | 2 | 3 | 3 |

**Tab. 3.** Nombre de restes déterminés (NRDt) et Nombre Minimal d'Individus (NMI) des espèces d'herbivores et de carnivores.

Les ongulés, présents aussi bien dans la couche grise « escargotière » que dans la couche rouge des niveaux *LSA*, sont dominés par *Ammotragus lervia*, suivi de *Gazella cuvieri* et des équidés Zébrins. Les autres bovidés à savoir *Alcelaphus buselaphus* et *Bos primigenius* ne totalisent qu'à peine 13% du NMI et seulement 6% du NRDt (Figs. 13 et 14). Les Rhinocerotidae ne sont attestés que par une seule dent, récoltée dans la couche rouge (à une profondeur de - 2,50 m, *LSA* ancien). Les carnivores sont constitués des espèces *Ursus arctos*, *Canis aureus*, *Vulpes vulpes*, *Panthera pardus*, *Panthera Leo*, *Felis silvestris*, *Felis* sp. (caracal ?) et *Hyaena hyaena*?. En dépit de leur diversité, les carnivores du niveau Ibéromaurusien, notamment ceux de la couche grise, ne présentent que 1 % du nombre de restes et 8 % du nombre minimum d'individus, avec les restes de l'ours *Ursus arctos* et de *Hyaena hyaena* qui sont trouvés uniquement dans la couche rouge et ceux de *Vulpes vulpes*, de *Panthera pardus* et de *Felis* sp.cf *silvestris* qui sont présents dans les deux grandes couches du *LSA*.

Les autres mammifères de petite taille tel le hérisson *Atelerix algirus* et le léporidé *Lepus* sp.cf *capensis* sont faiblement représentés. Le nombre de restes osseux, notamment d'herbivores, est nettement plus élevé (Figs. 15 et 16) dans la couche grise (chronologiquement située entre 14, 815-14, 436 et 11, 653 ± 427 cal BP) que dans la couche rouge (datée par OSL à 14,7 ± 0,9 ka et par $^{14}C$ à 15, 066–14, 647 cal BP et 16, 411–16, 150 cal BP).

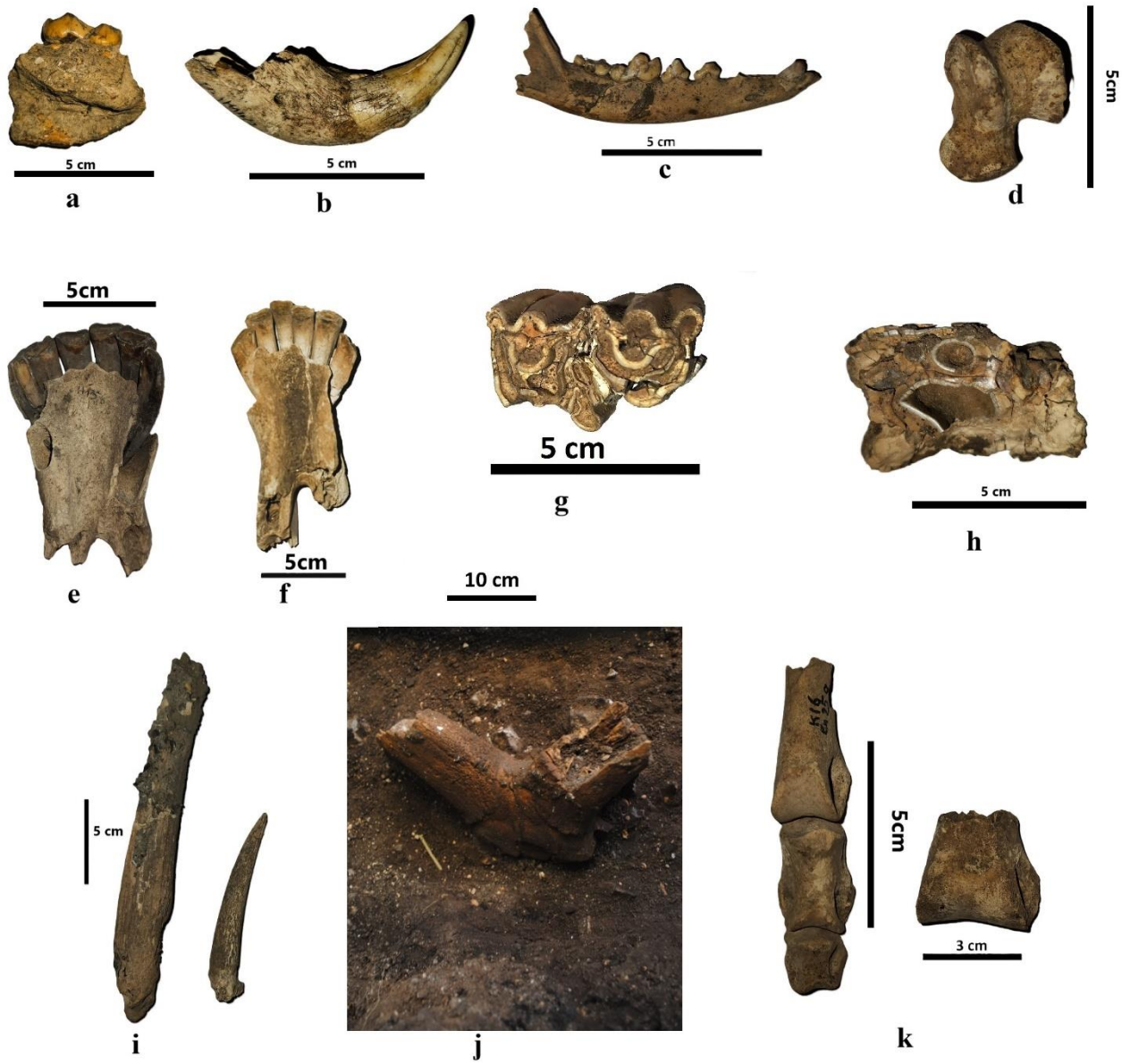



**Fig. 12.** Restes de grands mammifères et d'autruches d'Ifri n'Ammar issus des niveaux ibéromaurusiennes.

a) *Ursus arctos*, $M_1$ gauche (IA-K15-27, vue linguale) ; b) *Canis aureus*, mandibule droite (IA-H14-7, vue latérale) ; c) *Vulpes vulpes*, mandibule droite (IA-I11-18, vue latérale) ; d) *panthera pardus*, talus gauche (IA-H12-17, vue dorsale) ; e et f) *Equus* sp., incisives inférieures (E, IA-H15-6 et F, IA-H14-9, vue occlusale) ; g)Rhinocérotidé, molaire supérieure (IA-N14-25, vue occlusale) ; h*) Bos primigenius*, $M^3$ supérieure (IA-H11-17, vue occlusale) ; i) *Gazella cuvieri*, chevilles osseuses d'individus mâle (IA1-K16-1) et femelle (IA- J17-14) ; j) *Ammotragus lervia*, cornes (IA09-N15-15, photo A. Mikdad- 2009) ; k) *Struthio camelus,* phalanges du 4ème doigt (IA-K16-26, vue dorsale) et partie distale de la 1ère phalange du 3ème doigt (IA-K16-26).

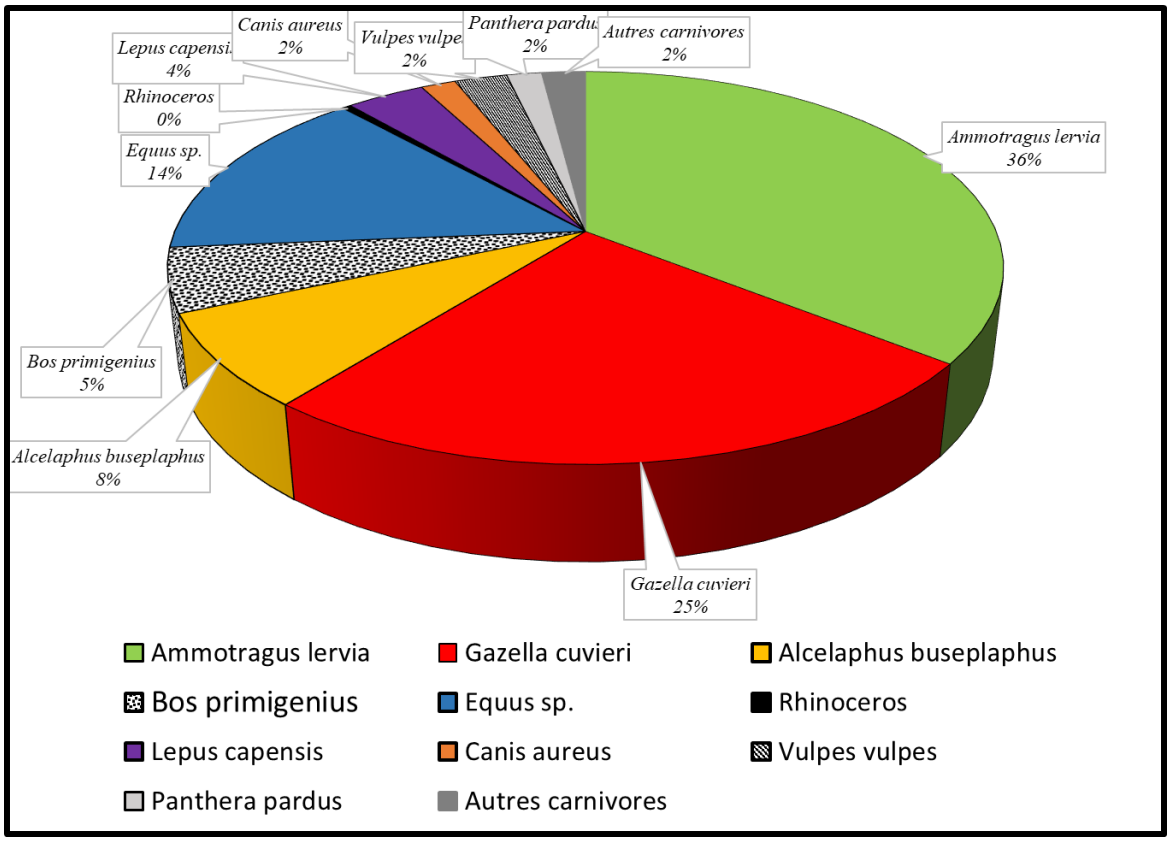



**Fig. 13.** Taux de représentation des différents taxons des niveaux Ibéromaurusiens (sans les petits vertébrés) d'Ifri n'Ammar (à partir du Nombre Minimal d'Individus, NMI). NMI des ongulés= 219 et des carnivores=19.

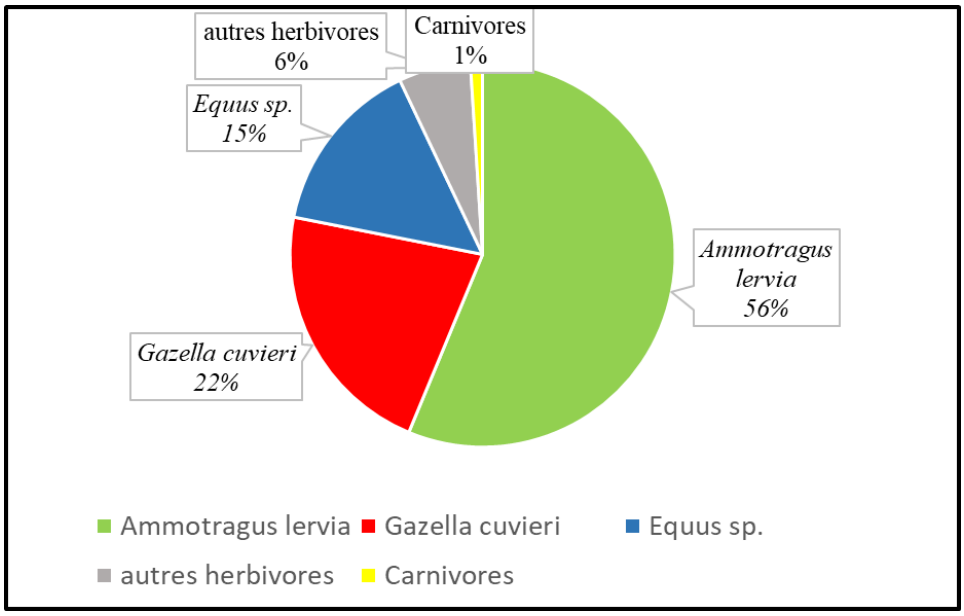



**Fig. 14.** Taux de représentation des différents taxons des niveaux Ibéromaurusiens (à partir du Nombre de restes déterminés, NRDt). NRDt des ongulés = 5058 et des carnivores = 52

| | *Later Stone Age* | | *Middle Stone Age* |
|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | |
| **Rongeurs** | | | |
| *Mus* cf. *spretus* | - | - | x |
| *Lemniscomys barbarus* | - | - | x |
| *Gerbillus campestris* | x | x | x |
| *Meriones shawii/grandis* | x | x | x |
| *Jaculus* cf. *orientalis* | - | - | x |
| *Atlantoxerus getulus* | x | x | x |
| *Eliomys sp.*cf. *munbyanus* | - | - | x |
| *Ctenodactylus gundi* | - | - | x |
| *Hystrix* cf. *cristata* | - | - | x |
| Rongeurs indet. | x | x | x |
| **Lagomorphes** | | | |
| *Lepus* cf. *capensis* | x | x | x |
| Eulipotyphles | | | |
| *Atelerix algirus* | x | - | - |
| *Atelerix* sp. | - | - | x |
| *Crocidura* cf. *russula* | - | - | x |
| **Macroscélides** | | | |
| *Petrosaltator rozeti* | - | - | x |
| **Carnivores** | | | |
| *Ursus arctos* | - | x | |
| *Canis aureus* | x | - | |
| *Vulpes vulpes* | x | x | x |
| *Felis silvestris* | x | x | Autres **Carnivores non étudiés** |
| *Felis sp.* | x | - | |
| *Panthera leo* | x | - | |
| *Panthera pardus* | x | x | |
| *? Hyaena hyaena* | - | x | |
| *Poecilictis libyca* | - | - | x |
| **Cétartiodactyles** | | | |
| *Bos primigenius* | x | x | ? |
| *Alcelaphus buselaphus* | x | x | ? |
| Hippotragini indet. | - | - | x |
| *Gazella cuvieri* | x | x | - |
| *Gazella sp.* | - | - | x |
| *Ammotragus lervia* | x | x | x |
| Bovidés indet. (Boviné, gazelle et autres) | - | - | x |

| | | | |
|---|---|---|---|
| **Périssodactyles** | | | |
| *Equus sp.* (Equidés zébrins) | x | x | - |
| *Equus sp.* (forme asinienne) | x | x | - |
| Equidés indet. | - | - | x |
| *Ceratotherium simum* | - | - | x |
| Rhinocéros indet. | - | x | - |
| **Amphibiens** | | | |
| *Sclerophrys mauritanica* | x | x | x |
| ? Bufonidae indet. cf. *Bufotes boulengeri* | x | - | x |
| **Chéloniens** | | | |
| *Testudo graeca* | x | x | x |
| **Squamates** | | | |
| *Trogonophis wiegmanni* | x | x | x |
| *Agama bibronii* | - | - | x |
| *Chamaeleo chamaeleon* | - | - | x |
| *Timon* cf.*tangitanus* | - | x | x |
| Lacertidae spp. | x | x | x |
| *Eumeces algeriensis* | - | - | x |
| *Chalcides* cf. *ocellatus* | - | x | x |
| Gekkonidae indét. cf. *Tarentola* | - | x | x |
| *? Eryx sp.* cf. *Eryx jaculus* | - | - | x |
| *Malpolon monspessulanus* | - | x | x |
| *Coronella girondica* | - | - | x |
| Colubrinae indét.cf. *Hemorrhois hippocrepis* | - | x | x |
| *Natrix maura/Natrix natrix* | - | x | x |
| *Vipera latastei* | | | X |
| *Daboia mauritanica* | - | - | x |
| Serpents indéterminés | - | x | x |
| **Oiseaux**[1] | | | |
| *Struthio camelus* | x | x | x |
| *Aegypius monachus* | x | x | - |
| *Gyps* cf. *fulvus* | x | x | - |
| *? Gyps melitensis* | * | * | * |
| Oiseaux indet. | x | x | x |

**Tab. 4.** Liste faunique des vertébrés d'Ifri n'Ammar des niveaux *LSA* et *MSA*. Les bovidés, les équidés et les carnivores du *MSA*, ne sont pas étudiés ; X = présence ; indet. = espèce indéterminée ; ? = détermination incertaine ; [1] oiseaux d'après Manegold & Hutterer, 2021 (* contexte stratigraphique inconnu) et Hutterer, 2010 (d'après Nami & Moser, 2010).

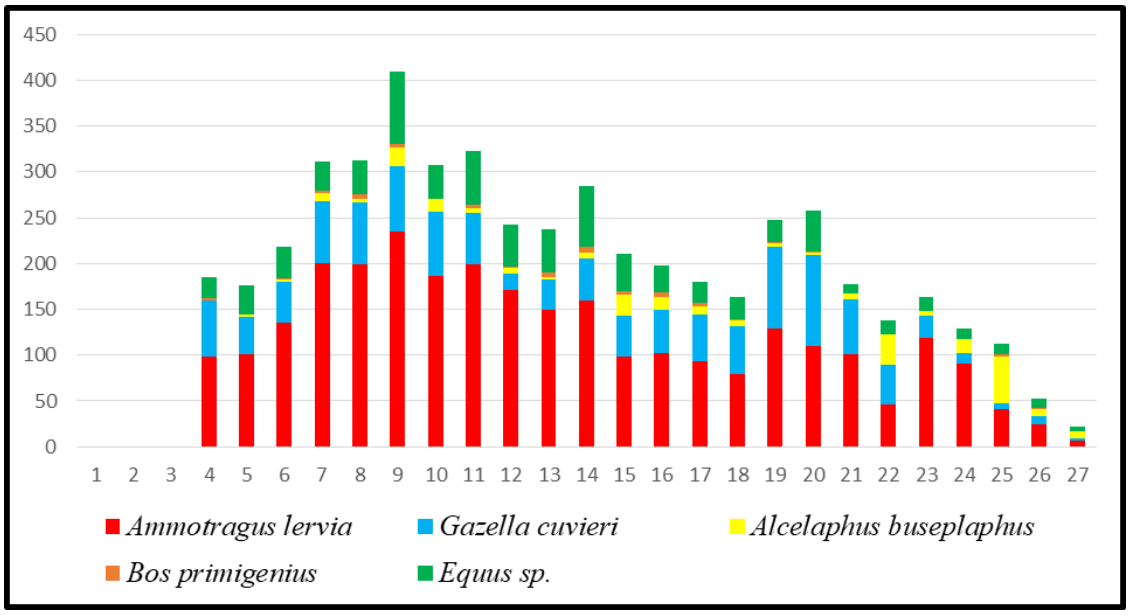



**Fig. 15.** Nombre des restes des herbivores des niveaux Ibéromaurusiens d'Ifri n'Ammar.

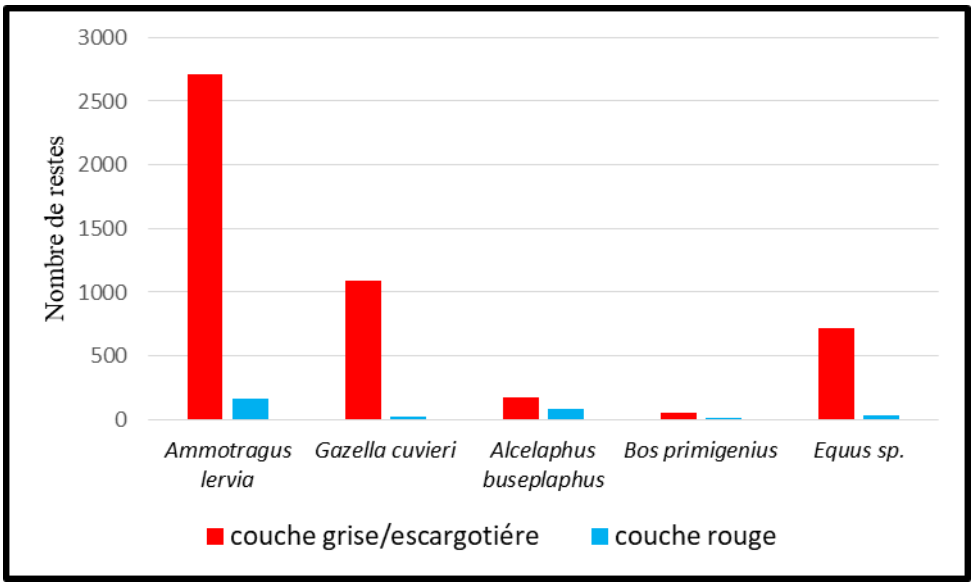



**Fig. 16.** Comparaison du nombre de restes déterminés (NRDt) des herbivores entre la couche grise/escargotière (*LSA* récent) et la couche rouge (*LSA* ancien).

La variation du taux de représentation de ces espèces le long de la couche grise/escargotière (*LSA* récent, entre -0,30 m et -2,20 m), est due peut-être à l'homme qui, avec les différentes traitements infligés aux carcasses des animaux (fracturation et utilisation des restes osseux), contribue à une modification du taux de représentation des espèces durant certaines périodes. A partir de l'enlèvement 22 (entre -2, 20 et -2,70), les restes osseux des herbivores récoltés dans la couche rouge sont nettement inférieurs à ceux trouvés dans la couche escargotière (Fig. 16). Après l'enlèvement 27-28 (- 2,70/-2,80 m de profondeur au-dessous du sol actuel de la grotte, Fig. 5), le remplissage stratigraphique du site Ifri n'Ammar est marqué par la présence d'une occupation qui correspond au *MSA*. En général, la transition entre le *MSA* et le *LSA* à Ifri n'Ammar et dans plusieurs autres sites du Maroc et en Afrique du Nord reste ambiguë et très

discutée, en raison de la rareté des données concernant cette période (Barton *et al.*, 2013, 2016 ; Linstädter *et al.* ; 2012 ; Klasen *et al*., 2018 ; Weniger *et al*, 2019).

### I.6.5.2 Données paléoécologiques

Les exigences écologiques des grands vertébrés identifiés à l'Ibéromaurusien (*LSA*) témoignent de la présence, pendant cette occupation de milieux variés comprenant des zones escarpées et montagneuses, représentées par des espèces telles que *Ammotragus lervia, Gazella cuvieri* et *Panthera pardus.* Par ailleurs, la présence d'espèces associées aux plaines, comme *Alcelaphus buselaphus*, des équidés zébrins, un rhinocérotidé indéterminé, *Panthera leo et Struthio camelus* (représentée à Ifri n'Ammar par des fragments de coquilles d'œufs et des restes osseux), indique l'existence d'un paysage de savane ouverte. Ce cadre écologique correspondrait au milieu de vie des ongulés et des carnivores, suggérant un paysage ouvert sous un climat semi-aride.

Ces observations issues de l'étude de la macrofaune seront complétées par les données paléoécologiques tirées de l'analyse des microvertébrés, qui constitue l'objet de la présente étude.

### I.6.5.3 Mode de subsistance de l'Homme Ibéromaurusien d'Ifri n'Ammar

À Ifri n'Ammar, les dépôts attribués au *LSA* sont distingués, d'un point de vue sédimentologique, en deux phases : une phase ancienne (unité B1) et une phase plus récente, correspondant à la couche grise ou « escargotière » (unité A). La datation par radiocarbone ($^{14}$C) situe l'occupation du *LSA* (ancien et récent) entre 13,9 ± 0,08 ka BP (16,8–16,5 ka cal BP) et 10,0 ± 0,08 ka BP (11,7 ± 0,4 ka cal BP) (Linstädter *et al*., 2012 ; Moser, 2003). Par ailleurs, la datation par luminescence stimulée optiquement (OSL) de la couche rouge, correspondant au *LSA* ancien, donne un âge de 14,7 ± 0,9 ka BP (Klasen *et al*., 2018). Au nord-ouest de l'Afrique, le contexte climatique général au moment de la transition entre les deux phases du *LSA* semble correspondre au passage du stade de Greenland (GS) 2.1, caractérisé par un climat froid, à l'interstade de Greenland (GI) 1, marqué par des conditions plus chaudes et humides, vers 16-15 ka cal BP (Linstädter *et al.*, 2012 ; Poti *et al*., 2019 ; Weniger *et al*., 2019).

L'amélioration climatique lors de cette dernière phase, est évoquée par plusieurs auteurs comme une explication aux changements décelés dans le comportement et le mode de subsistance des populations humaines de cette période (Linstädter *et al.*, 2012 ; Barton *et al*., 2013, 2016, 2019 ; Poti *et al*. ,2019 ; Weniger *et al.*, 2019). L'étude des restes fauniques issus des unités associées, notamment au *LSA* récent, a révélé que divers faciès du milieu naturel furent exploités et que des techniques variées furent pratiquées.

Notre interprétation du mode de subsistance se base principalement sur les restes issus du *LSA* récent (escargotière). Les vestiges de la couche rouge n'ont pas été discutés en détail dans cette synthèse. L'analyse du matériel faunique a permis d'identifier deux activités essentielles liées à l'acquisition de nourriture : la chasse et la collecte**.**

**<u>Chasse</u>**

La chasse a été l'un des modes de subsistance essentiels pour les occupants du site Ifri n'Ammar durant cette période. Les herbivores de ce site sont constitués d'une variété d'espèces (Tabs. 4

et 5) avec *Ammotragus lervia*, *Gazella cuvieri* et les équidés qui constituaient le gibier le plus fourni et le mieux représenté par des restes anatomiques.

Les modes d'acquisition du gibier durant l'Ibéromaurusien récent d'Ifri n'Ammar étaient certainement diversifiés. La chasse du mouflon, de la gazelle et des équidés était certainement conditionnée par des caractères qui sont liés à la fois au gibier (éco- éthologie, taille, âge et sexe) et à l'environnement (climat, relief, biotope, espèces disponibles) et qui ont dû certainement influer sur les stratégies de chasse adoptées par les hommes préhistoriques de cette époque. Le mouflon qui est l'espèce dominante à Ifri n'Ammar est un animal qui vit en groupes familiaux dans les secteurs montagneux (Kingdon, 1997). Ce fait démontre que ce gibier était peut être abondant aux environs du site. La gazelle *G.cuvieri* vit en groupes de moins de huit individus, et se retrouve dans les collines et les plateaux avec un sol caillouteux ou sablonneux (Kingdon, 1997). Cette espèce était peut être aussi présente dans les alentours escarpés de la grotte. Pour les autres herbivores à savoir les alcélaphinés et les équidés, ils ont été chassés à l'intérieur des terres au niveau des plaines et des milieux avec un paysage ouvert.

Des individus mâles et femelles d'*Ammotragus lervia* et de *Gazella cuvieri* ont été chassés, chose étant corroborée par la présence de cornes d'individus mâles et femelles.

Bien que peu nombreuses, les dents déciduales des individus appartenant aux trois espèces abondamment consommées par les Ibéromaurusiens d'Ifri n'Ammar suggèrent une occupation du site potentiellement continue tout au long de l'année. La $dp^4$ supérieure d'un mouflon provient d'un individu probablement abattu entre avril et mai ; les $dp_4$ inférieures de *Gazella cuvieri* appartiennent à des individus morts entre juin et février ; enfin, les dents déciduales des équidés indiquent des âges de mortalité compris d'une part entre mai et septembre, et d'autre part entre décembre et mars.

Les Ibéromaurusiens d'Ifri n'Ammar chassaient généralement des mouflons qui sont au début de l'âge adulte et des équidés également sub-adultes et adultes. Des jeunes ont été également chassés mais leurs dents sont très fragmentaires et mal conservées.

À Ifri n'Ammar, la fréquence des restes anatomiques d'*Ammotragus lervia* et de *Gazella cuvieri* suggère soit un traitement différentiel des carcasses de ces espèces, hypothèse étayée par l'abondance de fragments plus résistants à la destruction (phalanges, carpiens, tarsiens) soit une proximité du site de chasse, appuyée par la présence d'éléments à faible valeur nutritive. Cette constatation semble être liée à la nature du biotope environnant Ifri n'Ammar.

Les environs immédiats de l'abri rocheux se composent de zones escarpées, propices pour l'habitat d'*Ammotragus lervia* et de *Gazella cuvieri*, tandis que les plaines plus éloignées sont favorables à l'habitat des équidés zébrins. Pour diversifier son alimentation, l'Homme d'Ifri n'Ammar chassait également d'autres herbivores, de grande taille comme *Bos primigenius* ou de taille moyenne comme *Alcelaphus buselaphus*.

Dans les niveaux ibéromaurusiens d'Ifri n'Ammar, environ 32 % des ossements déterminés des principales espèces chassées (*Ammotragus lervia*, *Gazella cuvieri*, *Equus* sp.) présentent des traces de brûlure. Deux types de combustion ont été observés : des brûlures partielles, allant du brun au noir, probablement liées à des pratiques culinaires ; et des brûlures complètes, du gris au blanc, qui semblent plutôt résulter de l'utilisation des os comme combustible pour alimenter le feu, ou encore de l'emploi du feu comme moyen d'élimination des déchets de cuisine encombrant l'espace d'habitat (Vigne, 1988). À Ifri n'Ammar, la calcination de restes osseux peu intéressants sur le plan alimentaire, tels que les phalanges ou les chevilles osseuses (Fig. 12.j), appuie cette hypothèse, bien qu'elle ne puisse être confirmée de manière définitive à ce stade de l'étude. Des marques de boucherie, quoique peu nombreuses (Fig. 17), ont également été identifiées sur les restes déterminés des espèces abondamment représentées sur le site (*Ammotragus lervia*, *Gazella cuvieri*, *Equus* sp.).

Des traces de combustion et/ou de découpe (Fig. 17. f) sont observées parmi les restes attribués à des carnivores tels que *Canis aureus* et *Panthera pardus.* Concernant les oiseaux, l'autruche (*Struthio camelus*) est attestée par des fragments de coquilles d'œufs retrouvés dans tous les niveaux du site, ainsi que par des restes osseux présentant des marques de découpe (Fig. 17. g), indiquant probablement une exploitation anthropique. Il est à noter que les restes osseux d'autruche sont rares dans les sites maghrébins, où cette espèce est généralement représentée uniquement par des fragments de coquilles d'œufs (Barton *et al.*, 2019 ; Merzoug, 2011).

Enfin, des restes d'oiseaux attribués à des vautours (*Aegypius monachus* et *Gyps fulvus*), mis au jour dans les niveaux du *LSA* d'Ifri n'Ammar, présentent également des traces de découpe. Celles-ci témoignent d'une intervention humaine, probablement liée à l'exploitation de ces animaux comme ressource alimentaire ou dans le cadre d'autres pratiques encore inconnues (Manegold & Hutterer, 2021).

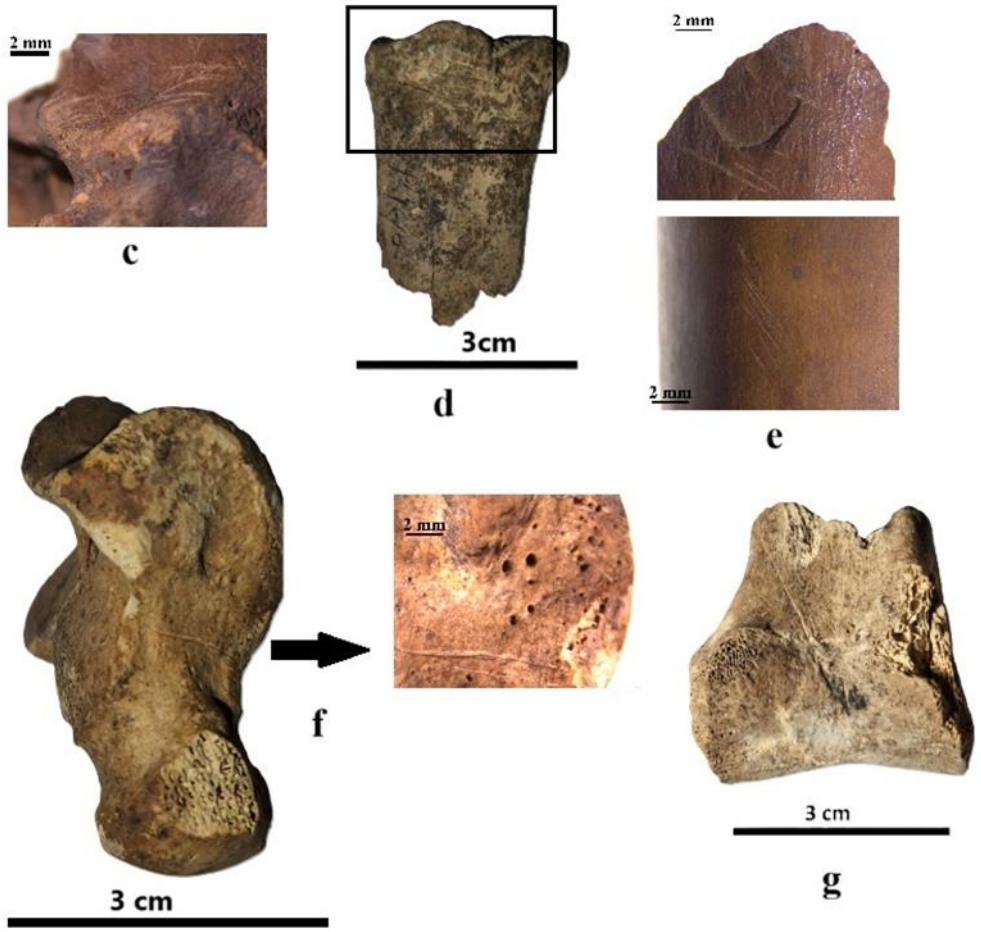



**Fig. 17.** Illustrations des traces de boucherie sur quelques restes fauniques de la couche grise et de la couche rouge d'Ifri n'Ammar : a) phalange 1 de *Gazella* (IA-*LSA*), marques de boucherie ; b) fragment de diaphyse d'os avec traces de boucherie (IA-*LSA*) ; c) humérus (IA-K15-9) de petit bovidé avec stries de désarticulation sur la partie distale; d) *Gazella* sp., traces de boucherie sur la partie proximale de métatarse (IA-K16-6) ; e) fragments de diaphyse de bovidé de taille moyenne ( IA-N13-24 et IA10-P14-24), marques de boucherie ; f) talus gauche de *panthera pardus* (IA-H12-17), stries de désarticulation ? sur la face médiale ; g) *Struthio camelus*, strie sur la face ventrale de la 1ère phalange du 3ème doigt (IA-K16-26).

**collecte**

La consommation des gastéropodes terrestres a récemment fait l'objet de nombreuses études (e.g., Taylor *et al*., 2011 ; Taylor & Bell in Barton *et al*., 2019 ; Hutterer *et al*., 2011, 2014 ; Hill *et al*., 2015), qui ont mis en évidence leur rôle essentiel dans le régime alimentaire des populations humaines préhistoriques. Dans plusieurs sites d'Afrique du Nord, ce rôle est documenté dès 16 000 cal BP (Hutterer *et al*., 2014). Cette période, correspondant à la fin de l'événement Heinrich 1 et au début de l'interstade de Bølling (Hemming, 2004), a été marquée par des améliorations climatiques susceptibles d'expliquer la consommation accrue de ces mollusques terrestres (Hutterer *et al*., 2014).

Au nord-est du Maroc, les coquilles de gastéropodes terrestres sont abondantes dans les abris sous roche et les grottes, au sein de niveaux archéologiques s'étendant de l'Ibéromaurusien (*LSA*) jusqu'au Néolithique. Des preuves directes de leur consommation sont attestées par la

découverte de coquilles intentionnellement percées par l'homme dans plusieurs sites du Maroc oriental, notamment dans les niveaux néolithiques de Taghit Haddouch, Hassi Ouenzga, Ifri Oudadane, Ifri Armas et Mtlili, datés d'environ 7 500 à 5 000 cal BP (Hutterer *et al*., 2011, 2014).

À Ifri n'Ammar, des accumulations importantes de gastéropodes terrestres ont été mises en évidence dans l'escargotière (*LSA* récent). Ces accumulations témoignent de l'importance de ces invertébrés dans l'alimentation humaine. Une grande partie des coquilles est brûlée et se trouve associée à des foyers contenant des restes d'animaux, des artefacts lithiques, des morceaux de charbon de bois et des pierres brûlées. Les gastéropodes identifiés appartiennent principalement aux genres *Otala, Sphincterochila* et *alabastrina* (Hutterer *et al.*, 2011, 2014).

### I.6.5.4 Faune des grands vertébrés au *Middle Stone Age* (*MSA*)

Au *MSA*, l'examen préliminaire des restes de grands vertébrés révèle une abondance relative de matériel dans les niveaux supérieurs de l'occupation (*Upper* OS), datés au $^{14}$C entre 51,5 ± 1,3 ka BP et 38,9 ± 2,0 ka BP (Linstädter *et al*., 2012; Mikdad *et al*., 2002; Moser, 2003), et au TL à 83 ± 6 ka (Richter *et al*., 2010). En revanche, dans l'unité inférieure de cette même occupation supérieure (*Lower* OS), datée autour de 130 ka, ainsi que dans les niveaux de l'occupation inférieure (entre 171 ± 12 ka et 145 ± 9 ka) (Richter *et al*., 2010), les ossements sont fragmentaires et peu nombreux.

Les taxons identifiés appartiennent à *Ceratotherium simum* (rhinocéros blanc), *Equus sp.* (Équidés zébrins), *Bos* cf. *primigenius, Hippotragini* indet. (probablement un oryx) et *Gazella* sp.. Parmi les carnivores, on trouve *Vulpes vulpes* (renard), *Panthera pardus* (panthère) et *Poecilictis libyca* (zorille). L'analyse des petits vertébrés (Tab. 4) est détaillée dans les sections suivantes de ce travail.

| Couches | Enlèvements (10cm) | *Atelerix algirus* | *Lepus capensis* | *Atlantoxerus getulus* | *Meriones sp.* | *Gerbillus campestris* | *Ursus arctos* | *Canis aureus* | *Vulpes vulpes* | *Felis silvestris* | *Felis sp.* | *Panthera leo* | *Panthera pardus* | *Hyaena hyaena* | *Equus sp.* (Equidés zébrins) | *Equus sp.* (forme asinienne) | *Rhinoceros indet.* | *Bos primigenius* | *Alcelaphus buselaphus* | *Gazella cuvieri* | *Ammotragus lervia* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| LSA récent ( escargotière) | 1 | _ | 1 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ |
| | 2 | _ | 2 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ |
| | 3 | 2 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ |
| | 4 | 1 | 4 | 1 | 2 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 23 | _ | _ | 2 | 0 | 62 | 98 |
| | 5 | 2 | 2 | _ | 3 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 1 | _ | 32 | _ | _ | 0 | 2 | 41 | 101 |
| | 6 | _ | 2 | _ | 3 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 2 | _ | 33 | 1 | _ | 2 | 2 | 45 | 135 |
| | 7 | _ | 2 | _ | _ | _ | _ | 1 | | | | 1 | 2 | _ | 32 | _ | _ | 2 | 9 | 67 | 201 |
| | 8 | 3 | 1 | _ | 1 | _ | _ | | 3 | | | 1 | | _ | 37 | _ | _ | 5 | 3 | 68 | 199 |
| | 9 | 1 | 2 | 1 | 2 | _ | _ | _ | _ | 1 | 1 | _ | | _ | 79 | _ | _ | 4 | 20 | 71 | 235 |
| | 10 | 1 | 1 | 1 | 2 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 1 | _ | 36 | _ | _ | 1 | 14 | 69 | 187 |
| | 11 | 1 | 2 | _ | 1 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 59 | _ | _ | 4 | 5 | 56 | 199 |
| | 12 | _ | 2 | 1 | 2 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 47 | _ | _ | 1 | 6 | 18 | 171 |
| | 13 | 1 | _ | _ | 2 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 1 | _ | 47 | _ | _ | 5 | 3 | 33 | 149 |
| | 14 | _ | 2 | 1 | | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 1 | _ | _ | 66 | _ | _ | 6 | 7 | 46 | 159 |
| | 15 | _ | 2 | 7 | 2 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 40 | _ | _ | 4 | 23 | 45 | 98 |
| | 16 | _ | 2 | 5 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 1 | _ | 29 | _ | _ | 6 | 14 | 47 | 102 |
| | 17 | _ | 2 | 8 | 1 | _ | _ | 1 | | _ | _ | _ | 1 | _ | 23 | _ | _ | 4 | 9 | 51 | 93 |
| | 18 | 1 | 1 | 25 | 2 | _ | _ | 3 | 4 | _ | _ | _ | _ | _ | 25 | _ | _ | 1 | 6 | 53 | 79 |
| | 19 | 2 | 1 | 48 | 1 | _ | _ | 1 | 1 | _ | _ | _ | 1 | _ | 24 | _ | _ | 1 | 4 | 89 | 129 |
| | 20 | 1 | 3 | 47 | 2 | _ | _ | | 5 | _ | _ | _ | _ | _ | 43 | 2 | _ | 1 | 3 | 99 | 110 |
| | 21 | 1 | 1 | 44 | 1 | _ | _ | 1 | 8 | _ | _ | _ | _ | _ | 10 | 1 | _ | 0 | 6 | 60 | 101 |
| | 22 | _ | _ | 20 | 1 | _ | _ | 1 | 4 | _ | _ | _ | _ | _ | 17 | _ | _ | 0 | 32 | 44 | 46 |
| | 23 | _ | 6 | 18 | 3 | 1 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 16 | _ | _ | 0 | 5 | 24 | 119 |
| LSA ancien(couche rouge) | 24 | _ | 4 | 25 | 3 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 11 | _ | _ | 0 | 16 | 11 | 91 |
| | 25 | _ | 2 | 9 | 2 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 1 | 11 | _ | 1 | 3 | 51 | 6 | 41 |
| | 26 | _ | 8 | 13 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | 9 | _ | _ | 1 | 7 | 9 | 25 |
| | 27 | _ | 3 | 2 | _ | _ | 1 | _ | _ | _ | _ | _ | 1 | _ | 5 | _ | _ | 0 | 8 | 2 | 7 |
| | 28 | _ | 1 | _ | _ | _ | _ | _ | 1 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ |
| | 29 | _ | 1 | _ | 2 | 1 | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ | _ |
| **Total NRDT** | | **17** | **60** | **276** | **37** | **2** | **1** | **8** | **26** | **1** | **1** | **3** | **11** | **1** | **754** | **4** | **1** | **53** | **255** | **1116** | **2875** |

**Tab. 5.** Liste faunique des niveaux Ibéromaurusiens (*LSA*) d'Ifri n'Ammar avec le NRDt des espèces de mammifères.
**NRDt :** nombre de restes déterminés anatomiquement et taxinomiquement.
**NMI :** nombre minimum d'individus.

## I.7 Aperçu de la faune actuelle du Rif oriental

| Ordre | Espèces |
|---|---|
| **Rongeurs** | *Mus spretus, Lenmniscomys barbarus, Rattus rattus, Rattus norvegicus, Mus musculus, Gerbillus campestris, Meriones shawii, Eliomys munbyanus, Jaculus orientalis, Hystrix cristata* |
| **Eulipotyphles** | *Atelerix algirus, Crocidura russula, Crocidura whitakeri* |
| **Macroscélides** | *Petrosaltator rozeti* |
| **Lagomorphes** | *Lepus capensis, Oryctolagus cunniculus* |
| **Chiroptères** | *Rhinolophus ferrumequinum, Rhinolophus eurayale, Rhinolophus mehelyi, Myotis emarginatus, Myotis capaccinii, Myotis blythi, Pipistrellus kuhli, Hypsugo savii, Eptesicus serotinus, Plecotus austriacus, Miniopterus schreibersi* |
| **Carnivores** | *Canis aureus, Vulpes vulpes, Mustela nivalis, Poecilictis libyca, Herpestes ichneumon, Genetta genetta, Felis caracal, Felis silvestris* |
| **Cétartiodactyles et Perissodactyles** | *Sus scrofa, Ammotragus lervia, Ovis aries, Capra hircus, Equus asinus, Equus caballus* |
| **Amphibiens** | *Discoglossus pictus, Sclerophrys mauritanica, Bufo spinosus, Bufotes boulengeri, Hyla meridionalis, Pelophylax saharicus* |
| **Chéloniens** | *Testudo graeca, Mauremys leprosa, Emys orbicularis* |
| **Squamates (amphisbènes, sauriens et serpents)** | Amphisbène *: Trogonophis wiegmanni ;*<br>Sauriens *: Saurodactylus mauritanicus, Stenodactylus mauritanicus, Stenodactylus sthenodactylus Tarentola mauritanica, Chamaeleo chamaeleon , Agama bibronii, Podarcis vaucheri, Psammodromus algirus, Mesalina olivieri , Acanthodactylus erythrurus, Chalcides ocellatus, Chalcides parallelus, Chalcides minutus, Chalcides mauritanicus, Eumeces algeriensis*<br>Serpents*: Eryx jaculus, Hemorrhois hippocrepis , Macroprotodon brevis, Natrix maura, Malpolon monspessulanus, Psammophis schokari , Vipera latastei , Daboia mauritanica ?.* |

**Tab. 6.** Liste des espèces de la région du Rif oriental (d'après Aulagnier, 1992 ; Aulagnier *et al*., 2017 ; Mediani *et al*, 2015 ; Barata *et al*., 2011).

Le tableau présentant la liste des espèces réparties dans la région du Rif oriental révèle que la grande faune (carnivores et ongulés) a connu une régression considérable au fil du temps (Aulagnier *et al*., 1992). Cette diminution est attribuable à l'action combinée de plusieurs facteurs, tels que l'assèchement progressif du climat, les transformations des milieux naturels par les activités humaines (pastoralisme et agriculture), ainsi que la chasse et le braconnage, qui ont entraîné le déclin de nombreuses espèces et accéléré l'extinction des antilopes et de leurs prédateurs (Aulagnier *et al*., 1992).

Située majoritairement dans l'étage bioclimatique semi-aride, la zone d'étude, qui constitue la partie orientale de la zone rifaine, est soumise à des influences méditerranéennes et sahariennes (Aulagnier, 1992). Ce peuplement faunique est marqué par une influence paléarctique d'une part, et saharienne d'autre part. Par exemple, le nord de la région du Maroc oriental, caractérisé

par un climat méditerranéen, ainsi que la partie occidentale du Haut Atlas, dotée d'un climat montagnard relativement humide, offrent des conditions favorables aux espèces paléarctiques. En revanche, le sud du Maroc oriental et l'extrémité orientale du Haut Atlas abritent une faune à dominante présaharienne (Aulagnier, 1992).

La zone d'étude du Rif oriental abrite une herpétofaune riche et diversifiée, comprenant environ six espèces d'amphibiens et 27 espèces de reptiles, dont trois espèces de chéloniens, un amphisbène, 15 sauriens et au moins 6 ophidiens (Mediani *et al.*, 2015). Bien que le climat de cette région soit semi-aride, avec une faible couverture végétale actuelle dominée par des touffes d'alfa et d'armoises (Hamel, 1967), les zones de haute altitude, comme le cap des Trois Fourches et le Jbel Gourougou (Fahd, 2002), présentent des microclimats humides favorables. Ces zones, peu couvertes actuellement par la végétation naturelle, sont caractérisées par une flore diversifiée, comprenant des arbustes et des arbrisseaux tels que *Cytisus, Calycotoma*, des matorrals à lentisque et *Ceratonia*, ou encore à thuya (*Tetraclinis*), ainsi que des associations végétales incluant *Lavandula* (Fahd, 2002).

Par ailleurs, les bords des cours d'eau, recouverts d'une végétation adaptée, offrent des biotopes particulièrement favorables aux amphibiens et aux reptiles. De plus, les zones pierreuses, telles que les éboulis et les rebords de falaises situés dans des endroits frais, constituent des habitats propices pour de nombreuses espèces reptiliennes.

# II. MATERIEL ET METHODES

## II.1 Matériel étudié

Les restes fossiles de petits vertébrés retrouvés dans les sites paléontologiques et archéologiques peuvent appartenir aux micromammifères, à l'herpétofaune, à l'avifaune et à l'ichtyofaune.

Les petits vertébrés étudiés dans le cadre de la présente recherche sur Ifri n'Ammar comprennent principalement des espèces de micromammifères, à savoir : les Rodentia, les Eulipotyphla (Soricidae et Erinaceidae), les Macroscelidea et les Chiroptera, ainsi que des restes fossiles d'herpétofaune (amphibiens, chéloniens et squamates). Les restes d'oiseaux ont été intégrés uniquement dans le décompte global des petits vertébrés. Quant aux lagomorphes, bien qu'ils appartiennent à la mésofaune (poids compris entre 500 g et 10 kg), nous les avons également trouvés parmi le matériel et nous les avons inclus dans notre étude.

Les restes étudiés ont été collectés selon deux méthodes distinctes :

**a. Tamisage à sec**

Le tamisage à sec des sédiments lors des différentes campagnes de fouilles, effectué à l'aide de tamis à maille de 4 mm, a permis de collecter , soit directement sur le terrain, soit par tri en laboratoire, les restes de petits vertébrés présents dans les grandes unités *LSA* et *MSA*-OS. Ces restes concernent principalement les espèces de plus grande taille au sein de la microfaune, telles que les rongeurs *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus*, les lagomorphes, ainsi que des ossements d'oiseaux et de l'herpétofaune de grande taille, notamment certaines mandibules et ossements de sauriens, ainsi que quelques vertèbres de serpents.

**b. Tamisage à l'eau**

Des échantillons de sédiments prélevés au cours des campagnes de 2003 et 2004, puis conservés dans les réserves de l'INSAP, ainsi que d'autres récupérés entre 2021 et 2023 (Tab. 7), ont été tamisés à l'eau dans les locaux de l'INSAP à l'aide de tamis à maille de 1 mm. Après séchage (Fig. 25), les refus de tamis ont été ensuite minutieusement triés en laboratoire à l'aide d'une loupe classique en verre, offrant un grossissement allant jusqu'à x5. Cette méthode a permis de récupérer les restes de petits vertébrés (petits mammifères et herpétofaune) analysés dans le cadre de ce travail.

**c. Données sur les échantillons étudiés**

Lors des différentes campagnes de fouilles menées sur le site, que ce soit dans le cadre du programme de coopération entre l'INSAP et la *Kommission für Archäologie Außereuropäischer Kulturen* (KAAK, DAI) ou exclusivement par l'INSAP à partir de 2015, le matériel de petits vertébrés étudié provient à la fois de l'ensemble des zones fouillées (Tab. 8, matériel surligné en jaune) et des échantillons tamisés à l'eau et triés (Tab. 7 et Tab. 8, matériel surligné en bleu).

| **niveau/unité** | **Année** | **carré** | **volume (sceau =10litres)** |
|---|---|---|---|
| *LSA* /escargotière | 2022-2023 =lot 22-23 | profil | 2 sceaux |
| couche rouge | 2022-2023 =lot 22-23 | profil | 1/2 sceau |
| *MSA* -OS | 2003-2004 | I12,K12,K13,K14 | 4 sceaux |
| | 2003-2004 | K14 -I16 | |
| | 2021 | P14-O14 | |
| *MSA* -OI | 2022 | M,N,O,P 14 et 15 | 14 sceaux |

**Tab. 7.** Prélèvement des échantillons de sédiments par années, niveaux et carrés (tamis à maille de 1 mm).

| | *LSA* (escargotière et couche rouge), nombre de restes | | *MSA*, nombre de restes | | Total |
|---|---|---|---|---|---|
| | **Lot pré-21** | **Lot 22-23** | **Occupation supérieure (OS)** | **Occupation inférieure (OI)** | |
| Petits mammifères | 332 | 10 | 2400 | 374 | 3116 |
| Lagomorphes | 60 | 0 | 308 | 35 | 403 |
| Avifaune | 100[1] | - | 1295 | 156 | 1551 |
| herpétofaune | 21[2] | 239 | 633 | 689 | 1582 |
| Total NR | 513 | 249 | 4636 | 1254 | 6652 |

**Tab. 8.** Nombre de restes déterminables de petits vertébrés dans les principales unités d'occupation d'Ifri n'Ammar (en jaune : matériel issu d'un tamisage avec des tamis de 4 mm ; en bleu : matériel recueilli par tamisage avec des tamis de 1 mm). **Lot pré-21=** matériel collecté avant l'année 2021, **lot 22-23=** matériel récupéré en 2022 et 2023.

1. Chiffre fourni à titre indicatif (d'après Manegold & Hutterer, 2021).
2. L'herpétofaune du lot pré-21 est exclusivement constituée d'amphibiens.




a b

**Fig. 18.** Séchage des refus de tamis après tamisage à l'eau (a) et tri au laboratoire (b).

## II.2 Equipement utilisé

L'examen des restes fossiles d'Ifri n'Ammar et les déterminations spécifiques ont été effectués à l'aide d'un stéréomicroscope Zeiss Stemi 305 (grossissement de 8x à 40x). Les photographies ont été réalisées avec une caméra Axiocam 105 color, reliée à la binoculaire (Fig. 19).



**Fig. 19.** Loupe binoculaire utilisée pour l'observation et l'identification des restes de petits vertébrés.

### II.3 Matériel de comparaison

L'attribution spécifique des restes fossiles de petits vertébrés d'Ifri n'Ammar a été réalisée en s'appuyant sur divers travaux et ouvrages de référence, qui seront cités au fil de l'étude. Ces sources ont été utilisées pour l'analyse des données morphologiques et biométriques. Par ailleurs, les collections de matériel actuel du laboratoire du département de zoologie de l'Institut Scientifique de Rabat ont été consultées pour affiner certaines déterminations (Fig. 20).

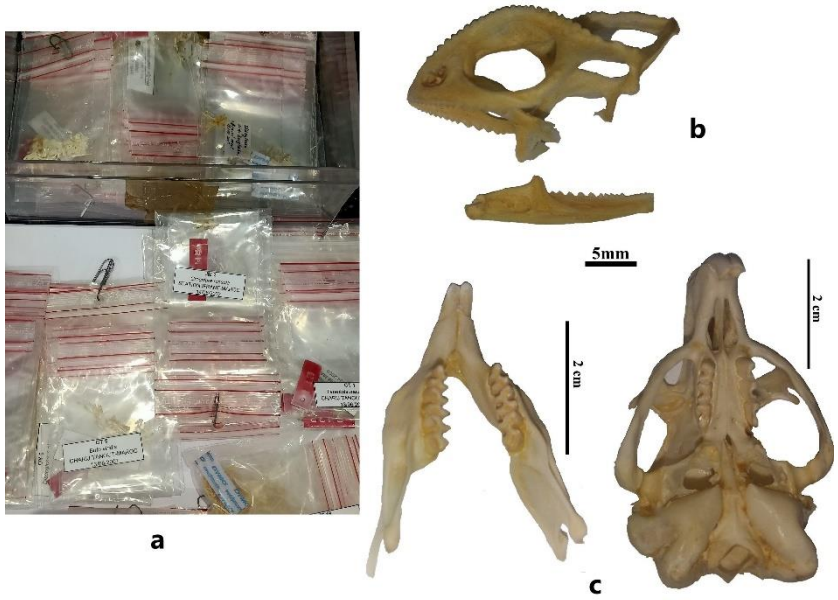



**Fig. 20.** Matériel de comparaison du département de zoologie à l'Institut scientifique de Rabat. a) spécimens capturés en 2007 au Maroc, ayant subi les travaux de préparation ostéologique et de taxidermie au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Stoetzel, 2009), b) *Chamaeleo chamaeleon*, spécimen IS-16, c) *Ctenodactylus gundi*, spécimen 141001.

## II.4 Nomenclature

### II.4.1 Petits mammifères

Pour la nomenclature des espèces, nous nous sommes appuyés sur les noms des taxons mentionnés dans des travaux tels que ceux d'Aulagnier *et al*. (2017) et Meunier *et al*. (2020). Pour la description des molaires des rongeurs, les nomenclatures proposées par les auteurs suivants ont été utilisées : Michaux (1971, Fig. 21) pour les Murinae, Tong (1989, Fig. 22) pour les Gerbillinae, Cheddadi (1986, Fig. 23) pour les Gliridae, Cuenca-Bescós (1988, Fig. 24) pour les Sciuridae, ainsi que Poitevin (1984) et Reumer (1984, Fig. 25) pour les Soricidae.

L'étude des restes crâniens et dentaires attribués à *Ctenodactylus gundi* s'appuie sur les travaux de Baskin (1996), Hautier (2010), Jaeger (1971), Lopez-Antonanzas & Knoll (2011), et Vianey-Liaud *et al*. (2010). L'attribution des restes post-crâniens à cette espèce repose sur les caractéristiques morphologiques décrites par Gervais (1876) et Ginot *et al*. (2016), complétées par certaines mesures des éléments osseux de *Ctenodactylus gundi* fournies par Meddour (2019).

L'analyse des lagomorphes a été réalisée en suivant les caractères décrits par Callou (1997). Les comparaisons biométriques et morphologiques ont été effectuées en utilisant les données issues de la littérature, notamment celles de De Marfà (2009), Desclaux (1992) et Aouraghe *et al*. (2012). Les mesures effectuées sur les différentes parties du squelette se conforment aux schémas proposés par von den Driesch (1976).

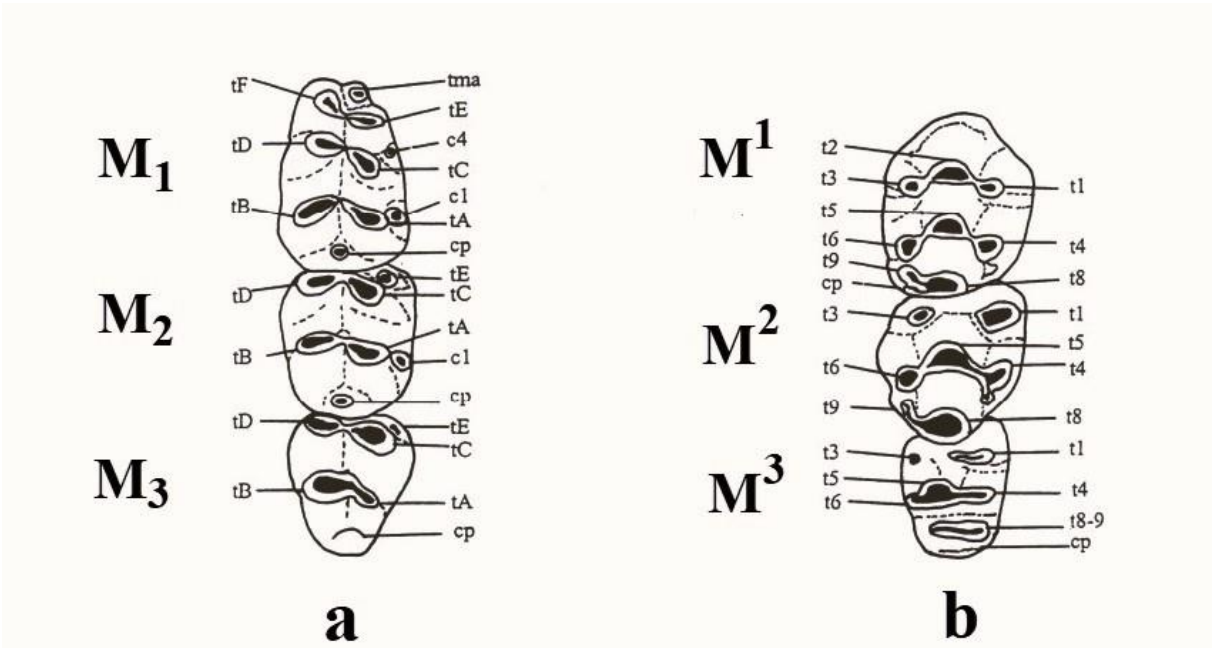



**Fig. 21.** Nomenclature des caractères dentaires de Murinae (d'après Michaux, 1971), rangées inférieures (a) et supérieures (b) droites, vue occlusale. (t : tubercule, cp : cingulum postérieur).

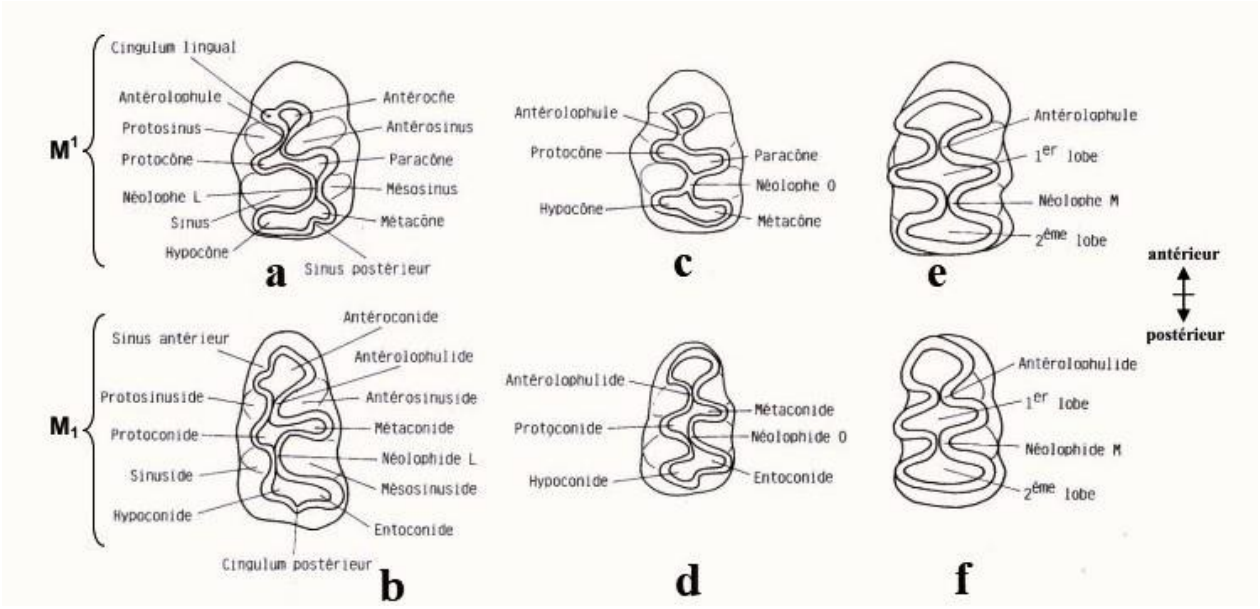



**Fig. 22.** Nomenclature dentaire des Gerbillinae (d'après Tong, 1989 in Stoetzel, 2009) ; vue occlusale. a = $M^1$ gauche présentant un néolophe L labial ; b = $M_1$ gauche présentant un néolophide L labial ; c= $M^1$ gauche présentant un néolophe O oblique par rapport à l'axe longitudinal de la dent ; d = $M_1$ gauche présentant un néolophide O oblique ; e = $M^1$ gauche présentant un néolophe M médian ; f = $M_1$ gauche présentant un néolophide M médian.

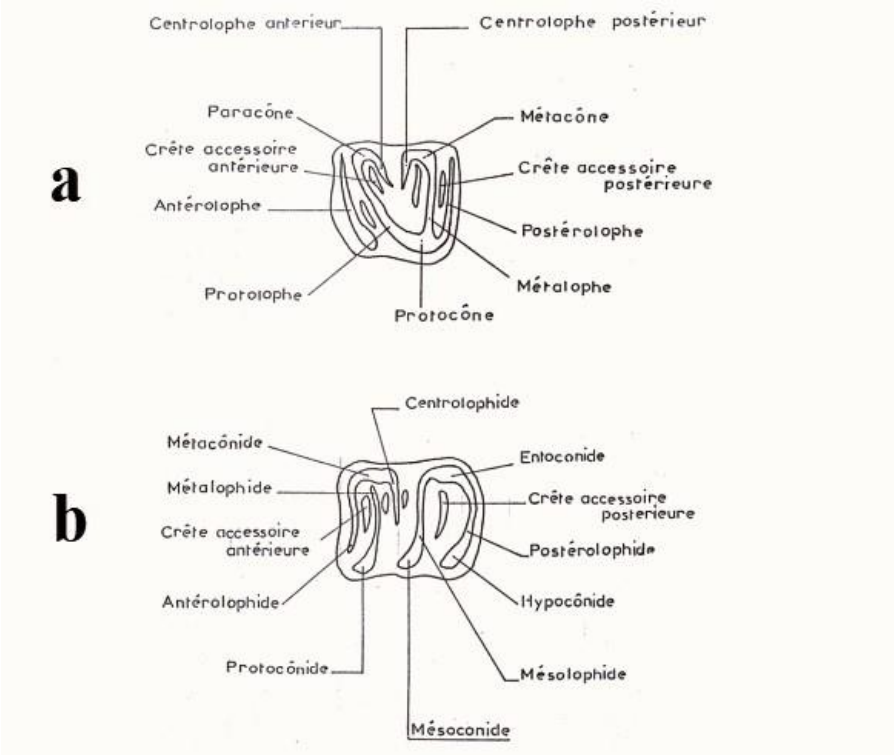



**Fig. 23.** Nomenclature des caractères dentaires des Gliridae (d'après Cheddadi, 1986), a) molaire supérieure gauche ; (b) molaire inférieure gauche, vue occlusale.

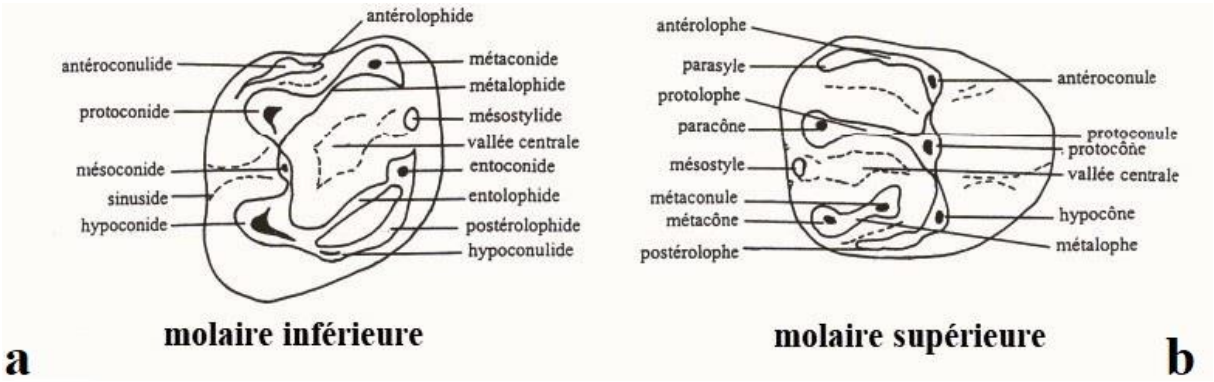



**Fig. 24.** Nomenclature des caractères dentaires de Sciuridae (d'après Cuenca-Bescós, 1988), vue occlusale. a) molaire supérieure ; b) molaire inférieure.

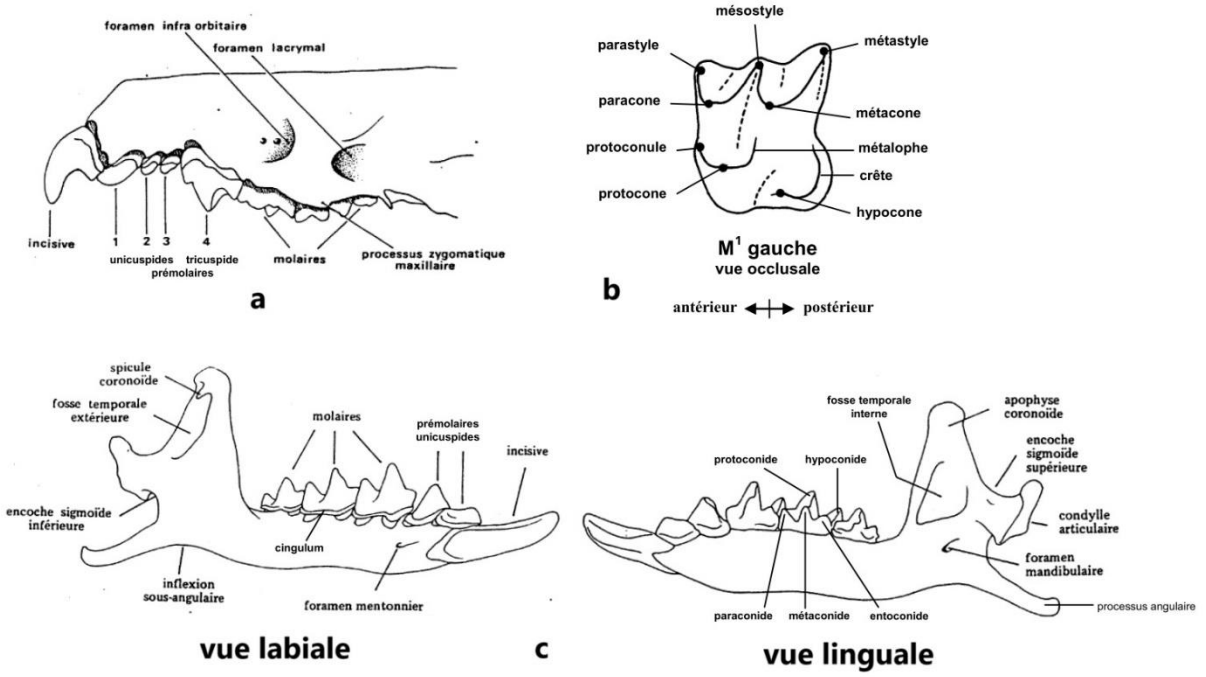



**Fig. 25.** Nomenclature anatomique des Soricidae. a) maxillaire (vue labiale) ; b) $M^1$ gauche ; c) mandibule (vues labiale et linguale) (d'après Poitevin, 1984 et Reumer, 1984 ; traduit de l'anglais par Stoetzel, 2009).

### II.4.2 Herpétofaune

Depuis la publication des listes établies par Bons (1972), Mellado et Dakki (1988), Bons et Geniez (1996), Schleich *et al*. (1996) et Geniez *et al*. (2004), le statut des espèces d'amphibiens et de reptiles du Maroc a constamment évolué, enrichissant et modifiant leur liste et leur taxonomie.

Dans cette étude, nous avons adopté les données taxonomiques récentes, issues de travaux tels que ceux de Beukema *et al*. (2013) et Mediani *et al*. (2015), ainsi que des informations disponibles dans des bases de données en ligne comme *The Reptile Database* (reptile-database.org).

Pour les déterminations et descriptions ostéologiques, nous nous sommes principalement appuyés sur les clés de détermination et les travaux de référence suivants : Bailon (1991, 1999), Bailon & Aouraghe (2002), Barahona & Barbadillo (1997), Blain (2005), Gmira (1995), Ould Sabar & Michel (1996), Rage (1974), Szyndlar (1984) ; Gans & Montero (2008), Stoetzel (2009), Villa & Delfino, 2019 et Villa *et al*. (2018).

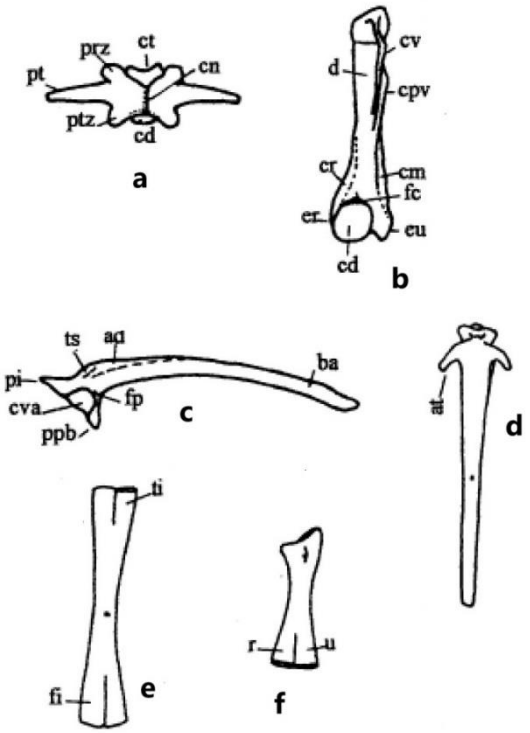



**Fig. 26.** Nomenclature des éléments anatomiques d'amphibiens étudiés dans ce travail d'après Bailon, 1999. a) vertèbre dorsale : cd=condyle, cn=crête neurale, ct=cotyle, prz=prézygapophyse, pt=processus transverse, ptz=postzygapophyse ; b) humérus : cd=condyle, cm=crête mésiale, cpv=crête paraventrale, cr=crête radiale, cv=crête ventrale, d=diaphyse, er=épicondyle radial, eu=épicondyle ulnaire, fc=fosse cubitale ; c) ilion : ad=ailedorsale, ba=branche antèrieure, cva=cavitéacétabulaire, fp=fosse acétabulaire, pi=processus ischien, ppb=processus pubien, si=sillon interiliaque, ti=tubercule interiliaque ; d) urostyle : at=apophyse transverse ; e) tibio-fibula : fi=fibula et ti=tibia ; f) radio-ulna : r=radius et u=ulna.

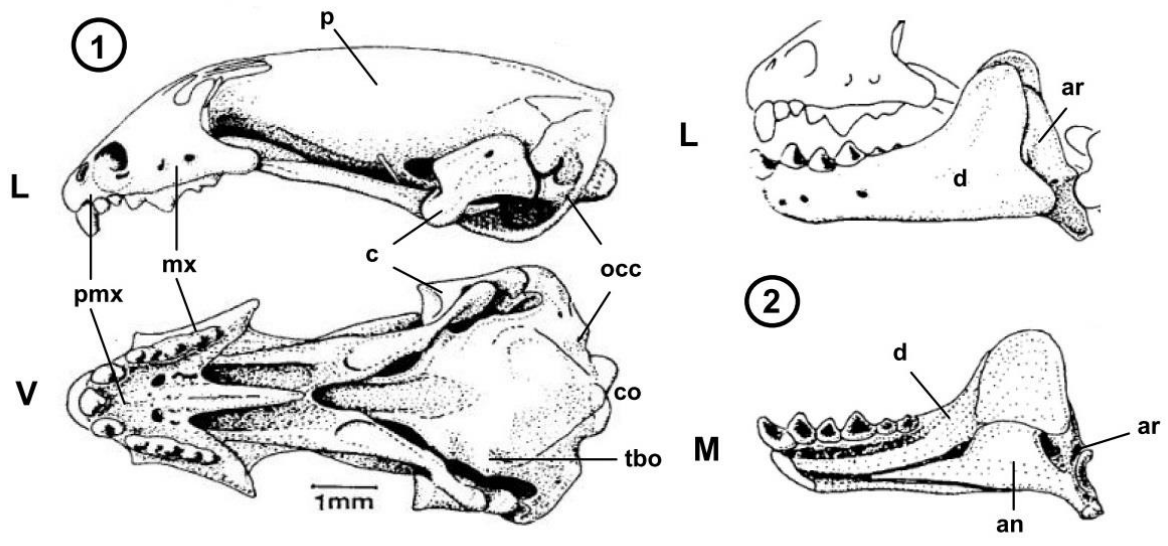



**Fig. 27.** Principaux éléments crâniens d'amphisbéniens (*Trogonophis*) (d'après Schleich *et al.*, 1996). 1 = crâne, vues latérale (L) et ventrale (V), c=carré, co=condyle occipital, p=pariétal, mx=maxillaire, na=nasal, occ=occipital, pmx=prémaxillaire, tbo=tubercule basioccipital ; 2 = dentaire, vues latérale (L) et médiale (M), an=angulaire, ar=articulaire.

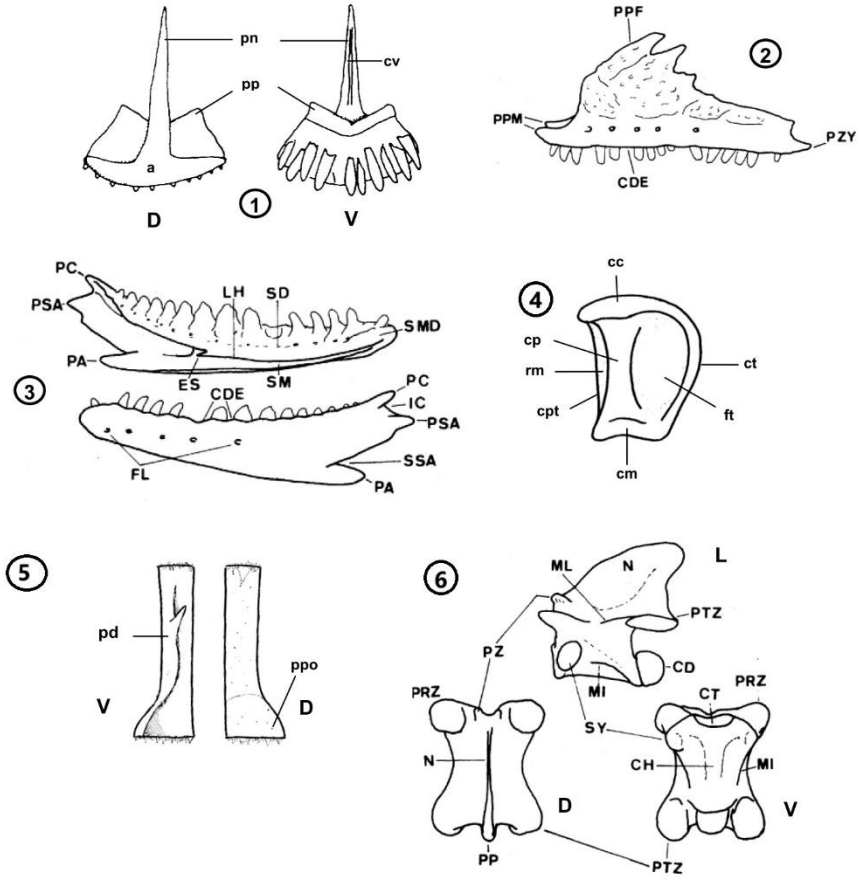



**Fig. 28.** Nomenclature ostéologique de quelques éléments squelettiques de sauriens (d'après Bailon, 1991 ; Schleich *et al*., 1996 ; Stoetzel, 2009). 1 = prémaxillaire, a=partie antérieure, cv=carène ventrale, pn=processus nasal, pp=processus palatin ; 2 = maxillaire, CDE=crête dentaire, PPF=processus préfrontal, PPM=processus prémaxillaire, PZY=processus zygomatique ; 3 = dentaire, CDE= crête dentaire, ES= épine spléniale, FL= foramens labiaux, IC= incisure coronoïde, LH= lame horizontale, PA= processus angulaire, PC= processus coronoïde, PSA= processus supra-angulaire, SD= sillon dentaire, SM= sillon/canal de Meckel, SMD= symphyse mandibulaire, SSA= sinus supra-angulaire ; 4 = carré, cc=condyle céphalique, cm=condyle mandibulaire, cp=crête postérieure/dorso-ventrale, cpt=crête ptérygoïde, ct=crête tympanique, ft=fosse tympanique/latérale, rm=région médiale, 5= frontal, vues ventrale (V) et dorsale (D), pd=processus descendans, ppo=processus post-orbitaire ; 6 = vertèbres, vues latérale (L), dorsale (D) et ventrale (V), CD=condyle, CH=carène hémale, CT=cotyle, MI=marge inférieure, ML=marge latérale, N=neurépine, PP=pointe postérieure, PRZ=pré-zygapophyse, PTZ=post-zygapophyse, PZ=pseudo-zygosphène, SY=synapophyse.

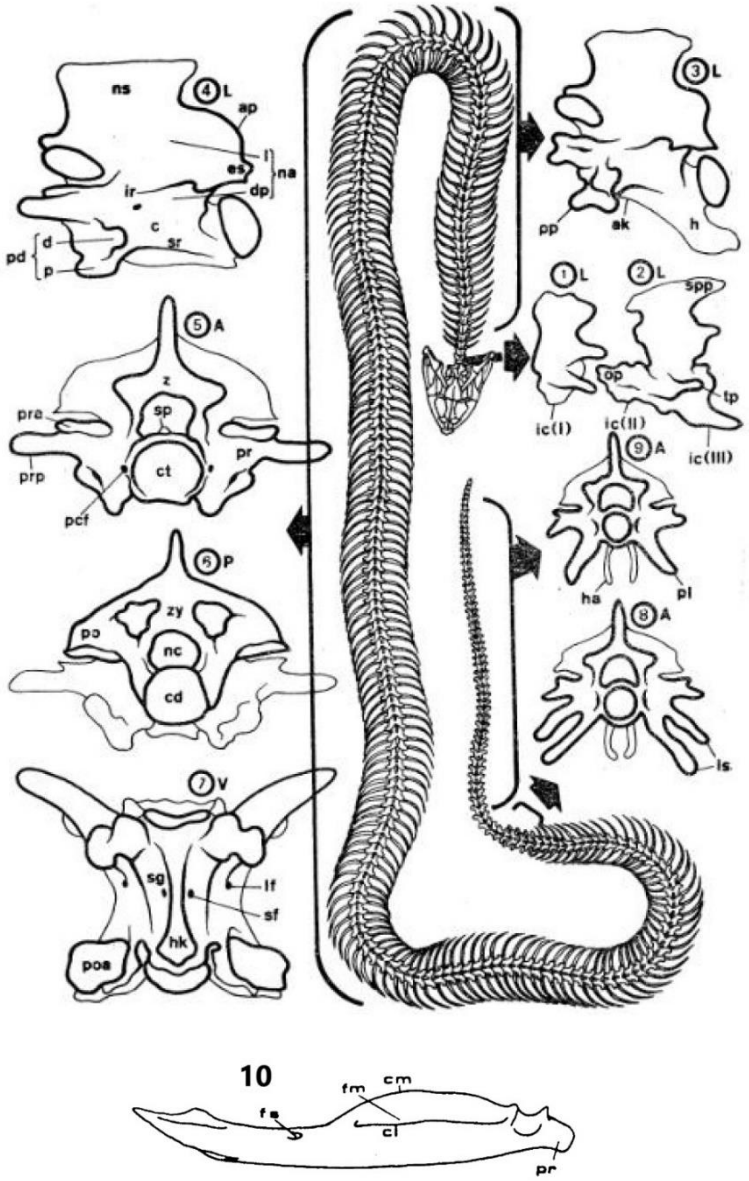



**Fig. 29.** Nomenclature ostéologique de quelques éléments squelettiques de serpents (d'après Bailon 1991, Szyndlar 1984, Stoetzel, 2009). 1 = atlas, ic (I) = intercentrum I ; 2 = axis, ic (II), ic (III)= intercentrum II et III, op=processus odontoïde, spp= processus spinal, tp= processus transverse de l'atlas (pleurapophyse) ; 3 = vertèbre cervicale, ak=déclinaison antérieure, h= hypapophyse, pp= processus parapophysaire ; 4-7 = vertèbre troncale, vues latérale (4-L) , antérieure (5-A), postérieure (6-P) et ventrale (7-V), ap= processus aliforme (ptérapophyse), c= centrum, cd= condyle, ct= cotyle, d= diapophyse, dp= partie descendante de l'arc neural, es=épine épizygapophysaire, hk= carène hémale, ir=crête inter-zygapophysaire, l= laminae (tectum) , lf= foramen latéral, na= arc neural, nc= canal neural, ns=épine neurale, p=parapophyse, pcf=foramen paracotylaire, pd= paradiapophyse, po=post-zygapophyse, poa= surface articulaire post-zygapophysaire, pr= pré-zygapophyse, pra= surface articulaire pré-zygapophysaire, prp=processus pré-zygapophysaire, sf=foramen subcentral, sg= sillon subcentral, sp=processus subneural, sr= crête subcentrale, z = zygosphène, zy= zygantrum ; 8 = vertèbre cloacale, ls= lymphapophyse ; 9 = vertèbre caudale, ha = hémapophyse, pl= pleurapophyse ; 10 = articulaire, cl= crête latéral, cm= crête médiale, fm= fosse mandibulaire, fs= foramen supra-angulaire, pr=processus rétro-articulaire.

## II.5 Méthodes d'étude

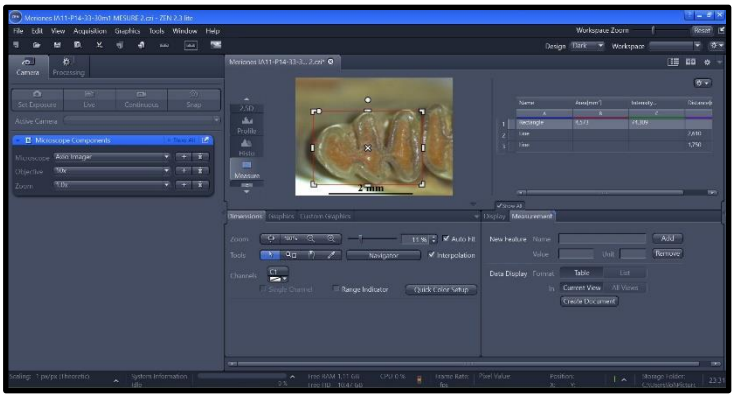
### II.5.1 Quantification des individus

La quantification des restes a été réalisée en utilisant deux paramètres principaux : le Nombre de Restes Déterminés Anatomiquement et Taxonomiquement (NRDt) et le Nombre Minimum d'Individus (NMI). Ce dernier a été calculé à partir de l'élément anatomique le mieux représenté, en tenant compte de la latéralité (Andrews, 1990 ; Lyman, 1994). Pour les petits mammifères (à l'exception du goundi) la quantification s'est principalement basée sur les dents. En revanche, pour *Ctenodactylus gundi*, largement représenté dans l'unité *MSA*-OS, le NMI a été calculé à partir de l'élément anatomique le mieux conservé, à savoir l'humérus.

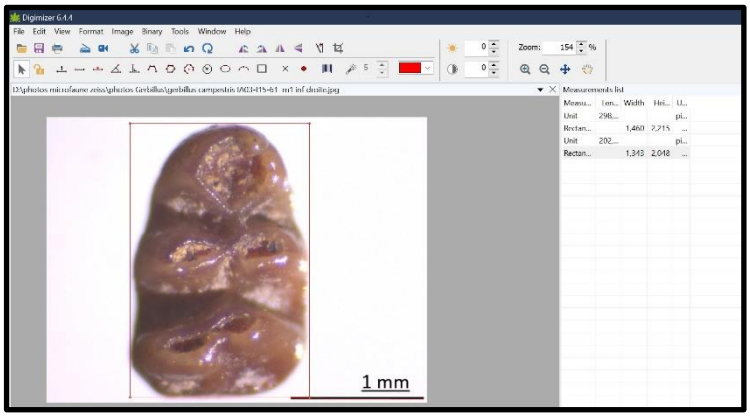
### II.5.2 Prise de mesures :

Les mesures de longueur et de largeur des molaires de rongeurs ont été effectuées en vue occlusale, directement à l'écran, à l'aide soit du logiciel de capture d'image Zeiss Zen 2.3 lite, relié à la loupe binoculaire via la caméra Axiocam (Fig. 20. a) ou à l'aide du logiciel Digimizer (Fig. 20. b). Un calibrage préalable a été réalisé afin de garantir l'exactitude de l'échelle des mesures. Les valeurs obtenues sont exprimées en millimètres.

**a**



**b**




Pour les éléments de plus grande taille, tels que les ossements post-crâniens de *Ctenodactylus gundi* et les restes osseux attribués aux Lagomorphes, les mesures ont été prises à l'aide d'un pied à coulisse.

L'ensemble des données a été consigné dans un tableau Excel. Les calculs statistiques tels que les sommes, moyennes et écarts-types, ont été réalisés à l'aide du même logiciel.

Les mesures de l'ancien matériel de rongeurs, notamment celles des spécimens de *Meriones shawii/grandis* et d'*Atlantoxerus getulus*, issus de fouilles antérieures à 2003 (Mouhsine, 2003), ont été réalisées à l'aide d'un micromètre oculaire monté sur une loupe binoculaire.

**Fig. 30.** a) prise de mesures par le logiciel Zeiss Zen 2.3 lite après calibrage. b) prise de mesures par le logiciel Digimizer.

### II.5.3 Taphonomie

#### II.5.3.1 Définitions et finalités

La taphonomie, terme proposé par Ivan Efremov en 1940 et signifiant l'étude des lois d'enfouissement et des phénomènes post-mortem (Efremov, 1940), est une discipline scientifique qui s'intéresse à l'étude des processus de transition des restes organiques de la biosphère à la lithosphère (Andrews, 1990 ; Lyman, 2010). Ce champ de recherche est essentiel

en archéologie pour analyser et interpréter les assemblages osseux trouvés dans les grottes ou les sites de plein air, en vue de reconstituer les paléoenvironnements et les paléoclimats. Des chercheurs tels que Brain (1958, 1979, 1981), Voorhies (1969), Behrensmeyer (1975), Lyman (1984), Klein (1975), et Shipman (1977 ; 1983) et d'autres ont apporté des contributions significatives à ce domaine, en particulier dans l'étude des grands mammifères.
L'étude taphonomique des ossements de petits vertébrés, en particulier des micromammifères, a connu des avancées notables grâce aux travaux de Dodson et Wexlar (1979), Andrews et Nesbit-Evans (1983), Denys (1985, 1986), Denys *et al*. (1987), Andrews (1990), ainsi que Fernández-Jalvo et Andrews (1992), Fernandez-Jalvo *et al.* (2016), Fernández *et al*. (2017) et Montalvo et Fernández (2019).

Les micromammifères, notamment les rongeurs, sont reconnus comme d'excellents indicateurs biochronologiques et paléoécologiques en raison de leur abondance et de leur large distribution géographique (Chaline, 1972). Cependant, leur forte exposition à la prédation peut entraîner des biais significatifs dans les listes fauniques (Andrews, 1990 ; Denys *et al*., 1995, 1997). Ainsi, il est crucial d'identifier les origines des accumulations osseuses et les biais taphonomiques associés pour garantir la fiabilité des conclusions paléoécologiques et des reconstitutions paléoenvironnementales (Andrews, 1990 ; Denys, 1985 ; Denys *et al*., 1997 ; Stoetzel et Denys, 2011).

Ces différentes recherches, portant sur des assemblages tant actuels que fossiles, ont permis de développer une méthodologie rigoureuse pour l'étude des micromammifères et ont contribué à la compréhension des processus impliqués dans l'intégration des éléments anatomiques des microvertébrés dans les contextes archéologiques.

- **Modes d'accumulation**

Les assemblages fossiles de micromammifères retrouvés dans les contextes archéologiques ou paléontologiques résultent de différents processus d'accumulation. Quatre grands types de mécanismes ont été distingués (Denys, 1985 ; Andrews, 1990) :

- Catastrophocœnose : accumulation liée à des événements brutaux et ponctuels (inondations, incendies, éruptions volcaniques, etc.) provoquant la mort simultanée de plusieurs individus.
- Nécrocœnose : formation d'ensembles osseux à la suite de la mort naturelle d'animaux dans leur habitat, sans intervention d'un agent de transport ou de prédation.
- Sédimentocœnose : accumulation d'ossements transportés par des agents physiques tels que l'eau ou le vent, souvent de manière secondaire.
- Coprocœnose : accumulation consécutive à la prédation, lorsque les ossements sont rejetés par les prédateurs sous forme de pelotes de régurgitation ou de fèces.

Parmi ces processus, la coprocœnose constitue la principale cause d'accumulation des microvertébrés dans les sites en grotte, en abri ou en plein air (Chaline & Mein, 1979 ; Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 2016). Elle résulte de l'activité de prédateurs, aviaires (rapaces nocturnes et diurnes) ou mammaliens (petits carnivores), qui ingèrent leurs proies et rejettent les éléments non digestibles (les os et les poils) sous forme de pelotes ou de fèces. Ces rejets peuvent s'accumuler de manière répétée dans des lieux spécifiques tels que les nids, les perchoirs, les terriers ou les zones de marquage du territoire (Fernandez-Jalvo & Avery, 2015).

Plusieurs recherches (e.g., Mikkola, 1983 ; Andrews, 1990) sur les prédateurs responsables des accumulations actuelles ont montré que la structure et la composition des assemblages de petits vertébrés sont influencées par de nombreux facteurs : le type de prédateur, la disponibilité des proies en fonction des cycles saisonniers et annuels, la structure de la végétation, les habitats respectifs des prédateurs et des proies, le comportement de chasse (diurne ou nocturne), ainsi que le rapport de taille entre le prédateur et sa proie (Mikkola, 1983 ; Andrews, 1990 ; Denys *et al*., 1997 ; Fernandez-Jalvo & Avery, 2015).

Ainsi, l'interprétation paléoécologique des assemblages doit prendre en compte les biais introduits par ces divers facteurs. Une analyse minutieuse est donc essentielle pour éviter des erreurs dans la reconstitution des anciens écosystèmes. La littérature fournit de nombreux exemples de biais susceptibles d'affecter l'interprétation des assemblages (Andrews, 1990), parmi lesquels figurent les comportements de chasse des prédateurs, qui conditionnent de manière significative la composition et la diversité des assemblages de proies. Les prédateurs opportunistes, tels que la chouette hulotte (*Strix aluco*), qui exploitent une large gamme d'habitats, capturent une grande variété de proies, produisant ainsi un assemblage plus représentatif de leur environnement de chasse (Andrews, 1990). À l'inverse, les prédateurs spécialisés, comme la chouette cendrée (*Strix nebulosa*), qui se nourrit principalement de petits rongeurs, notamment des campagnols, génèrent des assemblages de proies moins diversifiés (Andrews, 1990). La connaissance de ces comportements permet de déduire une description plus précise de l'environnement, en supposant que les espèces du passé avaient des comportements similaires à ceux des espèces actuelles (Andrews, 1990 ; Fernandez-Jalvo & Avery, 2015).

De plus, certains prédateurs introduisent un biais lié à l'habitat dans leurs assemblages de proies, chassant dans des habitats plus ouverts tout en se nichant ou se perchant dans des zones à végétation dense (Andrews, 1990 ; Fernandez-Jalvo & Avery, 2015). La quantité d'ossements dans les assemblages de proies, ainsi que la diversité des espèces représentées, varie donc d'un prédateur à l'autre, mais est toujours biaisée par rapport à la communauté d'origine (Andrews, 1990). Identifier le type de prédateur permet ainsi de cerner le biais probable dans l'assemblage (Andrews, 1990).

Les prédateurs se distinguent également par leur mode d'ingestion des proies (entières, déchiquetées, mâchées) et leur processus digestif, ce qui influence la représentation anatomique et taxonomique des assemblages fossiles et peut introduire des biais dans les reconstitutions paléoenvironnementales (Andrews, 1990). Les petits mammifères carnivores (canidés, mustélidés, félidés, viverridés) causent une fragmentation importante des ossements de leurs proies, car ils utilisent leurs dents tranchantes pour découper la chair avant ingestion, et produisent des modifications notables sur les os en raison de l'action des sucs digestifs puissants (Andrews & Nesbit-Evans, 1983 ; Andrews, 1990).

Les rapaces diurnes (Accipitriformes et Falconiformes), tels que les buses, busards, faucons et aigles, chassent principalement de jour et capturent souvent de nombreux petits mammifères, surtout à certaines périodes de l'année (Andrews, 1990). Ils déchirent les carcasses de leurs proies en les tenant dans leurs serres et en arrachant des morceaux avec leurs becs crochus, ce qui cause une fragmentation importante des os, bien que moindre que celle produite par les prédateurs carnivores. De plus, leurs sucs gastriques sont plus corrosifs que ceux des rapaces nocturnes (Andrews, 1990).

Les rapaces nocturnes (Strigiformes), comme les chouettes, chassent principalement la nuit, bien que certaines espèces puissent également chasser de jour, surtout tôt le matin ou tard le soir. Ils avalent leurs proies entières, parfois en commençant par la tête. Les petites proies sont toujours ingérées de cette manière, tandis que les plus grandes peuvent être découpées, comme le font les rapaces diurnes, entraînant des niveaux similaires de fragmentation osseuse. Cependant, les os retrouvés dans les pelotes de chouettes présentent généralement moins de dommages comparativement à ceux des autres prédateurs (Andrews, 1990 ; Chaline, 1974 ; Dodson & Wexlar, 1979).

De petites accumulations d'os peuvent également être produites par d'autres prédateurs, tels que certains corvidés (corbeaux, pies), petits vautours, condors, oiseaux marins et hérons. En outre, les animaux peuvent être la proie d'autres prédateurs comme les crocodiles et les serpents, dont la digestion provoque une dégradation intense des ossements (Andrews, 1990). Il est également possible que plusieurs types de prédateurs interviennent simultanément ou successivement dans la formation d'une accumulation de microvertébrés au sein d'un même niveau stratigraphique (Andrews, 1990 ; Fernandez-Jalvo, 1995 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 1998 ; Stoetzel, 2009).

La prédation des micromammifères peut, dans certains cas, être attribuée à l'homme. Au cours des dernières décennies, de nombreuses études ethnographiques, taphonomiques et archéologiques ont confirmé la consommation par l'homme de petits vertébrés en Afrique, en Europe et en Amérique du Sud (e.g., Andrade & Boschin, 2015 ; Andrade & Fernandez, 2017 ; Cobrat *et al*., 2022 ; Costamagno & Laroulandie, 2004 ; Dewar & Jerardino, 2007 ; Fernandez *et al*., 2011 ; Fernández-Jalvo *et al*., 1999 ; Henshilwood, 1997 ; Hesse, 1984 ; Lopez & Chiavazza, 2020 ; Lopez *et al*., 2019 ; Lopez *et al*., 2020 ; Mallye *et al*., 2018 ; Mouhsine *et al*., 2024 ; Quintana, 2005 ; Simonetti & Cornejo, 1991 ; Stahl, 1982 ; 1996). Ces recherches ont également mis en évidence l'effet particulièrement puissant des fluides digestifs chez les humains sur les ossements de ces proies (e.g., Simonetti & Cornejo, 1991 ; Crandall & Stahl, 1995 ; Dewar & Jerardino, 2007 ; Fernández *et al*., 2017a).

Il est donc essentiel d'identifier les prédateurs responsables des accumulations pour déterminer si les variations fauniques reflètent des différences de prédateurs et/ou d'habitats (Denys *et al*., 1997 ; Stoetzel, 2009). Dans cette optique, des études actualistes ont été menées pour caractériser les coprocoenoses associées à différents prédateurs. Ces recherches ont porté sur les pelotes de réjection des rapaces nocturnes et diurnes, ainsi que sur les fèces de petits carnivores (e.g., Mikkola, 1983 ; Andrews, 1990 ; Denys & Cochard, 2017 ; Souttou *et al*., 2012).

- **Altérations post-dépositionnelles**

Après leur dépôt, les ossements peuvent subir diverses modifications post-mortem, incluant les processus de décomposition, la dispersion des os par le vent, le transport par l'eau, le piétinement (*trampling*) et les impacts du charognage (Andrews, 1990 ; Lyman, 1994). Par ailleurs, l'exposition à des variations climatiques, (*weathering*), provoque des altérations dont l'intensité varie en fonction de la durée d'exposition et du type d'environnement (Behrensmeyer, 1978 ; Andrews, 1990).

Après l'enfouissement, bien que les os soient protégés des intempéries, ils restent susceptibles à la corrosion chimique due à la nature des sols, à la diagénèse (Dauphin *et al*., 1988), au

compactage des sédiments et à l'action des racines et des micro-organismes (Andrews, 1990 ; Denys, 2002 ; Lyman, 1994 ; Fernandez-Jalvo & Montfort, 2008 ; Smoke & Stahl, 2004). De plus, des biais peuvent survenir lors de la récupération des échantillons, notamment durant la fouille, le tamisage ou le tri du matériel (Hanquet, 2011). Comprendre ces processus est essentiel pour identifier les biais taphonomiques et affiner la précision des reconstitutions paléoenvironnementales (Denys *et al*., 1996 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 1998).

En résumé, les analyses taphonomiques sont essentielles dans les études de faune, que ce soit en contexte archéologique ou paléontologique, car elles révèlent les facteurs qui peuvent biaiser la représentativité des assemblages et les reconstitutions des paléoenvironnements. Les différentes phases du processus post-mortem, de la décomposition à l'enfouissement et à la fossilisation, jouent un rôle clé dans la préservation des os et exigent une évaluation détaillée pour reconstituer fidèlement les contextes archéologiques. Dans le cas du site d'Ifri n'Ammar, une approche taphonomique a été menée avec pour objectif d'appréhender les mécanismes d'accumulation des petits vertébrés et de tenter d'évaluer les éventuels biais taphonomiques pouvant fausser les reconstitutions paléoenvironnementales et l'image de la communauté de ces petits animaux.

La figure 31 résume les divers processus taphonomiques intervenant dans la formation d'un assemblage fossile, depuis la communauté vivante jusqu'à l'échantillon fossile collecté.

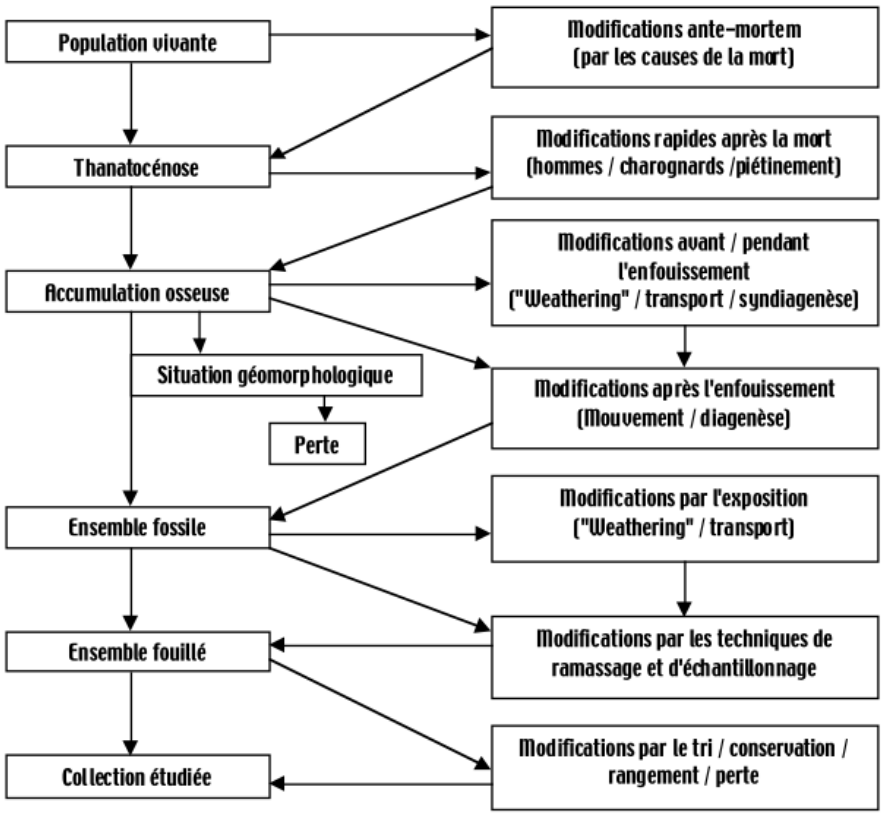



**Fig. 31.** Étapes de formation et d'altération d'un assemblage osseux, de la biocénose à l'échantillon fossile récolté (d'après Andrews, 1990, traduit de l'anglais par Laroulandie, 2000).

### II.5.3.2 Revue des études taphonomiques d'assemblages microfauniques en Afrique du Nord

Au cours des dernières décennies, les connaissances concernant les assemblages de petits vertébrés ont considérablement progressé dans diverses régions du monde grâce à l'établissement de nouveaux référentiels taphonomiques (e.g., Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 2016 ; Fernández *et al*., 2017b ; Montalvo & Fernández, 2019), basés sur des études actualistes examinant les modifications infligées par les prédateurs aux restes osseux de leurs proies.

La plupart de ces référentiels se sont concentrés sur les petits mammifères, en particulier les rongeurs et les musaraignes, en raison de leur abondance en tant que proies (e.g., Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo et Andrews, 1992 ; Denys, 2011 ; Denys *et al*., 2018 ; Denys et Cochard ; 2017 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 2016 ; Lloveras *et al*., 2008 ; Lopez *et al*., 2017 ; Montalvo & Fernández, 2019 ; Souttou *et al*., 2012). Moins nombreuses sont les recherches consacrées à la taphonomie d'autres petits vertébrés tels que les poissons, les amphibiens, les reptiles et les oiseaux (e.g., Bochenski & Tomek, 1997 ; Bailon, 2011 ; Broughton *et al*., 2006 ; Stoetzel *et al*., 2011 ; Laroulandie, 2000 ; Mignino *et al*., 2021).
L'objectif de ces études est de caractériser les différents types d'accumulations actuelles (e.g., Denys *et al*., 2018 ; Stoetzel & Denys, 2011 ) afin de les utiliser comme modèles pour mieux comprendre l'origine des accumulations des assemblages fossiles, de déceler d'éventuels biais taphonomiques et de reconstituer les conditions paléoenvironnementales associées (e.g., Denys *et al*., 2018 ; Stoetzel & Denys, 2011).

- **Référentiels actuels**

En Afrique du Nord, de nombreuses études ont porté sur le régime alimentaire des prédateurs modernes consommant de petits vertébrés, en particulier au Maroc et en Algérie (Denys *et al*., 2018 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel et Denys, 2011 ; Denys *et al*., 2022). Cependant, les aspects taphonomiques sont rarement pris en compte (Denys *et al*., 2018 ; Stoetzel & Denys, 2011 ; Denys *et al*., 2022), et seules quelques études néo-taphonomiques ont été menées au Maghreb, principalement sur des restes osseux de petits vertébrés (notamment des rongeurs) issus des pelotes de régurgitation de rapaces ou des fèces de carnivores (e.g., Denys & Mahboubi, 1992 ; Denys *et al*., 1992 ; Denys *et al*., 1996 ; Denys *et al*., 2018 ; Denys et Cochard, 2017 ; Campmas *et al*., 2018 ; Souttou *et al*., 2012 ). Pour plus de détails sur les diverses études taphonomiques ou celles se concentrant uniquement sur le régime alimentaire et l'écologie des prédateurs nord-africains consommateurs de microvertébrés au Maghreb, développées ces dernières décennies, nous renvoyons le lecteur aux listes recensées dans des travaux pertinents dans ce domaine (Stoetzel, 2009 ; Denys *et al*., 2018 ; Meunier *et al*., 2020 ; Denys *et al*., 2022).

- **Etudes paléo-taphonomiques**

En ce qui concerne l'analyse taphonomique d'assemblages fossiles de petits vertébrés en Afrique du Nord, seules quelques études ont intégré des considérations taphonomiques dans leur analyse (Stoetzel & Denys, 2011). Citons, par exemple, les études consacrées au site de Tighenif en Algérie, daté du Pléistocène moyen (Dauphin *et al*., 1994 ; Denys *et al*., 1987), à la grotte d'El Harhoura 2 au Maroc, datant du Pléistocène supérieur- Holocène (Stoetzel, 2009 ; Stoetzel *et al*., 2011 ; Stoetzel *et al*., 2012), à la grotte de Gueldaman GLD1 en Algérie, attribuée à l'Holocène (Saidani *et al*., 2016), à la grotte d'El Guenfouda au Maroc, également rattaché à l'Holocène (Mhamdi, 2023) ainsi que le site de Rhira, lui aussi daté de l'Holocène (Oueslati *et al*., 2020).

### II.5.3.3 Méthodologie appliquée aux assemblages de petits vertébrés d'Ifri n'Ammar

Les paramètres tels que la composition taxonomique de l'assemblage, la représentation des éléments anatomiques, la fragmentation, ainsi que la digestion des restes dentaires et osseux, permettent d'identifier le type de prédateur impliqué (Dodson & Wexlar, 1979 ; Denys, 1985 ; Hoffman, 1988 ; Andrews, 1990). L'analyse de ces divers paramètres a permis aux chercheurs de définir cinq catégories de prédateurs (Tab. 9), classés en fonction de l'intensité de la digestion, allant des moins agressifs, comme *Tyto alba*, aux plus destructeurs, comme les félidés (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo *et al*., 2016).

Cette classification joue un rôle essentiel dans l'étude taphonomique des assemblages de micromammifères. L'effet des fluides digestifs des prédateurs sur les os et les dents varie ainsi entre les strigiformes (catégories 1, 2 et 3), les falconiformes et les accipitriformes (catégories 4 et 5) ainsi que les mammifères carnivores (catégories 4 et 5) (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo *et al*., 2016 ; Fernández *et al*., 2017b). En complément, dans les contextes archéologiques, les marques de découpe, les traces de brûlure et les indices de consommation sont examinés afin d'évaluer l'impact anthropique sur ces petits vertébrés (e.g., Fernández *et al*., 2017a ; Fernandez-Jalvo *et al*., 1999 ; Lloveras, 2009 ; Lopez *et al*., 2020 ; Medina *et al*., 2012 ; Pardiñas, 1999 ; Quintana *et al*., 2002, 2005 ; Santiago *et al*., 2016).

| **Catégorie de Prédateur** | **Catégorie de digestion** | **Digestion de la 1ère molaire inférieure isolée** | **Digestion des molaires *in situ*** | **Digestion des incisives isolées** | **Digestion des incisives *in situ*** |
|---|---|---|---|---|---|
| Catégorie 1 | digestion absente ou minime<br>Molaires :<2%<br>Incisives : 5-13 % | *Tyto alba, Asio flammeus, Asio otus, Bubo lacteus* | *Tyto alba, Asio flammeus, Asio otus, Bubo lacteus* | *Tyto alba, Asio flammeus* | *Tyto alba, Asio flammeus* |
| Catégorie 2 | Digestion légère<br>Molaires : 0-5%<br>Incisives : 10-30 % (uniquement la pointe) | *Nyctea scandiaca* | *Nyctea scandiaca* | *Asio otus, Nyctea scandiaca* | *Asio otus, Bubo lacteus Nyctea scandiaca* |
| | Digestion modérée<br>Molaires : 4-6%<br>Incisives : 20-30% | *Bubo africanus, Strix nebulosa* | *Bubo africanus, Strix nebulosa* | *Strix nebulosa, Bubo lacteus* | *Strix nebulosa* |
| Catégorie 3 | Digestion forte<br>Molaires : 11-22%<br>Incisives : 50-70% | *Bubo bubo* | *Bubo bubo, Strix aluco* | *Strix aluco, Bubo africanus, Bubo bubo, Athene noctua* | *Bubo africanus, Bubo bubo, Strix aluco, Athene noctua* |
| Catégorie 4 | Digestion très forte<br>Molaires : 50-70%<br>Incisives : 60-80% | *Strix aluco, Athene noctua, Circus cyaneus, Falco tinnunculus, F. peregrinus* | *Athene noctua, Circus cyaneus, Falco tinnunculus, F. peregrinus* | *Falco tinnunculus, F. peregrinus* | *Falco tinnunculus, F. peregrinus* |
| Catégorie 5 | Digestion extrême<br>Molaires : 50-100%<br>Incisives : 100% | *Buteo buteo, Milvus milvus*<br>*Mammifères carnivores | *Buteo buteo, Milvus milvus*<br>*Mammifères carnivores | *Buteo buteo, Circus cyaneus, Milvus milvus*<br>*Mammifères carnivores | *Buteo buteo, Circus cyaneus, Milvus milvus*<br>*Mammifères carnivores |

**Tab. 9.** Catégories de prédateurs en fonction de l'intensité et de la fréquence de la digestion des molaires et des incisives chez les micromammifères (modifié d'après Andrews, 1990 et Demirel *et al*., 2011 in Fernandez-Jalvo *et al*., 2016).

- **Composition taxonomique**

La composition taxonomique des assemblages de petits vertébrés ne se limite pas aux rongeurs et autres petits mammifères (insectivores, chiroptères), mais inclut également les lagomorphes, reptiles, amphibiens, oiseaux et poissons. Toutefois, les données issues des pelotes de réjection de rapaces ou des fèces de carnivores ne peuvent être considérées comme des indicateurs fiables pour identifier un prédateur particulier ou refléter avec précision ses préférences alimentaires (Andrews, 1990). Ces assemblages, ou coprocœnoses, bien qu'ils ne reflètent que partiellement la diversité spécifique locale, fournissent néanmoins une estimation utile de la diversité dans les contextes fossiles (Denys et al., 1997).

Pour une interprétation plus précise, il est essentiel d'examiner les modifications subies par les os dans l'assemblage, telles que la représentation des éléments squelettiques, le degré de fragmentation, et surtout les traces de digestion sur les dents et les os. Ce dernier critère constitue l'un des indicateurs les plus fiables pour identifier l'agent accumulateur (Dodson & Wexlar, 1979 ; Korth, 1979 ; Andrews & Nesbit-Evans, 1983 ; Andrews, 1990).

- **Représentation des éléments anatomiques**

Les études sur la perte osseuse montrent que tous les prédateurs entraînent une destruction partielle des os des proies, ce qui affecte l'interprétation des assemblages osseux (Andrews, 1990). Cette perte, correspondant à une conservation différentielle, est influencée par la structure et la densité des os ainsi que par le mode d'ingestion et le degré de digestion du prédateur (Dodson & Wexler, 1979 ; Denys, 1985 ; Andrews, 1990). Des recherches, notamment celles de Dodson & Wexler (1979), Korth (1979) et Andrews & Nesbit-Evans (1983), révèlent que les pelotes des hiboux, par exemple, contiennent en moyenne 50 % des os attendus, les autres ayant été détruits lors de la digestion. Cette perte varie selon les espèces de hiboux et la maturité des prédateurs ou des proies, les os des jeunes individus étant plus vulnérables à la digestion. Pour le faucon crécerelle, un degré encore plus élevé de perte osseuse a été démontré (Andrews, 1990).

Dodson et Wexlar (1979) ont établi le pourcentage de représentation des éléments anatomiques pour quantifier la proportion de restes par rapport à un individu entier, facilitant ainsi l'évaluation de l'état de conservation de l'assemblage et son association à une catégorie de prédateurs. Des difficultés peuvent toutefois émerger lors du calcul de ce pourcentage en fonction du type d'élément pris en compte, notamment pour déterminer le nombre minimum d'individus (Denys, 1994). Par exemple, dans les assemblages fossiles, les mandibules et maxillaires sont souvent faiblement représentés, tandis que les dents isolées, surtout les incisives, tendent à être surreprésentées. Cette disparité est due à la perte d'éléments osseux engendrée par la fragmentation, elle-même accentuée par les phénomènes de la conservation différentielle (Denys, 1994 ; Hanquet, 2011).

Le calcul de la représentation anatomique repose sur la comparaison entre le nombre de restes par élément anatomique et la fréquence théorique de ces éléments dans un individu, en prenant en compte le nombre d'individus supposés présents dans l'assemblage. Le pourcentage de représentation (PR) est calculé par la formule suivante :

PR= FO / (FTx NMI) x 100 où : FO est la fréquence observée de chaque élément anatomique dans l'assemblage, FT représente la fréquence théorique de chaque élément squelettique chez un individu (par exemple, pour les rongeurs : 1 crâne ; 2 mandibules ; 4 incisives ; 12 molaires ;

2 humérus ; 2 radius ; 2 ulnas ; 2 fémurs ; 2 tibias ; 2 scapulas ; 2 pelvis ; 2 talus ; 2 calcanéums ; 24 côtes ; 54 vertèbres ; 78 phalanges et métapodes), NMI est le nombre minimum d'individus, estimé à partir de l'élément anatomique le plus représenté.

L'examen des profils de représentation anatomique permet une analyse de la structure des assemblages osseux. En comparant ces profils avec ceux connus des prédateurs actuels, il devient possible de déterminer l'agent responsable de leur accumulation. Cette analyse est également utile pour distinguer si ces accumulations résultent directement de la prédation ou si elles ont été affectées par d'autres biais, tels que le transport par l'eau ou divers processus post-dépositionnels (Voorhies, 1969 ; Dodson, 1973 ; Denys, 1985). Par exemple, le transport par l'eau peut entraîner une sur -ou sous- représentation de certains éléments squelettiques, qui seront triés en fonction de leur poids, de leur forme et de leur taille (Voorhies, 1969). Les éléments les plus légers et les moins denses ont tendance à être emportés par l'eau, alors que subsistent les os plus lourds et robustes comme les mandibules ou les dents (Dodson, 1973 ; Korth, 1979). Ainsi, les profils de représentation osseuse peuvent révéler un mode d'accumulation qui se distingue nettement de celui résultant d'une coprocoenose (Hanquet, 2011).

Afin d'évaluer les relations entre les éléments crâniens et post-crâniens, deux indices ont été calculés : % pc/c 1 (postcrânien/crânien) = [(fémur+ tibia +humérus+ radius +ulna) x 16/ (mandibule +maxillaire + molaires) x10] x100, et % pc/c 2 = [(humérus+ fémur) / (mandibule+ maxillaire)] x 100. Pour évaluer les relations entre la représentation des parties distale et proximale du squelette, un seul indice est utilisé : tibia + ulna /Fémur + humérus (Andrews 1990).

- **Fragmentation**

Le degré de fragmentation osseuse peut contribuer à identifier le ou les prédateurs à l'origine des assemblages. Alors que les pelotes des rapaces nocturnes contiennent souvent des os entiers (Andrews, 1990 ; Dodson & Wexlar, 1979 ; Korth, 1979), d'autres prédateurs, tels que les rapaces diurnes et les petits carnivores, présentent des taux de fragmentation élevés (Andrews, 1990 ; Andrews & Nesbit-Evans, 1983 ; Denys, 1985 ; Korth, 1979).

Dans les contextes paléontologiques ou archéologiques, la fragmentation osseuse peut être également attribuée à d'autres facteurs, tels que l'altération par les conditions climatiques (*weathering*), la chute de gros éléments provenant des parois de grottes, l'enfouissement et le compactage des sols, le piétinement (*trampling*), ainsi que les techniques de collecte et de tamisage des sédiments durant les fouilles (Andrews, 1990 ; Smoke & Stahl, 2004). Ces multiples facteurs compliquent l'évaluation précise de la fragmentation directement liée à la prédation.

Dans ce travail, le taux de fragmentation des restes osseux de micromammifères issus des coprocœnoses de prédateurs actuels, tel que rapporté par Andrews (1990), a servi de référence pour l'analyse de la fragmentation.

La fragmentation des crânes, des maxillaires et des mandibules, ainsi que la perte des dents, ont été évaluées en suivant la méthodologie d'Andrews (1990). Le pourcentage de fragmentation (Andrews, 1990 ; Denys, 1985 ; Dodson & Wexlar, 1979) des os longs (humérus, ulna, fémur et tibia) a été calculé en distinguant les éléments complets des éléments fragmentés (épiphyses proximales, distales et diaphyse) et en tenant compte du nombre total d'os (Fig. 32).

Le pourcentage de fragmentation (PF) est déterminé selon la formule suivante :

PF = Nombre d'os fragmentés / Nombre total d'os × 100.

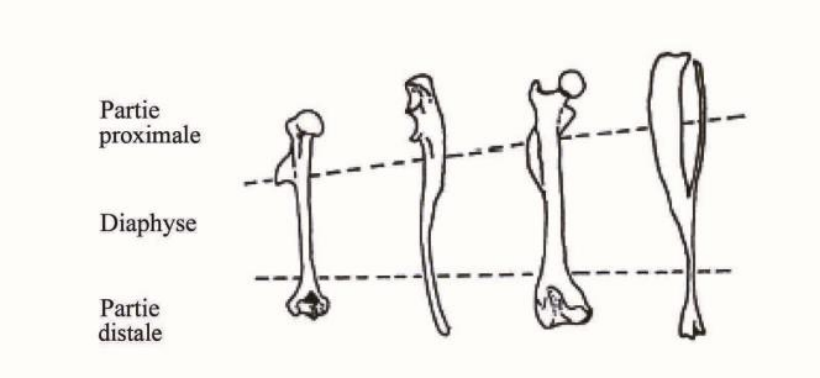



**Fig. 32.** Schémas de l'humérus, de l'ulna, du fémur et du tibia (de gauche à droite) illustrant les modèles de fragmentation utilisés dans ce travail, selon Andrews (1990).

- **Digestion**

Les traces de digestion sont particulièrement utiles pour identifier le type de prédateur (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992).

La digestion des restes osseux chez les prédateurs aviaires, tels que les chouettes et les rapaces diurnes, est influencée par plusieurs facteurs : l'acidité gastrique, la durée de rétention des proies dans l'estomac, l'âge du prédateur et les habitudes alimentaires (Andrews, 1990). Contrairement aux carnivores, dont la digestion se poursuit dans les intestins, les prédateurs aviaires digèrent leurs proies seulement dans l'estomac, ce qui influence différemment la dégradation des os.

De nombreux travaux sur les assemblages actuels de rapaces et de carnivores ont identifié et référencé ces traces liées à la prédation (e.g., Duke *et al*., 1975 ; Mayhew, 1977 ; Korth, 1979 ; Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo et Andrews, 1992 ).

La méthodologie taphonomique établie par Andrews (1990) est principalement basée sur l'étude des os et des dents d'insectivores (Soricidae, Talpidae, Erinaceidae) et de rongeurs (Arvicolinae, Muridae) récupérés à partir des pelotes de rapaces et d'excréments de carnivores récoltés dans différentes régions d'Amérique du Nord, d'Europe et d'Afrique (Fernández *et al*., 2017b). L'analyse de l'intensité et de la fréquence de la digestion sur les incisives et les molaires des micromammifères a conduit Andrews (1990) ainsi que Fernández-Jalvo et Andrews (1992) à proposer une classification des prédateurs en cinq catégories (Tab. 9). Ces catégories sont établies en fonction de l'intensité de l'altération, de la proportion des éléments affectés et du mode de digestion, et elles vont de la digestion « légère » à « extrême » (Tab. 10, Figs. 33, 34, 35). Ainsi, les premières catégories, présentant un niveau d'altération léger à modéré, incluent les rapaces nocturnes (Strigiformes), tandis que les niveaux d'altération modérés à élevés sont associés aux rapaces diurnes (Falconiformes et Accipitriformes). Enfin, le degré d'altération le plus important correspond aux mammifères carnivores (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo *et al*., 2016).

Il convient de noter que certaines études ont intégré l'homme (Dewar & Jerardino, 2007) dans la catégorie 5 des prédateurs selon la classification établie par Andrews (1990), et ont montré

l'effet encore plus puissant des fluides digestifs chez les humains (Crandall & Stahl, 1995 ; Fernandez-Javlo *et al*., 2016).

Dans l'ensemble des sites d'Afrique du Nord, l'application de la méthodologie développée par Andrews (1990) et Fernández-Jalvo & Andrews (1992) pour interpréter l'origine des assemblages de micromammifères s'est révélée particulièrement utile (Denys *et al*., 1987 ; Mhamdi, 2022 ; Saïdani *et al*., 2015 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel *et al*., 2011, 2012), notamment pour l'analyse des dents des Muridae (Gerbillinae et Murinae) et des Soricidae.

Afin d'intégrer des échantillons sud-américains qui n'avaient pas été pris en compte dans les travaux pionniers d'Andrews (1990) et de Fernández-Jalvo et Andrews (1992), Fernández *et al*. (2017b) ainsi que Montalvo et Fernández (2019) ont procédé à une révision et une réévaluation de cette méthodologie. Leur objectif était d'inclure des groupes spécifiques de petits mammifères Caviomorphes (notamment les Ctenomyidae), caractérisés par une morphologie dentaire particulière : un émail plus épais et une dentine exposée, avec une configuration simplifiée des dents.

Ces études, centrées sur les effets corrosifs de la digestion sur les dents de micromammifères africains, européens et américains, ont permis d'identifier divers facteurs expliquant les variations d'altération dentaire observées chez différentes espèces de proies. Parmi ces facteurs figurent la morphologie des dents, l'hypsodontie ou la brachyodontie des molaires, la forme des angles (saillants ou arrondis), l'épaisseur de l'émail, l'exposition de la dentine sur la face occlusale, ainsi que le type de prédateur (rapaces diurnes ou nocturnes ou mammifères carnivores).

De manière similaire, à Ifri n'Ammar, nous observons que les molaires de *Ctenodactylus gundi* présentent une morphologie distincte de celles décrites dans les travaux d'Andrews (1990), Fernández-Jalvo et Andrews (1992), et Fernández-Jalvo *et al*. (2016). Si l'impact de la digestion sur les dents de cette espèce, devait être étudié, la méthodologie révisée par Fernández *et al*. (2017b) et par Montalvo et Fernández (2019), incluant des catégories spécifiques à la digestion des Ctenomyidae, caractérisés par des molaires réniformes et hypsodontes et par la simplification de leur surface occlusale, pourrait constituer un outil particulièrement pertinent pour l'analyse des surfaces dentaires de *Ctenodactylus gundi*.




**Fig. 33.** Effets de la digestion sur les incisives de rongeurs en fonction du degré d'intensité (tiré de Stoetzel, 2009 d'après Fernández-Jalvo et Andrews, 1992).

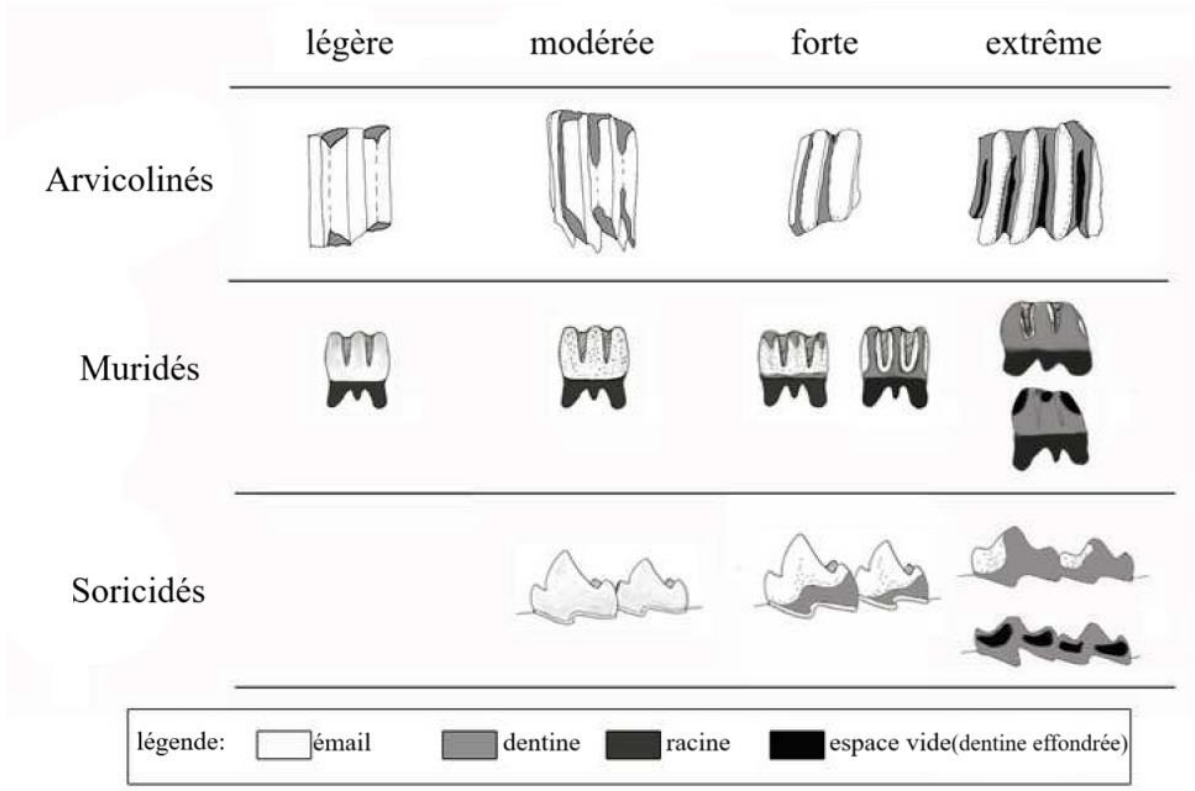



**Fig. 34.** Modifications de surface des molaires d'arvicolinés, muridés et soricidés en fonction de l'intensité de la digestion (Fernandez-Jalvo *et al*., 2016, modifié d'après Stoetzel, 2009).

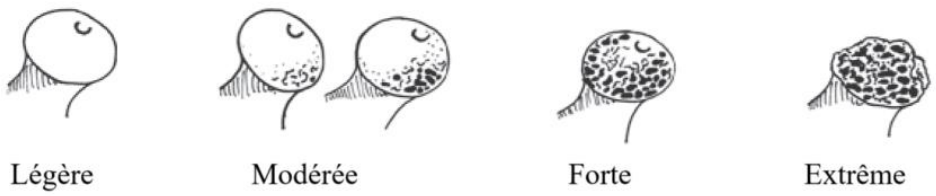



**Fig. 35.** Effets de la digestion sur les têtes fémorales de rongeurs en fonction du degré d'intensité (d'après Stoetzel, 2009).

Le tableau 10, d'après Fernandez-Jalvo *et al*. (2016), résume les différents degrés d'altération, de "légère" à "extrême", liés à la digestion des molaires et des incisives des arvicolinés, muridés et soricidés. Il démontre que la forme et l'épaisseur de l'émail des dents produisent des réactions distinctes aux effets de la digestion.

| | Digestion | Arvicolinés | | Muridés | | Soricidés |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Occlusal | Latéral | Occlusal | Latéral | |
| **Molaires** | Légère | Perte de l'émail sur les angles saillants, la dentine apparait dessinant une forme convexe étroite. | légère réduction de l'émail (moins d'un tiers de la hauteur de la dent). Dentine exposée et émoussée. | Cuspides arrondies, plus lisses que les dents non usées. | Émail mat (=perte de brillance). | Aucune digestion n'est visible : l'émail est brillant, aucun émoussé, aucun dommage. |
| | Modérée | Des pertes de l'émail plus importantes et une dentine plus aplatie et exposée sur les parties saillantes, la dentine se rétractant vers l'intérieur, délimitant une forme convexe plus large que lors d'une légère digestion. | Émail enlevé sur la moitié de la hauteur de la dent (certaines colonnes peuvent présenter une réduction superficielle de l'émail sur toute la hauteur de la colonne). | Surface d'émail piquetée, sur tout l'émail des dents. | Début de réduction de l'émail au niveau de la jonction couronne-racine. | Surface mate (perte de brillance) de l'émail. |
| | Forte | Dentine localement dissoute sur certains angles saillants, délimitant une forme concave en vue occlusale. | Dissolution extensive de l'émail sur toute la hauteur des angles saillants. Dentine aplatie et largement ondulée. | Émail dissout sur les cuspides et fortement piqueté. La dentine est exposée, non altérée et non arrondie. | Émail dissout en direction de la partie haute de la dent et au niveau de la jonction couronne-racine. La dentine et les racines ne sont ni affectées ni arrondies. | Émail fortement piqueté et partiellement dissout, dentine exposée au point de contact entre la couronne et les racines. La dentine n'est ni affectée ni arrondie. |
| | Extrême | Dentine rétractée vers l'intérieur, formant un contour concave dans la plupart ou la totalité des angles saillants. | Dentine rétractée vers l'intérieur. Émail présent le long des côtés des colonnes originelles. | Émail formant de petits îlots ou complètement dissout, avec ou sans dentine creusée et altérée. | | Émail formant de petits îlots ou complètement dissout, avec ou sans dentine creusée et altérée. |
| **Incisives** | Légère | L'émail présente un piquetage et une surface mate (perte de brillance) sur l'ensemble de la dent, ou une rétraction au niveau de la pointe laissant la dentine exposée et émoussée. Parfois, l'émail est totalement dissout sur la pointe, et la dentine est rétractée, produisant un contour irrégulier. | | | | Aucune digestion n'est observable : l'émail est brillant, sans émoussé, ni dommage. |
| | Modérée | La dentine devient ondulée. L'émail est retiré sur presque la moitié de la dent. | | | | Surface mate (perte de brillance) de l'émail. |
| | Forte | L'émail forme des îlots. La dentine est largement ondulée et/ou fissurée. | | | | L'émail forme des îlots. |
| | Extrême | Émail complètement dissout ou formant de petits îlots. La dentine se rétracte sur elle-même le long de l'incisive. | | | | Petits îlots d'émail ou émail complètement dissout, dentine fortement émoussée et ondulée. |

**Tab. 10.** Résumé des catégories de digestion des molaires et des incisives, chez les Arvicolinés, les Muridés et les Soricidés (Traduit en français d'après Fernandez-Jalvo *et al.*, 2016).

- **Autres traces de prédation**

En complément des effets de la digestion ou de la fragmentation, les traces mécaniques observées sur les ossements, résultant de la consommation des proies (Laroulandie, 2000),

constituent des marqueurs utiles pour identifier les agents responsables de leur accumulation, qu'il s'agisse de prédateurs naturels ou de l'Homme. Chez les petits carnivores (renards, mustélidés, etc.), on observe fréquemment de petites perforations et des enfoncements causés par la pression exercée par les crocs, en particulier sur les os longs. À cela s'ajoutent des bords crénelés ou mordillés, ainsi que des cassures biseautées et irrégulières, caractéristiques du comportement de consommation du prédateur (Vigne *et al*., 1994 ; Laroulandie, 2000 ; Elkin & Mondini, 2001 ; Denys & Cochard, 2017). Les rapaces diurnes (faucons, buses, aigles, etc.) laissent également des marques lorsqu'ils morcellent leurs proies de grande taille à l'aide de leur bec crochu, tout en les maintenant avec leurs serres puissantes. Ce comportement engendre des perforations localisées, souvent visibles sur les os crâniens ou longs (Andrews, 1990 ; Laroulandie, 2000).

- **Action anthropique**

Les premières preuves archéologiques de la consommation de petits mammifères par les hominidés sont notamment attestées par des stries de découpe observées sur les restes de l'hérisson du site d'Olduvai en Tanzanie, datant de 1,76 million d'années (Fernández-Jalvo *et al*., 1999). D'autres cas de consommation de petits vertébrés sont documentés dans des sites plus récents en Afrique du Sud (Dewar & Jerardino, 2007 ; Henshilwood, 1997), en Amérique du Sud (e.g., Fernández *et al*., 2011 ; Fernández *et al*., 2017a ; Quintana, 2005 ; Lopez *et al*., 2019 ; Medina *et al*., 2011), et en Europe (e.g., Costamagno & Laroulandie, 2004 ; Mallye *et al*., 2018 ; Simonetti & Cornejo, 1991), où des ossements présentent des traces de brûlure, avec ou sans stries de découpe.

En Afrique du Nord, bien que plusieurs études ethnographiques (Gast, 1969 ; 1986 ; Louis, 1986) aient mis en évidence la consommation de petits animaux par les populations locales, les preuves directes d'une exploitation anthropique de petits vertébrés en contexte archéologique, en particulier de petits mammifères (≤ 1 kg), restent rares, mais existent (Denys *et al*., 2022). Ces preuves incluent notamment des traces de découpe sur l'os d'un crapaud à El Harhoura 2 (Stoetzel *et al*., 2012), des schémas particuliers de brûlures sur des os de rongeurs à Rhira (Stoetzel & Oueslati, 2020) ou sur des restes de reptiles à Taforalt (Gleed-Owen & Barton, 2020).

**a-Petits mammifères**

Afin d'évaluer l'exploitation anthropique des petits mammifères tels que le goundi *Ctenodactylus gundi* et l'écureuil *Atlantoxerus getulus*, une analyse des marques de découpe et une observation des traces de brûlure sur le matériel d'Ifri n'Ammar a été effectuée sur la base des données de Cochard, 2004 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 1999 ; Lloveras, 2009 ; Medina *et al*., 2012 ; Quintana *et al*., 2002 et Santiago *et al*., 2016. L'attribution des marques de découpe à l'action anthropique plutôt qu'à d'autres processus taphonomiques, tels que le piétinement, repose sur les critères établis par plusieurs chercheurs (e.g., Lyman, 1994; Quintana, 2005; Shipman & Rose, 1983). Ces critères indiquent que les stries de découpe d'origine anthropique se répètent sur plusieurs ossements, se trouvent à des emplacements spécifiques, et sont associées à des techniques de boucherie bien définies.

Les diverses altérations causées par le feu et enregistrées par les restes osseux de *Ctenodactylus gundi* et probablement par *Atlantoxerus getulus* sont évaluées en se basant sur les données fournies par des auteurs tels que Lloveras *et al*. (2009), Medina *et al*. (2012), Shipman *et al*.

(1984), ainsi que Stiner *et al*. (1995). Ces chercheurs ont décrit les ossements présentant une teinte jaune-rougeâtre-brune comme légèrement brûlés, ceux de couleur bleu-noir comme carbonisés, et enfin, ceux de teinte bleu-grisâtre ou blanchâtre comme calcinés.

L'observation d'éventuelles traces de consommation a été évaluée, notamment pour le goundi, en prenant en considération les informations fournies par Elkin & Mondini, 2001 ; Lloveras, 2009 et Landt, 2007. S'appuyant sur des observations ethnoarchéologiques et des études expérimentales, Ces chercheurs ont démontré que des traces de dents résultant de la mastication peuvent se manifester sur les os sous la forme d'encoches, de perforations, de bords crénelés ainsi que d'autres types de dommages enregistrés aux extrémités proximales et distales des os longs.

Des indices de prévisibilité et de taille, établis par Pardiñas (1999) et repris par de nombreux chercheurs par la suite (e.g., Lopez & Chiavazza, 2020 ; Lopez *et al*., 2020), ont été utilisés pour affiner l'interprétation des agents potentiels d'accumulation des restes osseux de *Ctenodactylus gundi* et probablement *d'Atlantoxerus getulus* sur le site d'Ifri n'Ammar. Ces deux espèces se distinguent par leur activité diurne, leur comportement grégaire et leur masse corporelle supérieure à 150 g.

Le premier indice, calculé selon la formule suivante : (NMI coloniaux + NMI grégaires + NMI groupés) / (NMI cryptiques + NMI solitaires), permet d'évaluer les relations entre les petits mammifères vivant en colonies et ceux vivant en solitaire. Lorsque les valeurs sont supérieures à 1, cela pourrait indiquer des accumulations résultant de l'action humaine, de mammifères carnivores ou de rapaces diurnes. En revanche, des valeurs inférieures à 1 pourraient suggérer l'intervention de rapaces aviaires nocturnes. Un autre indice permet de distinguer les accumulations attribuées aux rapaces aviaires nocturnes de celles causées par d'autres prédateurs, y compris l'homme. Il se calcule selon la formule suivante : (NMI petite taille [≤ 50 g] + NMI taille moyenne [50 à 150 g]) / (NMI grande taille [≥150 g]). Des valeurs supérieures à 1 suggèrent des assemblages dus à des rapaces nocturnes, tandis que des valeurs inférieures à 1 pourraient indiquer une exploitation anthropique de petits mammifères de grande taille.

### b- Lagomorphes

Si l'exploitation des petits mammifères par l'homme demeure rare, celle des lagomorphes (mésofaune), de taille plus grande, est attestée en Europe dès la fin du Pléistocène moyen, bien que les preuves archéologiques restent limitées avant le Paléolithique supérieur (Guennouni, 2001 ; Cochard, 2004 ; Costamagno & Laroulandie, 2004 ; Mallye *et al*., 2018 ; Stiner *et al*., 1999 ; Arriaza *et al*., 2015). Plusieurs études indiquent que la consommation régulière de petits animaux, tels que les lapins, est principalement associée aux humains anatomiquement modernes (Villaverde *et al*., 1996 ; Hockett & Haws, 2002)

L'analyse archéozoologique de divers sites du Moyen-Orient et d'Europe montre que l'intensification de l'exploitation des petites proies au Paléolithique supérieur coïncide avec une croissance démographique des populations humaines et une baisse de la mobilité humaine (e.g., Stiner *et al*., 1999 ; Cochard, 2004 ; Mallye *et al*., 2018). Cette diversification des ressources alimentaires peut aussi constituer une réponse aux pressions environnementales, notamment à la raréfaction des grands mammifères due à une chasse intensive ou à des changements climatiques (Stiner *et al*., 1999). Chez l'homme, l'exploitation des lagomorphes

est attestée par la présence de stries de découpe, de traces de brûlure, ou encore par l'existence de cylindres diaphysaires (Guennouni, 2001).

Parallèlement, les carnivores et les rapaces ont également joué un rôle important dans la prédation des léporidés tout au long du Pléistocène (Guennouni, 2001 ; Arriaza *et al*., 2015), en laissant sur les os des marques de digestion sous forme de corrosion de la surface osseuse, provoquée par l'action des sucs gastriques. L'intensité de ces altérations dépend non seulement de l'espèce prédatrice, mais aussi de la durée de séjour des os dans l'estomac. En plus des traces de digestion, les carnivores et les rapaces peuvent laisser des empreintes de dents, de becs ou de serres sur les os sous forme de ponctuations « *punctures* », perforations et grignotages « *gnawing* » (Guennouni, 2001 ; Cochard, 2004 ; Arriaza *et al*., 2015).

Notre étude des restes de lagomorphes à Ifri n'Ammar vise à identifier les agents responsables de leur accumulation, en s'appuyant sur ces différents critères taphonomiques.

- **Processus post-dépositionnels**

Les surfaces osseuses et dentaires peuvent subir diverses altérations post-dépositionnelles. Celles prises en compte dans notre étude incluent : les effets de l'intempérisation (*weathering*), l'abrasion et le polissage dus au transport, le piétinement (*trampling*), la corrosion liée au sol, l'oxydation, ainsi que les traces laissées par les racines ou par des animaux, en particulier les rongeurs (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992 ; Lyman, 1994). Une quantification des ces modifications a été effectuée pour les grandes unités archéologiques du *MSA* (OS et OI).

**Intempérisation (ou *weathering*) :** l'exposition des os de micromammifères à divers processus météorologiques tels que le soleil, le vent, la pluie et les fluctuations de température entraîne des altérations variables, dont l'ampleur dépend des conditions environnementales, de la durée d'exposition et des protections naturelles en place (Andrews, 1990). Les effets de l'intempérisation vont de légères fissures et écaillages superficiels après une courte exposition à une desquamation marquée et un fendillement des os et des dents en cas d'exposition prolongée. Les os exposés en surface dans des zones ouvertes sans végétation sont plus sensibles aux intempéries, tandis que ceux rapidement enfouis sont généralement mieux protégés contre ces effets (Andrews, 1990).

**Piétinement (ou *trampling*) :** le piétinement constitue une source importante de modification des ossements peu après la mort. En plus de provoquer la dispersion et la fragmentation des restes, il peut altérer la surface osseuse, laissant des marques sous forme de fines rayures et stries superficielles, parfois parallèles, qui peuvent dans certains cas ressembler aux marques de découpe d'origine humaine (Andrews, 1990).

**Transport :** De nombreuses études expérimentales (e.g., Korth, 1979 ; Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Fernandez-Jalvo & Andrews, 2003 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 2014) ont examiné l'effet abrasif du transport sur les os de petits mammifères. Les os transportés par l'eau présentent des surfaces lisses, et leurs extrémités cassées sont arrondies et polies. Les abrasions et les déplacements d'objets peuvent également résulter du transport par le vent, qui, en emportant des particules, provoque une usure des surfaces osseuses (Cheme Arriaga *et al*., 2012). L'abrasion due au transport agit de manière uniforme sur tous les types de tissus osseux, arrondissant de manière homogène l'ensemble de l'élément squelettique (Stoetzel, 2009). En

revanche, la digestion est un processus directionnel et progressif, qui impacte principalement les tissus les plus minéralisés (comme l'émail) et progresse des extrémités vers le centre de l'élément anatomique (Fernandez-Jalvo *et al*., 2014, García-Morato *et al*., 2019).

Il est essentiel de suivre les critères établis par plusieurs chercheurs pour différencier l'usure et le polissage des os causés par la digestion de ceux engendrés par l'abrasion. Une identification incorrecte de la prédation et une interprétation inexacte de l'abrasion peuvent avoir des répercussions négatives sur les analyses biochronologiques et paléoenvironnementales (Fernandez-Jalvo *et al*., 2014).

**Charognage – Ostéophagie** : Certains insectes, comme les fourmis, ainsi que de petits mammifères tels que les musaraignes et les rongeurs, peuvent également consommer les carcasses et laisser des traces très caractéristiques sur les os fossiles, sous forme de stries, de perforations ou de bordures rongées. Les rongeurs, en particulier, rongent ou consomment les os afin d'en extraire des minéraux, notamment le calcium (Andrews, 1990 ; Stoetzel, 2009).

**Altérations après l'enfouissement (corrosion, végétaux et autres) :** Après l'enfouissement, les os subissent diverses altérations en fonction des conditions du sol et de l'environnement. La corrosion due à l'acidité du sol, aux racines ou à l'humidité crée des marques distinctes. En général, une corrosion causée par l'acidité du sol affecte de manière homogène l'ensemble de la surface de l'os et, dans les zones où la partie spongieuse est exposée, elle lui confère un aspect rugueux (Laroulandie, 2000 ; Stoetzel, 2009). L'action des racines sur un os peut également laisser des cupules tubulaires ou des traces sinueuses à sa surface (Andrews, 1990). Certaines altérations, notamment des traces arrondies aux bordures sombres, pourraient être dues à des activités bactériennes ou fongiques, bien que des expérimentations soient nécessaires pour confirmer cette hypothèse (Laroulandie, 2000). À l'échelle microscopique, champignons et bactéries fragilisent l'os en créant des canaux et cavités, ce qui modifie sa composition chimique. Enfin, des taches d'oxyde de manganèse ou de fer peuvent aussi se déposer à la surface des ossements (Courty *et al*., 1989 ; Stoetzel, 2009).

### II.5.4 Paléoécologie

L'approche paléoécologique, qui vise à reconstituer les paléoenvironnements et les paléoclimats, constitue l'un des axes essentiels de la recherche en Préhistoire. L'occupation de l'abri d'Ifri n'Ammar, bien que discontinue à certaines périodes, s'échelonne entre 170 et 10 ka (entre les stades isotopiques MIS 6 et MIS 2), une période marquée par d'importantes fluctuations climatiques. Ces variations ont probablement influencé à la fois les dynamiques d'occupation humaine et la biodiversité locale, notamment la répartition des différentes espèces de petits vertébrés tout au long du remplissage stratigraphique du site.

Les méthodes appliquées dans cette approche s'appuient sur :

**L'écologie et la répartition des espèces** : qui vise à connaître la répartition actuelle, l'écologie et le comportement des espèces identifiées à Ifri n'Ammar, en appliquant le principe d'actualisme. Cette démarche est d'autant plus pertinente que la plupart des espèces présentes à Ifri n'Ammar sont toujours représentées dans la faune actuelle du Maroc.

**Des méthodes quantitatives** initialement développées à partir de l'étude des faunes de micromammifères pléistocènes européennes et qui ont été progressivement adaptées au contexte nord-africain, afin d'analyser les assemblages fossiles. Parmi ces approches, on

retrouve l'Indice Taxonomique d'Habitat (I.T.H.) (Andrews, 1990 ; Stoetzel, 2009 ; Saidani, 2016 ; Mhamdi, 2023), le climatogramme (Desclaux, 1992 ; Hanquet, 2011 ; Hanquet & Desclaux, 2011 ; Saidani *et al*., 2016 ; Mhamdi, 2023), le cénogramme (Valverde, 1964 ; Legendre, 1988), ainsi que diverses analyses de la diversité (Hanquet, 2011).

**Indice Taxonomique d'Habitat (I.T.H.) :** L'Indice Taxonomique d'Habitat (I.T.H.) est une méthode cumulative de reconstitution paléoenvironnementale, fondée sur la présence ou l'absence des espèces, sans tenir compte de leurs proportions relatives (Andrews, 1990 ; Stoetzel, 2008, 2009). Chaque taxon est évalué selon la diversité des habitats qu'il peut occuper, avec des valeurs pondérées attribuées à ces habitats en fonction de leur importance. Pour chaque espèce, la somme des valeurs attribuées aux différents milieux est égale à 1. L'addition des valeurs de toutes les espèces identifiées permet d'obtenir un indice global pour chaque type d'habitat (Andrews, 1990).

Les valeurs de l'I.T.H. calculées pour les espèces identifiées à Ifri n'Ammar reposent sur des données écologiques actuelles. Les données concernant leur écologie proviennent de nombreuses sources spécialisées (par ex. Aulagnier, 1992 ; Aulagnier & Thévenot, 1986 ; Bons & Geniez, 1996 ; Cassola, 2016 ; Fahd, 1993 ; Fahd & Pleguezuelos, 1992 ; Geniez *et al*., 2004 ; Holden, 2013 ; Martínez *et al*., 2019 ; Mediani *et al*., 2015 ; Nowak, 1999 ; Schleich *et al*., 1996 ; Séguignes, 1983 ; Stoetzel, 2009). Les taxons dont l'identification n'était pas suffisamment précise (par exemple les Gekkonidae, les Lacertidae autres que *Timon tangitanus*, et les Scincidae autres que *Eumeces algeriensis* et *Chalcides ocellatus*) ont été exclus du calcul, en raison de la forte variabilité de leurs exigences écologiques selon les espèces.

**Climatogramme** : Cette méthode repose sur les proportions des espèces de petits vertébrés (calculées à partir du Nombre Minimal d'Individus), regroupées en classes climato-écologiques selon leurs affinités écologiques. Cette approche a été largement employée par divers auteurs (e.g., Chaline & Brochet, 1989 ; Desclaux, 1992 ; Hanquet & Desclaux, 2011). En Afrique du Nord, elle a été appliquée notamment aux sites de Gueldaman GLD1 en Algérie (Saidani *et al*., 2016) et d'El Guenfouda au Maroc (Mhamdi *et al*., 2022).

Les catégories climato-écologiques, fondées sur le principe d'actualisme et établies par Saidani *et al*. (2016), puis reprises et adaptées par Mhamdi (2023) ont été complétées afin de permettre leur application au classement des espèces d'Ifri n'Ammar selon leurs affinités écologiques. Les petits vertébrés du site ont ainsi été répartis dans les catégories suivantes : milieu semi-ouvert (forêt peu dense), steppe-prairie, environnement rupicole, zones humides ou à proximité de l'eau, et milieu aride à présaharien.

**Cénogramme :** La méthode des cénogrammes se distingue par sa capacité à prendre en compte l'ensemble de la communauté de mammifères présents dans un gisement (Valverde, 1964 ; Legendre, 1988). Nous l'appliquerons à Ifri n'Ammar, mais uniquement pour le *LSA*, pour lequel une étude a été menée à la fois sur la grande et la petite faune. Le principe de cette méthode repose sur le fait que la densité du couvert végétal et l'humidité sont les principaux facteurs influençant la répartition pondérale des espèces.

Dans un milieu fermé, la distribution des taxons est continue, et les espèces dont l'intervalle de poids se situe entre 8 kg et 500 g sont nombreuses. En revanche, dans les milieux ouverts, ces espèces intermédiaires deviennent rares, voire absentes. Pour les mammifères dont le poids excède 8 kg, la réduction du nombre d'espèces est directement liée au degré d'aridité du milieu.

Ainsi, dans les environnements très arides, le nombre d'espèces de grands mammifères est considérablement réduit (Hanquet, 2011).

La construction d'un cénogramme se fait en portant en ordonnée le poids moyen des espèces, exprimé en logarithme, et en classant en abscisse, à intervalle régulier, les espèces par ordre décroissant (Legendre, 1988). Le poids des espèces est estimé à partir de la surface de la $M_1$ (longueur x largeur), tout en utilisant la formule ln x = a .lny +lnb (où « x » est le poids en gramme, « y » la surface de la $M_1$ (L x l) et « a » la pente de la droite de régression avec les coefficients suivants :

| Groupes systématiques | Pente | lnb |
|---|---|---|
| Insectivores | 1,654 | 1,746 |
| Rongeurs et Lagomorphes | 1,767 | 2,172 |
| Carnivores | 1,922 | 0,709 |
| Ongulés | 1,564 | 3,267 |

**Tab. 11.** Valeurs de a et ln b pour quatre grands groupes de mammifères.

Les cénogrammes sont ensuite représentés par des droites de régression, qui illustrent la relation entre le poids et le rang des espèces. Ces droites permettent d'exprimer le degré d'aridité et d'ouverture du milieu, en fonction de l'inclinaison des pentes et de l'écart entre les droites (Hanquet, 2011). Une pente plus abrupte et un écart plus large entre les droites indiquent généralement des environnements plus arides et ouverts, tandis qu'une pente plus douce et un écart réduit suggèrent des conditions plus humides et fermées (Cohen, 1988).

**Analyse de la diversité :** Deux indices principaux de diversité spécifique sont utilisés pour évaluer la diversité spécifique au sein des communautés de micromammifères en fonction de leurs affinités écologiques et climatiques (Hanquet & Desclaux, 2011 ; Stoetzel, 2009) :

**Indice de Shannon (H')** : $H' = -\sum (Ni/N)\log2( Ni /N )$

**Indice de Simpson (L)** : $L = \sum [Ni (Ni-1)/N(N-1)]$

**Où :**

- ✓ Ni est le nombre d'individus de l'espèce i dans la communauté (NMI).
- ✓ N est le nombre total d'individus dans la communauté.

Pour évaluer la diversité spécifique au sein des assemblages fauniques, notamment fossiles, les indices de Shannon et de Simpson sont fréquemment utilisés en écologie (Hanquet, 2011 ; Stoetzel, 2011). Ces deux indicateurs permettent de mesurer non seulement le nombre d'espèces présentes, mais aussi la manière dont les individus sont répartis entre ces espèces. Dans le cadre de l'étude des faunes fossiles, ces indices permettent de comparer la structure des communautés à travers différentes phases chronologiques. Une valeur élevée de l'indice de Shannon reflète une diversité importante et une répartition relativement équilibrée des espèces, ce qui peut être associé à des environnements stables, complexes et productifs. À l'inverse, une augmentation de l'indice de Simpson indique souvent une dominance marquée d'un taxon, traduisant une diversité réduite, potentiellement liée à un environnement soumis à des contraintes écologiques (Stoetzel, 2009 ; Hanquet, 2011).

# III. Systématique

## III.1 Liste faunique

## Micromammifères

**Rodentia**

**Muridae**

*Lemniscomys barbarus*

*Mus spretus*

*Gerbillus campestris*

*Meriones shawii/grandis*

*Meriones* sp. cf. *M. libycus*

**Dipodidae**

*Jaculus orientalis*

**Sciuridae**

*Atlantoxerus getulus*

**Gliridae**

*Eliomys* sp. cf. *munbyanus*

**Ctenodactylidae**

*Ctenodactylus gundi*

**Hystricide**

*Hystrix cristata*

Rongeurs indet.

**Lagomorpha**

**Leporidae**

*Lepus* cf.*capensis*

**Eulipotyphla**

**Erinaceidae**

cf. *Atelerix algirus*

**Soricidae**

*Crocidura* cf. *russula*

**Macroscelidea**

**Macroscelididae**

*Petrosaltator rozeti*

**Chiropotera indet.**

## Amphibiens

**Anura**

**Bufonidae**

*Sclerophrys mauritanica*

## Cheloniens

### Testudines

#### Testudinidae

*Testudo graeca*

## Squamates

### Amphisbaenia

#### Trogonophidae

*Trogonophis wiegmanni*

### Sauria

#### Agamidae

*Agama bibronii*

#### Chamaeleonidae

*Chamaeleo chamaeleon*

#### Lacertidae

*Timon* cf. *tangitanus*

Lacertidae spp.

#### Scincidae

*Eumeces algeriensis*

*Chalcides* cf. *ocellatus*

*Chalcides* spp.

#### Gekkonidae

cf. *Tarentola*

cf**.** *Hemidactylus*

### Serpentes

#### Boidae

*Eryx* sp. cf. *Eryx jaculus*

#### Colubridae

*Coronella girondica*

*Hemorrhois hippocrepis*

*Natrix maura/Natrix natrix*

#### Lamprophiidae

*Malpolon monspessulanus*

#### Viperidae

*Vipera* sp. cf. *Vipera latastei*

*Daboia mauritanica*

## III.2 Micromammifères

**Ordre RODENTIA Bowdich, 1821**

**Sous-Ordre MYOMORPHA Brandt, 1855**

**Famille Muridae Illiger, 1811**

**Sous-Famille Murinae Illiger, 1811**

**Genre *Lemniscomys* Trouessart, 1881**

***Lemniscomys barbarus* Linné, 1766**

**Liste de matériel :**

*MSA-Lower* OI : Une $M_2$ droite (IA22-M15-128).

**Description :**

La $M_2$ inférieure droite présente une taille et une morphologie similaires à l'espèce *Lemniscomys barbarus* (Fig. 36). Cette molaire présente un tubercule antéro-externe (tE), un tubercule distal de petite taille (cp). La marge externe de cette molaire porte également un tubercule accessoire à côté de (tA).

**Discussion :**

Bien que l'analyse repose sur une dent isolée, ce qui limite la portée des comparaisons et ne permet pas d'établir des conclusions solides, certains éléments peuvent néanmoins être observés. La morphologie de la $M_2$ d'Ifri n'Ammar est caractéristique d'un grand muridé. La longueur de cette dent est supérieure à celle de *Lemniscomys barbarus* d'Irhoud Neanderthal (Amani, 1991), et très proche de celle retrouvée à Kehf el Baroud (Mouhsine, 1994). En revanche, sa largeur est légèrement inférieure à celle de cette même espèce identifiée dans ces deux sites (Tab. 12).

**Conclusion :**

La morphologie et les dimensions de la deuxième molaire inférieure du grand muridé d'Ifri n'Ammar correspondent à celles de *Lemniscomys barbarus*. Le genre *Lemniscomys* est largement répandu dans plusieurs pays d'Afrique centrale, de l'ouest et du sud (Carleton & Van der Straeten, 1997 ; Linchamps *et al*., 2023). L'espèce *Lemniscomys barbarus*, la seule représentante de ce genre au Maghreb (Musser & Carleton, 1993), se trouve dans des habitats à végétation arbustive le long des régions côtières du Maroc, de l'Algérie et de la Tunisie (Carleton & Van der Straeten, 1997). Elle est reconnue pour ses habitudes diurnes (Geraads *et al*., 2013).

A l'état fossile, cette espèce a été décrite au Maroc au Pléistocène moyen, notamment dans les sites d'Irhoud Lanz 3 (Jaeger, 1975) et d'Irhoud Neanderthal (Amani, 1991), ainsi qu'au Pléistocène supérieur dans le site de Chrafate (Ouahbi *et al*., 2003), et enfin à l'Holocène dans les sites d'El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009), de Kehf el Baroud (Mouhsine, 1994) et d'Ez-Zarka (Ouahbi *et al*., 2003).

| | $M_2$ inférieures | L | l |
|---|---|---|---|
| *Lemniscomys barbarus* | Ifri n'Ammar<br>IA22-M15-128-*MSA*-OI | 1,57 | 1,57 |
| | Irhoud Neanderthal<br>Pléistocène moyen<br>Amani, 1991 | 1,50<br>N=3<br>[1 ,50-1,53] | 1,60<br>N=3<br>[1 ,60] |
| | Kehf el Baroud<br>Holocène<br>Mouhsine, 1994 | 1,58<br>N=3<br>[1 ,55-1,60] | 1,62<br>N=3<br>[1,62] |

**Tab. 12.** *Lemniscomys barbarus* : Dimensions comparées (en mm) des $M_2$ inférieures.




**Fig. 36.** *Lemniscomys barbarus* : molaire inférieure droite (IA22-M15-128-*MSA*-OI), vue occlusale.

## Genre *Mus* Linné, 1758

### *Mus spretus* Lataste, 1883

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Maxillaire | | | | | | 1 |
| Mandibule | | | 2 | 6 | | 1 |
| Incisive isolée | | | | | | 2 |
| $M^1$ isolée | | | | 1 | | 2 |
| $M^2$ isolée | | | | | | 2 |
| $M_1$ isolée | | | | 1 | | 6 |
| $M_2$ isolée | | | | | | 2 |
| **Total** | | | **2** | **8** | | **16** |

**Tab. 13.** Liste du matériel fossile attribué à *Mus* cf. *spretus.*

**Description :**

Les caractères morphologiques observés sur les quelques restes dentaires d'Ifri n'Ammar, dont la valeur diagnostique a été testée sur les souris d'Europe Sud-occidentale (Darviche & Orsini, 1982) et d'Afrique du Nord (Darviche *et al*., 2006), sont utilisés pour identifier la souris de notre site.

Les $M_1$ d'Ifri n'Ammar présentent un tubercule tE assez individualisé, conférant au lobe antérieur un aspect tétralobé, formé par l'usure des deux séries de tubercules antérieurs. Certaines $M_1$ (mandibules IA14-P13-73, IA15-M11-80 et IA-P12-49) montrent également un tubercule accessoire C1 à la marge externe (Fig. 37).

Les $M^1$ sont allongées et présentent des tubercules t1 et t4 fortement décalés postérieurement par rapport aux tubercules t2-t3 et t5-t6. En vue occlusale, l'axe d'allongement du tubercule t1 de la $M^1$ est parallèle à l'axe antéro-postérieur de la dent. De plus, un tubercule t3 vestigial est présent sur la $M^2$ (IA03-K12-58).

**Discussion :**

La petite taille des dents jugales du muridé d'Ifri n'Ammar, ainsi que la disposition des tubercules, permettent de les attribuer au genre *Mus*. Au Maroc, deux espèces de souris sont actuellement présentes : *M. spretus* et *M. musculus domesticus* (Darviche *et al*., 2006). Les restes fossiles de la souris d'Ifri n'Ammar présentent des caractéristiques qui les rapprochent de la souris sauvage *Mus spretus*. Parmi les caractères discriminants présents sur les quelques $M_1$ d'Ifri n'Ammar et qui ont été mentionnés dans les études pour caractériser l'espèce *Mus spretus*, on note la présence d'un tubercule tE, donnant un aspect tétralobé au lobe antérieur de cette dent (Fig. 37.b et c). En revanche, chez *Mus musculus*, le lobe antérieur de la $M_1$ est trilobé (Darviche *et al*., 2006).

La présence d'un tubercule accessoire c1 sur la marge externe de la face labiale de $M_1$ ( très souvent présent et bien développé chez *Mus spretus* alors qu'il fait défaut ou est très réduit chez

*Mus musculus*) n'est pas un caractère dont la valeur est déterminante pour distinguer les souris en Afrique du Nord (Darviche *et al*., 2006).

Sur les $M^1$ d'Ifri n'Ammar (Fig. 37. a), l'axe d'allongement du tubercule t1 est parallèle à l'axe antéro-postérieur de la dent. Ce critère est considéré comme caractéristique de l'espèce *Mus spretus*, tandis que chez *M. musculus*, l'axe d'allongement de t1 est oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur de la dent (Darviche *et al*., 2006).

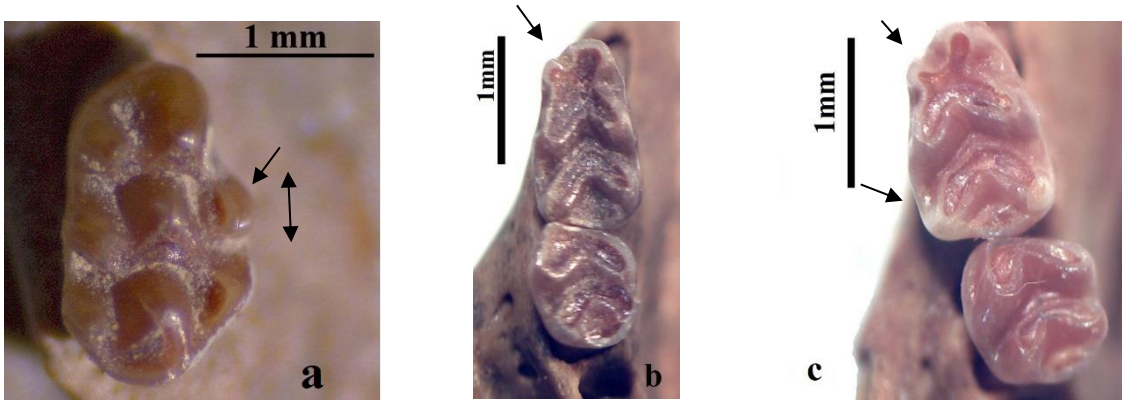



**Fig. 37.** *Mus spretus* : a) $M^1$ droite (IA22-N14-124-*MSA*-OI), b) mandibule gauche avec $M_1$ et $M_2$ (IA15-M11-80-*MSA*-OS), c) mandibule gauche avec $M_1$ et $M_2$ (IA 14-P13-73-*MSA*-OS).

| | **$M_1$ inférieures** | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Longueur** | | | | **Largeur** | | |
| | N | Moy. | Min-Max | S | Moy. | Min-Max | S |
| Ifri n'Ammar<br>*Mus spretus*<br>OS-*MSA* (Pléistocène supérieur) | 3 | 1,57 | 1,47-1,64 | 0,090 | 0,92 | 0,88-0,95 | 0,037 |
| Ifri n'Ammar<br>*Mus spretus*<br>OI-*MSA* (fin Pléistocène moyen) | 4 | 1,65 | 1,61-1,75 | 0,062 | 0,99 | 0,94-1,03 | 0,040 |
| Jbel Irhoud (fin Pléistocène moyen)<br>*Mus* cf. *spretus*<br>Geraads *et al*., 2013 | 6 | 1,57 | 1,46-1,67 | - | 1,01 | 0,88-0,93 | - |
| El Harhoura 2 (Fossiles-EH2 total/Pléistocène supérieur-Holocène)<br>*Mus spretus*<br>Stoetzel, 2009; Stoetzel et al., 2013 | 263 | 1,59 | 1,44-1,76 | 0,063 | 0,98 | 0,84-1,16 | 0,059 |
| *Mus spretus* actuelles –Maroc<br>Stoetzel, 2009 | 41 | 1,53 | 1,38-1,75 | 0,074 | 0,93 | 0,86-1 | 0,034 |
| Doukkala (Pléistocène Supérieur)<br>*Mus* cf. *spretus*<br>Darviche *et al*., 2006 | 17 | 1,58 | - | 0,039 | 0,94 | - | 0,037 |
| Kehf el Baroud<br>*Mus spretus*-Holocène<br>Mouhsine, 1994 | 99 | 1,56 | 1,48-1,66 | - | 0,96 | 0,92-1,37 | - |

**Tab. 14.** *Mus* : Dimensions comparées (en mm) des $M_1$ inférieures.

| | $M^1$ supérieures | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Longueur | | | | Largeur | | |
| | N | Moy. | Min-Max | S | Moy. | Min-Max | S |
| Ifri n'Ammar<br>*Mus spretus*<br>OS-*MSA* (Pléistocène supérieur) | 01 | 1,87 | - | - | 1,04 | - | - |
| Ifri n'Ammar<br>*Mus spretus*<br>OI-*MSA* (fin Pléistocène moyen) | 3 | 1,8 | 1,72-1,85 | 0,07 | 1,12 | 1,07-1,18 | 0,055 |
| El Harhoura 2 (Fossiles-EH2 total/Pléistocène supérieur-Holocène)<br>*Mus spretus*<br>Stoetzel, 2009; Stoetzel et al., 2013 | 132 | 1,88 | 1,65-2,1 | 0,083 | 1.17 | 1-1,33 | 0,053 |
| *Mus spretus* actuelles –Maroc<br>Stoetzel, 2009 | 42 | 1,81 | 1,6-1,98 | 0.088 | 1,12 | 1,02-1,29 | 0,053 |
| Kehf el Baroud (Maroc)<br>*Mus spretus*-Holocène<br>Mouhsine, 1994 | 5 | 1,78 | 1,66-1,96 | - | 1,12 | 1,07-1,25 | - |

**Tab. 15.** *Mus* : Dimensions comparées (en mm) des $M^1$ supérieures.

Les mesures des molaires du petit muridé d'Ifri n'Ammar (Tabs. 14, 15) se situent dans le domaine de variation des tailles des *Mus spretus* actuels du Maroc ainsi que des fossiles provenant des sites de Jbel Irhoud, d'El Hahroura 2, de Doukkala 2 et de Kehf el Baroud (Fig. 38). Cependant, les $M_1$ inférieures collectées dans les niveaux de l'occupation inférieure (OI) de l'abri Ifri n'Ammar présentent des dimensions légèrement plus grandes. Le matériel attribué à *Mus spretus* étant relativement limité, cela restreint la possibilité de mener une analyse comparative approfondie.

**Conclusion :**

La souris d'Ifri n'Ammar présente des caractéristiques qui la rapprochent de l'espèce actuelle *Mus spretus*, à la fois en termes de taille et de morphologie dentaire. Des représentants fossiles du genre *Mus* sont connus au Maroc depuis le Miocène terminal, notamment dans le gisement d'Afoud (5,9 Ma ; Mahboubi, 2014), le site de Lissasfa daté de la limite Mio-Pliocène (environ 5,5-6 Ma ; Geraads, 1998 ; Geraads *et al.*, 2010), le site de Ahl Oughlam (transition Pliocène-Pléistocène ; Geraads, 1995). ainsi que Thomas 1-GR (Pléistocène moyen ; Geraads *et al*., 2010). Des spécimens très proches de *M. spretus* ont été mentionnés dans plusieurs sites tels que : Jbel Irhoud (fin du Pléistocène moyen ; Geraads *et al*., 2013), Doukkala II (Pléistocène supérieur ; Darviche *et al*., 2006), El Harhoura 2 (Pléistocène-Holocène ; Stoetzel, 2009), des sites du nord-ouest du Maroc (Pléistocène supérieur-Holocène ; Ouahbi *et al*., 2001), ainsi que le site de Kehf el Baroud à Ben Slimane (Holocène ; Mouhsine, 1994).

Plusieurs études ont démontré l'origine nord-africaine de *Mus spretus*, qui ne s'est répandue en Europe occidentale que très récemment (e.g., Boursot *et al*., 1985 ; Dobson, 1998 ; Darviche & Orsini, 1982 ; Darviche *et al*., 2006 ; Auffray, 2012). Des analyses moléculaires et génétiques plus récentes soutiennent cette hypothèse (Lalis *et al*., 2019).

Quant à la sous-espèce *M. m. domesticus* Schwarz & Schwarz, 1943, qui occupe l'Europe de l'Ouest, l'Afrique du Nord et le Moyen-Orient (Auffray, 2012), elle n'est arrivée dans l'ouest de la Méditerranée que tardivement, à partir de l'Âge du Bronze (Auffray *et al*., 1990 ; Bonhomme *et al*., 2011), par diffusion anthropique (espèce commensale) et il est plus probable qu'elle ne se soit répandue qu'à partir du 1er millénaire av. J.-C (Cucchi *et al*., 2002 ; 2005).

La souris sauvage *Mus spretus* est une espèce endémique des régions méditerranéennes occidentales d'Europe (sud de la France, Espagne, Portugal, Baléares) ainsi que d'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Libye) (Auffray *et al*., 2012). Elle est principalement présente dans les prairies, les buissons secs et les terres agricoles (Auffray *et al*., 2012).

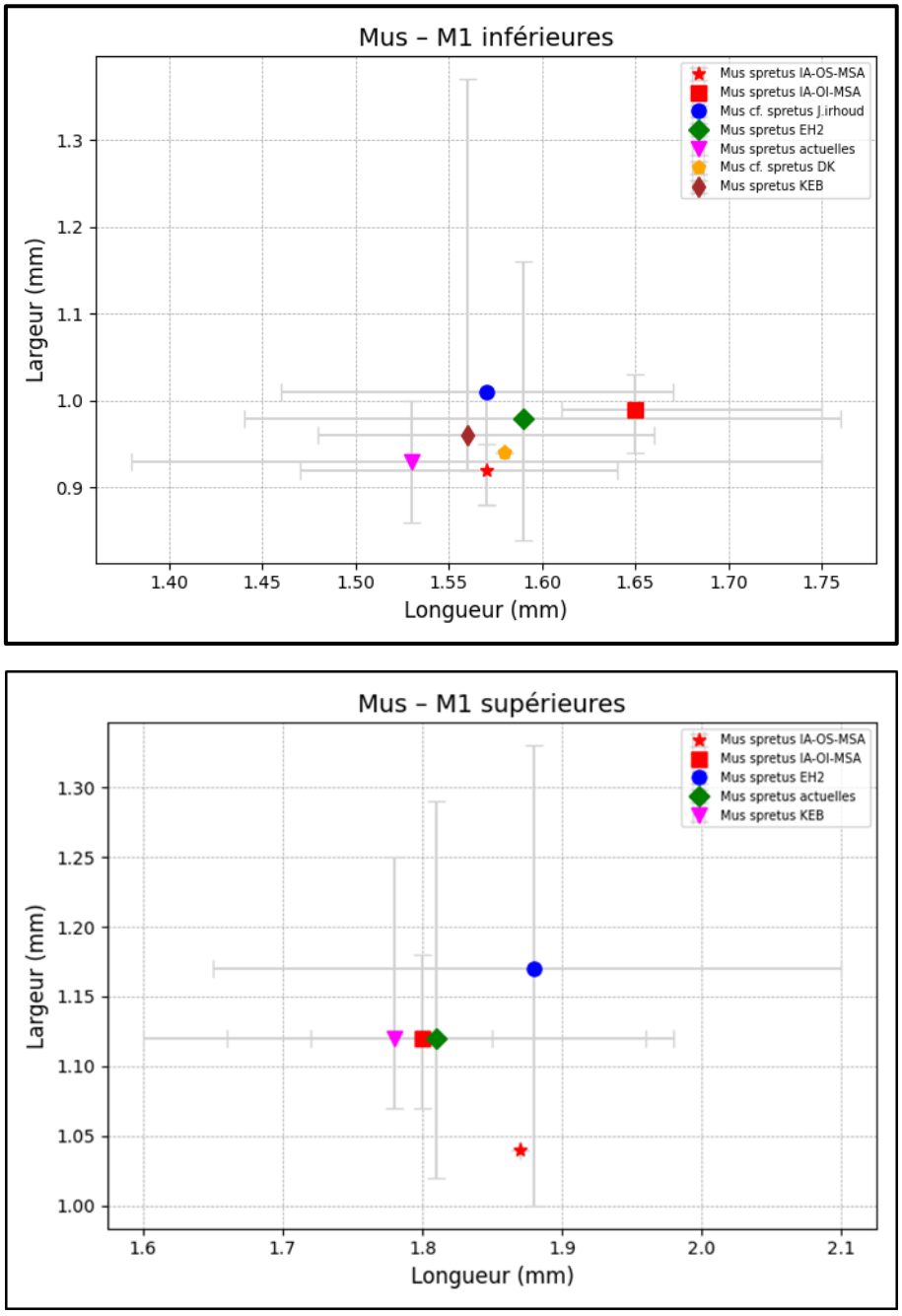



**Fig. 38.** Représentation graphique bivariée (Longueur moyenne x largeur moyenne) des premières molaires inférieures et supérieures de *Mus* actuels et fossiles. Abréviations : IA-*OS-MSA* (= Ifri n'Ammar- Occupation supérieure du *Middle Stone Age*) ; IA-OI-*MSA* (= Ifri n'Ammar-occupation inférieure du *Middle Stone Age*) ; EH2 (= El Harhoura 2) ; J.Irhoud (= Jbel Irhoud) ; DK (= Doukkala) ; KEB (=Kehf el Baroud). Références : voir Tableaux 14 et 15.

**Sous-Famille Gerbillinae Gray, 1825**

**Genre *Gerbillus* Desmarest, 1804**

***Gerbillus campestris* Loche, 1867**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Prémaxillaire | | | 2 | | | |
| Maxillaire | | | | 2 | | 1 |
| mandibule | 1 | 1 | 8 | 15 | | 2 |
| Incisive isolée | | | 2 | 14 | | 2 |
| Molaire isolée | | | | 13 | | 21 |
| **Total** | **1** | **1** | **12** | **44** | | **26** |

**Tab. 16.** Liste du matériel fossile attribué à *Gerbillus campestris.*

**Description :**

**Dentition supérieure :**

Les $M^1$ (Figs. 39. a, b, c) se caractérisent par une position plus mésiale du protocône par rapport au paracône. Les crêtes longitudinales, l'antérolophule (reliant l'antérocône au protocône) et le néolophe L (reliant le paracône au métacône), sont courtes et faiblement développées, en particulier sur les molaires très peu usées, qui se distinguent également par un protocône et un paracône peu individualisés. Sur la $M^1$ (IA03-K12-36, Fig. 39. c), largement entamée par l'usure, les crêtes longitudinales (antérolophule et néolophe L) sont surélevées et atteignent presque la même hauteur que les tubercules. De plus, sur cette molaire, le protocône n'est que légèrement décalé par rapport au paracône, et ces deux tubercules sont bien développés.

**Dentition inférieure :**

Sur les mandibules, le foramen mentonnier se situe sur le rebord externe du diastème. La $M_1$ présente un antérolophulide en position labiale ou légèrement médiane, reliant l'antéroconide au protoconide. Le mésosinuside est nettement dirigé vers l'avant, séparant ainsi la partie postérieure du protoconide du métaconide. Les crêtes longitudinales (antérolophulide et néolophide L) sont bien développées, atteignant presque la même hauteur que les tubercules sur les molaires usées (Fig. 39. d). Sur les $M_1$ peu usées, le néolophide L reliant le protoconide à l'hypoconide est nettement moins élevé ou peu individualisé (Fig. 39. f). Un petit cingulum antérieur, se transformant en un petit tubercule antérieur, est également observable sur certaines $M_1$ (Fig. 39. e).

Les $M_2$ sont composées de deux lobes, orientés mésio-labialement.

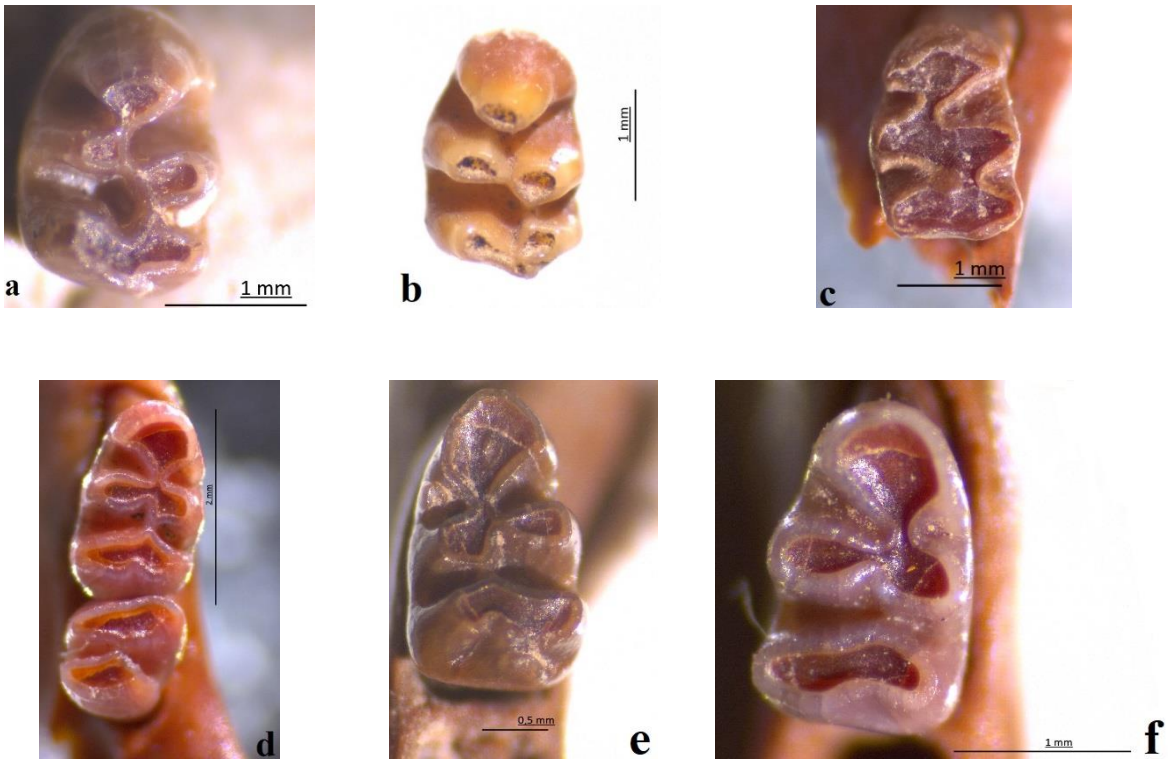



**Fig. 39.** Exemples de premières molaires de *Gerbillus campestris* d'Ifri n'Ammar.
Molaires supérieures : a) $M^1$ gauche (IA21-O14-119-*MSA*-OI) ; b) $M^1$ gauche (IA15-Q15-8-*LSA*) ; c) $M^1$ gauche (IA03-K12-36-*MSA*-OS).
Molaires inférieures : d) $M_1$ droite (IA13-O14-67-*MSA*-OS) ; $M_1$ gauche (IA17-N13-82-*MSA*-OS) ; $M_1$ droite (IA13-O13-65-*MSA*-OS).

**Discussion et conclusion :**

La morphologie (Fig. 39) ainsi que la taille (Tab. 17) des restes dentaires du petit gerbilliné d'Ifri n'Ammar sont comparables à celles d'autres *Gerbillus campestris* fossiles, décrits dans plusieurs sites du Pléistocène moyen et supérieur du Maroc (e.g., Oulad Hamida 1, Thomas 1, El Harhoura 2). De plus, ses dimensions se situent dans le domaine de variation de la forme actuelle de cette même espèce (Fig. 40). Comparées à celles de *G. grandis* des sites de Thomas 1 et Oulad Hamida 1, les dents d'Ifri n'Ammar présentent une taille plus petite (Fig. 40).

La phylogénie et la taxonomie de la sous-famille des Gerbillinae ont fait l'objet d'un sérieux réexamen au cours des dernières décennies. Cela est dû à l'incorporation de la méthodologie phylogénétique moderne dans les recherches sur la classification des Gerbillinae par plusieurs chercheurs : Pavlinov (2001), Pavlinov *et al*. (1990), Pavlinov (2008), Chevret et Dobigny (2005).

Les travaux les plus récents de taxinomie intégrative, associant des données morphologiques, moléculaires et chromosomiques sur les gerbilles d'Afrique du Nord (Abiadh *et al*., 2010 ; Ndiaye *et al*., 2012, 2013, 2016), ont conclu que la distinction générique entre *Gerbillus* et *Dipodillus* n'est pas valide et que seul le genre *Gerbillus* doit être utilisé. Cela contredit les conclusions précédentes de Petter (1975), Musser & Carleton (2005) et Pavlinov (2008).

Le genre *Gerbillus* se caractérise par une grande diversité spécifique. Selon Ndiaye *et al*. (2016), il comprend quatre sous-genres : *Dipodillus*, *Gerbillus*, *Hendecapleura*, et *Monodia*.

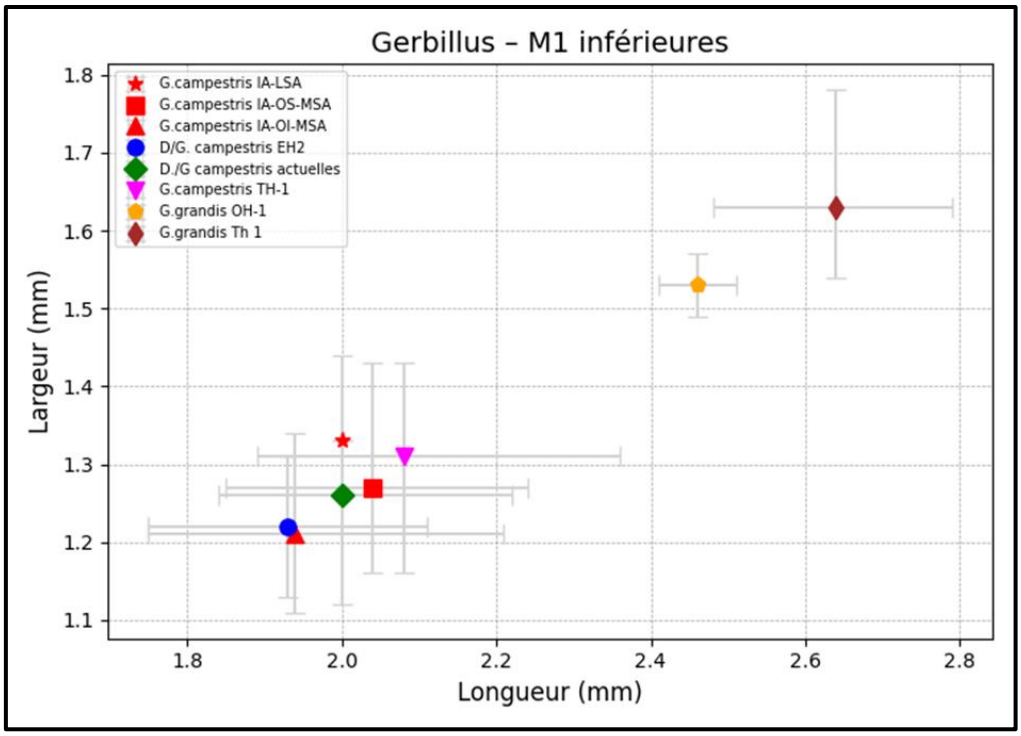
Cependant, les relations de parenté entre les différentes espèces de ce genre restent mal connues (Granjon *et al*., 2018). L'essentiel de l'histoire évolutive du genre *Gerbillus* s'est déroulé en Afrique, d'où seules quelques lignées ont migré et se sont implantées en Asie. Cette histoire s'est déroulée entre la fin du Miocène, moment où le genre a émergé, et le Pléistocène, période durant laquelle la majorité des espèces actuelles se sont différenciées (Granjon *et al*., 2018).

L'espèce *G. campestris* semble appartenir au sous-genre *Dipodillus* (Ndiaye *et al*., 2016). Le Maroc présente actuellement une grande diversité en espèces de gerbilles. La gerbille champêtre est particulièrement abondante, notamment dans les plaines centrales et nord-atlantiques, qui appartiennent à l'étage bioclimatique semi-aride (Aulagnier, 1992 ; Aulagnier *et al*., 2017).

Les plus anciens représentants de l'espèce *Gerbillus*/*Dipodillus campestris* en Afrique du Nord proviennent du Pléistocène inférieur des gisements d'El Mellah, en Algérie (Tong, 1989), et de Jebel Rhessas, en Tunisie (Mein & Pickford, 1992). Au Maroc, cette espèce est mentionnée dans plusieurs sites : dans le Pléistocène moyen des carrières Thomas 1 et 3 et de Sidi Abderrahmane (Jaeger, 1975 ; Tong, 1989), d'Oulad Hamida « Grotte des Rhinocéros » (Geraads *et al*., 2010) et de Jbel Irhoud (fin du Pléistocène moyen, Amani, 1991 ; Geraads *et al*., 2013), ainsi que dans plusieurs autres sites du Pléistocène supérieur et de l'Holocène : la grotte des Félins (Geraads *et al*., 2010), El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009), Ifri N'Ammar et Ifri el Baroud (Mouhsine, 1997 et 2003), les sites de Chrafate et d'Ez Zarka (Ouahbi *et al*., 2003), ainsi que d'El Guenfouda (López-García *et al*., 2013 ; Mhamdi, 2023).

| | $M_1$ inférieures | | | | | | | $M^1$ supérieures | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Longueur | | | | Largeur | | | Longueur | | | | Largeur | | |
| | N | Moy. | Min-Max | S | Moy. | Min-Max | S | N | Moy. | Min-Max | S | Moy. | Min-Max | S |
| Ifri n'Ammar *Gerbillus campestris LSA* (fin Pléistocène supérieur) | 1 | 2 | - | - | 1,33 | | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Ifri n'Ammar *Gerbillus campestris* OS-*MSA* (Pléistocène supérieur) | 17 | 2,04 | 1,85-2,24 | 0,12 | 1,27 | 1,16-1,43 | 0,07 | 2 | 1,94 | 1,77-2,12 | 0,24 | 1,44 | 1,34-1,55 | 0,14 |
| Ifri n'Ammar *Gerbillus campestris* OI-*MSA* (fin Pléistocène moyen) | 4 | 1,94 | 1.75-2,21 | 0,19 | 1,21 | 1,11-1,34 | 0,09 | 7 | 2,14 | 1,97-2,34 | 0,13 | 1,42 | 1,16-1,82 | 0,20 |
| El harhoura 2 (Fossiles-EH2 total/Pléistocène supérieur-Holocène) (*Dipodillus campestris*) Stoetzel, 2009 | 31 | 1,93 | 1,75- 2,11 | 0,08 | 1,22 | 1,13- 1,31 | 0,05 | 41 | 2,00 | 1,79- 2,18 | 0,09 | 1,38 | 1,27- 1,47 | 0,05 |
| (*Dipodillus campestris*) actuelles –Maroc Stoetzel, 2009 | 30 | 2,00 | 1,84-2,22 | 0,11 | 1,26 | 1,12- 1,44 | 1,26 | 31 | 2,13 | 1,86- 2,44 | 0,15 | 1,41 | 1,29 -1,61 | 0,08 |
| Thomas 1 (Pléistocène moyen-Maroc) *Gerbillus campestris* Tong, 1989 | 30 | 2,08 | 1,89 -2,36 | 0,10 | 1,31 | 1,16- 1,43 | 0,07 | 21 | 2,10 | 1,95- 2,34 | 0,10 | 1,42 | 1,30-1,58 | 0,09 |
| Oulad Hamida 1 (Thomas 3-Pléistocène moyen *Gerbillus grandis* Tong, 1989 | 4 | 2,46 | 2,41- 2,51 | 0,04 | 1,53 | 1,49- 1,57 | 0,03 | 3 | 2,49 | 2,43- 2,55 | 0,06 | 1,78 | 1,74- 1,85 | 0,06 |
| Thomas 1 (Pléistocène moyen-Maroc) *Gerbillus grandis* Tong, 1989 | 25 | 2,64 | 2,48- 2,79 | 0,10 | 1,63 | 1,54-1,78 | 0,09 | 24 | 2,57 | 2,43- 2,78 | 0,10 | 1,86 | 1,74 -1,95 | 0,05 |

**Tab. 17.** *Gerbillus* : Dimensions comparées (en mm) des premières molaires inférieures et supérieures.



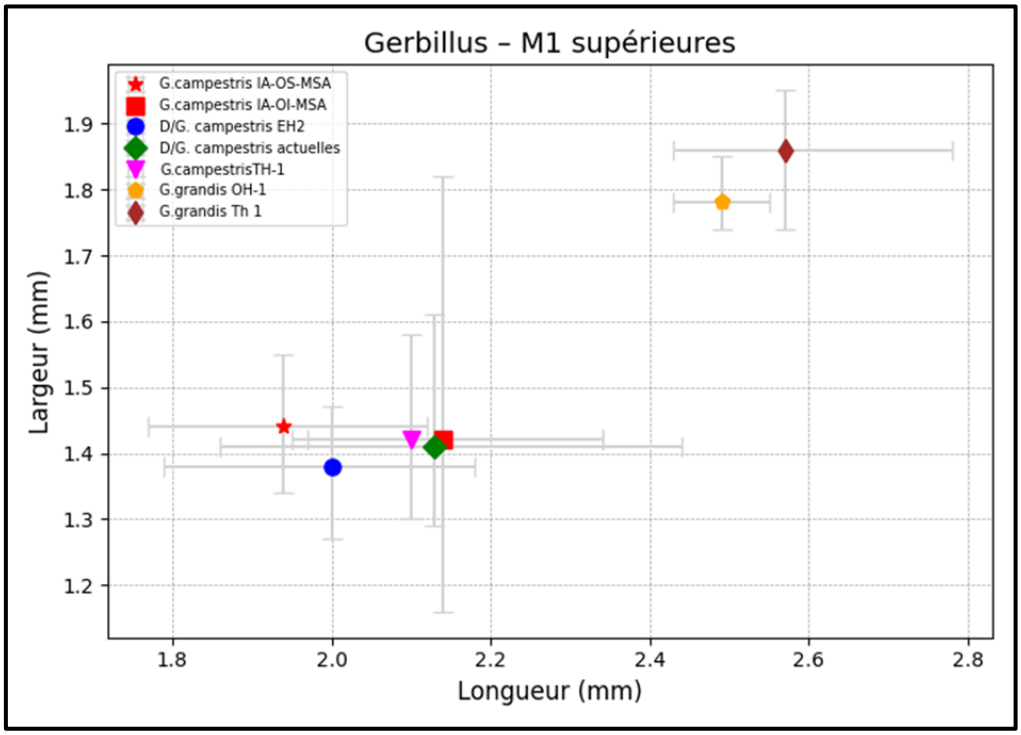




**Fig. 40.** Représentation graphique bivariée (Longueur moyenne x largeur moyenne) des premières molaires inférieures et supérieures de *Gerbillus*/*Dipodillus* actuels et fossiles. Abréviations : IA-*LSA* (= Ifri n'Ammar- *Later Stone Age*) ; IA-OS-*MSA* (= Ifri n'Ammar-occupation supérieure *Middle Stone Age)* ; IA-OI-*MSA* (= Ifri n'Ammar-occupation inférieure *Middle Stone Age*) ; EH2 (= El Harhoura 2) ; OH-1 (= Oulad Hamida 1) ; TH-1 (= Thomas 1). Références : voir Tableau 17.

**Genre *Meriones* Illiger, 1811**

***Meriones* cf. *grandis* Cabrera, 1907**

***Meriones* cf. *shawii* Duvernoy, 1842**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| prémaxillaire | | | 1 | 7 | | |
| Maxillaire | 2 | 1 | 4 | 19 | | 2 |
| mandibule | 31 | 3 | 12 | 45 | | 2 |
| Incisive isolée | | | 1 | 13 | | 9 |
| Molaire isolée | | | 1 | 2 | | 16 |
| **Total** | **33[1]** | **4[2]** | **20** | **86** | | **29** |

**Tab. 18.** Liste du matériel fossile attribué à *Meriones shawii/grandis.*

**[1]éléments provenant des fouilles antérieures à 2003.**

**[2]éléments provenant des fouilles antérieures à 2003.**

**Description :**

Les dents présentent les caractéristiques morphologiques du genre *Meriones.*

**Dentition supérieure :**

L'incisive supérieure possède une seule rainure sur sa surface antérieure.

La $M^1$ présente 3 lobes avec un contour losangique, ou légèrement arrondi. L'antérocône est moins large que les autres lobes. L'antérolophule se situe sur le plan médian alors que le néolophe M est légèrement décalé du côté labial. Le bord distal du deuxième lobe est généralement bombé, et la dent est pourvue de trois racines : Une racine postérieure, une racine antérieure, et une très petite racine située du côté lingual. Certaines $M^1$ présentent un cingulum médian sur le bord antérieur et le bord postérieur (Fig. 41. a).
La $M^2$ est composée de deux lobes à contour triangulaire, le premier lobe étant plus large que le second. Le néolophe M, presque de la même hauteur que les lobes, est très légèrement décalé du côté labial. La dent possède deux racines.
La $M^3$, unilobée avec un contour arrondi, se prolonge en bas par une seule racine.

**Dentition inférieure :**

Sur la mandibule, le diastème qui sépare les incisives des molaires est long et concave. Le foramen mentonnier se situe sur le bord externe du diastème, tandis que la crête massétérique inférieure s'étend jusqu'au bord postérieur de ce foramen.
Sur la $M_1$, le contour des lobes est généralement triangulaire. Les crêtes longitudinales (antérolophulide et néolophide L) sont situées du côté labial, et le protosinuside et le sinuside sont plus ouverts et moins profonds que l'antérosinuside et le mésosinuside. Le bord distal de la dent est fortement bombé, et la dent présente deux racines : une antérieure et une postérieure. Certaines $M_1$ montrent un léger sinus sur le bord antérieur latéral de l'antéroconide (Fig. 41. f) et un cingulum postérieur peu développé (Fig. 41. e).
La $M_2$ est composée de deux lobes en lames transversales, clairement orientées dans le sens mésio- labial, avec le premier lobe plus élevé que le deuxième. Le néolophide M, de hauteur égale au deuxième lobe, est très légèrement décalé du côté labial. Le bord postérieur de la dent est nettement bombé, et la dent possède deux racines.

L'unique lobe constituant la $M_3$ est de contour arrondi. Sa couronne se prolonge vers le bas par une racine qui est robuste.
La présence d'un cingulum postérieur ou antérieur sur les molaires supérieures et inférieures est considérée, selon Tong (1989), comme un caractère primitif conservé chez certaines gerbilles.

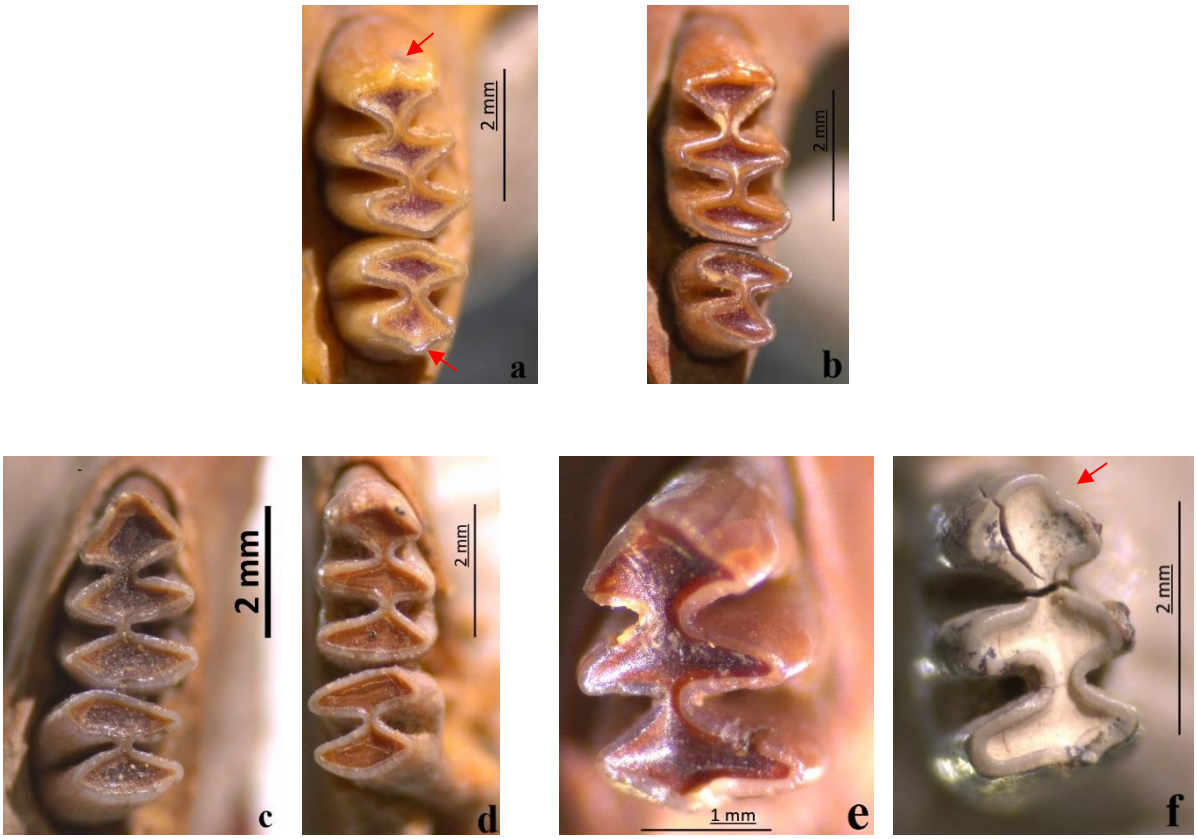



**Fig. 41.** Exemples de la dentition supérieure et inférieure de *Meriones shawii/grandis* d'Ifri n'Ammar. a) maxillaire gauche avec $M^1$ et $M^2$ (IA10-N13-26-*LSA*) ; b) maxillaire gauche avec $M^1$ et $M^2$ (IA17-O14-85-*MSA*-*OS*) ; c) mandibule gauche avec $M_1$ et $M_2$ (IA -H13-17- *LSA*) ; d) mandibule droite avec $M_1$ et $M_2$ (IA13-O14-67-*MSA*-OS) ; e) $M_1$ gauche (IA17-O14-83-*MSA*-OS) ; f) $M_1$ droite brûlée (IA04-K13-58-*MSA*-OI).

**Discussion :**

Le matériel d'Ifri n'Ammar est attribuable au genre *Meriones* en raison de la relative hypsodontie des dents, du contour triangulaire ou losangique des lobes formant la surface d'usure des molaires, ainsi que du léger décalage du néolophe M vers le côté labial.
Le genre *Meriones* est actuellement représenté en Afrique du Nord par trois à quatre espèces : *Meriones libycus* et *Meriones crassus*, se trouvent principalement dans les zones sahariennes et arides (Aulagnier *et al*., 2017 ; Stoetzel *et al*., 2017). les représentants du complexe *Meriones shawii*/*grandis* semblent occuper principalement une large frange côtière qui s'étend du Maroc à l'Égypte, en passant par l'Algérie, la Tunisie, la Libye et la rive occidentale du Nil (Darvish, 2011 ; Granjon, 2016 ; Stoetzel *et al*., 2017).
La situation géographique du site étudié et la taille des restes d'Ifri n'Ammar concordent avec celles des espèces du complexe *M. shawii*/*grandis*. Les rongeurs appartenant à ce complexe sont présents en Afrique du Nord depuis le Pléistocène moyen (Jaeger, 1975 ; Tong, 1989 ; Stoetzel, 2013) et sont abondants dans les assemblages fossiles de micromammifères du

Pléistocène supérieur en Afrique du Nord (e.g., Ouahbi *et al*., 2003 ; Reed & Barr, 2010 ; Stoetzel *et al*., 2010 ; Lopez-Garcia *et al*., 2013 ; Stoetzel, 2013 ; Stœtzel *et al*., 2017). La plupart des mériones à morphologie « moderne » datant du Pléistocène supérieur ont été automatiquement attribués à *Meriones shawii*, mais il est probable que l'espèce *Meriones grandis* soit également représentée, et une révision de ces collections s'avère nécessaire, notamment par l'application des techniques de morphométrie géométrique (Stoetzel *et al*., 2017).

Initialement considérée comme une sous-espèce de *M.shawii* (Aulagnier & Thévenot, 1986), *M. grandis* Cabrera, 1907 a ensuite été élevée au rang de l'espèce et séparée de *M. shawii* sur la base de caractères morphologiques, morphométriques (Pavlinov *et al*., 1990 ; Pavlinov, 2000 ; Stoetzel *et al*., 2017 ; Djelaila *et al*., 2018) ainsi que de données moléculaires (Lalis *et al*., 2016). Ces récentes analyses génétiques ont révélé l'existence de trois clades au sein du complexe *M. shawii/grandis* en Afrique du Nord-Ouest (Lalis *et al*., 2016) : deux clades au sein de l'espèce *grandis* au Maroc et un clade correspondant à l'espèce *shawii* en Algérie et en Tunisie, avec un léger chevauchement entre les deux clades dans l'est du Maroc. Toutefois, la zone de contact entre ces deux espèces nécessite des investigations supplémentaires (Aulagnier *et al*., 2017).
Il est très difficile de distinguer les différentes espèces du genre *Meriones* en se basant uniquement sur la morphologie dentaire (Stoetzel, 2009). En comparant la taille des molaires de la mérione d'Ifri n'Ammar avec celles des espèces fossiles et actuelles du genre *Meriones* connues au Maroc, notamment *M. maghrebianus*, signalée dans les sites du Pléistocène inférieur-moyen (Tong, 1989 ; Stoetzel, 2009), ainsi que les espèces du complexe *Meriones shawii/grandis*, rapportées dans la littérature depuis le Pléistocène moyen (Tong, 1989), il ressort les conclusions suivantes (Fig. 42, Tab. 19) :

La moyenne des mesures de la $M_1$ varie principalement entre les niveaux rattachés aux *LSA* et *MSA* du site Ifri n'Ammar. En effet, au *LSA*, les dimensions des premières molaires inférieures sont plus grandes, tandis que celles associées à l'occupation *MSA* (OI et OS) sont plus petites, se rapprochant des dimensions des formes actuelles de *M. shawii/grandis*. Comparées à *M. maghrebianus*, les $M_1$ d'Ifri n'Ammar sont légèrement plus petites. De plus, la moyenne des mesures de cette molaire se situe dans l'intervalle de variation des dimensions observées pour *M. shawii/grandis* dans des sites tels que Jbel Irhoud, El Harhoura 1 et Ifri el Baroud (Fig. 42). Les premières molaires supérieures d'Ifri n'Ammar, bien que peu nombreuses, se distinguent généralement par une largeur plus importante que celle des $M_1$ des diverses espèces actuelles et fossiles du genre *Meriones*, retrouvées sur plusieurs sites du Pléistocène moyen et supérieur au Maroc (Fig. 42).

La valeur du rapport entre la longueur de la $M^1$ et celle de la $M_1$ est plus basse chez *Meriones shawii/grandis* des niveaux *LSA* d'Ifri n'Ammar (Tab. 19). La valeur de ce rapport pour les quelques spécimens récoltés dans les niveaux *MSA* d'Ifri n'Ammar se situe dans l'intervalle de variation observé chez les populations fossiles et actuelles de *M. shawii*/grandis (Tab. 19). Même si Tong (1989) précise que le rapport de la longueur de la $M^1$ sur la longueur de la $M_1$ peut représenter un critère distinctif entre les différentes espèces, Stoetzel (2009) considère que ce critère apparaît peu discriminant pour rattacher ou comparer une espèce fossile à une espèce actuelle.

Les box-plots des mesures de la longueur et de la largeur des premières molaires supérieures et inférieures de *M. shawii/grandis* d'Ifri n'Ammar indiquent généralement une augmentation de la taille des $M_1$ inférieures dans les niveaux supérieurs associés au *LSA*. La seule molaire supérieure provenant des niveaux inférieurs *MSA*-OI du site se distingue par sa taille plus

grande (Fig. 43). Ces résultats, déduits des box-plots, doivent toutefois être interprétés avec beaucoup de réserve, car ils nécessitent une vérification sur un échantillon plus large.

**Conclusion :**
Les dimensions et les caractéristiques morphologiques du matériel provenant d'Ifri n'Ammar correspondent à celles des formes appartenant au complexe *M. shawii/grandis*. La présence de deux clades sympatriques au Maroc, comme en témoignent les études morphométriques et moléculaires, ainsi que l'absence de critères distincts clairs entre les deux taxons *M. shawii* et *M. grandis*, nous amènent à associer le matériel de la mérione d'Ifri n'Ammar au complexe *M. shawii/grandis.*

Le genre *Meriones* est mentionné au Maghreb dès la fin du Pléistocène inférieur avec l'espèce *M.* cf. *maghrebianus* (unité L-Thomas ; Geraads *et al*., 2010). La plupart des spécimens de *Meriones* retrouvés au Maroc depuis le Pléistocène moyen ont été, par défaut, attribués à *M. shawii*. Il n'existe aucune mention de *M. grandis* parmi les restes fossiles en Afrique du Nord, à l'exception de ceux identifiés à El Harhoura 2 grâce à une analyse de morphométrie géométrique sur molaires (Stoetzel *et al*., 2017).

*M. grandis* se trouve dans toutes les zones bioclimatiques, y compris les habitats relativement humides des montagnes du Moyen Atlas, les plantations de palmiers et les jardins (Hutterer, 2008). *M. shawii* est associée aux habitats steppiques, bien qu'elle soit largement répandue dans les champs cultivés (Aulagnier *et al*., 2017).

| | $M_1$ inférieures | | | | | | | | $M^1$ supérieures | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Longueur | | | | Largeur | | | | Longueur | | | | Largeur | | | | Rapport $LM^1/LM_1$ |
| | N | Moy. | Min-Max | S | N | Moy. | Min-Max | S | N | Moy. | Min-Max | S | N | Moy. | Min-Max | S | |
| *Meriones shawii/grandis*-Ifri n'Ammar-*LSA* (fin Pléistocène supérieur, fouilles avant 2003) Mouhsine, 2003 | 20 | 2,93 | 2,55-3,18 | 0,14 | 21 | 1,93 | 1,70-2,25 | 0 ,09 | 3 | 3,06 | 2.95-3.15 | - | 3 | 2,15 | 2,1-2,2 | - | 1,04 |
| *Meriones shawii/grandis*-Ifri n'Ammar *LSA* (fin Pléistocène supérieur, fouilles après 2003) Mouhsine, 2003 | 4 | 2,95 | 2,81-3.1 | 0,15 | 4 | 1,94 | 1,77-2,16 | 0,19 | 2 | 3,33 | 3,1-3,56 | 0,32 | 2 | 2,22 | 2,03-2,41 | 0,26 | 1,13 |
| *Meriones shawii/grandis*-Ifri n'Ammar- *MSA-OS* (Pléistocène supérieur) | 30 | 2,73 | 2,60 -3 | 0,12 | 30 | 1,80 | 1,64-2,1 | 0,11 | 10 | 3,27 | 3,05-3,53 | 0,17 | 10 | 1,96 | 1,84-2,08 | 0,06 | 1,19 |
| *Meriones shawii/grandis*-Ifri n'Ammar-OI-*MSA* (fin Pléistocène moyen) | 2 | 2,74 | 2,72-2,76 | 0,02 | 2 | 1,79 | 1,78-1,80 | 0.01 | 1 | 3,64 | - | - | 1 | 1,97 | - | - | 1,32 |
| *Meriones shawii/grandis*-Ifri el Baroud-*LSA* (fin Pléistocène supérieur) Mouhsine, 1997 | 35 | 2,88 | 2,62-3,11 | - | 35 | 1,88 | 1,70-2,07 | - | 2 | 3,36 | 3,33-3,40 | - | 2 | 1,94 | 1,92-2 | - | 1,16 |
| El harhoura 2 (Fossiles-EH2 total-Pléistocène supérieur-Holocène) *Meriones shawii/ grandis* Stoetzel, 2009 | 507 | 3,00 | 2,35-3,78 | 0,20 | 507 | 1,86 | 1,48- 2,23 | 0,12 | 551 | 3,39 | 2,80- 4,12 | 0,22 | 551 | 2,02 | 1,71 - 2,33 | 0,11 | 1,13 |
| *Meriones shawii*-actuelles - Maroc Stoetzel, 2009 | 35 | 2,83 | 2,62- 3,23 | 0,16 | 35 | 1,87 | 1,57- 2,07 | 0,12 | 34 | 3,62 | 3,00- 4,10 | 0,30 | 34 | 2,07 | 1,75- 2,27 | 0,12 | 1,28 |
| *Meriones shawii*-El Harhoura 1- Pléistocène supérieur Aouraghe & Abbassi, 2002 | 3 | 3,04 | 2,96- 3,14 | - | 3 | 1,96 | 1,87 – 2,09 | - | 5 | 2,99 | 2,.83- 3,27 | - | 5 | 2,07 | 1,90 – 2,18 | - | 0,98 |
| *Meriones grandis*-actuelles -Maroc Stoetzel, 2009 | 9 | 2,71 | 2,46- 2,98 | 0,19 | 9 | 1,85 | 1,53- 2,17 | 0,23 | 10 | 3,42 | 2,88- 4,03 | 0,36 | 10 | 1,99 | 1,65 - 2,30 | 0,19 | 1,26 |
| *Meriones shawii*-Jbel Irhoud-Pléistocène moyen Geraads *et al*., 2013 | 3 | 2,85 | 2,65-2,96 | - | 5 | 1,88 | 1,74-1,98 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| *Meriones maghrebianus*-Grotte des Rhinocéros-Pléistocène moyen Geraads *et al*., 1994 | 57 | 2,81 | 2,61- 3,03 | 0,12 | 57 | 1,85 | 1,64- 2,03 | 0,07 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| *Meriones maghrebianus*-Thomas 1 -Pléistocène moyen Tong, 1989 | 6 | 3,00 | 2,76 -3,24 | 0,19 | 6 | 1,89 | 1,77- 2,04 | 0,10 | 7 | 3,21 | 3,15 – 3,28 | 0,05 | 7 | 1,99 | 1,86-2,09 | 0,09 | 1,07 |
| *Meriones maghrebianus -Sidi Abderrahmane 2*- Pléistocène moyen Tong, 1989 | 34 | 3,31 | 2,91-3,74 | 0,23 | 34 | 2,05 | 1,86-2,18 | 0,09 | 56 | 3,65 | 3,18-4,16 | 0,24 | 56 | 2,27 | 1,96-2,64 | 0,14 | 1,10 |
| *Meriones maghrebianus*- Salé -Pléistocène moyen Tong, 1989 | 3 | 3,04 | 2,94-3,14 | 0,10 | 3 | 1,83 | 1,73-1,91 | 0,09 | 3 | 3,28 | 3,25-3,31 | 0,03 | 3 | 2,07 | 1,96-2,14 | 0,10 | 1,08 |

**Tab. 19.** *Meriones* : Dimensions comparées (Longueur et largeur en mm) des premières molaires inférieures et supérieures.

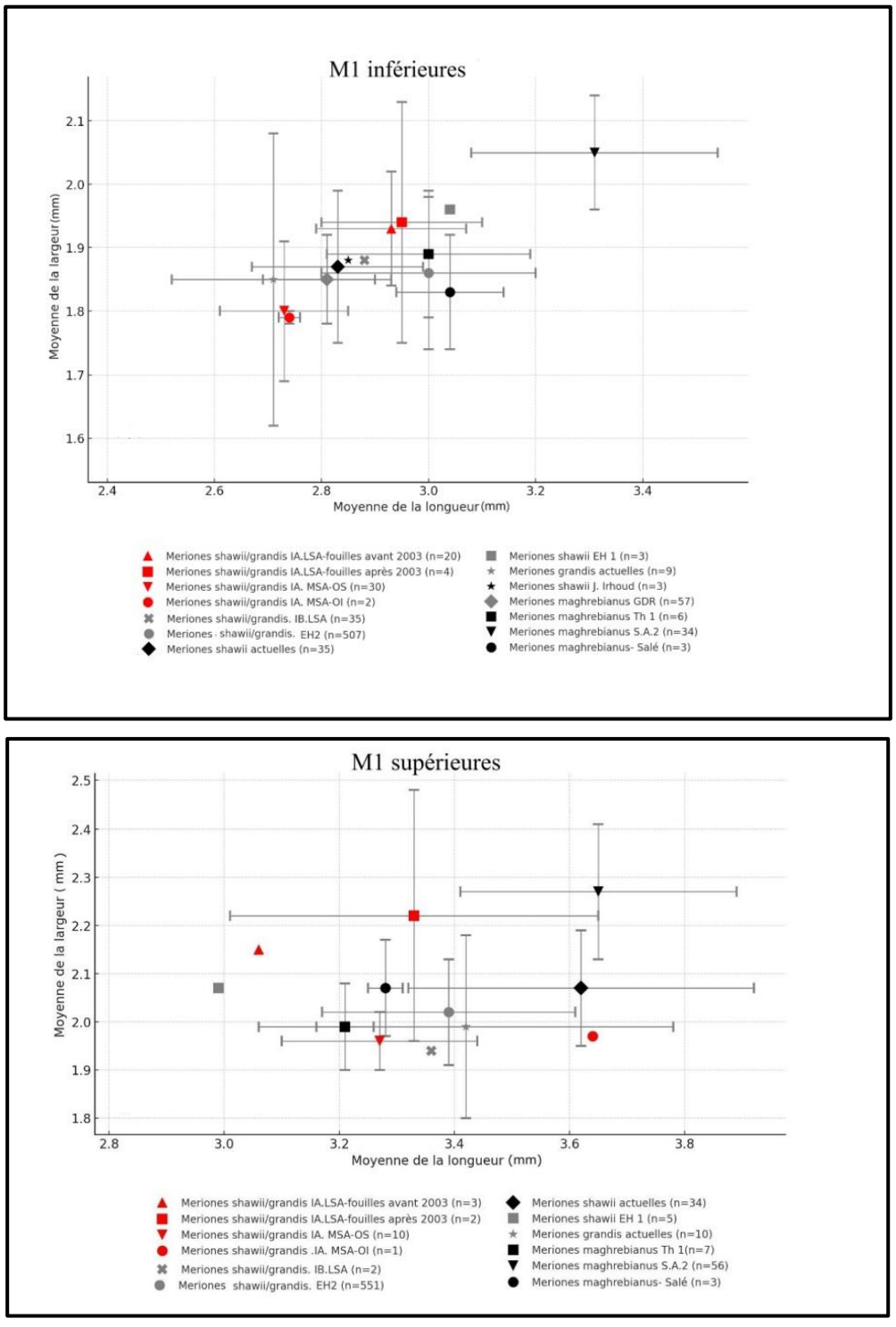



**Fig. 42.** *Meriones* : Représentation graphique (longueur moyenne x largeur moyenne) des premières molaires inférieures et supérieures. (*LSA*= *Later Stone Age*, *MSA.* OS=occupation supérieure du *Middle Stone Age* ; *MSA*.OI= occupation inférieure du *Middle Stone Age* ; IA= Ifri n'Ammar ; IB= Ifri el Baroud ; EH1= El Harhoura 1 ; EH2 : El Harhoura 2 ; Th1=Thomas 1 ; J. Irhoud=Jbel Irhoud ; S. A. 2= Sidi Abderrahman 2 ; GDR= Grotte des Rhinocéros). Références : voir Tableau 19.

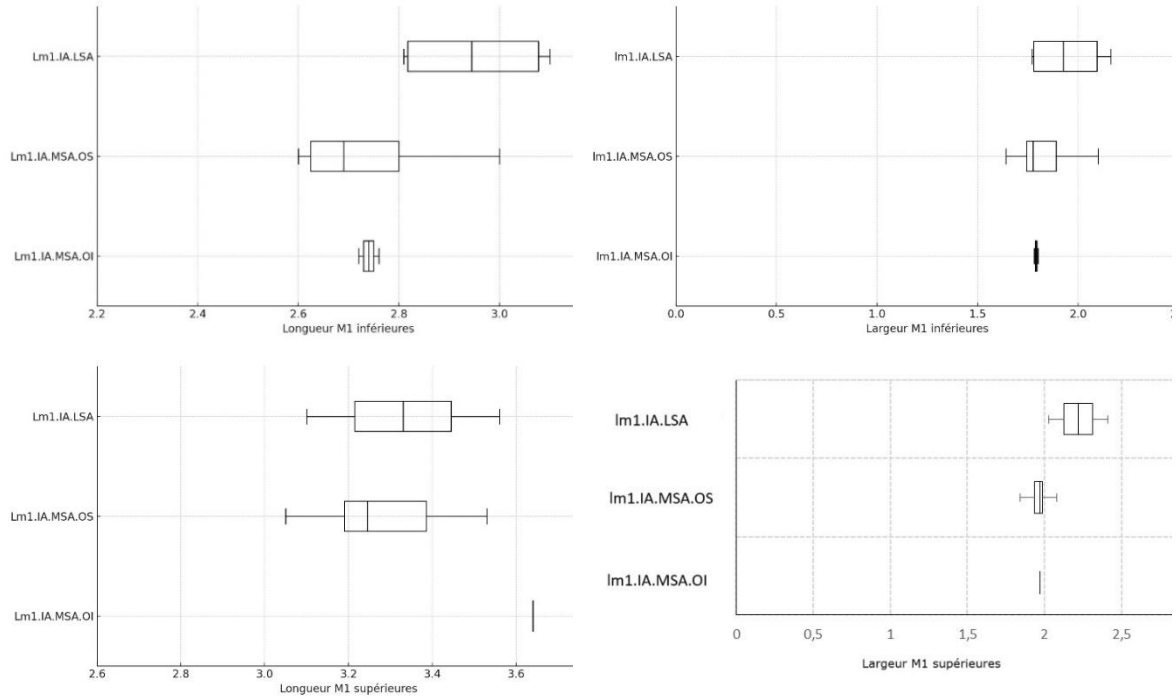



**Fig. 43.** *Meriones* : « Box Plot » des mesures de la longueur et de la largeur des premières molaires supérieures et inférieures de *M. shawii/grandis* d'Ifri n'Ammar (axe des ordonnées : Lm1. IA. *MSA*. OI= longueur des molaires de l'occupation inférieure du *Middle Stone Age* d'Ifri n'Ammar ; Lm1. IA. *MSA*. OS = longueur des molaires de l'occupation supérieure du *Middle Stone Age* d'Ifri n'Ammar ; Lm1. IA. *LSA*= longueur des molaires de l'occupation du *Later Stone Age* d'Ifri n'Ammar).

### *Meriones* sp. cf. *M. libycus* Lichtenstein, 1823

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Maxillaire | | | | 1 | | |
| Mandibule | | | 1 | 3 | | |
| **Total** | | | **1** | **4** | | |

**Tab. 20.** Liste du matériel fossile attribué à *Meriones libycus.*

**Description et Discussion :**

Les molaires attribuées à cette espèce présentent les caractéristiques morphologiques typiques du genre *Meriones*, se distinguant de celles d'Ifri n'Ammar attribuées à *Meriones shawii/grandis* uniquement par leur taille réduite. La $M_1$ (IA14-N12-71) montre de plus un sinus sur le bord antérieur latéral de l'antéroconide (Fig. 44. a).

Outre les mériones du complexe *Meriones shawii/grandis*, le genre *Meriones* est aussi représenté en Afrique du Nord par *M. libycus* et *M. crassus* (Aulagnier *et al*., 2017), qui présentent une taille significativement plus petite que celle des membres du complexe *M. shawii/grandis* (Stoetzel *et al*., 2017).

*Meriones crassus* est une espèce strictement désertique, confinée à l'étage bioclimatique saharien. Au Maroc, sa répartition se limite aux régions sahariennes, avec une absence dans les zones montagneuses à climat méditerranéen (Granjon, 2016). En revanche, *Meriones libycus* présente une distribution plus étendue au Maroc, incluant non seulement les zones sahariennes du sud-est, mais aussi les régions présahariennes et les plateaux du Maroc oriental (Aulagnier, 1992). Les dimensions des $M_1$ inférieures et de la $M^1$ supérieure d'Ifri n'Ammar (Tab. 21), plus petites que celles des mériones du complexe *Meriones shawii/grandis* identifiés sur le même site, pourraient correspondre aussi bien à *M. libycus* qu'à *M. crassus*. Toutefois, en l'absence d'éléments morphologiques discriminants suffisants, et compte tenu de la localisation géographique de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar**,** situé en zone méditerranéenne dans le nord-est du Maroc, l'attribution de ces cinq molaires à *Meriones cf. libycus* apparaît comme l'hypothèse la plus vraisemblable**,** sans que nous puissions l'affirmer avec certitude.

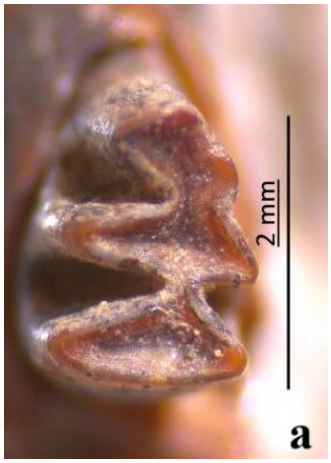



**Fig. 44.** *Meriones* sp. cf. *M. libycus* : $M_1$ droite. (IA14-N12-71-*MSA*-OS), vue occlusale.

**Conclusion :**

Les deux espèces *M. libycus* et *M. crassus* demeurent difficilement distinguables sur la seule base de la morphologie et des dimensions dentaires. Ainsi, en l'absence d'autres critères discriminants, nous avons attribué ces restes, avec réserve, à *Meriones* cf. *libycus*, sur la seule base de considérations biogéographiques. Cette espèce présente une large distribution, s'étendant de l'Afrique du Nord (du Sahara marocain et de la Mauritanie à l'Égypte) jusqu'en Asie (de la péninsule Arabique à la Chine), et est signalée jusqu'à 1700 mètres d'altitude (Aulagnier *et al*., 2017). Elle est également connue pour occuper une grande variété de milieux désertiques et semi-désertiques, et se rencontre fréquemment à proximité des oueds et des dayas (Granjon, 2016). Ce taxon a été révisé par Cobret (1978) et Pavlinov *et al*. (1990), mais sa

taxinomie intraspécifique demeure confuse et nécessiterait une révision approfondie des différentes sous-espèces (Meunier *et al.*, 2020).

| | **$M^1$ supérieures** | | | | | | | Rapport $LM^1/LM_1$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Longueur | | | | Largeur | | | |
| | N | Moy. | Min-Max | S | Moy. | Min-Max | S | |
| Ifri n'Ammar *Meriones* sp.cf. *Meriones libycus* Unité *MSA*- OS | 1 | 2,83 | - | - | 1,82 | - | - | 1,15 |
| *M. libycus* Actuelle-Tata-Maroc Bouarakia 2020 | 1 | 2,56 | - | - | 1,80 | - | - | 1,18 |
| *M. crassus* Actuelle-Aïn Beni Mathar-Maroc Bouarakia 2020 | 1 | 2,88 | - | - | 1,60 | - | - | 1,23 |
| *M. libycus* Actuelles-Maroc, Algérie, Tunisie Stoetzel, 2009 (collection MNHN) | 11 | 3,15 | 2,91-3,37 | 0,14 | 1,88 | 1,75-2,07 | 0,10 | 1,22 |
| *M. crassus* Actuelles-Maroc, Algérie, Tunisie Stoetzel, 2009 (collection MNHN) | 12 | 3,14 | 2,73-3,55 | 0,25 | 1,79 | 1,69-1,89 | 0,08 | 1,23 |

| | **$M_1$ inférieures** | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Longueur | | | | Largeur | | |
| | N | Moy. | Min-Max | S | Moy. | Min-Max | S |
| Ifri n'Ammar *Meriones* sp.cf. *Meriones libycus* Unité *MSA*- OS | 4 | 2,44 | 2,4-2,48 | 0,02 | 1,61 | 1,54-1,71 | 0,05 |
| *M. libycus* Actuelle-Tata-Maroc Bouarakia, 2020 | 1 | 2,17 | - | - | 1,67 | - | - |
| *M. crassus* Actuelle-Aïn Beni Mathar-Maroc Bouarakia, 2020 | 1 | 2,33 | - | - | 1,68 | - | - |
| *M. libycus* Actuelles-Maroc, Algérie, Tunisie Stoetzel, 2009 (collection MNHN) | 11 | 2,58 | 2,36-2,86 | 0,16 | 1,74 | 1,64-1,86 | 0,08 |
| *M. crassus* Actuelles-Maroc, Algérie, Tunisie Stoetzel, 2009 (collection MNHN) | 11 | 2,51 | 2,32-2,74 | 0,15 | 1,67 | 1,46-1,84 | 0,11 |

**Tab. 21.** *Meriones* : Dimensions (longueur et largeur en mm) des molaires supérieures et inférieures d'Ifri n'Ammar comparées à celles de spécimens actuels de *M. libycus* et *M. crassus*.

**Famille Dipodidae Fischer de Waldheim, 1817**

**Sous-Famille Dipodinae Fischer, 1817**

**Genre *Jaculus* Erxleben, 1777**

***Jaculus* cf. *orientalis* Erxleben, 1777**

**Liste de matériel :**

*MSA-Lower* OS : Un maxillaire gauche avec M1 et M2 (IA15-P15-77).

**Description :**

Les molaires sont brachyodontes. La $M^1$ présente deux lobes transversaux formés par quatre cuspides : un lobe antérieur (protocône-paracône) et un lobe postérieur plus large (hypocône-métacône). Ces cuspides dessinent un motif en "Z". Les deux lobes sont reliés au centre de la dent par une crête longitudinale. Un tubercule accessoire antérieur se développe au niveau de la partie médiane du lobe antérieure.

La $M^2$, comme la $M^1$, est composée de quatre cuspides fusionnées en deux lobes transversaux. La $M^3$ n'est pas conservée sur le maxillaire étudié (Fig. 45).




**Fig. 45.** *Jaculus* cf. *orientalis* d'Ifri n'Ammar.

Maxillaire gauche avec $M^1$ et $M^2$ (IA15-P15-77-*MSA*-OS).

**Discussion et conclusion :**

Trois espèces de gerboises sont actuellement présentes au Maroc : la grande gerboise (*Jaculus orientalis*), dont la distribution s'étend du Maroc vers l'est, à travers l'Algérie, la Tunisie, la Libye, jusqu'à l'Égypte, le Sinaï et les régions méridionales d'Israël (Ben Faleh *et al*., 2009, 2016 ; Aulagnier, 2016), ainsi que les petites gerboises (*Jaculus jaculus*) et (*Jaculus hirtipes*), qui peuplent l'Afrique du Nord, la Corne de l'Afrique, la péninsule Arabique et l'Asie du Sud-Ouest (Shenbrot *et al*., 2016).

La distinction entre la grande gerboise *J. orientalis* et les petites gerboises *J. jaculus* et *J. hirtipes* est difficile à établir uniquement sur la base de critères morphologiques dentaires. Cependant, une différenciation basée sur la taille est plausible. En effet, les dimensions

(longueur et largeur de $M^1$ et $M^2$) du maxillaire d'Ifri n'Ammar se situent dans l'intervalle de variation observé chez la grande gerboise *J. orientalis* actuelle, ainsi que chez la forme fossile d'El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009) probablement attribuée à la même espèce (*Jaculus* cf. *orientalis*). Les dimensions des molaires d'Ifri n'Ammar sont nettement supérieures à celles de la petite gerboise *J. jaculus* (Fig. 46, Tab. 22). La taille des dents de ce maxillaire permet donc de rapprocher l'espèce de notre site de *J. orientalis*, dont la distribution actuelle est confirmée dans les zones steppiques du littoral méditerranéen (Kingdon, 2015).

Les études phylogéographiques et génétiques (Ben Faleh *et al*., 2012 ; Ben Faleh *et al*., 2016 ; Shenbrot, 2013) menées sur *J. orientalis* en Afrique du Nord ont révélé l'existence de trois groupes de populations morphologiquement et génétiquement distincts le long de l'axe ouest-est, entre le Maroc et Israël. Ces différences semblent résulter de l'isolement géographique et des changements des facteurs environnementaux.

Des études génétiques ont révélé une relation étroite entre *Jaculus jaculus* et *Jaculus orientalis*, suggérant une divergence génétique probablement survenue au Miocène, il y a environ 9,6 millions d'années (Shahin, 2003). Par ailleurs, la séparation entre les deux petites gerboises (*Jaculus jaculus* et *Jaculus hirtipes*), présentes dans les zones désertiques, s'est produite vers la transition Pliocène-Pléistocène, en lien étroit avec les changements climatiques qui ont affecté les environnements désertiques et arides qu'elles occupent (Boratynski *et al*., 2012). La distinction taxonomique entre ces deux dernières espèces est solidement soutenue par des études génétiques (Ben Faleh *et al*., 2010, 2012 ; Shenbrot *et al*., 2016).

L'histoire du peuplement des Dipodidae au Maroc remonte au Miocène, avec la présence de Protalactaga, ayant probablement une origine asiatique (Aulagnier, 1992). Les gerboises du genre *Jaculus* n'ont été mentionnées que dès le début du Pléistocène inférieur au Maghreb, notamment à Aïn Brimba en Tunisie (Jaeger, 1975) et à Irhoud Ocre au Maroc (Jaeger, 1975). Des restes fossiles de l'espèce *Jaculus* sp. ont également été découverts dans le Pléistocène supérieur de la Grotte des Félins à Casablanca (Geraads *et al*., 2010) et une espèce attribuée à *Jaculus* cf. *orientalis* est mentionnée à El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009).

Au Maroc, la grande gérboise *J. orientalis* est présente dans les milieux relativement arides du Maroc oriental, jusqu'à la limite sud de la zone présaharienne, et se trouve également dans le Moyen-Atlas (Aulagnier, 1992).

| | $M^1$ supérieures | | | | | | | $M^2$ supérieures | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Longueur | | | | Largeur | | | Longueur | | | | Largeur | | |
| | N | Min- Max | Moy. | S | Min- Max | Moy. | S | N | Min- Max | Moy. | S | Min- Max | Moy. | S |
| *J. orientalis*<br>Ifri n'Ammar<br>IA15-P15-77-*MSA*-OS | 1 | - | 2,50 | - | - | 2,15 | - | 1 | - | 2,02 | - | - | 2,08 | - |
| *J. orientalis*[1]<br>Actuels-Maroc,<br>Algérie, Tunisie (collection MNHN) | 10 | 2,30-2,70 | 2,47 | 0,13 | 2,12-2,52 | 2.33 | 0,13 | - | - | - | - | - | - | - |
| *J. jaculus*[1]<br>Actuels-Maroc (collection MNHN) | 12 | 1,95- 2,24 | 2,08 | 0,07 | 1,76- 1,97 | 1,87 | 0,06 | - | - | - | - | - | - | - |
| *Jaculus* cf. *orientalis* [1]<br>El Harhoura 2-Pléistocène supérieur<br>fossiles-EH2 c5<br>fossiles-EH2 c7 | -<br>- | -<br>- | 2,84<br>2,21 | -<br>- | -<br>- | 2,47<br>2,12 | -<br>- | -<br>- | -<br>- | -<br>- | -<br>- | -<br>- | -<br>- | -<br>- |

**Tab. 22.** Dimensions comparées (longueur et largeur en mm) des molaires supérieures des espèces de *Jaculus* d'Ifri n'Ammar comparées à celles d'autres spécimens actuels et fossiles.

[1] : D'après Stoetzel, 2009

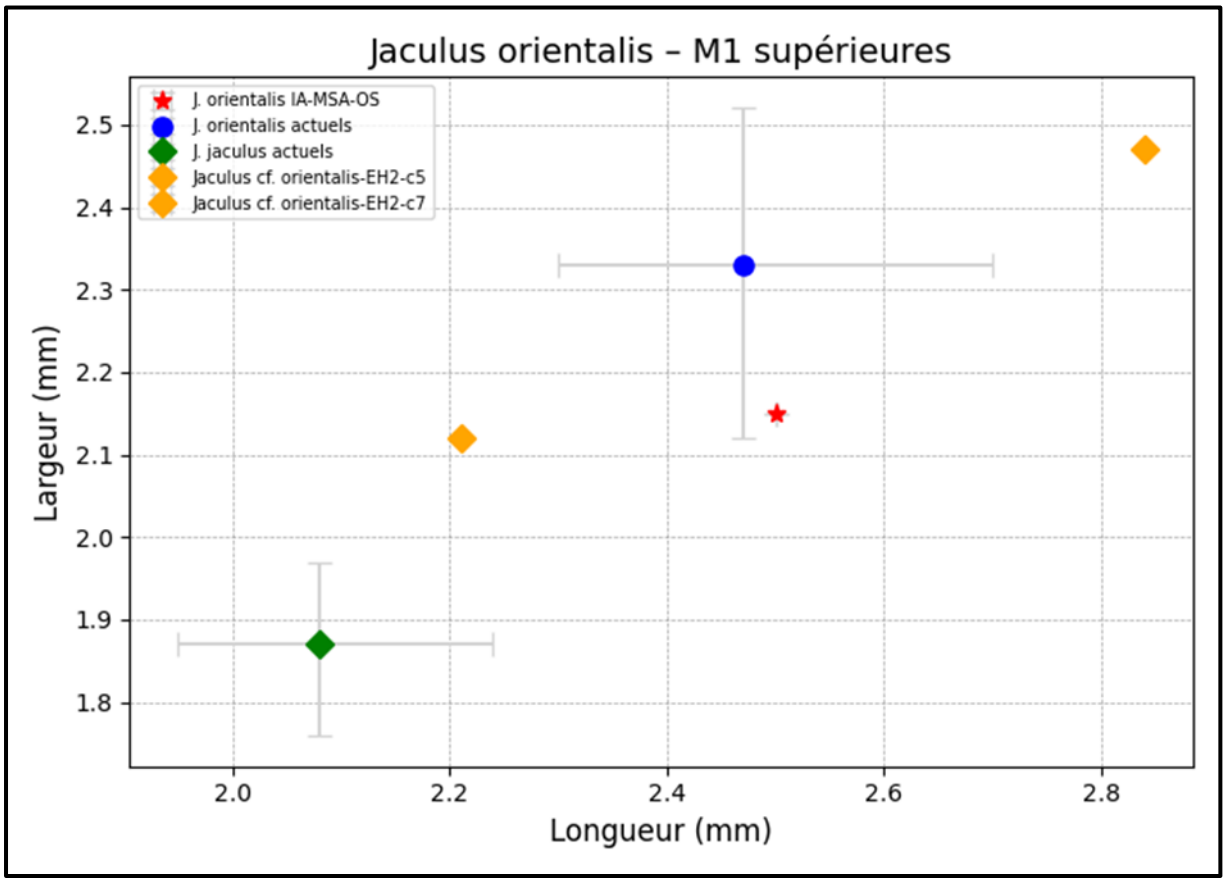



**Fig. 46.** Représentation graphique des dimensions de la $M^1$ de *Jaculus* d'Ifri n'Ammar, comparées à celles d'autres spécimens fossiles et actuels du maghreb (d'après Stoetzel, 2009).

**Sous-Ordre SCIUROMORPHA Brandt, 1855**

**Famille Sciuridae Gray, 1821**

**Sous-Famille Sciurinae Gray, 1821**

**Genre *Atlantoxerus* Forsyth Major, 1893**

***Atlantoxerus getulus* Linné, 1758**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Maxillaire | 44 | 14 | | 15 | | |
| mandibule | 198 | 20 | | 16 | | 1 |
| Incisive isolée | | | 3 | | | |
| $M^1$ isolée | | | | | | 1 |
| Humérus | | | | 12 | | |
| Fémur | | | | 10 | | |
| Calcanéum | | | | 2 | | |
| **Total** | **242[1]** | **34[2]** | **3** | **55** | | **2** |

**Tableau 23.** Liste du matériel fossile attribué à *Atlantoxerus getulus*

**[1] 237 éléments provenant des fouilles antérieures à 2003 et 5 restes dentaires des fouilles effectuées après 2003.**

**[2] restes dentaires provenant des fouilles effectuées après 2003.**

## Description

### Dentition supérieure (Fig. 47) :

**$P^3$** : Tous les maxillaires présentent une $P^3$ très petite, souvent absente et représentée uniquement par son alvéole.

**$D^4$ :** La forme de cette dent est subtriangulaire en raison de la présence d'un parastyle bien développé. La dent possède les quatre cuspides principales : le paracône, le métacône, le protocône et l'hypocône, avec la présence du métaconule. Les crêtes transversales, au nombre de quatre, sont réduites : l'antérolophe possède un parastyle isolé, le protolophe est court, le métalophe est interrompu, et le postérolophe est court, ne couvrant pas toute la partie postérieure de la dent. La racine antéro-labiale est projetée vers l'avant.

**$P^4$** : La surface occlusale de la dent est subrectangulaire, plus large que longue, et présente les quatre cuspides principales : le paracône, le métacône, le protocône et l'hypocône, ainsi qu'un métaconule développé. On note également quatre crêtes transversales : un antérolophe relié à un parastyle robuste, un protolophe (crête reliant le protocône et le paracône), un métalophe épais et interrompu (crête reliant le métacône au métaconule) et un postérolophe incomplet qui ne borde pas toute la partie postérieure de la dent. Le mésostyle est présent mais très réduit.

**$M^1$- $M^2$ :** la surface occlusale des deux molaires est subcarrée, avec quatre cuspides principales: le paracône, le métacône, le protocône et l'hypocône. L'antéroconule et le métaconule sont présents, le parastyle est developpé, et le mesostyle est réduit mais bien individualisé. On note la présence de quatre crêtes transversales : l'antérolophe, le protolophe continu reliant le

protocône au paracône, le métalophe interrompu, et le postérolophe qui borde la partie postérieure de la dent.

**$M^3$ :** la surface occlusale de cette molaire est subtriangulaire. Elle présente trois cuspides principales développées : le paracône, le métacône et le protocône, tandis que l'hypocône est soit inexistant, soit très réduit. On observe également trois crêtes transversales : l'antérolophe, leprotolophe, et un long postérolophe qui borde la partie postérieure de la molaire. Au niveau de la vallée centrale, on trouve un métaconule développé et un mésostyle allongé.

**Dentition inferieure (Fig. 47) :**

**$P_4$ :** La surface occlusale est trapézoïdale, avec une partie postérieure plus large que la partie antérieure. Elle présente quatre cuspides principales : métaconide, protoconide, entoconide et hypoconide. Le métaconide et le protoconide sont séparés par une rainure étroite, et le sinuside est également étroit.

**$M_1$ et $M_2$** : la $M_2$ est plus grande que la $M_1$. La surface occlusale des deux molaires est subrectangulaire. Les quatre cuspides principales (protoconide, metaconide, entoconide et hypoconide) sont bien développées, et l'on observe également deux conules : l'antéroconulide et l'hypoconulide. Trois crêtes transversales sont présentes : l'antérolophide, l'entolophide et le postérolophide. Avec l'usure, les cuspides bunodontes et les crêtes s'effacent pour former de larges plis. Un métalophide est également observé sur ces dents, ainsi qu'une crête très basse qui relie le protoconide à l'hypoconide. Sur la face labiale, le sinuside est peu profond.

**$M_3$ :** Il s'agit de la plus longue des molaires inférieures, avec une extrémité postérieure arrondie. Elle présente quatre cuspides principales. Concernant les crêtes transversales, l'antérolophide est similaire à celui des deux premières molaires, l'entolophide est réduit, et le postérolophide forme une paroi continue qui borde la partie postérieure de la molaire, partant de l'hypoconide jusqu'à la base du métaconide. Les dents dont les cuspides bunodontes sont affectées par l'usure présentent également un métalophide, tout comme les $M_1$ et les $M_2$.

**Ossements post-crâniens :**

Quelques calcanéums ont été attribués aux sciuridés sur la base des descriptions fournies par Ginot *et al*. (2016). Cet os présente une facette 'ectale' longue et hélicoïdale. La facette du sustentaculum tali est arrondie, et ces deux facettes sont séparées par un sillon bien distinct. De plus, le corps de l'os est large, avec un processus 'péronéal' bien développé. Le col du calcanéum est long et étroit. Le tubercule du calcanéum montre deux crêtes distinctes. Enfin, la facette calcanéo-cuboïde est généralement ronde et concave (Fig. 48. a, b).

De plus, certains humérus ont été attribués à *Atlantoxerus getulus*. Ils présentent une morphologie distincte de celle de *Ctenodactylus gundi* et une taille relativement grande comparée à celle des autres rongeurs présents sur le site, notamment *Mus spretus*, *Meriones shawi/grandis*, *Gerbillus campestris*, et *Jaculus orientalis* (Fig. 48. c). Quelques fémurs ont également été rattachés, avec réserve, à cette espèce.

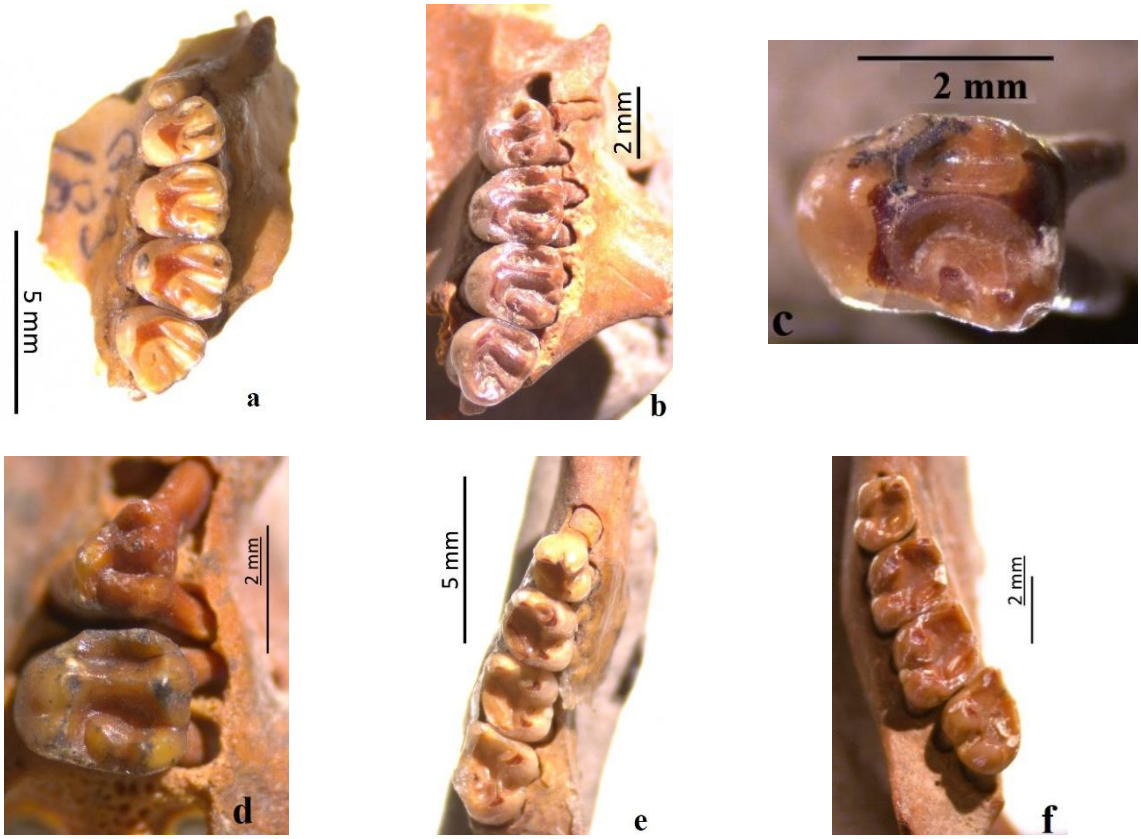



**Fig. 47.** Exemples des restes dentaires *d'Atlantoxerus getulus* d'Ifri n'Ammar. a) maxillaire gauche avec rangée dentaire $P^3$-$M^3$ (IA- G19-18- *LSA*) ; b) maxillaire gauche avec alvéole de $P^3$ et rangée dentaire $P^4$-$M^3$ (IA03-K13-39, *MSA*-OS) ; c) $M^1$ gauche (IA22-N14-124-*MSA*-OI) ; d) maxillaire d'un jeune individu avec $D^4$ et $M^1$ (IA20-O14-99-*MSA*-OS) ; e) mandibule droite avec rangée dentaire $P_4$-$M_3$ (IA-20- *LSA*) ; f) mandibule droite avec rangée dentaire $P_4$-$M_3$ (IA17-M15-84- *MSA*-OS).

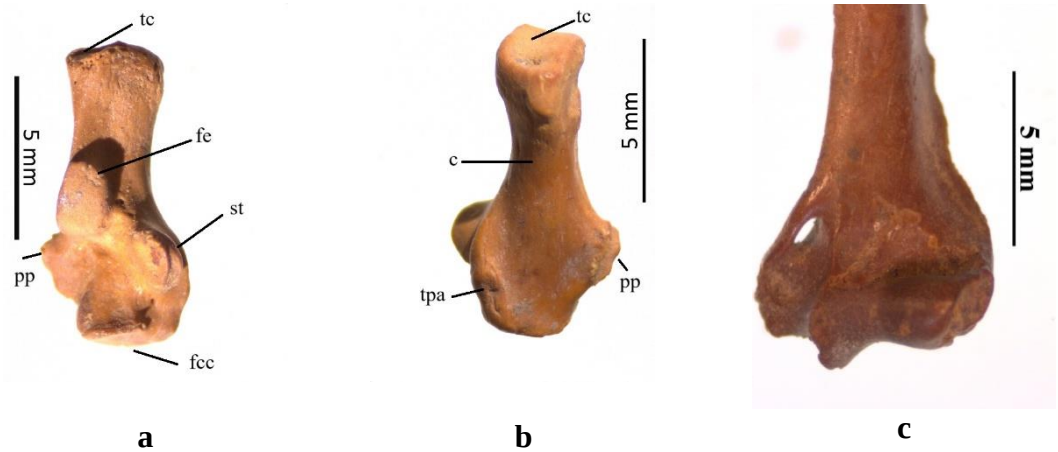



**Fig. 48**. Quelques éléments osseux d'*Atlantoxerus getulus*. a et b) calcanéum (IA13-O14-62-*MSA*-OS), vues dorsale (a) et plantaire (b), b) extrémité distale d'humérus (IA17-P15-86-*MSA*-OS) : vue antérieure. Abréviations d'après Ginot *et al.*, 2016, c : col ; fcc : facette calcanéo-cuboïde ; fe : facette « ectale » ; pp : processus péronéal ; tc : tubérosité du calcanéum ; tpa : tubercule plantaire antérieur ; st : sustentaculum tali.

**Discussion :**

Parmi les caractéristiques permettant d'attribuer le matériel décrit ci-dessus à la tribu Xerini sensu Moore (1959), au sein de la sous-famille Sciurinae, on note une dentition bunodonte et tétratuberculée. Les molaires supérieures présentent une morphologie allant de rectangulaire à subcarrée, tandis que les molaires inférieures sont rhomboïdales. Les Xerini se distinguent des autres tribus de Sciurinae par leur bunodontie prononcée, la présence d'un hypocône, d'un métalophe complet ou incomplet sur $M^1$ et $M^2$, ainsi que d'un entolophide sur $M_1$ et $M_2$ (Cuenca Bescós, 1988).

La tribu Xerini est actuellement représentée au Maroc par deux espèces d'écureuils terrestres : *Atlantoxerus getulus* et *Euxerus erythropus* (anciennement *Xerus erythropus*). Cette dernière espèce est répandue dans la savane soudano-guinéenne, où elle occupe une vaste ceinture subtropicale et tropicale s'étendant de l'équateur à la zone de transition entre la région sahélienne et le Sahara (Granjon & Duplantier, 2009 ; Kryštufek *et al*., 2017). La présence isolée et limitée de cette espèce dans la vallée du Souss au Maroc constitue un relicte d'origine sahélienne. Durant l'Holocène, il y a environ 10,5 ka, des mammifères vivant au sud du Sahara ont pu traverser cette barrière et migrer vers le nord, lorsque l'arrivée de précipitations tropicales a transformé le Sahara hyper-aride en une savane habitable, permettant ainsi un échange faunique (Kuper & Kröpelin, 2006 ; Liu *et al*., 2006 ; Kowalski & Rzebik-Kowalska, 1991).

Les données biogéographiques, les dimensions (Tabs. 24, 25) ainsi que la morphologie du matériel dentaire de l'écureuil d'Ifri n'Ammar (présentant des dents brachyodontes et bunodontes, incluant la présence d'une $P^3$ supérieure) permettent d'attribuer ces restes au taxon *Atlantoxerus getulus*, seul représentant actuel de ce genre, dont la répartition est limitée au nord-ouest de l'Afrique (Kryštufek *et al*., 2016). Les dimensions des restes dentaires de l'écureuil d'Ifri n'Ammar sont nettement inférieures à celles d'*Euxerus erythropus*, mais comparables à celles de l'*Atlantoxerus getulus* actuel et à celles de la même espèce identifiée à Ifri el Baroud (Figs. 49, 50).

L'unique $D^4$ in situ montre les dimensions suivantes : longueur = 1,86 mm, largeur = 1,64 mm. Les restes d'écureuils sont abondants dans les niveaux du *LSA* (*Later Stone Age*), mais ils sont moins présents dans les niveaux de l'occupation supérieure (OS) du *MSA* (*Middle Stone Age*). Dans les niveaux de l'occupation inférieure (OI) du *MSA*, seuls deux restes ont été attribués à cette espèce : une mandibule et une molaire supérieure. Ces élements, retrouvés dans les niveaux inférieurs ne présentent aucune caractéristique morphologique ou biométrique distinctive par rapport à ceux des niveaux supérieurs du remplissage de l'abri. Par ailleurs, la comparaison des dimensions des molaires supérieures et inférieures issues des différents niveaux ne révèle pas de variations significatives justifiant une interprétation spécifique de ces mesures (Tabs. 24, 25).

**Conclusion :**

D'un point de vue biométrique et morphologique, le matériel de Xerini d'Ifri n'Ammar correspond à l'espèce *Atlantoxerus getulus*, unique représentant actuel du genre monotypique *Atlantoxerus* (Kryštufek *et al*., 2016). Cette espèce, endémique du nord-ouest de l'Afrique, est largement répandue à travers le Maroc et certaines parties de l'ouest de l'Algérie (Aulagnier et Thevenot, 1986 ; Kowalski & Rzebik-Kowalska, 1991 ; Kryštufek *et al*., 2016). Sa présence

dans les îles Canaries est le résultat d'une introduction récente depuis le Maroc (Nowak, 1999 ; Bertolino, 2009 ; Lopez-Darias *et al*., 2008).

Les genres *Heteroxerus* et *Atlantoxerus* sont les genres fossiles les mieux connus de la tribu Xerini en Eurasie et en Afrique du Nord depuis le Miocène (Kryštufek *et al*., 2016). Des écureuils appartenant à la lignée *Atlantoxerus* ont été identifiés au Maroc dès le Miocène, notamment à Beni Mellal (espèce : *A. tadlae* ; Jaeger, 1977), dans le gisement d'Afoud, situé dans le bassin d'Aïn Kandoula (espèce : *A. rhodius* ; Mahboubi, 2014), ainsi qu'à Guefaït 1**,** dans l'est du Maroc (espèce : *Atlantoxerus* sp. ; Agustí et al., 2023). Le genre *Atlantoxerus* est également présent dans d'autres sites marocains : dans le Miocéne final du site de Lissasfa (*Atlantoxerus* sp.; Geraads, 1998 ; Geraads *et al*., 2010), dans le Plio-Pléistocène du site Guefaït 4 (*Atlantoxerus* sp. ; Parés et al., 2023), ainsi que dans le Pliocène d'Ihroud Ocre, où l'espèce *Atlantoxerus huvelini* coexiste avec un écureuil proche de l'actuel *Atlantoxerus getulus* (Jaeger, 1977).

Sur le plan phylogénétique, *A. getulus* est considéré comme le descendant de la lignée des *Heteroxerus* européens (Jaeger, 1977), ces derniers s'étant éteints au Miocène moyen (Maridet *et al*., 2014) et récent (de Bruijn, 1999).

Le genre *Atlantoxerus* a survécu jusqu'au Pliocène en Espagne et au début du Pléistocène en Chine. En Afrique du Nord, où *Atlantoxerus* avait une vaste distribution transrégionale pendant le Miocène supérieur, son aire de répartition s'est réduite pour se limiter uniquement au Maroc et à l'Algérie pendant le Pliocène et le début du Pléistocène (Kryštufek *et al*., 2016).

De même, *Atlantoxerus getulus* est mentionné au Maroc dans des sites du Pléistocène supérieur, tels que les sites de Taforalt (Jeffrey, 2016 ; Barton *et al*., 2019), Ifri el Baroud (Mouhsine, 1997), Ifri n'Ammar (Mouhsine, 2003), ainsi que dans l'Holocène à El Guenfouda (Lopez-Garcia *et al*., 2013 ; Mhamdi, 2023).

L'écureuil terrestre *Atlantoxerus getulus* occupe principalement des zones rocheuses parsemées d'arbres et d'arbustes dans les montagnes de l'Atlas au Maroc et en Algérie occidentale (Kingdon, 2015). Il creuse des terriers dans les éboulis ou aménage des tanières dans des crevasses de gros rochers (Nowak, 1999). Non arboricole, il est principalement actif pendant la journée. Son régime alimentaire est principalement végétarien, composé de graines et de fruits, etc., mais il peut occasionnellement se nourrir d'insectes et même d'oisillons, ce qui en fait un omnivore. Ce sont des animaux grégaires qui vivent en petites colonies composées de plusieurs individus et occupent les zones où les ressources alimentaires sont suffisantes. Ils migrent lorsque leur population devient excessive et que la nourriture se fait rare (Nowak, 1999).

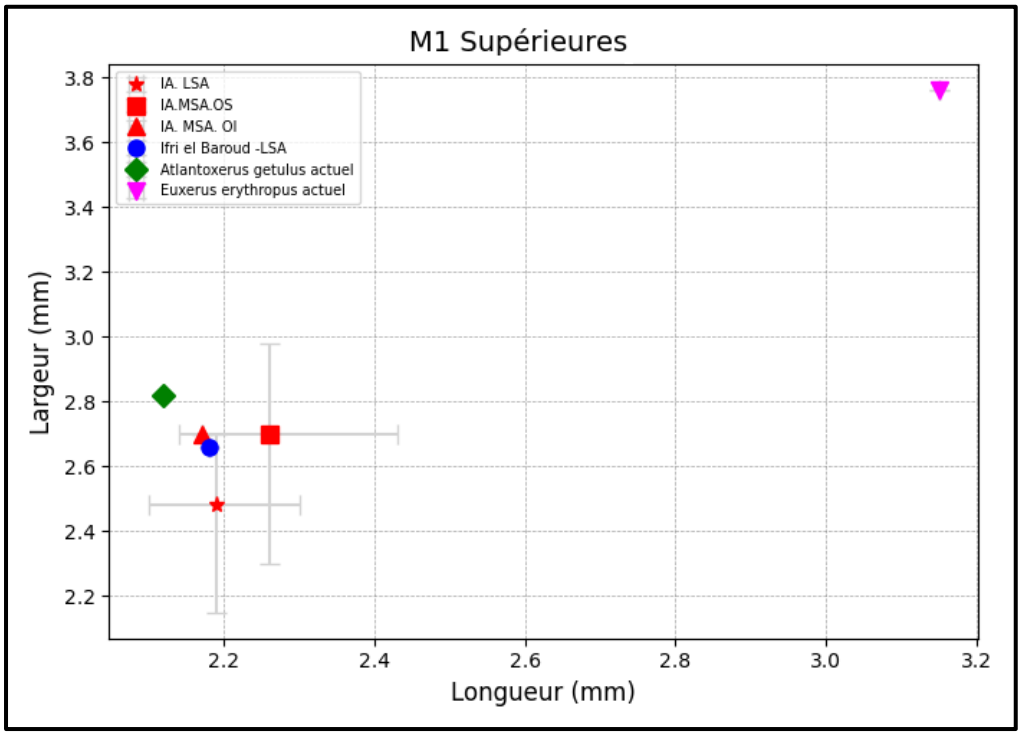
| | | *Atlantoxerus getulus* | | | | | | | | | | | | | | *Atlantoxerus getulus* actuel [3] | *Euxerus erythropus actuel* (anciennement *Xerus erythropus*) [4] |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Ifri n'Ammar Niveau *LSA* (collection avant 2003) [1] | | | | Ifri n'Ammar Niveau *MSA*-OS | | | | Ifri n'Ammar Niveau *MSA*-OI | | | Ifri el Baroud Niveau *LSA* [2] | | | | |
| | | N | Moy. | Min-Max | S | N | Moy. | Min-Max | S | N | Moy. | Min-Max | N | Moy. | Min-Max | | |
| **$P^3$** | **L** | 3 | 0.91 | 0.9-0.95 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 0.77 | - | 0.83 | - |
| | **l** | 3 | 0.95 | 0.95-0.96 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 0.92 | - | 0.88 | - |
| **$P^4$** | **L** | 19 | 1.87 | 1.7-1.9 | 0.1 | 8 | 1.88 | 1.72-2.05 | 0.11 | - | - | - | - | - | - | 1.8 | 2.97 |
| | **l** | 19 | 2.18 | 2.05-2.35 | 0.17 | 8 | 2.18 | 1.98-2.37 | 0.14 | - | - | - | - | - | - | 2.26 | 3.4 |
| **$M^1$** | **L** | 23 | 2.19 | 2.1-2.3 2.15- | 0.1 | 12 | 2.26 | 2.14-2.43 | 0.095 | 1 | 2.17 | - | 1 | 2.18 | - | 2.12 | 3.15 |
| | **l** | 23 | 2.48 | 2.7 | 0.24 | 12 | 2.70 | 2.3-2.98 | 0.18 | 1 | 2.7 | - | 1 | 2.66 | - | 2.82 | 3.76 |
| **$M^2$** | **L** | 19 | 2.28 | 2.2-2.4 2.35- | 0.17 | 11 | 2.37 | 2.21-2.51 | 0.09 | - | - | - | 2 | 2.27 | 2.25-2.29 | 2.29 | 2.95 |
| | **l** | 19 | 2.60 | 2.8 | 0.24 | 11 | 2.81 | 2.63-2.92 | 0.09 | - | - | - | 2 | 2.64 | 2.62-2.66 | 2.8 | 3.65 |
| **$M^3$** | **L** | 8 | 2.36 | 2.25-2.4 | - | 3 | 2.55 | 2.47-2.53 | 0.03 | - | - | - | 1 | 2.22 | - | 2.28 | 2.68 |
| | **l** | 8 | 2.41 | 2.25-2.6 | - | 3 | 2.58 | 2.59-2.64 | 0.09 | - | - | - | 1 | 2.4 | - | 2.47 | 3.02 |
| **Long. série $P^3$-$M^3$** | | 4 | 9.06 | 8.8-9.3 | - | 4 | 9.55 | 9.27-9.75 | 0.22 | - | - | - | 1 | 9.11 | - | 9.14 | 12.65 |

**Tab. 24.** Sciuridés : Dimensions comparées (en mm) de la dentition supérieure.

| | | *Atlantoxerus getulus* | | | | | | | | | | | | | | *Atlantoxerus getulus* actuel [3] | *Euxerus erythropus* actuel (anciennement *Xerus erythropus*) [4] |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Ifri n'Ammar Niveau *LSA* (collection avant 2003)[1] | | | | Ifri n'Ammar Niveau *MSA*-OS | | | | Ifri n'Ammar Niveau *MSA*-OI | | | Ifri el Baroud Niveau *LSA*[2] | | | | |
| | | N | Moy. | Min-Max | S | N | Moy. | Min-Max | S | N | Moy. | Min-Max | N | Moy. | Min-Max | | |
| **$P_4$** | **L** | 53 | 1.99 | 1.8-2.2 | 0.14 | 5 | 2.06 | 1.95-2.13 | 0.08 | 1 | 1.85 | - | 9 | 1.9 | 1.77-2 | 1.96 | 2.72 |
| | **l** | 54 | 1.93 | 1.7-2.25 | 0.50 | 5 | 1.88 | 1.67-2.16 | 0.22 | | 1.92 | - | 9 | 1.86 | 1.81-1.92 | 1.85 | 2.92 |
| **$M_1$** | **L** | 34 | 2.31 | 2.15-2.55 | 0.2 | 5 | 2.39 | 2.34-2.43 | 0.03 | 1 | 2.32 | - | 7 | 2.22 | 2.11-2.29 | 2.11 | 3.04 |
| | **l** | 34 | 2.33 | 2.1-2.55 | 0.22 | 5 | 2.35 | 2.15-2.57 | 0.15 | | 2.37 | - | 7 | 2.31 | 2.25-2.44 | 2.35 | 3.48 |
| **$M_2$** | **L** | 22 | 2.53 | 2.35-2.75 | 0.2 | 3 | 2.52 | 2.29-2.67 | 0.2 | 1 | 2.67 | - | 4 | 2.36 | 2.29-2.44 | 2.31 | 3.1 |
| | **l** | 22 | 2.49 | 2.3-2.75 | 0.1 | 2 | 2.54 | 2.34-2.74 | 0.28 | | 2.36 | - | 4 | 2.39 | 2.33-2.44 | 2.4 | 3.5 |
| **$M_3$** | **L** | 5 | 3.06 | 2.95-3.1 | 0.06 | 1 | 2.75 | - | - | 1 | 3.08 | - | 4 | 2.85 | 2.76- 2.96 | 2.77 | 3.34 |
| | **l** | 5 | 2.4 | 2.3-2.5 | 0.13 | 1 | 2.58 | - | - | | 2.38 | - | 4 | 2.33 | 2.25-2.4 | 2.22 | 3.3 |
| **Long. série $P_4$-$M_3$** | | 46 | 9.59 | 8.85-10.63* | 0.41 | 5 | 9.32 | 9.1-9.74 | 0.46 | 1 | 10.11 | - | 1 | 9.48 | 9.36-9.6 | 9.1 | 12.18 |

**Tab. 25.** Sciuridés : Dimensions comparées (en mm) de la dentition inférieure.

[1]: Mouhsine 2003, [2]: Mouhsine 1997, [3] : M. A. K. Bonn, spécimen n° 88.195, [4] : M.A.K. Bonn n° 76.39.***** : La longueur supérieure à 10 mm de la série inférieure $P_4$-$M_3$ des spècimens récoltés dans le *LSA*, s'explique par des mesures prises sur des alvéoles.



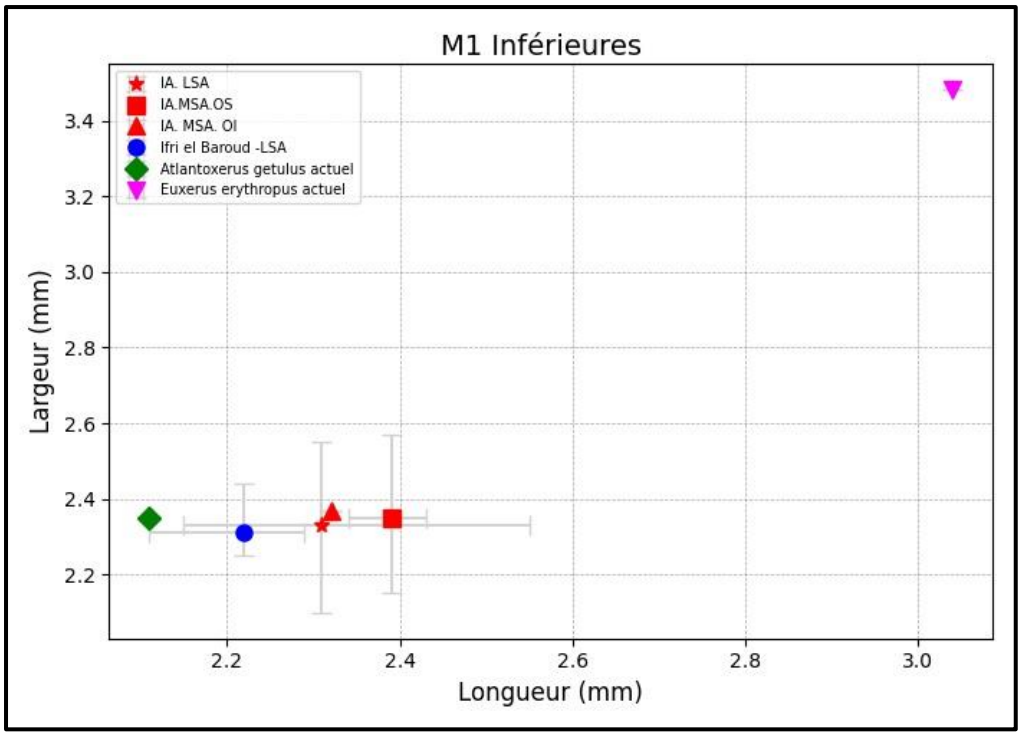
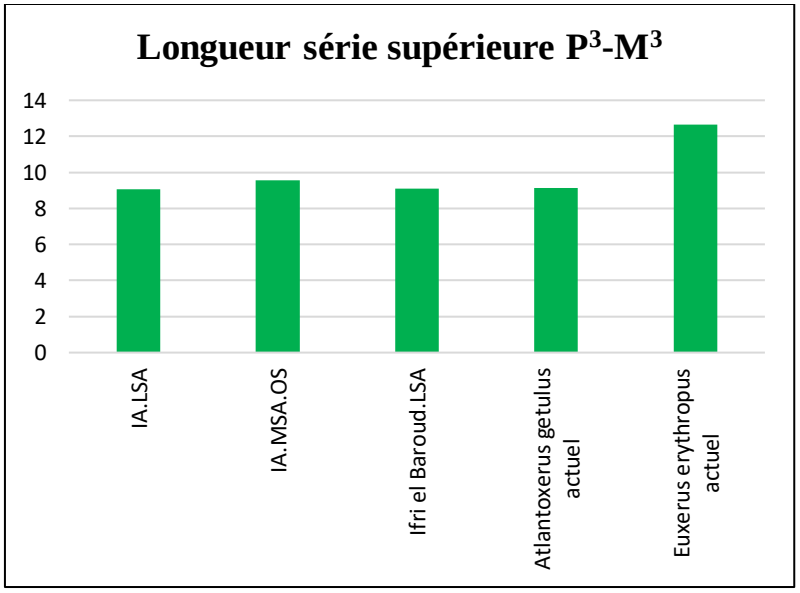




**Fig. 49.** Graphiques (Longueur x largeur en mm) des premières molaires supérieures ($M^1$) et inférieures ($M_1$) d'*Atlantoxerus getulus*d'Ifri n'Ammar et d'Ifri el Baroud et d'*Atlantoxerus getulus* et d'*Euxerus erythropus* actuels (IA. *LSA*= Ifri n'Ammar, *Later Stone Age; IA.MSA.*OS= Ifri n'Ammar, *Middle Stone Age,* occupation supérieure; IA. *MSA*. OI= Ifri n'Ammar, *Middle Stone Age,* occupation inférieure).



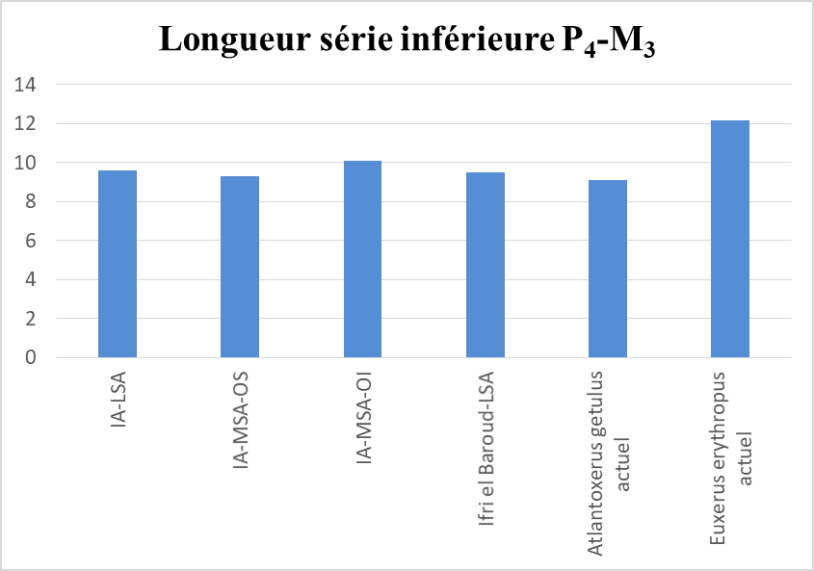




**Fig. 50.** Représentation graphique des dimensions en mm des séries dentaires d'*Atlantoxerus getulus* d'Ifri n'Ammar et d'Ifri el Baroud et d'*Atlantoxerus getulus et* d'*Euxerus erythropus* actuels.

**Famille Gliridae Muirhead, 1819**

**Sous-Famille Leithiinae Lydekker, 1895**

**Genre *Eliomys* Wagner, 1840**

***Eliomys* sp. *E*. cf. *munbyanus***

Les Gliridés sont représentés à Ifri n'Ammar par quelques restes dentaires montrant la morphologie typique du genre *Eliomys* : molaires brachyodontes sub-quadrangulaires et lophodontes, caractérisées par une face occlusale qui présentent des crêtes transversales reliant des tubercules latéraux.

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Maxillaire | | | | 1 | | |
| mandibule | | | | 3 | | |
| Molaire sup. isolée | | | | | | 3 |
| Molaire inf. isolée | | | | | | 1 |
| **Total** | | | | **4** | | **4** |

**Tab. 26.** Liste du matériel fossile attribué à *Eliomys sp. E. cf. munbyanus*

**Description :**

Les molaires $M^1$ et $M^2$ (Fig. 51. a, b) présentent une surface occlusale munie de trois principaux tubercules, reliés par le protolophe et le métalophe. Le paracône et le metacône, situés du côté labial, sont élevés et se prolongent vers l'intérieur par le centrolophe antérieur et le centrolophe postérieur, qui fusionnent en une crête centrale. L'antérolophe et le postérolophe sont bien développés et se prolongent également vers l'intérieur. Sur la $M^2$ IA22-N14-121, qui est très usée, l'antérolophe et le postérolophe se prolongent lingualement jusqu'au protocône, et un écartement plus important est observé entre le paracone et le metacone.

La morphologie des mandibules se caractérise par la présence d'une perforation au niveau de l'apophyse angulaire (Fig. 51. d).

La $M_1$ ou $M_2$ possède 5 tubercules, l'hypoconide est relié à l'entoconide par un postérolophide, l'entoconide est relié au mésocônide par un mésolophide, et le protoconide est relié au métaconide par le métalophide. Il existe également un centrolophide légèrement développé. Sur la molaire IA22- O14-124 (Fig. 51. c), faiblement usée, l'antérolophide, n'est pas relié au protoconide.

| | $M^1$ supérieures | | | | | | | $M^2$ supérieures | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | N | L. moy. | L. min- L. max | S | l. moy | l.min- l. max | S | L. moy | L. min- L. max | S | l. moy | l. min- l. max | S |
| Ifri n'Ammar *Eliomys* sp. *E.* cf. *munbyanus* | 1 | 1,19 | - | - | 1,63 | - | - | 1,20 | - | - | 1,72 | - | - |
| El Harhoura 2[1] *Eliomys* sp. Pléistocène supérieur EH2-c5 | 1 | 1,18 | - | - | 1,58 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| EH2 c8 | - | - | - | - | - | - | - | 1,29 | - | - | 1,56 | - | - |
| *Eliomys munbyanus* actuel (MNHN) - Maroc[1] | 16 | 1,17 | 1,06 -1,25 | 0,06 | 1,67 | 1,5 -1,84 | 0,11 | 1,27 | 1,15 -1,34 | 0,05 | 1,76 | 1,61 - 1,92 | 0,1 |

**Tab. 27.** *Eliomys* : Dimensions comparées (en mm) des molaires supérieures.

| | $M_1$ inférieures | | | | | | | $M_2$ inférieures | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | N | L. moy | L. min- L. max | S | l. moy | l. min- l. max | S | L | L. min- L. max | S | l | l. min- l. max | S |
| Ifri n'Ammar *Eliomys* sp. *E.* cf. *munbyanus* | 1 | 1,21 | - | - | 1,44 | - | - | 1,32 | - | - | 1,55 | - | - |
| El Harhoura 2[1] *Eliomys* sp. Pléistocène supérieur EH2-c5 | 1 | 1,21 | - | - | 1,5 | - | - | | - | - | - | - | - |
| *Eliomys munbyanus* actuel (MNHN)- Maroc[1] | 17 | 1,27 | 1,19 -1,37 | 0,06 | 1,51 | 1,33 -1,62 | 0,08 | - | - | - | - | - | - |

**Tab. 28.** *Eliomys* : Dimensions comparées (en mm) des molaires inférieures.

[1] : d'après Stoetzel (2009).

D'un point de vue biométrique, les dimensions des molaires d'Ifri n'Ammar entrent dans le domaine de variation de l'espèce actuelle *Eliomys munbyanus* du Maroc et sont proches de celles d'*Eliomys* sp. du Pléistocène supérieur d'El Harhoura 2 (Tabs. 27, 28).

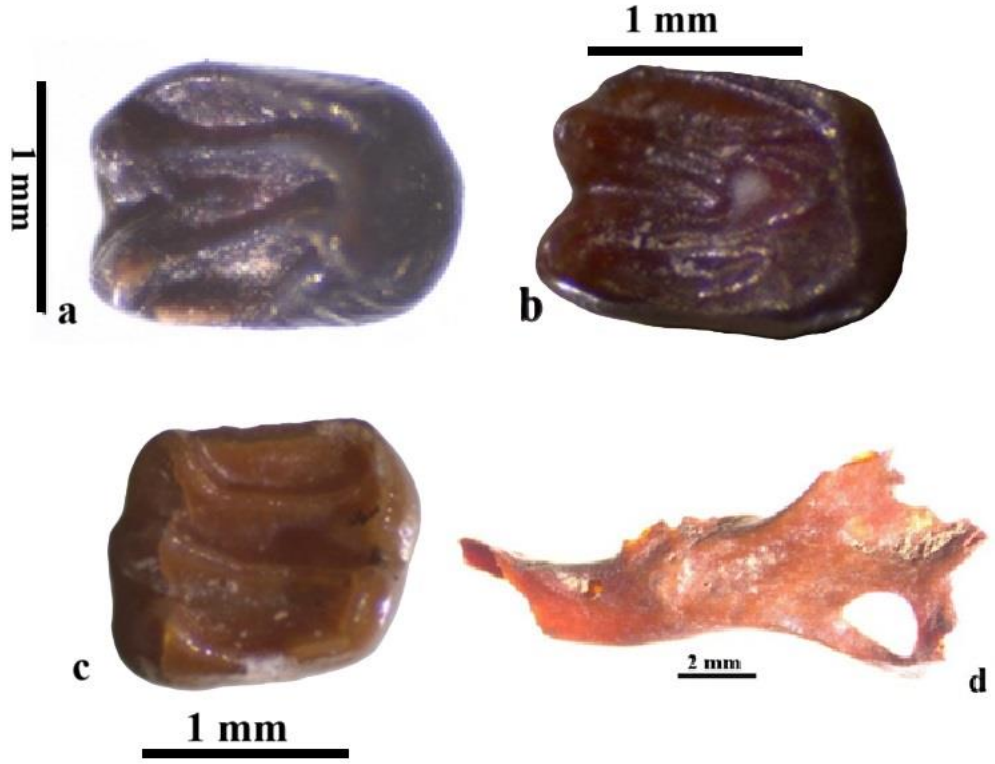



**Fig. 51.** *Eliomys* d'Ifri n'Ammar : a) molaire supérieure droite (IA03-K14-57-*MSA*-OI), b) molaire supérieure droite (IA22-N14-121-*MSA*-OI), c) molaire inférieure gauche (A22-O14-124-*MSA*-OI), c) mandibule gauche, face latérale (A20-O12-98-*MSA*-OS).

**Discussion et Conclusion :**

La présence d'une fenestration au niveau de l'apophyse angulaire des mandibules est une caractéristique observée chez certaines espèces appartenant à la famille Gliridae et à la sous-famille Leithiinae (Holden, 2013 ; Yuste & Calzada, 2013). Les molaires d'Ifri n'Ammar présentent les caractères morphologiques et la taille correspondant au genre *Eliomys*. La systématique de ce genre a fait l'objet de nombreuses révisions (Bertolino, 2017), et il est actuellement représenté par trois espèces (Wilson & Reeder , 2005 ; Holden, 2013 ; Mansimo *et al*., 2015 ; Bertolino, 2017) : *E. quercinus* (Linné, 1766), principalement connu en Europe, *E. melanurus* (Wagner, 1840) présent à l'est de l'Afrique du Nord, au Moyen-Orient et dans le sud de la Turquie ainsi que *E. munbyanus* (Pomel, 1856), dont l'aire de répartition est située à l'ouest de l'Afrique du Nord. L'espèce *E. munbyanus*, distincte de l'espèce européenne *E. quercinus* et de *E. melanurus*, est très proche de cette dernière (Delibes *et al*., 1980 ; Filippucci & Capanna, 1996 ; Kraft & Kryštufek, 2009). Par ailleurs, des études morphologiques, caryologiques, génétiques et morphométriques (Filippucci *et al*., 1988 a, b ; Filippucci et Kotsakis,1995 ; Simson *et al*., 1995, Filippucci et Capanna, 1996 ; Kryštufek & Kraft, 1997)

ont indiqué que les populations d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient sont génétiquement différentes de l'espèce Européenne *E. quercinus* .

Le temps de divergence entre *E. quercinus*, connu principalement en Europe, et les lérots connus en Afrique du Nord et au moyen orient, a été estimé à 7,0 Ma (Montgelard *et al*., 2003) en se basant sur des données caryologiques et génétiques. Les données paléontologiques confirment la présence d'*Eliomys* sp. "moderne" dans la péninsule ibérique et en Afrique du Nord depuis la fin du Miocène (Perez *et al*., 2013). Dobson (1998) a émis l'hypothèse selon laquelle *Eliomys* aurait probablement atteint l'Afrique pour la première fois pendant le Messinien (6,7-5,2 Ma) en provenance de la péninsule ibérique lorsque les contacts entre l'Europe et l'Afrique ont été possibles, puis plus tard pendant le Pléistocène supérieur depuis l'est de la Méditerranée (Perez *et al*., 2013).

En ce qui concerne l'histoire du peuplement du genre *Eliomys* au Maroc, les premiers représentants apparaissent à la transition Miocène-Pliocène. Ils sont représentés par l'espèce *Eliomys truci* (site d'Aïn Guettara ; Brandy & Jaeger, 1980) et par *Eliomys* sp. dans le gisement d'Afoud 12-2, situé dans le bassin d'Aït Kandoula (Mahboubi, 2014). *Eliomys* sp. est également signalé dans le Plio-Pléistocène de Guefaït 4, dans l'est du Maroc (Parés *et al*., 2023). Par la suite, des formes similaires aux espèces actuelles sont mentionnées au Pléistocène moyen dans les sites de Thomas 1 et Oulad Hamida 1 (*Eliomys darelbeidae* ; Geraads *et al*., 2010), au Pléistocène supérieur à El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009), ainsi que dans des sites de la fin du Pléistocène supérieur à l'Holocène, tels que Chrafate et Ez Zarka (Ouahbi *et al*., 2003), ou encore dans l'Holocène d'El Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010 ; Lopez-García *et al*., 2013 ; Mhamdi, 2023).

Compte tenu de la faible représentation de ce genre à Ifri n'Ammar, nous attribuons les restes dentaires étudiés à *Eliomys* sp., et avec une grande réserve, à *Eliomys munbyanus*, une espèce endémique de l'ouest de l'Afrique du Nord (Holden, 2005). Toutefois, en l'absence de caractères dentaires ou biométriques permettant, à ce stade, de distinguer de manière fiable les deux espèces *E. munbyanus* et *E. melanurus*, nous préférons rester prudents quant à l'attribution spécifique de ces restes.

Toutes les espèces du genre *Eliomys* sont principalement arboricoles et partiellement terrestres, et elles sont nocturnes (Holden, 2013). *Eliomys munbyanus* occupe un large éventail de biotopes tels que les forêts, les palmeraies et les zones de haute montagne, avec une préférence pour les zones rocheuses (Holden, 2013).

**Sous ordre HYSTRICOMORPHA Brandt, 1855**

**Famille Ctenodactylidae Gervais, 1853**

**Genre *Ctenodactylus* Gray, 1830**

**Espèce *Ctenodactylus gundi* Rothman, 1776**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Mandibules | | | 15 | 66 | | |
| Maxillaires | | | 3 | 102 | | |
| Incisives | | | 3 | 23 | | |
| Molaires | | | 0 | 26 | | |
| Fémurs | | | 7 | 110 | | |
| Tibio-fibula | | | 1 | 73 | | |
| Pelvis | | | 3 | 81 | | |
| Calcanéum | | | 7 | 63 | | |
| Talus | | | 1 | 4 | | |
| Humérus | | | 10 | 216 | | |
| Radius | | | | 5 | | |
| Ulna | | | 4 | 78 | | |
| Scapula | | | 1 | 30 | | |
| Côtes+Sacrum | | | 2 | 31 | | |
| Métapodes+Phalanges | | | 4 | 45 | | |
| Vertèbres | | | 9 | 189 | | |
| **Total** | | | **70** | **1142** | | |

**Tab. 29.** Liste du matériel fossile attribué à *Ctenodactylus gundi*.

**Description :**

**Dentition inférieure (Tab. 31):**

La mandibule des cténodactylidés est sciurognathe, le processus angulaire se situe dans le même plan que l'alvéole des incisives (Hautier, 2010). En vue latérale, elle présente un condyle mandibulaire bas, un processus angulaire allongé vers l'arrière, une crête massétérique prononcée, ainsi qu'un foramen mentonnier situé sur le bord externe du diastème séparant l'incisive de la $M_1$.

Les molaires sont implantées de manière oblique, avec une surface occlusale orientée en direction linguale (Fig. 52). L'incisive est courte, tandis que les molaires ($M_1$-$M_3$) des individus adultes sont hypsodontes, présentant des cuspides fusionnées en un modèle dentaire bilobé (Jaeger, 1971 ; Vianey-Liaud *et al*., 2010). Ce modèle est formé de deux lobes transverses très obliques, orientés mésio-distalement. Entre les deux lobes de chaque molaire, on observe deux vallées : une externe (hypoflexide) et une interne (mesoflexide).

La taille des dents augmente de la $M_1$ à la $M_3$, avec un lobe postérieur de la $M_3$ développé et allongé distalement. Sur plusieurs mandibules, appartenant probablement à des individus jeunes

ou subadultes, une $p_4/dp_4$ réduite est présente en avant de la $M_1$, identifiable uniquement par son alvéole dans le matériel d'Ifri n'Ammar (Fig. 52).

Sur les dents usées, la surface occlusale montre un protoconide hypertrophié et un métaconide comprimé mesio-distalement. De plus, l'entoconide est situé en face de l'hypoconide.

**Dentition supérieure (Tab. 32) :**

L'incisive supérieure est courte et fortement recourbée. Les molaires supérieures ($M^1$-$M^3$) sont allongées dans le sens mésio-distal (Fig. 52). Du côté externe, la vallée (mesoflexus) entre le paracône et le métacône est très ouverte. Du côté lingual, l'hypocône est égal ou plus large que le protocône. La $M^3$ possède un lobe postérieur étroit et très allongé, et la face occlusale présente une forme en 'L' (Fig. 52). Sur plusieurs maxillaires, appartenant probablement à des individus jeunes ou subadultes, une $P^4/DP^4$ réduite existe en avant des $M^1$, représentée uniquement par son alvéole dans le matériel d'Ifri n'Ammar.

À l'âge adulte, les prémolaires lactéales sont perdues sans être remplacées, de sorte que la dentition adulte ne comprend que les molaires ($M^1$-$M^3$) en plus de l'incisive (Vianey-liaud *et al*., 2010 ; Rodrigues *et al*., 2012).

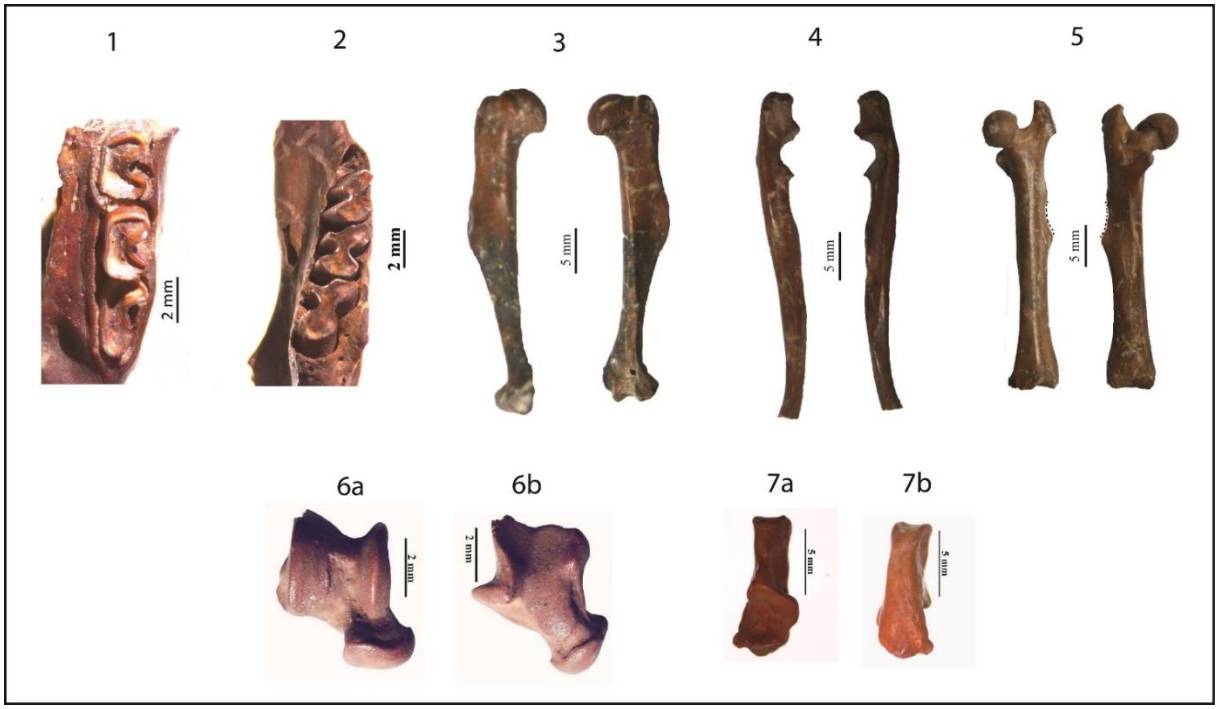



**Fig. 52.** Exemples de restes de *Ctenodactylus gundi (MSA*-OS*)*. 1) série ($M^1$-$M^3$) de dents supérieures gauches (IA03-K15-41b), vue occlusale ; 2) série ($M_1$-$M_3$) de dents inférieures droites (IA20-M15-102) avec l' alvéole de $P_4$ ou $dp_4$ , vue occlusale ; 3) humérus (IA20-M13-98), vues latérale et médiale ; 4) ulna (IA18-P14-43), vues latérale et médiale ; 5) fémur (IA20-P15-101), vues antérieure et postérieure (pointillés sur la photo indiquant une cassure de la tubérosité deltoïdienne) ; 6) talus (IA12-47), vue dorsale (a) et vue plantaire (b) ; 7) calcanéum (IA12-P13-45), vue dorsale (a) et vue plantaire (b). Photos 3, 4, 5 : M. El Radi, INSAP, Maroc).

**Description ostéologique (Fig. 52) :**

Divers restes post-crâniens, tels que des humérus, fémurs, calcanéums, talus et os coxaux, ont été attribués au genre *Ctenodactylus*. En l'absence d'études détaillées sur le squelette des représentants de ce genre au Maroc, nous nous sommes appuyés sur les critères discriminants décrits par Gervais (1876) et Ginot *et al*. (2016). Nous avons également pris en compte la taille plus importante de certains os par rapport à ceux d'autres rongeurs identifiés à Ifri n'Ammar, tels que l'écureuil *Atlantoxerus getulus* et la mérione *Meriones shawi/grandis*.

**Humérus (Tab. 32) :**

L'humérus de *Ctenodactylus* se distingue par les caractéristiques suivantes :

- Une crête ou tubérosité deltoïdienne moins prononcée que chez les autres rongeurs ;
- L'absence du trou épitrochléen à l'extrémité distale ;
- La perforation de la fosse olécranienne, un caractère observé sur plusieurs humérus, appartenant probablement à des jeunes individus. Ceux des adultes ne présentent pas ce trou.

**Fémur (Tab. 33) :**

Les fémurs attribués à *Ctenodactylus* sont proportionnellement plus grands que ceux des autres rongeurs présents sur le site. La tête du fémur est volumineuse, et le troisième trochanter, bien que présent également chez d'autres rongeurs, est rudimentaire.

**Calcanéum (Tab. 35) :**

Selon la description fournie par Ginot *et al*. (2016), le calcanéum de *Ctenodactylus* présente une facette « ectale » courte et convexe, avec une extrémité antérieure latérale projetée latéralement. La facette du sustentaculum tali est petite. Ces deux facettes sont fusionnées, sans limite apparente ni rainure. De plus, le corps de l'os est large, et le processus « péronéal » est modérément développé, positionné distalement, et présente une rainure bien définie.

**Talus (Tab. 36) :**

La trochlée est asymétrique, avec un cou long, nettement dévié médialement. La tête est large et arrondie sur sa partie médiale. Du côté plantaire, les facettes « ectale » et « sustentaculaire » sont fusionnées, formant une surface lisse orientée transversalement. La partie « ectale » de cette surface est légèrement courbée, surtout postérieurement. La surface articulaire de la partie « sustentaculaire » s'étend sur le cou sans atteindre la facette astragalo-naviculaire. La tubérosité médiale plantaire est proéminente et en forme de crochet, s'articulant avec le bord postérieur du sustentaculum. Ces caractéristiques ont été mentionnées par Ginot *et al*. (2016) comme étant typiques du genre *Ctenodactylus*.

**Os coxal :**

Certains os coxaux ont été attribués, avec réserve, au Goundi. Ils présentent une taille relativement grande par rapport à d'autres os coxaux plus petits, qui semblent appartenir aux autres rongeurs présents sur le site d'Ifri n'Ammar.

**Discussion et conclusion :**

La famille Ctenodactylidae ne compte actuellement que cinq espèces réparties en quatre genres différents : *Ctenodactylus* Gray, 1828 ; *Massoutiera* Lataste, 1885 ; *Pectinator* Blyth, 1885 et *Felovia* Lataste, 1886 (Grenot, 1973 ; Hautier, 2010 ; López-Antoñanzas & Knoll, 2011 ; Wilson, 2019). Ces genres sont les seuls représentants africains d'un groupe asiatique tertiaire florissant, qui a connu plusieurs rayonnements adaptatifs successifs tout au long de l'Éocène en Asie, avant de subir une large expansion géographique au Miocène. Cette expansion a atteint la Sardaigne au début du Miocène inférieur et le nord de l'Afrique, probablement au Miocène moyen, via la péninsule arabique où les Ctenodactylinés sont enregistrés dès la fin du Miocène inférieur (Vianey-Liaud *et al*., 2010 ; López-Antoñanzas & Knoll, 2011). Toutes les cinq espèces actuelles de goundis habitent l'Afrique au nord de l'équateur, dont quatre se trouvent dans les régions sahariennes du nord de l'Afrique (*Ctenodactylus gundi*, *Ctenodactylus vali*, *Massoutiera mzabi* et *Felovia vae*), et une, *Pectinator spekei*, est répartie dans la Corne de l'Afrique orientale (López Antoñanzas & Knoll, 2011 ; Wilson, 2019).

Au Maroc, les Ctenodactylinés sont actuellement représentés par un seul genre, *Ctenodactylus*, qui peuple la partie orientale et méridionale du pays (Jaeger, 1971). Ce genre comprend deux espèces :

- *Ctenodactylus gundi* (Rothmann, 1776), également connu sous le nom de goundi de l'Atlas, se trouve dans une bande étroite s'étendant de l'est du Maroc à l'ouest de la Libye, en passant par l'Algérie et la Tunisie (Wilson, 2019). Il occupe principalement les zones rocheuses comportant d'abondantes crevasses sur les versants sud des montagnes de l'Atlas, (e.g., Cassola, 2022 ; Gouat, 2013 ; Gouat & Gouat, 1982 , 1983 , 1984 ; López-Antonanzas & Fabien Knoll, 2011 ; Séguignes, 1979 ; Wilson, 2019). Ce rongeur évolue dans des zones arides, situées entre les environnements désertiques et méditerranéens, où les précipitations annuelles varient généralement de 50 à 400 mm (Aulagnier *et al*., 2017 ; Séguignes, 1979, 1984). Cette espèce mesure environ vingt centimètres (e.g., Grenot, 1973 ; George, 1974 ; Honigs & Greven, 2003) et présente un poids oscillant entre 185g et 396 g (Gouat, 2013).

- *Ctenodactylus vali* Thomas 1902, également connu sous le nom de goundi du Sahara, présente une aire de répartition divisée en deux, l'une dans l'est du Maroc et les régions adjacentes de l'ouest de l'Algérie, et l'autre dans une petite zone de l'ouest de la Libye (Gerrie & Kennerley, 2016 ; Lopez-Antonanzas & Fabien Knoll, 2011 ; Wilson, 2019). Cette espèce habite les fissures des affleurements rocheux dans des environnements semi-désertiques et désertiques. On la trouve principalement dans l'étage bioclimatique saharien, où elle parvient à survivre malgré une pluviométrie annuelle inférieure à 100 mm (Aulagnier *et al*., 2017). Les adultes mesurent moins de vingt centimètres (Gouat, 2013) et ont un poids moyen oscillant entre 160 et 220 g (Grenot, 1973). En comparaison avec *C. gundi*, cette espèce se distingue par sa petite taille et fréquente des zones caractérisées par une aridité plus prononcée (Gouat, 2013 ; Lopez-Antonanzas & Fabien Knoll, 2011).

Les molaires du Ctenodactylidé d'Ifri n'Ammar peuvent être attribuées au genre *Ctenodactylus* en raison de sa formule dentaire (Vianey-Liaud *et al*., 2010) : I 1/1 , P4 ou DP4 1/1, M 3 /3, ainsi qu'un ensemble de caractéristiques décrites par Jaeger (1971) et Vianey-Liaud *et al*. (2010) comme propres à ce genre :

-La réduction de la formule dentaire ;

-l'hypsodontie et la simplification du modèle dentaire formé de deux lobes ;
-L'allongement des molaires supérieures ;
La morphologie des dents et des ossements rapproche le Ctenodactylidé fossile d'Ifri N'Ammar des représentants actuels du genre *Ctenodactylus*, connus au Maroc, notamment *Ctenodactylus gundi* et *Ctenodactylus vali*. La $M^3$, en forme de « L » chez *C. gundi* et en forme de rein chez *C. vali*, a été citée par George, 1982 (in López-Antoñanzas & Fabien Knoll, 2011) comme un critère permettant de distinguer les deux espèces. En effet, la $M^3$ du Ctenodactylidé d'Ifri n'Ammar présente une morphologie identique à celle de *C. gundi*.

En prenant en compte à la fois la morphologie de la $M^3$, la répartition actuelle et les exigences écologiques propres à chacune de ces espèces, nous pouvons rattacher la forme d'Ifri n'Ammar à *Ctenodactylus gundi*, qui est actuellement présent au Maroc, depuis le Haut Atlas oriental jusqu'aux gorges du Todgha, et s'étend vers le nord jusqu'aux environs de Guercif (Aulagnier, 1992).

La comparaison de la forme fossile d'Ifri n'Ammar avec *C. gundi* actuel du Maroc (spécimen n° 141001de l'institut scientifique de Rabat) et avec la même espèce du massif des Aurès en Algérie (Meddour, 2019) montre que la moyenne des mesures des séries dentaires supérieures et inférieures est comparable à celle de *C. gundi* actuel de ces deux zones (Tabs. 30, 31). Concernant les restes post-squelettiques, nous ne disposons pas de matériel de comparaison pour le goundi du Maroc. Les quelques mensurations disponibles portent sur les os longs de *C. gundi* actuel de l'Algérie. Ainsi, à Ifri n'Ammar, la moyenne de la longueur de l'humérus (=32,22) entre dans l'intervalle de variation de la forme actuelle connue dans le massif de l'Aurès en Algérie (min=23,4 et max=35,6) (Tab. 32) tandis que les quelques fémurs complets d'Ifri n'Ammar ont une longueur moyenne (= 42,48) plus grande que celle de *C. gundi* d'Algérie (=36,7) (Tab. 33). Les talus et les calcanéums (Tabs. 35,36) ont été mesurés et attribués à *C. gundi* sur la base de caractères morphologiques cités par Ginot *et al*. (2016).

À l'état fossile, la sous-famille des Ctenodactylinae est représentée au Maroc par plusieurs genres. Au Miocène moyen, on trouve les genres *Metasayimys* et *Africanomys* dans les sites de Beni Mellal (Lavocat, 1961), Pataniak 6 (Jbel Irhoud, Jaeger, 1977) et Aït Kandoula (Benammi, 2006). Le genre *Africanomys* est également signalé au Miocène moyen de Jebel Rhassoul (Benammi, 1997 ; 2006) et au Miocène supérieur d'Oued Zra (Moyen Atlas, Jaeger, 1977). Le genre *Irhoudia* est mentionné dans le Miocène final de Lissasfa (Geraads, 1998, 2002), dans les sites d'Ahl al-Oughlam, correspondant à la transition Pliocène-Pléistocène (Geraads, 1985), dans le site Plio-Pléistocène de Guefaït 4, dans l'est du Maroc (Parés *et al*., 2023) ainsi que dans le Pléistocène inférieur de Jebel Irhoud (Irhoud ocre ; Jaeger, 1971).

Des restes attribués au genre actuel *Ctenodactylus (Ctenodactylus* sp.) ont été signalés dans les niveaux du Pléistocène supérieur de la grotte de Taforalt (Bouzouggar *et al*., 2007) et dans l'Holocène du site d'El Guenfouda (López-García *et al*., 2013 ; Mhamdi, 2023).

D'un point de vue écologique, le gundi de l'Atlas est un petit mammifère diurne et herbivore. Il fréquente les habitats rocheux, évite les forêts et la végétation dense, et préfère les sites avec une végétation clairsemée (Gouat & Gouat, 1983 ; Séguignes, 1983).

| | N | L min-max | Moy. | S | l min-max | Moy. | S |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Ctenodactylus gundi* d'Ifri n'Ammar | | | | | | | |
| $M^1$ | 17 | 2,43-3,00 | 2,71 | 0,15 | 1,50-2,38 | 2,05 | 0,15 |
| $M^2$ | 37 | 2,44-3,14 | 2,83 | 0,16 | 1,80-2,47 | 2,03 | 0,13 |
| $M^3$ | 36 | 2,58-3,89 | 3,40 | 0,25 | 1,48-2,15 | 1,88 | 0,14 |
| Longueur série $M^1$-$M^3$ | 7 | 8,91-10,87 | 9,73 | 0,45 | - | - | - |
| *Ctenodactylus gundi* actuel (Maroc) [a] | | | | | | | |
| $M^1$ | 1 | 3,2 | - | - | 2,4 | - | - |
| $M^2$ | 1 | 3,4 | - | - | 2,5 | - | - |
| $M^3$ | 1 | 4 | - | - | 2 | - | - |
| Longueur série $M^1$-$M^3$ | 1 | 11 | - | - | - | - | - |
| *Ctenodactylus gundi* actuel (Algérie) [b] | | | | | | | |
| Longueur série $M^1$-$M^3$ | 89 | 8,57-10,79 | 9,73 | 0,29 | - | - | - |

**Tab. 30.** Dimensions des molaires supérieures et des séries supérieures $M^1$-$M^3$ de *Ctenodactylus gundi* : *a*- spécimen n° 141001 (Institut scientifique de Rabat-Maroc), b- D'après Meddour, 2019.

| | N | L min-max | Moy. | S | l min-max | Moy. | S |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Ctenodactylus gundi* d'Ifri n'Ammar | | | | | | | |
| $M_1$ | 15 | 2,63-2,96 | 2,79 | 0,10 | 1,97-2,71 | 2,38 | 0,20 |
| $M_2$ | 24 | 2,2-3,57 | 3,03 | 0,33 | 1,96-3,06 | 2,72 | 0,24 |
| $M_3$ | 7 | 3,52-4,1 | 3,85 | 0,24 | 2,06-2,83 | 2,67 | 0,25 |
| Longueur série $M_1$-$M_3$ | 7 | 9,31-11,41 | 10,46 | 0,67 | - | - | - |
| *Ctenodactylus gundi* actuel (Maroc) [a] | | | | | | | |
| $M_1$ | 1 | 3,1 | - | - | 2,6 | - | - |
| $M_2$ | 1 | 3,5 | - | - | 3 | - | - |
| $M_3$ | 1 | 4,5 | - | - | 3,1 | - | - |
| Longueur série $M_1$-$M_3$ | 1 | 11,5 | - | - | - | - | - |
| *Ctenodactylus gundi* actuel (Algérie) [b] | | | | | | | |
| Longueur série $M_1$-$M_3$ | 89 | 9,77-11,19 | 10,45 | 0,28 | - | - | - |

**Tab. 31.** Dimensions (en mm) des molaires inférieures et des séries inférieures $M_1$-$M_3$ de *Ctenodactylus gundi* : a- spécimen n° 141001 (Institut scientifique de Rabat-Maroc), b- D'après Meddour, 2019.

| | **Humérus** | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | N | L min-max | Moy. | S | N | DT prox. min-max | Moy | S | N | DT dist. min-max | M | S |
| Ifri n'Ammar | 10 | 29,82-33,53 | 32,22 | 1,14 | 21 | 6,93-8,08 | 7,35 | 0,26 | 100 | 6,33-7,77 | 7,01 | 0,27 |
| *Ctenodactylus gundi* actuel *(*Algérie*)* [1] | 89 | 23,4-35,6 | 29,4 | 1,1 | - | - | - | - | - | - | - | - |

**Tab. 32.** *Ctenodactylus gundi* : Dimensions comparées (en mm) des humérus. 1- D'après Meddour, 2019.

| | Fémur | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | N | L min-max | Moy. | S | N | DT prox. min-max | Moy. | S | N | DT dist. min-max | M | S |
| Ifri n'Ammar | 2 | 42,32-42,63 | 42,48 | - | 15 | 8,95-10,5 | 9,73 | 0,46 | 13 | 8,14-8,99 | 8,68 | 0,24 |
| *Ctenodactylus gundi* actuel *(*Algérie*)* [1] | 89 | 31,5-39,8 | 36,7 | 1,3 | | | - | - | - | - | - | - |

**Tab. 33.** *Ctenodactylus gundi* : Dimensions comparées (en mm) des fémurs.1- D'après Meddour, 2019.

| | Ulna | | | |
|---|---|---|---|---|
| | L | | | |
| Ifri n'Ammar<br>IA18- N14<br>IA18- L14- 91 | 35,2<br>35,18 | | | |
| *Ctenodactylus gundi* actuel *(*Algérie*)* [1] | N= 89 | L<br>Min-max<br>25,3-35,2 | Moy.<br>32,2 | S<br>1,7 |

**Tab. 34.** *Ctenodactylus gundi* : Dimensions comparées (en mm) des ulna. 1- D'après Meddour, 2019.

| | Calcanéum | | | |
|---|---|---|---|---|
| | N | L<br>Min-max | Moy. | S |
| Ifri n'Ammar | 58 | 9,22-10,91 | 10,22 | 0,43 |

**Tab. 35.** *Ctenodactylus gundi* : Dimensions (en mm) des calcanéums.

| | Talus |
|---|---|
| | L |
| Ifri n'Ammar<br>IA12- 47<br>IA17-O14- 83 | 5,3<br>5,44 |

**Tab. 36.** *Ctenodactylus gundi* : Dimensions des talus.

**Famille Hystricidae Burnett, 1830**

**Sous-famille Hystricidae Burnett, 1830**

**Genre *Hystrix* Linné, 1758**

**Espèce *Hystrix cristata* Linné, 1758**

**Liste de matériel :**

Une molaire inferieure (IA03-F12-35), récoltée dans le niveau *MSA*-OS.

**Description :**

Il s'agit d'une molaire inférieure ($M_1$ ou $M_2$) présentant la même morphologie que celle de l'actuel *Hystrix cristata*, avec une surface occlusale plate et un émail formant des replis.




**Fig. 53.** *Hystrix cristata* : molaire d'Ifri n'Ammar, vue occlusale.

**Comparaison :**

Les caractéristiques morphologiques de la molaire correspondent à celles de la sous-famille des Hystricidae. Les dimensions de cette dent (Tab. 37) sont comparables à celles *d'Hystrix cristata*, signalées dans les sites de Doukkala II (Pléistocène supérieur, Michel 1989) et de Kehf el Baroud (Holocène, Mouhsine 1994).

| | Longueur | Largeur |
|---|---|---|
| **Ifri n'Ammar**<br>$M_1$ ou $M_2$<br>IA03-F12-35-*MSA*-OS | 8,79 | 7,27 |
| **Doukkala II** [1]<br>$M_1$<br>*Hystrix cristata*<br>85-DK-H28<br>*Hystrix* sp.<br>85-DKII-H101 | <br><br><br>7,6<br>8,6 | <br><br><br>6,3<br>7,2 |
| **Kehf el Baroud** [2]<br>$M_1$<br>Salle principale<br>H16-398 | 8,5 | 6,5 |

**Tab. 37.** *Hystrix* : Dimensions comparées (en mm) des molaires inferieures.1- d'après Michel, 1989 ; 2- d'après Mouhsine, 1994.

**Conclusion :**

L'unique molaire d'Ifri n'Ammar, par sa morphologie et sa taille, peut être rapprochée de l'espèce actuelle *Hystrix cristata*.

Le genre *Hystrix* n'est mentionné au Maroc qu'à partir de la transition Plio-Pléistocène à Ahl al Oughlam, où l'espèce *Hystrix* sp. a été identifiée (Geraads, 1995). De plus, *Hystrix cristata* est signalée au Pléistocène moyen aux carrières Thomas 1 (Geraads *et al*., 2010), à Irhoud hominidés (Amani, 1991), ainsi que dans des niveaux rattachés au Pléistocène supérieur, comme à la grotte des Félins (Geraads *et al*., 2010), El Harhoura 1 (Aouraghe, 2001), El Harhoura 2 (Stoetzel *et al*., 2012), Doukkala II (Michel, 1989), et également dans des niveaux de l'Holocène, tels qu'à Kehf el Baroud (Mouhsine, 1994) et El Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010).

*Hystrix cristata* se rencontre en Italie, en Sicile et le long de la côte méditerranéenne d'Afrique du Nord jusqu'au nord du Zaïre et de la Tanzanie (Amori & Angelici, 1992). Cette espèce est relativement répandue au Maroc, où elle colonise divers milieux tels que les massifs forestiers et les steppes (Aulagnier et Thevenot, 1986). De mœurs nocturnes, le porc-épic vit en groupes familiaux peu nombreux (7 ou 8 individus) dans de longs terriers (Michel & Wengler, 1993).

## RODENTIA indéterminés

Parmi les rongeurs, seuls les restes post-squelettiques de *Ctenodactylus gundi* et quelques ossements d'*Atlantoxerus getulus* (humérus, fémur et calcanéum) ont pu être attribués de manière spécifique, en raison de leurs caractéristiques morphologiques distinctives, telles que décrites par des auteurs comme Gervais (1876) et Ginot *et al*. (2016). Plusieurs autres ossements post-crâniens ne correspondant pas à ces espèces, ainsi que des incisives fragmentaires provenant de l'unité *Lower* OI, ont été regroupés dans la catégorie des Rodentia indéterminés, probablement attribuables à d'autres rongeurs présents dans le site d'Ifri n'Ammar. Le tableau ci-dessous recense uniquement les restes exhumés des niveaux attribués au *MSA*. Ceux du *LSA*, issus de trois échantillons tamisés à l'eau (lots 22-23, maille du tamis = 1 mm), ne se composent que de six ossements post-crâniens. Plusieurs autres ossements post-crâniens, provenant des anciennes fouilles (lot pré-21), n'ont pas été retrouvés parmi le matériel d'Ifri n'Ammar conservé dans les réserves de l'INSAP.

**Liste de matériel :**

| | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|
| | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Mandibules | - | - | - | 1 |
| Maxillaires | - | - | - | 2 |
| Incisives | - | - | - | 64 |
| Molaires | - | - | - | 2 |
| Fémurs | 24 | 104 | - | 22 |
| Tibio-fibula | 9 | 77 | - | 24 |
| Pelvis | 11 | 59 | - | 8 |
| Calcanéum | - | 5 | - | 10 |
| Talus | - | 1 | - | 2 |
| Humérus | 16 | 61 | - | 7 |
| Radius | 1 | 16 | - | 4 |
| Ulna | 4 | 28 | - | 13 |
| Scapula | 3 | 28 | - | 3 |
| Côtes+Sacrum | 1 | 17 | - | 3 |
| Métapodes+Phalanges | 9 | 123 | - | 46 |
| Vertèbres | 20 | 306 | - | **47** |
| **Total** | **98** | **825** | **-** | **258** |

**Tab. 38.** Liste du matériel fossile attribué à Rodentia indéterminés.

**Ordre LAGOMORPHA Brandt, 1855**

**Famille Leporidae Gray, 1821**

**Genre *Lepus* Linné, 1758**

**Espèce *Lepus* cf. *capensis* Linné, 1758**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Maxillaires | 2 | 4 | 2 | 9 | 1 | |
| Mandibules | 2 | 3 | 1 | | | |
| Incisives | | | | | | |
| Dents isolées | 3 | 1 | | 11 | | 2 |
| Atlas | 1 | 1 | | 2 | | |
| Autres vertèbres | | | | 32 | | 3 |
| Scapula | 1 | | | 12 | | 2 |
| Humérus | 4 | 1 | | 7 | 1 | 3 |
| Radius | | | | 3 | | 1 |
| Ulna | 1 | | | 1 | | |
| Métacarpien | | | 2 | 64 | 6 | 1 |
| Sacrum | | 1 | | 3 | | |
| Pelvis | 1 | | 1 | 12 | 1 | |
| Fémur | 1 | | 2 | 15 | | 2 |
| Patella | | | | 4 | | |
| Tibio-fibula | 3 | 1 | 1 | 7 | | 1 |
| Calcanéum | 4 | 2 | 9 | 17 | 2 | 3 |
| Talus et autres os de tarse | 5 | | 2 | 10 | | |
| Métatarsien | 7 | | 7 | 6 | | 1 |
| Côte | | | | 2 | | |
| Métapodes indet. | 3 | 4 | 3 | 43 | 2 | 3 |
| Phalanges | 3 | 1 | | 18 | | |
| **Total** | **41** | **19** | **30** | **278** | **13** | **22** |

**Tableau 39.** Liste du matériel fossile attribué à *Lepus* cf. *capensis.*

**Description :**

Pour différencier les restes odontologiques et ostéologiques entre le lapin et le lièvre, nous nous sommes appuyés sur les travaux de Callou (1997). Dans sa diagnose, en plus de nouveaux critères qu'elle a pu identifier, Callou (1997) a repris les caractères distinctifs des deux genres mentionnés dans des études antérieures, notamment celles de Lesbre (1892), Donard (1982), Peltier (1985), Naylor (1987), et Marzin-Naylor (1988).

Parmi les caractéristiques morphologiques relevées par ces auteurs, certaines sont présentes sur les restes de léporidés d'Ifri n'Ammar et nous ont permis de les attribuer au genre *Lepus* :

- Les antéroconides lingual et vestibulaire de la troisième prémolaire inférieure sont dissymétriques (une seule $P_3$ est préservée à Ifri n'Ammar, Fig. 54. a).

- La présence au niveau de la face ventrale de la scapula, d'une surface non articulaire relativement plane (Fig. 54. b). Cette surface n'existe pas chez le lapin ;
- Sur l'extrémité distale de l'humérus, la trochlée est bordée médialement par un tubercule émoussé, moins proéminent que celui du lapin (Fig. 54. c) ;
- En face crâniale, les sillons situés à l'extrémité distale de la diaphyse du radius sont peu profonds, à l'instar de ceux observés chez le lièvre ;
- En vue caudale, le bord distal de la surface articulaire du tibia présente, dans sa partie latérale, un léger ressaut caractéristique (Fig. 54. d) ;
- Sur les extrémités distales des fémurs, la lèvre médiale de la trochlée distale est plus courte que la lèvre latérale.

Quant aux autres restes osseux, notamment les calcanéums, les talus et les métapodes (métacarpiens et métatarsiens), aucun caractère anatomique spécifique ne permet de différencier *Lepus* et *Oryctolagus*.

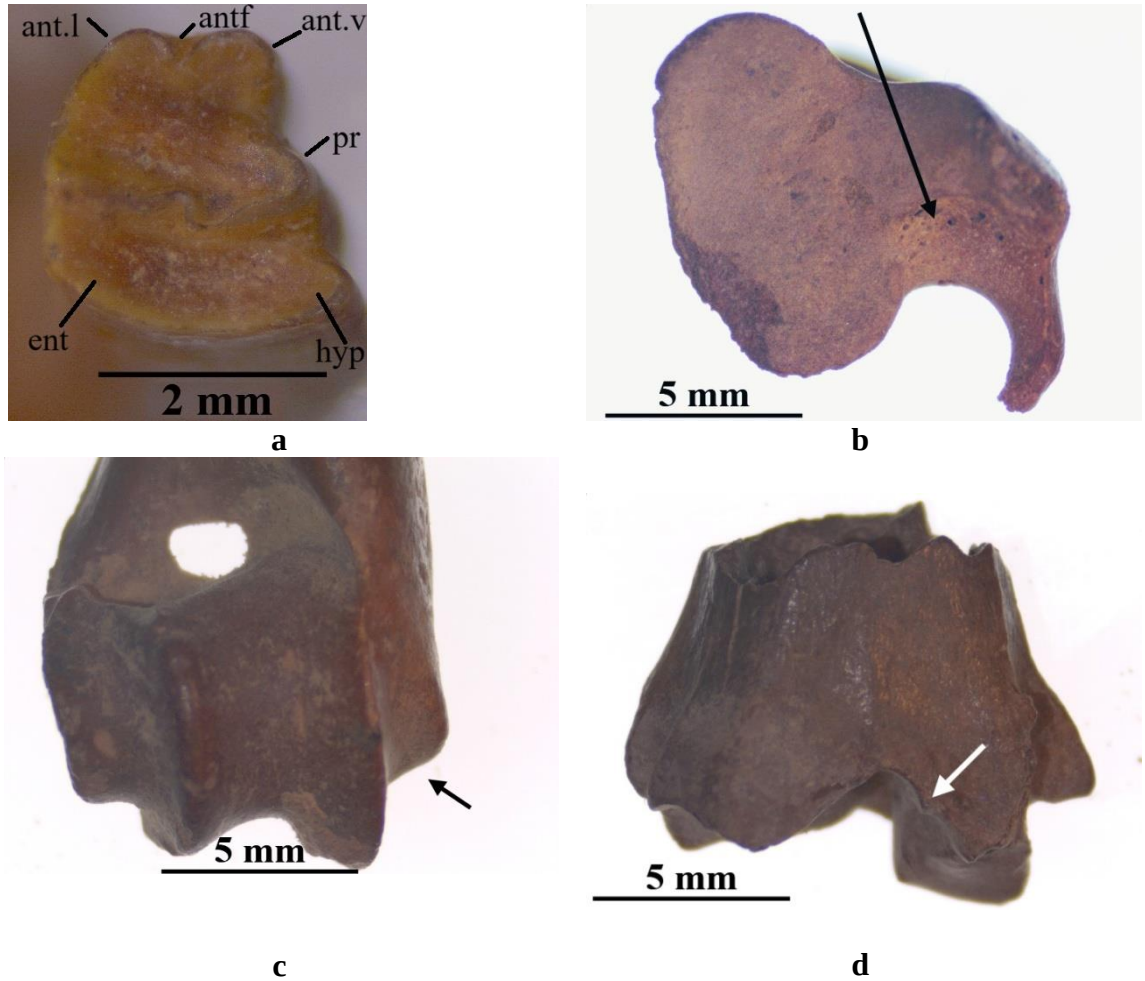



**Fig. 54.** Quelques caractères distinctifs des éléments osseux de *Lepus* cf. *capensis* d'Ifri n'Ammar. a) $P_3$ droite (IA12-O13-45-*MSA*-OS), vue occlusale ; b) Scapula, vue ventrale (IA13-N12-68-*MSA*-OS) ; c) extrémité distale de l'humérus droit, vue crâniale (IA21-P14-112-*MSA*-OI) ; d) extrémité distale de tibia (IA17-L12-83-*MSA*-OS), vue caudale. Terminologie dentaire de la $P_3$ d'après Callou (1997) ; ant. l : antéroconide lingual ; ant. v : antéroconide vestibulaire ; antf : antéroflexide ; pr : protoconide ; hyp : hypoconide ; ent : entoconide.

**Discussion :**

Les lagomorphes actuels sont représentés au Maroc par la famille Leporidae avec les espèces suivantes : *Lepus capensis* et *Oryctolagus cuniculus*, largement répandues à travers le pays (Petter & Saint-Girons, 1972 ; Aulagnier & Thévenot, 1986 ; Aulagnier, 1992 ; Aulagnier *et al*., 2008), ainsi que *Lepus microtis*, mentionné dans le sud du Sahara marocain et dans l'ouest de l'Algérie (Aulagnier & Thévenot, 1986 ; Wilson & Reeder, 2005 ; Aulagnier *et al*., 2008).

Le léporidé d'Ifri n'Ammar peut être rapproché du genre *Lepus* sur la base des caractéristiques morphologiques de la $P_3$ et des ossements post-crâniens (scapula, humérus, fémur et tibia). La $P_3$ (DMD = 2,74 mm ; DVL = 2,79 mm), bien que présentant une morphologie similaire à celle de *Lepus*, est nettement plus petite que celle de *Lepus* cf. *capensis* d'El Harhoura I, de *Lepus capensis* actuel et même du lapin *Oryctolagus cuniculus* actuel (Fig. 55). En se basant uniquement sur la morphologie de cette dent, dont les caractéristiques sont déterminantes pour son attribution à *Lepus*, nous pouvons la rattacher à *Lepus* cf. *capensis*. Les données métriques des ossements post-crâniens, rapportées dans les tableaux 40 à 56, confirment le rattachement de la forme d'Ifri n'Ammar à *Lepus*. En effet, les dimensions de ces restes, notamment celles de l'humérus, du radius et de la première vertèbre sacrée, se situent dans l'intervalle de variation de *Lepus* cf. *capensis* d'El Harhoura et des lièvres d'Europe, à savoir *Lepus europaeus*.

Les dimensions d'un calcanéum (IA09-P14 -6) provenant des niveaux supérieurs de l'abri d'Ifri n'Ammar (Tab. 48) sont particulièrement plus grandes en comparaison avec les autres calcanéums du même site et de ceux associés au lièvre d'El Harhoura 1. Les dimensions de ce calcanéum se situent dans le domaine de variation du *Lepus europaeus* actuel.

**Conclusion**

Les données morphologiques de la $P_3$ et des ossements du léporidé d'Ifri n'Ammar correspondent à celles du lièvre *Lepus capensis*, une forme actuelle largement répandue au Maroc, occupant tous les étages bioclimatiques, du sub-humide au saharien (Aulagnier, 1992). Le lièvre privilégie les prairies et les habitats ouverts, y compris la savane et les environnements semi-désertiques (Kingdon, 2015).

Au Maroc, des restes attribués à *Lepus capensis* ont été mentionnés dans les niveaux du Pléistocène moyen de la grotte des Rhinocéros (Geraads, 1994), ainsi que dans plusieurs sites du Pléistocène supérieur et de l'Holocène tels qu'El Harhoura I (Aouraghe *et al*., 2012) et El Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010).

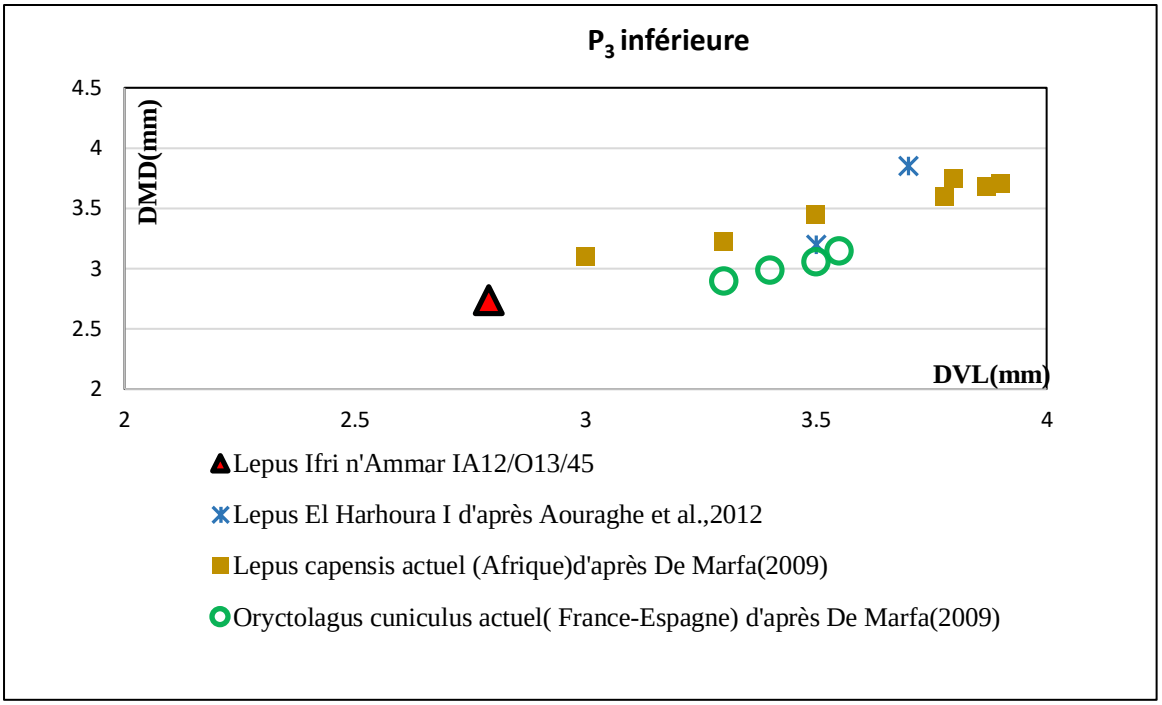



**Fig. 55.** Représentation graphique des $P_3$ inférieures de *Lepus* et d'*Oryctolagus* fossiles et actuels selon les DMD et DVL, DMD=diamètre mésio-distal, DVL=diamètre vestibulo-lingual.

| Humérus : extrémité distale | DT distal. max | DT trochlée | DAP distal. max |
|---|---|---|---|
| *Lepus* Ifri n'Ammar *(LSA)* (n=4) | Min- max<br>9-9,8<br>Moy=9,45 | - | Min- max<br>7,5-7,6<br>Moy=7,52 |
| *Lepus* Ifri n'Ammar<br>IA20-P14-102 (*MSA*-OS)<br>IA21-P14-112(*MSA*-OI)<br>n=3 | 10 ,07<br>Min- max<br>9-11,3<br>Moy=10,1 | 4,73<br>Min- max<br>5-5,5<br>Moy=5,16 | 7,58<br>Min- max<br>6,7-8,4<br>Moy=7,56 |
| *Lepus* El Harhoura 1 [2]<br>(n=12) | Min- max<br>9,7-11<br>Moy=10,4 | Min- max<br>3,9-4,9<br>Moy=4,4 | Min- max<br>7,4-8,4<br>Moy=7,8 |
| *Lepus europaeus* actuel<br>Lièvre d'Europe (n=3) [3] | Min- max<br>11,40-12,90 | - | - |
| *Lepus capensis* actuel<br>Lièvre d'Afrique du Nord<br>(n=1)[3] | 8,25 | - | - |
| *Oryctolagus cuniculus* actuel<br>Lapin d'Europe (n=6) [3] | Min- max<br>7,60-9,98 | - | - |

**Tab. 40.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des humérus, DT=diamètre transverse, DAP=Diamètre antéro-postérieur, n= effectif, moy= moyenne. 1- D'après Mouhsine (2003) ; 2- D'après Aouraghe *et al.* (2012) ; 3- D'après De Marfà (2009).

| Radius : extrémité distale | DT distal | DAP distal |
|---|---|---|
| *Lepus* Ifri n'Ammar IA13-N12-65 (*MSA*-OS) | 8,17 | 4,41 |
| *Lepus* El Harhoura 1(n=7) [1] | Min- max 7,5-8,3 Moy=7,5 | Min- max 4,6-5,7 Moy=5,1 |
| *Lepus europaeus* actuel Lièvre d'Europe (n=5) [2] | Min- max 9,6-10,5 | - |
| *Oryctolagus cuniculus* actuel Lapin d'Europe (n=8) [3] | Moy=6,10 | Moy=4,40 |

**Tab. 41.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) de l'extrémité distale de radius, DT=diamètre transverse, DAP=Diamètre antéro-postérieur, n=effectif, moy=moyenne. 1- D'après Aouraghe *et al*. (2012) ; 2- D'après Donard (1982) ; 3- D'après Sych (1968) in Desclaux (1992).

| Sacrum/première vertèbre sacrée | DT | DAP distal |
|---|---|---|
| *Lepus* Ifri n'Ammar IA13-O12-61 (*MSA*-OS) | 37,48 | 12,61 |
| Lièvre [1] | Min- max 36-40 | Min- max 12 |
| Lapin [1] | 25-30 | 11 |

**Tab. 42.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) de la première vertèbre sacrée, DT=diamètre transverse, DAP=Diamètre antéro-postérieur. 1- D'après Lesbre (1892).

| Os coxal | Longueur acétabulum | Largeur acétabulum |
|---|---|---|
| *Lepus* Ifri n'Ammar IA20-N12-101(*MSA*-OS) | 10,83 | 9,29 |
| *Lepus* El Harhoura 1 (n=4) [1] | Min- max 8,5-10,8 Moy=10,1 | Min- max 8 -9,84 Moy=9,1 |

**Tab. 43.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) de l'os coxal, n=effectif, moy=moyenne.

1-D'après Aouraghe *et al*. (2012).

| Fémur : extrémité distale | DT distal max. | DT fosse interc. |
|---|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>n=3 (2 individus juvéniles) | Min- max<br>13,62-14,96<br>Moy=14,33 | Min- max<br>4,41-5,3<br>Moy=4,85 |
| *Lepus* El Harhoura 1(n=8)[1] | Min- max<br>16,1-17,3<br>Moy=17 | Min- max<br>4,5-6,9<br>Moy=5,5 |
| *Lepus capensis* actuel<br>Lièvre d'Afrique du Nord<br>(n=2)[2] | Min- max<br>13,50-13,80 | - |
| *Oryctolagus cuniculus* actuel<br>Lapin d'Europe (n=6)[2] | Min- max<br>12,18-14,20 | - |

**Tab. 44.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) de l'extrémité distale de fémurs, DT=diamètre transverse, DT fosse interc.=Diamètre transversal fosse intercondylienne, n= effectif, moy=moyenne.

1- D'après Aouraghe *et al*. (2012) ; 2- D'après De Marfà (2009).

| Patella | Longueur | Largeur |
|---|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar *(MSA*-OS)<br>(n=4) | Min-max<br>10,16-11,57<br>Moy=10,67 | Min- max<br>5,21-5,52<br>Moy=5,35 |

**Tab. 45.** *Lepus* : dimensions (en mm) des patellas, n=effectif, x=moyenne.

| Tibia | DT proximal | DAP proximal | DT distal max. | DAP distal max. |
|---|---|---|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar (*LSA*)<br>n=2 | 15,2-15,3 | 16,8 | - | - |
| Ifri n'Ammar (*LSA*)<br>n=2 | - | - | 11,8-12,4 | 7,8-7,9 |
| Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>(n=3) | Min-max<br>14,7-16,28<br>Moy=15,55 | Min-max<br>16,34-16,94<br>Moy=16,94 | - | - |
| Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>(n= 3) | - | - | Min -max<br>11,62-12,15<br>Moy=11,88 | Min -max<br>7,23-8,2<br>Moy=7,71 |
| *Lepus* El Harhoura 1[1]<br>(n=12) | 16,9-18,8<br>Moy=17,5 | 18-19,5<br>Moy=18,5 | 12,2-14,6<br>Moy=13,6 | 7,8-9,5<br>Moy=8,5 |

**Tab. 46.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des tibias, n=effectif, moy=moyenne.

1-D'après Aouraghe *et al*. (2012).

| Talus | Longueur totale | Largeur |
|---|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar (*LSA*)[1]<br>(n=4) | Min-max<br>12,7-13,7<br>Moy=13,3 | Min-Max<br>6,2-6,9<br>Moy =6,6 |
| Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>IA11-P14-38 | 13,05 | 5,30 |
| *Lepus capensis* actuel<br>Lièvre d'Afrique du Nord (n=1)[2] | 10,87 | - |

**Tab. 47.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des talus, n=effectif. 1- D'après Mouhsine (2003). 2- D'après De Marfà (2009).

| Calcanéum | Longueur totale | Largeur |
|---|---|---|
| Lepus<br>Ifri n'Ammar (*LSA*)[1]<br>IA-02-K15-17<br>IA02-K12-23<br>IA09 - P14 -6<br>Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>IA03-I16-29<br>IA20-M15-102<br>IA20-M14-107 | <br><br>26<br>26<br>32,5<br><br>27,2<br>28,47<br>28,04 | <br><br>8,5<br>8,8<br>12,2<br><br>8,5<br>10,76<br>10,04 |
| *Lepus* El Harhoura 1(n=14)[2] | Min-Max<br>25,9-30,4<br>Moy=27,9 | Min-Max<br>9,7-12<br>Moy=10,7 |
| *Lepus europaeus* actuel<br>Lièvre d'Europe (n=6)[3] | 28,18-35,60 | - |
| *Lepus capensis* actuel<br>Lièvre d'Afrique du Nord (n=1)[3] | 23,49 | - |
| *Oryctolagus cuniculus* actuel<br>Lapin d'Europe (n=21)[3] | 18,75-24,90 | - |

**Tab. 48.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des calcanéums, n=effectif, moy=moyenne.

1-D'après Mouhsine (2003) ; 2- D'après Aouraghe *et al*. (2012) ; 3- D'après De Marfà (2009).

| Naviculaire | Epaisseur |
|---|---|
| *Lepus* Ifri n'Ammar<br>IA15-P13-77(*MSA*-OS) | 8,72 |
| *Lepus capensis* actuel<br>Lièvre d'Afrique du Nord (n=1) [1] | 8,29 |

**Tab. 49.** *Lepus :* dimensions comparées (en mm) des naviculaires, n=effectif.1- D'après De Marfà (2009).

| Métacarpien I | Longueur |
|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>(n=3) | <br>14,57-15,66<br>Moy=14,97 |

**Tab. 50.** *Lepus* : dimensions (en mm) des métacarpiens I d'Ifri n'Ammar, n=effectif, moy=moyenne.

| Métacarpien II | Longueur |
|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>(n=2) | 24,07-26,96 |

**Tab. 51.** *Lepus* : dimensions (en mm) des métacarpiens II, n=effectif.

| Métacarpien III | Longueur |
|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>(n=11) | 23,97-27,72<br>Moy=25,58 |

**Tab. 52.** *Lepus* : dimensions (en mm) des métacarpiens III, n=effectif, moy=moyenne.

| Métacarpien IV | Longueur |
|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>(n=19) | <br>21,26-29,67<br>Moy=24,61 |

**Tab. 53.** *Lepus* : dimensions (en mm) des métacarpiens IV, n=effectif, moy=moyenne.

| Métacarpien V | Longueur |
|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>(n=1) | <br><br>13,59 |

**Tab. 54.** *Lepus* : dimensions (en mm) des métacarpiens V, n= effectif. 1- D'après Desclaux (1992).

| Métatarsien II | Longueur |
|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>(n=1) | 32,07 |
| *Lepus capensis* actuel<br>Lièvre d'Afrique du Nord (n=1) [1] | 39,11 |

**Tab. 55.** *Lepus* : Dimensions comparées (en mm) des métatarsiens II, n=effectif. 1- D'après De Marfà (2009).

| Phalange I | L | DAPP | DTP | DTD |
|---|---|---|---|---|
| *Lepus*<br>Ifri n'Ammar (*LSA*) [1]<br>(n=2)<br>Ifri n'Ammar (*MSA*-OS)<br>(n=3) | <br>Min- max<br>18-20,4<br>Min- max<br>18-22,2<br>Moy=19,4 | <br>Min- max<br>4<br>Min- max<br>4,5-4,8<br>Moy=4,7 | <br>Min –max<br>4,6-5<br>Min- max<br>5-5,2<br>Moy=5,06 | <br>Min- max<br>3,6<br>Min- max<br>3,5-3,8<br>Moy=3,7 |

**Tab. 56.** *Lepus* : dimensions (en mm) des phalanges I, n=effectif, moy=moyenne. 1- D'après Mouhsine (2003).

**Ordre EULIPOTYPHLA Waddell Okada & Hasegawa, 1999**

**Famille Soricidae Fisher, 1814**

**Sous-famille Crocidurinae Milne-Edwards, 1872**

**Genre *Crocidura* Wagler, 1832**

***Crocidura* cf. *russula* Hermann, 1780**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Maxillaire | | | | | | 1 |
| mandibule | | | | 5 | | 15 |
| Incisive isolée | | | | 4 | | 9 |
| Prémolaire isolée | | | | 1 | | |
| Molaire sup. isolée | | 1 | 1 | 1 | | 7 |
| Molaire inf. isolée | | | | | | 5 |
| **Total** | | **1** | **1** | **11** | | **37** |

**Tab. 57.** Liste du matériel fossile attribué à *Crocidura* cf. *russula*.

Cinq espèces de crocidures sont actuellement connues au Maroc : *Crocidura lusitania, Crocidura russula, Crocidura tarfayansis, Crocidura viaria* et *Crocidura whitakeri* (Aulagnier & Thevenot 1986 ; Aulagnier *et al*., 2008 ; Hutterer, 1986 ; Nicolas *et al*., 2015). *Crocidura lusitania, C. viaria* et *C. tarfayansis* sont des espèces des régions atlantiques situées au sud de la région de Doukkala et du Haut Atlas (Aulagnier & Thevenot 1986). *C. whitakeri*, endémique du Maghreb, serait présente au Maroc dans toutes les régions situées au nord de l'Anti-Atlas, à l'exception des Hauts Plateaux du Maroc oriental et de la péninsule tingitane (Aulagnier, 1987). *C. russula* est répartie dans le sud-ouest de l'Europe et au Maroc, de la péninsule de Tingitane jusqu'au Haut Atlas, mais elle semble absente des hauts plateaux du Maroc oriental et de la région pré-saharienne, située au sud du Haut-Atlas marocain (Nicolas *et al*., 2015).

**Description :**

Les restes dentaires des Soricidae d'Ifri n'Ammar ont été identifiés comme appartenant au genre *Crocidura*. En effet, les dents blanches, sans pigmentation rouge aux extrémités, excluent l'appartenance de ces restes au genre *Sorex*. Les Sorex possèdent des dents fortement colorées en rouge, des incisives inférieures multilobées, et cinq unicuspides sur chaque hémi-maxillaire (Jammot, 1977 ; Reumer, 1984).

Pour une description détaillée des caractères dentaires distinctifs des différentes espèces de crocidures, nous renvoyons le lecteur aux travaux de Vesmanis & Vesmanis (1980), Poitevin (1984), Hutterer (1986), et Aulagnier (1987). À Ifri n'Ammar, les restes attribués au genre *Crocidura* sont peu nombreux et se limitent à quelques maxillaires, mandibules, ainsi qu'à des incisives et molaires isolées.

La mandibule est un élément suffisamment caractéristique pour permettre une attribution spécifique, d'après les caractères cités par Poitevin (1984), qui mentionne notamment le critère de la constriction bien marquée du cingulum externe sous $M_2$ comme étant caractéristique de *C. russula.*

Quelques mandibules d'Ifri n'Ammar, bien que fragmentaires, montrent effectivement cette constriction du cingulum externe sous $M_1$ et $M_2$ (Fig. 56. a). Stoetzel (2009), dans son étude des Crocidures (*Crocidura* spp.) d'El Harhoura 2, a indiqué que ce critère ne s'applique pas aux populations marocaines de Crocidures, en soulignant notamment une grande variabilité chez *Crocidura russula* (Stoetzel, 2009). Sur une mandibule droite (IA03-K12-36), le cingulum sur le bord externe de la $M_2$ conservée est plus ou moins droit (Fig. 56. b).

Les fragments de mandibules se caractérisent également par des incisives inférieures qui présentent une extrémité apicale retournée vers le haut (56. c et d), ainsi qu'une surface dorsale avec une seule cuspide postérieure bien individualisée. Le trou mentonnier sur ces mandibules est situé sous la partie postérieure de $P_4$.

Les incisives supérieures sont pointues, avec un talon bien développé et un cingulum postéro-labial bien marqué (Fig. 56. e, f). La $P^4$ présente, en vue latérale, un parastyle nettement détaché du paracône, et en vue occlusale, le protocône est situé près de la bordure linguale de la dent (Fig. 56. g, h). Les quelques molaires supérieures ($M^1$ ou $M^2$) sont plus larges que longues, le métacône est plus élevé que le paracône. Le protocône, cuspide antéro-linguale, est bien développé. Le métacône et le protocône sont séparés par une large vallée. L'hypocône est petit et bas (Fig. 56. i). Le métastyle dépasse nettement le bord labial de la dent, le parastyle est petit, et le mésostyle est épais et haut. L'émargination postérieure est assez prononcée.

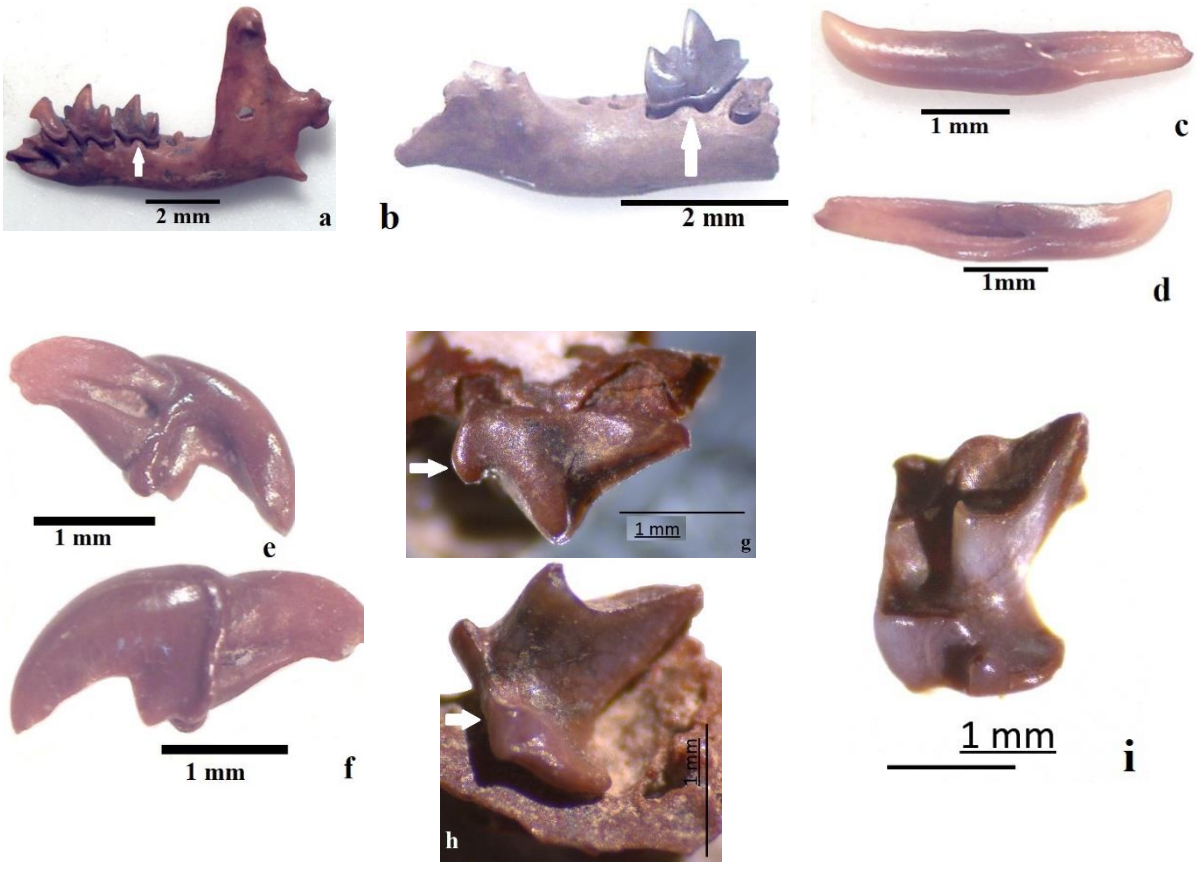



**Fig. 56.** Quelques restes dentaires de *Crocidura* cf. *russula* d'Ifri n'Ammar.

a) mandibule gauche (IA03-K14-47-*MSA*-OS), vue labiale ; b) mandibule droite (IA03-K12-36-*MSA*-OS) ; c et d) incisive inférieure (IA03-K12-36- *MSA*-OS), vues labiale (c) et linguale (d) ; e et f) incisive supérieure (IA03-K12-35-*MSA*-OS), vues linguale (e) et labiale (f) ; g et h) $P^4$ gauche (IA2021-P14-113-*MSA*-OI), vues labiale (g) et occlusale (h); i) $M^1$ gauche (IA21-P14-113-*MSA*-OI), vue occlusale.

**Discussion et conclusion :**

Malgré le caractère fragmentaire du matériel d'Ifri n'Ammar rattaché aux crocidures, une attribution de ces restes à *C. russula* est basée sur les critères cités par Poitevin *et al*., 1986, comme étant caractéristique de cette espèce, notamment la position du protocône de la $P^4$ par rapport à la bordure de la dent du côté lingual et la présence d'une constriction au niveau du cingulum externe sous $M_1$ et $M_2$ (Poitevin *et al*., 1986). Étant donné le faible nombre de restes de crocidures, nous rattachons la forme de ce site à *Crocidura* cf. *russula*.

Actuellement, la musaraigne musette (*C. russula*) est présente en Europe de l'ouest et en Afrique du Nord. Des piégeages de musaraignes effectués en 2010-2011 dans le Maroc septentrional ont permis la capture de 62 spécimens attribués à l'espèce *C. russula* grâce à la technique de séquençage d'ADN (Denys *et al*., 2015 ; Nicolas *et al*., 2015).

Les études sur le matériel fossile en Europe et en Afrique du Nord, ainsi que les analyses génétiques, suggèrent que *Crocidura russula* serait originaire du Maghreb et aurait migré d'Afrique du Nord vers l'Europe via le détroit de Gibraltar (e.g., Vogel *et al*., 2003 ; Cosson *et al*., 2005 ; Nicolas *et al*., 2015) au cours du Pléistocène supérieur (Jammot, 1977 ; Poitevin *et al*., 1986 ; Cosson *et al*., 2005). Les résultats de l'étude menée par Nicolas *et al*. (2015) confirment la colonisation récente de l'Europe par cette espèce, par le biais du détroit de Gibraltar, facilitée par les activités humaines.

Le statut taxonomique de *Crocidura russula* en Afrique du Nord a été largement débattu par plusieurs auteurs, sur la base de données morphologiques et génétiques (e.g., Contoli & Aloise, 2001 ; Vogel *et al*., 2003, 2004 ; Cosson *et al*., 2005 ; Nicolas *et al*., 2015). Ces études ont conduit à la subdivision de l'espèce en deux clades distincts : un clade occidental, regroupant le Maroc, l'ouest de l'Algérie et l'Europe, et un clade oriental, englobant la Tunisie, l'est de l'Algérie, ainsi que certaines îles méditerranéennes. Certains chercheurs vont même jusqu'à suggérer qu'il s'agit de deux espèces distinctes, à savoir *C. russula* à l'ouest et *C. cossyrensis* à l'est.

Au Maroc, *Crocidura russula* occupe divers milieux, se trouvant ainsi dans les étages bioclimatiques humides et sub-humides du Rif, du Moyen Atlas et du Haut Atlas, ainsi que dans les étages semi-arides et arides des plaines côtières (Nicolas *et al*., 2015).

Des représentants fossiles du genre *Crocidura* ont été signalés au Maroc, notamment au Pléistocène moyen à Irhoud Derbala Virage (Rzebik-Kowalska, 1988) et à Jbel Irhoud (Amani & Geraads, 1998), ainsi que dans la grotte des Rhinocéros-Oulad Hamida (Geraads *et al*., 2010). De plus, des restes fossiles proches de la forme actuelle de *Crocidura russula* ont été identifiés dans des niveaux remontant au Pléistocène supérieur, notamment à El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009), à la grotte des Félins (Geraads *et al*., 2010), à Chrafate (Ouahbi *et al*., 2003), ainsi que dans des dépôts de l'Holocène, comme à Ez Zarka (Ouahbi *et al*., 2003).

**Famille Erinaceidae Ficher von Waldheim, 1818**

**Genre *Atelerix* Pomel, 1848**

**cf. *Atelerix algirus* Duvernoy et Lereboullet, 1842**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Maxillaire | 8 | | | | | |
| mandibule | 9 | | | 1 | | 1 |
| **Total** | **17** | **-** | **-** | **1** | **-** | **1** |

**Tab. 58.** Liste du matériel fossile attribué à *Atelerix algirus.*

**Maxillaire :**

Seules quelques dents sont préservées sur les maxillaires d'Ifri n'Ammar (Fig. 57. a, b). La première incisive est haute et effilée, tandis que la troisième incisive est biradiculée. Les prémolaires se distinguent principalement par une $P^4$, observée à partir de son alvéole sur le maxillaire IA09-O16-3-*LSA*, qui est particulièrement développée. La première molaire $M^1$, partiellement préservée sur le maxillaire IA02-H17/18, est de forme trapézoïdale et présente plusieurs tubercules, avec un métaconule bien individualisé en position centrale.

**Mandibule :**

La mandibule, est courte et massive (Fig. 57. c, d). L'absence de dents sur les mandibules ne permet pas une description détaillée. Le trou mentonnier est situé sous l'alvéole de la $P_4$.

**Comparaison :**

Deux espèces de hérissons sont connues dans le nord de l'Afrique : le hérisson algérien *Atelerix algirus* et le hérisson éthiopien *Paraechinus aethiopicus* (El-Farhati *et al*., 2021). L'attribution à l'un ou l'autre de ces genres, sur la base des quelques restes dentaires retrouvés à Ifri n'Ammar, demeure incertaine. Cependant, en tenant compte de la position géographique de l'abri Ifri n'Ammar dans la région méditerranéenne du Maroc, il semble plausible d'attribuer ces restes à l'hérisson nord-africain *Atelerix algirus*. De plus, Le hérisson éthiopien *Paraechinus aethiopicus* est principalement répandu dans le Sahara, en particulier dans les déserts arides et les steppes sèches (Hutterer, 2016).

**Conclusion :**

Les spécimens d'Ifri n'Ammar sont attribués à l'espèce actuelle *Atelerix algirus*, endémique de la région méditerranéenne. Cette espèce est présente en Afrique du Nord, du Maroc à la Libye, ainsi qu'en Espagne et sur plusieurs îles méditerranéennes et atlantiques (Amori *et al*., 2016). Nocturne, *Atelerix algirus*, occupe divers habitats, notamment les zones broussailleuses méditerranéennes sèches, et préfère particulièrement les zones arides (Amori *et al*., 2022), bien qu'elle ne vive pas dans les milieux véritablement désertiques (El-Farhati, 2021).

Les premiers restes attribués à *Atelerix* /*Erinaceus* apparaissent au Maroc dans le site d'ahl Oughlam, à la transition Plio-Pléistocène (Geraads, 1995). Des restes rattachés à *Atelerix*/

*Erinaceus algirus* sont cités dans plusieurs sites du Pléistocène supérieur et de l'Holocène, tels que : El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009), Kaf Taht el Ghar (Ouchaou, 2000), et Ifri el Baroud (Mouhsine, 1997).

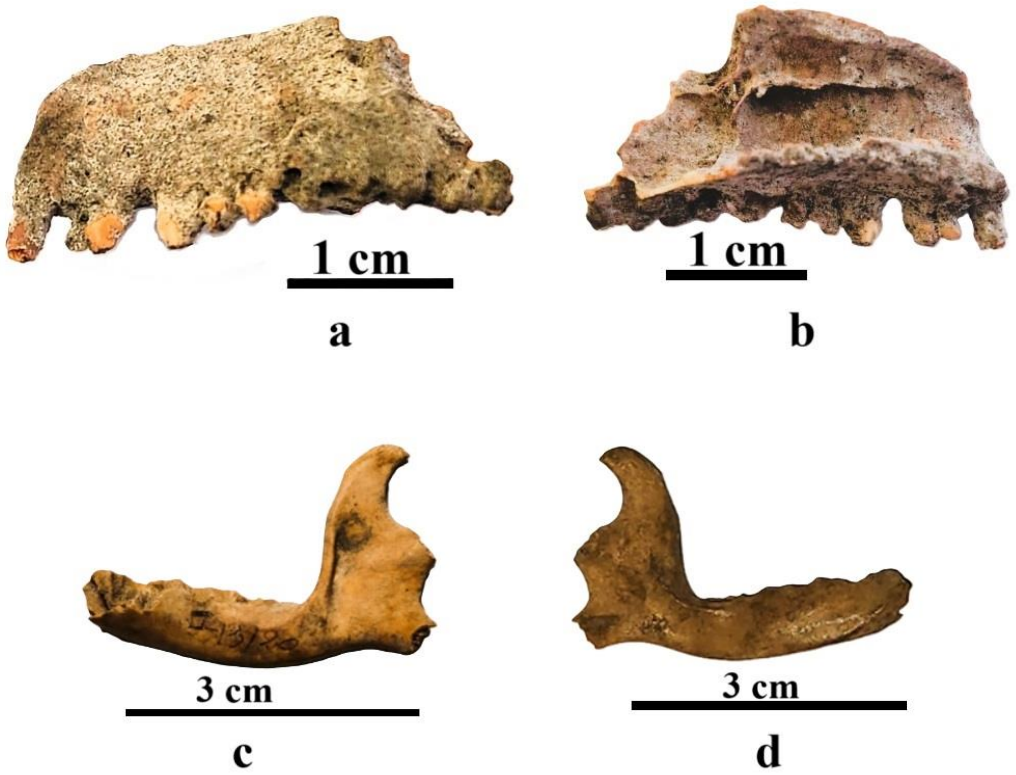



**Fig. 57.** *Atelerix* : maxillaire gauche (IA09-O16-3-*LSA)*, vues latérale (a) et médiale (b) ; mandibule gauche (IA03-I13-20-*LSA*), vues latérale (c) et médiale (d).

| Mandibule | Long. Dents jugales | Haut. en arrière de $M_3$ |
|---|---|---|
| Ifri n'Ammar<br>*Atelerix* sp.cf *Atelerix algirus*<br>(n=3)-*LSA* | Min-max<br>22-23*<br>moy=22,7 | Min-max<br>5,9-7,5<br>moy=6,63 |
| Kaf taht el Ghar [1]<br>*Atelerix algirus* (anciennement *Erinaceus algirus)*<br>Phase F<br>Phase E | <br><br><br>23,6<br>20,5 | <br><br><br>6,7<br>5,9 |

**Tab. 59.** Erinaceidae : Dimensions comparées (en mm) des mandibules. n=effectif, moy= moyenne. 1 : ouchaou 2000, * : mesure approximative.

**Ordre MACROSCELIDEA Butler, 1956**

**Famille Macroscelididae Bonaparte, 1838**

**Sous-famille Macroscelidinae Bonaparte, 1838**

**Genre *Petrosaltator* Dumbacher, Carlen et Rathbun, 2016**

***Petrosaltator rozeti* (Duvernoy, 1833)**

## Liste de matériel :

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Maxillaire | | | | 3 | | |
| mandibule | | | 4 | 6 | | |
| Incisive isolée | | | | 1 | | |
| Prémolaire isolée | | | | 1 | | |
| Molaire isolée | | | | 1 | | |
| **Total** | | | **4** | **11** | | |

**Tab. 60.** Liste du matériel fossile attribué à *Petrosaltator rozeti*.

**Description :**

Les restes dentaires attribués à l'espèce *Petrosaltator rozeti* sont très fragmentés, peu nombreux, et la plupart sont dépourvus de dents. La formule dentaire de cette espèce est : I 3/3, C 1/1, P 4/4, M 2/2 (Cobret & Hanks, 1968 ; Aulagnier & Thevenot, 1986).

Les fragments de maxillaires étudiés présentent des prémolaires caractérisées par leur molarisation (Fig. 58. a). La $P^4$ montre un parastyle individualisé, avec un paracône et un métacône bien développés. L'hypocône est séparé du protocône par un sinus lingual et relié au métaconule par un hypolophe.

La branche mandibulaire est longue et mince dans sa partie antèrieure (Fig. 58. c), avec trois foramens mentonniers visibles sur la face externe. La $P_4$, ainsi que les molaires inférieures $M_1$ et $M_2$, sont brachyodontes (Fig. 58. d). On observe un sinus lingual et un sinus labial qui séparent le trigonide du talonide (Fig. 58. e). De plus, une petite indentation linguale est présente sur le trigonide, située entre le métaconide et le paraconide. Le paraconide occupe la position antéro-médiane de la dent. Le talonide de la $P_4$ est complètement molariforme.

| | **Longueur** | **Largeur** |
|---|---|---|
| Ifri n'Ammar | | |
| *Petrosaltator rozeti* | | |
| $P^4$ supérieure (IA-O13-79) | 2.87 | 1.91 |
| $P_4$ inférieure (IA17-P15-86) | 2.88 | 1.68 |
| $M_1$ inférieure (IA-O13-98) | 2.38 | 1.86 |
| $M_2$ inférieure (IA-O13-98) | 1.87 | 1.57 |

**Tab. 61.** *Petrosaltator rozeti* : Dimensions en mm des restes dentaires.

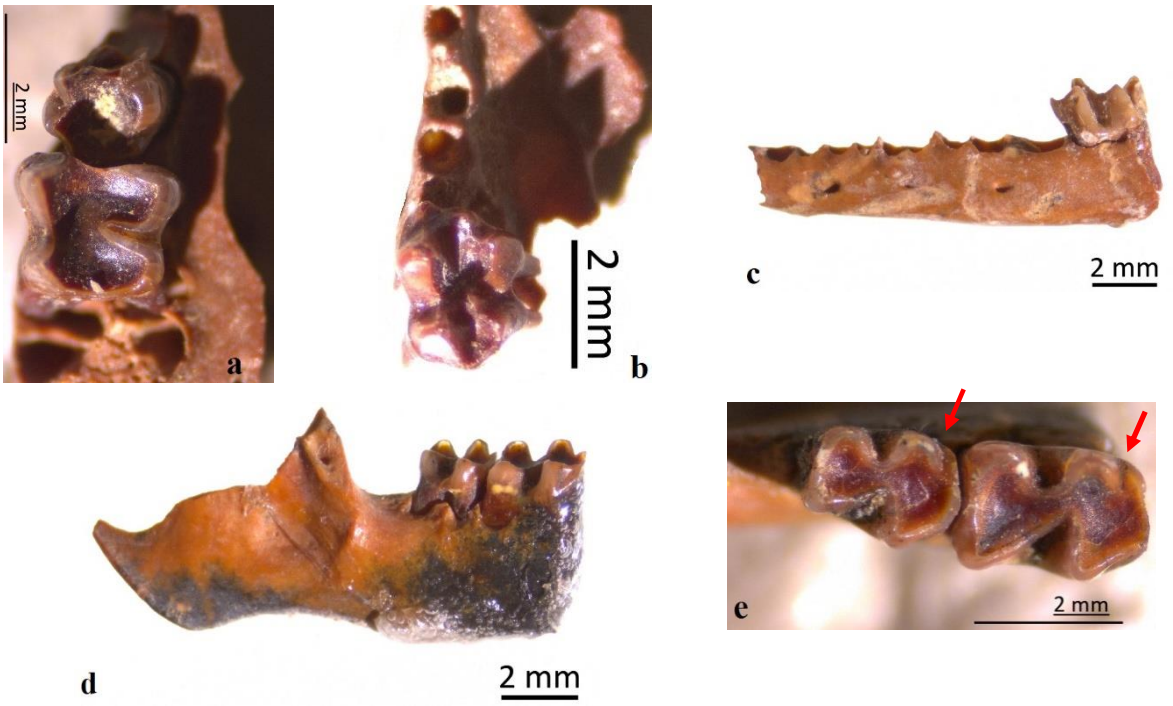



**Fig. 58.** Quelques restes dentaires de *Petrosaltator rozeti* d'Ifri n'Ammar. (a, b, e : vue occlusale ; c, d : vue latérale). a) Maxillaire droit avec $P^2$ et $P^3$ (IA-O14-71-*MSA*-OS) ; b) maxillaire droit avec $P^4$ (IA-O13-79-*MSA*-OS) ; c) mandibule gauche avec $P_4$ (IA-P15-86-*MSA*-OS) ; d, e) mandibule droite avec $M_1$ et $M_2$ (IA-O13-98-*MSA*-OS).

## Discussion et conclusion :

Notre étude comparative est entravée par le caractère fragmentaire du matériel associé à cette espèce. L'attribution spécifique des restes d'Ifri n'Ammar à *Petrosaltator rozeti* repose sur des comparaisons effectuées avec un spécimen sub-actuel de la collection de l'Institut Scientifique de Rabat (spécimen nº 100. 071). Ce spécimen est rattaché à *Elephantulus*/*Petrosaltator rozeti*, l'unique représentant de la sous-famille Macroscelidinae en Afrique du Nord (e.g., Séguignes, 1983 ; Dumbacher *et al*., 2016).
Les sengis actuels (super-ordre : Afrotheria ; Ordre : Macroscelidea ; Famille : Macroscelididae) constituent un clade monophylétique de mammifères africains endémiques (Dumbacher *et al*., 2016). La sous-famille Macroscelidinae est actuellement composée de deux tribus : les Macroscelidini, comprenant les genres *Macroscelides*, *Petrodromus* et *Petrosaltator*, ainsi que les Elephantulini, comprenant le genre *Elephantulus* (Dumbacher *et al*., 2016).

L'espèce *Petrosaltator rozeti* était autrefois classée dans le genre *Elephantulus*, sur la base de données morphologiques et comportementales (Corbet et Hanks, 1968 ; Holroyd, 2010). Cependant, depuis 2003, de nouvelles analyses utilisant la génétique moléculaire (Douady *et al*., 2003) ainsi que de nouvelles connaissances phylogénétiques (Kuntner *et al*., 2011 ; Smit *et al*., 2011 ; Dumbacher *et al*., 2016) ont révélé que ce sengi, restreint à la région du Maghreb, au nord du Sahara (Nyari *et al*., 2010 ; Rathbun, 2015 ; Dumbacher *et al*., 2016), est en réalité plus étroitement lié au genre monospécifique *Petrodromus* (représenté par une seule espèce, *P. tetradactylus* Peters, 1846) qu'à d'autres taxons du genre *Elephantulus*.

Par conséquent, lors d'une révision taxonomique basée sur des données morphologiques supplémentaires et des analyses phylogénétiques, Dumbacher *et al*., 2016 ont proposé la création d'un nouveau genre, *Petrosaltator* Dumbacher, Carlen et Rathbun, 2016, et ont considéré le sengi d'Afrique du Nord en tant qu'espèce *Petrosaltator rozeti* (Dumbacher *et al*., 2016).
Le macroscélide de Rozet vit dans le nord-ouest de l'Afrique, séparé des autres espèces de sengis par le désert du Sahara. Ce désert a été considéré comme un facteur de spéciation vicariante chez *Petrosaltator rozeti*, comme le suggèrent les recherches basées sur les données moléculaires (Douady *et al*., 2003). Selon ces études, cet événement de spéciation aurait eu lieu au Miocène. La période de séparation entre le macroscélide de Rozet d'Afrique du Nord et les autres sengis répartis au sud du Sahara a été jugée précoce par Nyari *et al*. (2010). Des analyses basées sur la reconstruction des niches écologiques et les données paléoclimatiques (Nyari *et al*., 2010) ont confirmé l'hypothèse de la vicariance. Elles suggèrent que des conditions environnementales favorables ont probablement existé au cours du Pléistocène, facilitant des contacts secondaires et des échanges fauniques entre les espèces de sengis à divers endroits à travers le désert du Sahara, jusqu'à la fin de cette période.

*Petrosaltator rozeti* est une espèce endémique de l'Afrique du Nord, présente du Maroc à l'ouest de la Libye (e.g., Corbet & Hanks, 1968 ; Séguignes, 1983). Elle occupe les régions méditerranéennes, semi-désertiques, et même les zones de haute montagne (Cuzin & Séguignes, 1990 ; Rathbun, 2015). Au Maroc, cette espèce est répartie sur l'ensemble de l'étage bioclimatique aride, sans dépasser les limites septentrionales du Sahara vers le sud, et s'étend vers le nord dans l'étage bioclimatique semi-aride (Séguignes, 1983 ; 1988). On la trouve dans des habitats tels que les zones rocheuses, les savanes ouvertes, arides ou semi-arides, avec présence d'arbustes (Séguignes, 1983 ; Grzimek, 2003 ; Rathbun, 2015).

Les premiers fossiles marocains attribués à l'ordre des Macroscélides ont été signalés dans le Pliocène d'Irhoud Ocre (Jaeger, 1975) et ont été associés au genre actuel *Elephantulus*/*Petrosaltator*. Des restes de *Petrosaltator rozeti* ont également été signalés dans des sites datant du Pléistocène supérieur tels que Chrafate 1 (Ouahbi *et al*., 2003) et Ifri el Baroud (Poti *et al*., 2019) ainsi que dans des sites de l'Holocène tels que Ez Zarka 1 (Ouahbi *et al*., 2003), El Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010 ; Lopez-Garcia *et al*., 2013 ; Mhamdi, 2023) et Jorf el Hamam (Boula, 2024).

## Ordre CHIROPTERA Blumenbach, 1779

### Chiroptera indéterminés

**Liste de matériel :**

*LSA*-couche grise : 2 canines supérieures.

**Description :**

Il s'agit de deux canines supérieures avec des sillons longitudinaux sur la face labiale, et sur la face linguale. Le cingulum est peu épais (Fig. 59).

Les chiroptères au Maroc sont représentés par plusieurs espèces appartenant à huit familles (Aulagnier *et al*., 2017). En raison du nombre limité de matériel attribué à ce groupe, ces restes sont attribués à Chiroptera indet.




**Fig. 59.** Chiroptera indet. : Incisive supérieure (IA23-*LSA*-couche grise).

**Conclusion de l'étude systématique des micromammifères d'Ifri n'Ammar :**

Le tableau 62 et la figure 60 résument l'ensemble du matériel attribué aux différents taxons de petits mammifères, exprimé à la fois en Nombre de Restes (NR) et en Nombre Minimum d'Individus (NMI)**.**

D'un point de vue global, plus d'une dizaine de taxons de micromammifères ont été identifiés à Ifri n'Ammar. La représentation en NR, tous niveaux confondus, met en évidence une forte domination des rongeurs dans l'assemblage des petits vertébrés. Les autres groupes, bien que présents, sont faiblement représentés ; il s'agit notamment des eulipotyphles**,** des macroscélides et des chiroptères**.**

Au sein des rongeurs, deux ensembles se distinguent à partir de la répartitin en NR: d'une part, les Rodentia indéterminés (restes crâniens et post-crâniens), difficile à identifier taxonomiquement, d'autre part l'espèce *Ctenodactylus gundi***,** particulièrement bien représentée sur le site. À côté de ces taxons dominants, d'autres espèces sont présentes en proportions moindres mais significatives, notamment : *Atlantoxerus getulus*, *Eliomys* sp. cf. *munbyanus*, *Jaculus* cf. *orientalis* et *Meriones shawii/grandis*. En revanche, les rongeurs comme *Lemniscomys barbarus*, *Mus spretus*, *Gerbillus campestris,* ainsi que les eulipotyphles (*Crocidura russula* et *Atelerix algirus*) et le macroscélide *Petrosaltator rozeti*, ne sont représentés que par quelques éléments.

La répartition en NMI confirme cette tendance, avec une microfaune largement dominée par deux taxons principaux : *Atlantoxerus getulus* (36%) et *Ctenodactylus gundi* (32%), deux espèces adaptées aux milieux rupicoles et arides à semi-arides. Leur forte représentation pourrait également refléter une exploitation potentielle par les groupes humains ayant fréquenté le site. À noter également la part non négligeable de *Meriones shawii/grandis,* qui représente environ 15 % du total en NMI.

D'autres espèces comme *Mus spretus, Gerbillus campestris, Eliomys* sp. cf. *munbyanus, Jaculus* cf. *orientalis, Hystrix cristata, Crocidura russula, Atelerix algirus, Petrosaltator rozeti,*

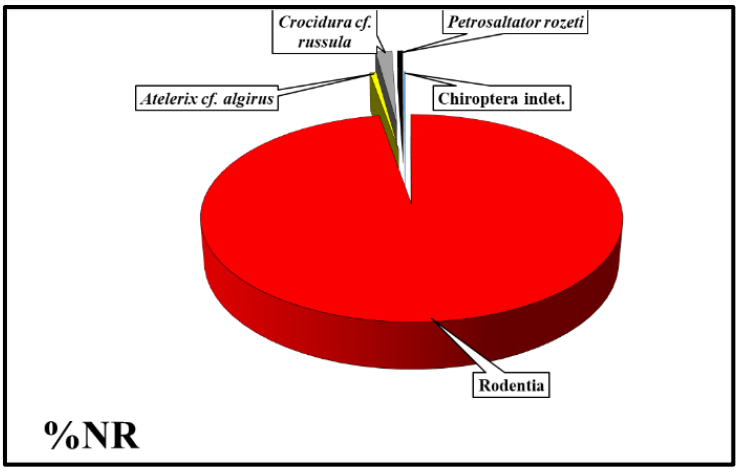
ainsi que les chiroptères indéterminés, apparaissent de manière beaucoup plus faible dans l'assemblage.

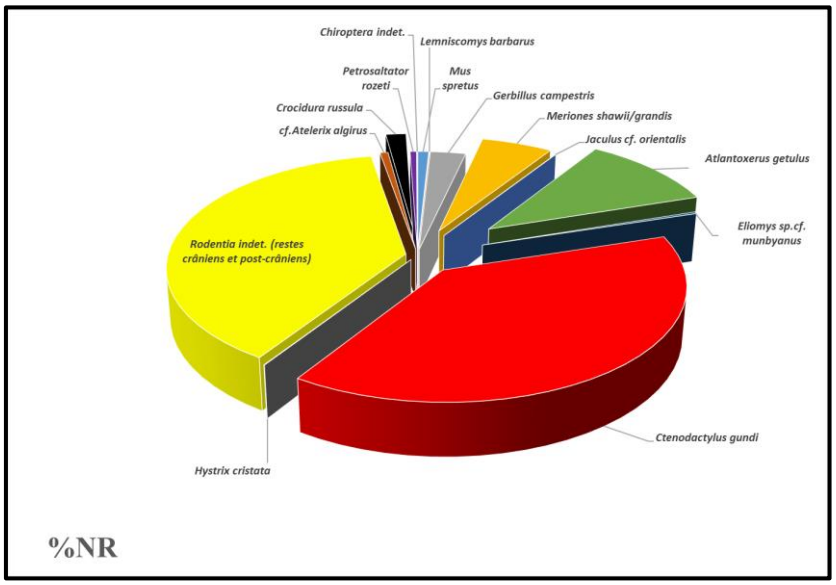
Il est important de souligner que la représentation des espèces varie sensiblement selon les niveaux stratigraphiques. Par exemple, *Atlantoxerus getulus* est abondamment représenté au *LSA*, notamment dans la couche grise**,** alors qu'il est rare dans les niveaux *MSA*. À l'inverse, *Ctenodactylus gundi* n'est présent, dans l'état actuel de l'étude, que dans l'unité *MSA*-OS. *Meriones shawii/grandis, Gerbillus campestris* et *Atelerix algirus* sont quant à eux attestés dans l'ensemble des niveaux. Enfin, *Mus spretus, Eliomys* sp. et *Petrosaltator rozeti* n'ont été identifiés que dans les niveaux du *MSA***.**

Ce bilan doit néanmoins être interprété avec prudence, en raison des biais méthodologiques liés à la variabilité des techniques de récupération employées (voir Tab. 8). Certains échantillons proviennent de fouilles en extension réalisées avec des tamis à grande maille, tandis que d'autres, notamment ceux issus des niveaux inférieurs (*MSA*-OI), ont été collectés par un tamisage à maille fine (1 mm). Cette hétérogénéité peut fortement influencer la représentativité des taxons de petite taille dans l'assemblage. Par ailleurs, certaines espèces de petits mammifères identifiées à Ifri n'Ammar semblent avoir fait l'objet d'une exploitation anthropique, ce qui pourrait également affecter leur fréquence relative. Les résultats de l'analyse taphonomique devraient permettre de mieux comprendre les causes de la variation observée dans les proportions des restes de petits mammifères au sein des différents niveaux stratigraphiques.

| Masse corporelle (g) | Espèces de micromammifères | ***LSA*** | | | | ***MSA*** | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | Unité OS | | | | Unité OI | |
| | | Couche grise | | Couche rouge | | *Upper* OS | | *Lower* OS | | | |
| | | NR | NMI | NR | NMI | NR | NMI | NR | NMI | NR | NMI |
| | **Rodentia** | | | | | | | | | | |
| 7-19 | *Mus cf. spretus* | - | - | - | - | 2 | 1 | 8 | 4 | 16 | 4 |
| 28-56 | *Lemniscomys barbarus* | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 |
| 21-38 | *Gerbillus campestris* | 1 | 1 | 1 | 1 | 12 | 6 | 44 | 8 | 26 | 5 |
| 70-180 | *Meriones shawii/grandis* | 29 | 21 | 8 | 6 | 20 | 8 | 86 | 25 | 29 | 6 |
| 104-182 | *Jaculus* cf. *orientalis* | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | - | - |
| 230-250 | *Atlantoxerus getulus* | 227 | 105 | 49 | 20 | 3 | 1 | 55 | 8 | 2 | 2 |
| 42-62 | *Eliomys* sp.cf. *munbyanus* | - | - | - | - | - | - | 4 | 2 | 4 | 2 |
| 185-396 | *Ctenodactylus gundi* | - | - | - | - | 70 | 6 | 1147 | 116 | - | - |
| 800-2700 | *Hystrix cristata* | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | - | - |
| - | Rodentia indet. (restes crâniens et post-crâniens) | 6 | - | - | - | 98 | - | 825 | - | 258 | - |
| | **Eulipotyphla** | | | | | | | | | | |
| 650 | *Atelerix* cf. *algirus* | 17 | 6 | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 11-14 | *Crocidura* cf. *russula* | - | - | | | 1 | 1 | 11 | 4 | 37 | 9 |
| | **Macroscelidea** | | | | | | | | | | |
| 25-70 | *Petrosaltator rozeti* | - | - | - | - | 4 | 2 | 11 | 5 | - | - |
| - | **Chiroptera indet.** | 2 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | **Total** | 282 | 134 | 58 | 27 | 210 | 25 | 2194 | 175 | 374 | 30 |

**Tab. 62.** Composition taxonomique des petits mammifères des niveaux *LSA* et *MSA* d'Ifri n'Ammar. En jaune : lot pré-21- *LSA* et unité *MSA*-OS= restes récupérs avec des tamis à maille de 4mm, en bleu : lot 22-23- *LSA* et unité *MSA*-OI =échantilons tamisés avec une maille de 1mm. Poids moyens des espèces étudiées obtenus à partir de diverses sources (e.g. Aulagnier, 1992 ; Kingdon, 1997 ; Gouat, 2013 ; Meunier *et al*., 2020 ; Rathbun, 2015 ; Stoetzel, 2009).



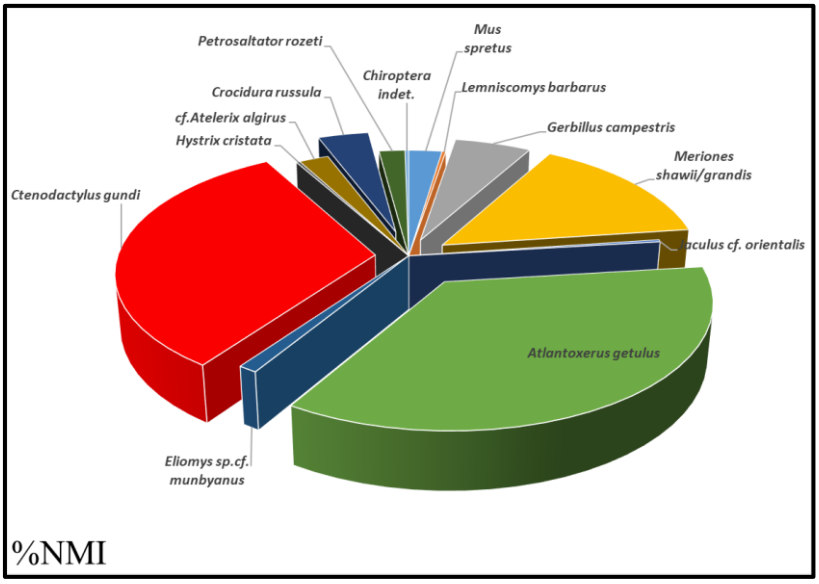




**Fig. 60.** Représentation en nombre de restes (NR) et en Nombre Minimum d'Individus (NMI) des petits mammifères d'Ifri n'Ammar : *LSA* et *MSA* (OS et OI).

## III.3 Amphibiens

**Ordre ANURA Merrem, 1820**

**Famille Bufonidae Laurenti, 1768**

**Genre *Sclerophrys* Tschudi, 1838**

***Sclerophrys mauritanica* Schlegel, 1841**

**Et autres Bufonidae indet. (cf. . *bufotes boulengeri* at autres)**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| ***Sclerophrys mauritanica*** | | | | | | |
| Vertèbre | 2 | 1 | | 2 | | 2 |
| Urostyle | 2 | | | | | |
| Humérus | 6 | 1 | 1 | 7 | 1 | 2 |
| Radio-ulna | | | 1 | 1 | | 2 |
| Ilion | 4 | | 2 | 2 | | |
| Fémur | | | | | | |
| Tibio-fibula | 2 | 1 | | 8 | | 1 |
| **cf. *bufotes boulengeri*** | | | | | | |
| Humérus | 1 | | 1 | | | 1 |
| **Bufonidae indet.** | | | | | | |
| Humérus | 1 | | | 1 | | |
| Total | **18** | **3** | **5** | **21** | **1** | **8** |

**Tab. 63.** Liste du matériel fossile attribué aux amphibiens.

**Description :**

**Vertèbres thoraciques :**

Les vertèbres sont procoeles et comprimées dorso-ventralement, munies d'une paire de processus transverses généralement orientés transversalement (Fig. 61). L'arc neural est plutôt aplati et le canal neural est bien plus large que haut. La neurépine, basse et longue, est davantage aplatie dans sa partie postérieure, se réduisant sur certaines vertèbres à une convexité sagittale (exemple de la vertèbre IA15-K15-8, Fig. 61. e). Le centrum est aplati, et le cotyle ainsi que le condyle sont également aplatis dorso-ventralement, avec un cotyle présentant une forme semi-lunaire.

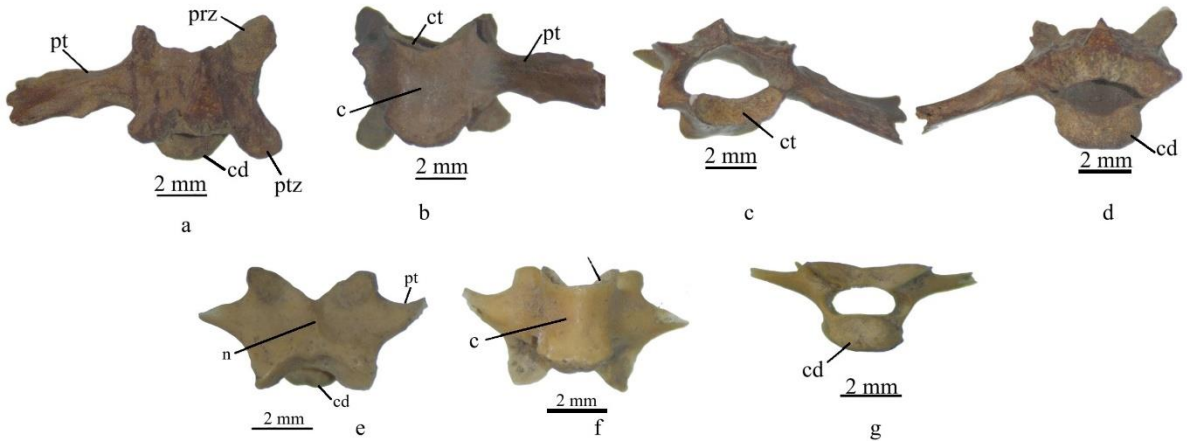



**Fig. 61.** Bufonidae : a, b, c et e) vertèbre thoracique (IA13-N12-68-*MSA*-OS), vues dorsale, ventrale, antérieure et postérieure ; e, f et g) vertèbre thoracique (IA-15-8-*LSA*), vues dorsale, ventrale et postérieure. Abréviations d'après Bailon, 1991 : c, centrum ; cd, condyle ; ct, cotyle ; n, neurépine ; pr, processus transverse ; prz, prézygapophyse ; ptz, postzygapophyse.

**Urostyle :**

L'urostyle (2 éléments sont présents à Ifri n'Ammar) est une pièce osseuse unique et allongée qui prolonge postérieurement la colonne vertébrale. Il se caractérise par (Fig. 62) :

- La présence d'une crête dorso-médiane (*crista dorsalis*) modérément haute et longue. Deux foramens latéraux sont présents près de l'extrémité antérieure de cet os ;

- Une crête neurale modérément développée, plus haute sur l'urostyle IA-N13-21, avec un arc neural subtriangulaire ;

- Deux cotyles antérieurs, s'articulant avec la vertèbre sacrée, larges et étirés transversalement, séparés par une cloison, beaucoup plus individualisée sur l'urostyle IA10-N13-21.

Les caractéristiques de ces deux urostyles, à savoir la présence de deux cotyles d'articulation avec la vertèbre sacrée, étirés transversalement, une crête neurale développée, ainsi que l'absence d'apophyses transverses, ont été mentionnées par plusieurs auteurs comme étant caractéristiques de la famille des Bufonidae (Bailon, 1999 ; Oulad Sabar et Michel, 1996).

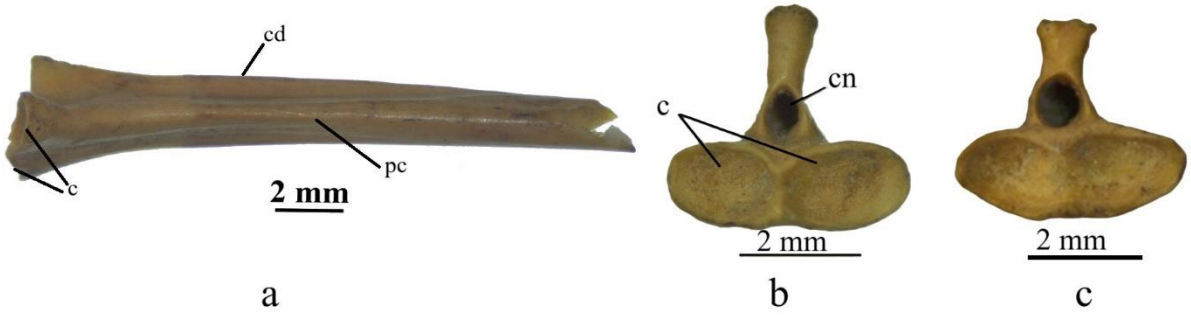



**Fig. 62.** Bufonidae : a et b) urostyle IA-N13-21-*LSA*, vues latérale gauche (a) et antérieure (b) ; c) urostyle IA-Q12-26-*LSA*, vue antérieure. Abréviations d'après Oulad Sabar & Michel, 1996 : c : cotyle ; cd, *crista dorsalis* ; cn : canal neural ; pc : *pars cylindriformis*.

**Humérus :**

- ***Sclerophrys mauritanica***

Les humérus du bufonidé d'Ifri n'Ammar présentent une diaphyse portant une crête ventrale sur la partie proximale. Les caractéristiques permettant de les rattacher au genre *Sclerophrys* sont (Fig. 63. a) :

- Une extrémité distale large par rapport à la diaphyse, avec un condyle sphérique déplacé du côté radial ;

- Deux épicondyles : un épicondyle ulnaire (interne) développé et un épicondyle radial (externe) plus réduit.

Les humérus appartenant à des mâles se caractérisent par la présence d'une crête mésiale et radiale, plus développées et remontant plus haut sur la diaphyse que chez *Bufo bufo*. Les humérus appartenant à des femelles se distinguent par l'absence de crêtes et par une diaphyse plus incurvée en vue ventrale.

- **cf. *bufotes boulengeri***

Quelques humérus (au nombre de trois), dont l'attribution spécifique demeure incertaine, appartiennent à des individus femelles. Ils présentent un condyle sphérique déplacé vers l'extérieur et deux épicondyles (ulnaire et radial) modérément développés. Ces humérus se distinguent par leur petite taille (Fig. 63. b).

- **Bufonidae indet.**

Deux humérus IA09-P14-18 et IA18-M15-90 (Fig. 63. c), dont l'attribution spécifique reste également incertaine, présentent un condyle sphérique déplacé vers l'extérieur par rapport à l'axe diaphysaire, une crête radiale modérément développée. Ils semblent se distinguer des humérus rattachés à la famille des Bufonidae par la présence d'une crête paraventrale bien individualisée. Les humérus dotés d'une crête paraventrale appartiennent aux représentants de la famille des Alytidae (Bailon, 1999). Cependant, l'absence d'autres restes osseux limite notre étude et empêche une attribution exacte de ces deux humérus.

**Ilion :**

La branche antérieure des ilions attribués au bufonidé d'Ifri n'Ammar (Fig. 63 .e, f) ne présente pas d'aile dorsale et se distingue par la présence d'une fosse préacétabulaire, d'une tubérosité supérieure, ainsi que d'une pars "ascendens" ou processus ischien court.

La tubérosité supérieure des ilions est soit unilobée (Fig. 63. e), haute avec un bord dorsal arrondi, soit bilobée (Fig. 63. f), avec un lobe antérieur relativement haut et pointu, et un lobe postérieur plus petit et plus bas. La partie postérieure de la branche antérieure de certains ilions présente, sur sa surface latéro-ventrale, une crête longitudinale bien marquée.

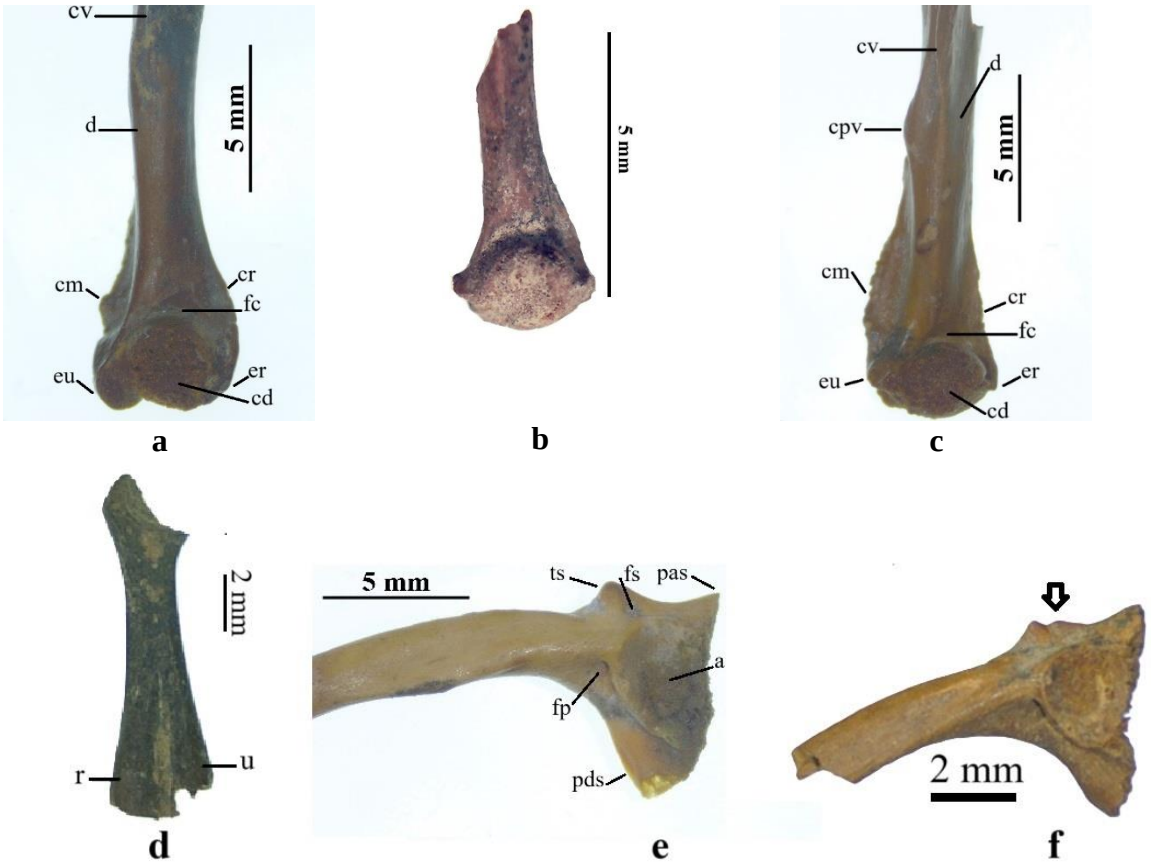



**Fig. 63.** Anura : Quelques restes osseux.
*Sclerophrys mauritanica* : a) humérus gauche mâle (IA17-M12-82-*MSA*-OS), vue ventrale ; d) Radio-ulna droit, vue médiale (IA21-P15-119- *MSA*-OI) ; e) ilion gauche (IA21 -19-*LSA*), vue latérale ; f) ilion gauche (IA12-N14-56-*MSA*-OS), vue latérale.
Anura indet. : b) Humérus droit femelle, vue ventrale (IA03-K14-60- *MSA*-OI) ; c) humérus gauche mâle (IA18-M15-90-*MSA*-OS), vue ventrale. Abréviations d'après Bailon, 1991 : **humérus**= cd, condyle ; cm, crête mésiale ; cpv, crête paraventrale ; cr, crête radiale ; cv, crête ventrale ; d, diaphyse ; er, épicondyle radial ; eu, épicondyle ulnaire ; fc, fosse cubitale ; **radio-ulna**= r, radius ; u, ulna ; **ilion** = a, acetabulum ; fs, fosse supracétabulaire ; fp, fosse préacétabulaire ; pas, pars ascendens ; pds, pars descendens ; ts, tubérosité supérieure.

**Radio-ulna :**

Cet os présente une extrémité distale plus large que l'extrémité proximale, qui est concave. Un sillon parcourant la moitié distale de l'os marque la fusion du radius et de l'ulna (Fig. 63. d). La morphologie générale de cet os correspond à celle de la famille des Bufonidae (Rage, 1974).

**Tibio-fibula :**

Il s'agit d'un os allongé résultant de la fusion du tibia et du fibula. L'os est élancé et présente un sillon longitudinal ainsi qu'un foramen sur sa partie médiane. La forme générale de cet os permet de l'attribuer à la famille des Bufonidae. Les deux os IA03-I12-37 et IA03-K12-37 sont nettement plus petits que les autres tibio-fibula.

**Discussion :**

L'attribution de la plupart de ces restes à la famille des Bufonidae repose sur les critères décrits par Oulad Sabar et Michel (1996), Bailon (1991, 1999) et Bailon et Aouraghe (2002) : des

vertèbres procoèles avec un condyle et un cotyle étirés latéralement, des urostyles dépourvus d'apophyses transverses et présentant des cotyles d'articulation avec la vertèbre sacrée étirés transversalement, des ilions sans aile dorsale mais avec une tubérosité supérieure unilobée ou bilobée, ainsi que des humérus dépourvus de crête paraventrale et présentant un condyle sphérique déplacé vers le côté radial.

Au Maroc, les représentants actuels de cette famille, après la révision de la nomenclature suite aux différentes études morphométriques, phylogénétiques et phylogéographiques (Frost *et al*., 2006, 2013 ; Van Bocxlaer *et al*., 2009 ; Recuero *et al*., 2012 ; Beukema *et al*., 2013 ; Ohler et Dubois, 2016), sont :

Le crapaud commun *Bufo spinosus* (Daudin, 1803) : autrefois considéré comme une sous-espèce de *Bufo bufo*, il a été reconnu comme une espèce distincte au sein du complexe *Bufo bufo*, dont les représentants sont largement répandus en Europe et en Afrique du Nord.

Le crapaud de Maurétanie *Sclerophrys mauritanica* (Schlegel, 1841) : anciennement *Bufo mauritanicus*, est très répandu dans les pays du Maghreb. Au Maroc, il occupe principalement les régions à climat méditerranéen et est rare, voire absent, dans les régions sahariennes.

Le crapaud vert africain, *Bufotes boulengeri* (Lataste, 1879) : anciennement *Bufo viridis*, est largement distribué au Maroc (Bons & Geniez, 1996).

*Barbarophryne brongersmai* (Hoogmoed, 1972), n'était au départ connu que de la côte atlantique sud-marocaine, près de Tiznit, et de l'extrême nord du Sahara. Cependant, des recherches ultérieures ont considérablement élargi son aire de répartition, couvrant l'ensemble de la région sub-atlasique du Maroc et s'étendant vers le nord jusqu'à la plaine aride de Marrakech (Beukema *et al*., 2013).

D'un point de vue biogéographique, et en se basant sur la répartition de ces espèces au Maroc, seules les espèces *Bufo spinosus, Sclerophrys mauritanica et Bufotes boulengeri* sont présentes dans les régions du nord du pays, y compris la zone de notre étude, à savoir le Rif oriental (Beukema *et al.*, 2013 ; Mediani *et al.*, 2015).

Une comparaison avec ces espèces, reconnues à l'état fossile au Maroc, révèle ce qui suit :

- Quelques ilions se distinguent par la présence d'une fosse préacétabulaire et d'une tubérosité supérieure bilobée. En effet, l'ilion de *Sclerophrys mauritanica* (*Bufo mauritanicus*) présente ces mêmes caractéristiques (Oulad Sabar & Michel, 1996 ; Bailon & Aouraghe, 2002). D'autres ilions (par exemple IA 15-Q13-25, IA21-19 et IA17-M13-83), bien qu'ils possèdent également une fosse préacétabulaire, montrent une tubérosité supérieure unilobée, haute et globuleuse. Chez *Bufo spinosus* (*Bufo bufo*), la fosse préacétabulaire est absente (Oulad Sabar & Michel, 1996 ; Bailon & Aouraghe, 2002). Sur la base de la seule présence de la fosse préacétabulaire, on peut supposer que ces ilions appartiennent à l'espèce *Sclerophrys mauritanica*.
- Les vertèbres thoraciques semblent correspondre à celles de *Sclerophrys mauritanica*. En effet, elles présentent des apophyses transverses aplaties dorso-ventralement et une crête neurale, plus aplatie au niveau de sa partie postèrieure (Oulad Sabar & Michel, 1996).
- Les humérus appartenant à des individus mâles peuvent également être attribués à cette espèce, en raison de la morphologie des crêtes mésiale et radiale, développées et qui

s'étendent plus haut sur la diaphyse que chez *Bufo bufo* (*Bufo spinosus*) (Ratnikov & Blain, 2018).

**Conclusion :**

Les restes attribués à la famille des Bufonidae indiquent la présence de *Sclerophrys mauritanica* (anciennement *Bufo mauritanicus*) à Ifri n'Ammar. Quelques humérus de petite taille ou présentant une crête paraventrale, n'ont pas pu être déterminés de manière certaine, laissant ouverte la possibilité que d'autres taxons soient également représentées sur le site.

*Sclerophrys mauritanica* était initialement considérée comme une espèce du genre *Bufo* (*Bufo mauritanicus*), puis a été placé dans le genre africain *Amietophrynus* (Frost *et al*., 2006 ; Van Bocxlaer *et al*., 2009). En 2016, un changement de taxonomie et de nomenclature a eu lieu à la suite d'études morphométriques et morphologiques (Ohler et Dubois, 2016), *Amietophrynus* a été renommé *Sclerophrys*, avec *Sclerophrys capensis* comme espèce type.

Au Maroc, l'espèce *Sclerophrys mauritanica* (anciennement *Bufo mauritanicus*) a été mentionnée au Pléistocène moyen dans la Grotte des Hominidés - Oulad Hamida 1 (Hossini, 2002) et dans le niveau inférieur de Doukkala II (Ould Sabar et Michel, 1996), ainsi qu'au Pléistocène supérieur à Doukkala I et Doukkala II (niveau supérieur, Ould Sabar et Michel, 1996), à El Harhoura 1 (Bailon & Aouraghe, 2002) et à El Harhoura 2 (niveaux 3 à 8, Stoetzel, 2009). Elle est également attestée à l'Holocène, notamment à El Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010) et dans la couche 1 d'El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009).

*Sclerophrys mauritanica* est présente dans tous les pays du Maghreb (Maroc, Algérie et Tunisie). Au Maroc, elle est largement répandue, aussi bien dans les plaines que dans les montagnes, avec des incursions dans le milieu saharien, notamment à la faveur des oasis et des oueds (Bons et Geniez, 1996 ; Beukema *et al*., 2013 ; Mediani *et al*., 2015).

## III.4 Chéloniens

### Ordre CHELONII Latreille, 1800

### Super-famille Testudinoidea Batsch, 1788

### Famille Testudinidae Batsch, 1788

### Sous-famille Testudininae Batsch, 1788

### Genre *Testudo* Linnaeus, 1758

### *Testudo graeca* Linné, 1758

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Scapula | 6 | | 2 | 2 | | 1 |
| Coracoïde | | | | | | 1 |
| Humérus | 4 | | 1 | 3 | 2 | 7 |
| Ulna | | | | | | 1 |
| Ilium | 1 | | | | | |
| Fémur | 1 | | 1 | 5 | | 1 |
| Tibia | 1 | | | | | |
| Plaques osseuses dont des plaques nucales | + | + | + | + | + | + |
| **Total[1]** | **13** | **-** | **4** | **10** | **2** | **11** |

**Tab. 64.** Liste du matériel fossile attribué aux chéloniens.

[1]Ce total des restes se limite uniquement aux ossements. Les plaques osseuses (+) constituant la carapace (la dossière et le plastron), n'ont pas été prises en compte dans ce décompte. Seul le matériel de Testudinidae associé à la microfaune a été étudié. D'autres éléments, présents parmi les restes de la macrofaune, n'ont pas été intégrés dans cette étude.

**Description :**

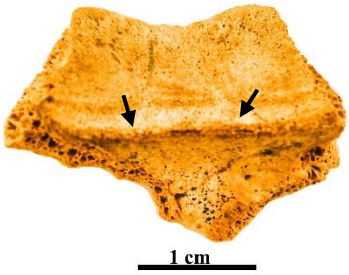
Les plaques osseuses, quelques os des membres et ceux de la ceinture scapulaire ont été attribués à la famille des Testudinidae (ordre Chelonii), sur la base des caractères morphologiques établis par Gmira (1995), Hervet (2000), Bailon *et al*. (2001, 2002), Biton *et al*. (2017). Ces caractéristiques nous ont permis d'identifier les restes de chéloniens d'Ifri n'Ammar comme appartenant au genre *Testudo* et à l'espèce *Testudo graeca*, la tortue terrestre ou continentale.

Les plaques osseuses sont relativement épaisses, avec une plaque nucale large qui présente sur sa face ventrale un bourrelet en surplomb, très marqué, continu et régulier (Fig. 64. b). Les bords libres de la périphérique 1 tendent à être droits (Fig. 64. e). Au niveau de la partie dorsale de la plaque du xiphiplastron (Fig. 64. c), la suture hypo-xiphi présente, une sinuosité marquée vers le bourrelet périphérique épais, caractéristique des formes terrestres. L'humérus possède une diaphyse bien courbée (Fig. 64. g), avec une extrémité proximale où le trochanter est plus élevé que la tête humérale (Fig. 64. h), des trochanters proximaux modérément espacés et une fosse intertrochantérienne relativement longue (Fig. 64. i). L'extrémité proximale du fémur

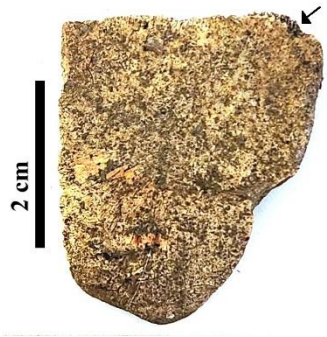
montre des trochanters qui se rejoignent ventralement de manière légèrement oblique (Fig. 64. j, k), et l'angle formé par la scapula et l'acromion dépasse 90° (Fig. 64. f).




**a**



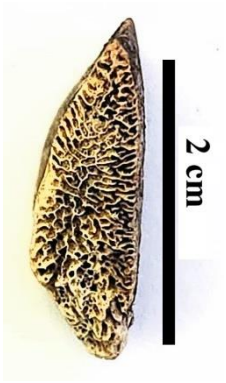

**b**




**c**




**d**




**e**




**f**




**g**




**h**




**i**




**j**




**k**

**Fig. 64.** Quelques éléments osseux de *Testudo graeca* d'Ifri n'Ammar. a et b) plaque nucale (IA01-K14-14-*LSA*), vues dorsale (a) et ventrale (b) ; c) xiphiplastron gauche (IA01-H14-4-*LSA*) , vue ventrale ; d et e) périphérique 1 gauche (IA01-H14-4-*LSA*), vues dorsale (d) et médiale (e) ; f) scapula gauche (IA09-P14-18-*LSA*), vue latérale ; g , h et i) humérus droit (IA02-H12-28-*MSA*-OS), vues latérale (g), dorsale (h) et ventrale (i) ; j et k) fémur gauche (IA20-M17-107- *MSA*-OI), vues latérale (j) et ventrale (k).

**Discussion et conclusion :**

Les caractéristiques morphologiques des plaques osseuses, notamment celles de la plaque nucale, ainsi que des os des membres et de la ceinture scapulaire, rapprochent le chélonien d'Ifri n'Ammar du genre *Testudo* et de l'espèce *Testudo graeca*, le différenciant ainsi des autres tortues d'eau douce telles que *Mauremys leprosa* et *Emys orbicularis* (Bailon, 2001 ; Biton *et al*., 2017 ; Gmira, 1995 ; Gmira *et al*., 2013).

Des restes appartenant à cette espèce ont été découverts sur le site d'Ifri n'Ammar, tant dans les niveaux du *LSA* (*Later Stone Age*) que du *MSA* (*Middle Stone Age*). Une étude antérieure (Eiwanger & Hutterer, 2004) a déjà signalé la présence de cette espèce dans les niveaux de l'Ibéromaurusien (*LSA*). Cette étude s'est consacrée à l'utilisation par les populations préhistoriques des carapaces de cette tortue terrestre comme récipients pour le stockage et le mélange des pigments.

L'arrivée des tortues terrestres d'Eurasie en Afrique s'est faite en plusieurs vagues à partir de l'Éocène supérieur (Gmira *et al*., 2013). Ces tortues ont prospéré dans toute l'Afrique, en particulier dans le nord du continent. Au Maghreb, l'introduction du genre paléarctique européen *Testudo* a été rendue possible au Miocène supérieur, depuis l'Est du bassin méditerranéen (Gmira *et al*., 2013). Des restes attribués au genre *Testudo* et datant de cette période ont été découverts en Tunisie, notamment l'espèce *T. semenensis* (Gmira *et al*., 2013).

Au Maroc, les représentants du genre *Testudo* sont connus depuis le Plio-Pléistocène, notamment à Ahl Oughlam (*T. oughlamensis n.* sp. Gmira *et al*., 2013), ainsi que dans le Pléistocène moyen à Kénitra (*T. kenitrensis* ; Gmira, 1993a ; Gmira, 1995). L'espèce actuelle *Testudo graeca* est attestée depuis le Pléistocène moyen jusqu'à des époques récentes dans de nombreux sites du Maroc, tels que Jbel Irhoud (Amani & Geraads, 1998), El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009) et El Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010).

*Testudo graeca* occupe une vaste région à travers la zone méditerranéenne, ainsi que les plaines semi-arides de Turquie et d'Iran, où elle est généralement associée à des milieux broussailleux secs et ouverts (Carretero, 2005). Au Maroc, cette espèce est largement répandue, que ce soit le long des côtes ou dans les montagnes de l'Atlas, et elle est présente jusqu'à une altitude de 2000 m. Cependant, sa distribution s'arrête aux zones désertiques soumises à un climat saharien (Bons et Geniez, 1996).

# III.5 Squamates

**Ordre SQUAMATA Oppel, 1811**

**Sous-Ordre AMPHISBAENIA Gray, 1844**

**Famille Trogonophidae Gray, 1844**

**Genre *Trogonophis* Gray, 1865**

***Trogonophis wiegmanni* Kaup, 1830**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Prémaxillaire | | | | | | 1 |
| Maxillaire | | | | | | 1 |
| Dentaire | | | | | | 10 |
| vertèbres | 4 | 2 | | 6 | 3 | 82 |
| Côtes | 2 | 8 | | 53 | 5 | 46 |
| **Total** | **6** | **10** | | **59** | **8** | **140** |

**Tab. 65.** Liste du matériel fossile attribué à *Trogonophis wiegmanni.*

**Description :**

**Prémaxillaire :**

Il s'agit d'un os impair qui présente un processus nasal aplati dorso-ventralement, long et rectangulaire, avec une carène bien individualisée longeant la partie ventrale (Fig. 66. c). En vue latérale, à la base du processus nasal, s'ouvre de chaque côté de l'os un large foramen dirigé vers l'avant (Fig. 66. b). Le prémaxillaire porte des dents acrodontes, aux bases élargies et aux pointes émoussées. La grande dent centrale, conique et unicuspide, est flanquée de chaque côté de deux petites dents latérales (chez le spécimen d'Ifri n'Ammar, seules les deux dents latérales droites sont conservées). En vue dorsale, la limite antérieure de la dent centrale dépasse l'extrémité antérieure de l'os (Fig. 66. a).

**Maxillaire :**

Le maxillaire est un os court et robuste qui porte trois dents acrodontes fusionnées à leur base, dont la deuxième est la plus développée. Les deux premières dents sont pointues, tandis que la troisième est très usée (Fig. 66. d, e). Le processus frontal, est muni de deux pointes osseuses, dirigées postéro-dorsalement, qui sont séparées par une profonde échancrure. Le processus antérieur du maxillaire (processus prémaxillaire), bien développé, est dirigé antéro-médialement. En vue médiale, la lame horizontale est bien développée et robuste. Elle porte sur sa partie postérieure un large foramen maxillaire. La face latérale du maxillaire possède deux grands foramens labiaux. Le processus zygomatique du maxillaire est court, très robuste, et à pointe arrondie.

Les caractéristiques citées ci-dessus se retrouvent chez l'actuel *Trogonophis wiegmanni* (spécimen de l'Institut Scientifique de Rabat, IS-7, Toubkal, Maroc).

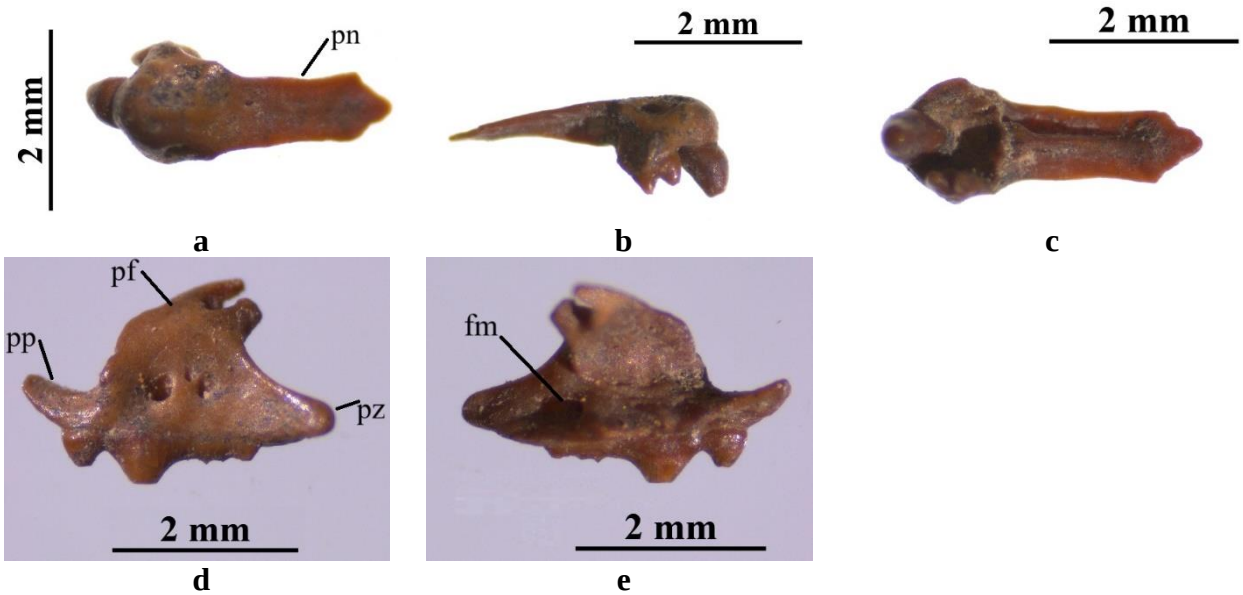



**Fig. 65.** *Trogonophis wiegmanni (MSA*-OI) : a, b et c) prémaxillaire (IA22-O15-120), vues dorsale (a), latérale droite (b) et ventrale (c), d et e) maxillaire gauche (IA23-P14-123), vues latérale (c) et médiale(e). Abréviations d'après Bailon (1991) et Gans & Montero (2008), fm : foramen maxillaire ; pf : processus frontal ; pn : processus nasal ; pp : processus prémaxillaire.

**Dentaire :**

Les dentaires sont courts et portent entre 6 et 8 dents acrodontes implantées sur le bord dorsal de l'os (Fig. 66. a, b). La première dent présente un aspect bulbeux et s'incline vers l'avant, dépassant l'extrémité antérieure de l'os. Les autres dents sont très serrées les unes contre les autres et présentent chacune une base élargie et bombée avec une seule cuspide basse, légèrement comprimée latéro-médialement, et dont la pointe est émoussée par l'usure. En général, la 4$^{ème}$ dent est la plus développée. Les dents postérieures sont plus petites.

En vue médiale, la lame horizontale présente un rebord médial convexe, délimitée dorsalement par un sillon modérément profond présent sous la base des dents, dans lequel s'ouvrent les foramens dentaires, et ventralement par le canal de Meckel, qui semble disparaître vers l'avant sous la 3ème dent. La symphyse mandibulaire, inclinée antéro-dorsalement, est peu développée. Le processus coronoïde constitue une lame haute, étendue antéro-postérieurement. En vue labiale, cette lame du processus coronoïde présente une crête bien individualisée, dirigée antéro-ventralement, correspondant à l'insertion du muscle adducteur de la mandibule.

En vue latérale, trois foramens labiaux sont présents sur les dentaires et, en vue médiale, le foramen mandibulaire est petit.

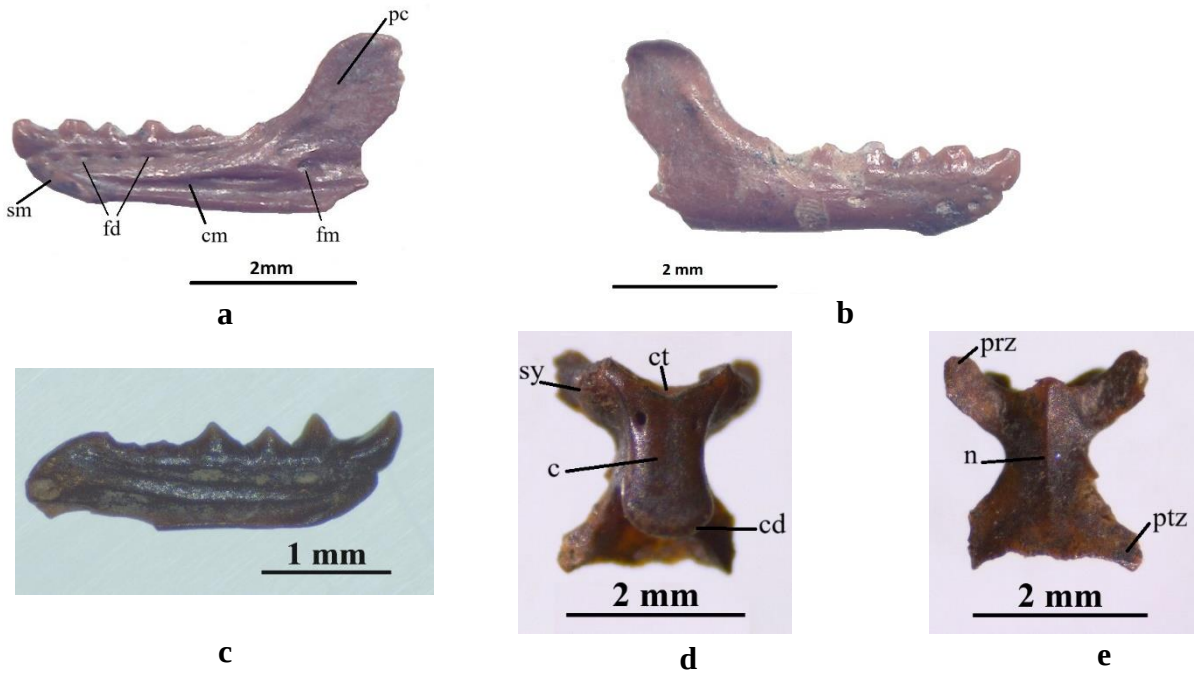



**Fig. 66.** *Trogonophis wiegmanni (MSA*-OI) : a et b) dentaire droit (IA21-O14-119), vues médiale (a) et latérale (b) ; c) dentaire gauche (IA03- K13-56), vue médiale (c) ; d et e) vertèbre thoracique (IA22-M14-125), vues ventrale (d) et dorsale (e). Abréviations d'après Bailon (1991) et Gans & Montero (2008), dentaire= cm : canal de Meckel ; fd : foramens dentaires ; fm : foramen mandibulaire ; sm : symphyse mandibulaire ; vertèbre= c : centrum ; cd : condyle ; ct : cotyle ; n : neurépine ; prz : prézygapophyse ; ptz : postzygapophyse ; sy : synapophyse.

**Vertèbres thoraciques:**

Les vertèbres thoraciques présentent les caractéristiques typiques des Amphisbaeniens : elles sont dépourvues d'hypapophyse, et la neurépine est très réduite. L'arc neural est aplati dorso-ventralement avec un étranglement interzygapophysaire bien marqué (Fig. 66. d, e). En vue latérale, les synapophyses, situées très en avant, sont globuleuses. Le centrum possède une surface ventrale plate, avec des marges latérales parallèles ou légèrement concaves, et la partie antérieure présente deux foramens sub-centraux. Les prézygapophyses sont bien développées et inclinées vers le haut en vue antérieure. En vue dorsale, elles présentent une surface articulaire allongée. Les postzygapophyses sont bien développées et leur surface articulaire est ovale. Le condyle et la cotyle sont aplatis dorso-ventralement. La longueur des vertèbres varie selon leur position dans la colonne vertébrale, les vertèbres postérieures étant plus courtes.

**Côtes :**

Les côtes sont modérément courtes et robustes et elles présentent une seule surface d'articulation avec la synapophyse correspondante.

**Discussion :**

L'ensemble des caractères mentionnés ci-dessus permet de caractériser les Amphisbaeniens : un prémaxillaire impair, des maxillaires et des dentaires courts présentant des dents acrodontes, une dent antérieure au niveau du dentaire inclinée vers l'avant et dépassant la limite antérieure

de l'os, ainsi que des vertèbres thoraciques aplaties dorso-ventralement, se caractérisant par une épine neurale réduite ou absente, un centrum plat et bien délimité latéralement, et par l'absence de structure articulaire de type zygosphène-zygantrum.

Le sous-ordre des Amphisbaenia est actuellement représenté au Maroc par deux familles : la famille des Blanidae, avec le genre *Blanus*, et la famille des Trogonophidae, représentée par le genre *Trogonophis*. Les représentants de ces deux genres sont des reptiles apodes et fouisseurs, au corps allongé marqué par des sillons disposés en anneaux. Les caractéristiques des restes d'amphisbènes d'Ifri n'Ammar correspondent à celles de la famille Trogonophidae, comme mentionné par Bailon (2000) et par Gans & Montero (2008), notamment la morphologie des dents acrodontes. Les deux espèces actuelles du genre *Blanus* (famille Blanidae) connues au Maroc : *B. mettetali* Busack, 1988 et *B. tingitanus* Busack, 1988 présentent des dents subpleurodontes au nombre de 7 ou de 8 avec une forme conique, des bases élargies et bombées et une extrémité distale en pointe dirigée postéro-médialement (Bailon, 2000). Cette morphologie est différente de celle des restes d'Ifri n'Ammar.

Une comparaison des restes osseux crâniens et post-crâniens d'Ifri n'Ammar avec le seul représentant actuel de la famille Trogonophidae au Maroc, *Trogonophis wiegmanni* (spécimen de l'Institut Scientifique IS-7), montre que le prémaxillaire d'Ifri n'Ammar ne diffère de cette forme actuelle que par la partie postérieure du processus nasal. En effet, cette partie de l'os se termine en pointe émoussée chez le spécimen d'Ifri n'Ammar, probablement en raison d'une action de digestion ayant causé une érosion et un émoussement du contour. Chez *Trogonophis wiegmanni*, cette partie de l'os est bifurquée (Bailon, 2000) et se projette vers l'arrière entre les os nasaux pour entrer en contact avec le pariétal par une suture transversale dentelée (Gans & Montero, 2008).

Les dentaires de *Trogonophis wiegmanni* d'Ifri n'Ammar, ainsi que ceux de la forme actuelle de cette même espèce, sont courts et possèdent des dents acrodontes et un processus coronoïde formant une lame haute, sur laquelle l'insertion du muscle adducteur de la mandibule constitue une crête bien individualisée.

Certains dentaires d'Ifri n'Ammar, dont IA03-K13-56 (Fig. 66. c), ne présentent que quatre dents antérieures et trois dents postérieures encore comprises dans les alvéoles. Ils appartiennent peut-être à des individus jeunes. En effet, nous ne connaissons pas les variations morphologiques liées à l'âge des individus d'Amphisbaeniens, ce qui devrait être vérifié sur un échantillon représentatif composé de plusieurs spécimens.

Les vertèbres et les côtes ne permettent pas une attribution générique certaine chez les Amphisbaeniens, car elles sont très semblables d'une famille à l'autre. Toutefois, la présence du prémaxillaire, du maxillaire et des dentaires, rattachés à l'espèce *T. wiegmanni*, suppose l'appartenance de ces restes à la même espèce.

**Conclusion :**

Le prémaxillaire, le maxillaire, les dentaires ainsi que les vertèbres et les côtes de l'amphisbène d'Ifri n'Ammar présentent des caractères permettant de les rattacher à la famille Trogonophidae, plus précisément au genre *Trogonophis* et à l'espèce *T. wiegmanni*. Au Maroc, les restes fossiles d'amphisbènes sont attestés à Ahl Oughlam (limite Plio-Pléistocène) avec les deux genres *Trogonophis* et *Blanus*, représentés respectivement par les formes fossiles *Trogonophis darelbeidae* (famille : Trogonophidae) et *Blanus* sp. (famille : Blanidae). L'espèce

actuelle *Trogonophis wiegmanni* n'est signalée à l'état fossile que dans le Pléistocène supérieur d'El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009) et dans l'Holocène d'El Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010 ; Mhamdi, 2023). À Ifri n'Ammar, des restes de cette espèce ont été découverts tant dans des niveaux de la fin du Pléistocène moyen (niveaux anciens du *Middle Stone Age*) que dans des niveaux attribués au Pléistocène supérieur.

*Trogonophis wiegmanni*, espèce endémique du Maghreb, est répartie à travers les climats humides, semi-humides, arides et semi-arides (Bons & Geniez, 1996). Deux sous-espèces sont reconnues (Bons & Geniez, 1996 ; Schleich *et al*., 1996) : *T. w. elegans*, limitée à la région du Nord-Ouest du Maroc, et *T. w. wiegmanni* (Kaup, 1830), qui occupe une région plus vaste, incluant la partie orientale du Rif et du Moyen Atlas du Maroc jusqu'à l'ouest de la Tunisie.

**Sous-Ordre SAURIA Macartney, 1802**

**Famille Agamidae Spix, 1825**

**Genre *Agama* Daudin, 1802**

***Agama bibronii* Duméril & Duméril, 1851**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Maxillaire | | | | 2 | | |
| Dentaire | | | 2 | 4 | | |
| vertèbres | | | 1 | 10 | | 5 |
| **Total** | | | **3** | **16** | | **5** |

**Tab. 66.** Liste du matériel fossile attribué à *Agama bibronii*.

**Famille Chamaeleonidae Rafinesque, 1815**

**Genre *Chamaeleo* Laurenti, 1768**

***Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus 1758)**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Préfrontal | | | | 2 | | |
| Postorbitofrontal | | | | 2 | | |
| Fragment de crâne indet. | | | | 1 | | |
| Maxillaire | | | 1 | 3 | | 4 |
| Dentaire | | | 2 | 4 | | 1 |
| vertèbre | | | 1 | 2 | | 4 |
| **Total** | | | **4** | **14** | | **9** |

**Tab. 67.** Liste du matériel fossile attribué à *Chamaeleo chamaeleon*.

Nous abordons l'étude systématique des représentants des familles *Agamidae* et *Chamaeleonidae* à travers une publication parue dans la revue *Quaternaire* en 2022 : **Mouhsine, T., Amani F. & Mikdad A., (2022). *Agama bibronii* (Sauria : Agamidae) et *Chamaeleo chamaeleon* (Sauria : Chamaeleonidae) d'Ifri n'Ammar (Rif oriental, Maroc). *Quaternaire*, 33(3), 151-168.**

En Afrique du Nord, peu de matériel fossile a été décrit et attribué à des représentants des familles Agamidae et Chamaeleonidae. Cet article propose une étude détaillée des restes de deux espèces : *Agama bibronii* (l'agame de Bibron ; Agamidae) et *Chamaeleo chamaeleon* (le caméléon commun ; Chamaeleonidae). Il offre une description morpho-anatomique approfondie des fossiles (préfrontaux, postorbitofrontaux, maxillaires, dentaires et vertèbres)

attribués à ces deux espèces découvertes à Ifri n'Ammar, accompagnée de diverses figures les illustrant.

Lors de la rédaction de cet article, les restes de caméléon avaient été découverts uniquement dans l'unité *MSA*-OS. Cependant, sept restes supplémentaires attribués à *Chamaeleo chamaeleon* ont été identifiés dans de nouveaux échantillons de sédiments prélevés entre 2022 et 2024 dans l'unité *MSA*-OI, confirmant ainsi la présence simultanée d'*Agama bibronii* et de *Chamaeleo chamaeleon* dans les unités OS (Pléistocène supérieur) et OI (fin du Pléistocène moyen) de l'abri rocheux d'Ifri n'Ammar.

La figure 67 illustre certains de ces nouveaux restes (maxillaires et vertèbre) découverts dans le niveau inférieur (*MSA*-OI) de l'abri, attribués à l'espèce *Chamaeleo chamaeleon*.

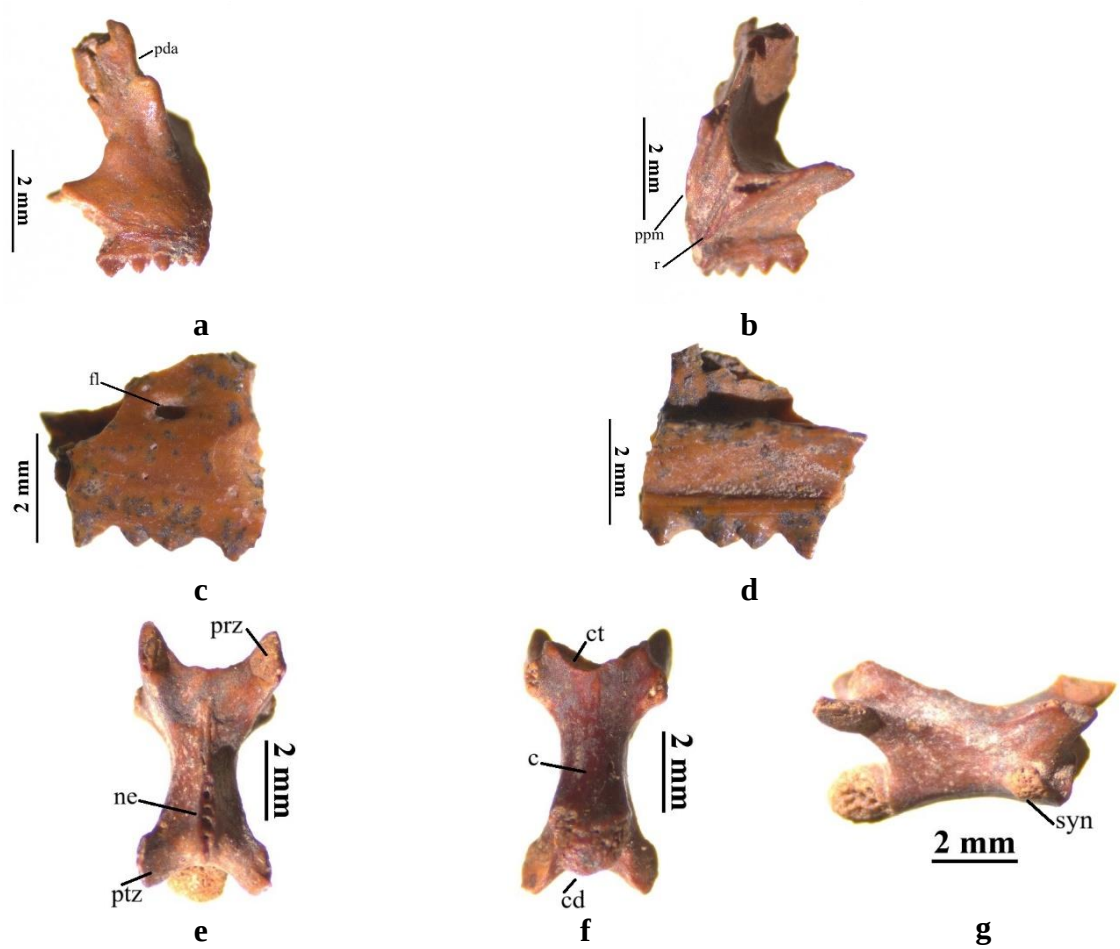



**Fig. 67.** *Chamaeleo chamaeleon* : a et b) maxillaire droit (IA22-O14-122-*MSA*-OI), vues latérale (a) et médiale (b) ; c et d) maxillaire droit (IA22-N15-125- *MSA*-OI), vues latérale (c) et médiale (d) ; e, f et g) vertèbre thoracique (IA22-O14-122- *MSA*-OI ), vues dorsale (e), ventrale (f) et latérale droite (g). Abréviations d'après Villa & Delfino (2019) et Bailon (1991), maxillaire = fl : foramen labial, pda : processus dorsal antérieur, ppm : processus prémaxillaire ; r : rainure ; vertèbre= cd : condyle, c : centrum, ct : cotyle ; ne : neurépine, prz : prézygapophyse, ptz : postzygapophyse, syn : synapophyse.

*Quaternaire*, **33** (3), *2022*, p. 151-168

# *AGAMA BIBRONII* (SAURIA : AGAMIDAE) ET *CHAMAELEO CHAMAELEON* (SAURIA : CHAMAELEONIDAE) D'IFRI N'AMMAR (RIF ORIENTAL, MAROC)

Touria MOUHSINE[1], Fethi AMANI[1] & Abdeslam MIKDAD[1]

**RÉSUMÉ**

En Afrique du Nord, peu de matériel fossile a été décrit et attribué à des représentants des familles Agamidae et Chamaeleonidae. Le site d'Ifri n'Ammar a livré des restes (fragments de crânes, dentaires, maxillaires et vertèbres) qui ont été attribués à *Agama bibronii* (l'agame de Bibron; Agamidae) et à *Chamaeleo chamaeleon* (le caméléon commun ; Chamaeleonidae). Du point de vue chronologique, les restes de ces deux espèces ont été récoltés dans des niveaux se situant entre 83 ± 6 ka et 171 ± 12 ka pour *Agama bibronii* et entre 83 ± 6 ka et 130 ± 8 ka pour *Chamaeleo chamaeleon*. Les affinités bioclimatiques de ces deux espèces renseignent sur la présence aux alentours d'Ifri n'Ammar d'un milieu rocheux avec persistance de zones arborées, notamment durant la période comprise entre 83 ± 6 ka et 130 ± 8 ka, corrélée au stade isotopique 5. L'étude paléontologique entreprise sur les restes fossiles de ces deux espèces apporte une contribution importante à la connaissance des Agamidae et des Chamaeleonidae pléistocènes du Maroc.

**Mots-clés :** Agamidae, Chamaeleonidae, Pléistocène, Rif oriental, Maroc.

**ABSTRACT**

*AGAMA BIBRONII* (SAURIA: AGAMIDAE) AND *CHAMAELEO CHAMAELEON* (SAURIA: CHAMAELEONIDAE) FROM IFRI N'AMMAR (EASTERN RIF, MOROCCO)

In North Africa, few fossil materials have been described and attributed to representatives of the Agamidae and Chamaeleonidae families. The Ifri n'Ammar site yielded remains (fragments of skulls, dentaries, maxillae and vertebrae) which have been attributed to *Agama bibronii* (Bibron's agame ; Agamidae) and to *Chamaeleo chamaeleon* (common chameleon; Chamaeleonidae). Chronologically, the remains of these two species were collected in levels dated between 83 ± 6 ka and 171 ± 12 ka for *Agama bibronii* and between 83 ± 6 ka and 130 ± 8 ka for *Chamaeleo chamaeleon*. The bioclimatic affinities of these two species provide information on the presence around Ifri n'Ammar of a rocky environment with persistence of wooded areas, in particular during the period between 83 ± 6 ka and 130 ± 8 ka, correlated with Marine Isotopic Stage 5. The paleontological study undertaken on the fossil remains of these two species gives an important contribution to the knowledge of the Pleistocene Agamidae and Chamaeleonidae of Morocco.

**Keywords:** Agamidae, Chamaeleonidae, Pleistocene, Eastern Rif, Morocco.

## 1 - INTRODUCTION

Les Agamidés et les Caméléonidés constituent un groupe de lézards acrodontes qui possèdent des dents très caractéristiques (de type acrodonte) et très semblables (Pianka, 2003 ; Bailon *et al*., 2017). L'origine biogéographique et le début de leur histoire évolutive restent mal connus (Apesteguía *et al*., 2016). Cependant, une origine et une répartition gondwanienne de ce groupe a été suggérée (Holmes *et al*., 2009) et soutenue par la découverte de restes datant du Mésozoïque (Apesteguía *et al*., 2016). Les plus anciens restes fossiles de ce groupe proviennent du Jurassique inférieur-moyen de l'Inde (Evans *et al*., 2002 ; Apesteguía *et al*., 2016).

En Afrique, région importante pour l'étude de l'évolution des Acrodonta, le registre fossile qui leur est attribué est très limité (Apesteguía *et al*., 2016). En effet, le plus vieux fossile africain, rattaché à un lézard iguanien à dentition acrodonte et présentant des similitudes avec les Uromastycinae (*Jeddaherdan aleadonta*), a été signalé au sud-est du Maroc dans un site du Crétacé supérieur (Mésozoïque) (Apesteguía *et al*., 2016). Puis une seule dent acrodonte, peut-être attribuable soit à un Sphénodontien, soit à un Agamidae ou à un Chamaeleonidae, a été signalée dans le Paléocène supérieur du Maroc (59 à 55 Ma) dans le gisement d'Adrar Mgorn 1 (Augé & Rage, 2006 ; Holmes *et al*., 2010; Bailon *et al*., 2017). Des restes fossiles inédits et non publiés d'Acrodonta, montrant des affinités possibles avec les Uromastycinae (Agamidae) proviennent de l'Eocène d'Algérie et de la Tunisie (J.C. Rage et autres chercheurs 2015, *in* Apesteguía *et al*., 2016 ). D'autres fossiles, rattachés à *Uromastyx*, ont été signalés dans l'Oligocène d'Egypte (Holmes *et al*., 2009).

[1] Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine (INSAP), Hay Riad, Madinat Al Irfane, Angle rues 5 et 7, MA-10 000 RABAT, Maroc. *Courriels* : touri.mouhcine@insap.ac.ma, fethiamani124@gmail.com, abdes.mikdad@gmail.com

*Manuscrit reçu le 21/01/2022, accepté le 30/05/2022*

Les Agamidés (Squamata, Agamidae) se rencontrent actuellement en Afrique, en Asie, dans la région de la Méditerranée orientale et en Australie (Pianka, 2003 ; Holmes *et al*., 2009). Ils abondent dans les déserts sablonneux et les zones rocheuses et sont également présents dans les savanes et les milieux avec des broussailles épineuses ainsi que dans les forêts sèches (Pianka, 2003 ; Gonçalves *et al*., 2012).

En Afrique du Nord, la famille Agamidae est représentée actuellement par trois genres : *Trapelus*, *Uromastyx* et *Agama*. Parmi les Agamidae, au Maroc et en Algérie on trouve notamment l'espèce *Trapelus boehmei*, qui fait partie du complexe *Trapelus mutabilis* renfermant des espèces et des sous-espèces sahariennes distinguables par analyse moléculaire (Trape *et al.,* 2012). Au sein du complexe *Uromastyx acanthinura,* deux espèces sont présentes en Afrique du Nord : *U. nigriventris* au Maroc et en Algérie occidentale et *U. acanthinura* en Algérie, en Tunisie et en Libye (Trape *et al.*, 2012 ; Tamar *et al*., 2017). Ces espèces de grande taille ont une répartition géographique qui couvre les zones désertiques de toute l'Afrique du Nord (Trape *et al*., 2012). Le genre *Agama* est représenté en Afrique du Nord par sept espèces (Gonçalves *et al*., 2012). Le représentant actuel de ce genre en Afrique nord-occidentale a fait l'objet de plusieurs travaux (Brown & Znari, 1998 ; Znari *et al*., 1998 ; Geniez *et al*., 2011 ; Gonçalves *et al*., 2012), mais aujourd'hui il semble bien que le nom valide pour cet agame soit *Agama bibronii*, et non plus *Agama impalearis*, même si ce dernier est encore largement utilisé (Denzer, 2021). D'après les études phylogénétiques et phylogéographiques, cette espèce appartenant à la lignée des agames principalement sahariens et largement repartis en Afrique du Nord, est la seule espèce de ce genre qui a colonisé la zone climatique méditerranéenne (Gonçalves *et al.*, 2012). Dans cet article, l'agame d'Ifri n'Ammar a été attribué sur la base de critères morphologiques et géographiques à *Agama bibronii*, qui est particulièrement commun au Maroc où il colonise des milieux très variés (Bons & Geniez, 1996 ; Znari *et al*., 1998).

En plus des restes fossiles, proches des Uromastycinae (Sauria, Agamidae) et provenant des sites marocains et africains cités ci-dessus, les restes fossiles d'Agamidés ont été mentionnés au Maroc dans le site d'Irhoud Ocre, daté du Pléistocène inférieur (2 Ma ; Bailon *et al*., 2017). Un Agamidae indéterminé a ensuite été signalé à la base du Pléistocène supérieur à El Harhoura 2 au Maroc (Stoetzel, travail en cours, in Bailon *et al*., 2017), et des restes d'*Agama bibronii* ont été identifiés dans les dépôts holocènes de Guenfouda, également au Maroc (Aouraghe *et al*., 2010; Bailon *et al*., 2017).

Les Caméléonidés (Squamata, Chamaeleonidae) constituent un groupe assez diversifié avec plus de 200 espèces qui sont réparties actuellement en Afrique, à Madagascar, au Moyen Orient, au sud de l'Inde, au Sri Lanka et dans la région méditerranéenne de l'Europe (Bolet & Evans, 2013 ; Georgalis *et al*, 2016 ; Čerňanský *et al*., 2020). La majorité des espèces de caméléons se trouvent actuellement en Afrique et à Madagascar et des études basées sur les méthodes de phylogénie moléculaire ont confirmé l'origine africaine des caméléons et ont démontré le rôle fondamental qu'a joué la dispersion océanique dans la répartition géographique de cette famille (Tolley *et al*., 2013).

Une origine crétacée des Caméléonidés est communément acceptée sur la base des données moléculaires (Tolley *et al*., 2013 ). Néanmoins, les restes fossiles qui sont de nature à permettre la reconstitution de l'histoire évolutive du groupe, sont rares et fragmentaires (Tolley *et al*., 2013 ; Bolet & Evans, 2013 ; Dollion *et al*. 2015 ; Georgalis *et al.*, 2016 ; Čerňanský *et al*., 2020). Ainsi, les restes fossiles attribués indubitablement aux Chamaeleonidae ne remontent qu'au tout début du Miocène de l'Europe (Moody & Roček, 1980 ; Čerňanský, 2010 ; Bolet & Evans, 2013 ; Georgalis *et al*., 2016), d'Afrique (Hillenius, 1978 ; Pickford, 1986 ; Rieppel *et al*., 1992 ; Čerňanský *et al*., 2020) et probablement d'Inde (Sankhyan & Čerňanský, 2016). D'autres fossiles épars ont été enregistrés dans des sites datés entre le Pliocène et l'Holocène, principalement au Liban, en Israël, à Madagascar, en Afrique du Sud, en Tanzanie, en Espagne (Tolley *et al*., 2006 ; Bolet & Evans, 2013 ; Dollion *et al*. 2015 ; Čerňanský *et al*., 2020) et en Afrique du Nord (Aouraghe *et al*., 2010 ; Saidani *et al*., 2016 ; Gleed-Owen & Barton, 2020). Cette dernière région abrite actuellement un seul représentant de la famille Chamaeleonidae: *Chamaeleo chamaeleon* qui est un lézard arboricole présentant actuellement une large répartition circum-méditerranéenne où il est présent dans la plupart des pays d'Afrique du Nord, du Moyen-Orient (Palestine, Liban, Syrie), de la péninsule arabique, de la Grèce continentale, de la Turquie, au sud de la péninsule ibérique et sur diverses îles de la mer Égée, Malte et la Sicile (Klaver, 1981 ; Cuadrado, 2015).

A l'état fossile, en Afrique du Nord *Chamaeleo chamaeleon* est signalé dans les niveaux de la fin du Pléistocène supérieur de Taforalt (Gleed-Owen & Barton, 2020). Des restes de cette espèce ont été identifiés dans les dépôts holocènes de Guenfouda au Maroc (Aouraghe *et al*., 2010; Bailon *et al*., 2017), et elle a également été signalée à cette période à Gueldaman en Algérie (Saidani *et al*., 2016).

Au Maroc, le registre fossile des deux sauriens *Agama bibronii* et *Chamaeleo chamaeleon,* ainsi que les études qui leur sont consacrées, sont extrêmement rares. Nous nous proposons ici de fournir une description morpho-anatomique détaillée de restes fossiles inédits attribués à ces deux espèces et récoltés dans les niveaux pléistocènes de l'abri rocheux d'Ifri n'Ammar, dans l'oriental marocain, contribuant ainsi à la connaissance de ces taxons au Maroc et plus largement en Afrique du Nord. Nous proposons également quelques hypothèses sur l'origine et le mode d'accumulation de ces restes dans le site, ainsi que sur les reconstitutions paléoenvironnementales qui peuvent être déduites de ces taxons et du spectre faunique plus global.

## 2 - PRÉSENTATION DU SITE

L'abri rocheux d'Ifri n'Ammar, situé dans la région du Rif oriental marocain (fig. 1), est fouillé depuis 1997 dans le cadre du projet de coopération « Préhistoire et Protohistoire du Rif oriental marocain » entre l'Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine (INSAP, Maroc) et la Kommission für Archäologie Aussereuropäischer Kulturen (Kaak, DAI, Allemagne) (Mikdad *et al*., 2000). Le remplissage stratigraphique de 6,3 m de profondeur comporte des phases d'occupation humaine discontinues se rapportant à l'Ibéromaurusien (*Later Stone Age*, LSA), datées entre 13,9 ± 0,08 ka BP (16,8–16,5 ka cal BP) et 10,0 ± 0,08 ka BP (11,7 ± 0,4 ka cal BP) (Moser, 2003 ; Linstädter *et al*., 2012), et au *Middle Stone Age*, MSA, se situant chronologiquement entre 171 ± 12 ka et 83 ± 6 ka (Richter *et al*., 2010 ; Nami & Moser, 2010). L'occupation du *LSA* est matérialisée par un outillage lithique caractéristique de cette période (Moser, 2003), de l'industrie osseuse, des objets de parure et surtout des sépultures avec des restes humains provenant de la couche grise « escargotière », riche en mollusques terrestres (Mikdad *et al*., 2002). L'occupation du *MSA* est attestée par de l'industrie lithique et par la présence de coquilles perforées (Nami & Moser, 2010) attribuées aux espèces *Tritia gibbosula* et *Columbella rustica* (Sehasseh *et al*., 2021) retrouvées dans un niveau daté de 83 ± 6 ka (Richter *et al*., 2010) et qui se rencontrent dans d'autres sites *MSA* en Afrique du Nord (Bouzouggar *et al*., 2007).

L'ensemble de la faune de ce site a été recueilli entre 1997 et 2021. Le matériel faunique des niveaux ibéromaurusiens a été brièvement décrit par R. Hutterer et T. Mouhsine (dans Mikdad *et al*., 2000), et en détail par Mouhsine (2003). Une liste des vertébrés des niveaux du *MSA* a également été présentée par Hutterer (2010) et une étude des vautours de ce site a été réalisée par Manegold et Hutterer (2021). L'étude en cours des petits vertébrés de ce site (T. Mouhsine, étude en cours), démontre la présence dans le site de représentants de l'ordre des squamates, incluant des restes fossiles des deux familles Agamidae et Chamaeleonidae (voir annexe 1).

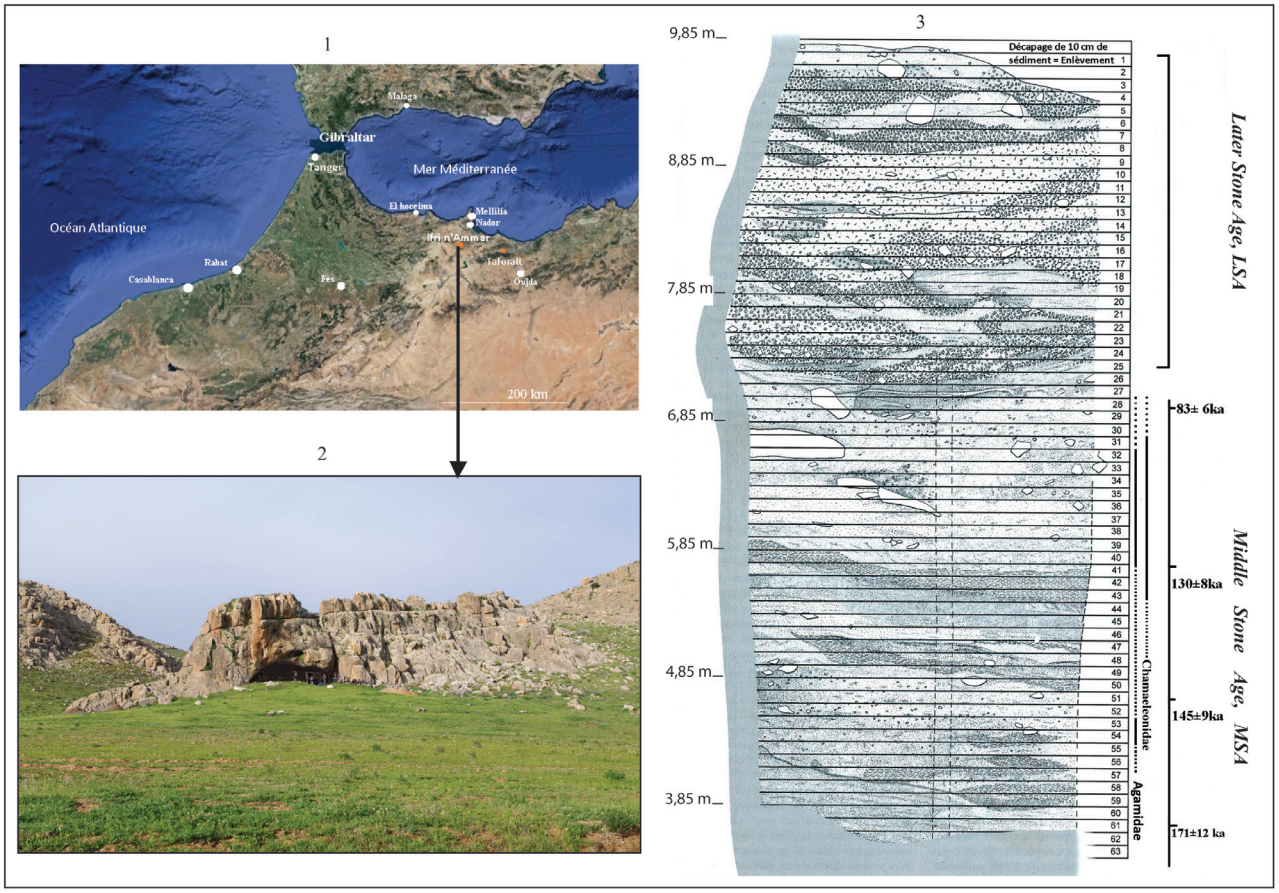



**Fig. 1 : Le site d'Ifri n'Ammar au nord-est du Maroc.**

1) Carte de localisation ; 2) photo de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar (cliché : A. Mikdad, INSAP, Maroc) ; 3) séquence stratigraphique d'Ifri n'Ammar (modifiée d'après Nami & Moser, 2010 ; Richter et al., 2010) avec la position stratigraphique et chronologique des restes fossiles étudiés d'Agamidae et de Chamaeleonidae ( ___ : présence certaine ; - - - : présence incertaine).

*Fig. 1: Ifri n'Ammar, North-East Morocco. 1) Location map ; 2) Ifri n'Ammar rock shelter (photography: A. MIKDAD, INSAP, Morocco); 3) Stratigraphic sequence of Ifri n'Ammar (adapted from Nami and Moser, 2010; Richter et al., 2010) with the stratigraphic and chronological position of the Fossil remains of Agamidae and Chamaeleonidae ( ___ : certain presence; - - - : uncertain presence).*

## 3 - MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les restes étudiés dans le présent travail ont été collectés dans le site d'Ifri n'Ammar dans les niveaux qui se rapportent au *MSA* et qui se situent chronologiquement entre 83 ± 6 ka et 171 ± 12 ka (Richter *et al*., 2010, fig.1). Ils ont été trouvés à une profondeur de 3 m et plus à partir de la surface actuelle du sol de l'abri rocheux. Un seul échantillon de sédiment provenant des niveaux supérieurs du *LSA* a été tamisé à l'eau, et le tri des éléments osseux issus de cet échantillon n'a pas révélé la présence de restes fossiles attribuables aux Agamidae ou aux Chamaeleonidae.

Le matériel est conservé à l'Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine à Rabat. Les refus de tamis issus du lavage-tamisage des échantillons de sédiments extraits lors des fouilles (maille de tamis de 1 mm) ont été triés à l'œil nu au laboratoire afin d'en extraire les restes fauniques. En plus des restes récupérés par la méthode du lavage-tamisage, certains éléments généralement de plus grande taille ont été prélevés directement lors du tri de la grande faune du site, notamment certaines mandibules de sauriens.

Cette étude porte plus particulièrement sur des fragments de crânes, des maxillaires, des dentaires et des vertèbres d'Agamidae et de Chamaeleonidae. La présence de dents acrodontes était parmi les caractères déterminants quant au rattachement des restes de dentaires et de maxillaires à ces deux groupes de sauriens. Plusieurs publications ont été consultées pour réaliser les descriptions des restes osseux des représentants de ces deux familles, dont Moody et Roček (1980), Bailon (1991), Delfino *et al*. (2008), Čerňanský (2010, 2011), Tolley *et al*. (2013), Dollion *et al*. (2015), Villa & Delfino (2019). Pour le caméléon, des comparaisons ont été effectuées avec des représentants actuels de *Chamaeleo chamaeleon* issus des collections de l'Institut Scientifique de Rabat (spécimen IS n°16).

Les restes ont été étudiés avec une loupe binoculaire Olympus SZx9 et photographiés à l'aide d'un appareil photographique digital Olympus C4000 zoom.

## 4 - ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

### 4.1 – LES AGAMIDAE

Ordre SQUAMATA Oppel, 1811
Sous-Ordre SAURIA Macartney, 1802
Famille AGAMIDAE Spix, 1825
Genre ***Agama*** Daudin, 1802
***Agama bibronii*** Duméril & Duméril, 1851

#### *4.1.1 – Le matériel étudié*

Le matériel étudié comprend deux maxillaires presque complets, deux fragments de maxillaires, cinq dentaires et cinq vertèbres caudales.

#### *4.1.2 - Description :*

4.1.2.1 - Maxillaire :

Les maxillaires (fig. 2, 2.1 et 2.2) ont un processus prémaxillaire dont la partie antérieure est nettement développée en direction dorsale. La partie conservée du processus dorsal du maxillaire (le processus facial) est robuste et son bord antérieur, légèrement oblique, se courbe en direction médiale. Le processus postérieur (processus zygomatique) est long et pointu avec sa face dorsale qui présente un sillon modérément profond pour l'articulation du jugal.

Les maxillaires portent deux dents antérieures pleurodontes, suivies de 15 dents acrodontes sur le maxillaire le plus complet IA13-P13-68 (13 dents acrodontes et les alvéoles de deux dents, fig. 2.1), qui sont fixées légèrement sur la surface linguale de l'os.

Les deux dents pleurodontes antérieures sont espacées, monocuspides et d'aspect caniniforme. La dent pleurodonte postérieure, plus développée que la dent antérieure, est inclinée en direction labiale et munie d'un apex pointu. La dent pleurodonte antérieure, dirigée en direction mésiale, est petite avec un apex aigu.

Les dents acrodontes sont triangulaires, très légèrement tricuspides et aplaties latéralement. La surface linguale de chaque dent est légèrement bombée et les dents sont serrées, de façon à ce que la partie postérieure de chaque dent chevauche la partie antérieure de la dent suivante. Les six dents acrodontes antérieures sont de petite taille, les dents postérieures sont plus grandes.

En vue linguale, la lame osseuse, correspondant au contact avec le palatin, est développée en direction médio-dorsale (figs. 2.1b et 2.2b). A peine ébauchée vers la partie antérieure, elle atteint un développement maximal au niveau de la 7ème dent acrodonte (en comptant de l'avant). Deux foramens sont présents au niveau du contact de la lame avec la paroi de l'os.

En vue latérale, l'os présente une dépression peu profonde au-dessus des foramens labiaux qui sont au nombre de quatre (figs 2.1a et 2.2a). La surface latérale de l'os est lisse.

4.1.2.2 - Dentaire

Le dentaire est un os nettement plus long que haut. Les mandibules gauches IA17-O14-82 (fig. 2.3) et IA13-P13-67 (fig. 2.4) montrent une rangée dentaire qui se compose de 18 dents acrodontes et de deux dents antérieures pleurodontes qui présentent un aspect caniniforme (dentaire IA13-P13-67, fig. 2.4). La mandibule droite IA12-O13-56 (fig. 2.5) a une rangée dentaire se composant de 12 ou 13 dents acrodontes (probablement un individu plus jeune) avec les deux dents pleurodontes antérieures qui sont cassées.

Les dents acrodontes présentent une forme triangulaire, avec une cuspide principale qui constitue la plus grande partie de la dent et qui, dans certains cas, est bordée de deux petites cuspides, une antérieure et une postérieure (fig. 2.5). Les dents acrodontes antérieures sont petites et serrées les unes contre les autres. Les dents centrales

et postérieures sont plus grandes et s'inclinent en direction postéro-labiale, de telle manière que l'extrémité postérieure d'une dent chevauche labialement l'extrémité antérieure de la dent suivante. Les dents sont aplaties latéralement et la surface médiale est légèrement bombée. Les dents antérieures, au nombre de deux, sont pleurodontes et caniniformes et sont insérées sur le bord lingual du dentaire (figs. 2.3 et 2.4, avec la dent pleurodonte antérieure qui est cassée sur le dentaire IA17-O14-82). La dent pleurodonte postérieure est plus robuste que la dent antérieure et présente une base élargie et un apex conique, pointu et légèrement courbé du côté labial.

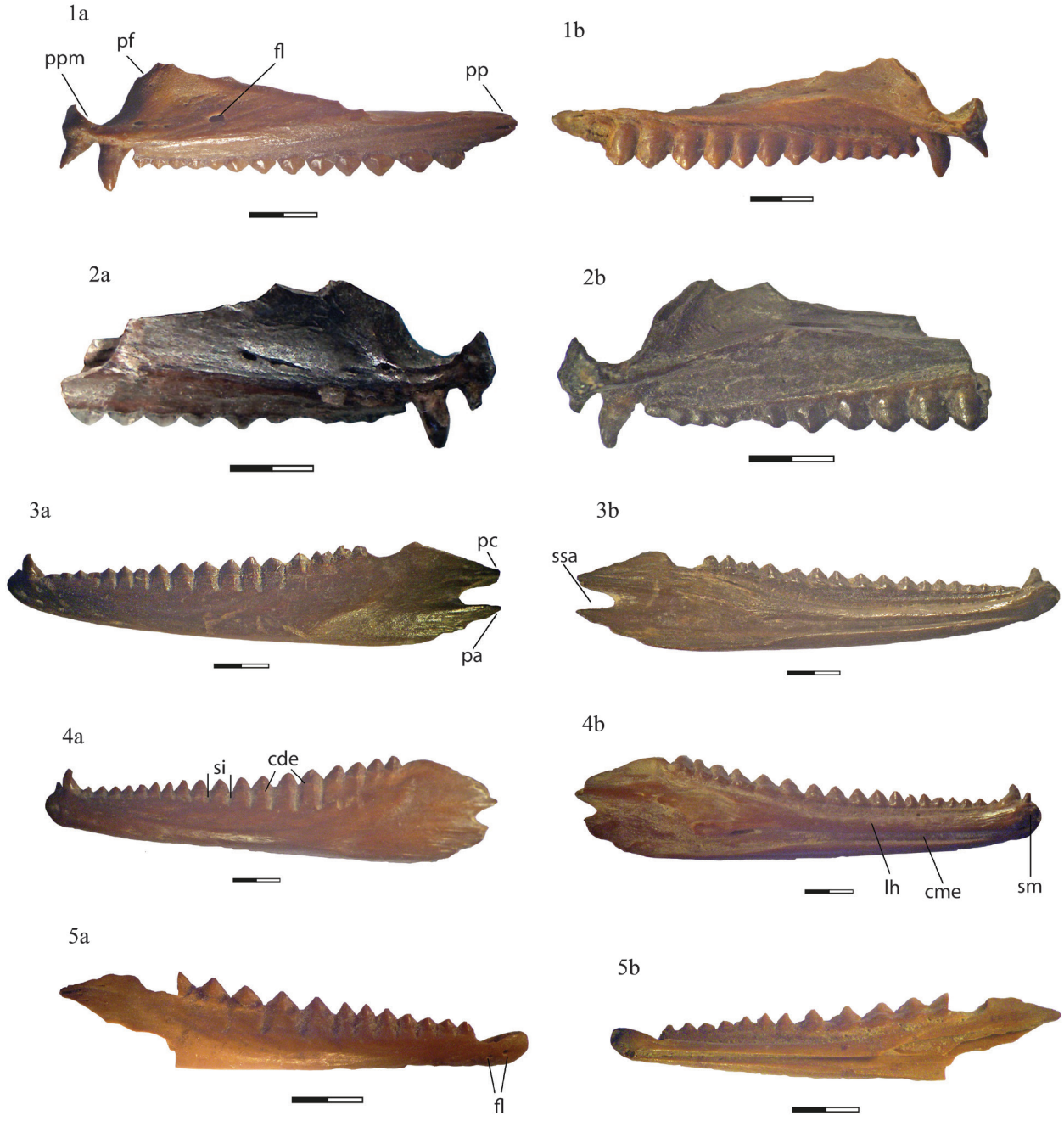



**Fig. 2 : *Agama bibronii d*'Ifri n'Ammar.**

1) maxillaire gauche (IA13-P13-68), vues latérale (1a) et médiale (1b) ; 2) fragment de maxillaire droit (IA14-O14-73), vues latérale (2a) et médiale (2b) ; 3) dentaire gauche (IA14-O14-82), vues latérale (3a) et médiale (3b) ; 4) dentaire gauche (IA13-P13-67), vues latérale (4a) et médiale (4b) ; 5) dentaire droit (IA12-O13-56), vues latérale (5a) et médiale (5b). Abréviations : cme, canal de Meckel ; crd, crête dentaire ; fl, foramen labial ; lh, lame horizontale ; pa, processus angulaire ; pc, processus coronoïde ; pf, processus facial ; pp, processus postérieur ; ppm, processus prémaxillaire ; si, sillon interdentaire ; sm, symphyse mandibulaire ; ssa, sinus supra-angulaire. Echelles = 2 mm

*Fig. 2: Agama bibronii from Ifri n'Ammar. 1) left maxilla (IA13-P13-68), lateral (1a) and medial (1b) views; 2) fragmentary right maxilla (IA14-O14-74), lateral (2a) and medial (2b) views; 3) left dentary (IA14-O14-82), lateral (3a) and medial (3b) views; 4) left dentary (IA13-P13-67), lateral (4a) and medial (4b) views; 5) right dentary (IA12-O13-56), lateral (5a) and medial (5b) views. Abbreviations: cme, Meckelian groove; crd, dental ridge; fl, foramen; lh, subdental ridge; pa, angular process; pc, coronoid process; pf, facial process; pp, posterior process; ppm, premaxillary process; si, interdental groove; sm, mandibular symphysis; ssa, supraangular recess. Scale bars = 2 mm.*

En vue labiale, les dentaires présentent quatre ou cinq foramens labiaux, qui sont situés antérieurement sur la moitié inférieure de l'os. L'occlusion forme des sillons interdentaires très visibles sur la face latérale du dentaire. Ces sillons se développent à partir de la surface dorsale du dentaire et se dirigent ventralement.

La crête dentaire est rectiligne et étroitement soudée à chaque dent acrodonte. La limite ventrale de l'os est légèrement convexe.

En vue linguale, le canal de Meckel est ouvert sur toute la longueur du dentaire : il est plus large au niveau de la moitié postérieure du dentaire et plus étroit vers la partie antérieure. La lame horizontale, large et convexe, se redresse antérieurement sur la symphyse mandibulaire. Postérieurement, sous la 14ème et la 15ème dent acrodonte des dentaires IA17-O14-82 et IA13-P13-67 (figs. 2.3b et 2.4b), et sous la 10ème dent acrodonte du dentaire IA12-O13-56 (fig. 2.5b), la lame horizontale forme une expansion osseuse (partiellement cassée sur les dentaires d'Ifri n'Ammar) en forme de lame dirigée ventralement, et qui semble résulter de la fusion de l'os splénial avec le dentaire, comme cela est le cas chez de nombreux Agamidae (Bailon, 1991). Le processus coronoïde est relativement long, large et robuste, et présente une extrémité postérieure pointue. La surface d'insertion pour le coronoïde est assez développée, concave et allongée antéro-postérieurement. Le processus angulaire, bien préservé sur le dentaire IA17-O14-82 (fig. 2.3), est mince et allongé antéro-postérieurement avec une extrémité postérieure pointue et présentant la même longueur que le processus coronoïde. Un sinus supra-angulaire en forme de « U » sépare les deux processus.

4.1.2.3 - Vertèbre caudale

Les vertèbres caudales (fig. 3), procoeles et allongées antéro-postérieurement, sont caractérisées par un cotyle et un condyle arrondis, un centrum qui possède une carène hémale longue, dépourvue de ligne d'autotomie, un canal neural sub-elliptique et un arc neural dorsalement lisse. Les prézygapophyses sont petites et dirigés antéro-dorsalement. Les vertèbres appartiennent probablement à la partie postérieure de la queue, car elles sont dépourvues de processus transverses qui caractérisent les vertèbres caudales antérieures. D'après Delfino *et al*. (2008), les processus transverses et la neurépine diminuent de taille vers l'arrière de la queue et ne sont pas présents au niveau de la plupart des vertèbres postérieures.

*4.1.3 - Bilan-Discussion*

La dentition de type hétérodonte se caractérisant par la présence de dents pleurodontes et acrodontes est un caractère qui est cité par plusieurs auteurs comme caractérisant la famille des Agamidae (Moody et Roček, 1980 ; Bailon, 1991). En effet, chez les Chamaeleonidae, qui présentent une dentition acrodonte similaire à celle des Agamidae, la partie antérieure des dentaires est dépourvue de dents pleurodontes. En outre, chez les Caméléonidés, les dents acrodontes sont nettement séparées les unes des autres et la surface linguale de chacune est aussi plate que la surface labiale (Moody & Roček, 1980). Aussi, la morphologie de la vertèbre caudale atteste de la présence d'Agamidae à Ifri n'Ammar, avec la caractéristique d'être dépourvue de ligne d'autotomie (Bailon, 1991).

Les dentaires d'Agamidés d'Ifri n'Ammar possèdent un nombre différent de dents : IA17-O14-82 et IA13-P13-67 (figs. 2.3 et 2.4) possèdent 18 dents acrodontes, alors que IA12-O13-56 (fig. 2.5) n'en montre que 12 ou 13. Cette variation du nombre de dents acrodontes chez les Agamidés (entre neuf et 19 dents) aurait une cause ontogénétique (Cooper *et al.*, 1970 ; Delfino et al., 2008).

Actuellement, *Agama bibronii* est la seule espèce du genre *Agama* répartie au nord du Sahara (Gonçalves *et al*., 2012). Sur la base de critères à la fois morphologiques et biogéographiques, nous attribuons donc l'Agame d'Ifri n'Ammar à *Agama bibronii.* Les études phylogéographiques réalisées sur cette espèce ont confirmés l'existence au Maroc de deux clades distincts : un clade au nord et à l'ouest et un autre clade au sud et à l'est (Brown & Znari, 1998 ; Brown *et al*., 2002). D'autres analyses ont confirmé ces données et ont estimé

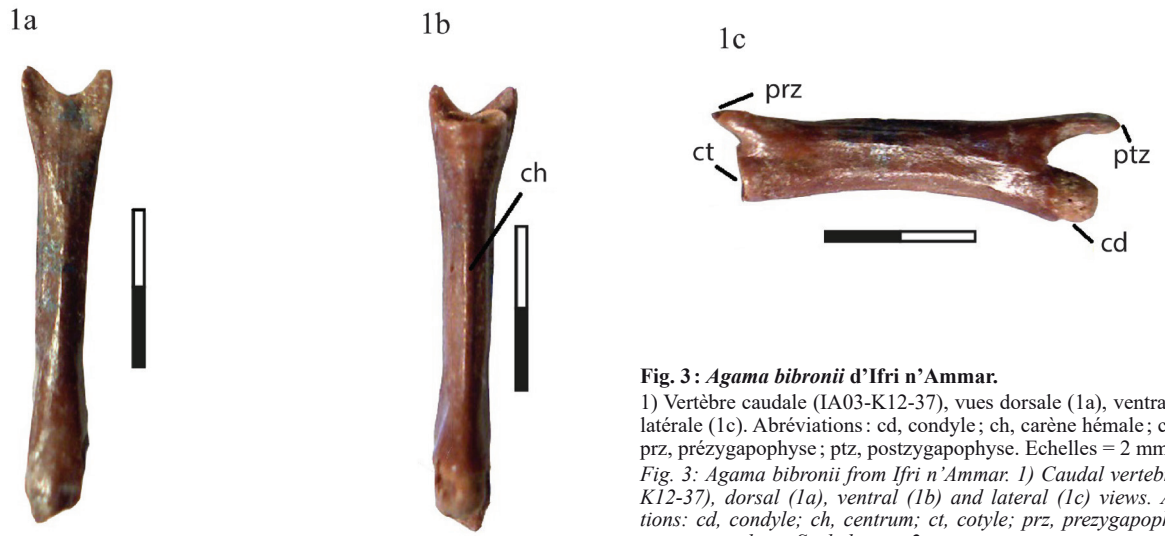



**Fig. 3 : *Agama bibronii* d'Ifri n'Ammar.**
1) Vertèbre caudale (IA03-K12-37), vues dorsale (1a), ventrale (1b) et latérale (1c). Abréviations : cd, condyle ; ch, carène hémale ; ct, cotyle ; prz, prézygapophyse ; ptz, postzygapophyse. Echelles = 2 mm.
*Fig. 3: Agama bibronii from Ifri n'Ammar. 1) Caudal vertebra (IA03-K12-37), dorsal (1a), ventral (1b) and lateral (1c) views. Abbreviations: cd, condyle; ch, centrum; ct, cotyle; prz, prezygapophyse; ptz, postzygapophyse. Scale bars = 2 mm.*

l'âge de divergence entre ces deux lignées à 1,15 Ma (Gonçalves *et al*., 2012).

Les études concernant les restes d'Agamidés fossiles provenant de sites nord-africains sont rares, ce qui entrave notre étude comparative. Au Maroc, les premiers Agamidae fossiles indiscutables ont été mentionnés dans le Pléistocène inférieur d'Irhoud Ocre (2 Ma ; Bailon *et al*., 2017). Un Agamidae indéterminé a été signalé à la base des remplissages du Pléistocène supérieur d'El Harhoura 2 (Stoetzel, travail en cours in Bailon *et al*., 2017). Au cours de l'Holocène, l'espèce actuelle *Agama bibronii* a été identifiée à Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010 ; Bailon *et al*., 2017). Ainsi, la détermination à Ifri n'Ammar de l'espèce *Agama bibronii* dans des niveaux se situant chronologiquement entre 83 ± 6 ka et 171 ka ± 12 ka BP corrobore la présence ancienne de cette espèce au Maroc.

## 4.2 – LES CHAMAELEONIDAE

Ordre SQUAMATA Oppel, 1811
Sous-Ordre SAURIA Macartney, 1802
Famille CHAMAELEONIDAE Rafinesque, 1815
Genre ***Chamaeleo*** Laurenti, 1768
***Chamaeleo chamaeleon*** (Linnaeus 1758)

### *4.2.1 – Le matériel étudié*

Le matériel étudié comprend deux préfrontaux, deux os postorbitofrontaux, trois maxillaires, six dentaires et trois vertèbres.

### *4.2.2 – Description*

#### 4.2.2.1 - Préfrontal

Le préfrontal est un os dont l'extrémité dorso-latérale est munie d'une série de tubercules formant une crête dentelée (figs. 4, 4.1 et 4.2). En vue dorsale, cet os est allongé antéro-postérieurement avec une extrémité antérieure, en partie cassée sur le matériel d'Ifri n'Ammar, beaucoup plus étroite que la partie postérieure de l'os qui est étendue médio-latéralement. Cet os contribue à la formation de la partie supérieure et antérieure de la cavité orbitaire. Le processus latéral qui se développe postérieurement au processus dorsal antérieur est modérément large. La partie ventrale de ce processus est cassée et seule son extrémité postérieure sur le frontal IA13-P13-65 est préservée et présente la trace de contact avec le processus facial du maxillaire. Une suture sur la limite dorsale et postérieure de cet os correspond au contact avec l'os postorbitofrontal. Le préfrontal et le postorbitofrontal contribuent tous les deux à la constitution du bord supérieur de l'orbite. La surface dorsale de l'os présente une ornementation faite de petits tubercules.

#### 4.2.2.2 - Postorbitofrontal

Le postorbitofrontal (figs. 4.3 et 4.4) présente une forme presque triangulaire avec une partie postérieure qui est développée dans le sens dorso-ventral, et une partie antérieure élargie medio-latéralement (fig. 4.4). En vue latérale, la partie antérieure qui est concave contribue à la formation du bord postérieur de l'orbite. La marge dorso-latérale du postorbitofrontal est munie d'une série de tubercules qui constitue une crête dentelée (figs. 4.3 et 4.4). Une ornementation composée de petits tubercules est également présente sur la surface latérale de cet os. En vue médiale, la surface de l'os est lisse.

#### 4.2.2.3 - Maxillaire

Le processus prémaxillaire antérieur du maxillaire (fig. 4.5) est fortement courbé médialement, avec une marge antéro-médiale droite marquant le contact avec l'autre maxillaire, et une petite rainure présentant les traces de l'insertion du prémaxillaire (fig. 4.5b). En vue médiale, une expansion osseuse horizontale (processus palatin du maxillaire) modérément large se prolonge sur toute la longueur de l'os. En vue dorsale, elle porte une impression déterminant le contact avec le palatin. La limite postérieure de l'os est cassée, mais la partie préservée présente postérieurement une impression qui correspond au contact avec la partie antérieure du jugal.

En vue latérale, la partie antérieure du maxillaire est percée de la narine qui présente un contour ovale (fig. 4.5). L'os présente deux processus qui se développent dorsalement : le processus dorsal antérieur du maxillaire (processus préfrontal) en avant de la limite antérieure de la narine, et le processus facial en arrière de celle-ci. Le processus dorsal antérieur présente dorsalement et latéralement les traces de contact avec l'extrémité antérieure du préfrontal et médialement les traces de contact avec le nasal et le processus ascendant du prémaxillaire. Sur la surface dorsale de ce processus, deux tubercules sont présents le long du bord latéral. Le processus facial, situé en arrière de l'ouverture de la narine, est plus large que le processus antéro-dorsal et présente les traces de contact avec le processus latéral du préfrontal.

La surface latérale du maxillaire est lisse et à la base du processus facial se situe un large foramen labial.

L'os maxillaire droit IA12-P13-49 (fig. 4.5), comporte une rangée d'au moins 16 dents acrodontes légèrement tricuspides et fixées sur le bord ventral de l'os maxillaire. Sur ce maxillaire, 15 dents sont visibles et entre la 11ème et la 13ème dent existe un large espace qui renferme la partie basale d'une dent cassée. Les sept premières dents sont très réduites, les quatre en position médiane sont développées et les dernières dents postérieures présentent une taille plus grande. L'espace interdentaire est réduit dans la région antérieure puis il s'élargit au niveau des dents postérieures.

Le grand axe des dents postérieures est oblique par rapport à la ligne ventrale du maxillaire. La base de ces dents postérieures est dirigée antéro-lingualement et postéro-distalement.

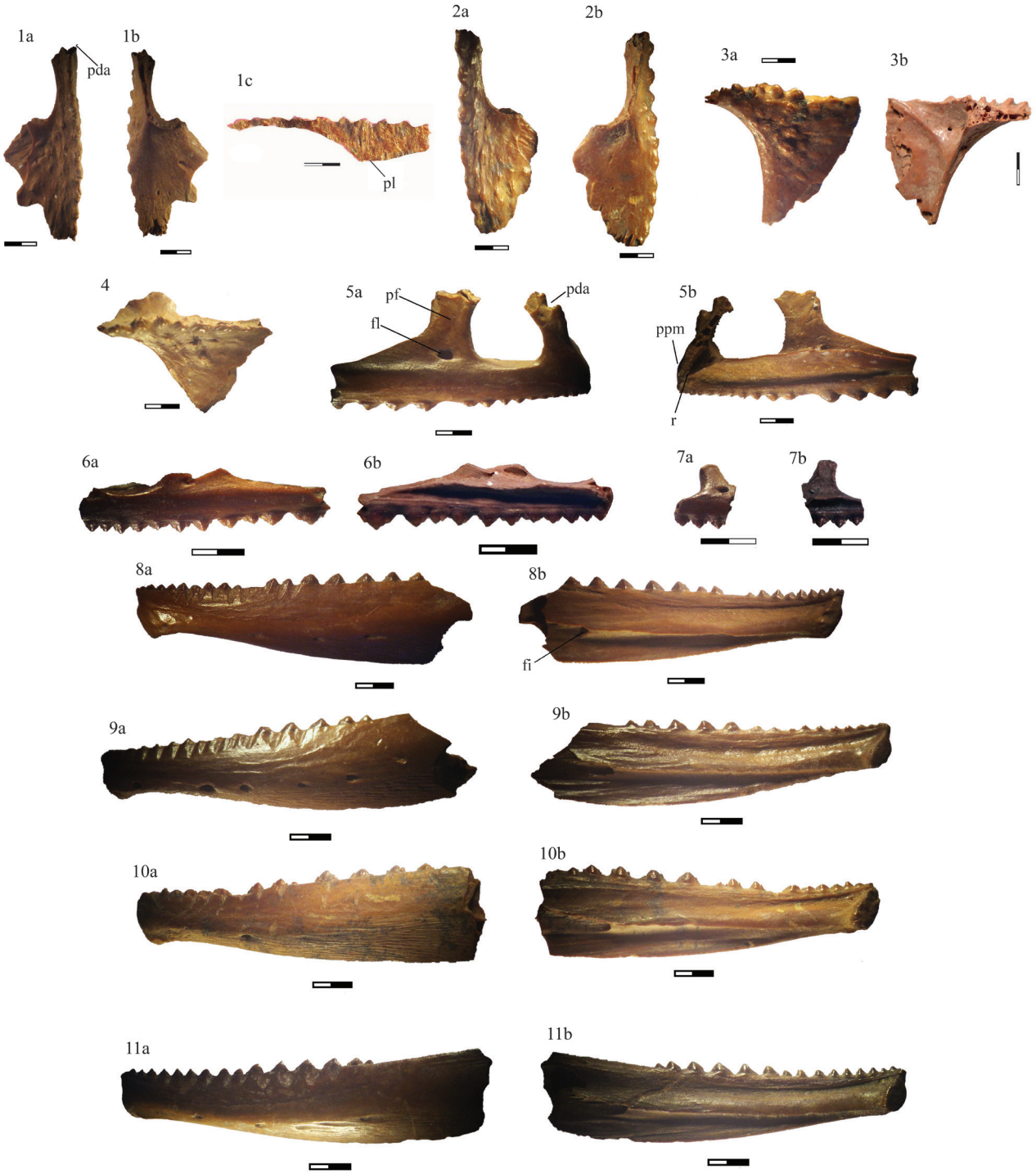



**Fig. 4 : *Chamaeleo chamaeleon* d'Ifri n'Ammar.**

1) préfrontal droit (IA13-P13-65), vues dorsale (1a), ventrale (1b) et latérale (1c) ; 2) préfrontal gauche (IA17-O15-82), vues dorsale (2a) et ventrale (2b) ; 3) postorbitofrontal gauche (IA13-P14-61), vues latérale (3a) et médiale (3b) ; 4) postorbitofrontal gauche (IA13-P14-62), vue latérale ; 5) maxillaire droit (IA12-P13-49), vues latérale (5a) et médiale (5b) ; 6) maxillaire gauche (IA13-P14-67), vues latérale (6a) et médiale (6b) ; 7) fragment de maxillaire gauche (IA03-K12-35), vues latérale (7a) et médiale (7b) ; 8) dentaire gauche (IA13-N12-62), vues latérale (8a) et médiale (8b) ; 9) dentaire gauche (IA13-P14-62), vues latérale (9a) et médiale (9b) ; 10) dentaire gauche (IA17-N14-83), vues latérale (10a) et médiale (10b) ; 11) dentaire gauche (IA18-N14-96), vues latérale (11a) et médiale (11b). Abréviations : fi, foramen intramandibulaire ; fl, foramen labial ; pda, processus dorsal antérieur ; pf, processus facial ; pl, processus latéral ; ppm, processus prémaxillaire ; r, rainure. Echelles = 2 mm.

*Fig. 4: Chamaeleo chamaeleon from Ifri n'Ammar. 1) right prefrontal (IA13-P13-65), dorsal (1a), ventral (1b) and lateral (1c) views ; 2) left prefrontal (IA17-O15-82), dorsal (2a) and ventral (2b) views; 3) left postorbitofrontal (IA13-P14-61), lateral (3a) and medial (3b) views; 4) left postorbitofrontal (IA13-P14-62), lateral view; 5) right maxilla (IA12-P13-49), lateral (5a) and medial (5b) views; 6) left maxilla (IA13-P14-67), lateral (6a) and medial (6b) views; 7) fragmentary left maxilla (IA03-K12-35), lateral (7a) and medial (7b) views; 8) left dentary (IA13-N12-62), lateral (8a) and medial (8b) views; 9) left dentary (IA13-P14-62), lateral (9a) and medial (9b) views; 10) left dentary (IA17-N14-83), lateral (10a) and medial (10b) views; 11) left dentary (IA18-N14-96), lateral (11a) and medial (11b) views. Abbreviations : fi, intramandibular foramen ; fl, foramen ; pda, anterodorsal process ; pf, facial process ; pl, lateral process ; ppm, premaxillary process ; r, groove. Scale bars = 2 mm.*

Le fragment de maxillaire IA13-P14-67 gauche est incomplet (fig. 4.6), ses parties antérieure et postérieure sont cassées, et il ne présente que 11 dents acrodontes qui sont nettement tricuspides, présentant chacune un lobe central et deux petites cuspides bien individualisées : une mésiale et une distale. Les bases des dents sont presque en contact, un espace interdentaire existe uniquement au niveau des dents postérieures entre la 7ème et la 8ème dent et entre la 10ème et la 11ème dent. La taille de la 11ème dent, située au niveau de la partie postérieure de ce fragment de maxillaire, est grande.

La taille du maxillaire IA12-P13-49 (fig. 4.5) est grande en comparaison avec celle du fragment de maxillaire IA13-P14-67 (fig. 4.6).

Le fragment de maxillaire gauche IA-P13-35 (fig. 4.7) est de petite taille et ne présente que la partie postérieure de la narine et trois dents nettement tricuspides.

4.2.2.4 - Dentaire

Sur les dentaires les mieux conservés (figs. 4.8, 4.9, 4.10 et 4.11) le nombre de dents varie entre 15 et 18. Toutes les dents sont acrodontes et fixées sur le bord dorsal du dentaire. Les dents présentent une forme triangulaire, généralement tricuspides, avec un lobe central constituant la plus grande partie de la dent, et deux petites cuspides situées antérieurement et postérieurement à la cuspide principale.

La surface linguale des dents est presque aussi plate que la surface labiale. Les dents antérieures sont petites et elles augmentent de taille en arrière. Les dents centrales et postérieures s'inclinent en direction postérieure, et elles sont nettement espacées les unes des autres. Les dentaires augmentent progressivement de hauteur vers la partie postérieure.

En vue labiale, les dentaires présentent une surface convexe avec une nette inflexion médiale de la partie antérieure. Quatre ou cinq foramens labiaux s'alignent sur la moitié inférieure de l'os (cinq sur le dentaire IA13-P14-62, fig. 4.9a).

Des sillons interdentaires, marquant l'occlusion avec les dents du maxillaire, sont très visibles sur la surface supérieure des dentaires (figs 4.8a, 4.9a, 4.10a et 4.11a).

En vue linguale, le canal de Meckel est ouvert sur toute la longueur du dentaire, il se rétrécit vers la partie antérieure au niveau de la symphyse sur les dentaires IA13-N12-62, IA17-N14-83, IA18-N14-96 (figs 4.8b, 4.10b et 4.11b) alors que sur le dentaire IA13-P14-62 (fig. 4.9b) le canal de Meckel pénètre ventralement sous la symphyse mandibulaire. À l'intérieur du canal de Meckel, le foramen intramandibulaire s'ouvre sous les dents postérieures. L'emplacement du foramen est variable : entre la 14ème et la 15ème dent sur le dentaire IA17-N14-83 (rangée dentaire se composant de 16 dents acrodontes, fig. 4.10b) ; entre la 17ème et la 18ème dent acrodonte sur le dentaire IA13-N12-62 (rangée dentaire se composant de 18 dents acrodontes, fig. 4.8b) et en arrière de la dernière dent postérieure sur les dentaires IA13-P14-62 (fig. 4.9b) et IA18-N14-96 (fig. 4.11b).

Médialement, le dentaire présente une large rainure horizontale à paroi concave, située en dessous de la rangée des dents. La lame horizontale est large et modérément convexe. Postérieurement, le processus coronoïde du dentaire et le processus angulaire sont cassés et de ce fait leur morphologie ne peut pas être décrite. Une impression dorsale montre que le coronoïde chevauchait le dentaire dorsalement. En vue médiale, une impression plate, représentant la facette de fusion du processus médial antérieur du coronoïde avec le dentaire est visible au-dessus de la partie postérieure du canal de Meckel.

4.2.2.5 - Vertèbre

Quelques vertèbres dorsales (fig. 5) ont été attribuées au caméléon en se basant sur les descriptions morphologiques empruntées à la littérature (Anderson & Higham, 2013) et en faisant la comparaison avec les vertèbres de spécimens actuels de caméléon commun (*Chamaeleo chamaeleon*, spécimen IS 16 de l'Institut scientifique de Rabat). Ces vertèbres sont procoeles, le centrum est allongé et cylindrique en vue ventrale. En vue dorsale, la neurépine, cassée sur les vertèbres d'Ifri n'Ammar, semble assez haute et s'étend dans le sens postérieur. Les zygosphénes et les zygantrums ne sont pas présents. Ces vertèbres possèdent un condyle et un cotyle faiblement aplatis dorso-ventralement. En vue latérale, les synapophyses sont circulaires et présentent un aspect globuleux.

*4.2.3 - Bilan-Discussion*

Les éléments osseux (préfrontal, postorbitofrontal, maxillaires, dentaires et vertèbres) décrits ci-dessus se rattachent incontestablement à la famille des Chamaeleonidae. Les arguments en faveur d'une telle attribution se résument comme suit :

- l'absence de dents pleurodontes au niveau de la partie antérieure du dentaire et du maxillaire, les distinguant des Agamidés (Moody & Rocek, 1980 ; Bailon, 1991) ;

- la configuration de l'extrémité antérieure du maxillaire et sa surface latérale avec des narines externes situées à une position complètement latérale (Čerňanský, 2010 ; Villa & Delfino, 2019) ;

- l'ornementation, composée de petits tubercules, présents sur la marge dorso-latérale du préfrontal et du postorbitofrontal formant une crête dentelée (Villa & Delfino, 2019).

Actuellement au Maghreb, la famille des Chamaeleonidae et le genre *Chamaeleo* ne sont représentés que par une seule espèce, *Chamaeleo chamaeleon* (Trape *et al*., 2012).

Ainsi, là encore sur la base de critères à la fois morphologiques et biogéographiques, nous suggérons l'appartenance du caméléon d'Ifri n'Ammar à l'espèce *Chamaeleo chamaeleon*.

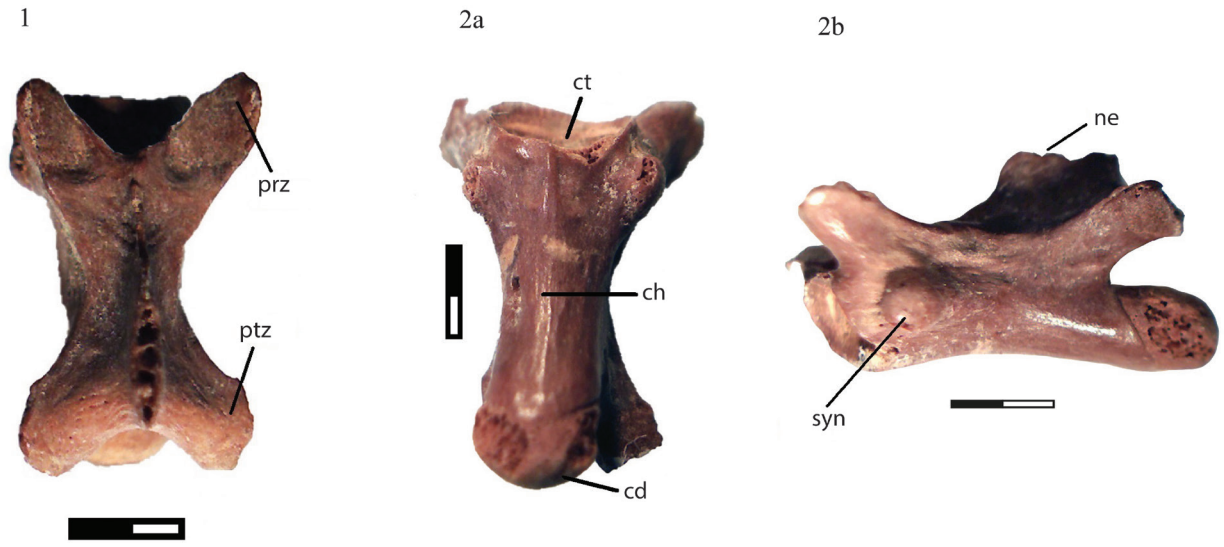



**Fig. 5 : *Chamaeleo chamaeleon* d'Ifri n'Ammar.**
1) vertèbre dorsale (IA15-P15-80), vue dorsale ; 2) vertèbre dorsale (IA-H15-73), vues ventrale (2a) et latérale (2b). Abréviations : cd, condyle ; ch, carène hémale ; ct, cotyle ; ne, neurépine ; prz, prézygapophyse ; ptz, postzygapophyse ; syn, synapophyse. Echelles = 2mm.
*Fig. 5: Chamaeleo chamaeleon from Ifri n'Ammar. 1) Trunk vertebra (IA15-P15-80), dorsal view; 2) trunk vertebra (IA13-H15-73), ventral (2a) and lateral (2b) views. Abbreviations: cd, condyle; ch, centrum; ct, cotyle; ne, neural spine; prz, prezygapophyse; ptz, postzygapophyse; syn, synapophyse. Scale bars = 2 mm.*

En Afrique du Nord, tout comme pour les Agamidae, peu de restes fossiles sont attribués à la famille des Chamaeleonidae. *Chamaeleo chamaeleon* est cependant signalé au Maroc oriental dans les niveaux de l'Ibéromaurusien ancien (fin du Pléistocène supérieur) de Taforalt (Gleed-Owen & Barton, 2020) et dans les niveaux holocènes du site de Guenfouda (Bailon in Aouraghe *et al.*, 2010). A l'Holocène, sa présence est également mentionnée dans le site algérien de Gueldaman (Saidani *et al*., 2016). Son existence à Ifri n'Ammar dans des niveaux se situant chronologiquement entre 83 ± 6 ka et 130 ka ± 8 ka est une indication de l'ancienneté de sa présence au Maroc, et plus largement au Maghreb.

## 5 - HYPOTHÈSES SUR L'ORIGINE DES RESTES D'AGAMIDAE ET DE CHAMAELEONIDAE À IFRI N'AMMAR

La faible quantité du matériel étudié attribuable aux deux espèces *Agama bibronii* et *Chamaeleo chamaeleon* dans le site d'Ifri n'Ammar limite la portée des hypothèses qu'on pourrait émettre quant à l'origine de l'accumulation de ces restes. Il ne s'agit donc ici que d'observations préliminaires basées sur la méthodologie élaborée par Andrews (1990) et les analyses taphonomiques des restes de squamates effectuées par Stoetzel *et al*. (2012) et Smith *et al*. (2013).

L'espèce *Agama bibronii* est représentée par 14 restes (maxillaires, dentaires et vertèbres) qui ne présentent qu'un taux faible de fragmentation. En effet, la plupart des restes sont presque entiers (seuls deux dentaires sont très fragmentés, dépourvus des parties antérieure et postérieure). Concernant les 16 restes étudiés de *Chamaeleo chamaeleon*, un modèle similaire de fragmentation est constaté, la plupart des restes sont généralement mieux conservés et presque complets (excepté un maxillaire avec uniquement trois dents (fig. 4.7) et deux fragments de mandibules dépourvues des parties antérieure et postérieure). Les autres restes, notamment les dentaires, sont fragmentés au niveau de la partie postérieure (figs. 4.8, 4.9, 4.10 et 4.11). Il faut cependant garder à l'esprit que les restes étudiés ici sont relativement compacts et moins sujets à la fragmentation que les os longs par exemple. Une analyse taphonomique complète de tout le matériel sera nécessaire pour préciser le schéma de fragmentation.

Des traces de digestion ont été observées sur le processus coronoïde et le processus angulaire de certains dentaires d'*Agama bibronii* qui montrent une surface polie avec des bords arrondis (fig. 6.1), ainsi que sur les condyles et les post-zygapophyses des vertèbres (fig. 6.2). Un grade élevé de digestion n'est observé que sur un fragment de dentaire, montrant une altération de la surface corticale de l'os et des dents (figs. 6.3a et 6.3b) ainsi que sur les condyles d'une vertèbre caudale d'*Agama bibronii* (fig. 6.4) et une vertèbre dorsale de *Chamaeleo chamaeleon* (fig. 6.5).

Les autres modifications ayant affecté la surface des ossements se résument en des tâches noires attribuables probablement à des oxydes de manganèse (Stoetzel *et al*., 2012), et des tâches jaunes difficile à interpréter (fig. 4.10). Quelques ossements présentent une couleur sombre variant entre le brun foncé et le noir (fig. 2.2) pouvant être interprétée provisoirement comme des traces de brûlure de l'os. Quelques traces de racines sont

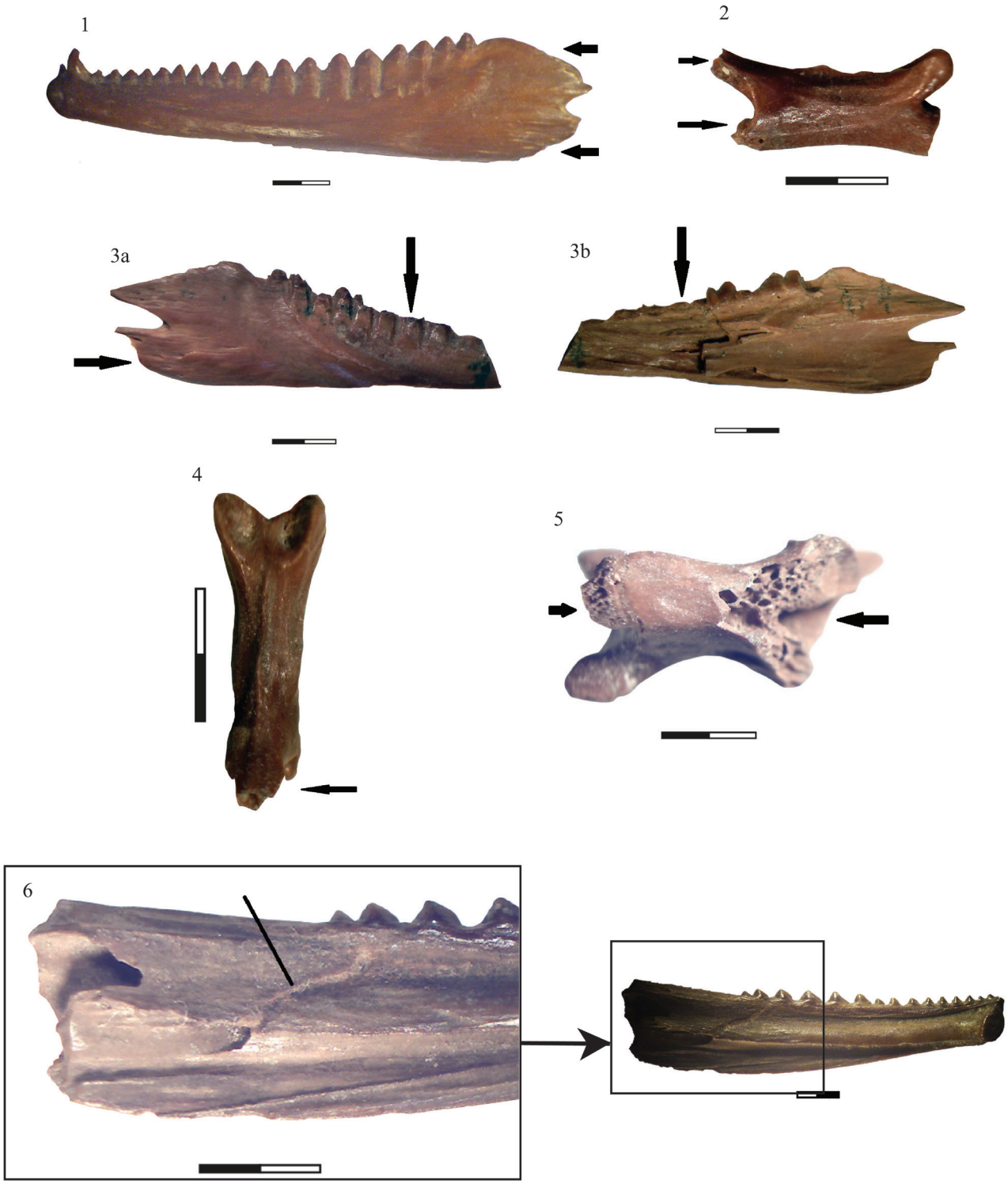



**Fig. 6 : Quelques exemples d'altérations observées sur les restes d'*Agama bibronii* et de *Chamaeleo chamaeleon* d'Ifri n'Ammar.**

1) traces de digestion sur un dentaire d'Agama *bibronii* (IA13-P13-67) ; 2) traces de digestion sur une vertèbre caudale d'Agama *bibronii* (IA17-O14-83) ; 3) traces de digestion sur un dentaire d'*Agama bibronii* (IA13-N13-66) ; 4) traces de digestion sur une vertèbre caudale d'*Agama bibronii* (IA17-O14-83) ; 5) traces de digestion sur une vertèbre dorsale de *Chamaeleo chamaeleon* (IA12-O13-50) ; 6) traces de racines sur un dentaire de *Chamaeleo chamaeleon* (IA18-N14-96). Echelles = 2 mm.

*Fig. 6: Examples of alterations observed on the remains of Agama bibronii and Chamaeleo chamaeleon from Ifri n'Ammar.*

*1) Agama bibronii dentary with traces of digestion (IA13-P13-67); 2) Agama bibronii caudal vertebra with traces of digestion (IA17-O14-83); 3) Agama bibronii dentary with traces of digestion (IA13-N13-66); 4) Agama bibronii caudal vertebra with traces of digestion (IA17-O14-83); 5) Chamaeleo chamaeleon trunk vertebra with traces of digestion (IA12-O13-50); 6) Chamaeleo chamaeleon dentary with root mark (IA18-N14-96). Scale bars = 2 mm.*

également visibles sur quelques ossements (fig. 6.6). Le maxillaire d'*Agama* IA14-O14-73 (Fig. 2.2a) présente des traces au niveau de la dent pleurodonte antérieure et la surface latérale de l'os, qui peuvent être dues soit à l'action des racines soit à la corrosion par l'acidité du sol (fig. 2.2).

Ainsi, l'origine de l'assemblage fossile ne peut être uniquement expliquée par une mort naturelle des individus sur le site, en raison de la présence de traces de digestion sur certains ossements appartenant aux deux espèces. Il semble donc qu'une partie au moins de l'accumulation soit due à de la prédation. Des données actualistes sur l'écologie de ces deux espèces indiquent que l'agame de Bibron est un lézard de taille moyenne principalement diurne et terrestre, qui tolère les températures élevées et affectionne l'exposition au soleil sur toute formation rocheuse, et qui se réfugie très vite sous les pierres et les buissons à la moindre menace (Bons & Geniez, 1996 ; Schleich *et al.*, 1996). A l'inverse, le caméléon est un lézard lent et diurne qui est adapté à la vie arboricole (Bickel & Losos, 2002), qui adopte un comportement anti-prédation consistant en l'immobilité, combinée à l'acquisition d'une coloration cryptique qui lui permet de se camoufler parmi la végétation, réduisant ainsi les chances de sa découverte par les prédateurs (Cuadrado *et al*., 2001). Certains serpents et oiseaux (par ex. la Pie-grièche grise, *Lanius excubitor* et les rapaces tels que les faucons) sont cités parmi les prédateurs de l'agame dans la région des Jbilets centrales au Maroc (Znari *et al*., 1998). Parmi les prédateurs du caméléon figurent également certains serpents (par ex. *Coluber hippocrepis*, *Malpolon monspessulanus*) et oiseaux (tels que les faucons et la chouette effraie), ainsi que les rats et certains petits carnivores (Cuadrado, 2015 ; Keren-Rotem *et al*., 2006). Nos données préliminaires basées sur le faible impact de la digestion et le faible taux de fragmentation suggèrent peut-être l'action d'un prédateur de catégorie 1 (type chouette effraie) selon la classification d'Andrews (1990). Néanmoins, les chouettes et hiboux sont généralement nocturnes et ne sont pas considérés comme étant des prédateurs importants de lézards, en particulier de caméléons (Smith *et al*., 2013). Quelques restes d'agame (fig. 6.3 et 6.4) et de caméléon (fig. 6.5) montrent un grade plus élevé de digestion, pouvant suggérer l'action d'un rapace diurne de type faucon (catégorie 4 selon la classification d'Andrews, 1990) ou celle d'un petit carnivore (catégorie 5 selon la classification d'Andrews, 1990). Signalons en effet que d'autres petites proies diurnes sont largement représentées dans les niveaux *MSA* du site d'Ifri n'Ammar (annexe 1), tel que le goundi (*Ctenodactylus gundi*), ce qui pourrait corroborer l'intervention de rapaces diurnes ou de petits carnivores dans l'accumulation des petits vertébrés dans le site. Nous ne pouvons cependant pas exclure une origine mixte naturelle / par prédation, et/ou l'action de différents prédateurs dans le site, et seule une étude taphonomique poussée de tout le matériel microfaunique pourra apporter des réponses fiables à la question de l'origine de ces accumulations dans le site.

## 6 - DONNÉES ÉCOLOGIQUES D'*AGAMA BIBRONII* ET DE *CHAMAELEO CHAMAELEON* ET INFÉRENCES PALÉOENVIRONNEMENTALES

Les deux espèces étudiées existent encore actuellement dans la région d'Ifri n'Ammar (Bons & Geniez, 1996 ; Mediani *et al*., 2015).

Les populations actuelles d'*Agama bibronii* abondent dans les zones rocheuses (Trape *et al*., 2012). Il s'agit d'un taxon qui caractérise l'étage climatique méditerranéen (Gonçalves *et al.*, 2012) et qui occupe au Maroc tous les biotopes : humide, subhumide, semi-aride et aride avec une rareté dans les zones sahariennes (Bons & Geniez, 1996).

Le caméléon *Chamaeleo chamaeleon*, espèce arboricole, a une distribution circumméditerranéenne (Hillenius, 1978 ; Cuadrado, 2015) et au Maroc, il occupe une aire de distribution qui couvre l'ensemble des étages bioclimatiques allant du sub-humide à l'aride et avance dans l'étage saharien, surtout le long du littoral sud-atlantique marocain (Bons & Geniez, 1996 ; Geniez *et al*., 2004 ; Qninba *et al*., 2013).

Selon l'étude comparative réalisée par Čerňanský (2011) sur la dentition des caméléons, il semble que les espèces vivant dans des habitats fermés montrent des espaces interdentaires larges au niveau des dents postérieures du maxillaire, alors que celles affectionnant des milieux plus ouverts présentent des dents qui s'imbriquent, avec des espaces interdentaires très réduits ou absents. Sur le maxillaire IA12-P13-49 (fig. 4.5) d'Ifri n'Ammar, les espaces interdentaires au niveau des dents postérieures sont relativement larges, indiquant en théorie une fréquentation d'habitats plutôt fermés. Mais sur le fragment gauche de maxillaire de petite taille IA13-P14-67 (fig. 4.6), appartenant probablement à un individu plus jeune, cet espace interdentaire semble légèrement réduit. Ainsi la vérification de cette hypothèse nécessite un matériel d'étude abondant (Čerňanský, 2011), et un éventuel effet de l'âge n'est pas encore connu.

Les affinités écologiques et bioclimatiques d'*Agama bibronii* et de *Chamaeleo Chamaeleon* indiquent donc la présence à la fois de zones rocheuses et de zones arborées aux alentours du site d'Ifri n'Ammar entre 83 ± 6 ka et 130 ± 6 ka (stade isotopique 5). La présence seule de ces deux espèces ne permet pas de montrer des conditions paléoenvironnementales différentes des conditions actuelles. Mais d'autres indicateurs peuvent être exploités pour obtenir davantage d'informations sur les climats et environnements du passé dans la région.

L'étude en cours de l'association faunique du site d'Ifri n'Ammar, notamment celle des niveaux rattachés au *MSA* (annexe 1) montre que les ongulés sont représentés par les taxons suivants : rhinocéros blanc (*Ceratotherium simum*), équidés zébrins (*Equus* sp.), *Bos* cf. *primigenius*, Hippotragini (*Oryx* ?), *Gazella* sp. et *Ammotragus lervia*. Les quelques carnivores déterminés sont le renard (*Vulpes vulpes*) et un Mustelidae indéterminé. Les espèces de taille moyenne sont attestées par le lièvre (*Lepus capensis*), le porc épic (*Hystrix cristata*) et le hérisson d'Algérie (*Atelerix algirus*). Les espèces

de micromammifères déterminées dans ce niveau sont : la musaraigne musette (*Crocidura* cf. *russula*), le macroscélide ou sengi (*Petrosaltator rozeti*), l'écureuil de Barbarie (*Atlantoxerus getulus*), la grande gerboise (*Jaculus orientalis*), la gerbille champêtre (*Gerbillus campestris*), la mérione (*Meriones shawii* et/ou *grandis*), la souris d'Afrique du Nord (*Mus spretus*), le goundi de l'Atlas (*Ctenodactylus gundi*), le lérot du Maghreb (*Eliomys munbyanus*). Des chéloniens, des squamates (amphisbaeniens, sauriens et serpents), des amphibiens ainsi que des oiseaux de différentes tailles sont également représentés parmi le matériel osseux d'Ifri n'Ammar. La prise en compte de l'écologie et de la distribution actuelle de ces espèces peut nous donner des indications préliminaires sur les conditions paléoenvironnementales autour du site au stade isotopique 5, en attendant la précision de certaines identifications spécifiques et la conduite d'analyses paléoécologiques plus poussées sur toute la séquence.

Les micromammifères *Ctenodactylus gundi*, *Petrosaltator rozeti*, *Jaculus orientalis*, *Eliomys munbyanus* et *Mus spretus* ne sont présents en l'état actuel de notre étude que dans les couches *MSA*. *Atlantoxerus getulus*, très abondant dans les niveaux *LSA,* est représenté dans les couches du *MSA* par quelques restes seulement. La présence importante dans ces niveaux (entre 130 ± 8 ka et 83 ± 6 ka) du goundi semble indiquer des conditions plus arides que l'actuel pour cette période. En effet, ce rongeur rupicole n'est plus connu dans la région d'Ifri n'Ammar actuellement (Aulagnier *et al*., 2017), et se retrouve plus au sud, dans des zones faiblement recouvertes par la végétation (Seguignes, 1983) et avec une moyenne annuelle de pluviométrie comprise entre 100 et 300 mm (Gouat 1988). Ce milieu aride et ouvert convient bien également à la grande gerboise *Jaculus orientalis,* qui se rencontre dans les steppes rocailleuses des régions semi-arides (Ben Faleh *et al*., 2009), à *Petrosaltator rozeti*, peuplant surtout les zones rocailleuses de l'étage bioclimatique aride (Seguignes, 1988), mais aussi à l'Aoudad, ou Mouflon à manchettes (*Ammotragus lervia*) qui est également une espèce rupicole. La gerbille *Gerbillus campestris* et la mérione *Meriones shawii/grandis* sont présentes dans la plupart des niveaux du site, et fréquentent surtout les milieux steppiques semi-arides. Cependant, la présence de *Chamaeleo chamaeleon* dans ces niveaux *MSA* indiquerait également la présence de zones arborées aux alentours du site d'Ifri n'Ammar entre 83 ± 6 ka et 130 ± 6 ka. Notons toutefois, que les restes de caméléon, quoique peu nombreux, sont présents surtout dans la partie de la séquence stratigraphique située chronologiquement autour de 83 ± 6 ka (entre les enlèvements 28 et 34) qui a livré moins de restes de goundi et une abondance de matériel archéologique lithique caractéristique du *MSA* (Nami & Moser, 2010), associé à des foyers et des coquilles perforées*,* attestant d'une occupation dense du site par les hommes durant cette période, peut-être en relation avec des conditions climatiques plus favorables. Il serait donc possible que la séquence d'Ifri n'Ammar ait enregistré une alternance de phases arides et plus humides, comme semble le corroborer par exemple l'analyse d'échantillons sédimentologiques, notamment des croûtes calcaires qui apparaissent de manière répétée au sein de la séquence stratigraphique rattachée au *MSA* du site d'Ifri n'Ammar entre les enlèvements 41 et 58. Cette analyse semble indiquer une couverture végétale et sédimentaire au-dessus des couches calcaires du toit de la grotte avec une saturation en eaux périodiquement très importante (Reisch in Nami and Moser, 2010). De plus, les résultats des analyses géochronologiques, sédimentologiques et micromorphologiques des dépôts fluviaux du bassin Wadi Selloum, où se situe le site d'Ifri n'Ammar et qui sont datés entre 102 ± 8 ka et 1,3 ± 0,2 ka (Bartz *et al.,* 2015 ; Bartz *et al*., 2017, Bartz, 2019), ont révélé des phases d'activité morphodynamique (inondation accrue) qui se sont produites sur trois périodes : entre 100 et 60 ka (autour de ∼100, ∼75 et ∼55 ka), entre 21 et 14 ka (après le *Last Glacial Maximum*, *LGM*) et pendant l'Holocène. La présence de ces fleuves intermittents, à proximité du site pourrait également expliquer la présence d'amphibiens dans toute la séquence du site.

D'autres données émanant de divers sites marocains révèlent l'alternance de phases humides et arides pendant le MIS 5. Dans le site de Taforalt dans l'oriental du Maroc (à 56 km à l'Est d'Ifri n'Ammar), des conditions améliorées de climat sont déduites de l'étude des échantillons de charbon de bois (Bouzouggar *et al*., 2007) et des conditions semi-arides sont révélées par l'association faunique des niveaux du MSA, corrélés au MIS 5, qui montrent la présence de *Ctenodactylus* spp., qui vit actuellement dans les steppes méditerranéennes et les environnements rocheux au sud de Taforalt ; d'*Equus* sp. (équidé), de *Lepus capensis* et de nombreux micromammifères tels que *Crocidura* spp. , *Elephantulus rozeti*, chauve-souris, *gerbillus* sp. , *Meriones* sp. , *Mus spretus* et *Eliomys* sp. (Bouzouggar *et al*., 2007). De même, dans le site d'El Harhoura 2, situé sur la côte atlantique du Maroc, l'analyse des restes de la grande faune (Michel *et al*., 2009) et des petits vertébrés (Stoetzel, 2009), notamment ceux récoltés dans les couches 4 à 8, situées chronologiquement entre 74 ± 3 ka BP et 114 ± 5 ka BP et correspondant au MIS 5, traduisent un milieu avec un climat relativement humide aux niveaux 4-6 et 8 et un climat plus aride aux niveaux 5 et 7 (Stoetzel, 2009).

Ces conclusions paléoenvironnementales sont en parfaite cohérence avec les données paléoclimatiques indiquées par l'étude des pollens et des sédiments situés au large de la côte atlantique du Maroc, en mer d'Alboran et en Méditerranée qui montrent des fluctuations entre les conditions humides, relativement tempérées pendant MIS 5e, 5c et 5a et des conditions froides et arides couvrant MIS 5d et 5b (e.g., Sanchez-Goni *et al*., 2002 ; Pérez-Foldgado *et al*., 2004 ; Blome *et al*., 2012).

## 7 - CONCLUSION : CONTRIBUTION DU SITE D'IFRI N'AMMAR À LA CONNAISSANCE DES AGAMIDAE ET DES CHAMAELEONIDAE D'AFRIQUE NORD-OCCIDENTALE

Les Agamidae et les Chamaeleonidae possèdent des dents très semblables de type acrodonte (Pianka, 2003 ; Holmes *et al*., 2009 ; Bolet & Evans, 2013), et leur distinction sur la base de restes osseux fragmentés issus de sites archéologiques ou paléontologiques n'est donc pas toujours aisée. Nous fournissons ici une description morpho-anatomique détaillée des restes crâniens, mandibules et vertèbres fossiles d'*Agama bibronii* et de *Chamaeleo chamaeleon* récoltés dans les niveaux pléistocènes du site d'Ifri n'Ammar, fournissant ainsi une base de travail à tout chercheur qui serait amené à devoir identifier ces taxons dans d'autres sites nord-africains.

Le registre fossile de ces sauriens acrodontes du Maroc est extrêmement pauvre, cela est probablement dû à la rareté de recherches concernant ces taxons et à un manque de spécialistes. Mais cela pourrait également être dû au mode de vie diurne de ces lézards de taille assez importante, et qui sont donc moins chassés par les rapaces nocturnes, reconnus comme étant les principaux accumulateurs de petits vertébrés dans les sites archéologiques ou paléontologiques (Andrews, 1990). La prédation semble cependant être la cause d'au moins une partie de l'accumulation d'Ifri n'Ammar, comme l'attestent les traces de digestion observées sur plusieurs restes. Mais une origine mixte naturelle / par prédation, n'est pas à exclure.

Les spécimens d'Ifri n'Ammar permettent ainsi d'enrichir le registre fossile marocain, attestant de la présence de *Chamaeleo chamaeleon* dans un niveau qui remonte au début du Pléistocène supérieur (entre 83 ± 6 ka et 130 ± 8 ka) et de *Agama bibronii* dans un niveau qui s'intercale entre la fin du Pléistocène moyen et le début du Pléistocène supérieur (entre 83 ± 6 ka et 171 ± 12 ka). Leur présence à Ifri n'Ammar argumenteraient en faveur d'un milieu en mosaïque, sous un climat plutôt aride, avec un paysage majoritairement steppique mais avec la persistance de zones boisées.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions l'Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine de Rabat de nous avoir donné l'autorisation de récolter et d'étudier le matériel faunique fossile du site d'Ifri n'Ammar, fouillé dans le cadre du projet de coopération « Préhistoire et Protohistoire du Rif oriental marocain » entre l'Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine (Maroc) et la Kommission für Archäologie Aussereuropäischer Kulturen (Allemagne). Nous souhaitons également remercier l'Institut Scientifique de Rabat de nous avoir donné l'autorisation de consulter les collections actuelles du département de Zoologie. Les auteurs adressent leurs plus vifs remerciements à E. Stoetzel ainsi qu'un relecteur anonyme pour leurs commentaires constructifs qui ont aidés à améliorer le manuscrit. Merci également à Ihsane Aad, à Fatima ez-Zahra Badri et à Hafsa Ghailane pour le traitement des images illustrant cet article.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

**AOURAGHE H., AGUSTÍ J., OUCHAOU B., BAILON S., LÓPEZ GARCÍA J.M., HADDOUMI 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.

**ANDERSON C.V. & HIGHAM T.E., 2013 -** Chameleon Anatomy. *In* K.A. TOLLEY & A. HERREL (eds.), *The Biology of Chameleons*, University of California Press, Berkeley, 7-55.

**ANDREWS P., 1990 -** Owls, caves and fossils. British Museum Publications, London. 231 p.

**AULAGNIER S., CUZIN F. &THEVENOT M., 2017 -** Mammifères sauvages du Maroc : peuplement, répartition, écologie. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris, 1 vol., 339 p.

**APESTEGUÍA S, DAZA J.D, SIMÕES T.R. & RAGE J.C., 2016 -** The first iguanian lizard from the Mesozoic of Africa. *Royal Society Open Science*, **3**, 160462, doi: 10.1098/rsos.160462.

**AUGÉ M. & RAGE J.C., 2006 -** Herpetofaunas from the upper Paleocene and lower Eocene of Morocco. *Annales de Paléontologie*, **92**, 235–253.

**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 de Paris VII, 449 p.

**BAILON S., HOSSINI S. & RAGE J.C., 2017 -** Les amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc. *Mémoires de la société géologique de France*, **180**. 454-484.

**BARTZ M., 2019 -** Quaternary fluvial environments in NE Morocco inferred from geochronological and sedimentological investigations. *Quaternary Science Journal*, **68**, 1-4, doi: 10.5194/egqsj-68-1- 2019.

**BARTZ M., KLASEN N., ZANDER A., BRILL D., RIXHON G., SEELIGER M., EIWANGER J., WENIGER G.-C., MIKDAD A. & BRÜCKNER H., 2015 -** Luminescence dating of ephemeral stream deposits around the Palaeolithic site of Ifri n'Ammar (Morocco). *Quaternary Geochronology*, **30**, 460-465, doi: 10.1016/j.quageo.2015.02.012.

**BARTZ M., RIXHON G., KEHL M., EL OUAHABI M., KLASEN N., BRILL, D., WENIGER G.-C., MIKDAD A. & BRÜCKNER H., 2017** - Unravelling fluvial deposition and pedogenesis in ephemeral stream deposits in the vicinity of the prehistoric rock shelter of Ifri n'Ammar (NE Morocco) during the last 100 ka. *Catena*, **152**, 115-134, doi: 10.1016/j.catena.2016.12.007.

**BEN FALEH A.R., SHAHIN A.A.B. & SAID K., 2009 -** Allozyme polymorphism and genetic differentiation among populations of *Jaculus jaculus* and *J. orientalis* (Rodentia: Dipodidae) in Tunisia. *Zoological Research*, **30** (3), 247-254.

**BICKEL R. & LOSOS J.B., 2002** - Patterns of morphological variation and correlates of habitat use in chameleons. *Biological Journal of the Linnean Society*, **76**, 91-103.

**BLOME M.W., COHEN A.S., TRYON C.A., BROOKS A.S. & RUSSELL J., 2012 -** The environmental context for the origins of modern human diversity: a synthesis of regional variability in African climate 150,000-30,000 years ago. *Journal of Human Evolution*, **62**, 563-592.

**BOLET A. & EVANS S.E., 2013** - Fossil History of Chameleons. *In* K.A. TOLLEY & A. HERREL (eds.), *The Biology of Chameleons*, University of California Press, Berkeley, 175-190.

**BONS J. & GENIEZ P., 1996 -** Amphibiens et reptiles du Maroc (Sahara occidental compris). Atlas biogéographique. Barcelona, *Asociación Herpetolológica Española*, 320 p.

**BOUZOUGGAR A., BARTON R. N.E., VANHAEREN M., D'ERRICO F., COLCUTT S., HIGHAM T., HODGE E., PARFITT S., RHODES E., SCHWENNINGER J.-L., STRINGER C., TURNER E., WARD S., MOUTMIR A. & STAMBOULI A., 2007 -** 82,000-year-old shell beads from North Africa and implications for the origins of modern human behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A*, **104**, 9964-9969.

**BROWN R.P. & ZNARI M., 1998 -** Morphological variation in *Agama impalearis* from Morocco: evidence for historical population vicariance and current climatic effects. *Ecography*, **21**, 605-612.

**BROWN R.P., SUÁREZ N.M. & PESTANO J., 2002 -** The Atlas mountains as a biogeographical divide in North-West Africa:

evidence from mtDNA evolution in the Agamid lizard *Agama impalearis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **24**, 324-332.

**ČERŇANSKÝ A., 2010 -** A revision of chamaeleonids from the Lower Miocene of the Czech Republic with description of a new species of *Chamaeleo* (Squamata, Chamaeleonidae). *Geobios*, **43**, 605- 613.

**ČERŇANSKÝ A., 2011 -** A revision of the chameleon species *Chamaeleo pfeili* Schleich (Squamata; Chamaeleonidae) with description of a new material of chamaeleonids from the Miocene deposits of southern Germany. *Bulletin of Geosciences, Czech Geological Survey*, **86** (2), 275–282.

**ČERŇANSKÝ A., HERREL A., JOB M. KIBII J.M., ANDERSON C. V., RENAUD BOISTEL R. & LEHMANN T., 2020 -** The only complete articulated early Miocene chameleon skull (Rusinga Island, Kenya) suggests an African origin for Madagascar's endemic chameleons. *Scientific Reports*, **10**, 109, doi.org/10.1038/s41598-019-57014-5.

**COOPER J. F., POOLE D. F. G. & LAWSON R., 1970 -** The dentition of agamid lizards with special reference to tooth replacement. *Journal of Zoology*, **162**, 85-98.

**CUADRADO M., MARTÍN J. & LÓPEZ P., 2001 -** Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chamaeleo chamaeleon*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**, 547-554.

**CUADRADO, M., 2015 -** Camaleón común - *Chamaeleo Chamaeleon*. *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. *In* A. Salvador & A. Marco (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, www.vertebradosibericos.org, version du 06 juin 2015, consulté le 15 avril 2022.

**DELFINO M., KOTSAKIS T., ARCA M., TUVERI C., PITRUZZELLA G. & ROOK L., 2008** - Agamid lizards from the Plio-Pleistocene of Sardinia (Italy) and an overview of the European fossil record of the family. *Geodiversitas*, **30** (3), 641–656.

**DENZER W., 2021** - The correct name for the North African rock lizard is *Agama bibronii* A. Duméril *in* Duméril & Duméril, 1851, not *Agama impalearis* Boettger, 1874 (Reptilia, Squamata). *Bionomina,* **25**, 76–80.

**DOLLION A.Y., CORNETTE R., TOLLEY K.A., BOISTEL R., EURIAT A., BOLLER E., FERNANDEZ V., STYNDER D. & HERREL A., 2015** - Morphometric analysis of chameleon fossil fragments from the Early Pliocene of South Africa : a new piece of the chamaeleonid history. *The Science of Nature*, **102** (2), doi: 10.1007/s00114-014-1254-3.

**EVANS S.E., PRASAD G.V.R. & MANHAS B.K., 2002 -** Fossil lizards from the Jurassic Kota Formation of India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**, 299-312, doi: 10.1671/0272-4634(2002)022[0299 : FLFTJK] 2.0. CO ;2).

**GENIEZ P., PADIAL J.M. & CROCHET P.A., 2011 -** Systematics of north African *Agama* (Reptilia: Agamidae): a new species from the central Saharan mountains. *Zootaxa*, **3098**, 26-46.

**GENIEZ P., MATEO J. A., GENIEZ M. & PETHER J., 2004 -** The amphibians and reptiles of the Western Sahara. Edition Chimaira. 229 p.

**GEORGALIS G. L., VILLA A. & DELFNO M., 2016 -** First description of a fossil chamaeleonid from Greece and its relevance for the European biogeographic history of the group. *The Science of Nature,* **103**, 12, doi: 10.1007/s00114-016-1336-5.

**GLEED-OWEN C. & BARTON R. N. E., 2020 -** Other Faunal Remains. *In* R.N.E. BARTON, A. BOUZOUGGAR, S.N. COLL-CUTT & L.T HUMPHREY (eds.), *Cemeteries and Sedentism in the Later Stone Age of NW Africa: Excavations at Grotte des Pigeons, Taforalt, Morocco*. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums, **147**, Propylaeum, Mainz, 332-334, doi: 10.11588/propylaeum.734.

**GONÇALVES D.V., BRITO J.C., CROCHET P.-A., GENIEZ P., PADIAL J.M. & HARRIS J., 2012** - Phylogeny of North African *Agama* lizards (Reptilia: Agamidae) and the role of the Sahara desert in vertebrate speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **64** (3), 582-591, doi: 10.1016/j.ympev.2012.05.007

**GOUAT P., 1988 -** *Etude socioécologique de trois espèces de rongeurs Cténodactylidés d'Algérie*. Thèse d'état, Université Claude Bernard, Lyon I, 327 p.

**HILLENIUS D., 1978** - Notes on chameleons. IV : A new chameleon form the Miocene of Fort Ternan, Kenya (Chamaeleonidae, Reptilia). *Beaufortia*, **28**, 9-15.

**HOLMES R B., MURRAY A.M., CHATRATH P., ATTIA Y.S. & SIMONS E.L., 2009 -** Agamid lizard (Agamidae: Uromastycinae) from the lower Oligocene of Egypt. *Journal of The History of Biology,* **22**, 215-223.

**HUTTERER R., 2010 -** The Middle Palaeolithic vertebrate fauna of Ifri n'Ammar. *In* M. Nami & J. Moser (eds.), *La Grotte d'Ifri n'Ammar ; tome 2 : Le Paléolithique Moyen.* Forschungen zur Archäologie Außereuropäischer Kulturen, **9**. Reichert, Wiesbaden, 307-314.

**KEREN-ROTEM T., BOUSKILA A. & GEFFEN E., 2006 -** Ontogenetic habitat shift and risk of cannibalism in the common chameleon (*Chamaeleo chameleon*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, 723-731.

**KLASEN N., KEHL M., MIKDAD A., BRÜCKNER H. & WENIGER G.C., 2018 -** Chronology and formation processes of the Middle to Upper Palaeolithic deposits of Ifri n'Ammar using multi-method luminescence dating and micromorphology. *Quaternary International*, **485**, 89-102, doi: 10.1016/j.quaint.2017.10.043.

**KLAVER C. J. J., 1981 -** *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus, 1758) **-** Gemeines oder Gewöhnliches Chamäleon. . *In* W. Böhme (ed.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, Echsen (Sauria) I, Vol. 1, Akademische Verlag, Wiesbaden, 218-238.

**LINSTÄDTER J., EIWANGER J., MIKDAD A. & WENIGER G.-C., 2012 -** Human occupation of Northwest Africa: A review of Middle Palaeolithic to Epipalaeolithic sites in Morocco. *Quaternary International*, **274**, 158–174, doi: 10.1016/j.quaint.2012.02.017.

**MANEGOLD A. & HUTTERER R., 2021-** First substantial evidence for Old World vultures (Aegypiinae, Accipitridae) from the early Palaeolithic and Iberomaurusian of Morocco**.** *Paläontologische Zeitschrift***, 95** (3)**,** 503-514**,** doi**:**10.1007/s12542-021-00548-9.

**MEDIANI M., BRITO J.C. & FAHD S., 2015 -** Atlas of the amphibians and reptiles of northern Morocco: updated distribution and patterns of habitat selection. *Basic and Applied Herpetology Basic*, **29,** 81-107, doi://dx.doi.org/10.11160/bah.14009.

**MICHEL P., CAMPMAS E., STOETZEL E., NESPOULET R. & EL HAJRAOUI M.A., 2009 -** La Macrofaune du Pléistocène supérieur d'El Harhoura 2 (Témara, Maroc) : Données préliminaires. *L'Anthropologie*, **113** (2**)**, 283-312.

**MIKDAD A., EIWANGER J., ATKI H., BEN-NCERA., BOKBOT Y., HUTTERER R., LINSTÄDTER J. & MOUHSINE T., 2000 -** Recherches préhistoriques et protohistoriques dans le Rif oriental (Maroc). Rapport préliminaire. *Beiträge zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie*, **20**, 109-167.

**MIKDAD A., MOSER J. & BEN-NCER A., 2002 -** Recherches préhistoriques dans le gisement d'Ifri n'Ammar au Rif oriental (Maroc). Premiers résultats. *Beiträge zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie*, **22**, 1-20.

**MOODY S. & ROČEK Z., 1980 -** *Chamaeleo caroliquarti* (Chamaeleonidae, Sauria) a new species from the Lower Miocene of central Europe. *Věstnik Ústředního Ustavu Geologického*, **55**, 85-92.

**MOSER J., 2003 -** *La Grotte d'Ifri n'Ammar, tome 1 : L'Ibéromaurusien.* Forschungen zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie, **8**. Lindensoft Verlag, Aichwald , Köln.

**MOUHSINE T., 2003** - *Contribution à la connaissance de la faune du Pléistocène supérieur du Rif oriental : la grotte d'Ifri n'Ammar*, thèse de 3éme cycle, Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine, Rabat, 305 p.

**NAMI M. & MOSER J., 2010 -** *La Grotte d'Ifri n'Ammar , tome 2 : Le Paléolithique Moyen.* Forschungen zur Archäologie Außereuropäischer Kulturen, **9**. Reichert, Wiesbaden, 337 p.

**PÉREZ-FOLGADO M., SIERRO F.J., FLORES J.A., GRIMALT J.O. & ZAHN R., 2004 -** Palaeoclimatic variations in foraminifer assemblages from the Alboran Sea (western Mediterranean) during the last 150 ka in ODP site 977. *Marine Geology*, **212**, 113-131.

**PIANKA E.R., 2003 -** Angleheads, calotes, dragon lizards, and relatives. *In* M. HUTCHINS, J.B. MURPHY & N. SCHLAGER (eds.), *Grzimek's animal life encyclopedia*, *Reptiles*, **7**, 209-222.

**PICKFORD M., 1986 -** Sediment and fossil preservation in the Nyanza rift system of Kenya. *Geological society special publication*, **25**, 345-362.

**QNINBA A., RADI M., AMEZIAN M., IBN TATOU M., SEMLALI M.L. & SLIMANI T., 2013** - Nouvelle limite méridionale pour le Caméléon commun *Chamaeleo chamaeleon* (Reptilia, Chamaeleonidae) au Maroc. *Bulletin de la Société Herpétologique de France,* **145-146**, 199-204.

**RICHTER D., 2010 -** Thermoluminecence dating of heated flint artefacts from Ifri n'Ammar. *In* M. Nami & J. Moser (eds.), *La Grotte d'Ifri n'Ammar , tome 2 : Le Paléolithique Moyen*. Forschungen zur Archäologie Außereuropäischer Kulturen, **9**, Reichert, Wiesbaden, 325-337.

**RIEPPEL O., WALKER A. & ODHIAMBO I., 1992 -** A preliminary report on a fossil Chamaeleonine (Reptilia: Chamaeleoninae) skull from the Miocene of Kenya. *Journal of Herpetology*, **26**, 77-80.

**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.

**SANCHEZ-GONI M.F., CACHO I., TURON J.-L., GUIOT J., SIERRO F.J., PEYPOUQUET J.-P., GRIMALT J.O. & SHACKLETON N.J., 2002** - Synchrononeity between marine and terrestrial reponses to millenial scale climatic variability during the last glacial period in the Mediterranean region. *Climate Dynamics*, **19**, 95-105.

**SANKHYAN A. R. & ČERŇANSKÝ A., 2016 -** A first possible chameleon from the late Miocene of India (the hominoid site of Haritalyangar): a tentative evidence for an Asian dispersal of chameleons. *The Science of Nature*, **103**, 94.

**SEGUIGNES M., 1983 -** Approche des facteurs bioclimatiques qui régissent la distribution de *Ctenodactylus gundi* en Tunisie. *Mammalia*, **47**, 493-506.

**SEGUIGNES M., 1988 -** *Facteurs de répartition d'Elephantulus rozeti (Macroscelidea, Macroscelididae) en Afrique du nord*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier, 326 p.

**SCHLEICH H., KÄSTLE W. & KABISCH K., 1996** - *Amphibians and Reptiles of North Africa*. Koeltz, Germany, 630 p.

**SEHASSEH E., FERNANDEZ P., KUHN S., STINER M., MENTZER S., COLAROSSI D., CLARK A., LANOE F., PAILES M., HOFFMANN D., BENSON A., RHODES E., BENMANSOUR M., LAISSAOUI A., ZIANI I ., MATUTANO P .V., MORALES J., DJELLAL Y ., LONGET B., HUBLIN J-J., MOUHIDDINE M., RAFI F. Z., WORTHEY K. B., SANCHEZ-MORALES I., GHAYATI N. & BOUZOUGGAR A., 2021** - Early Middle Stone Age personal ornaments from Bizmoune Cave, Essaouira, Morocco. *Science Advances*, **7** (39). doi: 10.1126/sciadv.abi8620.

**SMITH K.T., MAUL L.C., BARKAI R. & GOPHER A., 2013** - To catch a chameleon, or actualism vs. natural history in the taphonomy of the microvertebrate fraction at Qesem Cave, Israel. *Journal of Archaeological Science*, **40** (8). doi: 10.1016/j.jas.2013.02.022.

**STOETZEL E., 2009 -** *Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur - Holocène, Maroc) : systématique, évolution, taphonomie et paléoécologie*. Thèse du Museum d'Histoire Naturelle, Paris, 431 p.

**STOETZEL E., DENYS C., BAILON S., EL HAJRAOUI MA. & 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.

**TAMAR K., METALLINOU M., WILMS T., SCHMITZ A., CROCHET P.A., GENIEZ P. & CARRANZA S., 2017 -** Evolutionary history of spiny-tailed lizards (Agamidae: Uromastyx) from the Saharo-Arabian region. *Zoologica Scripta*, **47**, 1-15.

**TOLLEY K.A. & MENEGON M., 2013 -** Evolution and biogeography of chameleons. *In* K.A. TOLLEY & A. HERREL (eds.), *The biology of chameleons*. University of California Press, Berkeley, 131-147.

**TOLLEY K.A., BURGER M., TURNER A.A. & MATTHEE C.A., 2006 -** Biogeographic patterns and phylogeography of dwarf chameleons (*Bradypodion*) in an African biodiversity hotspot. *Molecular Ecology*, **15**, 781-793.

**TOLLEY K.A., TOWNSEND T.M. & VENCES, M., 2013 -** Large-scale phylogeny of chameleons suggests African origins and rapid Eocene radiation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences,* **280** (1759), 20130184, doi: 10.1098/rspb.2013.0184.

**TRAPE J.F., TRAPE S. & CHIRIO L., 2012 -** *Lézards, crocodiles et tortues d'Afrique occidentale et du Sahara*. IRD éditions, Marseille, 503 p. doi: 10.4000/books.irdeditions.37699

**VILLA A. & DELFINO M., 2019 -** A comparative atlas of the skull osteology of European lizards (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **187** (3), 829-928, doi: 10.1093/zoolinnean/zlz035.

**ZNARI M., EL MOUDEN E.H. & BOUMEZZOUGH A., 1998 -** Structure et dynamique d'une population *d'Agama impalearis* (Sauria : Agamidae) dans les Jbilets centrales (Maroc Occidental). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **53**, 293-308.

**ANNEXE 1 :** Liste faunique des vertébrés d'Ifri n'Ammar des niveaux *LSA* et *MSA*. Les bovidés, les équidés et les carnivores du *MSA*, sont en cours d'étude ; X = présence ; indet. = espèce indéterminée ; ? = détermination incertaine ; [1] oiseaux d'après Manegold & Hutterer 2021(* contexte stratigraphique inconnu) et Hutterer 2010 (in Nami & Moser, 2010).

| | ***Later Stone Age*** | | ***Middle Stone Age*** |
|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | |
| **Rongeurs** | | | |
| *Mus* cf. *spretus* | - | - | x |
| *Gerbillus campestris* | x | x | x |
| *Meriones shawii/grandis* | x | x | x |
| *Jaculus* cf. *orientalis* | - | - | x |
| *Atlantoxerus getulus* | x | x | x |
| *Eliomys sp.*cf. *munbyanus* | - | - | x |
| *Ctenodactylus gundi* | - | - | x |
| *Hystrix* cf. *cristata* | - | - | x |
| Rongeurs indet. | x | x | x |
| **Lagomorphes** | | | |
| *Lepus* cf. *capensis* | x | x | x |
| **Erinaceomorphes** | | | |
| *Atelerix algirus* | x | - | - |
| *Atelerix* sp. | - | - | x |
| **Soricomorphes** | | | |
| *Crocidura* cf. *russula* | - | - | x |
| **Macroscélides** | | | |
| *Petrosaltator rozeti* | - | - | x |
| **Carnivores** | | | |
| *Ursus arctos* | - | x | |
| *Canis aureus* | x | - | |
| *Felis silvestris* | x | x | |
| *Felis sp.* | x | - | |
| *Panthera leo* | x | - | |
| *Panthera pardus* | x | x | |
| *? Hyaena hyaena* | - | x | |
| Mustelidae indet. | - | - | x |
| **Cétartiodactyles** | | | |
| *Bos primigenius* | x | x | ? |
| *Alcelaphus buselaphus* | x | x | ? |
| Hippotragini indet. | - | - | x |
| *Gazella cuvieri* | x | x | - |
| *Gazella sp.* | - | - | x |
| *Ammotragus lervia* | x | x | x |
| Bovidés indet. (Boviné, gazelle et autres) | - | - | x |

**Carnivores non étudiés**

| | | | |
|---|---|---|---|
| **Périssodactyles** | | | |
| *Equus sp*. (Equidés zébrins) | **x** | **x** | **-** |
| *Equus sp*. (forme asinienne) | **x** | **x** | **-** |
| Equidés indet. | **-** | **-** | **x** |
| *Ceratotherium simum* | **-** | **-** | **x** |
| Rhinocéros indet. | **-** | **x** | **-** |
| **Amphibiens** | | | |
| *Sclerophrys mauritanica* | **x** | **x** | **x** |
| ? Bufonidae indet. cf. *Bufotes boulengeri* | **x** | **-** | **x** |
| **Chéloniens** | | | |
| *Testudo graeca* | **x** | **x** | **x** |
| **Squamates** | | | |
| *Trogonophis wiegmanni* | **x** | **x** | **x** |
| *Agama bibronii* | **-** | **-** | **x** |
| *Chamaeleo chamaeleon* | **-** | **-** | **x** |
| *Timon* cf.*tangitanus* | **-** | **x** | **x** |
| Lacertidae spp. | **x** | **x** | **x** |
| *Eumeces algeriensis* | **-** | **-** | **x** |
| *Chalcides* cf. *ocellatus* | **-** | **x** | **x** |
| Gekkonidae indét. cf. *Tarentola* | **-** | **x** | **x** |
| *? Eryx sp*. cf. *Eryx jaculus* | **-** | **-** | **x** |
| *Malpolon monspessulanus* | **-** | **x** | **x** |
| *Coronella girondica* | **-** | **-** | **x** |
| Colubrinae indét.cf. *Hemorrhois hippocrepis* | **-** | **x** | **x** |
| *Natrix maura/Natrix natrix* | **-** | **x** | **x** |
| *Daboia mauritanica* | **-** | **-** | **x** |
| Serpents indéterminés | **-** | **x** | **x** |
| **Oiseaux**[1] | | | |
| *Struthio camelus* | **x** | **x** | **x** |
| *Aegypius monachus* | **x** | **x** | **-** |
| *Gyps* cf. *fulvus* | **x** | **x** | **-** |
| *? Gyps melitensis* | ***** | ***** | ***** |
| Oiseaux indet. | **x** | **x** | **x** |

**Famille Lacertidae Oppel, 1811**
**Genre *Timon Tschudi*, 1836**
***Timon* cf. *tangitanus*** Boulanger, 1889
**Et autres Lacertidae spp.**
**(*Podarcis* sp. Wagler, 1830; *Acanthodactylus* sp. Wiegmann, 1834; *Psammodromus* sp. Fitzinger, 1826)**

Les Lacertidés constituent un groupe de squamates actuellement largement répandu au Maroc. Les représentants de cette famille présentent une homogénéité morphologique et des caractères ostéologiques semblables rendant parfois impossible même la distinction générique.
Au Maroc, la famille Lacertidae est représentée par plusieurs genres. Ceux dont l'affinité biogéographique est nord-africaine ou méditerranéenne sont les genres : *Timon, Acanthodactylus, Podarcis* et *Psammodromus* (Arnold *et al.*, 2007).

**Liste de matériel :**

***Timon* cf. *tangitanus***

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Neurocrâne | | | | 6 | | |
| Frontal | 1 | | | 3 | | |
| carré | | | | 2 | | |
| Ptérygoïde | | 1 | | 2 | | |
| Maxillaire | | | | 7 | | 4 |
| Dentaire | | | | 5 | | 1 |
| vertèbres | | | | 12 | | |
| Humérus | | | | 8 | | |
| Fémur | | | 1 | 14 | | 1 |
| Pelvis | | | 1 | 8 | 1 | 1 |
| **Total** | **1** | **1** | **2** | **67** | **1** | **7** |

**Tab. 68.** Liste du matériel fossile attribué à *Timon* cf. *tangitanus.*

**Autres Lacertidae spp.**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Frontal | 5 | | | 1 | | 10 |
| carré | 3 | | | 3 | | 12 |
| Ptérygoïde | 1 | | | 2 | | 6 |
| Prémaxillaire | | | 1 | 2 | | |
| Maxillaire | 8 | 3 | 5 | 20 | | 33 |
| Jugal | 1 | 1 | | 2 | | 5 |
| Dentaire | 11 | 3 | 2 | 19 | 1 | 50 |
| Coronoïde | 1 | 1 | 2 | 3 | | 10 |
| vertèbres | 4 | 2 | 4 | 36 | | 28 |
| Humérus | 1 | | | 6 | | 3 |
| Fémur | | | | | | 9 |
| Pelvis | 2 | 1 | | 8 | | 29 |
| **Total** | **37** | **11** | **14** | **102** | **1** | **195** |

**Tab. 69.** Liste du matériel fossile attribué à Lacertidae spp.

***Timon* cf. *tangitanus* :**

La présence de plusieurs éléments osseux de grande taille (notamment les neurocrânes, les frontaux, les os carrés, les ptérygoïdes, les maxillaires et les dentaires), indique la présence à Ifri n'Ammar d'un grand lézard appartenant probablement au genre *Timon* (Arnold *et al.*, 2007 ; Tatin *et al.*, 2013). Ce genre est représenté au Maroc par l'espèce *Timon tangitanus* (Tatin *et al.*, 2013).

**Neurocrâne :**

Le sphénoïde, le basioccipital, les deux prootiques, le supraoccipital et les deux otooccipitaux (constitué par la fusion complète de l'exoccipital et de l'opistootique), fusionnent pour constituer le neurocrâne (Fig. 68).
En vue ventrale, le basioccipital (os impair) est un os plus large que long (Fig. 68. e). Il présente une dépression centrale et des processus basioccipitaux (tubercules sphénooccipitaux) qui sont développés et qui en vue latérale sont dirigés ventralement. Le basisphénoide possède une paire de processus basiptérygoides, partiellement fragmentés, et dont la partie proximale est élargie et dirigée antéro-latéralement. Le processus basiptérygoide gauche, entièrement préservé sur le neurocrâne IA13-P14-68 (Fig. 68. e) est élargi sur toute sa longueur et son extrémité distale est fortement concave dorso-latéralement. La surface ventrale de cet os (basisphénoïde) est fortement concave sur les ensembles osseux IA18-P15-89, IA13-N12-68, IA17-N13- 84 et IA17-N13-83 (Fig. 68. e). Une rainure profonde sépare les deux processus basipterygoides.
En vue dorsale, le supraoccipital des neurocrânes IA17-N13-83 et IA13-N12-68 (Fig. 68. d) présente un processus antérieur« ascendens » de forme cylindrique, bien développé et fortement ossifié. Sur les autres ensembles osseux, ce processus est cassé. Le processus « ascendens » se prolonge en arrière sur la surface dorsale du supraoccipital par une crête occipitale développée. Deux crêtes latérales convergentes antérieurement, constituent l'union du supraoccipital avec les prootiques.
En vue antérieure (Fig. 68. a), la « *sella turcica* » présente trois paires de foramens, une paire supérieure (foramen abducens), une paire médiale (canal carotide interne) et une paire ventrale (canal vidien antérieur).
En vue latérale (Fig. 68. b), le processus « alar » est large, long et se développe antérieurement. L'incisure prootique est profonde et le foramen facial est modérément large. La crête prootique est bien développée. La fenêtre ovale (*fenestra ovalis*) et l'ouverture large et subovale du « *recessus scalae tympani* » sont bien développées et sont séparées l'une de l'autre par une forte crête. L'orifice vidien postérieur, se situe au niveau de la zone de contact du prootique et du basisphénoïde. Les processus paraoccipitaux dépassent largement la limite postérieure du condyle occipital et présentent une extrémité distale élargie dorso-ventralement.
En vue postérieure (Fig. 68. d), le grand foramen est large et subcirculaire. Le condyle occipital, réniforme, se subdivise en trois parties, une partie centrale appartenant au basioccipital et deux parties latérales qui correspondent à chaque exoccipital. De chaque côté du condyle s'ouvrent trois foramens, un foramen médial (foramen Hypoglosse) et deux foramens latéraux (foramen vague et glosoopharingien).

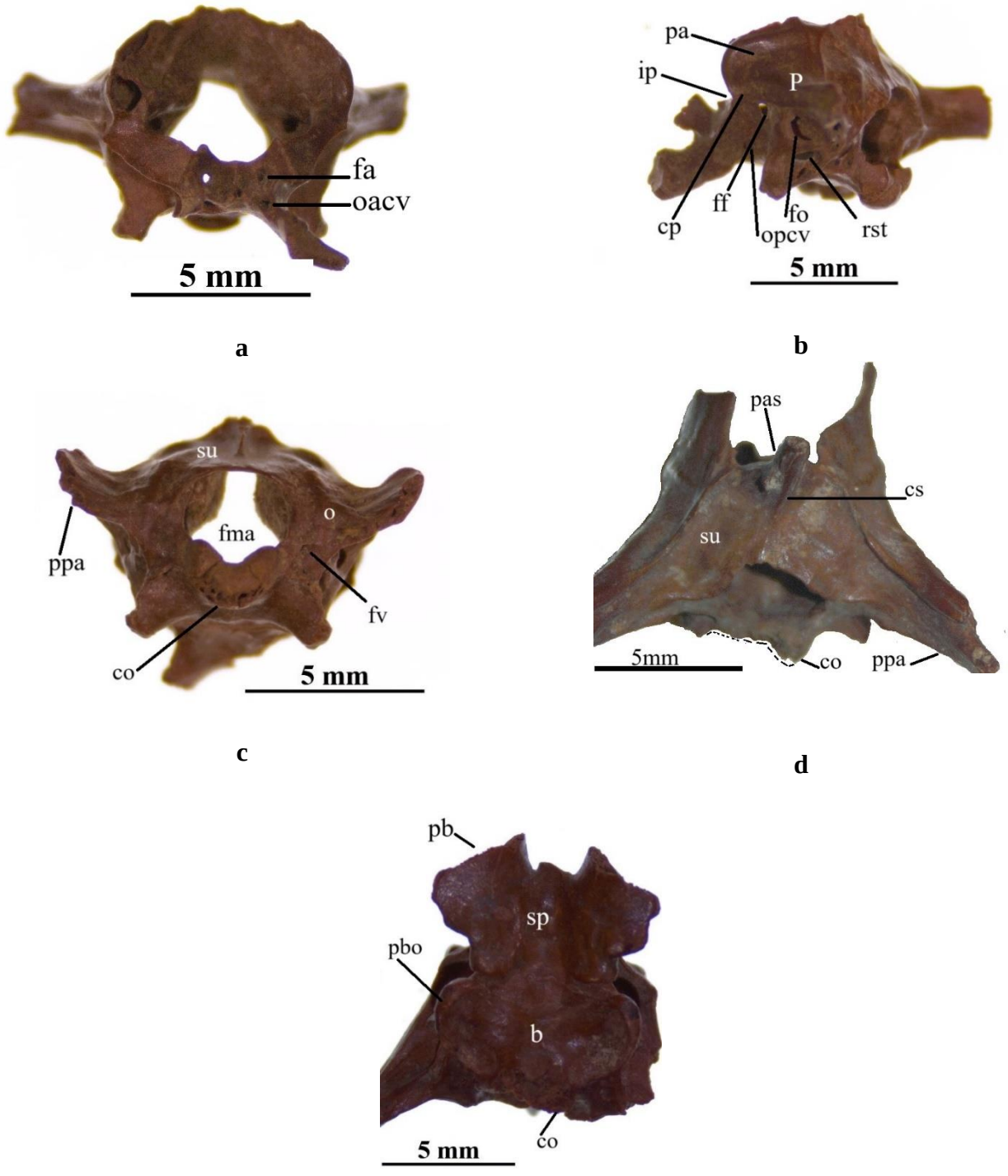



**Fig. 68**. *Timon tingitanus* : neurocrâne. a, b) vues antérieure et latérale gauche du neurocrâne IA13-P14-68 (*MSA*-OS) ; c) vue postérieure du neurocrâne IA13-P15-65 (*MSA*-OS) ; d) vue dorsale du neurocrâne IA13-N13-83 (*MSA*-OS) ; e) vue ventrale du neurocrâne IA13-N12-68 (*MSA*-OS). Abréviations d'après Bailon (1991) et Villa & Delfino (2019) : **b, basioccipital** ; co : condyle occipital ; cp : crête prootique ; cs : crête supraoccipitale ; fa : foramen abducens ; ff : foramen facial ; fo : *fenestra ovalis* ; fma : foramen magnum ; fv : foramen vague ; ip : incisure prootique ; rst : *recessus Scalae tympani* ; **o, otooccipital** ; oacv : ouverture antérieure du canal vidien ; opcv : ouverture postérieure du canal vidien **p : prootique** ; pa : processus alar ; pas : processus *ascendens* ; pb : processus basiptérygoide ; pbo : processus basioccipital ; ppa : processus paroccipital ; **sp ; sphénoïde** ; **su : supraoccipital**.

**Discussion** :
Des processus paraoccipitaux longs, une crête supraoccipitale haute, des processus basiptérygoides qui sont élargis, et des processus basioccipitaux larges et dirigés latéralement, sont tous des caractéristiques de la famille Lacertidae (Bailon, 1991, Villa & Delfino, 2019).
En vue dorsale, les neurocrânes présentent deux crêtes latérales qui sont convergentes antérieurement. Chez l'espèce *Acantodactylus erythrurus*, ces marges antéro-latérales sont à peu près parallèles (Villa & Delfino, 2019). En vue ventrale, le basisphénoïde de cette dernière forme, présente des processus basiptérygoïdes avec une partie proximale qui est étroite. Les neurocrânes d'Ifri Ammar n'appartiennent pas à la forme *Acantodactylus erythrurus.*
Comparé aux autres espèces actuels de Lacertidés comme *Psammodromus algirus et Podarcis hispanica* de la collection de référence de l'Institut scientifique (spécimens IS- JA1, IS-JA4 et IS-RE8), les neurocrânes du lacertidé d'Ifri n'Ammar présentent une taille plus grande et des processus paroccipitaux qui sont longs. Ces neurocrânes peuvent être rattaché à des individus adultes et/ou subadultes de l'espèce *Timon tingitanus.*

**Frontal :**

Les os frontaux attribués à *Timon* sont pairs (Fig. 69). Allongés dans le sens antéro-postérieur, ils présentent des marges latérales presque parallèles, une légere constriction médiale et une partie postérieure plus large que la partie antérieure.

En vue dorsale, la surface de l'os présente une ornementation ostéodermique constituée de petites rainures fusionnées avec l'os. Un sillon profond (*sulcus interfacialis*) traverse transversalement l'os dans sa moitié postérieure. La région antérieure du frontal, située devant ce sillon, est plus longue que la partie postérieure.

En vue latérale, l'os montre, en avant, des traces d'articulation avec le préfrontal, et en arrière, une facette destinée à l'articulation avec le postfrontal. Ces surfaces d'articulation sont nettement séparées l'une de l'autre.

Du côté ventral, l'os présente une *crista cranii*, bien développée et étendue en direction ventrale (Fig. 69. b, d).

**Discussion :**

En comparaison avec le genre *Acanthodactylus erythrurus*, ce dernier présente un os frontal caractérisé par une constriction médiale très marquée (Villa & Delfino, 2019). De plus, chez cette espèce, l'os fusionne avec son homologue dès le début de l'ontogenèse postnatale, formant ainsi un os impair pendant la majeure partie de la vie du lézard (Villa & Delfino, 2019). Une comparaison avec les autres représentants actuels des genres de lacertidés, issus de la collection de l'Institut Scientifique de Rabat et présentant une affinité biogéographique méditerranéenne ou nord-africaine, donne les résultats suivants :

- *Podarcis hispanica* (IS-JA17) présente un frontal avec une constriction médiale nettement plus marquée.

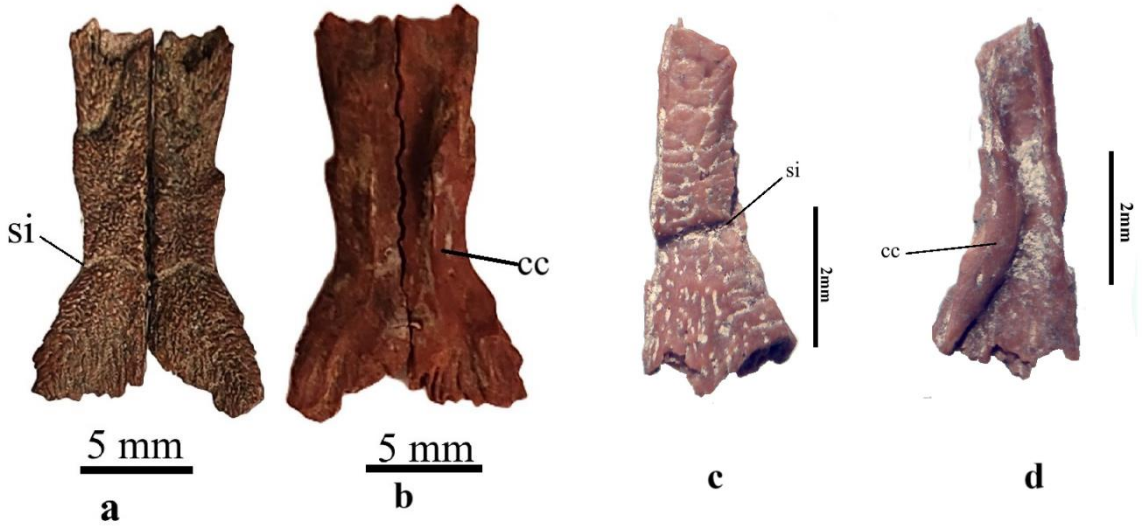



**Fig. 69.** *Timon tangitanus* : Frontal (IA03-I14-38-*MSA*-OS), vues dorsale (a) et ventrale (b)**.** Frontal droit (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vues dorsale (c) et ventrale (d). Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019), si : *sulcus interfacialis* ; cc : *crista cranii*.

- *Psammodromus algirus* (IS-JA1 et IS-JA2) possède un frontal impair.
- La morphologie générale des os frontaux pairs semble correspondre au genre *Timon* et possiblement à l'espèce actuelle *Timon tangitanus* (anciennement *Timon pater*), d'après une comparaison effectuée avec des spécimens de cette forme (IS-AF9 et IS-AF10).

**Maxillaire :**

Les maxillaires rattachés aux lacertidés, y compris *Timon tangitanus*, se caractérisent par une partie antérieure (processus prémaxillaire antérieur) présentant une encoche profonde formée par deux processus, antéro- latéral et antéro-médial (Fig. 70. b), dont la taille est à peu près identique. Le processus antéro-médial se courbe en direction médiale. Le processus facial (processus préfrontal) est bien développé, élevé, subtriangulaire et s'incurve vers le côté médial, avec des marges dorsales antérieures irrégulières se projetant postérieurement (Fig. 70. c). Le maxillaire est muni d'une face latérale portant une ornementation dermique très bien développée (Fig. 70. a).
En vue médiale, l'étagère palatine (lame horizontale) est large (Fig. 70. b), plus ou moins droite dans sa moitié antérieure, et développe vers la moitié postérieure une expansion modérément large qui correspond au processus palatin. Le plateau de la lame horizontale est percé d'un large foramen maxillaire. La partie dorsale de la lame horizontale, postérieure au foramen maxillaire, s'incurve latéralement pour former un processus postérieur long qui présente une rainure large et peu profonde (facette pour le jugal). Une crête, débutant depuis la surface dorsale de la lame horizontale et s'étendant postéro-dorsalement, est visible sur la face médiale du processus dorsal. En vue latérale, le bord dorsal du processus postérieur est lisse, ne développant pas de projection postérieure. Les foramens labiaux sont au nombre de six. Le maxillaire présente 15 ou 16 positions dentaires. Les dents sont cylindriques, isodontes, pleurodontes, mono ou bicuspides, avec une petite cuspide antérieure et une cuspide centrale bien développée. Les dents usées des maxillaires de grande taille (Fig. 70. c) sont robustes, présentant ainsi un apex émoussé de type monocuspide. Les dents antérieures sont orientées en direction postérieure.

Parmi les maxillaires attribués aux Lacertidés, certains éléments présentent une grande taille, tels que les spécimens IA14-O14-71 et IA13-N12-65 (Fig. 70. c), avec une longueur atteignant 18 mm. Ces maxillaires peuvent être attribués à *Timon tingitanus*.

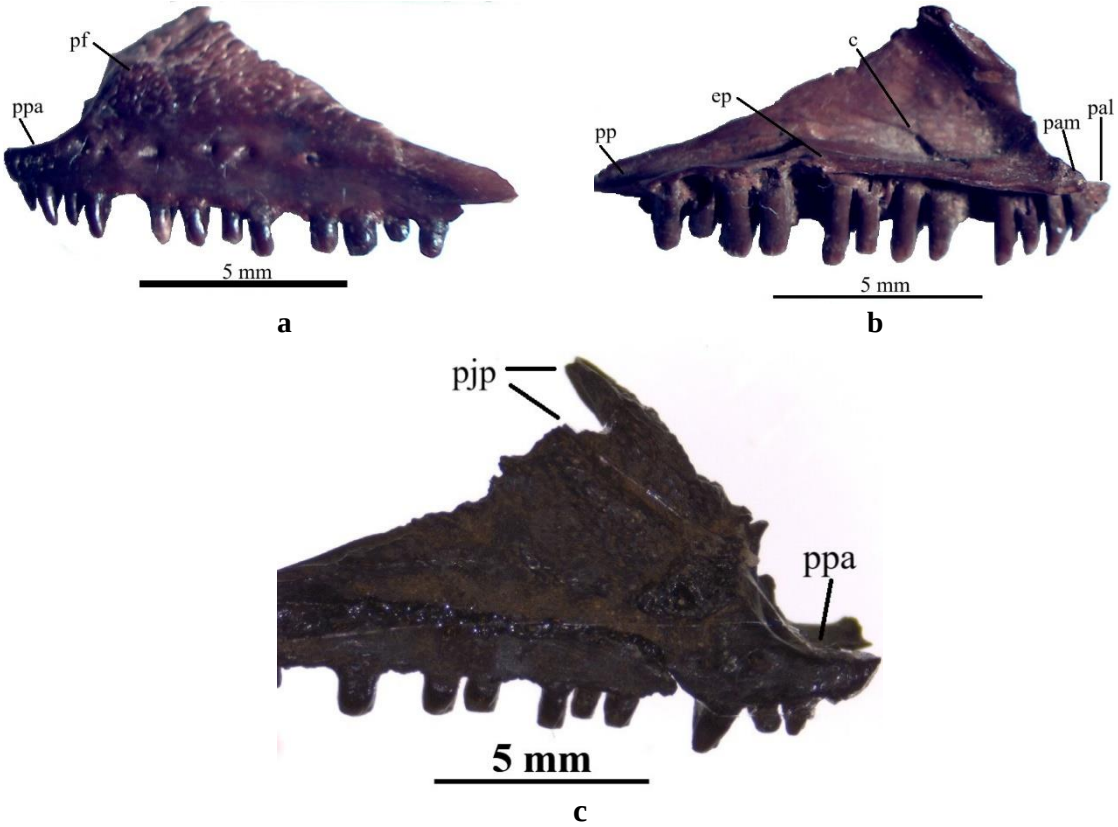



**Fig. 70.** Lacertidae sp. cf. *Timon tingitanus* : maxillaire gauche (IA17- O13- 83-*MSA*-OS) Vues latérale (a) et médiale (b). maxillaire droit (IA13-N12-65-*MSA*-OS), vue latérale (c). Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019) : c : crête ; ep : étagère palatine ; pal : processus antéro-labial ; pam : processus antéro-médial ; pf : processus facial ; pp : processus postérieur ; ppa : processus prémaxillaire antérieur ; pjp : projection postéro-dorsal.

**Dentaire :**

Le dentaire est un os long avec un bord ventral convexe. En vue médiale, il présente un canal de Meckel très largement ouvert postérieurement qui se rétrécit progressivement vers l'avant jusqu'à atteindre une symphyse mandibulaire qui est étroite. La lame horizontale présente un bord médial qui est épais (Fig. 71. a).

En vue labiale, une seule encoche est présente, formée par l'insertion de l'angulaire et du supraangulaire. Les foramens labiaux sont généralement au nombre de six. Les dents sont pleurodontes, isodontes, cylindriques avec un apex mono ou bicuspides, avec une cuspide antérieure petite et une cuspide centrale bien développée. Les dents des dentaires de plus grande taille présentent des dents robustes, avec un apex émoussé de type monocuspide.

Une augmentation de la robustesse et de la taille des dents est visible dans la partie centrale et postérieure de la rangée des dents.

Les dents sont modérément serrées les unes contre les autres et relativement nombreuses, le dentaire le plus complet, présente 22 positions dentaires (Fig. 71).




a b

**Fig. 71.** Lacertidae indéterminé : dentaire droit (IA03- K12- 37-*MSA*-OS), vues médiale (a) et labiale (b). Abréviations (d'après Bailon, 1991 et Villa & Delfino, 2019), cm : canal de Meckel ; fl : foramens labiaux ; lh : lame horizontale ; smd : symphyse mandibulaire.

**Discussion :**

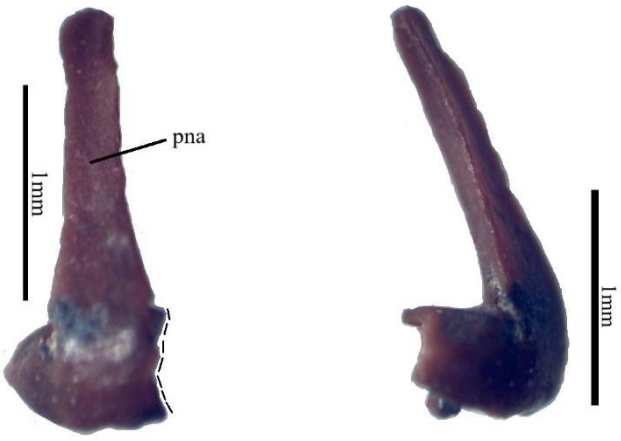
Les maxillaires les mieux conservés montrent un processus préfrontal (dorsal) subtriangulaire avec des projections postérieures (Fig. 70. c), une face latérale avec une ornementation dermique, et un contact maxillaire-jugal lisse (non sinueux). Ces caractéristiques se retrouvent chez les représentants du genre *Timon* ainsi que chez d'autres Lacertidés (Villa & Delfino, 2019).

Si l'attribution des neurocrânes, des frontaux et de certains maxillaires à l'espèce *Timon tangitanus* est rendue possible grâce à leur grande taille et à la présence de certains caractères distinctifs, d'autres dentaires et maxillaires, en raison de leur grande fragmentation et de l'absence de caractères déterminants ne permettent pas une attribution précise. Cependant, certains d'entre eux peuvent être rattachés à d'autres espèces de Lacertidae tels que les représentants des genres *Acanthodactylus, Psammodromus,* et *Podarcis.*

### *Podarcis* sp. Wagler, 1830

**Prémaxillaire :**

Le prémaxillaire est un os impair qui présente un long processus nasal ascendant, étroit et aux marges latérales parallèles. La crête septonasale est modérément développée et couvre toute la longueur du processus nasal. Une encoche en forme de « V » est présente entre les processus du palatin. Les dents sont pleurodontes, cylindriques, minces et monocuspides (Fig. 72).




**a** **b**

**Fig. 72.** Prémaxillaire (IA03-O14-83-*MSA*-OS) de Lacertidae (*Podarcis* sp.). a) vue antérieure, b) vue latérale droite. Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019), anp : processus nasal ascendant.

**Discussion** :

Comparé aux représentants actuels des genres *Acanthodactylus* (*Acanthodactylus erythrurus*, spécimen IS-JA9), *Lacerta*/*Timon* (*Lacerta*/*Timon pater*, spécimen IS-AF10), *Podarcis* (*Podarcis hispanica*, spécimen IS-RE 8) et *Psammodromus* (*Psammodromus algirus*,

spécimen IS- JA 1), le prémaxillaire d'Ifri n'Ammar présente des similitudes avec *Podarcis hispanica*. En effet, les prémaxillaires de *Lacerta / pater* sont trapus et ceux de *Psammodromus algirus* sont de plus grande taille. Comparé à *Acanthodactylus erythrurus* et à *Podarcis hispanica*, le prémaxillaire d'Ifri n'Ammar se rapproche par sa taille et surtout par sa morphologie de cette dernière espèce, dont le processus nasal ascendant est long et étroit et présente des bords latéraux parallèles (clé de détermination, Villa & Delfino, 2019).

**Autres Lacertidae spp. (cf. *Podarcis*, cf. *Psammodromus*, cf. *Acanthodactylus*)**
**Frontal :**
Il s'agit d'un os impair qui présente une fusion complète et une constriction de la région médiale (Fig. 73. a, b). L'extrémité postérieure (en partie cassée sur les frontaux d'Ifri n'Ammar) est plus large que la partie antérieure. Les bords latéraux de ces os se développent en direction ventrale, formant une *crista cranii*. En vue dorsale, le *sulcus interfacialis* (Villa & Delfino, 2019) existe au début du tiers postérieur de l'os, séparant les deux moitiés antérieure et postérieure. Une ornementation ostéodermique est visible sur la moitié postérieure de ces frontaux.

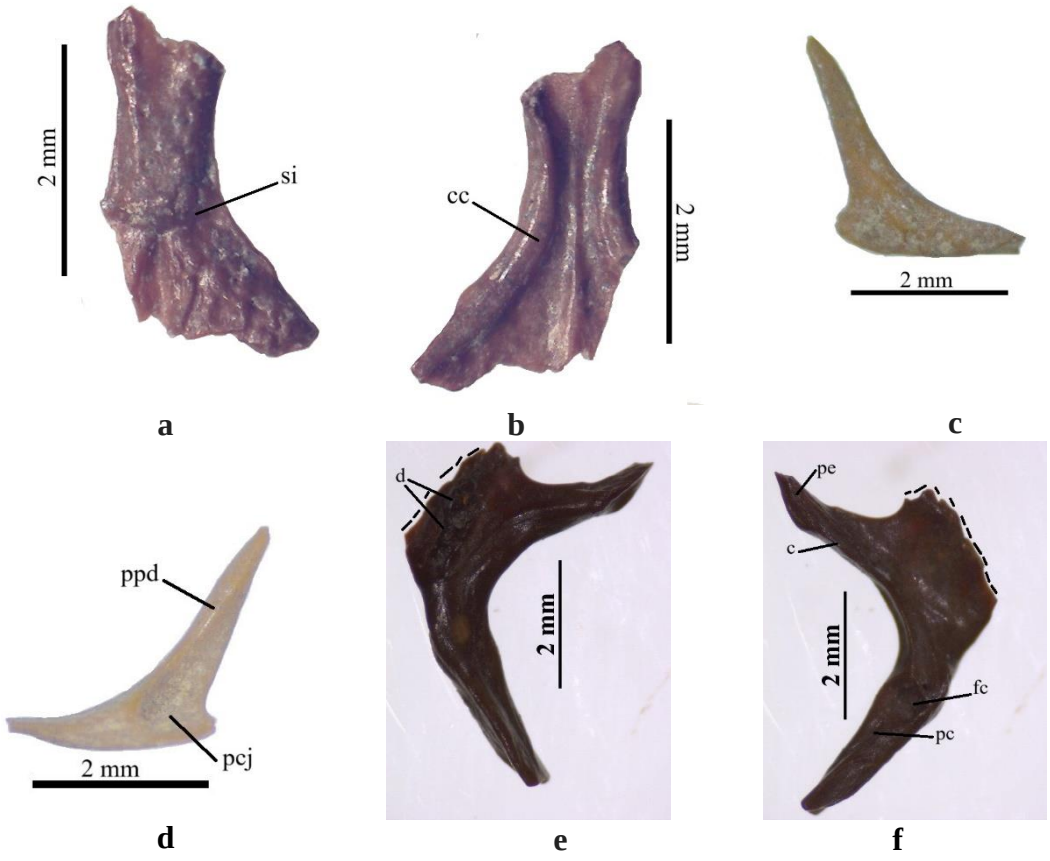



**Fig. 73.** Quelques éléments de Lacertidae d'Ifri n'Ammar : a et b) frontal (IA21-P14-113-*MSA*-OI), vues dorsale (a) et ventrale (b) ; c et d) jugal droit (IA23-escargotière-*LSA*), vues latérale (c) et médiale (d) ; e et f) ptérygoïde gauche (IA10-25-*LSA*-couche rouge), vues dorsale (e) et ventrale (f). Abréviations d'après Villa & Delfino (2019) et Čerňansky & Syromyatnikova (2019), c : crête ; cc : *crista cranii* ; d : dentition ; fc : fosse collumellae ; pc : processus os carré ; pcj : processus carré-jugal ; pe : processus ectoptérygoide ; ppd : processus postéro-dorsal ; si : *sulcus interfacialis*.

**Discussion :**

Les frontaux associés aux Lacertidae, autres que *Timon tingitanus*, sont impairs, présentent une ornementation dermique, un sillon transversal (*sulcus interfacialis*) et une constriction médiale. La morphologie générale des frontaux impairs des spécimens d'Ifri n'Ammar peut être comparée à celle d'autres formes de lacertidés, ayant une affinité biogéographique méditerranéenne ou nord-africaine, telles que *Acanthodactylus erythrurus*, *Psammodromus algirus* et *Podarcis hispanica*. Par ailleurs, la fusion des os frontaux en un os impair ne semble pas constituer un critère déterminant pour distinguer les différents genres, car ce caractère est lié à l'ontogenèse (Villa & Delfino, 2019).

**Description des autres ossements de la famille Lacertidae :**

La description ostéologique des autres ossements appartenant à la famille de Lacertidae, y compris ceux de l'espèce *Timon tangitanus*, est présentée ci-dessous. Chaque fois que des caractéristiques permettent l'attribution de ces restes à cette espèce ou à d'autres représentants des différents genres de la famille Lacertidae, une identification plus précise sera effectuée.

**Jugal :**

Les parties préservées de l'os jugal montrent des caractéristiques généralement observées chez les Lacertidés (Villa & Delfino, 2019) : un processus postéro-dorsal, constituant une longue pointe étroite, et un processus carré-jugal qui peut être présent ou absent. Le processus antérieur, qui s'articule avec le processus postérieur du maxillaire, n'est pas conservé sur les os d'Ifri n'Ammar. La surface latérale de l'os ne présente pas d'ornementation dermique (Fig. 73. c, d).

**Carré :**

Les carrés de grande taille montrent un contour sub-rectangulaire (Fig. 74).

En vue antérieure (Fig. 74. a), l'os présente une forte dépression longitudinale correspondant à la crête postérieure ou pilier de la face postérieure. Sur la moitié dorsale de la face antérieure, il y a une plateforme distinctement concave sur ces os de grande taille, dont les bords sont marqués par des crêtes. Ventralement, un foramen (foramen du carré) se situe juste au-dessus du condyle mandibulaire.

En vue postérieure (Fig. 74. b), l'os est divisé en deux portions dissymétriques par une crête dorso-ventrale (crête postérieure selon Bailon, 1991 et pilier selon Villa & Delfino, 2019) : une partie latérale, plus développée, fortement concave (fosse tympanique) et bien délimitée latéralement par une crête tympanique, et une partie médiale plus réduite et percée par un petit foramen.

En vue dorsale, le condyle céphalique (Fig. 74. b), élargi postéro-ventralement, est subelliptique en vue dorsale. En vue ventrale, le condyle mandibulaire a une forme sub-rectangulaire. Les autres carrés de plus petite taille de Lacertidae sont des os étroits et allongés (Fig. 74. d, e).

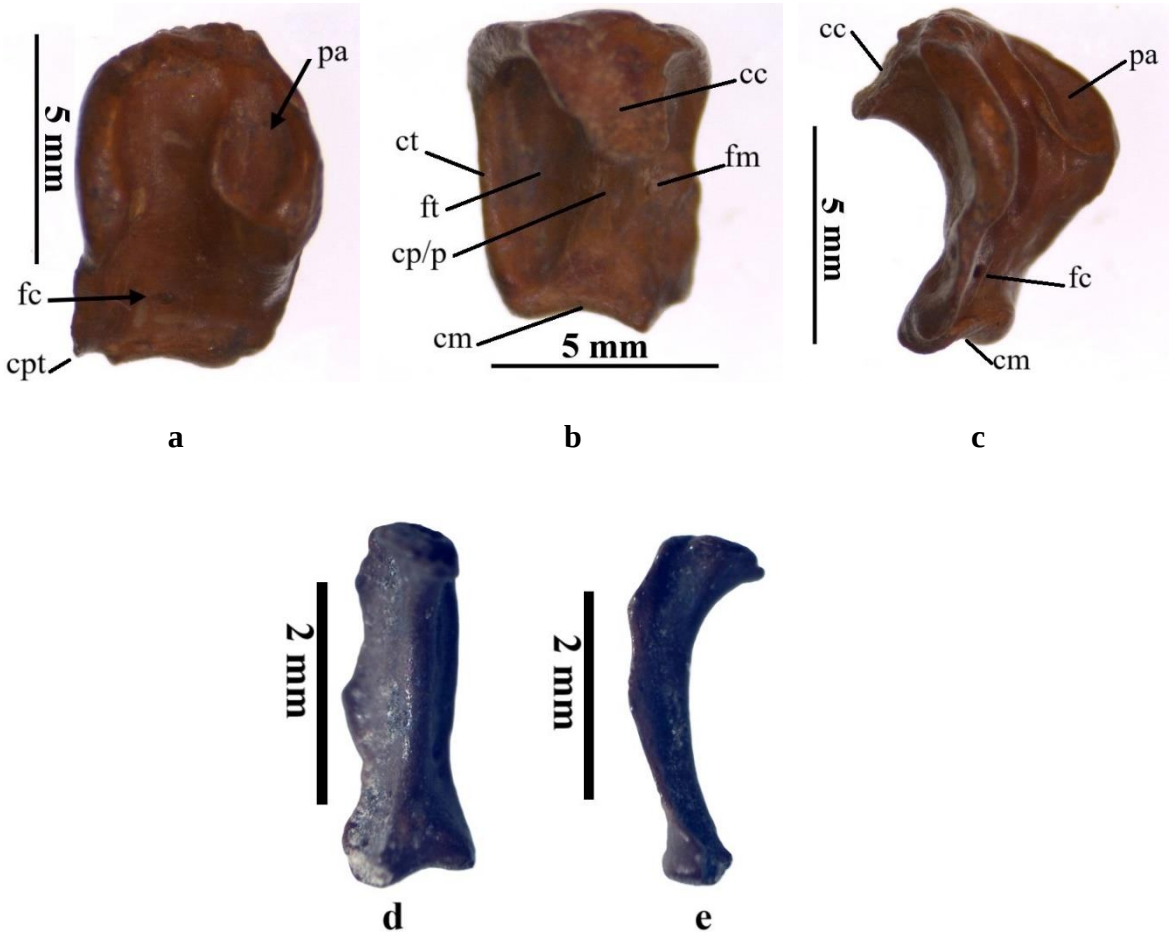



**Fig. 74.** *Timon tingitanus* : os carré gauche (IA 18-N13-89-*MSA*-OS), vues antérieure (a), postérieure (b) et médiale (c). Lacertidae indet. : Os carré (IA10-22-*LSA*), vues postérieure (d) et médiale (e). Abréviations d'après Bailon, 1991 et Villa & Delfino, 2019, cc : condyle céphalique ; ct : crête tympanique ; cm : condyle mandibulaire ; cp/p : crête postérieure ou pilier ; cpt : crête ptérygoïde ; fc : foramen du carré ; ft : fosse tympanique ; fm : foramen médiale ; pa : plateforme antérieure.

**Discussion** :

Parmi les caractéristiques des carrés des Lacertidés citées par Villa & Delfino (2019, clé de détermination : p. 913) figure l'expansion postéro-ventrale du condyle céphalique, une caractéristique présente sur les ossements du site. Les carrés d'Ifri n'Ammar montrent une disparité de taille qui rend l'attribution générique difficile. La présence, sur la moitié dorsale de la surface antérieure, d'une plateforme distinctement concave est signalée par Villa & Delfino (2019) comme étant caractéristique des adultes de *Timon*. Les carrés d'Ifri n'Ammar présentant ces caractéristiques (par exemple : IA17-P15-84 et IA18-N13-89) se rattachent probablement à l'espèce *Timon tangitanus*. Les autres os carrés ont été attribués à des Lacertidae indéterminés (Fig. 74. d, e).

**Ptérygoïde :**

L'extrémité antérieure du processus palatin n'est pas conservée sur les ptérygoïdes d'Ifri n'Ammar (Fig. 74. e, f). Le processus ectoptérygoïde (sensu Čerňansky & Syromyatnikova, 2019 ; aile du ptérygoïde d'après Villa & Delfini, 2019) est bien développé avec une extrémité antérieure pointue. Entre ce dernier processus et la partie fragmentée du processus palatin, il existe une encoche antérieure large et profonde (incisure sub-orbitaire selon Čerňansky & Syromyatnikova, 2019, ou pterygoid recess sensu Barahona & Barbadillo,

1997). La surface ventrale du processus palatin des éléments de grande taille porte des dents globuleuses (Fig. 74. e). Les deux surfaces, ventrale et dorsale, du processus ectoptérygoïde sont bordées par des crêtes bien développées. Le processus de l'os carré, long, présente une extrémité postérieure pointue et la fosse columellae sur la face dorsale de ce processus est grande, bien définie, avec des bords arrondis.

**Discussion :**
La morphologie générale des ptérygoïdes semble caractéristique des Lacertidés : l'aspect de l'incisure sub-orbitaire ou *pterygoid recess*, la morphologie de la crête ptérygoïde, et l'extrémité pointue de la partie postérieure du processus de l'os carré. Ces caractéristiques s'ajoutent à la présence de dents ptérygoïdes sur la face ventrale de certains os de grande taille et robustes, qui semblent appartenir à des individus adultes. En effet, des dents ptérygoïdes sont souvent présentes chez plusieurs espèces de Lacertidés, dont les espèces du genre *Timon* (Arnold *et al*., 2007) et l'espèce *Psammodromus algirus* (Čerňansky & Syromyatnikova, 2019). Les ptérygoïdes de grande taille (IA03-K12-37, IA 03-I12-38 et IA10-25) appartiennent probablement à l'espèce *Timon tangitanus*.

**Coronoïde :**
Le coronoïde montre une face médiale qui est modérément concave (Fig. 75. b). Le processus coronoïde est robuste, avec une extrémité dorsale légèrement dirigée vers l'arrière et plus orientée dorsalement. Le processus antéro-médial est élargi ventralement, et l'extrémité antérieure pointue est représentée par une petite projection. Le processus postérieur est court et arrondi sur la plupart des coronoïdes d'Ifri n'Ammar. Le processus postéro-médial est modérément développé et nettement dirigé vers le bas. Ces os ont été rattachés aux Lacertidae sur la base des caractéristiques citées par Villa & Delfino (2019), notamment la présence d'un processus postérieur et une extrémité dorsale du processus coronoïde plus orientée vers le haut et en arrière.

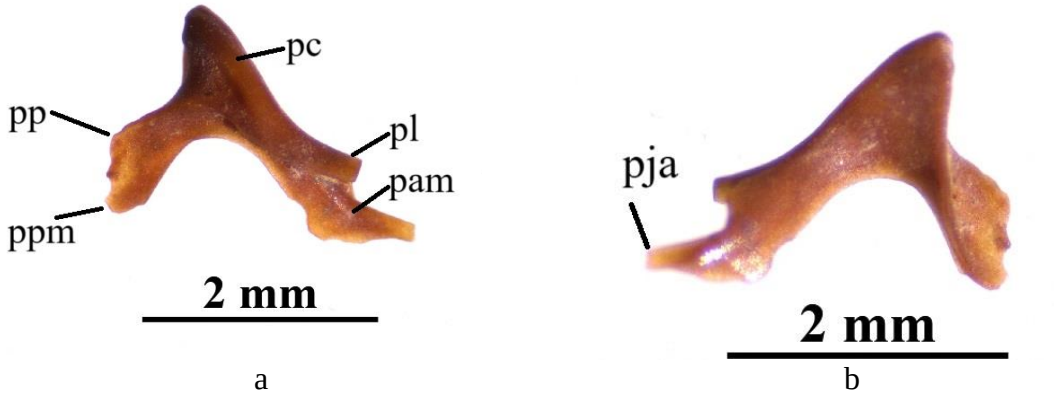



**Fig. 75.** Lacertidae : coronoïde droit (IA22-O14-122-*MSA*-OI), vues latérale (a) et médiale (b). Abréviations d'après Villa & Delfino, 2019, pam : processus antéro-médial ; pc : processus coronoïde ; pja : projection antérieure du processus antéro-médial ; pl : processus labial ; pp : processus postérieur ; ppm : processus postéro-médial.

**Vertèbres :**
Les vertèbres attribuées à des Lacertidae indéterminés sont procoeles (Fig. 76). Le centrum possède une surface ventrale qui est convexe en coupe transversale et présente une longueur qui varie selon la position de la vertèbre sur la colonne vertébrale. Sur sa face ventrale, le centrum porte une carène hémale plus ou moins développée. L'arc neural présente une légère échancrure antérieurement, avec une surface articulaire de type pseudo-zygosphène située de chaque côté de cette échancrure. Les synapophyses sont globuleuses sur les vertèbres

postérieures et sont ovales et allongées dans le sens postéro-dorsal et antéro-ventral sur les vertèbres antérieures. La neurépine est longue et se prolonge postérieurement en une pointe qui ne dépasse pas généralement la limite postérieure des post-zygapophyses. Le condyle et le cotyle sont petits et circulaires ou légèrement aplatis dorso-ventralement.

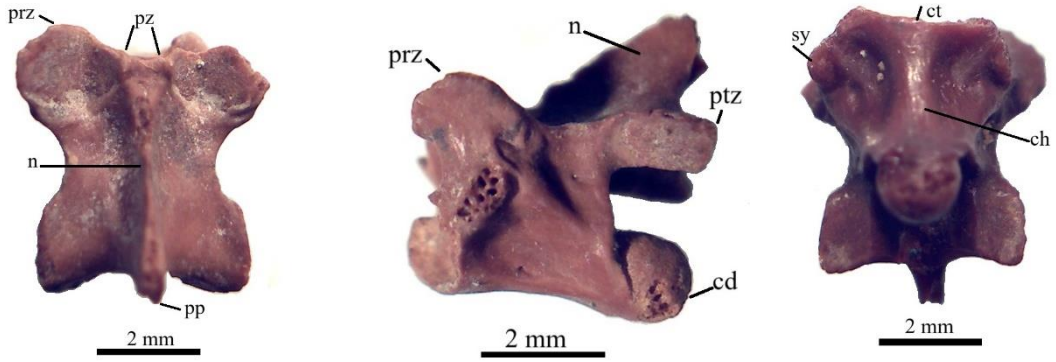



**Fig. 76.** Lacertidae : vertèbre thoracique (IA17-M13-86-*MSA*-OS). Vues dorsale (a), latérale gauche (b) et ventrale (c). Abréviations d'après Bailon (1991), ch : caréne hèmale ; cd : condyle ; ct : cotyle ; n : neurépine ; pp : pointe postérieure ; prz : pré-zygapophyse ; ptz : post-zygapophyse ; pz : pseudo-zygosphène ; sy : synapophyse.

**Humérus :**

Quelques extrémités distales d'humérus ont été attribués aux Lacertidés, elles présentent un bord interne légèrement asymétrique et oblique par rapport à la diaphyse, un condyle huméral avec un condyle radial aplati latéralement et un condyle ulnaire bombé, un éctépicondyle réduit et la présence d'un foramen ectépicondylien (Fig. 77).

Ces caractéristiques ont été citées par Bailon (1991) et par Stoetzel (2009), comme étant des indices distinctifs des humérus de Lacertidae. La taille de quelque humérus, relativement grande, peut suggérer une appartenance à *Timon tangitanus*.

**Pelvis :**

Le rattachement de certains pelvis aux Lacertidés est basé sur la présence sur l'ilion d'une pointe iliaque postéro-dorsale en forme de crochet (Bailon, 1991). Des pelvis (IA18-44-46, IA17-N13-82, IA13-O14-82, IA20-N12-107 et IA15-L13-79) présentant une grande taille, peuvent être attribués à *Timon tangitanus* (Fig. 77).

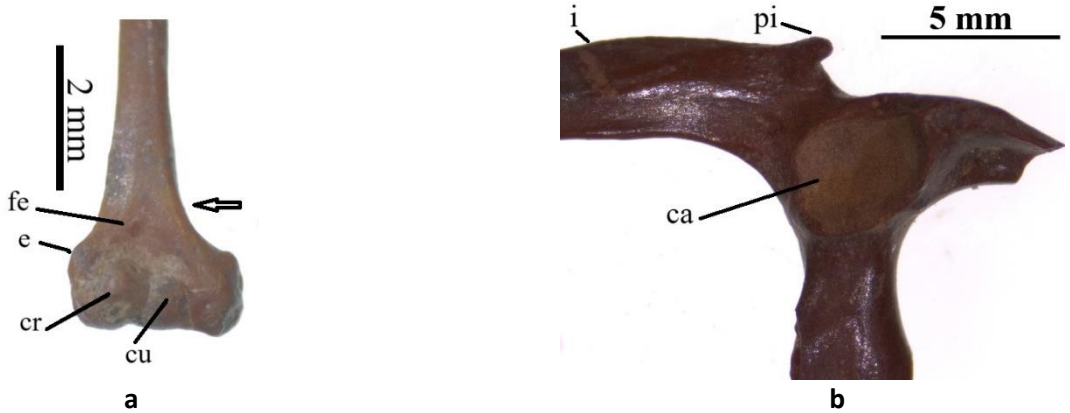



**Fig. 77.** a) Extrémité distale d'humérus (IA21-P14-113-*MSA*-OI), vue antérieure, b) pelvis gauche (IA15-M12-78-*MSA*-OS). Abréviations d'après Bailon (1991) et Stoetzel

(2009), humérus = cr : condyle radial ; cu : condyle ulnaire ; e : ectépicondyle ; fe : foramen ectépicondylen ; pelvis = ca : cavité acétabulaire ; i : ilion ; pi : pointe iliaque.

**Discussion et conclusion :**

La morphologie générale des différents éléments osseux décrits ci-dessus est celle des représentants de la famille Lacertidae.

Les caractéristiques ostéologiques de certains restes osseux attestent la présence de l'espèce *Timon tangitanus* et probablement les représentants des autres genres *Podarcis, Psammodromus* et *Acanthodactylus*.

- L'espèce *Timon tangitanus* (anciennement *Timon pater*) est attestée par des neurocrânes, des frontaux, des os carrés, des ptérygoïdes, des maxillaires, des dentaires et d'autres ossements post-crâniens (humérus, pelvis, etc.). Cette espèce est actuellement présente dans la zone de notre étude, le Rif oriental (Mediani *et al*., 2015). Pour des raisons biogéographiques, les éléments de la famille des Lacertidae présentant une grande taille ont été rattachés à *Timon tangitanus*, le lézard ocellé de l'Atlas.
- Des frontaux, un prémaxillaire, des dentaires et des restes post-crâniens de taille inférieure à celle de *Timon tangitanus* pourraient appartenir à d'autres représentants de la famille des Lacertidae, à savoir les genres *Podarcis*, *Acanthodactylus* et *Psammodrommus*. La distinction générique est rendue difficile en raison du manque de référentiel ostéologique et de caractéres descriminants identifiés, permettant d'affiner notre étude comparative.

Les lézards ocellés du complexe *Timon* (*lepidus, tangitanus* et *pater*) comprennent les plus grands Lacertidés vivant en Europe et en Afrique du Nord.

Ces Lacertidés se répartissent autour du Bassin méditerranéen occidental : Péninsule ibérique, sud de la France, extrême nord-ouest de l'Italie et nord-ouest de l'Afrique (Arnold *et al*., 2007 ; Perera et Harris, 2010). L'espèce *Timon tingitanus* était initialement considérée comme une sous-espèce de *Timon pater* Lataste, 1880 (Bons et Geniez, 1996), avant d'être élevée au rang d'espèce par Mateo *et al.* (1996). Cette révision a ensuite été confirmée par diverses analyses génétiques (Arnold *et al.*, 2007 ; Paulo *et al.*, 2008 ; Perera et Harris, 2010 ; Ahmadzadeh *et al.*, 2012). L'Afrique du Nord compte ainsi deux espèces bien différenciées : *Timon tingitanus* Boulenger, 1889, présente au Maroc, et *Timon pater* Lataste, 1880, répartie en Tunisie et en Algérie.

Les études génétiques de Perera et Harris (2010) indiquent la présence chez *Timon tangitanus* de trois lignées génétiquement divergentes : le premier clade s'étend sur la majeure partie du nord du Maroc, le second clade est largement dispersé le long du Moyen Atlas, tandis que le troisième clade est réparti dans le reste du Haut Atlas et plus au sud.

Concernant l'habitat de *Timon tangitanus*, il occupe principalement des zones montagneuses au climat et à la végétation méditerranéenne. De préférence les zones rocheuses, les clairières forestières et les zones humides comme les prairies ou les pentes avec des ruisseaux (Martinez *et al*., 2012).

Les Lacertidés constituent un groupe de Squamates dont les restes se retrouvent dans plusieurs sites du Maroc. Ils se caractérisent par une grande homogénéité morphologique qui rend parfois malaisé toute détermination générique ou spécifique.

Au Maroc, les restes de Lacertidés ont été signalés à Beni Mellal (Miocène moyen, Rage, 1976 ; Bailon *et al*., 2017), à Ahl Oughlam (*Acanthodactylus*, transition Plio- Pléistocène,

Bailon, 2000), à El Harhoura 2 (Lacertidae spp. Pléistocène supérieur - Holocène, Stoetzel, 2009) et à El Genfouda (Holocène, Aouraghe *et al*., 2010 ; Mhamdi, 2023).

**Famille Scincidae Gray, 1825**
**Genre *Eumeces* Wiegmann, 1834**
***Eumeces algeriensis* Peters, 1864**

**Liste de matériel**
*LSA*-couche rouge : 1 dentaire gauche.
*MSA- Lower* OS : 4 dentaires.

**Description :**
**Dentaire :**
Les dentaires attribuées à *Eumeces* sont fragmentaires (Fig. 78). Les dents sont pleurodontes, isodontes, cylindriques, unicuspides, robustes, élargies latéro -médialement et dotées d'une couronne avec un apex émoussé et muni d'une fine striation sur la face linguale. La partie conservée de ces dentaires présentent un aspect massif. Six foramens dentaires s'ouvrent sur la face latérale de l'os. En vue médiale, le canal de Meckel est large au niveau de la partie postérieure, puis se rétrécit progressivement vers l'avant jusqu'à atteindre une symphyse mandibulaire réduite. Il est délimité dorsalement par une lame horizontale bien développée notamment au niveau de la moitié antérieure.




**Fig. 78.** *Eumeces* : dentaire gauche (IA13-N12-65-*MSA*-OS). a) vue médiale, b) vue labiale.

**Discussion et Conclusion :**
L'aspect massif des dentaires ainsi que la morphologie des dents, sont des caractères qui ont été cités par plusieurs auteurs comme étant caractéristiques de la famille Scincidae (Villa & Delfino, 2019) et du genre *Eumeces* (Bailon, 2000 ; Bailon & Aouraghe, 2002).
Seuls les genres *Eumeces* et *Chalcides* de cette famille sont signalés à l'état fossile au Maroc. La morphologie générale de ces éléments décrits, tout comme leur taille, assez grande, permettent de les attribuer avec hésitation à l'actuel *Eumeces algeriensis*, espèce endémique du Maghreb.
Le genre est mentionné dans le Miocène de Beni Mellal (Hoffstetter 1961 ; Rage 1976) et l'espèce *Eumeces algeriensis* est décrite à Ahl Oughlam (transition Plio- Pléistocène ; Bailon, 2000), à El Harhoura 1 (Pléistocène supérieur ; Bailon & Aouraghe 2002), à El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur - Holocène, Stoetzel, 2009) et à El Genfouda (Holocène, Aouraghe *et al*., 2010 ; Mhamdi, 2023).
D'un point de vue écologique**,** ce plus grand Scincidae d'Afrique du Nord (Geniez *et al*., 2009) se rencontre dans les prairies sèches, les forêts ouvertes, les zones côtières, les forêts et les terres agricoles avec des rochers. Au Maroc, il est présent dans la moitié nord, dans les étages bioclimatiques sub-humides, semi-arides et arides, privilégiant les zones à végétation broussailleuse et herbacée, riches en rochers (Geniez *et al*., 2009).

**Genre *Chalcides* Laurenti, 1768**
***Chalcides* cf. *ocellatus* Forskal, 1775**
**Autres *Chalcides* spp.**

**Liste de matériel :**
***Chalcides* cf. *ocellatus* :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Palatin | | | | | | 1 |
| Maxillaire | | | | 1 | | |
| prémaxillaire | | | | 1 | | |
| Dentaire | | | | 9 | | 3 |
| Os composés | | 1 | 1 | | | |
| vertèbres | | | | 9 | | |
| **Total** | **-** | **1** | **1** | **20** | **-** | **4** |

**Tab. 70.** Liste du matériel fossile attribué à *Chalcides* cf. *ocellatus*.

**Autres *Chalcides* spp.** :

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Neurocrâne | | | | 2 | | |
| Palatin | 1 | | | 1 | | |
| Ptérygoïde | | | | | | 1 |
| Maxillaire | 2 | 1 | 3 | 2 | | 4 |
| prémaxillaire | | | | | 1 | |
| Dentaire | 15 | 5 | 4 | 3 | 1 | 6 |
| Os composés | 2 | 2 | | | | |
| vertèbres | 1 | 10 | 2 | 22 | | 5 |
| Pelvis | 1 | 1 | | | | |
| **Total** | **22** | **19** | **9** | **30** | **2** | **16** |

**Tab. 71.** Liste du matériel fossile attribué à d'autres *Chalcides* spp.

**Description :**
**Neurocrâne :**
Le sphénoïde, le basioccipital, les deux prootiques, le supraoccipital et les deux otooccipitaux (constitué par la fusion complète de l'exoccipital et de l'opistootique), fusionnent pour former le neurocrâne. Cet ensemble osseux est aussi long que large.
En vue postérieure (Fig. 79, c), Le foramen magnum (trou occipital) dont la partie dorsale est formée par le supraoccipital, la partie centrale par le basioccipital et les deux parties latérales par les otooccipitaux, est large et sub-elliptique. Le condyle présente une encoche en « U » large et moins profonde. Il est constitué par les parties latérales de chaque exoccipital et par le basioccipital. De chaque côté du condyle occipital s'ouvre des foramens : le foramen vague et deux foramens hypoglosses. Sur le côté latéral de l'otooccipital, le processus paraoccipital, dont les extrémités latérales sont fragmentées sur le neurocrâne IA17-P15-84, est développé et modérément long et à peu près rectangulaire en vue postérieure (neurocrâne IA15-O14-79, Fig. 79, c).

En vue ventrale (Fig.79. e), le basioccipital est plus long que large et présente des processus basioccipitaux (tubercules spheno-occipitaux) qui sont développés. Sur le neurocrâne IA17-P15-84, le Processus basiptérygoïde du basisphénoïde gauche est cassé, celui de droit (partiellement fragmenté) se projette vers l'avant et montre une surface dorso- latérale légèrement concave et inclinée. En vue antérieure (Fig.79. a), la *sella turcica* est lisse et présente trois paires de foramens, une paire supérieure (foramen abducens), une paire médiale (foramen carotide interne) et une paire ventrale (canal vidien antérieur).
En vue latérale (Fig. 79. b), l'incisure prootique (*incisura prootica*) est modérément profonde et large, et une crête prootique traverse chaque prootique. Le foramen facial s'ouvre à l'extrémité postéro dorsal du prootique. Le canal vidien postérieur, s'ouvre postéro-latéralement au processus basiptérygoïde au niveau de la suture entre le basisphénoide et le prootique. L'ouverture latérale du « *recessus scalae tympani* » est large, sub-elliptique et allongée et la fenêtre ovale est large. Les deux ouvertures sont séparées l'une de l'autre par une forte crête (*crista interfenestralis*).
En vue dorsale (Fig. 79. d), le supraoccipital est allongé transversalement et montre une surface antérieure qui est inclinée. Sa partie antérieure présente un processus antérieur (*processus ascendens*) qui se prolonge postérieurement par une crête supraoccipitale qui est développée.

**Discussion :**
L'attribution des deux neurocrânes d'Ifri n'Ammar (IA17-P15-84 et IA15-O14-79) aux Scincidés et plus précisément au genre *Chalcides* a été effectuée sur la base des critères mentionnés par Villa & Delfino (2019) et s'appuie aussi sur la comparaison directe de ces ensemble osseux avec des neurocrânes rattachés à des représentants actuels du genre *Chalcides* de la collection de l'Institut Scientifique de Rabat (*Chalcides polylepis* IS-13 et *Chalcides* sp. IS-15, observation personnelle).
A Ifri n'Ammar, les Scincidés sont attestés par deux genres : *Chalcides* et *Eumeces*. La taille du neurocrâne est petite et y est comparable à celle des représentants actuels du genre *Chalcides*.
La présence au niveau du supraoccipital, de processus antérieur « *processus ascendens* », a permis d'écarter toute attribution aux geckos (Villa & Delfino, 2019), qui ne présentent pas ce processus.
La présence d'un processus paraoccipital long (au niveau de l'otooccipital), d'une crête prootique très bien développée (au niveau du prootique), dépassant postérieurement le foramen facial, et des processus basioccipitaux développés, constituent tous des caractères qui s'accordent avec les représentants du genre *Chalcides*.
Nous avons comparé notre matériel avec l'espèce *Chalcides ocellatus*, dont l'affinité biogéographique est méditerranéenne et qui est actuellement présente dans la région considérée (Mediani & al, 2015).
Certains caractères rapprochent cet ensemble osseux de *Chalcides ocellatus,* notamment une crête supraoccipitale bien développée et un processus paroccipital long qui écarte une éventuelle appartenance à l'espèce *Chalcides chalcides* (Villa & Delfino, 2019).
Le genre *Chalcides* est représenté au Maroc par d'autres espèces dont l'affinité biogéographique est nord-africaine comme *Chalcides colosii, Chalcides parallelus et Chalcides mauritanicus,* et qui sont présentes actuellement dans la région du Rif oriental (Mediani *et al*., 2015). L'espèce *Chalcides chalcides* n'existe pas actuellement au Maroc (Mediani *et al.*, 2015, Bauer *et al*., 2017).
Il serait nécessaire de réaliser une étude plus poussée des caractères distinctifs des différents éléments osseux se rapportant aux scinques marocains. En plus des différences interspécifiques, il serait important de relever les variations qui sont liées à l'âge

(l'ontogénie). En l'absence de ces études, et en raison de la présence d'autres restes osseux, rattachés à *Chalcides* cf. *ocellatus*, nous attribuons ces ensembles osseux à cette même espèce.

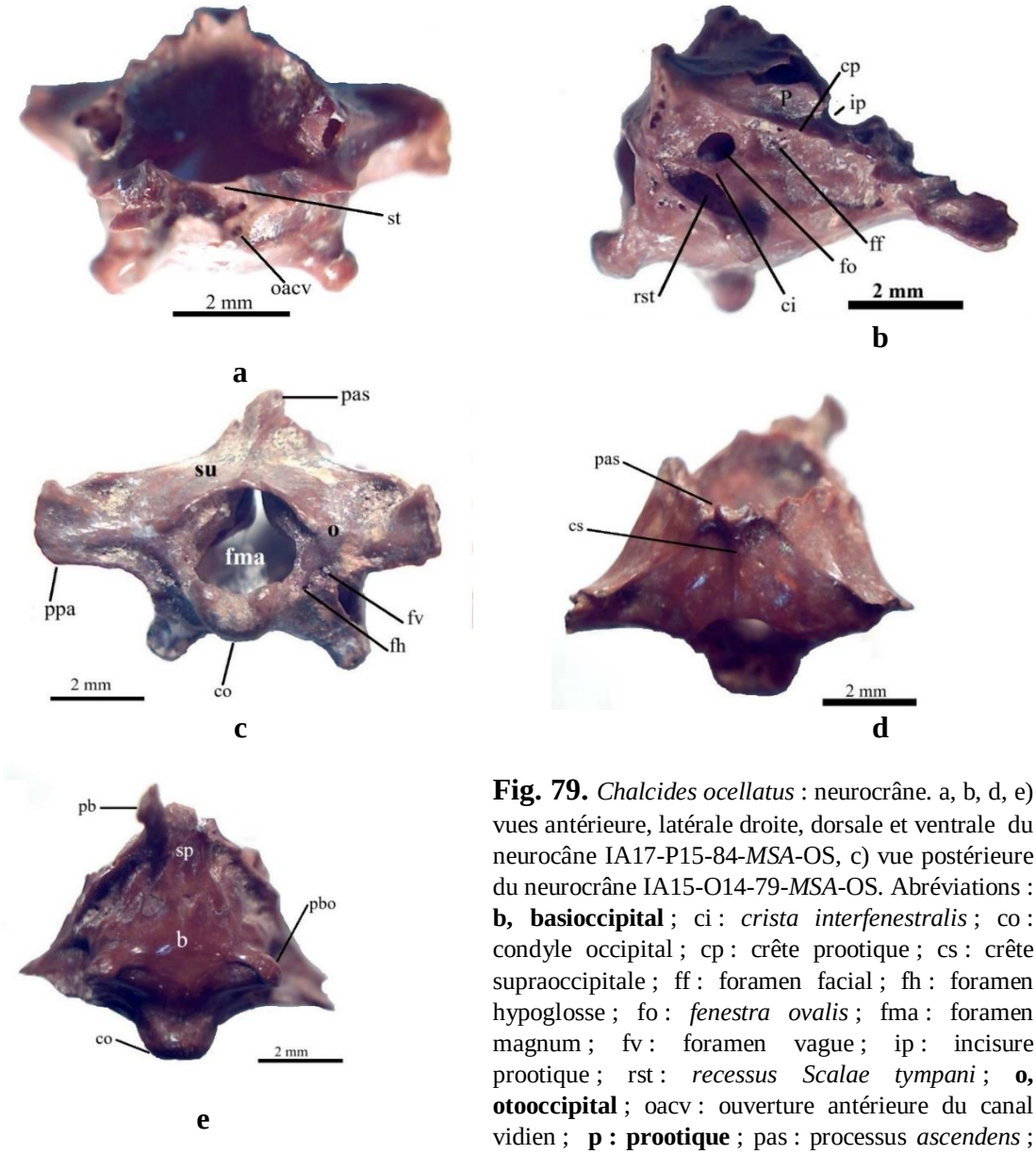



**Fig. 79.** *Chalcides ocellatus* : neurocrâne. a, b, d, e) vues antérieure, latérale droite, dorsale et ventrale du neurocâne IA17-P15-84-*MSA*-OS, c) vue postérieure du neurocrâne IA15-O14-79-*MSA*-OS. Abréviations : **b, basioccipital** ; ci : *crista interfenestralis* ; co : condyle occipital ; cp : crête prootique ; cs : crête supraoccipitale ; ff : foramen facial ; fh : foramen hypoglosse ; fo : *fenestra ovalis* ; fma : foramen magnum ; fv : foramen vague ; ip : incisure prootique ; rst : *recessus Scalae tympani* ; **o, otooccipital** ; oacv : ouverture antérieure du canal vidien ; **p : prootique** ; pas : processus *ascendens* ; pb : processus basiptérygoide ; pbo : processus basioccipital ; ppa : processus paroccipital ; **sp ; sphénoïde** ; st : sella turcica, **su : supraoccipital**. Nomenclature des différentes parties du neurocrâne d'après Villa & Delfino, 2019).

**Prémaxillaire :**

Les prémaxillaires attribués aux scincidés d'Ifri n'Ammar sont des os pairs (Fig. 80). En vue dorsale (Fig. 80. c), l'os présente un processus palatin subquadrangulaire. Le prémaxillaire

le mieux conservé (IA 03- K13- 46) est pourvu de trois dents pleurodontes, cylindriques, dotées d'une couronne qui est émoussée. La surface linguale des dents présente des stries. Le prémaxillaire porte la moitié du processus ascendant nasal (Fig. 80. d) qui est modérément étroit, pointu et qui devrait être long (l'extrémité supérieure est cassée). L'autre moitié de ce processus est portée par le prémaxillaire du côté opposé. La surface externe est lisse.
**Discussion :** Les prémaxillaires appartiennent très probablement aux scincidés. En effet, chez les scincidés, les prémaxillaires sont paires, ils ne fusionnent que chez les individus âgés, chose qui les différencie des autres lézards (Villa & Delfino, 2019).

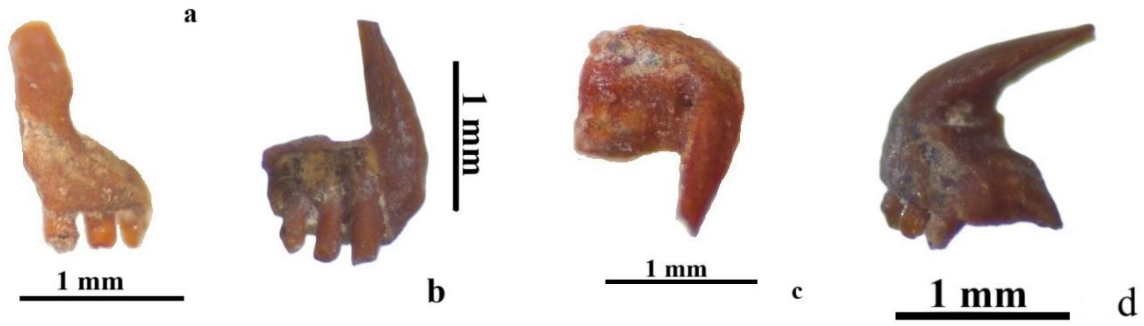



**Fig. 80.** *Chalcides* sp. : Prémaxillaire gauche (IA 03- K13- 46-*MSA*-OS). Vues antérieure (a), postérieure (b), dorsale (c) et latérale (d).

**Maxillaire :**
L'extrémité antérieure du maxillaire (processus prémaxillaire antérieur) présente une concavité en « U », dont les limites sont formées par le processus antéro -latéral et le processus antéro-médial (Fig. 81. c). Le petit foramen voméronasal est situé dans une petite dépression antérieure qui est moins profonde. Le processus postérieur est long et pointu avec une extrémité postérieure orientée en direction dorsale (Fig. 81. a).

Le maxillaire porte douze ou treize positions dentaires. Les dents sont pleurodontes, isodontes, cylindriques, monocuspides. Celles qui sont postérieures sont robustes et élargies latéro-médialement (Fig. 81. a, b). En vue latérale (Fig. 81. b), le processus facial ou préfrontal, est relativement haut. La partie dorsale de ce processus est divisé en deux parties, une partie antéro-dorsale et une autre postéro-dorsale. Le contour des extrémités antérieure, dorsale et postérieure du processus facial sont pointus. L'os maxillaire, présente une surface latérale qui est lisse et pourvue de quatre ou cinq foramens labiaux (Fig. 81. a). En vue dorsale (Fig. 81. c), l'étagère palatine présente les traces de contact avec le palatin, le foramen maxillaire est large et une rainure modérément profonde est présente sur la surface dorsale du processus postérieur.

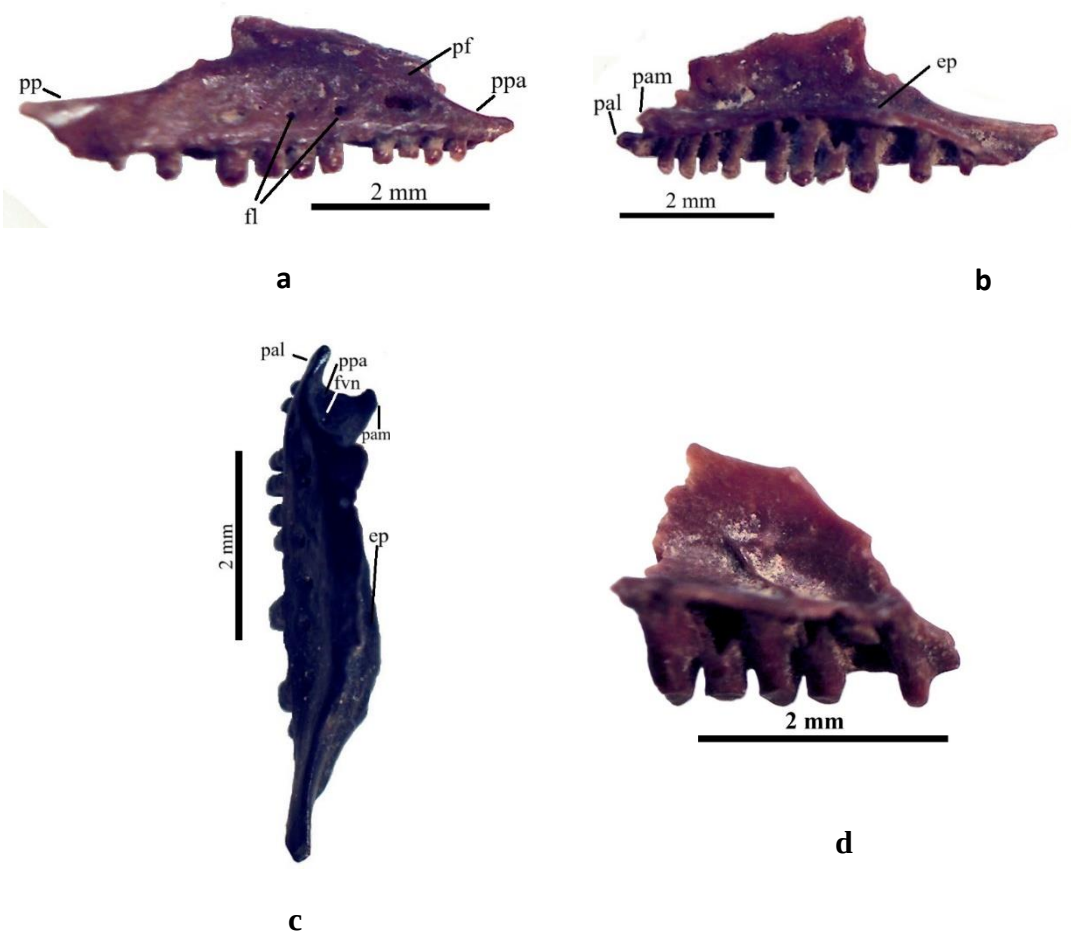



**Fig. 81.** *Chalcides* sp. : Maxillaire droit (IA03-K12-35-*MSA*-OS), vues latérale (a) et médiale (b). Maxillaire gauche (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vue dorsale (c). *Chalcides ocellatus* : maxillaire gauche (IA 03-K12-36- *MSA*-OS), vue médiale (d). Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019), ep : étagère palatine ; fvn : foramen voméronasal ; fl : foramens labiaux ; pal : processus antéro-labial ; pam : processus antéro-médial ; pf : processus facial ; pp : processus postérieur ; ppa : processus prémaxillaire antérieur.

**Discussion :** le maxillaire le plus complet (IA-03-K12-35) présente un processus facial de forme pentagonale. Cette morphologie s'accorde avec celle des représentants de la famille Scincidés (clé de détermination Villa & Delfino, 2019 : p : 908). La comparaison avec l'espèce *Chalcides ocellatus* montre ce qui suit :

- Les deux parties dorsales antérieure et postérieure du processus facial du maxillaire (IA03-K12-35) d'Ifri n'Ammar, ont approximativement la même longueur. Chez l'espèce *Chalcides ocellatus*, le maxillaire présente une partie postéro- dorsale à peu près droite et plus courte que celle antéro-dorsale (Villa et Delfino, 2019).

-D'autres fragments de maxillaires qui sont fragmentés, sont robustes et présentent des dents avec une couronne émoussée et beaucoup plus élargie latéro-médialement (Fig. 81. d). Cette

morphologie a été décrite par Villa & Delfino (2019) comme étant caractéristique des maxillaires de *Chalcides ocellatus.*

**Dentaire :**
La symphyse mandibulaire des dentaires attribués aux scincidés est étroite et presque horizontale (Fig. 82). Les dentaires les plus complets portent 15 ou 17 positions dentaires. Les dents sont pleurodontes, isodontes, cylindriques et unicuspides. Elles sont modérément serrées les unes contre les autres et ont une section longitudinale rectangulaire. En vue médiale, leur apex émoussé est muni de faibles stries verticales. À l'exception de la dernière position dentaire, les dents sont de plus en plus robustes vers l'extrémité postérieure de la rangée de dents. Le canal de Meckel (Fig. 82 a, c), ouvert sur toute la longueur de l'os, est large au niveau de la partie postérieure, puis se rétrécit progressivement vers l'avant jusqu'à atteindre la symphyse mandibulaire. Il est délimité dorsalement par une lame horizontale bien développée, notamment au niveau de la moitié antérieure. La partie postérieure des dentaires présente un processus inférieur long et pointu (Fig. 82. a, b ; fragmenté sur le dentaire IA10-24-*LSA*, Fig. 82. c, d), et un processus supérieur plus petit (Fig. 82). En vue labiale, le dentaire est convexe et possède 5 foramens dentaires (Fig. 82. b, d). Deux morphologies différentes des dentaires rattachés aux scincidés peuvent être distinguées : des dentaires massifs, avec des dents plus robustes et une impression musculaire postérieure en vue latérale bien individualisée (Fig. 82. b) et des dentaires plus allongés et minces (Fig. 82. c, d).

**Discussion :** La morphologie générale des dentaires correspond à celle des représentants actuels du genre *Chalcides* (Villa & Delfino, 2019). Selon la morphologie et la taille des dentaires, deux espèces du genre *Chalcides* (famille Scincidae) sont au moins attestées dans le site étudié. Nous attribuons les restes dentaires massifs et pourvus de dents robustes à l'espèce *Chalcides ocellatus* (Villa & Delfino, 2019) et les dentaires allongés et minces à *Chalcides* sp.

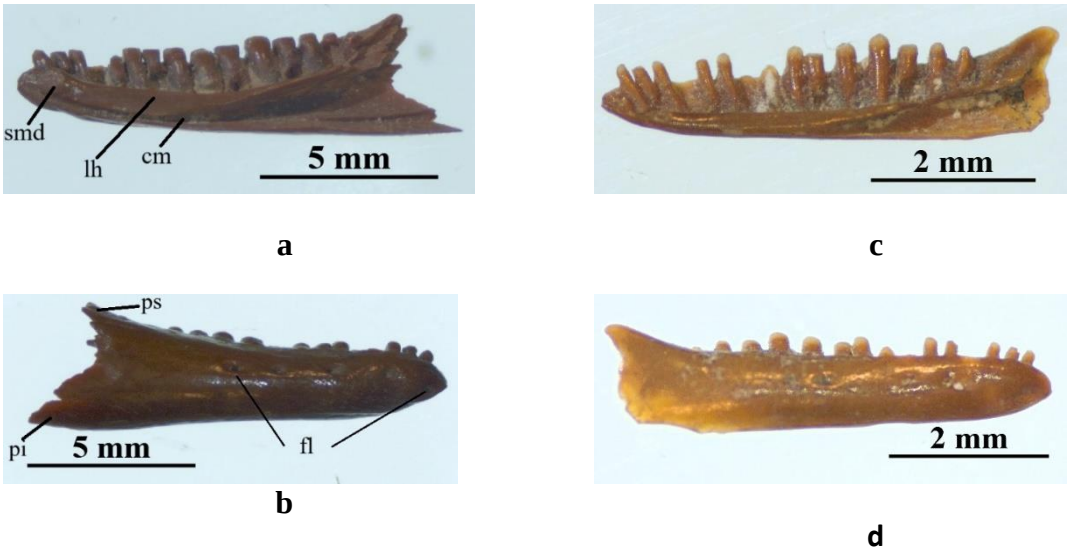
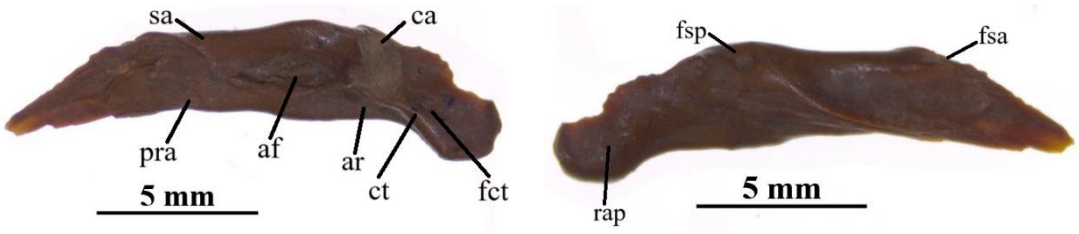


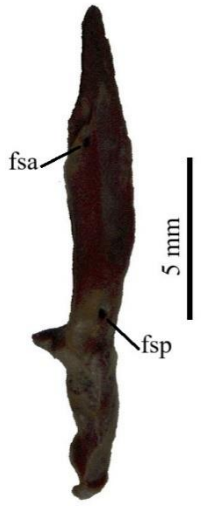

**Fig. 82.** *Chalcides ocellatus* : dentaire droit (IA17-L12-83-*MSA*- OS), vues médiale (a) et latérale (b). *Chalcides* sp. Dentaire droit (IA10- 24 - *LSA*), vues médiale (c) et latérale (d). Abréviations (d'après Bailon, 1991 et Villa & Delfino, 2019), cm : canal de Meckel ; fl : foramens labiaux ; lh : lame horizontale ; pi : processus inférieur ; ps : processus supérieur ; smd : symphyse mandibulaire.

**Os composés (surangulaire, préarticulaire et articulaire) :**

Les os composés, rattachés aux scincidés, sont formés du surangulaire, du préarticulaire et de l'articulaire. En vue latérale, l'os composé est allongé (Fig. 83) et sa partie ventrale est concave, car le processus rétroarticulaire s'infléchit vers la direction ventrale postérieurement. Le condyle de l'articulaire, qui s'articule avec l'os carré, est subquadrangulaire et présente un tubercule très développé à son angle antéro-médial (Fig. 83. a). En vue médiale, le processus rétroarticulaire en forme de lobe présente une crête tympanique développée le long de son bord ventral. L'adductor fossa, est étroite et allongée antéro-postérieurement (Fig. 83. a). La face latérale de cet os est lisse (Fig. 83. b), mais sa moitié antérieure présente la surface d'articulation avec l'extrémité postérieure du dentaire. Le foramen supraangulaire postérieur est décalé près du bord dorsal de l'os.




**a** **b**




**c**

**Fig. 83.** *Chalcides ocellatus* : os composés (surangulaire, préarticulaire et articulaire) droits (IA11-P15-31-*MSA*-OS), vues médiale (a), latérale (b) et dorsale (c). Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019), af : *adductor fossa*, ar : articulaire, ca : condyle de l'articulaire, ct : crête tympanique, fct : foramen pour la corde du tympan, fsa : foramen supraangulaire antérieur, fsp : foramen supraangulaire postérieur, pra : préarticulare, rap : processus rétroarticulaire, sa : surangulaire.

**Discussion :**

Un processus rétroarticulaire s'incurvant en direction ventrale a été mentionné par Villa et Delfino (2019) comme caractéristique des Scincidés. Chez les Lacertidés, le processus rétroarticulaire est subtriangulaire et l'*adductor fossa* est plus large. Chez les geckos, la surface du condyle s'articulant avec l'os carré est subcirculaire, le processus rétroarticulaire est large et concave dorso-médialement, et l'*adductor fossa* est étroite (Villa *et al.*, 2018).

Nous attribuons ces os composés à *Chalcides ocellatus*, en particulier l'os composé complet IA11-P15-31 (Fig. 83), en nous basant sur les critères suivants mentionnés par Villa & Delfino (2019) comme caractéristiques de cette espèce :

- En vue médiale, le processus rétroarticulaire est plus étendu dorso-ventralement et présente un aspect en forme de lobe avec une crête tympanique développée.
- Le tubercule antéro-médial du condyle articulaire est très développé.

En effet, chez d'autres espèces de Scincidés comme *Chalcides chalcides*, le processus rétroarticulaire est plus allongé antéro-postérieurement (Villa & Delfino, 2019).

**Palatin :**

Le palatin est un os pair. En vue ventrale, le trait le plus distinctif des palatins qui ont été rattachés aux Scincidés est la forme en gouttière formée par des expansions osseuses médiale et latérale qui enveloppent le conduit choanal, lequel est profond. La présence d'un processus pointu au milieu de l'extrémité postérieure caractérise également cet os (Fig. 84).

**Discussion :**

La forme en gouttière du palatin et la présence d'un processus pointu au milieu de l'extrémité postérieure ont été décrites par Villa et Delfino (2019) comme caractéristiques des Scincidés. Les palatins étudiés d'Ifri n'Ammar, rattachés à cette famille, diffèrent par leur taille. En effet, le palatin IA 03-K12-35 présente une taille plus petite que le palatin IA 03-K14-51, dont la taille est plus grande. Sur la base uniquement de la taille, le palatin de grande taille peut être attribué à *Chalcides ocellatus*, tandis que le palatin de petite taille correspondrait à un Scincidé de plus petite taille.

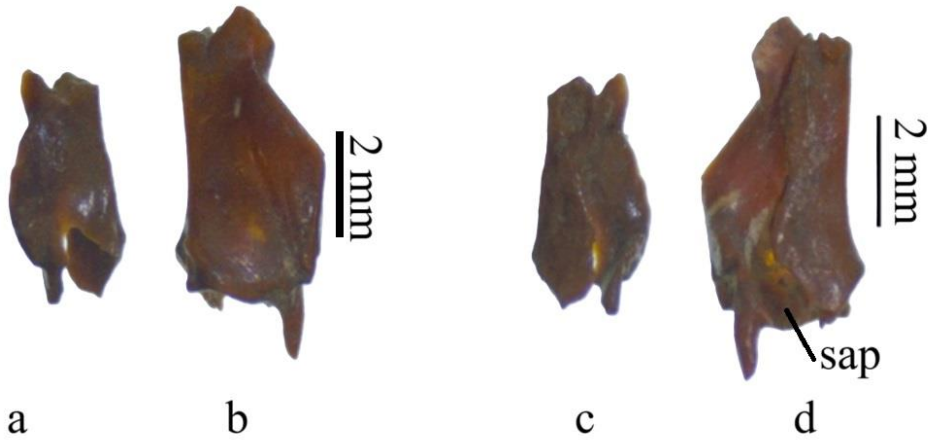



**Fig. 84.** Scincidae : palatin droit (IA03-K12-35, *MSA*- OS), vues dorsale (a) et ventrale (c) ; palatin gauche (IA03-K14-51, *MSA*-OI), vues dorsale (b) et ventrale (d).
Abréviations (d'après Bailon, 1991 et Villa & Delfino, 2019), sap : surface articulaire pour le ptérygoïde

**Ptérygoïde :**

L'os ptérygoïde est un os pair. Les ptérygoïdes attribués aux Scincidés présentent les caractéristiques suivantes (Fig. 85) : un processus palatin à marge médiale convexe, un rebord dorsal de l'aile du ptérygoïde bien développé, et une fosse collumellae dirigée antéro-postérieurement. Par ailleurs, la face ventrale ne présente pas de dents ptérygoïdes.

**Discussion :**
L'attribution de cet os à *Chalcides ocellatus* est effectuée sur la base des caractères cités ci-dessus, lesquels sont mentionnés par Villa et Delfino (2019) comme étant caractéristiques de cette espèce.




**Fig. 85.** *Chalcides ocellatus* : Ptérygoïde gauche (IA22-O14-124-*MSA*-OI), vues dorsale (a) et ventrale (b). Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019), pa : aile du ptérygoïde ; pp : processus palatin ; fc : fosse collumellae.

**Vertèbres :**
Les vertèbres thoraciques sont procoeles, relativement allongées et avec un étranglement interzygapophysaire peu marqué. La neurépine est longue, basse et prolongée postérieurement en une pointe interzygapophysaire qui dépasse, quand celle-ci est conservée, la limite postérieure des postzygapophyses (Fig. 86. a). Le cotyle et le condyle sont faiblement aplatis dorso-ventralement (Fig. 86. b). Un pseudo-zygosphène est présent.
Les vertèbres caudales possèdent des processus transverses aplatis dorso-ventralement.

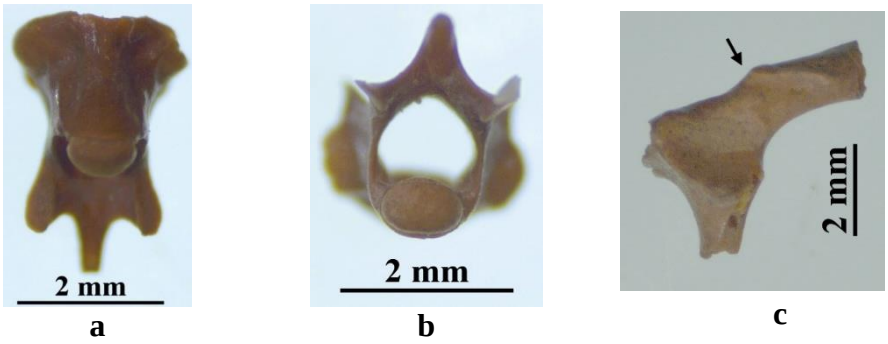



**Fig. 86.** *Chalcides* : vertèbre thoracique (IA03-K12-36-*MSA*-OS), vues ventrale (a) et postérieure (b) ; c : pelvis (IA10-25- *LSA*), vue latérale.

**Pelvis :**
Des pelvis ont été rattachés à des Scincidae. Ils possèdent un ilion simple ne portant ni aile dorsale caractéristique des Gekkota ni pointe postéro -dorsale en crochet comme c'est le cas chez les Lacertidés (Fig. 86. c).

**Discussion et conclusion :**

Les éléments osseux décrits ci-dessus, se rattachent indubitablement à la famille Scincidae. Les deux genres connus à l'état fossile au Maroc et dont l'affinité biogéographique est méditerranéenne et/ou nord-africaine sont les genres *Chalcides* et *Eumeces*.

Les éléments décrits ici ont été rattachés au genre *Chalcides*. En effet, leur morphologie et leur taille, s'accordent bien avec les représentants de ce genre. Les restes osseux d'*Eumeces*, sont plus grands et plus robustes.

Au Maroc, plusieurs espèces de scinques se rattachent au genre *Chalcides*. Peu d'études sont consacrées aux caractères ostéologiques distinctifs des différentes espèces. Nous ne disposons que de travaux récents de Villa et Delfino (2019) sur les scinques dont la répartition est méditerranéenne comme *Chalcides chalcides (*le scinque strié), présent en Italie, la Tunisie et la libye et *Chalcides ocellatus* (le scinque ocellé), extrêmement répandu en Afrique du Nord, au moyen orient, en Asie du sud-ouest et dans les îles méditerranéennes (Chypre, Sardaigne, Scicile) et la Grèce (Bauer *et al.*, 2017). La morphologie ostéologique des autres scinques présents en Afrique du Nord comme *Chalcides colosii, Chalcides parallelus, Chalcides mauritanicus* et *Chalcides ebneri,* etc. est méconnue.

Sur la base des critères signalés par Villa et Delfino (2019), des similitudes ont été observés entre certains éléments osseux de *Chalcides* d'Ifri n'Ammar (neurocrânes, maxillaires, palatins, mandibules, os composés et ptérygoïde) et l'espèce *Chalcides ocellatus*. Nous les attribuons à *Chalcides* cf. *ocellatus*. Les cartes de répartition actuelle (Mediani *et al.*, 2015 ; Barata *et al.*, 2011) de cette espèce au Maroc, démontre sa présence dans la zone du Rif oriental, objet de la présente étude.

Considérant le manque de collections de référence et de clés d'identification pour les autres espèces de scinques marocaines, les autres éléments osseux appartenant également aux Scincidae tels que quelques mandibules, des palatins, etc. peuvent être attribués à *Chalcides* sp., ce qui suggère la présence d'autres espèces du genre *Chalcides*.

Au Maroc, Le genre *Chalcides* est signalé à Ahl Oughlam (transition Plio- Pléistocène ; Bailon, 2000), à El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur - Holocène, Stoetzel, 2009) et à El Genfouda (Holocène, Aouraghe *et al.*, 2010). Dans ces sites, les déterminations ont été effectuées uniquement au niveau du genre.

Le scinque ocellé est une espèce qui occupe divers types d'habitats, tels que les forêts ouvertes, les terres agricoles, les zones de broussailles et les bancs de sable côtiers (González de la Vega, 2012).

**Famille Phyllodactylidae Gamble, Bauer, Greenbaum & Jackman, 2008**
**Phyllodactylidae indét. cf. *Tarentola* Gray, 1825**
**Ou**
**Famille Gekkonidae Gray, 1825**
**Phyllodactylidae indét. cf. *Hemidactylus* Cuvier, 1817**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper* OS** | ***Lower* OS** | ***Upper* OI** | ***Lower* OI** |
| Frontal | 1 | | | | | 2 |
| Prémaxillaire | | | | 1 | | |
| Maxillaire | 1 | | | 3 | | 1 |
| Dentaire | 1 | 1 | | 4 | 1 | 1 |
| vertèbres | | | | 4 | | 9 |
| Pelvis | | | | | | 1 |
| **Total** | **3** | **1** | **-** | **11** | **1** | **14** |

**Tab. 72.** Liste du matériel fossile attribué aux geckos (Phyllodactylidae ou Gekkonidae).

**Description :**

**Prémaxillaire :**

Un seul prémaxillaire (IA03-K12-36) est attribué probablement aux geckos. Il s'agit d'un os impair, formé d'une plaque dont la marge dorsale s'étend vers l'arrière, formant une lame subtrapézoïdale. À partir de cette plaque, le processus nasal ascendant se projette vers l'arrière et vers le haut. Son extrémité postérieure est fragmentée. La partie conservée des dents montre qu'elles sont pleurodontes, isodontes et minces (Fig. 87. a).

**Maxillaire :**

Quelques fragments de maxillaires sont rattachés aux geckos. Ils présentent des dents pleurodontes, isodontes, serrées, cylindriques, grêles, droites, unicuspides et nombreuses (Fig. 87. b et c).

**Frontal :**

Le frontal est un os impair (Fig. 87. d, e, f, g, h). En vue dorsale (Fig. 87. d, f), les marges latérales marquent une constriction vers la région interorbitaire. Dorsalement la surface de l'os est lisse et légèrement concave le long de la partie médiane. Les os frontaux d'Ifri n'Ammar ne sont pas bien conservés ; la partie postérieure est cassée, et seul un processus postéro-latéral est préservé sur le frontal IA03-K14-57 (processus postorbitaire droit). Ce processus est long et dirigé postéro- latéralement (Fig. 87. d). La surface d'articulation avec le maxillaire et le préfrontal est large et visible sur le bord antéro- latéral de ces os (Fig. 87. h). Une petite encoche ou facette pour l'articulation avec le postorbitofrontal est visible sur le bord postéro-latéral du frontal IA03-K14-57.

Depuis les marges latérales de l'os, s'étendent ventralement les *crista cranii* qui fusionnent au niveau de la face ventrale vers la partie médiane de l'os formant un tube autour du tractus olfactif (Fig. 87. e, g). Le frontal participe à la formation d'une partie importante de la limite supérieure de l'orbite.

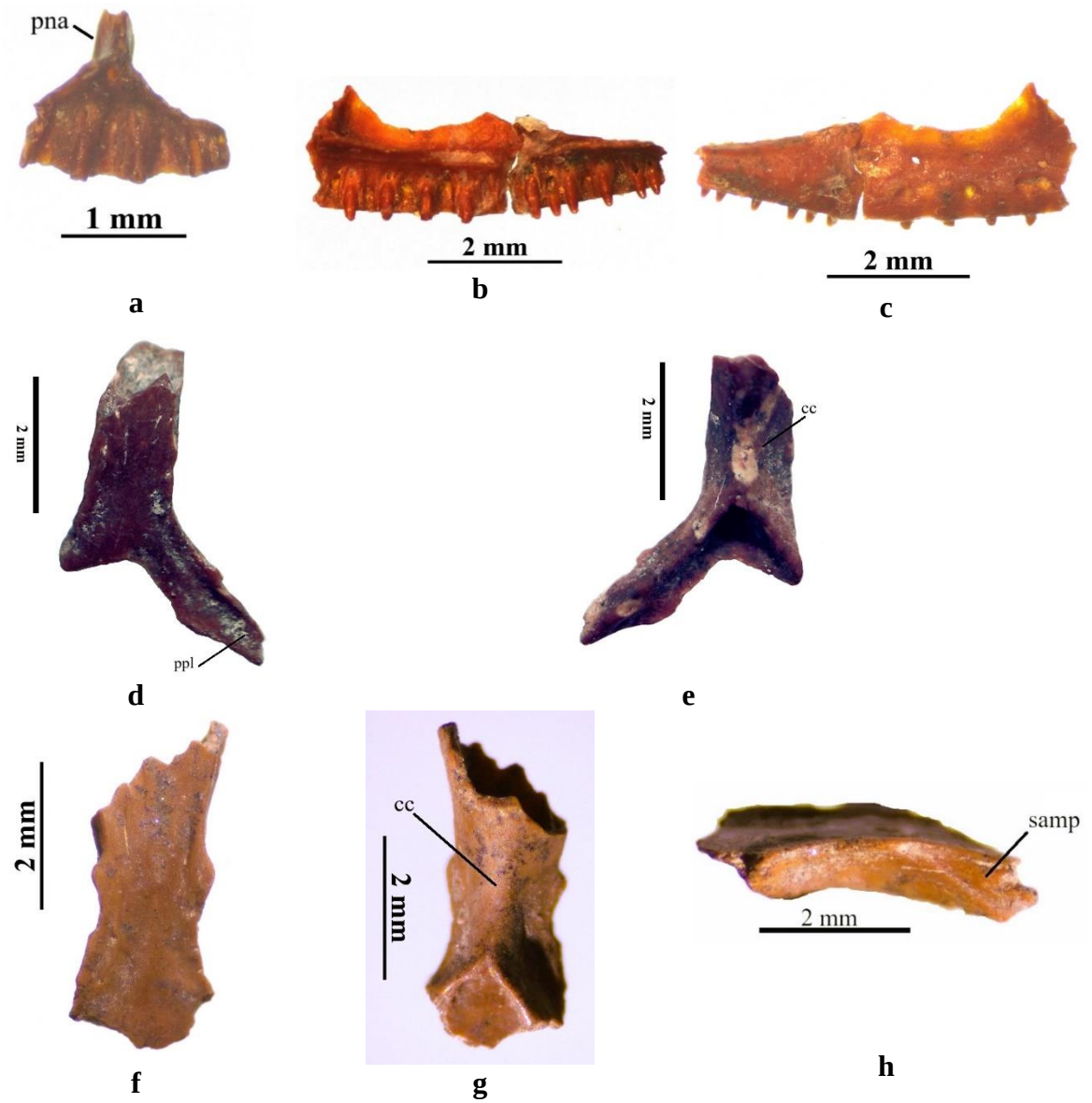



**Fig. 87.** Gecko indéterminé : a) prémaxillaire (IA03-K12-36-*MSA*-OS), vue postérieure (a) ; b et c) maxillaire droit (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vues médiale (b) et latérale (c) ; d et e) frontal (IA57-K14-57-*MSA*-OI), vues dorsale (d) et ventrale (e) ; f, g et h) frontal (IA22-N14-124-*MSA*-OI), vues dorsale (a), ventrale (g) et latérale droite (h). Abréviations d'après Villa *et al*., 2018, cc : *crista cranii*, pna : processus nasal ascendant, ppl : processus postéro-latéral, samp : surface d'articulation avec le maxillaire et le préfrontal.

**Dentaire :**

Le dentaire est un os long et droit en vue dorsale et médiale, avec une partie antérieure qui s'incurve médialement, montrant une symphyse mandibulaire étroite (Fig. 88). En vue médiale, le dentaire se caractérise par la présence d'un canal de Meckel enfermé dans une structure tubulaire formée par les expansions osseuses entièrement fusionnées des bords ventral et dorsal de la lame horizontale. Le canal ne s'ouvre qu'à l'extrémité postérieure par une encoche en forme de U (Fig. 88. c) ou de V (Fig. 88. d).

La partie postérieure des dentaires est mal consérvée. Les quelques données morphologiques disponibles indiquent la présence d'un petit processus coronoïde, dirigé dorsalement et dont

l'extrémité est beaucoup plus pointue sur le dentaire IA 03-K13-46 (Fig. 88. d). Le processus angulaire n'est pas préservé sur les dentaires d'Ifri n'Ammar.
Les dentaires sont munis de dents pleurodontes, isodontes, serrées les unes contre les autres et très nombreuses. La surface latérale de l'os est lisse, et les dentaires les plus complets montrent 3 ou 4 foramens dentaires.

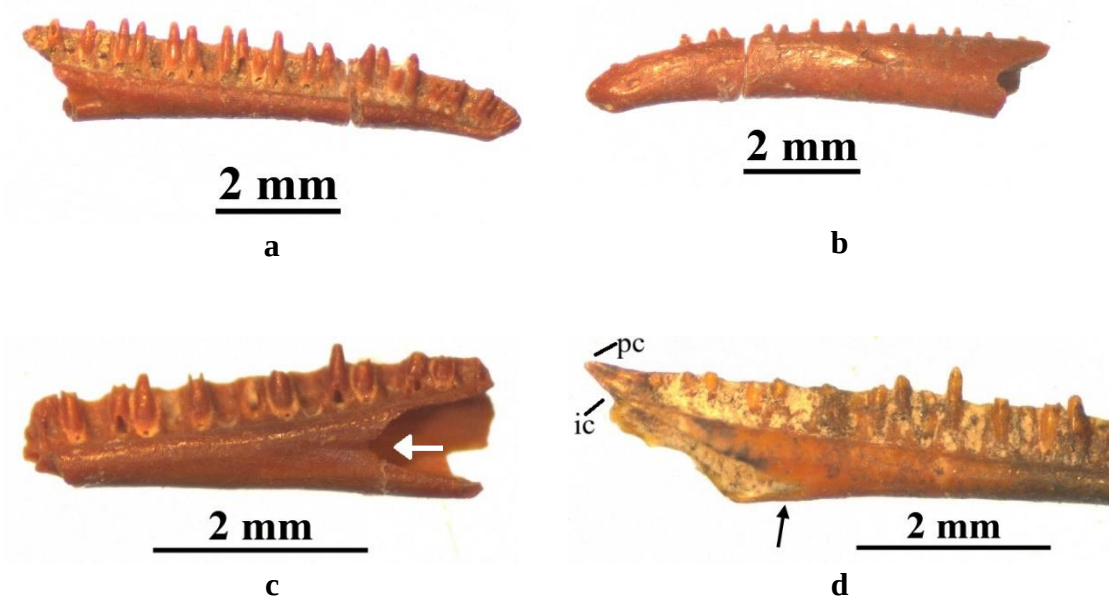



**Fig. 88.** Gecko indéterminé : dentaire gauche (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vues médiale (a) et latérale (b) ; dentaire droit (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vue médiale (c) ; dentaire gauche (IA03-K13-46-*MSA*-OI), vue médiale. Abréviations d'après Bailon, 1991 ; pc : processus coronoïde, ic : incisure coronoïde.

**Vertèbre :**
Les vertèbres thoraciques présentent les caractéristiques de geckos (Gekkonidae ou Phyllodactylidae) : elles sont amphicoeles, avec un centrum concave antéro-postérieurement en vue latérale. L'arc neural montre une profonde encoche antérieure et l'étranglement interzygapophysaire est peu marqué (Fig. 89. a, b). La neurépine est basse et se prolonge jusqu'au bord antérieur de l'arc neural.

**Pelvis :**
Le pelvis rattaché aux geckos (Gekkonidae ou Phyllodactylidae) possède un ilion (en partie fragmenté) élargi dorso-ventralement, avec une aile dorsale haute et verticale (Fig. 89. c). Ces caractéristiques ont été citées par Stoetzel (2009) comme étant caractéristiques des Gekkonidae (*Tarentola mauritanica*). Ce pelvis ne présente pas, au niveau de la partie postéro-dorsale, une pointe en forme de crochet comme chez les Lacertidae.

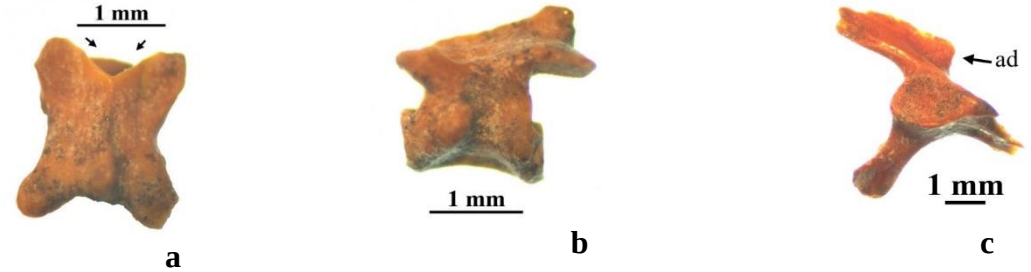



**Fig. 89.** Gecko indéterminé : a et b) vertèbre (IA21-P14-113-*MSA*-OI), vues dorsale (a) et latérale gauche (b) ; c) pelvis (IA21-N14-118-*MSA*-OI). Abréviations d'après Stoetzel, 2009 ; ad : aile dorsale.

**Discussion et conclusion :**

L'attribution des restes étudiés aux geckos (Gekkonidae ou Phyllodactylidae) est facilitée par la présence de fragments de maxillaires et de dentaires pourvus de dents pleurodontes, isodontes, cylindriques, nombreuses et très serrées les unes contre les autres, d'un canal de Meckel enfermé dans une structure tubulaire, ainsi que d'un frontal impair muni de cristae cranii fusionnés ventralement en un tube (Villa *et al*., 2018 ; Bailon, 1991), et d'un pelvis doté d'une aile dorsale haute et verticale.

Les geckos constituent un groupe de lézards comprenant plusieurs genres et espèces largement répandus au Maroc. En raison de la grande diversité des représentants de cette famille et du manque d'études concernant leur ostéologie, les déterminations effectuées dans les sites marocains n'ont que rarement dépassé le niveau générique. À Ifri n'Ammar, l'absence de matériel abondant limite toute attribution spécifique certaine. Néanmoins, quelques similitudes morphologiques ont été remarquées entre certains dentaires d'Ifri n'Ammar et ceux de *Tarentola mauritanica* (famille Phyllodactylidae), largement répandu au Maroc et dont l'affinité biogéographique est méditerranéenne (Blain, 2005), ainsi qu'avec *Hemidactylus turcicus* (famille Gekkonidae), autre représentant de geckos à affinité biogéographique méditerranéenne, également présent au Maroc. En effet, l'ouverture du canal de Meckel à l'extrémité postérieure du dentaire (IA17-O14-83, Fig. 88. c) par une encoche en forme de "U" est mentionnée par Villa & Delfino (2019) comme étant caractéristique de *Tarentola mauritanica*. De même, l'ouverture en forme de "V" à l'extrémité postérieure du dentaire (IA17-K13-46, Fig. 88. d) est également signalée par Villa et Delfino (2019) comme étant distinctive de *Hemidactylus turcicus*.

À l'état fossile, les Geckos ont été décrits au Maroc dans le Miocène de Beni Mellal (Rage, 1976), à Ahl Oughlam (transition Plio-Pléistocène ; Bailon, 2000), à El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur - Holocène, Stoetzel, 2009) et à El Genfouda (Holocène, Aouraghe *et al*., 2010 ; Mhamdi, 2023). L'espèce *Tarentola mauritanica* est mentionnée dans la grotte de Taforalt dans un niveau daté de la fin du Pléistocène supérieur (Gleed-Owen & Barton, 2020).

## SAURIA indéterminés

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Frontal | | | | | | 1 |
| carré | 5 | | | 1 | | 3 |
| Ptérygoïde | 3 | 1 | | 2 | | 3 |
| Maxillaire | | | 1 | 1 | | |
| Jugal | 2 | 2 | | | | 1 |
| Dentaire | | 1 | | 1 | | |
| Coronoïde | | | | | 1 | 1 |
| Os composés | | | 1 | | | 1 |
| Scapula | 1 | | | 1 | | |
| vertèbres | 60 | 9 | 13 | 56 | 2 | 56 |
| Humérus | 6 | 2 | 1 | 7 | 1 | 9 |
| Ulna | 2 | | | | | 6 |
| Fémur | 1 | 2 | 4 | 13 | | 16 |
| Pelvis | | | | 2 | 1 | 3 |
| Phalanges | 7 | 1 | 1 | | | 17 |
| **Total** | **87** | **18** | **21** | **84** | **5** | **117** |

**Tab. 73.** Liste du matériel fossile attribué à Sauria indéterminés.

Plusieurs familles de sauriens sont représentées à Ifri n'Ammar (Chamaeleonidae, Agamidae, Lacertidae, Scincidae et Gekkonidae et/ou Phyllodactylidae). Parmi les éléments postcrâniens intégrés dans la liste de matériel, les fémurs se caractérisent par une légère torsion de la diaphyse vers le côté interne et par la présence au niveau de l'extrémité proximale d'une fosse inter-trochantérienne bien individualisée. Ces fémurs peuvent être rattachés soit aux Lacertidés soit ou aux Scincidés. En effet, le fémur des geckos est droit et relativement élancé, avec au niveau de l'extrémité proximale, une fosse inter-trochantérienne réduite à un sillon (Stoetzel, 2009).

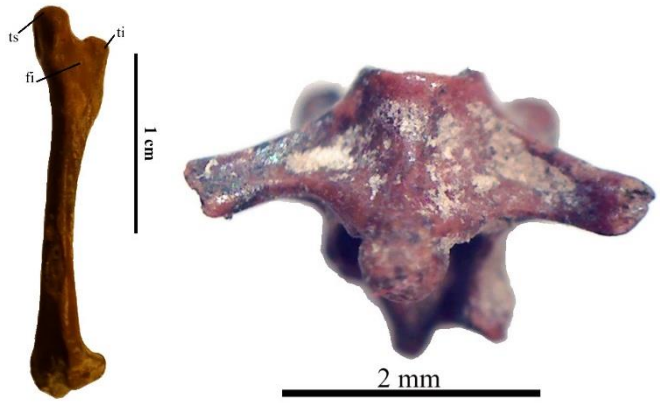



**Fig. 90.** Sauria : a) fémur gauche (IA17-N14-82-*MSA*-OS) de Lacertidae ou de Scincidade, extrémité proximale, en vue antérieure, b) vertèbre sacrée (IA03-K13-42-*MSA*-OS) en vue ventrale. Abréviations d'après Stoetzel (2009), fi : fosse inter-trochantérienne ; ti : trochanter inférieur ; ts : trochanter supérieur.

Les vertèbres sacrées, libres ou fusionnées, présentent un condyle et un cotyle aplatie dorso-ventralement et développent de fortes apophyses latérales qui sont le plus souvent dirigées vers l'arrière, notamment pour la première vertèbre sacrée. Des comparaisons ont été effectuées avec les représentants actuels des familles Lacertidae (*Psammodrommus algirus*, IS- JA1 et JA2) et Scincidae (*Chalcides montanus*, IS- C17), pour essayer de différencier les vertèbres de ces deux groupes. Nous n'avons pas pu relever de caractères déterminants permettant de rattacher ces vertèbres à l'une ou à l'autre famille. Certaines vertèbres caudales identifiées, sont allongées, procoeles. En vue dorsale, au niveau de la partie antérieure de l'arc neural, une crête transversale marque le plan d'autotomie de la vertèbre. L'épine neurale constitue une pointe postérieure. En vue ventrale et de chaque côté de la vertèbre, le processus transverse est double et constitué par deux processus latéraux fusionnés. Ces vertèbres ont été attribuées à Sauria indet.

Les autres ossements postcrâniens n'ont pas fait l'objet d'une identification plus poussée en raison du manque d'études détaillant les caractères ostéologiques distinctifs entre ces différentes familles.

**SERPENTES Linné, 1758**
**Famille Boidae, Gray 1825**
**Sous-famille Erycinae Bonaparte, 1831**
**Genre *Eryx* Daudin, 1803**
***Eryx* sp. cf. *Eryx jaculus* Linné, 1758**

**Liste de matériel :**
*MSA*- OS : 7 vertèbres, *MSA*- OI : 1 vertèbre.

**Description :**
**Vertèbres thoraciques :**
Les vertèbres sont de petite taille. En vue dorsale, elles sont plus larges que longues et montrent un étranglement interzygapophysaire bien marqué (Fig. 91. a). La neurépine est basse et relativement longue, réduite à un saillant postérieur sur la vertèbre IA17-O14-M14-83. Le zygosphène est large, avec des bords latéraux bordés chacun par un petit lobe. La surface articulaire des prézygapophysaires est ovale et dirigée vers l'avant. Les processus prézygapophysaires, en pointe émoussée, sont réduits. L'échancrure postéro-médiane de l'arc neural est bien marquée.
En vue ventrale (Fig. 91. b), le centrum, élargi antérieurement, est court et convexe en coupe transversale. La carène hémale est large et plate, avec des marges latérales peu visibles. Les sillons subcentraux sont présents sur la moitié antérieure du centrum et se prolongent antérieurement entre la parapophyse correspondante et le bord ventro-latéral du cotyle. Un petit foramen subcentral est présent de chaque côté de la carène hémale.
En vue antérieure (Fig. 91. d), le cotyle est aplati dorso-ventralement. Les foramens paracotyliens sont absents, et il y a une dépression modérément profonde de chaque côté du cotyle. Les prézygapophyses s'inclinent vers le haut, et le canal neural est large et trapézoïdal.
En vue postérieure (Fig. 91, c), l'arc neural est surbaissé. Le condyle est aplati dorso-ventralement, et le canal neural est plus large qu'en vue antérieure.
En vue latérale, la vertèbre est relativement courte. Les foramens latéraux, situés dans une dépression large et profonde, occupent une position centrale. Les diapophyses sont globuleuses et plus développées que les parapophyses.

**Discussion et conclusion :**
Les vertèbres dorsales du Boïdé d'Ifri n'Ammar présentent la morphologie caractéristique des Erycinés : elles sont petites, plus larges que longues, et munies d'un arc neural surbaissé ainsi que d'une carène hémale large et plate (Rage, 1976 ; Bailon, 1991). Les Erycinés sont des petits serpents fouisseurs, actuellement représentés au Maroc par l'espèce *Eryx jaculus*, le seul représentant de la famille des Boïdés dans le pays.
Nous ne disposons pas de matériel de comparaison de cette espèce actuelle. Nous attribuons donc ces vertèbres avec hésitation à *Eryx* cf. *jaculus*, tout en signalant que la répartition actuelle de l'espèce est conforme avec la situation du site dans le Rif oriental. Pour des raisons biogéographiques, nous pouvons supposer l'appartenance des vertèbres du petit boidé d'Ifri n'Ammar à cette espèce.
Le boa javelot, petit boidé dont la taille ne dépasse pas 80 cm, est confiné à l'extrême est du pays (hauts plateaux et Rif oriental). On le trouve dans les plaines et les collines, les lits des cours d'eau secs et les contrées arides à sol meuble ou sableux avec une végétation rare, ainsi que sous les pierres et dans les creux des rochers (Fekhaoui, 1998).

À l'état fossile, une présence certaine des Boidae et de la sous-famille des Erycinae n'est attestée au Maroc qu'à partir du Miocène moyen à Beni Mellal (Rage, 1976). Un petit boidé qui pourrait être *Eryx* est présent dans le Miocène supérieur de l'oued Zra (Bailon, 2009 ; Bailon *et al.*, 2017). *Eryx* est également attesté au Pléistocène inférieur d'Irhoud ocre (Bailon *et al.*, 2017).

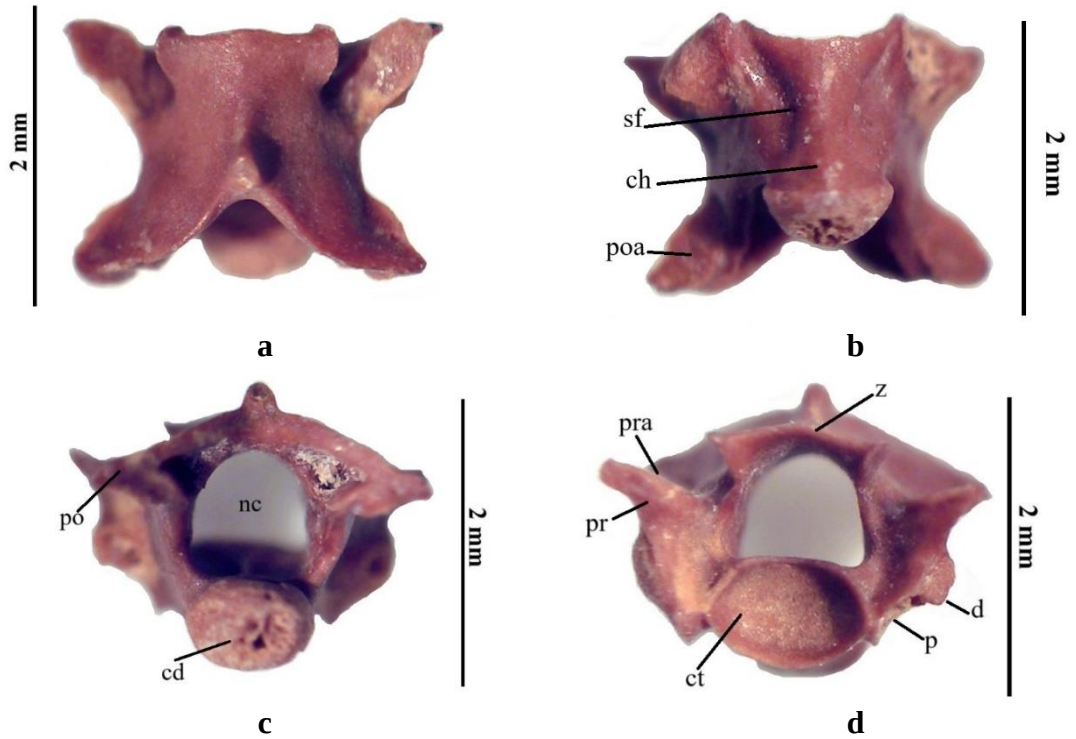



**Fig. 91.** *Eryx* sp. *Eryx jaculus* : vertèbre thoracique (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vues dorsale (a), ventrale (b), postérieure (c) et antérieure (d). Abréviations d'après Bailon, 1991 ; cd : condyle, ch : carène hémale ; ct : cotyle, d : diapophyse ; nc : canal neural, p : parapophyse, po : postzygapophyse, poa : surface articulaire post-zygapophysaire, pra : surface articulaire pré-zygapophysaire, pr : prézygapophyse, sf : foramen subcentral, z : zygosphène.

**Famille Colubridae Oppel, 1811**
**Gene *Coronella* Laurenti, 1768**
***Coronella girondica* Daudin, 1803**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| vertèbres | | | | 21 | 3 | 5 |
| **Total** | **-** | **-** | **-** | **21** | **3** | **5** |

**Tab. 74.** Liste du matériel fossile attribué à *Coronella girondica*.

**Description :**

Il s'agit de vertèbres thoraciques de petite taille (Fig. 92). La longueur de leur centrum est inférieure à 5 mm. Les processus prézygapophysaires sont minces. En vue ventrale (Fig. 92. b), le centrum est convexe et présente des marges latérales diffuses, ainsi qu'une carène hémale aplatie, large, et avec des bords latéraux généralement diffus. L'arc neural est très

aplati dorso-ventralement. Le condyle et le cotyle sont petits et circulaires, tandis que les diapophyses et les parapophyses montrent un développement similaire.

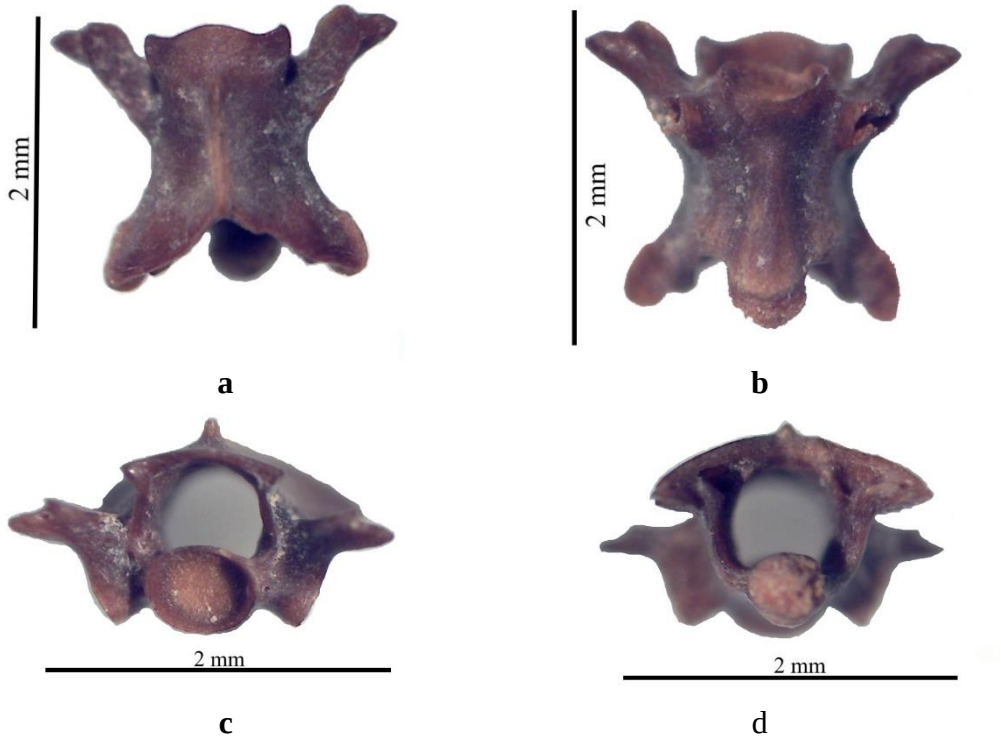



**Fig. 92.** *Coronella girondica* : vertèbre thoracique (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vues dorsale (a), ventrale (b), antérieure (c) et postérieure (d).

**Discussion et conclusion :**

Par l'ensemble des caractères décrits précédemment : petite taille, arc neural aplati dorso-ventralement et carène hémale large et aplatie, les vertèbres semblent correspondre à celles des représentants du genre *Coronella*.

Au Maroc, ce genre est représenté par l'espèce *Coronella girondica*. Il s'agit d'un serpent dont la taille dépasse rarement 70 cm de longueur et qui se rencontre en Europe (Péninsule Ibérique, Sud de la France, Italie) et en Afrique du Nord où il s'étend des montagnes du Rif et de l'Atlas au Maroc, en passant par le nord de l'Algérie jusqu'à l'extrême nord-ouest de la Tunisie. On le trouve dans les basses terres proches du niveau de la mer jusqu'à 2900 mètres d'altitude (Haut Atlas, Maroc). Au Maroc, cette espèce occupe un grand nombre d'habitats et semble étroitement associée aux zones humides, notamment aux prairies de moyenne et haute montagne (Martínez *et al*., 2019).

À l'état fossile, cette espèce est signalée à El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur - Holocène, Stoetzel, 2009). Des restes attribués à *Coronella* cf. *girondica* sont également présents dans l'Holocène d'El Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010).

## Genre *Hemorrhois* Boie, 1826
## *Hemorrhois hippocrepis* Linné, 1758

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Articulaire | | | | | | 1 |
| vertèbres | | 3 | | 19 | 1 | 34 |
| **Total** | | **3** | | **19** | **1** | **35** |

**Tab. 75.** Liste du matériel fossile attribué à *Hemorrhois hippocrepis*.

**Description :**

**Articulaire :**

L'articulaire, fragmentaire, ne conserve pas la partie antérieure et l'extrémité postérieure (Fig. 93. a, b). La partie préservée de l'os montre une crête médiale relativement haute avec un bord dorsal convexe, ainsi qu'une crête latérale modérément développée (Fig. 93. a). La crête supraangulaire est bien présente et le processus rétroarticulaire, bien que fragmenté dans sa partie postérieure, est incurvé médialement.

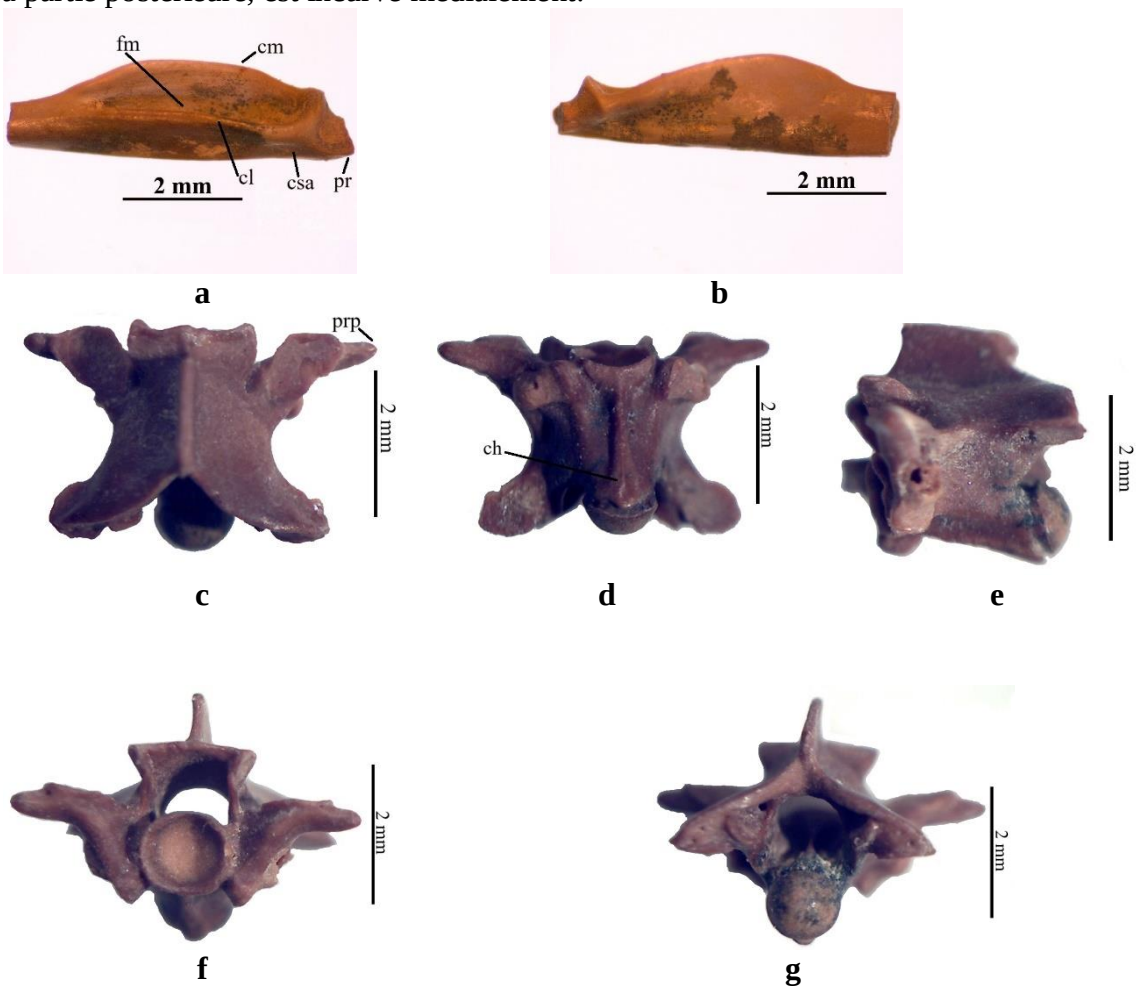



**Fig. 93.** *Hemorrhois hippocrepis* : Articulaire gauche (IA22-M15-128-*MSA*-OI), vues latérale (a) et médiale (b). Vertèbre thoracique (IA03-K12-36-*MSA*-OS), vues dorsale (c), ventrale (d), latérale

gauche (e), antérieure (f) et postérieure (g). Abréviations d'après Bailon, 1991 ; ch : carène hémale ; cl : crête latérale ; cm : crête médiale ; csa : crête supraangulaire ; fm : fosse mandibulaire ; pr : processus rétroarticulaire ; prp : processus pré-zygapophysaire.

**Vertèbres thoraciques:**

Les vertèbres thoraciques attribuées à *Hemorrhois* sont courtes. En vue dorsale (Fig. 93. c), l'étranglement interzygapophysaire est marqué, les ailes neurales sont larges, les surfaces articulaires des prézygapophyses sont ovales, et les processus prézygapophysaires sont relativement longs, minces et coniques. En vue ventrale (Fig. 93. d), le centrum est court et présente des marges latérales généralement bien marquées. La carène hémale, bien délimitée latéralement, est généralement développée, large, spatulée postérieurement et avec un bord ventral arrondi ou plat. En vue latérale (Fig. 93. e), la neurépine est relativement haute. En vue antérieure (Fig. 93. f), le bord supérieur du zygosphène est droit ou légèrement convexe et le cotyle est généralement petit et circulaire. En vue postérieure (Fig. 93. g), l'arc neural est relativement voûté et le condyle est petit et circulaire.

**Discussion et conclusion :**

La morphologie de l'articulaire attribué à *Hemorrhois* diffère nettement de celle des autres espèces de serpents appartenant aux familles Colubridae (*Coronella* et *Natrix*) et Lamprophiidae (*Malpolon*) présentes à Ifri n'Ammar. Chez *Malpolon*, la crête médiale est beaucoup plus haute et convexe (Fig. 95. a, b), tandis que chez *Natrix*, les crêtes médiale et latérale sont moins hautes (Bailon, 1991). Chez *Coronella*, la crête supra-angulaire est absente et la fosse mandibulaire est plus large en vue dorsale (Bailon, 1991).

De plus, la morphologie générale des vertèbres, caractérisées par un arc neural modérément voûté et une carène hémale proéminente et bien délimitée latéralement, spatulée postérieurement, les différencie de celles de *Coronella* et de *Malpolon*. En effet, chez *Coronella girondica*, les vertèbres se distinguent par un arc neural aplati dorso-ventralement et par une carène hémale basse aux limites latérales diffuses. Chez *Malpolon monspessulanus*, espèce également présente à Ifri n'Ammar, le centrum des vertèbres est plus long et la carène hémale est mince.

Les caractéristiques générales de l'articulaire et des vertèbres semblent bien correspondre à celles de l'espèce *Hemorrhois hippocrepis*, un serpent principalement actif pendant la journée. Occupant des habitats très variés, sa distribution est vaste, s'étendant du nord du Maroc jusqu'au sud de l'Anti-Atlas (Schleich *et al*., 1996). Au Maroc, on peut le trouver dans différents niveaux bioclimatiques du domaine méditerranéen, tels que subhumide, humide, semi-aride et aride, et même dans des sols sahariens dans les zones où il y a une influence côtière (Bons et Geniez, 1996).

## Genre *Natrix* Laurenti, 1768
## *Natrix maura* (Linné, 1758) et/ou *Natrix natrix* (Linné, 1758)

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| vertèbres | | 3 | | 10 | | 6 |
| **Total** | **-** | **3** | **-** | **10** | **-** | **6** |

**Tab. 76.** Liste du matériel fossile attribué à *Natrix*.

**Description :**

Les vertèbres dorsales sont de petite taille et se caractérisent par la présence d'une hypapophyse bien conservée sur certaines vertèbres (bien qu'il ne s'agisse pas de vertèbres cervicales antérieures) et par un arc neural convexe (Fig. 94. c, f). Le centrum présente une surface ventrale non convexe transversalement et des marges latérales plus ou moins diffuses. Le condyle et le cotyle sont petits et circulaires (Fig. 94. a, c, d, f), tandis que les processus parapophysaires sont courts.

L'hypapophyse, préservée sur certaines vertèbres, est pointue sur certaines (par ex., IA10-26. Fig. 94. b) et longue, obtuse, et plus robuste sur d'autres (par ex., IA13-P14-67. Fig. 94. e). La neurépine, conservée sur certaines vertèbres, est haute.

**Discussion et conclusion :**

Les vertèbres présentent la morphologie caractéristique du genre *Natrix*, notamment la présence d'une hypapophyse, bien qu'il ne s'agisse pas de vertèbres cevicales, et un arc neural convexe en vue postérieure (Szynblar, 1984 ; Bailon, 1991).

Au Maroc, le genre *Natrix* est représenté par deux espèces : *N. maura* et *N. natrix*. Le rattachement des vertèbres d'Ifri n'Ammar à l'une ou l'autre espèce est difficile en l'absence de restes crâniens dont les caractères sont déterminants pour une identification spécifique. Cependant, selon la morphologie des processus parapophysaires et des extrémités distales des hypapophyses, Szyndlar (1984) établit une différenciation entre *N. maura* et *N. natrix*. En effet, l'auteur considère que les processus parapophysaires sont robustes chez *N. natrix* et minces chez *N. maura*, et que l'extrémité distale de l'hypapophyse est obtuse chez la première forme et pointue chez la seconde. Bailon (1991) constate toutefois que la morphologie de ces structures ne peut pas servir de caractère déterminant pour la distinction spécifique. À Ifri n'Ammar, lorsque ces éléments sont conservés, ils montrent les deux morphologies : par exemple, la vertèbre IA17-P14-67 (Fig. 94. e) présente une hypapophyse à extrémité distale obtuse et des processus parapophysaires robustes, tandis que d'autres vertèbres plus graciles, comme IA10-26-*LSA* (Fig. 94. b), montrent une hypapophyse en pointe.

En l'absence de restes crâniens, nous attribuons les vertèbres thoraciques de la couleuvre vipérine d'Ifri n'Ammar au genre *Natrix*, sans exclure la possibilité de la présence des deux espèces sur le site.

D'un point de vue biogéographique, *N. maura* est une espèce caractéristique de la Méditerranée occidentale, distribuée dans le nord-ouest de l'Afrique et le sud-ouest de l'Europe. En revanche, *N. natrix* est une espèce à large répartition mondiale, présente dans toute l'Europe, le nord-ouest de l'Afrique et l'ouest de l'Asie. D'un point de vue écologique, la couleuvre vipérine *N. maura* est une espèce diurne qui vit généralement dans ou à proximité de l'eau, se rencontrant en bordure des étangs, mares, rivières et ruisseaux (Mateo Miras *et al*., 2009). La couleuvre à collier *N. natrix*, également active pendant le jour, montre une dépendance pour les milieux humides- subhumides (précipitations supérieures à 500 mm/an) (Fahd & Pleguezuelos, 1992) et vit surtout à proximité de l'eau (rives des lacs, étangs, marais, ruisseaux et rivières). Elle peut également être observée loin des points d'eau, dans les jardins, prairies, éboulis et clairières.

À l'état fossile, le genre *Natrix* n'a été décrit qu'à partir du Pléistocène moyen ou supérieur (Bailon, 2017). L'espèce *N. natrix* (la couleuvre à collier) a été trouvée à Doukkala (Pléistocène moyen ou supérieur, Bailon, 2017). Quant à l'espèce *N. maura* (la couleuvre vipérine), elle est identifiée dans les niveaux 1 à 8 d'El Harhoura 2 (Pléistocène - Holocène, Stoetzel, 2009) ainsi que dans le site d'El Guenfouda (Holocène, Aouraghe *et al*., 2010).

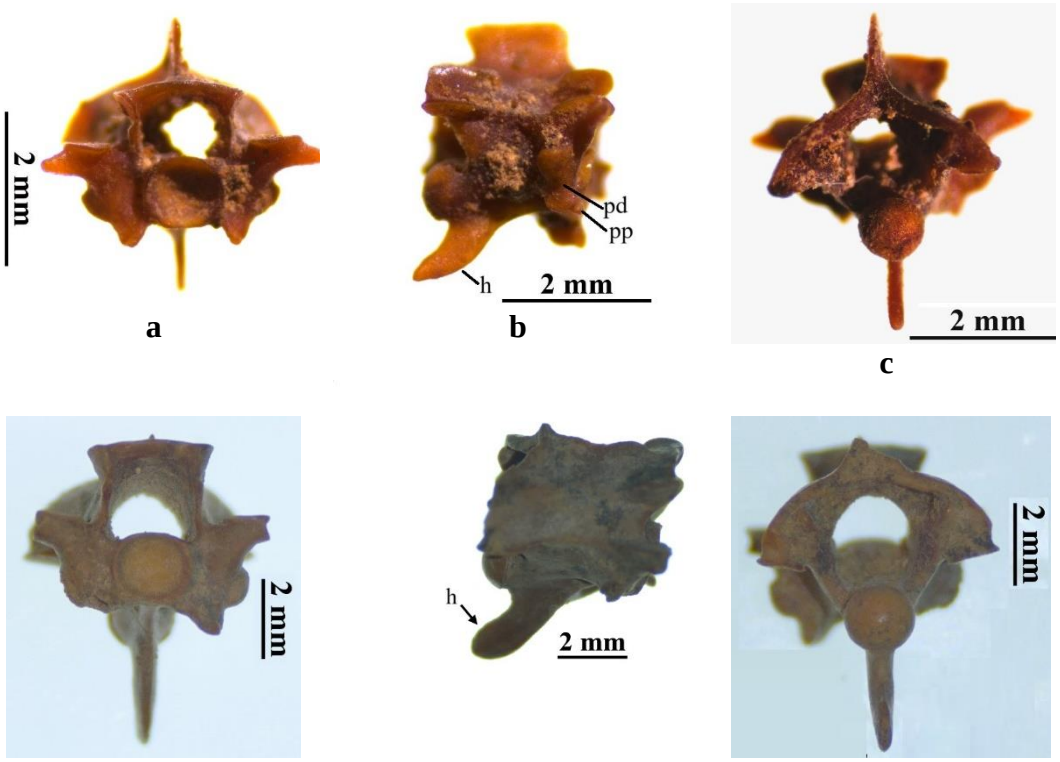



**Fig. 94.** *Natrix* : vertèbre thoracique (IA10-26-*LSA*-couche rouge), vues antérieure (a), latérale droite (b) et postérieure (c) ; vertèbre thoracique (IA13-P14-67-*MSA*-OS), vues antérieure (d), latérale droite (e) et postérieure (f). Abréviations d'après Bailon (1991), h : hypapohyse, pd : paradiapophyse, pp : processus parapophysaire.

## Famille Lamprophiidae Boie, 1827
## Genre *Malpolon* Fitzinger, 1826
## *Malpolon monspessulanus* Hermann, 1804

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| Articulaire | | | | 1 | | |
| vertèbres | | 2 | | 18 | 1 | 10 |
| **Total** | **-** | **2** | **-** | **19** | **1** | **10** |

**Tab. 77.** Liste du matériel fossile attribué à *Malpolon monspessulanus.*

**Description :**

**Articulaire :**

L'os est allongé et convexe en vue latérale (Fig. 95. a, b). Il se distingue principalement par la présence d'une lame médiale très haute et fortement convexe dans sa partie dorsale. La lame latérale est basse et présente un bord dorsal rectiligne. Le processus rétroarticulaire, incurvé médialement, est robuste, émoussé à son extrémité, relativement court et aplati latéro-médialement. Selon Bailon (1991), ces caractéristiques sont typiques de l'espèce actuelle *Malpolon monspessulanus*.

**Vertèbres thoraciques :**
Les vertèbres sont modérément allongées (Fig. 95). En vue dorsale (Fig. 95. c), la neurépine est longue, l'étranglement interzygapophysaire est relativement bien marqué. En vue ventrale (Fig. 95. d), le centrum est long, muni d'une carène hémale longue, étroite et bien limitée latéralement, avec des bords latéraux bien définis. Les sillons subcentraux sont très peu développés. Les marges latérales du centrum sont bien définies et faiblement divergentes en avant. Les processus prézygapophysaires sont longs, coniques et terminés en pointe. En vue postérieure (Fig. 95. f), les ailes neurales sont courtes, plus ou moins droites ou légèrement convexes. Les surfaces articulaires des prézygapophysaires et des postzygapophyses sont de forme sub-ovale, le cotyle et le condyle sont circulaires petits ou légèrement développées sur les vertèbres de grande taille (Fig. 95. e, f). En vue antérieure (Fig. 95. f), le bord supérieur du zygosphène est large et convexe.

**Discussion et conclusion :**
Les éléments osseux d'Ifri n'Ammar correspondent bien à la morphologie de *Malpolon monspessulanus* : un articulaire avec une crête médiale haute et fortement convexe dorsalement, ainsi que des vertèbres dépourvues d'hypapophyses, relativement allongées, avec un centrum étroit et portant une carène hémale longue et mince. Nous attribuons donc ces restes à la couleuvre de Montpellier, *Malpolon monspessulanus*, une espèce actuelle dont l'aire de répartition couvre le pourtour méditerranéen.
A l'état fossile, le genre *Malpolon* est connu à Ahl Oughlam (transition Plio- Pléistocène ; Bailon, 2000) et l'espèce *M. monspessulanus* est signalée à El Harhoura 1 (Pléistocène supérieur ; Bailon & Aouraghe 2002), à El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur - Holocène, Stoetzel, 2009) et à El Guenfouda (Holocène, Aouraghe *et al*., 2010).
D'un point de vue écologique, ce serpent terrestre affectionne les biotopes chauds et arides, caractérisés par une végétation buissonnante de type maquis ou garrigue qui lui sert de refuge. Bien qu'il soit principalement diurne, son activité devient crépusculaire et nocturne durant les périodes chaudes de l'été (Martínez-Solano *et al.*, 2009).

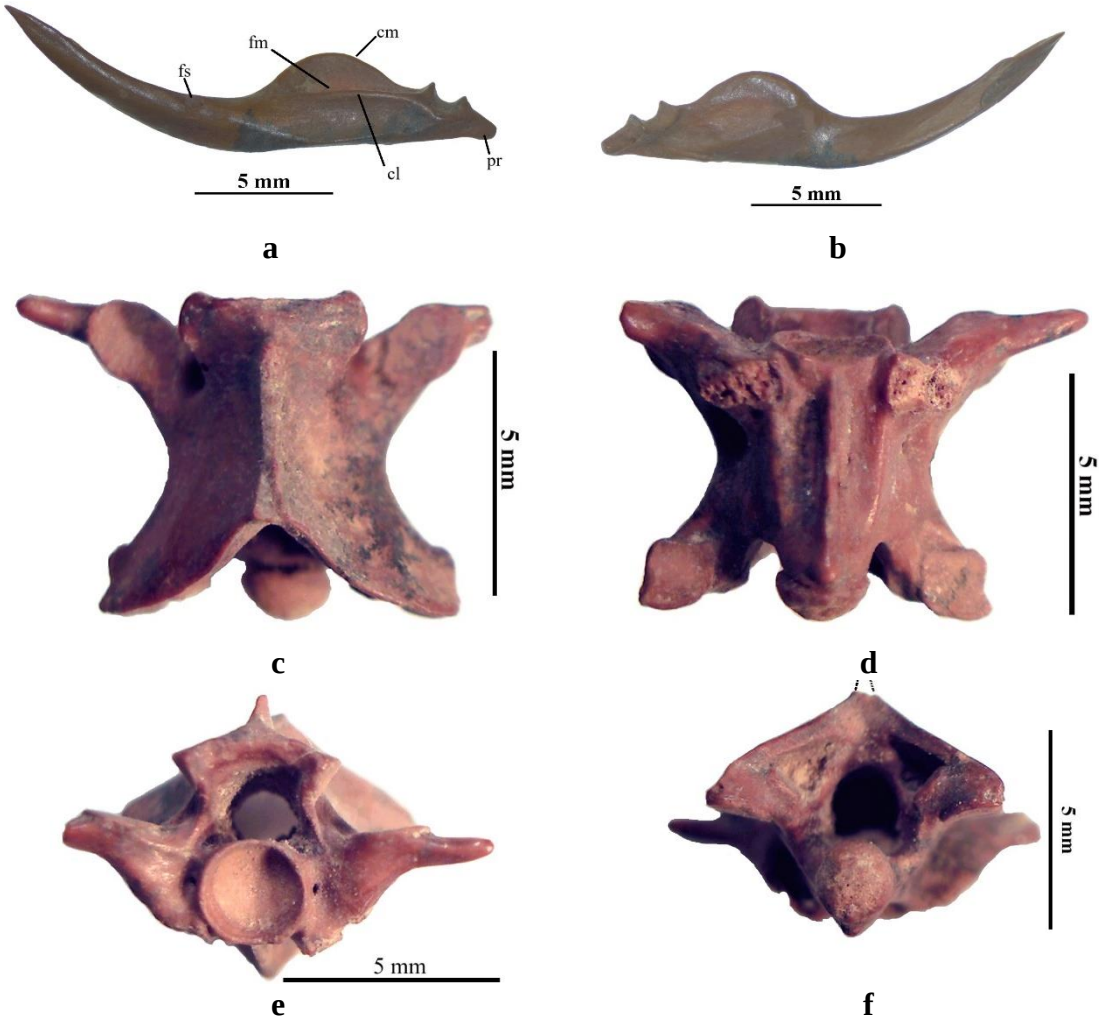



**Fig. 95.** *Malpolon monspessulanus* : articulaire gauche (IA14-P14-66-*MSA*-OS), vues latérale (a) et médiale (b). Vertèbre thoracique (IA17-O14-82-*MSA*-OS), vues dorsale (c), ventrale (d), antérieure (e) et postérieure (f) ; Abréviations d'après Bailon, 1991 ; csa : crête supraangulaire, fm : fosse mandibulaire, cl : crête latérale, cm : crête médiale, pr : processus rétroarticulaire.

**Famille Viperidae Oppel, 1811**
**Genre *Vipera* Laurenti, 1768**
***Vipera* sp. cf. *Vipera latastei* Boscá, 1878**

**Liste de matériel :**
*MSA*-OS : 5 vertèbres ; *MSA*-OI : 1 vertèbre.

**Description :**

Il s'agit de vertèbres thoraciques de petite taille (Longueur du centrum < 5 mm). Le rattachement de ces vertèbres à la famille Viperidae repose sur la présence des caractères suivants :

- un arc neural aplati dorso-ventralement (Fig. 96. e) ;
- la présence d'une hypapophyse, bien qu'il ne s'agisse pas de vertèbres cervicales ;
- une surface articulaire des zygapophyses dirigée vers le haut ;

- des processus parapophysaires développés.

En vue dorsale (Fig. 96. a), l'étranglement interzygapophysaire est bien marqué, les processus prezygapophysaires sont courts et en pointe et la neurepine est relativement haute. En vue ventrale (Fig. 96. b), le centrum est modérément allongé, convexe en coupe transversale, et bordé par des sillons subcentraux relativement profonds. De chaque côté, ces sillons se prolongent antérieurement entre les processus parapophysaires et le cotyle.

En vue latérale (Fig. 96. d), les diapophyses sont globuleuses et bien différenciées des parapophyses, qui sont petites et se dirigent antéro-ventralement, tout comme les processus parapophysaires. Le cotyle et le condyle sont circulaires (Fig. 96. c, e) ; le cotyle est bien développé, tandis que le condyle l'est un peu moins. Le processus parapophysaire est relativement long, et se termine en une pointe antérieure dirigée antéro-ventralement (Fig. 96. d). L'hypapophyse, bien conservée sur une vertèbre, est plus ou moins droite (Fig. 96. d).

**Discussion et conclusion :**

Les Natricinés, les Elapidés et les Viperidés possèdent des vertèbres postérieures munies d'hypapophyses. Cependant, chez les Elapidés du genre *Naja* (les seules Elapidés connus au Maroc), les vertèbres sont de plus grande taille et plus robustes. Chez les Natricinés, les processus parapophysaires sont courts, le condyle et le cotyle sont petits, et l'arc neural est convexe en vue postérieure (Rage, 1976 ; Szyndlar, 1984). Les vertèbres d'Ifri n'Ammar présentent une morphologie générale qui les rapproche de la famille des Viperidae : arc neural aplati dorso-ventralement, processus paradiapophysaires développés et une hypapophyse plus ou moins droite.

Les vertèbres d'Ifri n'Ammar se différencient de celles de *Daboia mauritanica* du Pléistocène supérieur des sites d'El Harhoura 1 (Bailon & Aouraghe, 2002) et d'El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009), ainsi que de cette même espèce identifiée à Ifri n'Ammar (Fig. 97), par leur petite taille, des paradiapophyses moins proéminentes, des processus prézygapophysaires plus minces et un condyle plus petit.

Au Maroc, les premiers fossiles attribuables à la famille des Viperidae apparaissent au Miocène avec les espèces *Vipera maghrebiana* du site de Beni Mellal (Rage, 1976), apparentée aux petites vipères européennes du groupe de *Vipera aspis* (Szyndlar & Rage, 2002 in Bailon, 2017), *Bitis* sp. du Plio-Pléistocène d'Ahl Oughlam (Bailon, 2000), *Macrovipera* sp. du Plio-Pléistocène d'Ahl Oughlam (Bailon, 2000), et *Daboia mauritanica* (anciennement *Macrovipera*) du Pléistocène supérieur d'El Harhoura 1 et d'El Harhoura 2 (Bailon & Aouraghe, 2000 ; Stoetzel, 2009). Le genre *Cerastes* (vipère à cornes) est attesté au Pléistocène inférieur d'Irhoud Ocre (Bailon, 2017).

Par leurs caractères morphologiques généraux, les petites vertèbres étudiées dans ce travail peuvent être rattachées à la famille des Viperidae, sous-famille des Viperinae, et attribuées au genre *Vipera*. Au Maroc, l'une des petites vipères signalées dans la zone du Rif oriental, où se situe Ifri n'Ammar est *Vipera latastei*, une espèce relicte paléarctique dont la répartition s'étend sur une grande partie de la Péninsule Ibérique et sur l'extrême nord-ouest de l'Afrique du Nord (Schleich *et al.*, 1996). Elle est actuellement observée dans le Rif oriental, notamment au Cap des Trois Fourches, au Jbel Gourougou ainsi qu'à Oued Kert (Fahd, 2001 ; Mediani *et al.*, 2015). Rarement signalée, cette espèce fréquente les étages bioclimatiques humide et subhumide de la chaîne rifaine et du Moyen Atlas (Bons & Geniez, 1996 ; Schleich

*et al*., 1996 ; Mediani *et al*., 2009). La présence actuelle de la vipère de Lataste dans la région pourrait suggérer une attribution de ces vertèbres à cette espèce.

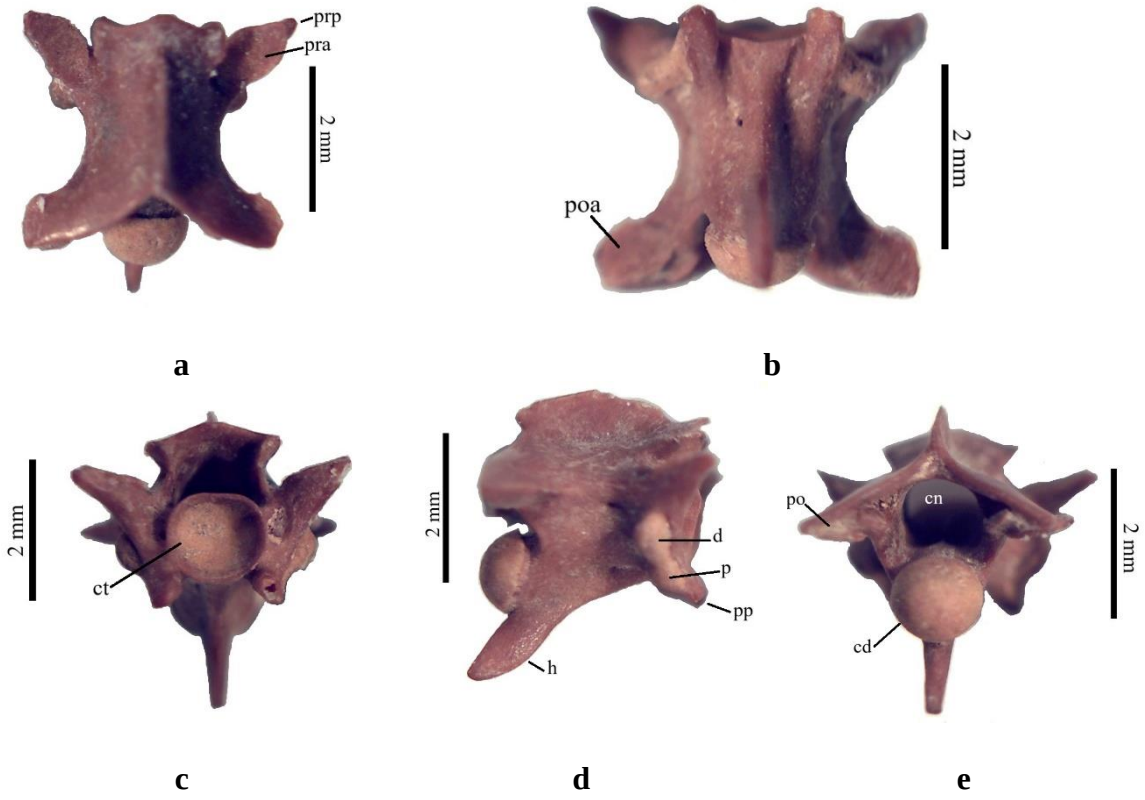



**Fig. 96.** *Vipera* sp. cf. *Vipera latastei* : vertèbre thoracique (IA03-K12-37-*MSA*-OS), vues dorsale (a), ventrale (b), antérieure (c), latérale (d) et postérieure (e). Abréviations d'après Bailon, 1991 ; cd : condyle, ct : cotyle, cn : canal neural, d : diapophyse, h : hypapophyse, p : parapophyse, po : post-zygapophyse, poa : surface articulaire post-zygapophysaire, pra : surface articulaire prézygapophysaire, prp : processus prézygapophysaire.

## Genre *Daboia* Gray, 1849
## *Daboia mauritanica* Duméril & Bibron, 1848

**Liste de matériel :**
*MSA*-OS : 4 vertèbres, *MSA*-OI : 1 vertèbre.

**Description :**
Il s'agit de vertèbres thoraciques (les mieux conservées sont au nombre de deux), aussi larges que longues. En vue dorsale (Fig. 97. a), le zygosphène est large, l'étranglement interzygapophysaire est bien marqué et les processus prézygapophysaires sont courts, dépassant très légèrement les prézygapophyses. En vue ventrale (Fig. 97. b), le centrum, subtriangulaire, est relativement court, large antérieurement, avec une surface ventrale plus ou moins plate sur la vertèbre IA13-P13-62 et des bords latéraux bien définis sur la vertèbre IA17-N13-82 (Fig. 97. b). Les foramens subcentraux sont petits. En vue latérale (Fig. 97. d), la neurépine est haute (préservée sur la vertèbre IA13-P13-62), l'hypapophyse est longue, robuste et droite. Les diapophyses et les parapophyses sont bien différenciées l'une de l'autre. Les processus parapophysaires sont modérément longs, robustes et se terminent en une pointe émoussée orientée antéro-ventralement (Fig. 97. d). Les foramens latéraux sont petits et sont

logés dans une petite dépression. En vue antérieure (Fig. 97. c), le cotyle est bien développé et aussi large que le zygosphène, les prézygapophyses s'inclinent vers le haut. Les foramens paracotyliens sont logés dans une profonde dépression de part et d'autre du cotyle. En vue postérieure (Fig. 97. e), l'arc neural est aplati dorso-ventralement. Le condyle est grand.

**Discussion et conclusion :**
Les vertèbres thoraciques d'Ifri n'Ammar présentent les caractéristiques distinctives de la famille des Viperidae : la présence d'une hypapophyse sur les vertèbres dorsales postérieures (précaudales) et un arc neural aplati dorso-ventralement. Seuls les Natricinés et les Elapidés possèdent également des vertèbres thoraciques postérieures munies d'hypapophyses. Cependant, les vertèbres d'Ifri n'Ammar attribuées aux Viperidae diffèrent de celles des Natricinés par une hypapophyse droite (non sigmoïde), un arc neural aplati dorso-ventralement, un centrum court, des processus parapophysaires orientés ventralement et nettement plus longs, ainsi que par un cotyle et un condyle plus grands. Elles se distinguent également des vertèbres des Elapidés du genre *Naja* par une neurépine plus haute, une hypapophyse plus longue, des processus parapophysaires plus longs et un arc neural aplati dorso-ventralement (Szyndlar, 1988 ; Szyndlar, 1991).

Comparées aux vertèbres d'Ifri n'Ammar attribuées à *Vipera* sp., ces vertèbres sont plus grandes et plus larges. La vertèbre IA17-N13-82 montre des marges latérales nettes. Ces caractéristiques semblent correspondre à celles des "vipères orientales" (sensu Szyndlar, 1987), un groupe de serpents de taille moyenne ou grande qui se distingue des "vipères européennes" par des vertèbres proportionnellement plus larges et plus courtes, un centrum généralement moins convexe et des marges latérales mieux définies (Bailon, 1991 ; Szyndlar & Rage, 1999).

À l'état fossile, ce groupe de vipères est représenté au Maroc par l'espèce *Daboia mauritanica* (anciennement *Macrovipera mauritanica)*, attestée au Pléistocène supérieur à El Harhoura 1 (Bailon & Aouraghe, 2002) et à El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009).

Parmi les différents taxons de la famille des Viperidae actuellement présents au Maroc, tels que *Bitis* Gray, 1842, *Cerastes* Linné, 1758, *Echis* Schneider, 1801, *Vipera* Laurenti, 1768 et *Daboia* Gray, 1849, l'espèce de vipère fossile d'Ifri n'Ammar, en raison de sa grande taille et pour des raisons biogéographiques, semble correspondre à *Daboia mauritanica*. Cette espèce est géographiquement limitée à l'Afrique du Nord-Ouest (Maroc, Algérie, in Herrmann *et al*., 1992).

Cette espèce a fait l'objet de plusieurs discussions concernant sa taxonomie et sa phylogénie. Les populations du Maghreb étaient initialement considérées comme une sous-espèce de *Macrovipera lebetina* (Obst, 1983), puis elles ont été élevées au rang d'espèce : *Macrovipera mauritanica* (Herrmann, 1992 ; Bons & Geniez, 1996). D'autres études les ont rattachées au genre *Daboia* (Lenk *et al*., 2001 ; Garrigues *et al*., 2005 ; Wüster *et al*., 2008). Les deux représentants de ce genre en Afrique du Nord sont *Daboia deserti* Anderson, 1892, présente en Tunisie et au nord-ouest de la Libye, et *Daboia mauritanica* Gray, 1849, répartie au Maroc et en Algérie (Wallach *et al*., 2014). Les relations entre les deux taxons sont difficiles à établir. Des études récentes combinant des analyses phylogéographiques et écologiques (Martínez-Freiría *et al*., 2017) ont révélé des scénarios biogéographiques en relation avec l'évolution de ces taxons. Ces auteurs ont montré qu'une lignée monophylétique a divergé de *Daboia palestinae* au Miocène et que les populations ayant atteint l'Afrique du Nord se sont diversifiées au Pléistocène.

*Daboia mauritanica*, une espèce endémique au Maghreb, a une distribution plus large au Maroc, se trouvant du niveau de la mer jusqu'à 2300 m d'altitude (Pleguezuelos & Fahd, 2001 ; Bons & Geniez, 1996). Ce vipéridé est très commun dans les conditions bioclimatiques arides et semi-arides, alors qu'il est plus rare dans les zones humides (Bons & Geniez, 1996). Cette espèce semble plus abondante dans les biotopes rocheux à faible couverture arbustive autour des rivières, où elle trouve beaucoup d'abris et de nourriture (Martínez *et al*., 2019).

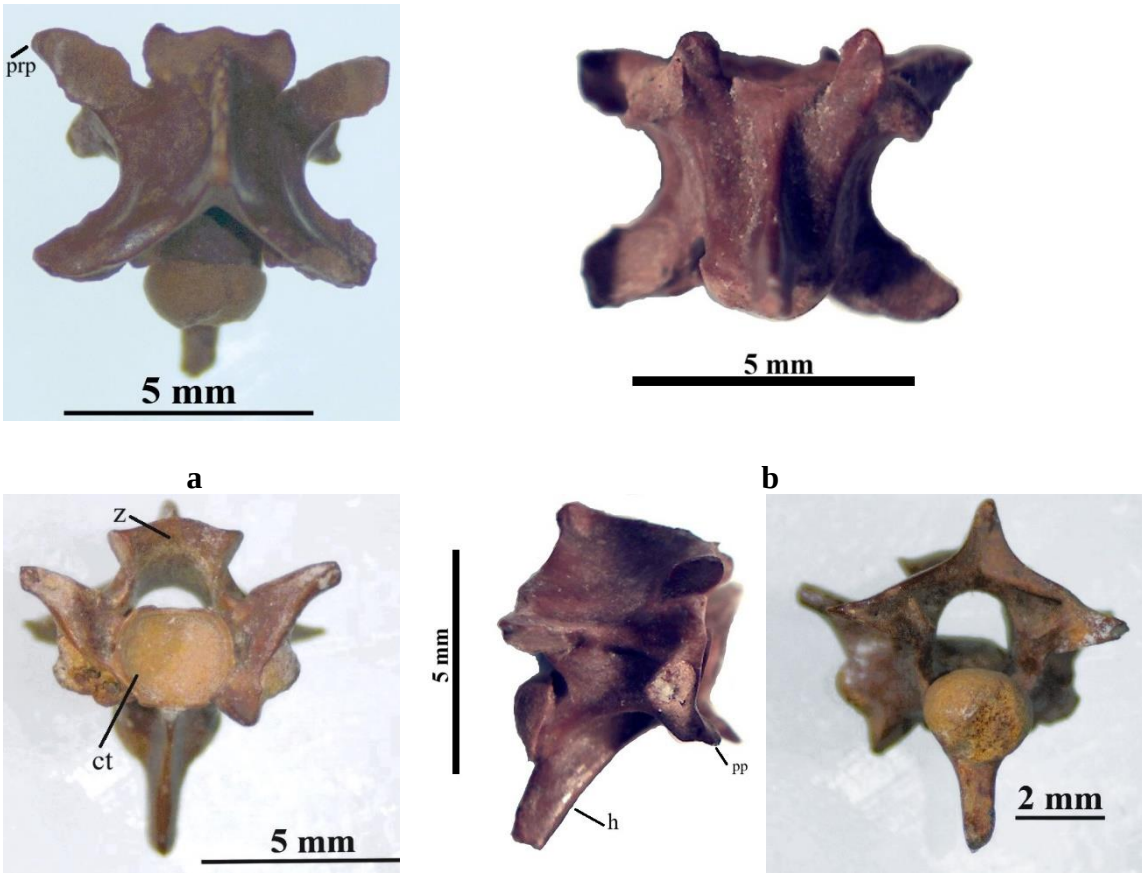



**Fig. 97.** *Daboia mauritanica* : vertèbre (IA17-N13-82-*MSA*-OS), vues dorsale (a), ventrale (b), antérieure (c), latérale droite (d) et postérieure (e). Abréviations d'après Bailon, 1991 ; ct : cotyle, h : hypapophyse, pp : processus parapophysaires, prp : processus prézygapophysaire, z : zygosphène.

**Serpents indéterminés**

**Liste de matériel :**

| | ***LSA*** | | ***MSA*** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Escargotière** | **Couche rouge** | ***Upper OS*** | ***Lower OS*** | ***Upper OI*** | ***Lower OI*** |
| vertèbres | 1 | 9 | | 45 | 15 | 63 |
| **Total** | **1** | **9** | | **45** | **15** | **63** |

**Tab. 78.** Liste du matériel fossile attribué à serpents indéterminés.

Ces vertèbres thoraciques ou caudales, pour la plupart fragmentées, n'ont pas pu être rattachées de manière précise à un taxon.

**Conclusion de l'étude de l'herpétofaune :**

Les restes d'herpétofaune étudiés, issus des unités *LSA* et *MSA*, totalisent 1582 éléments (Tab. 79), attribués à au moins 18 espèces, réparties comme suit : *Sclerophrys mauritanica* et des Bufonidae indéterminés parmi les amphibiens, un chélonien, au moins huit espèces de sauriens et au moins sept taxons de serpents. Seuls les restes d'amphisbènes, de sauriens et de serpents, collectés selon une méthode de récupération et de tri homogène, sont pris en compte dans l'analyse comparative.

Le matériel est largement dominé par les sauriens (62 %), suivis des serpents (18 %) et de l'amphisbène *Trogonophis wiegmanni* (14 %) (Fig. 98). Parmi les sauriens, mis à part les restes indéterminés, ce sont les Lacertidae qui prédominent, tant en Nombre de Restes (NR) qu'en Nombre Minimum d'Individus (NMI), suivis par les Scincidae. Les espèces de geckos, l'agame et le caméléon sont beaucoup moins représentés (Fig. 99).

Dans le remplissage stratigraphique de l'abri Ifri n'Ammar, les agames et les caméléons ne sont, selon l'état actuel de notre étude, identifiés que dans les niveaux du *MSA*. En revanche, l'amphisbène, les lacertidés, les scincidés ainsi que les geckos sont présents dans tous les niveaux, tant *LSA* que *MSA*.

Les serpents identifiés à Ifri n'Ammar n'ont pu être analysés qu'en Nombre de Restes (NR), car la représentation en Nombre Minimum d'Individus (NMI) s'est révélée peu significative. En effet, quel que soit le nombre de vertèbres par taxon, le NMI reste très faible, n'excédant pas trois individus par espèce.

L'analyse en NR (Fig. 100) des serpents montre que *Hemorrhois hippocrepis* est l'espèce la mieux représentée, suivie par *Malpolon monspessulanus* et *Coronella girondica*. Les autres groupes sont présents en proportions très faibles, notamment les Natricinae (*Natrix maura / N. natrix*) et les Viperidae, avec *Vipera* sp. cf. *Vipera latastei* et *Daboia mauritanica*.

Sur le plan chronostratigraphique, certains taxons présentent une répartition plus restreinte. Ainsi, *Coronella girondica*, *Eryx* sp. (Boidae), *Vipera* sp. et *Daboia mauritanica* (Viperidae) n'ont été identifiés, dans l'état actuel de l'étude, que dans les niveaux du *MSA*. Les autres serpents, en revanche, sont présents aussi bien dans le *MSA* que dans le *LSA* (couche rouge).

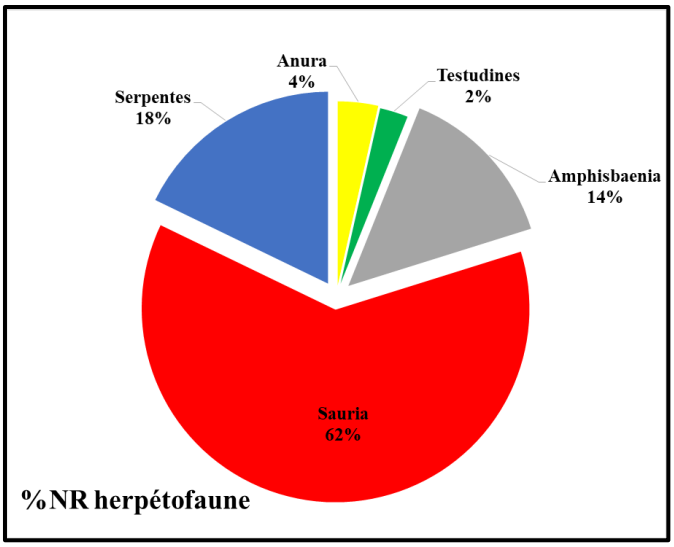
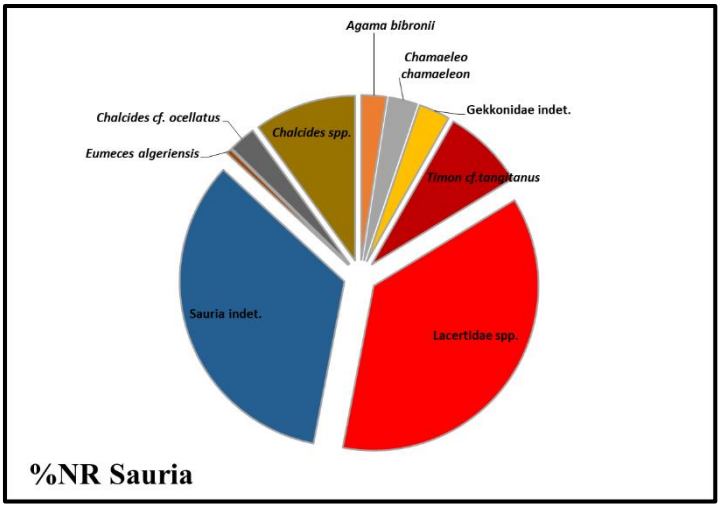



**Fig. 98**. Proportions relatives des différents groupes de l'herpétofaune pour l'ensemble du matériel d'Ifri n'Ammar (*LSA* et *MSA*), en Nombre de Restes (NR).



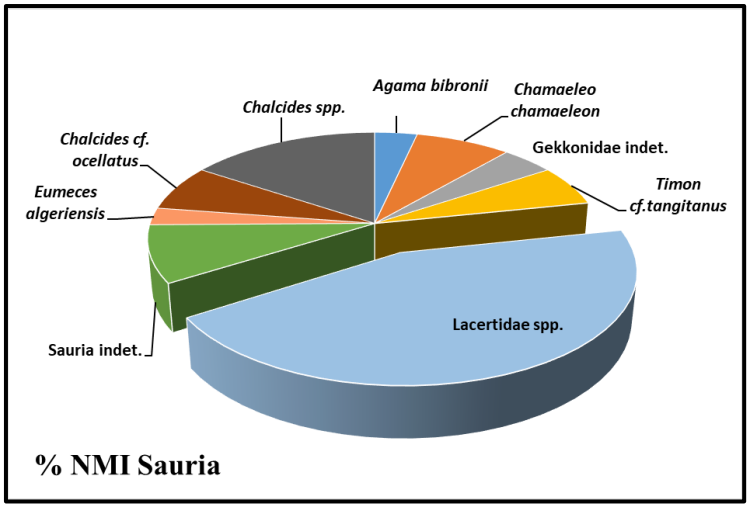




**Fig. 99.** Proportions relatives des différents taxons de sauriens pour l'ensemble du matériel d'Ifri n'Ammar (*LSA* et *MSA*), en Nombre de Restes (NR) et en Nombre Minimum d'Individus (NMI).

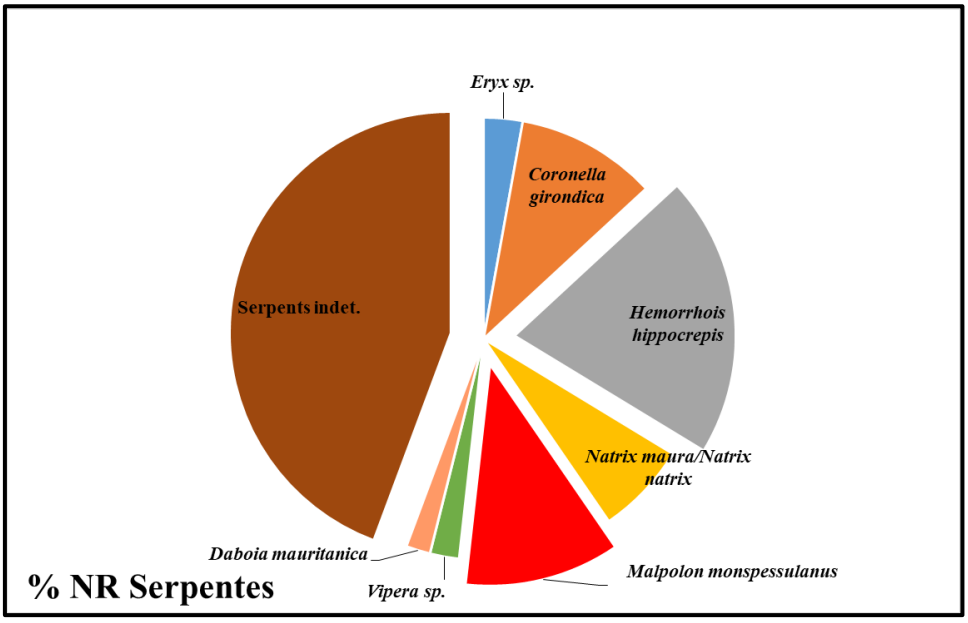



**Fig. 100.** Proportions relatives des différents taxons de serpents pour l'ensemble du matériel d'Ifri n'Ammar (*LSA* et *MSA*), en Nombre de Restes (NR).

| | | Espèces de l'herpétofaune | *LSA* | | | | *MSA* | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Couche grise | | Couche rouge | | Unité OS | | Unité OI | |
| | | | NR | NMI | NR | NMI | NR | NMI | NR | NMI |
| **Amphibiens** | **Anura** | *Sclerophrys mauritanica* | 16 | 3 | 3 | 1 | 24 | 3 | 9 | 2 |
| | | *Bufonidae* indet. (cf. *Bufotes* et autres ?) | 2 | 2 | - | - | **2** | **2** | **-** | **-** |
| | | **Total Anura** | **18** | **5** | **3** | **1** | **26** | **5** | **9** | **2** |
| **Chéloniens** | **Testudines** | *Testudo graeca* | 13 | + | + | + | 14 | + | 13 | + |
| | | **Total Testudines*** | **13** | **+** | **+** | **+** | **14** | **+** | **13** | **+** |
| **Squamates** | **Amphisbaenia** | *Trogonophis wiegmanni* | 6 | 1 | 10 | 1 | 59 | 2 | 148 | 6 |
| | | **Total Amphisbaenia** | **6** | **1** | **10** | **1** | **59** | **2** | **148** | **6** |
| | **Sauria** | *Agama bibronii* | - | - | - | - | 19 | 3 | 5 | 1 |
| | | *Chamaeleo chamaeleon* | - | - | - | - | 18 | 6 | 9 | 3 |
| | | *Gekkonidae* indet. | 3 | 1 | 1 | 1 | 11 | 2 | 15 | 1 |
| | | *Timon* cf.*tangitanus* | 1 | 1 | 1 | 1 | 69 | 4 | 8 | 2 |
| | | *Lacertidae* spp. | 37 | 8 | 11 | 3 | 116 | 13 | 196 | 26 |
| | | *Eumeces algeriensis* | - | - | 1 | 1 | 4 | 2 | _ | _ |
| | | *Chalcides* cf. *ocellatus* | - | - | 1 | 1 | 21 | 5 | 4 | 2 |
| | | *Chalcides* spp. | 22 | 9 | 19 | 2 | 39 | 4 | 18 | 4 |
| | | *Sauria* indet. | 87 | 2 | 18 | 1 | 105 | 3 | 122 | 4 |
| | | **Total Sauria** | **150** | **21** | **52** | **10** | **402** | **42** | **377** | **43** |
| | **Serpentes** | *? Eryx* sp. cf. *Eryx jaculus* | - | - | - | - | 7 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Coronella girondica* | - | - | - | | 21 | 1 | 8 | 1 |
| | | *Hemorrhois hippocrepis* | - | - | 3 | 1 | 19 | 1 | 36 | 1 |
| | | *Natrix maura/Natrix natrix* | - | - | 3 | 1 | 10 | 1 | 6 | 1 |
| | | *Malpolon monspessulanus* | - | - | 2 | 1 | 19 | 1 | 11 | 1 |
| | | *Vipera* sp. cf. *Vipera latastei* | - | - | - | - | 5 | 1 | 1 | 1 |
| | | *Daboia mauritanica* | - | - | - | - | 4 | 1 | 1 | 1 |
| | | Serpents indet. | - | - | - | - | 47 | 1 | 78 | 1 |
| | | **Total Serpentes** | **-** | **-** | **8** | **3** | **132** | **8** | **142** | **8** |

**Tab. 79.** L'herpétofaune d'Ifri n'Ammar des niveaux *LSA* et *MSA* en Nombre de restes (NR) et en Nombre Minimum d'Individus (NMI).* Le total des chéloniens inclut uniquement une partie du matériel. D'autres restes sont regroupés avec ceux de la macrofaune. Les restes d'amphibiens dans le *LSA*, provient du lot pré-21, collécté en triant le matériel au laboratoire.

# IV. Taphonomie

## IV.1 Petits mammifères des niveaux *MSA*

### IV.1.1 Composition taxonomique

Unité OS : Dans cette unité, la majorité des petits vertébrés identifiés sont des micromammifères**,** qui représentent environ 60 % du total avec 2 400 spécimens**,** suivis des oiseaux **(**32 %**,** NR = 1 295) et des lagomorphes **(**8 %**,** NISP = 308) (Fig. 101, Tab. 80). Les restes de l'herpétofaune**,** bien que relativement nombreux **(**plus de 600 éléments osseux), n'ont pas été inclus dans le graphique illustrant la composition taxonomique (Fig. 101), en raison de différences dans les méthodes de collecte**.** Une partie de ces éléments, notamment les plus petits ossements, a été extraite à partir d'échantillons limités de sédiments tamisés à l'eau avec une maille fine de 1 mm**.** À cela s'ajoutent quelques restes de plus grande taille (dentaires, maxillaires, neurocrânes et ossements de grands lacertidés), récupérés au laboratoire à partir du tamisage à sec à maille de 4 mm**,** réalisé lors des campagnes de fouille en extension sur de larges surfaces de l'abri.

Contrairement à ces restes de l'herpétofaune, les rongeurs de grande taille, les lagomorphes et la plupart des restes d'oiseaux proviennent d'un volume beaucoup plus important de sédiments**,** fouillés et tamisés selon une méthode uniforme (maille de 4 mm) et sur une plus grande superficie, ce qui rend la comparaison directe entre les groupes délicate et potentiellement biaisée.

Dans ce contexte, intégrer directement les données de l'herpétofaune dans le graphique aurait conduit à une interprétation biaisée, cette catégorie ayant été sous-échantillonnée et donc artificiellement sous-représentée par rapport aux autres groupes. Afin de préserver la cohérence des comparaisons, les données de l'herpétofaune ont été volontairement exclues de ce graphique.

Parmi les petits mammifères, l'espèce de grande taille *Ctenodactylus gundi* domine l'assemblage dans l'unité *MSA*- OS, avec 51 % du NR (Fig. 102). Les autres taxons, totalisant 49 % du NR, comprennent *Mus spretus, Gerbillus campestris, Meriones shawii/grandis, Jaculus orientalis, Atlantoxersus getulus, Eliomys munbyanus, Crocidura russula* et *Petrosaltator rozeti.*

L'abondance relative de ces espèces de petits mammifères, quantifiée d'après le NMI (basé uniquement sur les restes dentaires) (Fig. 103), démontre également la prédominance de *Ctenodactylus gundi* (45%), suivi de *Meriones shawii* (23%), de *Gerbillus campestris* (10%), d'*Atlantoxerus getulus* (6%), de *Petrosaltator rozeti* (5 %). Les autres taxons représentent moins de 5%.

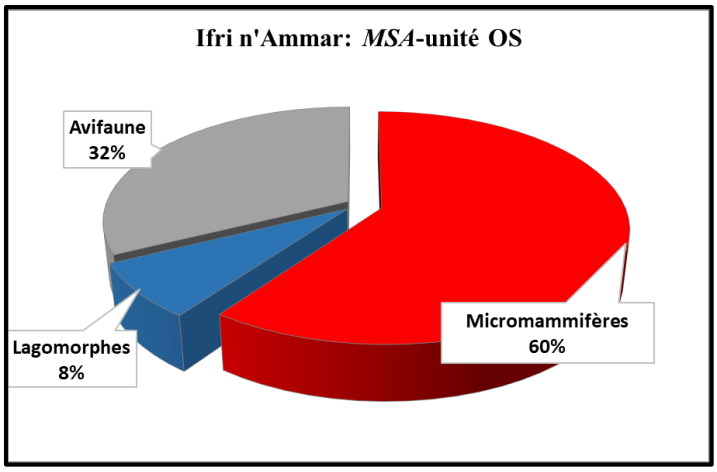



**Fig. 101.** Ifri n'Ammar : proportion relative des grands groupes de petits vertébrés de l'unité OS du *Middle Stone Age* d'après le nombre de restes (NR).

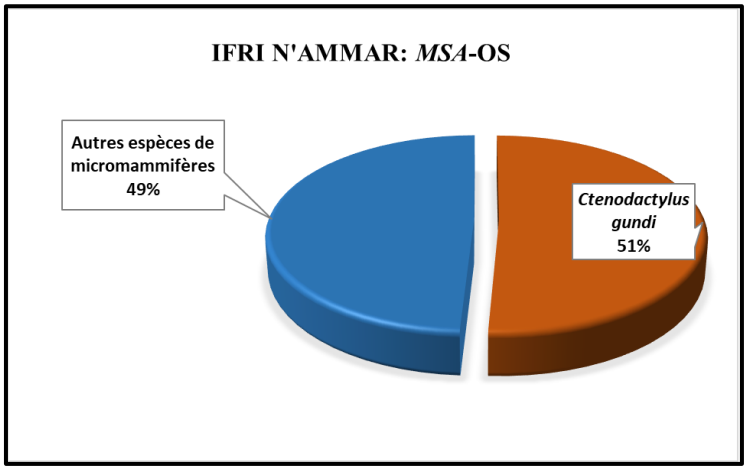



**Fig. 102.** Ifri n'ammar : proportion relative des goundis par rapport aux autres espèces de petits mammifères dans l'unité OS du *Middle Stone Age* d'après le nombre de restes (NR).

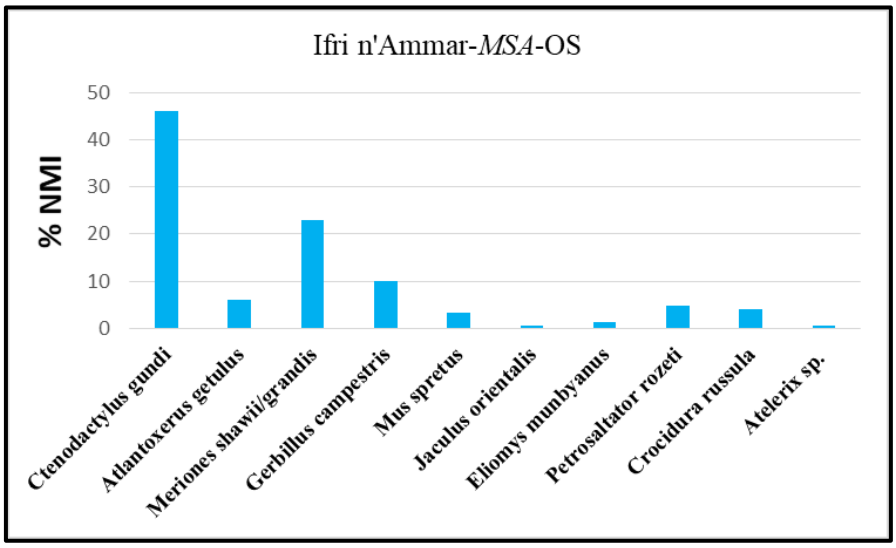



**Fig. 103.** Ifri n'Ammar : proportion relative des différentes espèces de petits mammifères dans l'unité *MSA*-OS, sur la base du Nombre Minimum d'Individus/NMI, en fonction des seuls restes dentaires.

**Unité OI :** La composition taxonomique de cette unité se caractérise par une prédominance des restes d'herpétofaune, qui constituent 55% (NR = 689) de l'assemblage (Tab. 80). Cette catégorie inclut majoritairement des squamates, avec une présence significative de sauriens, d'amphisbènes et de serpents. Les micromammifères sont également bien représentés avec 30% des restes de petits vertébrés. Les autres groupes taxonomiques sont présents en faible quantité : l'avifaune constitue 12% et les lagomorphes comptent uniquement 3% de l'assemblage de petits vertébrés (Fig. 104). Tous les restes de l'unité OI ont été collectés à l'aide d'une même méthode, consistant en un tamisage à l'eau avec des tamis de 1 mm.

| | Ifri n'Ammar | |
|---|---|---|
| | Unité OS | Unité OI |
| | NR | NR |
| **Micromammifères** | 2400 | 374 |
| **Lagomorphes** | 308 | 35 |
| **Avifaune** | 1295 | 156 |
| **Herpétofaune** | 633 | 689 |
| Total | 4636 | 1254 |

**Tab. 80.** Ifri n'Ammar : composition taxonomique des unités OS et OI du *Middle Stone Age*.

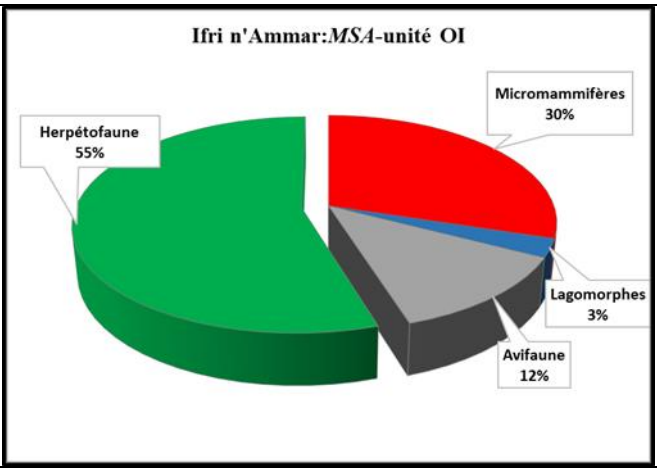



**Fig. 104.** Ifri n'Ammar : proportion relative des grands groupes fauniques de l'unité OI du *Middle Stone Age* d'après le Nombre de Restes (NR).

La comparaison de ces données sur la composition taxonomique avec les résultats relatifs au régime alimentaire de prédateurs actuels, issus de quelques études écologiques et taphonomiques récentes, bien que peu nombreuses, réalisées sur les assemblages de prédateurs en Afrique du Nord et compilées notamment dans les travaux de Stoetzel et Denys (2011), ainsi que de Denys *et al*. (2018, 2022), montre que la majorité des prédateurs aviaires et carnivores mammaliens d'Afrique du Nord, qu'ils soient nocturnes ou diurnes, produisent des assemblages multi-taxons (voir Tableau 1 in Denys *et al*., 2018). Ces assemblages englobent toutes les classes de vertébrés avec des occurrences fréquentes d'insectes (Denys *et al*., 2018). Les musaraignes, les chauves-souris et les amphibiens sont moins fréquents que les rongeurs, les oiseaux et les squamates. Par exemple, les proies de la chouette effraie *Tyto alba* au Maroc ne se limitent pas strictement aux petits mammifères, qui constituent entre 50 et 75 % de leur régime (Denys *et al*. , 2018). Il en va de même pour le Hibou grand-duc (*Bubo ascalaphus*), rapace nocturne, dont la liste des proies au Maroc peut comprendre, en plus des mammifères, des arthropodes, des reptiles et des oiseaux (Kayser *et al*., 2023). De même, le régime alimentaire du rapace diurne *Falco tinnunculus* (Faucon crécerelle), variant selon les saisons, comprend des oiseaux qui constituent une composante importante de l'alimentation de ce prédateur ainsi que des insectes et des invertébrés (Souttou *et al*., 2006 ; Souttou *et al*., 2007 ; Baziz *et al*., 2001). Cette diversité du régime alimentaire des prédateurs nord-africains, implique que la seule analyse des listes fauniques de petits vertébrés fossiles ne suffit pas à identifier le prédateur, d'autant plus que la plupart des accumulations de petits vertébrés en

Afrique du Nord n'ont jamais été étudiées sous l'angle taphonomique (Stoetzel & Denys, 2011 ; Denys *et al*., 2018).

L'association de petits mammifères de l'unité *MSA*-OS d'Ifri n'Ammar se caractérise par une forte représentation d'espèces de grande taille, en particulier *Ctenodactylus gundi*. L'analyse taphonomique détaillée de cette espèce, présentée dans l'article joint à ce travail (Mouhsine et al., 2024), a montré qu'elle a été consommée par l'homme, et que celui-ci a probablement contribué à l'accumulation de ses restes dans l'abri durant le Pléistocène supérieur. Cependant, cette abondance doit être interprétée avec prudence, car les restes de rongeurs de cette unité ont été collectés essentiellement par tamisage à sec à maille de 4 mm, une méthode qui tend à favoriser la récupération des espèces de plus grande taille, comme les goundis, au détriment des espèces plus petites. Ce biais de collecte potentiel pourrait donc amplifier artificiellement la dominance apparente de cette espèce dans l'assemblage.

Les oiseaux représentent également une part notable de la faune de ce niveau, tandis que la présence de lagomorphes pourrait témoigner soit de l'intervention de prédateurs de grande taille, soit d'une consommation d'origine anthropique. Enfin, l'herpétofaune est également bien représentée dans cette unité, avec plus de 600 restes osseux.

L'assemblage taxonomique de l'unité *MSA*-OI est principalement composé d'animaux de petite taille, l'herpétofaune représentant notamment 55 % des restes. Les lagomorphes ne sont représentés qu'à hauteur de 3 % (Fig. 107). La plupart des espèces constituant les groupes des sauriens et des serpents sont diurnes, ce qui peut suggérer l'implication d'un prédateur diurne ou crépusculaire dans l'accumulation d'une partie des restes des petits vertébrés, présents dans ce niveau.

La diversité du régime alimentaire des rapaces d'Afrique du Nord (Denys *et al*., 2018), qu'ils soient nocturnes ou diurnes, met en évidence les défis liés à l'identification des prédateurs responsables de l'assemblage fossile d'Ifri n'Ammar sans des analyses plus approfondies.

### IV.1.2 Représentation anatomique

#### -Micromammifères

Les profils de représentation osseuse et les pourcentages moyens (PR) ont été établis pour les deux principales unités du *MSA* d'Ifri n'Ammar (Fig. 105, Tab. 81).

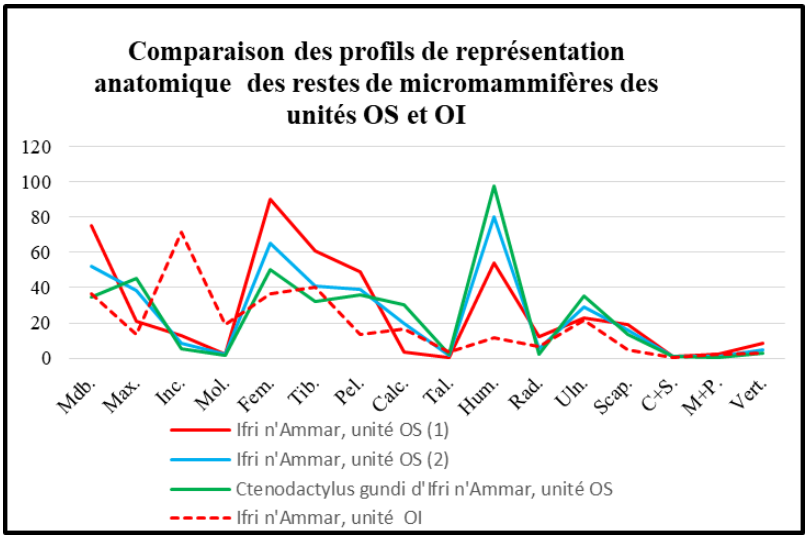



**Fig. 105.** Comparaison des profils de représentation anatomique des restes de micromammifères des unités OS et OI.

Unité OS (1) : Micromammifères de l'unité OS sans les restes de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlantoxerus* getulus ;
Unité OS (2) : Micromammifères de l'unité OS avec les restes de *Ctenodactylus gundi* (unité OS, NR=1212) et d'*Atlantoxerus getulus* (unité OS, NR=55).

| | Unité OS* | | | | Unité OS* | | Unité OI | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *Upper* OS | | *Lower* OS | | *Upper* OS et *Lower* OS associés | | | |
| | NR | PR % | NR | PR % | NR | PR % | NR | PR % |
| Mandibules | 26 | 72,22 | 81 | 76,41 | 107 | 75,35 | 22 | 39,28 |
| Maxillaires | 4 | 11,11 | 26 | 24,52 | 30 | 21,12 | 8 | 14,28 |
| Incisives | 4 | 5,55 | 32 | 15,09 | 36 | 12,67 | 86 | 76,78 |
| Molaires | 2 | 0,92 | 19 | 2,98 | 21 | 2,46 | 69 | 20,53 |
| Fémurs | 24 | 66,66 | 104 | 98,11 | 128 | 90,14 | 22 | 39,28 |
| Tibio-fibula | 9 | 25 | 77 | 72,64 | 86 | 60,56 | 24 | 42,85 |
| Pelvis | 11 | 28,94 | 59 | 55,66 | 70 | 49,29 | 8 | 14,28 |
| Calcanéum | 0 | 0 | 5 | 4,71 | 5 | 3,52 | 10 | 17,85 |
| Talus | 0 | 0 | 1 | 0,94 | 1 | 0,7 | 2 | 3,57 |
| Humérus | 16 | 44,44 | 61 | 57,54 | 77 | 54,22 | 7 | 12,5 |
| Radius | 1 | 2,77 | 16 | 15,09 | 17 | 11,97 | 4 | 7,14 |
| Ulna | 4 | 11,11 | 28 | 26,41 | 32 | 22,53 | 13 | 23,21 |
| Scapula | 3 | 8,33 | 28 | 26,41 | 31 | 19,37 | 3 | 5,35 |
| Côtes+Sacrum | 1 | 0,23 | 17 | 1,33 | 18 | 1,05 | 3 | 0,44 |
| Métapodes+Phalanges | 9 | 0,64 | 123 | 2,97 | 132 | 2,38 | 46 | 2,10 |
| Vertèbres | 20 | 2,05 | 306 | 10,69 | 326 | 8,5 | 47 | 3,10 |
| **P.R moyen** | **-** | **17,49** | **-** | **30,71** | **-** | **27,23** | **-** | **20,15** |
| **Total NR** | **134** | - | **983** | - | **1117** | - | **374** | - |
| **NMI** | **18** | - | **53** | - | **71** | - | **28** | - |
| % pc/c 1 [(fémurs+ tibias + humérus + radius + ulna) ×(8)/ (mandibules + maxillaires + molaires) x (5)] x 100 | - | 245 | - | 363,17 | - | 344,30 | - | 113,13 |
| % pc/c 2 (fémurs+ humérus/ mandibules + maxillaires) x 100 | - | 133,33 | - | 154,20 | - | 149,63 | - | 96,66 |
| % (tibias + ulnas/fémurs + humérus) | - | 0,32 | - | 0,63 | - | 0,57 | - | 1,27 |

**Tab. 81.** Représentation anatomique des petits mammifères des unités OS (*Upper* OS et *Lower* OS) et OI : Nombre d'éléments identifiés (NR) et leur pourcentage de représentation (PR, %). PR calculé pour chaque élément selon Dodson & Wexlar, 1979 ; NMI calculé d'après l'élément anatomique le mieux représenté.

* Les restes des espèces *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus* n'ont pas été inclus dans ce tableau.

Dans l'unité OS, les éléments les plus représentés sont les fémurs, qui affichent le pourcentage le plus élevé (90,14 %), suivis des tibias (60,56 %), des humérus (54,22 %) et des pelvis (49,29 %). Les mandibules présentent également une forte représentation (75,35 %), tandis que les maxillaires apparaissent en proportions plus faibles (21,12 %). En revanche, les éléments squelettiques les moins représentés incluent les dents isolées, les radius, les os du tarse, les côtes et sacrum (C+S), l'autopode (phalanges et métapodes) ainsi que les vertèbres (Tab. 81). La représentation anatomique des petits mammifères montre ainsi une bonne représentation des os longs et des mandibules (Fig. 105). Les éléments bien représentés tels que les os longs (fémurs, tibias et humérus), sont généralement robustes et se conservent bien grâce à leur densité osseuse.

La faible représentation des petits éléments (talus, calcanéums, côtes, phalanges et métapodes) semble principalement attribuable à des biais de conservation (fragilité de ces os), de collecte (mailles de tamis entre 1 mm et 4 mm) ou à d'autres processus post-dépositionnels (Denys, 1985). Ces facteurs limitent leur préservation et récupération, impactant ainsi leur représentativité dans l'assemblage.

Dans l'unité OI, la répartition anatomique diffère sensiblement de celle observée dans l'unité OS, notamment par la prédominance marquée des incisives isolées (Tab. 81, Fig. 105). Ces dernières dominent largement, atteignant un pourcentage de 71,66 %. Cette surreprésentation des incisives isolées peut être liée à des biais de conservation différentielle (Hanquet, 2011) mais aussi à des biais de tamisage et/ou de tri (Denys, 1994 ; Hanquet, 2011). Les tibias (40 %) et les mandibules (36,66 %) restent relativement bien représentés. À l'inverse, des éléments comme les ulnas, radius, et calcanéums présentent des pourcentages faibles, tandis que les talus, les côtes et sacrum (C+S), l'autopode, et les vertèbres montrent une représentation très réduite (PR < 5 %). Ces résultats soulignent des tendances similaires à celles observées dans l'unité OS et dans la plupart des accumulations fossiles et actuelles de micromammifères, où les petits os subissent une sous-représentation notable.

Dans les deux unités, on observe une tendance générale à la sous-représentation des petits éléments, souvent attribuable à une combinaison de facteurs, tels que la conservation différentielle, les biais liés aux méthodes de collecte (notamment l'utilisation de tamis à mailles larges dans l'unité OS), ainsi que la difficulté d'identifier certains fragments osseux, comme les côtes. Par ailleurs, la forte proportion d'incisives dans l'unité OI pourrait davantage refléter des conditions taphonomiques favorables à leur préservation, plutôt qu'un biais lié au tamisage.

| | Ifri n'Ammar, unité OS (1) | Ifri n'Ammar, unité OS (2) | Ifri n'Ammar, unité OI | Chouette effraie, *Tyto alba*, Maroc (3) | Chouette effraie, *Tyto alba* (4) | Chouette chevêche, *Athene noctua* (4) | Hibou moyen duc, *Asio otus* (4) | Chouette hulotte, *Strix aluco* (4) | Hibou grand duc, *Bubo bubo* (4) | L'Élanion blanc, *Elanus caeruleus*, Algérie (5) | Busard Saint-Martin, *Circus cyaneus* (4) | Faucon crécerelle, *Falco tinnunculus*, (4) | Faucon crécerelle, *Falco tinnunculus*, Algérie (6) | Renard des sables, *Vulpes rueppelli*, Égypte (7) | Renard roux, *Vulpes vulpes, grande Bretagne* (4) | Genette, *Genetta genetta*, Afrique du Sud (4) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Mdb. | 75,35 | 52,04 | 39,28 | 60 | 84,1 | 68,7 | 96 | 95,4 | 92,2 | 81,48 | 97,8 | 96,7 | 37,5 | 62,5 | 50 | 99,4 |
| Max. | 21,12 | 38,26 | 14,28 | 64,7 | 71,3 | 18,7 | 84,8 | 74,2 | 40 | 89,81 | 95,6 | 66,2 | 25 | 87,5 | 25 | 45,9 |
| Inc. | 12,67 | 8,29 | 76,78 | | 4,7 | 50 | 7,6 | 34,1 | 55 | 42,59 | 69,5 | 60,3 | 37,5 | 50 | 68,8 | 55,9 |
| Mol. | 2,46 | 1,99 | 20,53 | | 11,9 | 26 | 4,2 | 5,4 | 31,2 | 4,17 | 27,5 | 32,8 | 6,25 | 20,3 | 31,3 | 11,3 |
| Fem. | 90,14 | 65,05 | 39,28 | 49,3 | 69,1 | 75 | 95,4 | 81,1 | 73,3 | 38,89 | 21,7 | 61,2 | 75 | 50 | 100 | 59,7 |
| Tib. | 60,56 | 40,81 | 42,85 | 57,3 | 73 | 87,5 | 94 | 79,5 | 62,2 | 43,52 | 19,6 | 53,2 | 87,5 | 12,5 | 62,5 | 36,7 |
| Pel. | 49,29 | 39,28 | 14,28 | | 67 | 18,7 | 87,6 | 52,3 | 40 | 17,59 | 8,7 | 33,1 | 75 | 50 | 25 | 22,4 |
| Calc. | 3,52 | 19,64 | 17,85 | | 34,4 | 18,7 | 19 | 8,3 | 23,3 | 0,93 | 4,3 | 14,5 | 37,5 | 25 | 25 | 8 |
| Tal. | 0,7 | 1,53 | 3,57 | | 34,7 | 6,2 | 7,9 | 0,8 | 25,5 | 0,93 | 2,2 | 19,5 | 62,5 | 12,5 | 12,5 | 4 |
| Hum. | 54,22 | 80,35 | 12,5 | 37,3 | 70,1 | 68,7 | 86,3 | 58,3 | 71,1 | 46,3 | 50 | 70,3 | 62,5 | 50 | 75 | 48,2 |
| Rad. | 11,97 | 5,61 | 7,14 | 21,3 | 66,6 | 12,5 | 69,3 | 49,2 | 33,3 | 21,3 | 21,7 | 41,4 | 50 | 12,5 | 25 | 12 |
| Uln. | 22,53 | 29,08 | 23,21 | 33,3 | 70 | 43,7 | 76,3 | 52,3 | 65,5 | 27,78 | 19,6 | 52,3 | 50 | 25 | 37,5 | 16 |
| Scap. | 19,37 | 15,81 | 5,35 | | 59,5 | 25 | 51 | 18,9 | 27,8 | 19,44 | 6,5 | 28,8 | 50 | 0 | 12,5 | 3,4 |
| C+S. | 1,05 | 1,08 | 0,44 | | 45,7 | 7,2 | 35,1 | 7,8 | 6,6 | 4,17 | 6,3 | 6,9 | 17,7 | 1,6 | 8,3 | 0,4 |
| M+P. | 2,38 | 1,18 | 2,1 | | 22,3 | 12,3 | 15,05 | 3,6 | 12,6 | 2,19 | 6,3 | 13,1 | 21,38 | 0,95 | 24,45 | 1,4 |
| Vert. | 8,5 | 4,95 | 3,1 | | 42,6 | 8,9 | 27,6 | 5 | 24,6 | 6,96 | 1,6 | 12,3 | 38,5 | 4,4 | 23,4 | 11,2 |
| NR Total | 1117 | 2387 | 374 | | | | | | | | | | | | | |
| NMI | 71 | 196 | 28 | | | | | | | | | | | | | |
| **PR moyen** | **27,23** | **25,3** | **20,15** | **52,8** | **51,68** | **34,23** | **53,57** | **39,13** | **42,76** | **28** | **28,68** | **41,41** | **43,6** | **24,45** | **37,89** | **27,24** |
| **% pc /c 1** | **344,3** | **345,53** | **113,13** | **_** | **251** | **188** | **296** | **253** | **234** | **145,09** | **55** | **101** | **220** | **_** | **183** | **132** |
| **% pc /c 2** | **149,63** | **161** | **96,66** | **51,7** | **93** | **164** | **102** | **82** | **111** | **46,19** | **33** | **74** | **100** | **_** | **233** | **76** |

**Tab. 82.** Comparaisons des pourcentages de représentation des éléments squelettiques (PR) des assemblages de micromammifères des unités OS et OI (*MSA*) d'Ifri n'Ammar avec des assemblages de micromammifères issus de coprocoenoses de plusieurs prédateurs actuels.

(1)-Micromammifères de l'unité OS sans les restes de *Ctenodactylus gundi et* d'*Atlantoxerus* getulus ;
(2)- Micromammifères de l'unité OS avec les restes de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlantoxerus getulus* ;
(3)-Micromammifères issus de pelotes de *Tyto alba*, Wadi Nfifikh, Maroc. D'après Denys *et al*., 2018 ;
(4)- Micromammifères issus de coprocoenoses de plusieurs prédateurs actuels. D'après Andrews, 1990 ;
(5)- Micromammifères issus de pelotes d'*Elanus caeruleus*, Algérie. D'après Souttou *et al*., 2012 ;
(6)- Micromammifères issus de pelotes de Falconiforme de Tighennif, Algérie. D'après Denys & Mahboubi, 1992 ;
(7)-Micromammifères issus des fèces de *Vulpes rueppeli*, Égypte. D'après Denys *et al*., 1992.

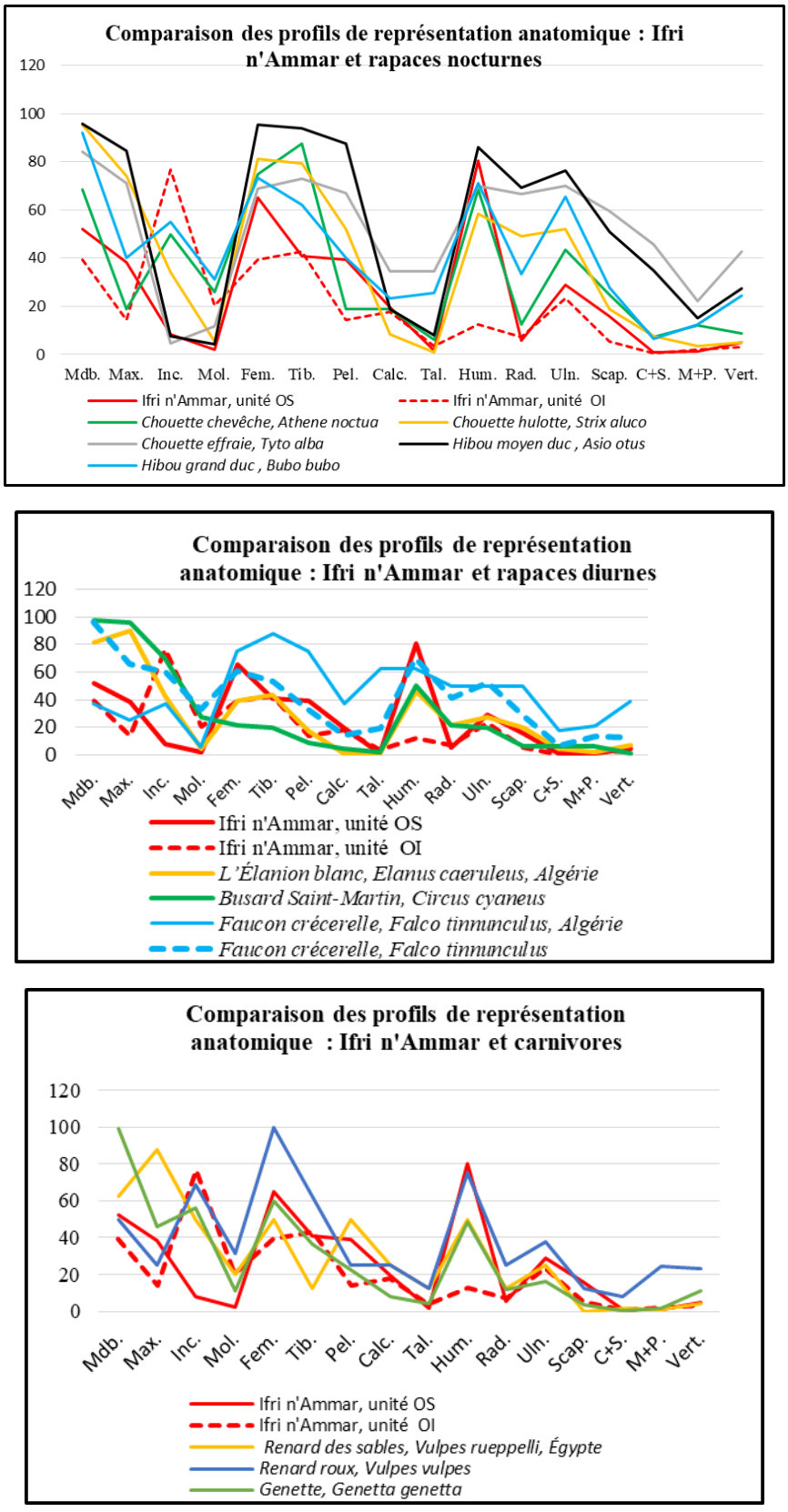



**Fig. 106.** Profils des pourcentages de représentation des éléments squelettiques des petits mammifères des unités OS (avec les restes de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlantoxerus getulus)* et OI (*MSA*) d'Ifri n'Ammar et de micromammifères issus de coprocoenoses de plusieurs prédateurs actuels (Andrews, 1990 ; Denys et Mahboubi, 1992 ; Souttou *et al* , 2012).

Le pourcentage moyen de représentation des éléments squelettiques dans les assemblages d'Ifri n'Ammar est relativement faible. Il oscille entre 25 % et 27 % pour l'unité OS, selon que les espèces *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus* sont incluses ou non, et atteint seulement 20 % pour l'unité OI (Tabs. 81 et 82). Les valeurs de l'unité OS restent inférieures à celles observées chez les rapaces nocturnes tels que la chouette effraie (*Tyto alba*) (50 %, Andrews, 1990 ; 53 %, Denys, 2018) et le hibou moyen-duc (*Asio otus*) (53 %, Andrews, 1990), mais elles se rapprochent de celles de la chouette chevêche (*Athene noctua*) (34 %, Andrews, 1990). Les pourcentages moyens de l'unité OS (25-27 %) s'apparentent à ceux rapportés pour certains rapaces diurnes, comme l'élanion blanc (*Elanus caeruleus*) et le busard Saint-Martin (*Circus cyaneus*), dont les valeurs atteignent 28 % (Tab. 82).

Les petits carnivores, comme le renard des sables de Rüppell (*Vulpes rueppelli*) et la genette (*Genetta genetta*), affichent des pourcentages moyens de représentation anatomique de 24 % et 27 % respectivement (Denys *et al.*, 1992 ; Andrews, 1990). Ces valeurs sont très proches de celles de l'unité OS.

L'unité OI, avec un pourcentage moyen de 20 %, peut être rapprochée des assemblages des rapaces diurnes et des petits carnivores.

Les résultats des indices évaluant les relations entre les éléments crâniens et post-crâniens montrent, pour l'unité OS, un pourcentage élevé, traduisant une sous-représentation des éléments crâniens (% pc/c1 = 344,30 % et % pc/c2 = 133,33 %) (Tabs. 81 et 82). En revanche, pour l'unité OI, les indices évaluant ces relations sont plus faibles que ceux de l'unité OS (% pc/c1 = 113,13 %), ce qui témoigne également d'une légère sous-représentation des éléments crâniens. Cependant, l'indice % pc/c2 (f+h/mx+md = 96 %) indique également une légère perte de certains éléments post-crâniens.

Andrews (1990) a mis en évidence les différences dans les proportions d'éléments crâniens et post-crâniens entre différents types de prédateurs (Tab. 82). Les valeurs de l'indice % pc/c1 varient selon les rapaces diurnes, avec 101 % pour *Falco tunnunculus*, 55 % pour *Circus cyaneus* (Andrews, 1990) et 145 % pour *Elanus caeruleus* (Souttou *et al.*, 2012). Chez les petits carnivores, cet indice atteint par exemple 132 % pour la genette (*Genetta genetta*) et 183 % pour le renard roux (*Vulpes vulpes*) (Andrews, 1990). Ces variations dans les proportions peuvent être liées au comportement alimentaire des prédateurs, certains rapaces avalant leurs proies entières, parfois après avoir retiré la tête en premier (Andrews, 1990). En ce qui concerne l'indice % pc/c2 (f+h/mx+md), les résultats pour l'unité OS montrent que les os longs les plus robustes du squelette sont mieux représentés par rapport à ceux du crâne. L'indice atteint 149%, une valeur supérieure à celles observées chez les rapaces diurnes, tels que *Falco tunnunculus* (74 %), *Circus cyaneus* (33 %) (Andrews, 1990) et *Elanus caeruleus* (46%, Souttou *et al.*, 2012) et la genette *Genetta genetta* (76 %). En revanche, cet indice est de 233 % pour *Vulpes vulpes*.

L'unité OI se distingue par une proportion élevée d'incisives isolées, reflétant peut être une fragmentation significative des éléments crâniens. Les indices postcrâniens/crâniens, plus faibles que ceux de l'unité OS, sont comparables à ceux observés chez certaines espèces de hiboux, telles que *Ketupa lactea* (grand-duc de Verreaux) et *Bubo africanus* (grand-duc

africain), ainsi que chez certains rapaces diurnes, notamment *Falco tinnunculus*, et des carnivores mammaliens, comme *Genetta genetta* (voir Tab. 3.2, d'après Andrews, 1990).

Le rapport entre les membres distaux (tibias + ulnas) et les membres proximaux (fémurs + humérus) est de 0,57 pour l'unité OS et de 1,27 pour l'unité OI (Tab. 81). Cela indique une perte des éléments distaux dans l'unité OS, tandis que l'unité OI montre une perte des éléments proximaux.

Les profils de représentation des éléments squelettiques de la microfaune d'Ifri n'Ammar montrent que toutes les catégories anatomiques sont représentées, bien qu'en proportions variables. L'analyse, fondée sur les catégories de transport par l'eau (Voorhies, 1969 ; Dodson, 1973 ; Behrensmeyer, 1975 ; Korth, 1979 ; Denys, 1985) (Fig. 107), met en évidence une bonne représentation des os longs (groupe III), ainsi que des mandibules (groupe V), maxillaires (groupe I) et pelvis (groupe II), notamment dans l'unité OS.

Cette répartition équilibrée, malgré une meilleure conservation des os les plus robustes et une perte relative des os plus fragiles, phénomène bien documenté dans les accumulations actuelles et fossiles de micromammifères, suggère que les assemblages de cette unité correspondent à une accumulation *in situ*. Aucune perturbation majeure liée à des processus hydrauliques n'est détectée, ce qui appuie l'hypothèse d'une accumulation probablement liée à la prédation.

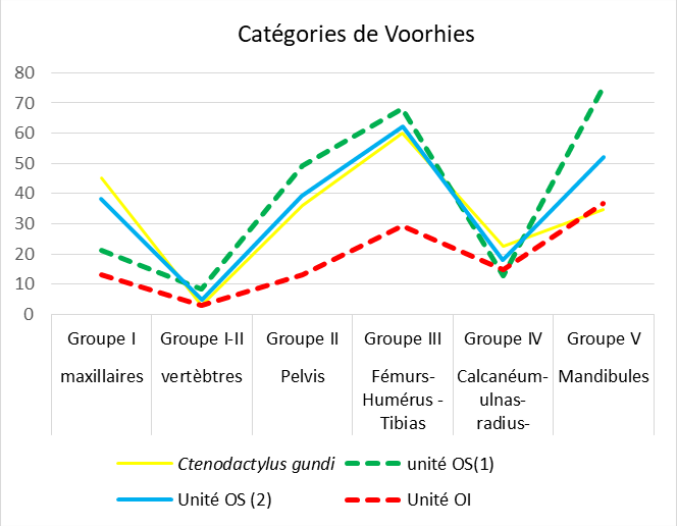



**Fig. 107.** Représentation des éléments anatomiques de *Ctenodactylus gundi* et des assemblages de micromammifères des unités OS et OI (*MSA*) en fonction des catégories établies par Voorhies (d'après Dodson, 1973 et Korth, 1979).
1) : Micromammifères de l'unité OS sans les restes de *Ctenodactylus gundi et* d'*Atlantoxerus* getulus ; (2) : Micromammifères de l'unité OS avec les restes de *Ctenodactylus gundi* (unité OS, NR=1212) et d'*Atlantoxerus getulus* (unité OS, NR=55).

- **Ctenodactylus gundi et *Atlantoxerus getulus***

Les restes de *Ctenodactylus gundi* ne sont attestés, à ce stade de notre étude, que dans l'unité *MSA*-OS. Parmi les 1112 restes fossiles analysés du goundi d'Ifri n'Ammar (Tab. 83), les humérus sont les éléments les plus abondants (97,41%), suivis des fémurs (50,43 %), des maxillaires (45,25 %) des pelvis (36,2%), des ulnas (35,34%), des mandibules (34,91%) et des calcanéums (30,17%). Les éléments squelettiques les moins représentés (PR< à 5%) comprennent les dents isolées, les radius, les côtes + sacrum, l'autopode (les phalanges +

métapodes) ainsi que les vertèbres. La représentation anatomique de cette espèce à Ifri n'Ammar montre une bonne conservation des os longs et des os crâniens (maxillaires et mandibules).

| | NR *Ctenodactylus gundi*[1] | %PR *Ctenodactylus gundi* | NR *Atlantoxerus getulus* | %PR *Atlantoxerus getulus*[2] |
|---|---|---|---|---|
| Mdb. | 81 | 34,91 | 15 | 83,33 |
| Max. | 105 | 45,25 | 16 | 88,88 |
| Inc. | 26 | 5,6 | 3 | 8,33 |
| Mol. | 26 | 1,86 | 0 | 0 |
| Fem. | 117 | 50,43 | 10 | 55,55 |
| Tib. | 74 | 31,89 | 0 | 0 |
| Pel. | 84 | 36,2 | 0 | 0 |
| Calc. | 70 | 30,17 | 2 | 11,11 |
| Tal. | 5 | 2,15 | 0 | 0 |
| Hum. | 226 | 97,41 | 12 | 66,66 |
| Rad. | 5 | 2,15 | 0 | |
| Uln. | 82 | 35,34 | 0 | |
| Scap. | 31 | 13,36 | 0 | 0 |
| C+S. | 33 | 1,18 | 0 | 0 |
| M+P. | 49 | 0,54 | 0 | 0 |
| Vert. | 198 | 3,16 | 0 | 0 |
| PR moyen | | 24,47 | - | - |
| Total NR | 1212 | - | 58 | - |
| NMI | 116 | - | 9 | - |
| % pc/c 1 [(fémurs+ tibias + humérus + radius + ulna) ×(8)/ (mandibules + maxillaires + molaires) x (5)] x 100 | - | 380.37 | - | - |
| % pc/c 2 (fémurs+ humérus/ mandibules + maxillaires) x 100 | - | 184.40 | - | - |
| % (tibias + ulnas/fémurs + humérus) | - | 0.45 | - | - |

**Tab. 83.** Représentation anatomique de *Ctenodactylus gundi* dans *MSA*-OS (*Upper* OS et *Lower* OS) : Nombre d'éléments identifiés (NR) et leur pourcentage de représentation (PR, %). PR calculé pour chaque élément selon Dodson & Wexlar, 1979 ; NMI calculé d'après l'élément anatomique le mieux représenté : l'humérus pour *Ctenodactylus gundi*, et le maxillaire pour *Atlantoxerus getulus.*

[1]*Ctenodactylus gundi* n'a été identifié, à ce jour, que dans l'unité *MSA*-OS.

[2]Le NR d'*Atlantoxerus getulus* concerne uniquement l'unité *MSA*-OS ; dans l'unité *MSA*-OI, *A. getulus* n'est représenté que par deux restes dentaires (une mandibule et une molaire).

Les résultats des indices évaluant les relations entre les éléments du crâne et les éléments post-crâniens ont montré une sous-représentation des éléments crâniens (% pc/c 1=380.37% et % pc/c 2=184.40%). Ces valeurs indiquent une perte d'éléments crâniens et une faible représentation des molaires isolées (Tab. 83).

Le pourcentage de représentation des éléments squelettiques du goundi est relativement faible à Ifri n'Ammar (PR moyen = 24%), pouvant être comparé à celui observé dans les coprocoenoses actuelles de rapaces diurnes tels que *Falco tinnunculus* (PR moyen entre 21 et 42 ; Andrews, 1990 : tableau 2.4), *Elanus caeruleus* (28% ; Souttou *et al.*, 2012 : tableau 11) ou de petits carnivores comme *Genetta genetta* (27% ; Andrews, 1990 : annexe tableau 13).
Le rapport entre les membres distaux (tibias + ulnas) et les membres proximaux (fémurs + humérus) est de 0,45 (Tab. 83), suggérant une préservation préférentielle des os des membres proximaux par rapport à ceux des membres distaux.
L'espèce *Atlantoxerus getulus* n'est représentée que par un nombre restreint d'éléments osseux dans l'unité *MSA*-OS (n = 58), composés principalement de restes crâniens (Tab. 83), d'humérus, de fémurs et de quelques calcanéums. Dans l'unité *MSA*-OI, l'écureuil n'est attesté que par deux restes dentaires : une mandibule et une molaire.

- **Lagomorphes**

Les lagomorphes représentent 8% de l'assemblage de petits vertébrés dans l'unité OS et seulement 3% dans l'unité OI (Figs. 101 et 104). Le profil obtenu pour les deux unités, OS et OI (Fig. 108), montrent que les calcanéums (100 % pour OS et 83% pour OI), les scapulas, les fémurs et les humérus sont bien représentés. Les éléments squelettiques les moins représentés comprennent les dents isolées, les ulnas, les côtes + sacrum, l'autopode (les phalanges + métapodes) ainsi que les vertèbres (Tab. 84).

Les valeurs obtenues pour le PR moyen pour l'unité OS (28,4%) et pour l'unité OI (19,7%) sont comparables à celles obtenues pour les autres espèces de petits mammifères provenant de ces deux unités, représentant respectivement 25 % (unité OS) et 20 % (unité OI).
Les restes de l'unité OI, peu nombreux, ne permettent pas de déduire clairement l'implication d'un prédateur spécifique uniquement à partir du pourcentage de représentation. En revanche, pour l'unité OS, l'analyse montre une bonne représentation des éléments post-crâniens par rapport aux crâniens, avec un pourcentage de représentation (PR) moyen inférieur à celui observé chez les rapaces nocturnes. Les valeurs obtenues suggèrent des similitudes avec ce qui est typiquement observé dans les coprocoenoses de rapaces diurnes et de carnivores.

L'unique étude taphonomique menée sur un assemblage de lagomorphes au Maroc concerne celui de la grotte d'El Harhoura 1, datant du Pléistocène supérieur (Aouraghe *et al.*, 2012). Cette étude apporte des informations importantes sur les agents responsables de l'accumulation des restes osseux de léporidés sur ce site archéologique. Les carnivores y ont joué un rôle majeur, tandis que l'impact humain, s'il existe, paraît minime, comme l'indique l'absence de traces de découpe sur les restes osseux livrés par ce site. Les restes de lagomorphes, principalement constitués d'adultes, montrent une dominance des os longs tels que les tibias, les fémurs et les humérus (Aouraghe *et al.*, 2012). Le pourcentage d'éléments proximaux (humérus et fémurs) est plus élevée que celui des éléments distaux (radius et

tibias), ce qui, selon Andrews (1990), serait caractéristique de l'activité d'un carnivore tel que les canidés (renard ou chacal), les félins (chat sauvage, caracal) ou les hyènes (Callou, 2000 ; Gennouni, 2001 ; Cochard, 2004 ; Aouraghe *et al*., 2012).
A Ifri n'Ammar, le rapport entre les membres distaux (tibias + ulnas) et les membres proximaux (fémurs + humérus) est de 0,37 (Tab. 84), suggérant une préservation préférentielle des os des membres proximaux par rapport à ceux des membres distaux.

Les proportions postcrâniennes-crâniennes ont été évaluées à l'aide des indices pc/c1 et pc/c2. Les valeurs respectives de ces indices, 250 % et 200 %, indiquent une perte des éléments crâniens.

| | **Unité OS/NR** | **PR%** | **Unité OI /NR** | **PR%** |
|---|---|---|---|---|
| Mandibules | 10 | 38,46 | 0 | 0 |
| Maxillaires | 2 | 7,69 | 1 | 16,66 |
| Incisives | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Molaires | 11 | 7,05 | 2 | 5,55 |
| Fémurs | 17 | 65,38 | 2 | 33,33 |
| Tibio-fibula | 8 | 30,76 | 1 | 16,66 |
| Pelvis | 13 | 50 | 1 | 16,66 |
| Calcanéum | 26 | 100 | 5 | 83,33 |
| Talus | 12 | 46,15 | 0 | 0 |
| Humérus | 7 | 26,92 | 4 | 66,66 |
| Radius | 3 | 11,53 | 1 | 16,66 |
| Ulna | 1 | 3,83 | 0 | 0 |
| Scapula | 12 | 46,15 | 2 | 33,33 |
| Côtes+Sacrum | 5 | 1,6 | 0 | 0 |
| Métapodes+Phalanges | 143 | 14,1 | 13 | 5,55 |
| Vertèbres | 34 | 4,84 | 3 | 1,85 |
| **NR total** | **304** | _ | **35** | _ |
| **P.R moyen** | _ | **28,40** | _ | **19,74** |
| **NMI** | **13** | _ | **3** | _ |
| % pc/c 1 [(fémurs+ tibias + humérus + radius + ulna) ×(8)/ (mandibules + maxillaires + molaires) x (5)] x 100 | **_** | **250,43** | _ | _ |
| % pc/c 2(fémurs+ humérus/ mandibules + maxillaires) x 100 | _ | **200** | _ | _ |
| % (tibias + ulnas / fémurs + humérus) | _ | **0,37** | _ | _ |

**Tab. 84.** Nombre de restes (NR) et pourcentages de représentation des éléments squelettiques (PR,%) de lagomorphes des unités OS et OI (*MSA*) de l'abri Ifri n'Ammar . PR calculé pour chaque élement selon Dodson & Wexlar, 1979 ; NMI calculé d'après l'élément anatomique le mieux représenté : le calcanéum.

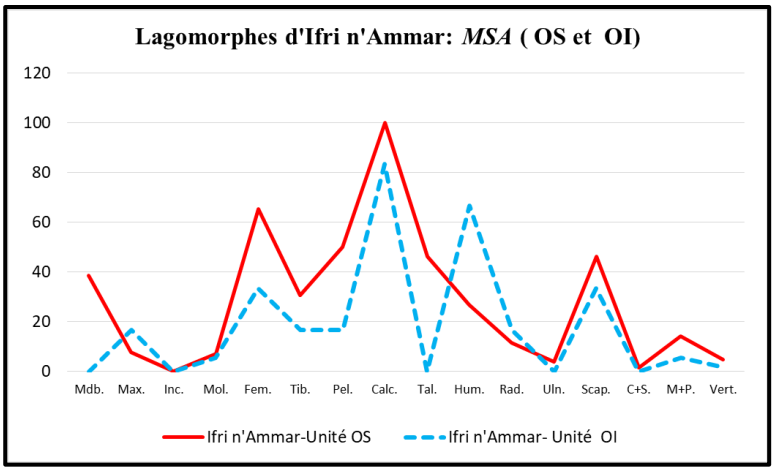



**Fig. 108.** Comparaison des profils de représentation anatomique des restes de lagomorphes des unités OS et OI de l'abri Ifri n'Ammar.

### IV.1.3 Fragmentation

#### -Micromammifères

Les assemblages de micromammifères du site d'Ifri n'Ammar présentent un taux élevé de fragmentation, avec des os longs fragmentés à hauteur de 50 % à 93 % dans l'unité OS, et de 92 % à 100 % dans l'unité OI (Tab. 86, Fig. 109). Les extrémités distales des humérus et des tibias, ainsi que les extrémités proximales des ulnas et des fémurs, sont bien représentées dans les deux unités.

Les os crâniens des micromammifères sont fortement fragmentés. La majorité des arcs zygomatiques des maxillaires sont fracturés. Les mandibules, quant à elles, sont extrêmement fragmentées : certaines ne conservent que la partie antérieure avec le diastème et la cavité alvéolaire de l'incisive, tandis que d'autres sont dépourvues de leur partie postérieure (Tab. 85).

Les maxillaires et les mandibules présentent des pertes importantes de molaires et d'incisives. Dans l'unité OS, les pourcentages de dents isolées sont particulièrement faibles, tandis que dans l'unité OI, le pourcentage de molaires isolées est très élevé, et celui des incisives isolées atteint 100 % (Tab. 85). Cette surreprésentation des incisives pourrait également s'expliquer par une destruction complète des mandibules et des molaires.

Le taux élevé de fragmentation des éléments postcrâniens dans les unités OS et OI d'Ifri n'Ammar (Tab. 87) pourrait être comparé aux valeurs observées dans les assemblages actuels produits par des rapaces diurnes et de petits carnivores (Andrews, 1990 : tableau 3.3). Parmi les assemblages actuels de rapaces nocturnes, certaines chouettes, comme la chouette chevêche (*Athene noctua*) et la chouette hulotte (*Strix aluco*), présentent également un niveau de fragmentation significatif pour certains os longs (Tab. 87), bien que celui-ci demeure inférieur à celui observé dans l'assemblage des os longs d'Ifri n'Ammar.

Ainsi, l'étude de la fragmentation des assemblages osseux de petits mammifères provenant de l'abri Ifri n'Ammar pourrait être attribuée à l'action d'un ou de plusieurs prédateurs. Cependant, la fragmentation des restes osseux ne se limite pas à la prédation : elle peut également résulter de divers processus post-dépositionnels, tels que l'altération climatique (*weathering*), le piétinement (*trampling*), la chute de gros blocs issus des parois des grottes, le compactage des sédiments, la bioturbation, ou encore les méthodes de collecte et de tamisage des sédiments (Denys, 1985 ; Andrews, 1990 ; Smoke & Stahl, 2004 ; Hanquet, 2011) qui ont probablement masqué le siganl initial laissé par la prédation.

| | Unité OS | | Unité OI |
|---|---|---|---|
| | *Upper* OS | *Lower* OS | |
| **Fragmentation crâne** | | | |
| % crâne entier | 0 | 0 | 0 |
| % maxillaire avec zygomatique | 0 | 34,61 | 12,5 |
| % perte molaire/maxillaire | 66,66 | 68 | 70,83 |
| % perte incisives/maxillaire | 0 | 73,07 | 100 |
| **Fragmentation mandibule** | | | |
| % mandibule entière | 0 | 0 | 0 |
| % perte molaires | 63,38 | 67,57 | 82,60 |
| % perte incisives | 48 | 59,25 | 95,65 |
| **Dents isolées** | | | |
| % molaires isolées | 1,92 | 9 | 93,24 |
| % incisives isolées | 33,33 | 47,79 | 100 |
| **Fragmentation dents** | | | |
| % Molaires isolées cassées | 0 | 22,22 | 28,98 |
| % Molaires *in situ* cassées | 16,66 | 10,89 | 31,57 |
| % Incisives isolées cassées | 0 | 34,37 | 79,51 |
| % Incisives *in situ* cassées | 0 | 21,95 | - |

**Tab. 85.** Fragmentation des crânes et des mandibules de micromammifères (sans les restes de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlantoxerus getulus*) et représentation des dents isolées (%) dans les unités stratigraphiques OS (*Upper* OS, *Lower* OS) et OI.

| | | **Unité OS** | | | | **Unité OS** | | **Unité OI** | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | *Upper* OS | | *Lower* OS | | *Upper* OS et *Lower* OS associés | | *Lower* OI | |
| | | N | PF% | N | PF% | N | PF% | N | PF% |
| **Humérus** | **Entiers** | 9 | **52,94** | 36 | **49,31** | 45 | **50** | 0 | **0** |
| | **Fragmentés** | 8 | **47,05** | 37 | **50,68** | 45 | **50** | 7 | **100** |
| | partie proximale | 3 | 17,64 | 6 | 8,21 | 9 | 10 | 0 | 0 |
| | diaphyse | 0 | 0 | 7 | 9,58 | 7 | 7,77 | 0 | 0 |
| | partie distale | 5 | 29,41 | 24 | 32,87 | 29 | 32,22 | 7 | 100 |
| | **Total** | **17** | **100,00** | **73** | **100,00** | **90** | **100,00** | **7** | **100** |
| **Ulnas** | **Entiers** | 1 | **33,33** | 2 | **6,89** | 3 | **9,37** | 1 | **7,69** |
| | **Fragmentés** | 2 | **66,66** | 27 | **93,10** | 29 | **90,62** | 12 | **92,30** |
| | partie proximale | 2 | 66,66 | 24 | 82,75 | 26 | 81,25 | 11 | 84,61 |
| | diaphyse | 0 | 0 | 3 | 10,34 | 3 | 9,37 | 1 | 7,69 |
| | partie distale | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | **Total** | **3** | **100,00** | **29** | **100,00** | **32** | **100,00** | **13** | **100** |
| **Fémurs** | **Entiers** | 9 | **33,33** | 25 | **24,50** | 34 | **26,35** | 1 | **4,54** |
| | **Fragmentés** | 18 | **66,66** | 77 | **75,49** | 95 | **73,64** | 21 | **95,45** |
| | partie proximale | 13 | 48,14 | 67 | 65,68 | 80 | 62,01 | 16 | 72,72 |
| | diaphyse | 3 | 11,11 | 6 | 5,88 | 9 | 6,97 | 1 | 4,54 |
| | partie distale | 2 | 7,40 | 4 | 3,92 | 6 | 4,65 | 4 | 18,18 |
| | **Total** | **27** | **100,00** | **102** | 100,00 | **129** | **100,00** | **22** | **100,00** |
| **Tibias** | **Entiers** | 1 | **9,09** | 5 | **6,25** | 6 | **6,59** | 1 | **4,16** |
| | **Fragmentés** | 10 | **90,90** | 75 | **93,75** | 85 | **93,40** | 23 | **95,83** |
| | partie proximale | 6 | 54,54 | 27 | 33,75 | 33 | 36,26 | 7 | 29,16 |
| | diaphyse | 1 | 9,09 | 5 | 6,25 | 6 | 6,59 | 2 | 8,33 |
| | partie distale | 3 | 27,27 | 43 | 53,75 | 46 | 50,54 | 14 | 58,33 |
| | **Total** | **11** | **100,00** | **80** | **100,00** | **91** | **100,00** | **24** | **100,00** |

**Tab. 86.** Nombre (N) et pourcentages de fragmentation (PF %) des os longs de micromammifères (sans les restes de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlantoxerus getulus*) dans les unités OS et OI d'Ifri n'Ammar. (PF = Nombre d'os fragmentés / Nombre total d'os × 100, calculé d'après Dodson & Wexlar, 1979 ; Denys, 1985).

| | | Unité OS | Unité OI | Chouette effraie, *Tyto alba* | Hibou moyen duc , *Asio otus* | Hibou grand duc , *Bubo bubo* | Chouette hulotte, Strix aluco | Chouette chevêche, *Athena noctua* | Faucon crécerelle, *Falco tinnunculus* | Busard Saint-Martin, *Circus cyaneus* | *Genette, Genetta genetta* | Renard roux, *Vulpes vulpes* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | entiers | 50 | 0 | 99 | 96 | 82 | 53 | 33 | 44 | 22 | 33 | 0 |
| Humérus | fragmentés | 50 | 100 | 1 | 4 | 18 | 47 | 63 | 56 | 78 | 67 | 100 |
| | entiers | 9,37 | 7,69 | 97 | 95 | 97 | 69 | 100 | 32 | 60 | 54 | 0 |
| Ulna | fragmentés | 90,62 | 92,3 | 3 | 5 | 3 | 31 | 0 | 68 | 40 | 46 | 100 |
| | entiers | 26,35 | 4,54 | 97 | 96 | 83 | 52 | 12 | 20 | 20 | 12 | 0 |
| Fémur | fragmentés | 73,64 | 95,45 | 3 | 4 | 17 | 48 | 88 | 79 | 80 | 88 | 100 |
| | entiers | 6,59 | 4,16 | 98 | 93 | 86 | 85 | 33 | 31 | 22 | 57 | 0 |
| Tibia | fragmentés | 93,4 | 95,83 | 2 | 7 | 14 | 15 | 66 | 68 | 77 | 43 | 100 |

**Tab. 87.** Pourcentages de fragmentation des os longs de micromammifères (sans les restes de *Ctenodactylus gundi et* d'*Atlantoxerus getulus*) dans les unités OS et OI (*MSA*) d'Ifri n'Ammar, comparés à ceux des micromammifères présents dans les coprocoenoses de prédateurs actuels (d'après Andrews, 1990).

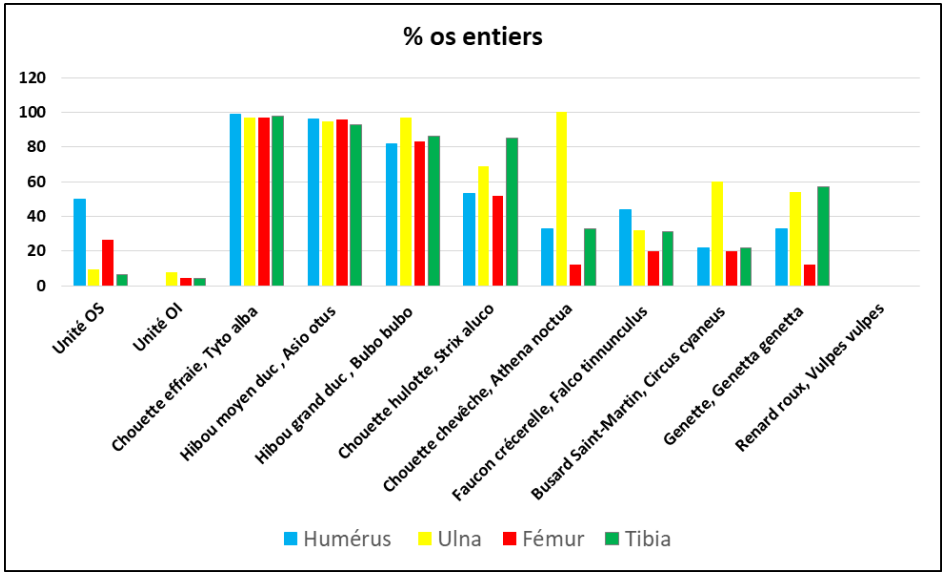



**Fig. 109.** Degré de fragmentation des os longs de micromammifères (humérus, ulna, fémur, tibia) dans les unités OS et OI d'Ifri n'Ammar, comparé à celui observé chez différents prédateurs (rapaces nocturnes, rapaces diurnes et carnivores). Références : voir tableau 87.

### - *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus*

La fragmentation des os du crâne est importante (Tab. 88). Seul un crâne avec les deux maxillaires est récupéré en entier et la plupart des arcs zygomatiques des maxillaires sont brisés. Les mandibules sont également très fragmentées (PF=100%), certaines ne possédant pas la partie postérieure, tandis que d'autres ne comprennent que la partie antérieure avec le diastème et la cavité alvéolaire de l'incisive.

Les maxillaires et les mandibules présentent des pertes significatives de molaires et d'incisives (Tab. 88), et le nombre de dents isolées est extrêmement faible.

| | *Ctenodactylus gundi* | | *Atlantoxerus getulus* | |
|---|---|---|---|---|
| | N | % | N | % |
| **Fragmentation crâne** | | | | |
| crâne entier | 1 | 1,02 | 0 | 0 |
| maxillaire avec zygomatique | 22 | 22,44 | 2 | 12,5 |
| maxillaire sans zygomatique | 76 | 77,55 | 14 | 87,5 |
| perte molaire/maxillaire | 169 | 57, 48 | 56 | 70 |
| perte incisives/maxillaire | 91 | 92, 82 | 16 | 100 |
| **Fragmentation mandibule** | | | | |
| mandibule entière | 0 | 0 | 0 | 0 |
| perte molaires | 155 | 77,11 | 35 | 58,33 |
| perte incisives | 52 | 77,61 | 27 | 87,09 |
| **Dents isolées** | | | | |
| molaires isolées | 26 | 8,02 | 1 | 1,09 |
| incisives isolées | 26 | 18,18 | 3 | 11,11 |

**Tab.88.** Fragmentation des crânes et des mandibules de de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlantoxerus getulus* et représentation des dents isolées (%) dans l'unité stratigraphique OS.

Les os post-crâniens présentent également une fragmentation significative (Tab. 89), avec peu d'éléments retrouvés intacts. Parmi les plus fragmentés figurent les fémurs, les tibias et les ulnas, dont le taux de fragmentation dépasse 80 %. En revanche, les humérus, bien que largement fragmentés, sont représentés par 33 % d'os complets.
Les schémas de fragmentation de ces os longs indiquent que les extrémités robustes étaient préférentiellement préservées, notamment les humérus distaux, les ulnas proximaux, les fémurs proximaux et les tibias distaux.

Les taux élevés de fragmentation observés sur les éléments crâniens et post-crâniens du *Ctenodactylus gundi* à Ifri n'Ammar sont comparables à ceux rapportés par Andrews (1990 : tableau 3.3) pour des assemblages actuels associés à des rapaces diurnes, tels que le Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) et le Busard Saint-Martin (*Circus cyaneus*), ainsi qu'à ceux produits par de petits carnivores comme le Renard roux (*Vulpes vulpes*) et la Martre des pins (*Martes martes*).

Par ailleurs, plusieurs études (e.g., Crandall & Stahl, 1995 ; Dewar & Jerardino, 2007) considèrent l'homme comme un prédateur de catégorie 5, au même titre que les carnivores (Andrews, 1990). Étant donné que la consommation du goundi par l'homme est attestée à Ifri n'Ammar (Mouhsine *et al*., 2024), une part de la fragmentation des ossements de cette espèce, ainsi que la perte de certains éléments post-crâniens, pourrait également résulter d'activités

anthropiques telles que la boucherie, la cuisson ou la consommation (Medina *et al*., 2012 ; Stahl, 1982, 1996).

En outre, les molaires de *Ctenodactylus gundi* sont dépourvues de racines dentaires, ce qui pourrait expliquer la facilité de l'extraction de ces dents de leurs alvéoles, d'où la perte importante de dents observée dans l'échantillon étudié de cette espèce. Le nombre extrêmement faible de dents isolées peut être attribué à la méthode de collecte et de tamisage des restes, introduisant un biais potentiel qui complique l'interprétation des pourcentages obtenus pour les dents isolées (Tab.88). Les facteurs contribuant à une fragmentation élevée, selon plusieurs études (e.g., Andrews, 1990 ; Smoke & Stahl, 2004 ; Hanquet, 2011), comprennent aussi l'altération due aux conditions climatiques, la chute de gros éléments de parois dans les grottes, l'enfouissement et le compactage des sols, le piétinement, ainsi que les techniques de collecte et de tamisage des sédiments lors de la fouille.

| | **Unité OS** | |
|---|---|---|
| | N | PF% |
| **Humérus entiers** | **76** | **33.62** |
| **Humérus fragmentés** | **150** | **66,37** |
| partie proximale | 45 | 19.91 |
| diaphyse | 27 | 11.94 |
| partie distale | 78 | 34.51 |
| **Total** | **226** | 100.00 |
| **Ulnas entiers** | **16** | **19.51** |
| **Ulnas fragmentés** | **66** | **80.48** |
| partie proximale | 64 | 78.04 |
| diaphyse | 2 | 2.43 |
| partie distale | 0 | 0 |
| **Total** | **82** | 100.00 |
| **Fémurs entiers** | **10** | **8.54** |
| **Fémurs fragmentés** | **107** | **91,45** |
| partie proximale | 63 | 53,84 |
| diaphyse | 4 | 3.41 |
| partie distale | 40 | 34,18 |
| **Total** | **117** | 100.00 |
| **Tibias entiers** | **7** | **9.45** |
| **Tibias fragmentés** | **67** | **90.54** |
| partie proximale | 19 | 25.67 |
| diaphyse | 3 | 4.04 |
| partie distale | 45 | 60.81 |
| **Total** | **74** | 100.00 |

**Tab. 89.** *Ctenodactylus gundi* : nombre (N) et pourcentages de fragmentation (PF %) des éléments postcrâniens dans l'unité OS du *MSA* d'Ifri n'Ammar. (PF = Nombre d'os fragmentés / Nombre total d'os × 100, calculé d'après Dodson & Wexlar, 1979 ; Denys, 1985).

Concernant *Atlantoxerus getulus*, les restes crâniens analysés (mandibules et maxillaires réunis, n = 31) sont peu nombreux, mais montrent un taux de fragmentation important (Tab. 88). En effet, la majorité des maxillaires présentent une perte des arcs zygomatiques, tandis que les mandibules sont souvent incomplètes, avec une absence fréquente des molaires et des incisives.

Ce degré de fragmentation, bien que difficile à quantifier précisément en raison de la faiblesse de l'échantillon, suggère un profil taphonomique peut être comparable à celui observé pour *Ctenodactylus gundi*, avec une altération potentiellement liée à des processus de prédation ou à des facteurs post-dépositionnels.

Les seuls os longs attribués à l'écureuil *Atlantoxerus getulus* comprennent 12 humérus et 10 fémurs. Parmi eux, seuls 4 humérus et 1 fémur sont complets. Les autres fragments correspondent principalement aux extrémités distales des humérus et aux parties proximales des fémurs.

- **Lagomorphes**

Le nombre de restes crâniens (maxillaires et mandibules) attribués aux lagomorphes est très limité, et la plupart d'entre eux ne conservent pas de molaires, celles-ci s'étant probablement déchaussées de leurs alvéoles lors des fouilles ou du tri du matériel. L'unité OS a livré quelques fragments d'os longs (humérus, ulna, radius, fémur et tibia), présentant un taux de fragmentation élevé (Tab. 84). En effet, seul un tibia appartenant à un jeune individu a été retrouvé intact, tandis que les autres os longs se limitent à des épiphyses proximales ou distales.

### IV.1.4 Digestion

#### - Micromammifères

La digestion des restes osseux dans les assemblages osseux constitue le critère diagnostique le plus fiable pour identifier les prédateurs à partir des os de leurs proies, bien que la distinction de toutes les espèces de prédateurs ne soit pas toujours possible (Andrews, 1990 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 2016).

À Ifri n'Ammar, les taux de digestion des incisives et des molaires sont relativement faibles pour l'unité OS et moyens pour l'unité OI (Fig. 110. Tab. 90). Dans l'unité OS, les incisives isolées montrent une digestion significativement plus élevée que les molaires, avec des traces de digestion allant généralement de légères à modérées. Pour l'unité OI, les taux moyens de digestion sont de 61 % pour les incisives et de 37 % pour les molaires. Les incisives présentent des grades de digestion variant de légère à modérée, tandis que parmi les molaires *in situ*, 52 % montrent une digestion, dont 26 % présentent un grade fort, en particulier pour *Crocidura* (Fig. 110. g).

Le pourcentage de fémurs digérés dépasse 80 % dans les deux unités OS et OI à Ifri n'Ammar (Tab. 91). En analysant les degrés de digestion des fémurs, on observe une gamme de grades allant de légers à forts, avec une prédominance des grades légers dans l'unité OS (Fig. 111). Cette variation dans les degrés de digestion entre les restes dentaires et les os post-crâniens souligne l'importance de considérer l'ensemble des éléments étudiés pour obtenir une vue d'ensemble du processus de digestion dans chaque unité archéologique du site Ifri n'Ammar.

Dans l'unité OS, bien que les pourcentages et l'intensité de digestion soient relativement faibles, ils semblent supérieurs à ceux observés chez les prédateurs actuels de catégorie 1 et 2 tels que *Tyto alba* ou *Asio otus* (Tab. 92). Les niveaux de digestion des incisives et des molaires peuvent être comparés à ceux observés chez certains rapaces nocturnes comme la chouette hulotte (*Strix aluco*) et le hibou grand-duc (*Bubo bubo*), correspondant à une catégorie de digestion 3 selon Andrews (1990), ainsi qu'à la chouette chevêche (*Athene noctua*), correspondant à une catégorie

de digestion 3-4 d'après la même source. En revanche, les petits carnivores comme *Genetta genetta* (viverridés) et *Martes martes* (mustélidés) montrent des pourcentages de digestion faibles, mais avec des degrés de digestion souvent forts (Fernandez-Jalvo *et al*., 2016).

L'unité OI se distingue par un pourcentage et une intensité de digestion relativement plus élevés que ceux observés dans l'unité OS, notamment avec les molaires *in situ* affichant un grade de digestion fort de 26 % (appartenant à *Crocidura*). Ces valeurs peuvent correspondre à un prédateur de la catégorie 3-4, tel qu'*Athene noctua* (rapace nocturne) et sont comparables à des petits carnivores mammaliens comme *Genetta genetta* et *Vulpes vulpes*.

Les taux élevés de digestion observés pour les têtes fémorales dans les deux unités du *MSA* sont comparables à ceux enregistrés chez les rapaces diurnes de la catégorie 4, comme le Faucon crécerelle (*Falco tunnunculus*) et l'Élanion blanc (*Elanus caeruleus*), voire supérieurs à certains pourcentages obtenus pour les petits mammifères carnivores de la catégorie 5 (Andrews, 1990). Parmi les rapaces nocturnes, *Athene noctua*, présente également un degré de digestion des fémurs qui est important (66%, Tab. 92).

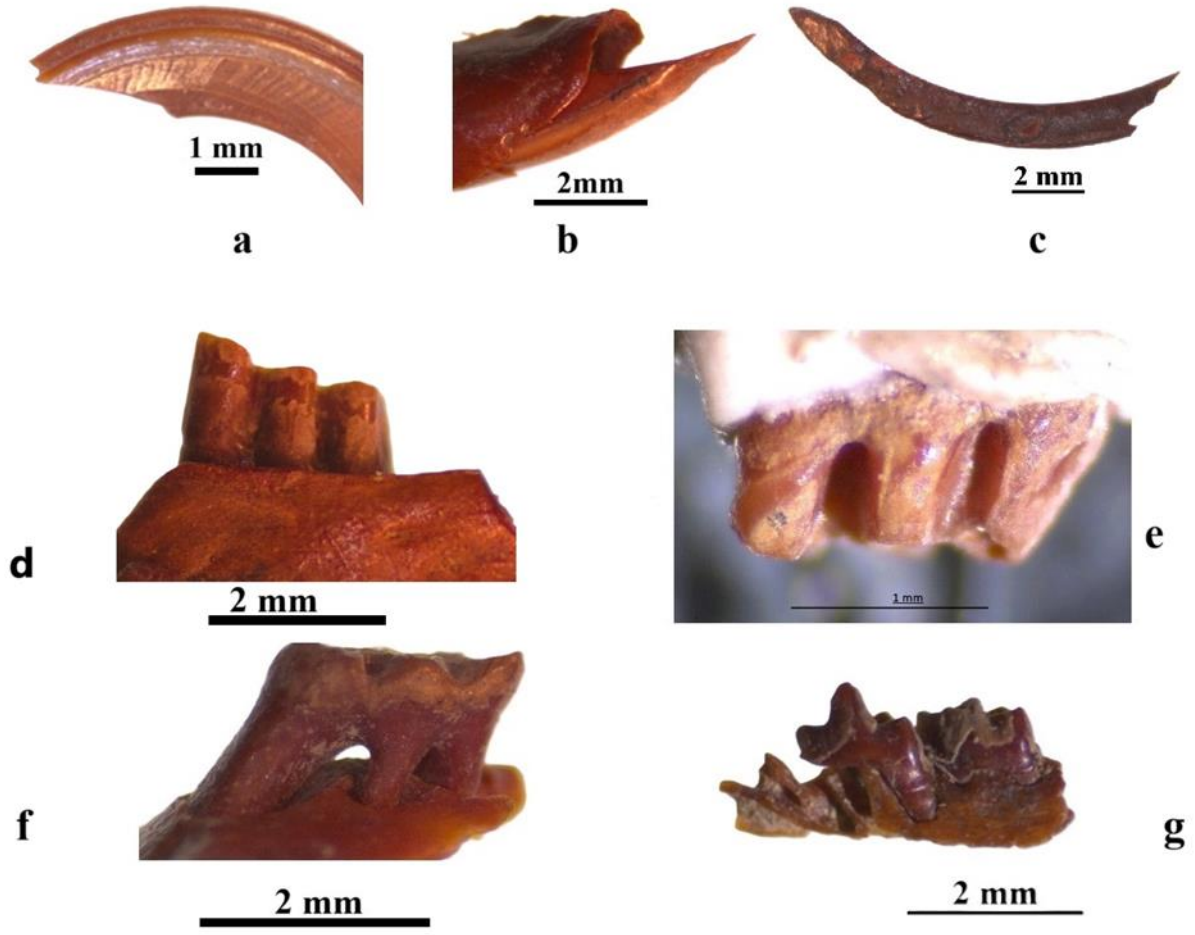



**Fig. 110.** Exemples des traces de digestion sur des incisives et des molaires des petits mammifères des niveaux *MSA* d'Ifri n'Ammar. a) Incisive supérieure de gerbillidé (IA03-K12-38-*MSA*-OS), absence de digestion ; b) incisive inférieure de *Meriones* (IA13-O12-60- *MSA*-OS), digestion légère ; c) incisive inférieure (IA03-K12-36- *MSA*-OS), digestion forte ; d) $M_1$ gauche de *Meriones* (IA13-O12-62- *MSA*-OS), Digestion légère ; e) $M^1$ de G*erbillus*

*campestris* (IA03-K12-36- *MSA*-OS), digestion forte ; f) $M^1$ de gerbillidé (IA03-K12-36-*MSA*-OS) digestion modérée ; g) mandibule gauche de *Crocidura* (IA22-M14-125-*MSA*-OI), digestion extrême.

| **Pourcentage digestion %** | **Unité OS** | ***Lower* OI** |
|---|---|---|
| **% incisives** | | |
| **Incisives isolées** | | |
| Pas de digestion | 37,5 | 38,18 |
| Digestion légère | 37,5 | 38,18 |
| Digestion moyenne | 25 | 18,18 |
| Digestion forte | 0 | 5,45 |
| Total digestion | **62,5** | **61,81** |
| | | |
| **Incisives *in situ*** | | |
| Pas de digestion | 76,36 | - |
| Digestion légère | 21,81 | - |
| Digestion moyenne | 1,81 | - |
| Digestion forte | 0 | - |
| Total digestion | **23,63** | - |
| | | |
| **total incisives** | | |
| Pas de digestion | 56,93 | 38,18 |
| Digestion légère | 29,65 | 38,18 |
| Digestion moyenne | 13,40 | 18,18 |
| Digestion forte | 0 | 5,45 |
| **total incisives digérées** | **43,06** | **61,81** |
| **Catégorie de prédateur (incisives)** | **3** | **4-5** |
| **%molaires** | | |
| **Molaires isolées** | | |
| Pas de digestion | 68,42 | 78,26 |
| Digestion légère | 26,31 | 13,04 |
| Digestion moyenne | 5,26 | 5,79 |
| Digestion forte | 0 | 2,89 |
| Total digestion | **31,57** | **21,73** |
| | | |
| **Molaires *in situ*** | | |
| Pas de digestion | 70,07 | 47,36 |
| Digestion légère | 22,04 | 21,05 |
| Digestion moyenne | 6,29 | 5,26 |
| Digestion forte | 1,57 | 26,31 |
| Total digestion | **29,92** | **52,63** |
| **Total molaires** | | |
| Pas de digestion | 69,24 | 62,81 |
| Digestion légère | 24,17 | 17,04 |
| Digestion moyenne | 5,77 | 5,52 |
| Digestion forte | 0,78 | 14,6 |
| **total molaires digérées** | **30,74** | **37,18** |
| **Catégorie de prédateur (molaires)** | **3** | **3-4** |

**Tab. 90.** Proportion et intensité de la digestion des incisives et des molaires, isolées et *in situ*, de micromammifères : dans les unités stratigraphiques *MSA* (OS et OI).

* Les restes des espèces *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus*, présents dans l'unité OS, n'ont pas été inclus dans ce tableau.

| | Unité OS | | | | Unité OI | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | *Ctenodactylus gundi* | | Autres micromammifères | | Micromammières | |
| Digestion tête de fémur | NR | % | NR | % | NR | % |
| Pas de digestion | 23 | 35,93 | 19 | 16,66 | 3 | 18,75 |
| Digestion légère | 21 | 32,81 | 60 | 52,63 | 5 | 31,25 |
| Digestion moyenne | 2 | 3,12 | 15 | 13,15 | 3 | 18,75 |
| Digestion forte | 18 | 28,12 | 20 | 17,54 | 5 | 31,25 |
| **% de digestion (PD)** | **64** | **64,07** | **114** | **83,33** | **16** | **81,25** |

**Tab. 91.** Proportion et intensité de la digestion des têtes fémorales des micromammifères d'Ifri n'Ammar.

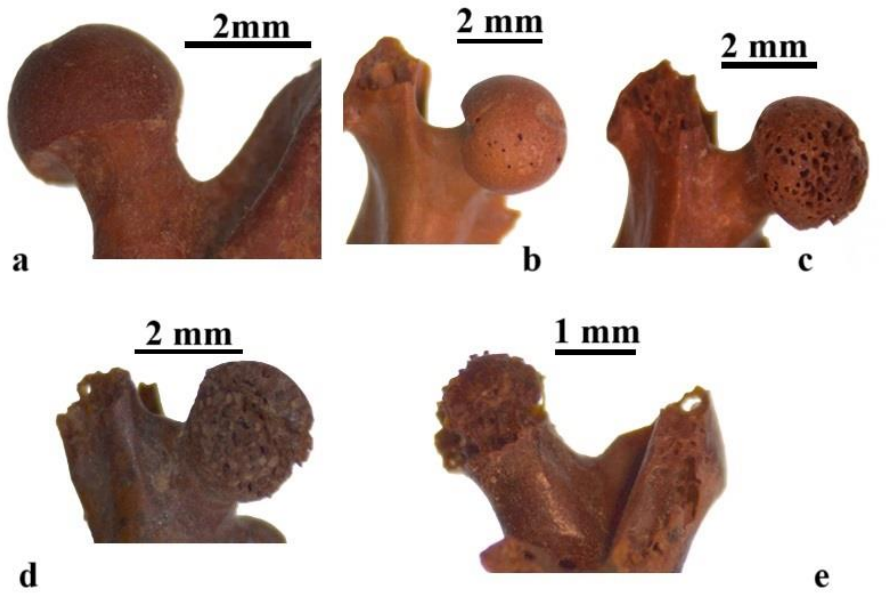



**Fig. 111.** Exemples de traces de digestion sur les têtes fémorales de rongeurs (*MSA*-OS). a) absence de digestion (IA17-O15-83) ; b) digestion légère (IA13-O14-66) ; c) digestion modérée (IA13-P14-67), d) digestion forte (IA17-N12-62) ; e) digestion extrême (IA15-P14-78).

| | % digestion | | | | Digestion fémur | Catégories digestion |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Incisives isolées | Molaires isolées | Incisives *in situ* | Molaires *in situ* | | |
| Assemblage fossile d'Ifri n'Ammar | | | | | | |
| Unité OS | 62,51 | 31,57 | 23,63 | 29,92 | 83,33 | 3-4 ?? (coprocoenose mixte) |
| Unité OI (*Lower* OI) | 61,81 | 21,73 | - | 52,63 | 81,25 | 3-4-5 ?? (coprocoenose mixte) |
| Rapaces nocturnes actuels[1] | | | | | | |
| *Tyto alba* | 5 | 1 | 3,6 | 1,1 | 11 | 1 |
| *Asio flammeus* | 13 | 2 | 7,9 | 1,9 | 11 | 1 |
| *Asio otus* | 27 | 1 | 17,6 | 1,5 | 14 | 1-2 |
| *Strix aluco* | 66 | 22 | 53,8 | 19,2 | 26 | 3 |
| *Bubo bubo* | 48 | 11 | 41,8 | 13,1 | 34 | 3 |
| *Athene noctua* | 73 | 51 | 100 | 42,9 | 66 | 3-4 |
| Rapaces diurnes actuels[1] | | | | | | |
| *Falco tunnunculus* | 60 | 53 | 60,8 | 38 | 82 | 4 |
| *Circus cyaneus* | 100 | 46 | 100 | 41,6 | 66 | 4-5 |
| *Elanus caeruleus* [2] | 63,1 | 77,2 | 36,76 | 77,5 | 87,86 | 4-5 |
| Carnivores actuels[1] | | | | | | |
| *Genetta genetta* | 35 | 15 | 35,2 | 20,4 | 58 | 3 |
| *Vulpes vulpes* | 90 | 70 | 100 | 54,5 | 50 | 5 |
| *Martes martes* | 28 | 24 | 33,3 | 16,7 | 50 | 3-4 |
| *Caracal caracal* [3] | 100 | 100 | | | 95 | 5 |

**Tab. 92.** Proportion et intensité de la digestion des incisives, des molaires (isolées et *in situ*), et des têtes fémorales dans les assemblages des unités OS et OI (*MSA*) d'Ifri n'Ammar ainsi que de différents assemblages de prédateurs actuels. [1] : Andrews, 1990 ; [2] : Souttou *et al*., 2012 ; [3]: Denys et Cochard, 2017 ; *Les restes des espèces *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus*, présents dans l'unité OS, n'ont pas été inclus dans ce tableau.

### -Bilan sur l'origine des accumulations de petits mammifères au *MSA* (unités OS et OI) à Ifri n'Ammar

La présence de nombreuses traces de digestion sur les restes de petits micromammifères, indique que ces assemblages ont été principalement accumulés par des prédateurs. Bien que des terriers aient été identifiés dans le remplissage stratigraphique de l'abri (Klasen *et al*., 2018), et qu'un squelette partiellement complet de *Meriones shawii/grandis*, sans traces de digestion, ait été découvert dans l'unité OS, la possibilité d'une mort naturelle de quelques individus de petits mammifères sur le site semble toutefois limitée. Par ailleurs, l'analyse basée sur les catégories de transport par l'eau (Voorhies, 1969 ; Dodson, 1973 ; Korth, 1979 ; Denys, 1985) ne révèle aucune indication d'un transport hydraulique ayant contribué à l'accumulation des restes osseux (Fig. 107). L'absence de traces de polissage (rounding) liées à l'action de l'eau constitue un indice supplémentaire appuyant cette hypothèse.

Dans les unités OS et OI du niveau *MSA*, la prédation apparaît donc comme la principale cause des accumulations d'os de petits mammifères. Toutefois, aucun élément ne permet d'identifier précisément le ou les prédateurs responsables. Il est probable que plusieurs prédateurs aient contribué à ces accumulations, ce qui expliquerait les signaux taphonomiques mixtes observés sur les restes osseux. Une autre hypothèse envisageable serait que l'accumulation résulte de

l'action d'un prédateur nord-africain dont la signature taphonomique reste encore inconnue ou mal caractérisée.

**L'unité OS** d'Ifri n'Ammar se caractérise par un pourcentage moyen de représentation des éléments squelettiques, comparable à celui observé chez la chouette chevêche (*Athene noctua*) et certains rapaces diurnes tels que l'élanion blanc (*Elanus caeruleus*) et le busard Saint-Martin (*Circus cyaneus*), ainsi que chez de petits carnivores mammaliens. Les éléments crâniens, notamment les mandibules, et les ossements post-crâniens, tels que les fémurs, les tibias et les humérus, sont bien représentés, suivant un modèle analogue à celui constaté chez le hibou grand-duc européen (*Bubo bubo*), la chouette hulotte (*Strix aluco*) et la chouette chevêche (*Athene noctua* ; Andrews, 1990).

L'indice post-crânien/crânien élevé dans cette unité s'explique probablement par la perte de nombreuses molaires isolées, déchaussées des mâchoires, ce qui pourrait être lié aux conditions de collecte et de tamisage. Cela se reflète dans la très faible proportion de molaires isolées (2,46 %, Tabs. 85 et 87). Par ailleurs, les traces de digestion observées sur les incisives et les molaires correspondent aux catégories définies pour certains rapaces nocturnes, s'apparentant à celles de la chouette hulotte (*Strix aluco*) et du hibou grand-duc (*Bubo bubo* ; catégorie 3 selon Andrews, 1990), ainsi qu'à celles de la chouette chevêche (*Athene noctua* ; catégories 3-4 selon Andrews, 1990).

La proportion élevée de têtes fémorales digérées (83 %) indique l'implication probable d'un rapace nocturne particulièrement destructeur, tel que la chouette chevêche (*Athene noctua* ; catégorie 3-4), reconnue pour produire des fréquences élevées d'os digérés (66 %) (Andrews, 1990). Compte tenu du taux significatif d'os digérés dans l'assemblage, une contribution éventuelle de rapaces diurnes, comme le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*, %PD = 82), reste également plausible.

L'assemblage faunique de petits mammifères de l'unité OS comprend à la fois des espèces nocturnes telles que *Mus spretus*, *Meriones shawii/grandis*, *Gerbillus campestris*, *Crocidura russula*, et des espèces diurnes comme *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus*, bien que l'origine de ces dernières semble différente, certaines présentant des indices d'une accumulation majoritairement d'origine humaine. Cette diversité dans les rythmes d'activité des proies suggère une accumulation attribuable soit à un prédateur opportuniste aux mœurs nocturnes et crépusculaires, tel que le Grand-duc (*Bubo bubo*) ou le Renard roux (*Vulpes vulpes*), soit à l'intervention successive de plusieurs types de prédateurs aux comportements variés.

**L'unité OI** d'Ifri n'Ammar se distingue par un faible pourcentage de représentation des restes anatomiques (20,15%) qui pourrait être comparable à celui observé dans les accumulations produites par des rapaces diurnes ou de petits carnivores. Les proportions de digestion observées sur les incisives, les molaires et les têtes fémorales de cette unité pourraient suggérer l'intervention de plusieurs prédateurs. Parmi eux, la chouette chevêche (*Athene noctua*), un rapace nocturne (catégorie de digestion 3-4 selon Andrews, 1990), le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), un rapace diurne (catégorie 4 selon Andrews, 1990), et de petits carnivores mammaliens, comme la genette (*Genetta genetta* ; catégorie 4-5 selon Andrews, 1990 ; Fernando-Jalvo *et al.*, 2016), pourraient avoir contribué à l'accumulation des restes.

L'assemblage faunique de l'unité OI reflète également une variété des modes de vie des proies similaire à celle de l'unité OS, avec des restes de proies nocturnes, notamment *Mus spretus*,

*Meriones shawii/grandis, Gerbillus campestris* et *Crocidura russula*, ainsi que des espèces diurnes, comme *Lemniscomys barbarus* et *Atlantoxerus getulus*.

La présence de l'espèce prédatrice elle-même dans un assemblage fossile n'est pas considérée comme indispensable pour déterminer l'origine de l'accumulation (Andrews, 1990). Cependant, plusieurs espèces de carnivores ont été identifiées à Ifri n'Ammar. Au *MSA*, malgré l'absence d'une étude détaillée des restes de carnivores, *Vulpes vulpes* et *Poecilictis libyca* ont été identifiées dans l'unité OS.

Les proies dominantes identifiées dans les deux unités OS et OI d'Ifri n'Ammar présentent des différences significatives dans leur composition et leur exploitation : Dans l'unité OS (*MSA*), les espèces (autres que *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus*) incluent, par ordre d'abondance, les espèces *Meriones shawii/grandis, Gerbillus campestris, Atlantoxerus getulus, Petrosaltator rozeti, Mus spretus, Crocidura russula, Eliomys munbyanus, Jaculus orientalis* et *Atelerix algirus*. Dans l'unité OI, l'assemblage est dominé par *Crocidura russula*, suivie des espèces, classées par ordre décroissant d'abondance : *Meriones shawii/grandis, Gerbillus campestris, Mus spretus, Eliomys munbyanus, Lemniscomys barbarus* et *Atelerix algirus*.

Des traces de digestion n'ont été observées que sur les incisives et les molaires de certaines espèces, notamment *Mus spretus, Meriones shawii/grandis, Gerbillus campestris* et *Crocidura russula*. En revanche, aucune altération de ce type n'a été relevée sur les restes identifiables de *Lemniscomys barbarus, Eliomys munbyanus, Jaculus orientalis* et *Petrosaltator rozeti*. Bien que la possibilité d'une mort naturelle de quelques individus de petits mammifères sur le site ne puisse être totalement écartée, elle semble toutefois limitée. Il convient de noter également qu'une accumulation liée à une mort naturelle *in situ* (maladie, vieillesse, piégeage) génère généralement des assemblages osseux sans modifications visibles (Andrews, 1990). Il demeure néanmoins plausible que certains de ces taxons aient également servi de proies, mais leur très faible représentation dans l'échantillon ne permet pas de déterminer avec certitude l'agent accumulateur. En revanche, toutes les autres espèces identifiées sur le site d'Ifri n'Ammar sont considérées comme des proies courantes pour la plupart des prédateurs (Stoetzel *et al.*, 2011 ; Denys *et al.*, 2018).

La coexistence d'espèces à activité nocturne et diurne suggère que les prédateurs responsables de l'accumulation des restes fossiles à Ifri n'Ammar étaient actifs aussi bien le jour que la nuit, voire durant les périodes crépusculaires.

Les petits mammifères identifiés dans les deux unités du *MSA*, OS et OI, diffèrent par leur poids (Tab. 62). Ils peuvent être classés en trois catégories :

- **Espèces de petite taille (poids ≤ 100 g) :** *Lemniscomys barbarus, Mus spretus, Gerbillus campestris, Eliomys munbyanus, Crocidura russula* et *Petrosaltator rozeti*.
- **Espèces de taille moyenne (100–200 g) :** *Meriones grandis/Shawii, Jaculus orientalis*
- **Espèces de grande taille (≥ 200 g) :** *Ctenodactylus gundi, Atlantoxerus getulus* et *Atelerix algirus*.

Dans l'unité OS, le poids des espèces abondamment représentées varie de 7 g (*Mus spretus*) à 396 g (*Ctenodactylus gundi*). Dans l'unité OI, les poids oscillent entre 7 g (*Mus spretus*) et 250 g (*Atlantoxerus getulus*). Quant à l'hérisson, *Atelerix algirus*, dont le poids est d'environ 650 g, il est faiblement représenté dans les deux unités.

L'identification des prédateurs responsables des accumulations de micromammifères (à l'exception de *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus*) dans les unités OS et OI d'Ifri n'Ammar demeure complexe. Les accumulations de restes dentaires et osseux semblent résulter d'une coprocoénose mixte, impliquant plusieurs agents prédateurs, probablement appartenant aux catégories 3 et 4 selon la classification d'Andrews (1990), pour les deux unités, et possiblement à la catégorie 5 pour l'unité OI (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo *et al*., 2016). Cela suggère l'intervention probable de rapaces nocturnes comme *Bubo ascalaphus*, de rapaces diurnes tels que le faucon *Falco tinnunculus*, ainsi que de petits carnivores comme *Vulpes vulpes*. Il convient toutefois de noter que la chouette chevêche (*Athene noctua*) ne chasse que de petites proies (insectes, micromammifères, reptiles), et que la genette (*Genetta genetta*) privilégie des proies de moins de 100 g (Stoetzel, 2009 ; Stoetzel *et al*., 2011), ce qui limite leur implication dans l'accumulation de certaines espèces de plus grande taille .

***- Ctenodactylus et Atlantoxerus***

En Afrique du Nord, les deux espèces *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus*, toutes deux des rongeurs diurnes de taille relativement grande, sont rarement retrouvées dans les pelotes de rapaces nocturnes, notamment celles de *Bubo b. ascalaphus* (Denys *et al*., 1996). Les prédateurs identifiés pour *Ctenodactylus gundi* incluent des serpents, de petits carnivores, divers rapaces (Gouat, 1988a ; Seguignes, 1979), ainsi que l'Homme (Gouat, 1991a ; Gouat, 2013 ; Grenot, 1973 ; Louis, 1986 ; Gast, 1969 ; 1986). Quant à l'écureuil terrestre (*Atlantoxerus getulus*), son statut de proie reste peu documenté (Nogales & Medina, 2009), bien qu'il soit régulièrement chassé au Maroc par de jeunes bergers, selon Aulagnier *et al*. (2017).

En raison de l'absence de réferentiels néotaphonomiques issus de pelotes ou de fèces de petits carnivores contenant des restes crâniens et post-crâniens de goundi et d'écureuil, l'évaluation des effets potentiels de la digestion sur les spécimens retrouvés à Ifri n'Ammar repose sur les catégories de digestion décrites dans la méthodologie taphonomique généralement adoptée pour l'étude des fossiles de petits mammifères (e.g., Andrews, 1990 ; Fernandez-Jalvo & Andrews, 1992 ; Fernández *et al*., 2017b ; Montalvo & Fernández, 2019 ; Fernandez-Jalvo *et al*., 2016).

Bien qu'il reste incertain que les dents de ces deux espèces présentent un retard dans l'apparition des signes de corrosion digestive, les observations menées à Ifri n'Ammar indiquent une absence probable de traces de digestion sur les molaires et incisives (Fig. 112. a, b, i). Seules quelques altérations légères, difficilement interprétables, ont été observées sur un nombre limité de molaires de *Ctenodactylus gundi* (Fig. 112. c, d). Les os maxillaires et mandibulaires montrent quant à eux des modifications visibles : arrondi et polissage des bords fracturés, amincissement localisé, ainsi que de petites perforations de la surface corticale (Fig. 112. e). Une incisive d'*Atlantoxerus getulus* présente également une légère altération (Fig. 112. j).

En revanche, des altérations résulatnt de la digestion ont été relevées sur certains restes post-crâniens de *Ctenodactylus gundi*. Plusieurs os montrent une altération avancée de la surface corticale, laissant apparaître l'os spongieux (Fig. 112. f). Les têtes de fémurs (64%, Tab. 94) présentent des degrés variables de digestion (Fig. 112. g, h).

Puisque le poids relativement élevé (supérieur à 200 g) rend improbable l'accumulation de *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus* par des rapaces nocturnes (Denys *et al.*, 1996), leur présence sur le site semble résulter d'une accumulation probablement mixte, d'origine anthropique et/ou liée à des prédateurs non humains. Une accumulation d'origine anthropique

est confirmée et développée plus en détail dans la section consacrée à l'action anthropique (IV.1.6), sans pour autant exclure une contribution éventuelle de carnivores.

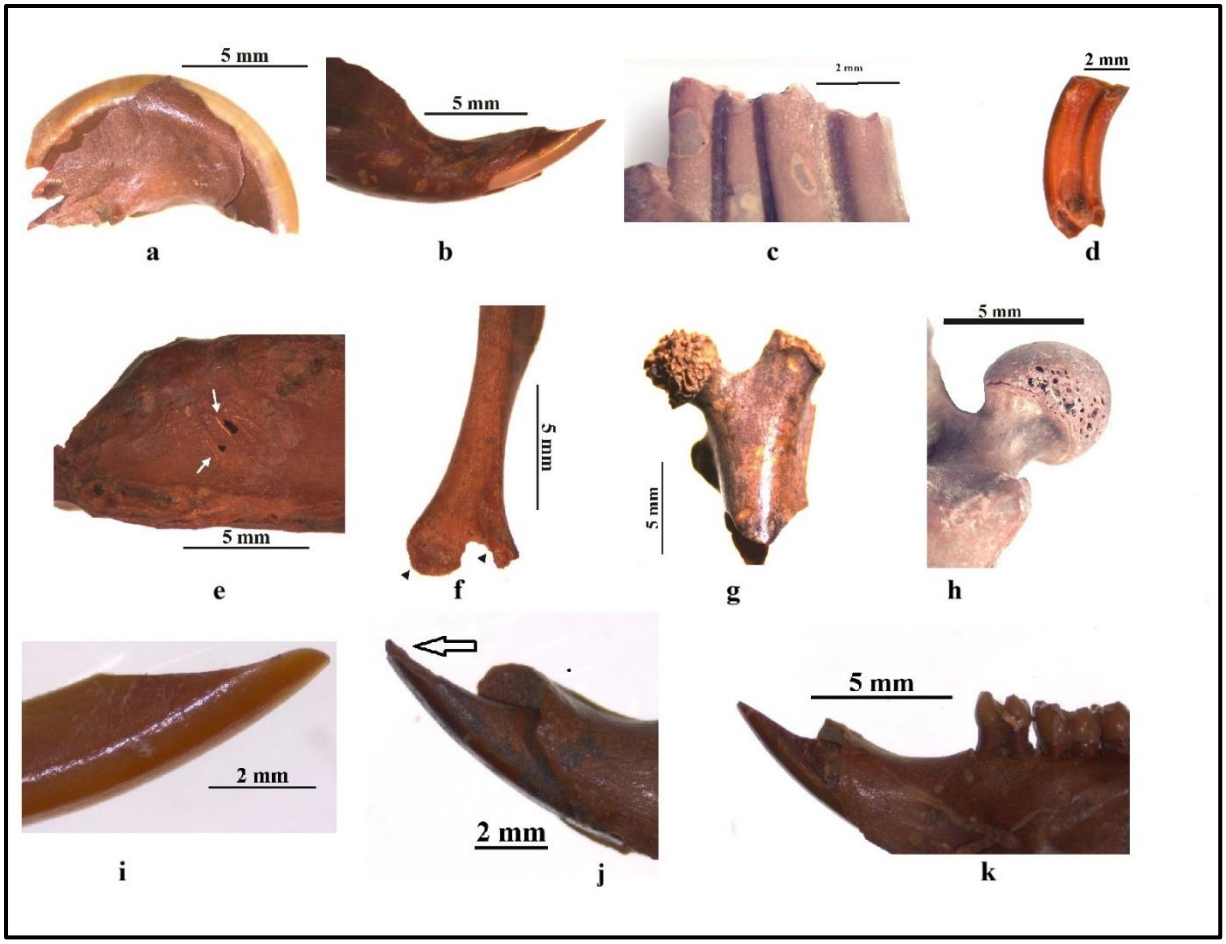



**Fig. 112.** Ifri n'Ammar : Exemples de traces (digestion ou non ?) sur les restes dentaires et osseux de *Ctenodactylus gundi et* d'*Atlantoxerus getulus* (unité *MSA*-OS).

*Ctenodactylus gundi* : a) incisive supérieure sans traces de digestion (IA13-P13-67); b) incisive inférieure sans traces de digestion (IA18-N14-84); c) altération indéterminée sur des molaires inférieures (IA20-O13-99); d) $M^1$ ou $M^2$ avec traces indéterminées (IA03-H12-37); e) os maxillaire (IA14-L12-73), face interne avec amincissement et perforations de la surface corticale de l'os ; f) humérus (IA17-N14-83), digestion forte sur l'extrémité distale ; g) fémur (A20-P15-101), digestion forte ; h) fémur (IA20-O13-98), digestion faible.

*Atlantoxerus getulus* : i) incisive inférieure (IA12-N14-50) sans traces de digestion ; j) altération légère sur incisive inférieure (IA03-K13-37) ; k) mandibule gauche (IA17-M15-84) avec incisive, $P_4$, $M_1$, et $M_2$ sans trace apparente de digestion.

- **Lagomorphes**

Dans les sites du Pléistocène, les restes des lagomorphes peuvent s'accumuler sous l'effet de l'activité humaine, des rapaces ou des carnivores (Cochard, 2004 ; Guennouni, 2001).

À Ifri n'Ammar, les traces de prédation relevées sur les restes de lagomorphes, mentionnées dans la littérature, comprennent des marques de digestion, ainsi qu'un polissage des extrémités fracturées des os.

La corrosion digestive a été identifiée sur 23,37 % des os de l'unité OS (NR = 308) et 17 % de ceux de l'unité OI (NR = 35) attribués aux lagomorphes. Dans l'unité *MSA*-OS, tous les degrés de digestion sont représentés (Fig. 113. a, b, c), avec un nombre significatif d'ossements présentant un fort degré de corrosion (Fig. 113. a, c). Ces traces de digestion se concentrent principalement sur les éléments distaux des pattes (tarsiens, métapodes, phalanges) ainsi que sur certaines épiphyses d'os longs (fémur, humérus, tibia). D'autres os digérés présentent également des surfaces corticales polies, avec des bords fracturés émoussés (Fig. 113. d).




**Fig. 113.** Traces de digestion observées sur les ossements de *Lepus* (*MSA*-OS). a) humérus (IA13-O12-61); b) métacarpien I (IA13-O12-61) ; c) calcanéum (IA02-H13-28) ; d) bords fracturés émoussés d'une première phalange (IA12-O12-56).

### IV.1.5 Autres traces liées à la prédation

En plus des traces de digestion, les carnivores et les rapaces peuvent laisser des empreintes de dents, de becs ou de serres sur les os (Andrews, 1990).

**- Micromammifères**

Certaines perforations observées sur les os de l'assemblage d'Ifri n'Ammar pourraient résulter aussi bien de l'action de petits carnivores que de rapaces diurnes (Fig. 114. e). En revanche, la présence de bords de fracture polis et arrondis, à l'aspect biseauté (Fig. 114. c, d), ainsi que de traces de rognage (*gnawing*, cf. Elkin & Mondini, 2001) visibles sur plusieurs extrémités de diaphyses, probablement accompagnées de marques dentaires, suggèrent davantage une prédation exercée par de petits carnivores (Fig. 114. a, b).
Les perforations relevées sur certains os n'ont pas été quantifiées ni analysées de manière détaillée dans le cadre de ce travail, car leur étude nécessite des mesures précises des diamètres des impacts, une description fine des contours et une localisation systématique sur les parties du squelette concernées (Laroulandie, 2000).

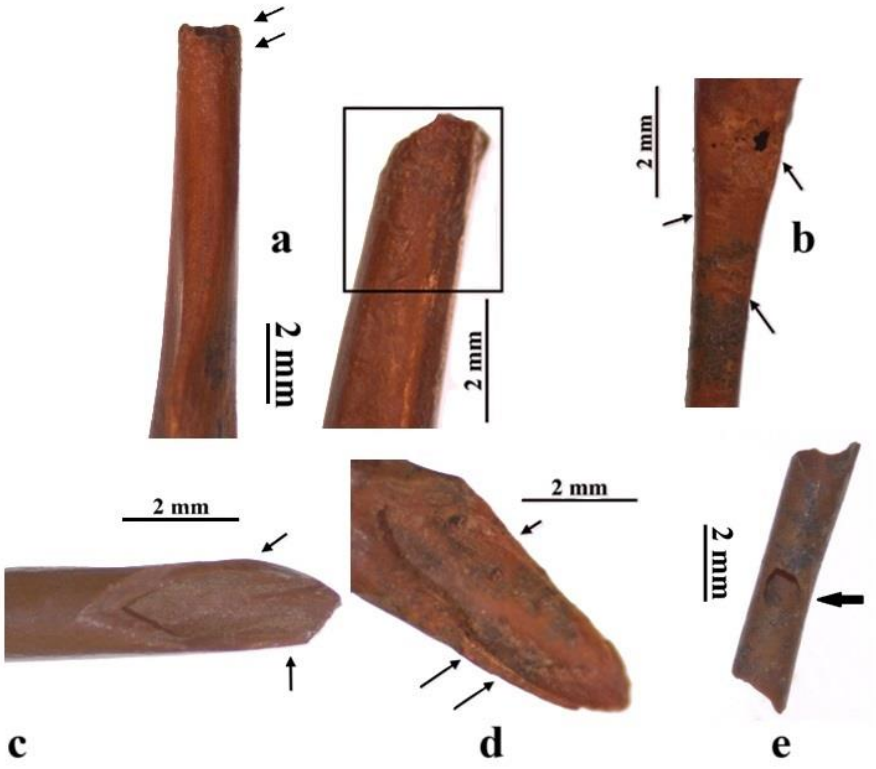



**Fig. 114.** Exemples de traces de prédateurs (rapaces et carnivores) observées sur des os de petits mammifères. a) diaphyse de tibia de rongeur (IA12-P13-55-*MSA*-OS), traces de rognage ; b) métapode de rongeur (IA13-P14-65-*MSA*-OS), perforation et traces de dents d'un petit carnivore ? ; c) diaphyse de tibia de rongeur (IA13-N13-66-*MSA*-OS), cassure biseautée et bords polis ; d) coxal (IA20-O15-102-*MSA*-OS), bords de la cassure polis ; e) perforation sur petite diaphyse d'os (IA22-P15-122-*MSA*-OS).

**- Lagomorphes**

Dans l'unité *MSA*-OS des perforations et enfoncements (*punctures*, cf. Elkin &Mondini, 2001), probablement causés par la pression des dents de carnivores, ont été observés sur quelques métapodes (Fig. 115. d, e), au bord de la cavité glénoïde d'un scapula (Fig. 115. b), ainsi que sur l'ilium d'un coxal (Fig. 115. c). En outre, des traces de rognage (*gnawing*, cf. Elkin & Mondini, 2001) sont visibles sur la partie distale d'un humérus (Fig. 115. a).

L'échantillon de l'unité OI (*MSA*) est plus restreint. Néanmoins, quelques os, notamment un métapode, un calcanéum et un fémur, présentent également des traces de digestion.

**-Bilan sur l'origine de l'accumulation des léporidés d'Ifri n'Ammar**

Il est difficile, sur la seule base des ossements digérés, de déterminer avec certitude l'origine du prédateur responsable de ces traces. Toutefois, les indices fournis par les corrosions digestives de grade élevé, observées sur certains ossements de l'unité OS, suggèrent l'intervention d'un carnivore ou d'un rapace diurne. De plus, les marques dentaires identifiées sous forme de perforations circulaires ou ovalaires, ainsi que d'enfoncements (*punctures*, cf. Elkin & Mondini, 2001), relevées sur des ossements (Fig.115. c, e), accompagnées d'un taux élevé de

fragmentation des restes, où les os longs ne sont représentés que par leurs extrémités articulaires, semblent caractéristiques des carnivores (Denys et Cochard, 2017).




**Fig. 115.** Marques de dents et perforations observées sur les ossements de *Lepus* (*MSA*-OS). a) traces de rognage « *gnawing* » sur l'extrémité distale d'humérus (IA-N13-78-*MSA*-OS) ; b) perforation de la scapula au niveau du bord de la cavité glénoïde (IA17-N12-84-*MSA*-OS) ; c) empreinte et perforation produites par les dents d'un carnivore sur l'illium d'un coxal (IA15-O14-78-*MSA*-OS) ; d) Impacts de dents ? sur un métacarpien I (IA13-O12-68-*MSA*-OS) ; e) perforations sur un métacarpien III (IA03-K14-41-*MSA*-OS).

Ainsi, l'accumulation des restes de léporidés dans l'unité OS pourrait être attribuée à un mammifère carnivore de taille moyenne, comme le renard. Cette hypothèse est renforcée par la similitude entre les caractéristiques observées sur notre échantillon (perforations, marques de dents et forte fragmentation des os longs) et celles décrites dans des études sur des assemblages actuels ou fossiles associés à des canidés, notamment ce prédateur opportuniste qu'est le renard (Andrews, 1990 ; Cochard, 2004 ; Denys et Cochard, 2017 ; Campmas *et al*., 2018).

En revanche, aucune interprétation ne peut être avancée quant à l'origine des restes de léporidés dans l'unité OI, en raison de la taille très réduite de l'échantillon.

### IV.1.6 Action anthropique

Les assemblages fossiles et actuels de petits vertébrés sont le plus souvent dus à l'accumulation de pelotes de réjection de rapaces ou de fèces de petits carnivores (e.g., Andrews, 1990 ; Denys *et al*., 2018 ; Fernández-Jalvo *et al*., 2016 ; Fernández *et al*., 2017 ; Stoetzel *et al*., 2011). En Afrique du Nord, les preuves directes de l'exploitation anthropique de petits mammifères (≤ 1 kg) en contexte archéologique sont pratiquement inexistantes (Stoetzel & Denys, 2011). Cependant, des études ethnographiques (Gast, 1969 ; 1986 ; Grenot, 1973 ; Louis, 1986) documentent la consommation par les populations locales de certains petits animaux, comme le goundi (*Ctenodactylus gundi*), qui est capturé pour sa chair, réputée délicieuse.

Les marques de découpe (e.g., Fernández-Jalvo *et al*., 1999 ; Medina *et al*., 2011 ; Quintana, 2005) et les traces de brûlure (e.g., Fernández *et al*., 2017a ; Medina *et al*., 2012) sur des ossements constituent des preuves irréfutables d'exploitation anthropique . Des études taphonomiques menées en Amérique du Sud, ont montrés que les assemblages fossiles de petits mammifères attribuables à l'activité humaine incluent principalement des rongeurs diurnes, de taille moyenne à grande (100-1000 g), grégaires, abondants et faciles à capturer (e.g., Fernández *et al*., 2017a ; Lopez & Chiavazza, 2020 ; Pardiñas, 1999 ; Simonetti & Cornejo, 1991).

***Ctenodactylus gundi* au *Middle Stone Age (MSA)***

Bien que les petits animaux puissent être dépouillés et dépecés sans l'utilisation d'outils lithiques (e.g., Fernández *et al*., 2011 ; Fernández *et al*., 2017a ; Landt, 2007 ; Lloveras *et al*., 2009; Lopez & Chiavazza, 2020 ; Medina *et al*., 2012 ; Quintana, 2005 ; Stahl, 1996), des marques de découpe anthropiques ont été identifiées sur les ossements de rongeurs à Ifri n'Ammar, notamment sur les restes de *Ctenodactylus gundi*. Cette espèce prédomine dans les assemblages datés entre 130 ± 8 ka et 83 ± 6 ka (unité OS-*MSA*). En nous appuyant sur des données issues de la littérature, telles que le référentiel des stries de boucherie (Costamagno *et al*., 2019), ainsi que sur des études portant sur des rongeurs d'Amérique du Sud (e.g., Fernández *et al*., 2017a) et des lapins en Europe (e.g., Lloveras, 2009), nous avons attribué les marques observées sur les restes osseux de *Ctenodactylus gundi* à des activités de boucherie. Ainsi, nos résultats indiquent que les populations du *Middle Stone Age* (*MSA*) consommaient cette espèce, qu'elles étaient les principaux agents d'accumulation des restes, et que les traces observées pourraient être associées à des activités telles que le dépouillement, la désarticulation ou le décharnement.

Par ailleurs, des traces de brûlure et des dommages attribuables à la mastication humaine renforcent ces conclusions. Les encoches et indentations sur les os longs, ainsi que certaines perforations corticales, suggèrent un arrachement des tissus adhérents à l'os (Landt, 2007) et, par conséquent, une consommation humaine de la chair de cette espèce. Ces preuves, corroborées par des référentiels taphonomiques et ethnographiques, attestent que les populations du *MSA* ont intégré le goundi comme ressource alimentaire. Bien que ces marques, attribuées à la mastication, soient parfois difficiles à distinguer de celles causées par les carnivores (e.g., Elkin & Mondini, 2001), leur présence combinée aux autres indices soutient une exploitation humaine.

Enfin, les indices de prévisibilité (> 1, soit 1,16) et de taille (< 1, soit 0,85) calculés à partir des assemblages fossiles de petits mammifères révèlent une proportion importante de rongeurs de grande taille (≥150 g), comme *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus*, confirmant une prédation humaine.

Ces résultats sont détaillés dans notre article publié en avril 2024 dans le *Journal of Archaeological Science : Reports*, que nous joignons à ce travail :

**Mouhsine, T., Amani, F., Mikdad, A., (2024). Archaeological evidence of rodent consumption in North Africa: The Middle Stone Age of the rock shelter Ifri n'Ammar in northeastern Morocco. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 55, p.1-17.**

**- *Atlantoxerus getulus* au *Middle Stone Age***

Dans notre analyse de la consommation de l'espèce *Ctenodactylus gundi* par les hommes du *MSA* d'Ifri n'Ammar, l'espèce *Atlantoxerus getulus*, également grégaire et diurne, a été traitée succinctement en raison du nombre réduit des ses restes dans ces niveaux. Le décompte des restes indique un Nombre de Restes (NR) de 58 pour l'unité OS et seulement 2 pour l'unité OI, correspondant à 9 individus dans l'unité OS et 2 dans l'unité OI. Dans l'unité OS, les restes sont majoritairement dentaires, avec quelques os post-crâniens (humérus, fémurs et calcanéums). Dans l'unité OI, *A. getulus* est représenté par une molaire et une mandibule.

Cette espèce, qui mesure environ 20 cm de long sans la queue (13,3 cm pour la queue) et pèse 250 g (Meunier *et al*., 2020), est terrestre et occupe principalement des zones rocheuses parsemées d'arbres et de buissons (Kingdon, 1997 ; Nowak, 1999). Son régime alimentaire est majoritairement végétarien, composé de graines et de fruits, bien qu'il puisse occasionnellement inclure des insectes ou des oisillons, ce qui en fait un omnivore. Les individus de cette espèce forment des colonies incluant mâles, femelles et jeunes, et peuvent migrer en cas de surpopulation ou de raréfaction des ressources alimentaires (Nowak, 1999).

Contrairement à *Ctenodactylus gundi*, consommé par les populations du *MSA* à Ifri n'Ammar (unité OS), aucune trace anthropique n'a été identifiée sur les restes d'*A. getulus* dans les mêmes niveaux.

Cependant, des exemples d'exploitation anthropique des Sciuridés sont attestés dans d'autres régions du monde. En France, dans la grotte de Rochereil (Magdalénien supérieur), des marques de découpe sur des ossements de *Spermophilus citellus* témoignent de pratiques bouchères, telles que le dépouillement et le décharnement. Des traces de brûlure ont également été observées, suggérant que les carcasses étaient grillées près de sources de chaleur (Mallye *et al*., 2018). Par ailleurs, des sources ethnographiques montrent que les peaux d'écureuils terrestres (*Spermophilus*), étaient utilisées pour confectionner des manteaux par les populations d'Amérique du Nord (voir bibliographie dans Mallye *et al*., 2018). Enfin, selon Aulagnier *et al*. (2017), cette espèce est fréquemment chassée au Maroc par de jeunes bergers.

Les restes issus de ce niveau se distinguent par une patine brun-marron, dont l'origine demeure incertaine. Cette coloration pourrait résulter d'une exposition au feu, mais elle pourrait également être liée aux conditions de dépôt ou à des processus diagénétiques (Fig. 112, j et k). À noter que l'extrémité distale de certaines incisives présente des traces de brûlure (Fig. 116).

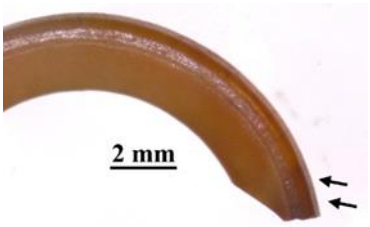



**Fig. 116.** Couleur brune de l'extrémité d'une incisive supérieure (IA11-P14-31-*MSA*-OS).

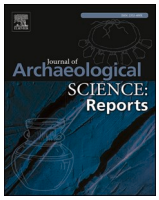
Journal of Archaeological Science: Reports 55 (2024) 104507



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Archaeological Science: Reports

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jasrep



# Archaeological evidence of rodent consumption in North Africa: The Middle Stone Age of the rock shelter Ifri n'ammar in northeastern Morocco

Touria Mouhsine *, Fethi Amani, Abdeslam Mikdad

*Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine (INSAP), Hay Riad, Madinat Al Irfane, Angle rues 5 et 7, Rabat-Instituts, 10 000 Rabat, Morocco*

ARTICLE INFO

*Keywords:*
Upper Pleistocene
Arid environment
Northeastern Morocco
Ctenodactylidae
Rodent exploitation
Cut marks
Ethnography

ABSTRACT

This study presents undeniable evidence of anthropogenic exploitation of small mammals in Ifri n'Ammar rock shelter, located in the northeast of Morocco. Among the rodent species found at this site, *Ctenodactylus gundi* predominates in the assemblage of small mammals between approximately 130 ± 8 ka and 83 ± 6 ka. The taphonomic analysis of the fossil remains of this species, discovered alongside other components of the archaeological assemblage, clearly indicates that during the *Middle Stone Age* (*MSA*), humans consumed this species. Therefore, they are considered the main agents responsible for the accumulation of dental and post-cranial remains of this species recorded in the shelter. Since the early Upper Pleistocene, bone elements bearing cut-marks and burn traces unequivocally attest to the consumption of this rodent by the hunter-gatherers at the Ifri n'Ammar rock shelter. Our findings regarding the exploitation of this species by humans in the northeastern region of Morocco are corroborated by ethnographic data, demonstrating that North African populations captured and consumed this large-sized rodent until the last century. The species *Ctenodactylus gundi* is known for its diurnal activity, gregarious and social habits, as well as its preference for rocky and arid environments.

## 1. Introduction

Modern and fossil assemblages of small vertebrates are most often the result of the accumulation of raptor pellets or small carnivore faeces (e.g., Denys et al., 2018; Fernández-Jalvo et al., 2016; Andrews, 1990; Fernández et al., 2017b; Stoetzel et al., 2011). Our knowledge about small vertebrate assemblages has significantly advanced in different regions of the world, due to the construction of new taphonomic referentials (e.g., Fernández-Jalvo et al., 2016; Fernández-Jalvo and Andrews, 1992; Andrews, 1990; Fernández et al., 2017b; Montalvo & Fernández, 2019), that analyse the modifications produced by predators on the bones of their prey.

These studies have focused mainly on small mammals (e.g., Andrews, 1990; Campmas et al., 2018; Cochard, 2004b; Denys, 2011; Denys et al., 2018; Fernández-Jalvo et al., 2016; Fernández-Jalvo and Andrews, 1992; López et al., 2023; Montalvo & Fernández, 2019; Lloveras et al., 2008 ; Sekour et al., 2010; Souttou et al., 2012) although occasionally assessing other taxonomic groups of small vertebrates, such as fishes, amphibians, reptiles, and birds (e.g., Bochenski & Tomek, 1997; Bailon, 2011; Broughton et al., 2006; Stoetzel et al., 2012; Laroulandie, 2000; Mignino et al., 2021).

In the same way, modern taphonomic referentials have been employed to interpret and better understand the processes acting in the accumulations of fossil assemblages (e.g., Stoetzel & Denys, 2011; Denys, 2011). Based on these studies, the analysis of remains from abundant collections of small vertebrates, accumulated in substantial quantities in paleontological and archaeological sites, has provided valuable insights into the paleoenvironment, biogeography, and activities of past human populations (e.g., Denys, 2011; Denys et al., 2018).

Regarding the anthropogenic exploitation of small-sized species, the main subject of this paper, it has been extensively documented worldwide over the past decades through diverse ethnographic, taphonomic, and archaeological studies (e.g., Andrade & Boschin, 2015; Andrade & Fernández, 2017; Corbat et al., 2022; Costamagno & Laroulandie, 2004; Dewar and Jerardino, 2007; Fernández et al., 2011; Fernández-Jalvo et al., 1999; Henshilwood, 1997; Hesse, 1984; López & Chiavazza, 2020; López et al., 2019, 2020; Mallye et al., 2018; Quintana, 2005; Simonetti and Cornejo, 1991; Stahl, 1982; 1996).

Therefore, various authors have proposed several factors to explain why these small-sized prey animals were incorporated into the subsistence economy of hunter-gatherer societies. Among these factors are environmental conditions, population growth, resource scarcity, dietary

* Corresponding author.
*E-mail addresses:* touri.mouhcine@insap.ac.ma (T. Mouhsine), fethiamani124@gmail.com (F. Amani), abdes.mikdad@gmail.com (A. Mikdad).

https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2024.104507
Received 26 December 2023; Received in revised form 16 March 2024; Accepted 18 March 2024
Available online 7 April 2024
2352-409X/Published by Elsevier Ltd.

diversification, mobility of human groups, and technological innovations (e.g., Andrade & Fernandez, 2017; Fernandez et al., 2017a; Hesse, 1984; Cochard, 2004a; Costamagno & Laroulandie, 2004; Mallye et al., 2018; López & Chiavazza, 2020; López et al., 2019, 2020; Stiner et al., 1999). However, the exploitation of these small-sized species was not limited to their use as a food resource; it also involved using their skins for clothing and their bones for making tools (e.g., Andrade & Boschin, 2015; Fernandez et al., 2017a; Medina et al., 2011; Quintana, 2005; Santiago et al., 2016). Furthermore, some studies mention their use for ritual purposes (e.g., Sandweiss & Wing, 1997).

The Olduvai Gorge in Tanzania, Africa (1.76 Ma), provides the oldest evidence of micromammal consumption by hominids, with cut-marks identified on hedgehog remains (Fernández-Jalvo et al., 1999). Other cases of consumption are documented in more recent sites in South Africa (Dewar & Jerardino, 2007; Henshilwood, 1997), South America (e.g., Fernández et al., 2011; Fernández et al., 2017a; López et al., 2019; Medina et al., 2011; Quintana, 2005; Simonetti and Cornejo, 1991), and Europe (e.g., Costamagno & Laroulandie, 2004; Mallye et al., 2018), featuring burnt bones, with or without cut-marks.

The present study analyses the anthropogenic exploitation of small vertebrates (animals weighing less than 1 kg), particularly focusing on small mammals discovered in an archaeological context in North Africa. In this region, few studies have considered taphonomic aspects in the analysis of fossil assemblages of small vertebrates (Stoetzel & Denys, 2011). We will cite those devoted to the site of Tighennif in Algeria, dated to the Middle Pleistocene (Dauphin et al., 1994; Denys et al., 1987), to the cave of El Harhoura 2 in Morocco, a site dating back to the Upper Pleistocene-Holocene (Stoetzel, 2009; Stoetzel et al., 2011), to the cave of Gueldaman GLD1 in Algeria, a site attributed to the Holocene (Saidani et al., 2016), and to the cave of El Guenfouda in Morocco, a site attached to the Holocene (López-García et al., 2013; Mhamdi, 2023).

In all of these North African sites, the use of the methodology of Andrews (1990) and Fernández-Jalvo & Andrews (1992) to interpret the origin of small mammal assemblages has proven very useful, particularly for the study of Muridae (Gerbillinae and Murinae) and Soricidae teeth. Furthermore, numerous studies have been conducted on the diet of current North African predators that feed on small vertebrates, thereby contributing to the establishment of modern taphonomic referentials, especially in Morocco and Algeria (e.g., Baziz et al., 2001; Denys et al., 2018; Sekour et al., 2014; Souttou et al., 2012; Stoetzel et al., 2011).

Although many researchers consider cut-marks (e.g., Fernández Jalvo et al., 1999; Fernandez et al., 2017a; Medina et al., 2011; Quintana, 2005; Quintana et al., 2002) and the frequency of burnt bones (e.g., Fernandez et al., 2017a; Medina et al., 2012; Pardiñas, 1999) as undeniable evidence of the anthropic exploitation of small mammals, studies conducted at Holocene sites in South America (e.g., Andrade, 2019; Andrade & Boschín, 2015; Andrade & Fernandez, 2017; Fernandez et al., 2017a; López et al., 2020; Medina et al., 2011; Pardiñas, 1999; Quintana, 2005; Santiago et al., 2016; Simonetti and Cornejo, 1991) have revealed that fossil assemblages resulting from human activity, particularly those of rodents, were mainly dominated by medium to large-sized rodents (between 100 and 1000 g), which were gregarious and/or colonial and exhibited diurnal activity. Furthermore, these rodents are conspicuous, predictable in space, abundant, and easy to capture (e.g., Andrade, 2019; Fernandez et al., 2017a; Medina et al., 2011; Quintana, 2005; Simonetti & Cornejo, 1991; Pardiñas, 1999; Stahl, 1982, 1986).

In North Africa, direct evidence of anthropogenic exploitation of small vertebrates, particularly small mammals ($\leq$1 kg), collected in archaeological contexts, is almost non-existent (Stoetzel & Denys, 2011). Nevertheless, ethnographic studies (Gast, 1969; 1986; Louis, 1986) highlight the consumption of these animals by populations in this region. For instance, in southern Tunisia, the meat from herds of animals raised by sedentary populations in the region was mainly intended for barter or sale and was rarely consumed by the population, except on festive occasions. In contrast, these communities had access to poultry and would capture the *Ctenodactylus gundi*, found in the surrounding reliefs of their habitats and known for its delicious flesh (Louis, 1986).

Ethnographic and historical research conducted by Gast (1969) on the diet of populations in the central Sahara (Ahaggar, southeast Algeria) revealed the persistence of protohistorical dietary habits among indigenous communities. Oral history, dating back to the 17th century, bears witness to archaic dietary practices that endure until the 19th century. Nomads in these regions, whose subsistence relies primarily on the exclusive consumption of meat and milk, manage to survive during periods of scarcity through plant foraging and the consumption of small mammals such as the gundi, jerboas, gerbils, rats, hares, as well as birds and reptiles including varans, vipers, and especially the dabb, *Uromastyx acanthinurus*, along with locusts, *Schistocerca gregaria*.

All these food sources, whether of plant or animal origin, are prepared in two ways: they are either roasted, buried under the sand and embers, or boiled in water in a pot for a long time (Gast, 1968).The frequent use of hot stones serves to heat liquids.

This paper presents the preliminary results of a taphonomic analysis of remains of *Ctenodactylus gundi* (Rodentia, Ctenodactylidae) recovered from the Upper Pleistocene layers of the archaeological site Ifri n'Ammar, located in the northeast of Morocco (Fig. 1). The excavations at this site took place in two phases, first between 1997 and 2015 as part of the cooperative project "Prehistory and Protohistory of the Eastern Rif of Morocco" between the National Institute of Archaeological Sciences and Heritage (Insap) and the Kommission für Archäologie Aussereuropäischer Kulturen (Kaak, DAI) (Mikdad et al., 2000). Subsequently, they were conducted between 2018 and 2022 exclusively by the National Institute of Archaeological Sciences and Heritage (Insap).

## 2. Ifri n'Ammar rock shelter: Stratigraphy and chronology

The rock shelter of Ifri n'Ammar is located in the upper reaches of Wadi Selloum, a western tributary of the Moulouya River (Bartz et al., 2017). An ephemeral stream system drains the foothills of the rock shelter in a south-eastern flow direction and is fed by two tributaries (Bartz et al., 2017). The current climate of the region is arid to semi-arid (Ibouhouten et al., 2010), characterized by annual rainfall ranging from 200 to 600 mm, most of which occurs during episodic high-intensity events (Snoussi et al., 2002).

The 6 m thick stratigraphic sequence (Fig. 1) documents discontinuous phases of site occupation dating back to approximately 170 ka. The lower part of the sequence comprises two major stratigraphical units, designated as the lower occupation "OI unit" and the upper occupation "OS unit", both associated with the Middle Stone Age (MSA). Thermoluminescence (TL) dating (Richter et al., 2010) has provided dates that place "OI" between 171 $\pm$ 12 ka and 145 $\pm$ 9 ka, and "OS" between 130 $\pm$ 8 ka for the lower layer "Lower OS" ($\sim$0.7 m thick) and 83 $\pm$ 6 ka for the uppermost layer "Upper OS" ($\sim$1 m thick). Furthermore, the Upper OS unit has been dated by radiocarbon (charcoal), yielding dates ranging from 40 to 50 ka BP (Mikdad et al., 2002; Moser, 2003). A thick sterile layer of calcareous concretions separates OI from OS and develops over a period of 15 ka (between 145 $\pm$ 9 ka and 130 $\pm$ 8 ka) (Richter et al., 2010). The upper deposits of the stratigraphic sequence at Ifri n'Ammar correspond to the Later Stone Age (LSA), associated with the Iberomaurusian culture and have been dated by radiocarbon between 10 and 14 ka BP (Linstädter et al., 2012; Moser, 2003). The earlier level of LSA has also been dated using Optically Stimulated Luminescence (OSL) to 14.7 $\pm$ 0.9 ka BP (Klasen et al., 2018).

The archaeological materials recovered from the MSA sequence "OI and OS" comprise a diverse lithic assemblage, including tanged tools, foliates, various side scrapers, Mousterian-type points, scrapers, and denticulates (Nami & Moser, 2010). Additionally, pierced shells recovered in the OS unit have been identified (Eiwanger et al., 2009; Nami & Moser, 2010), showing similarities to those found at other MSA sites in North Africa (Bouzouggar et al., 2007). This level also contains remains

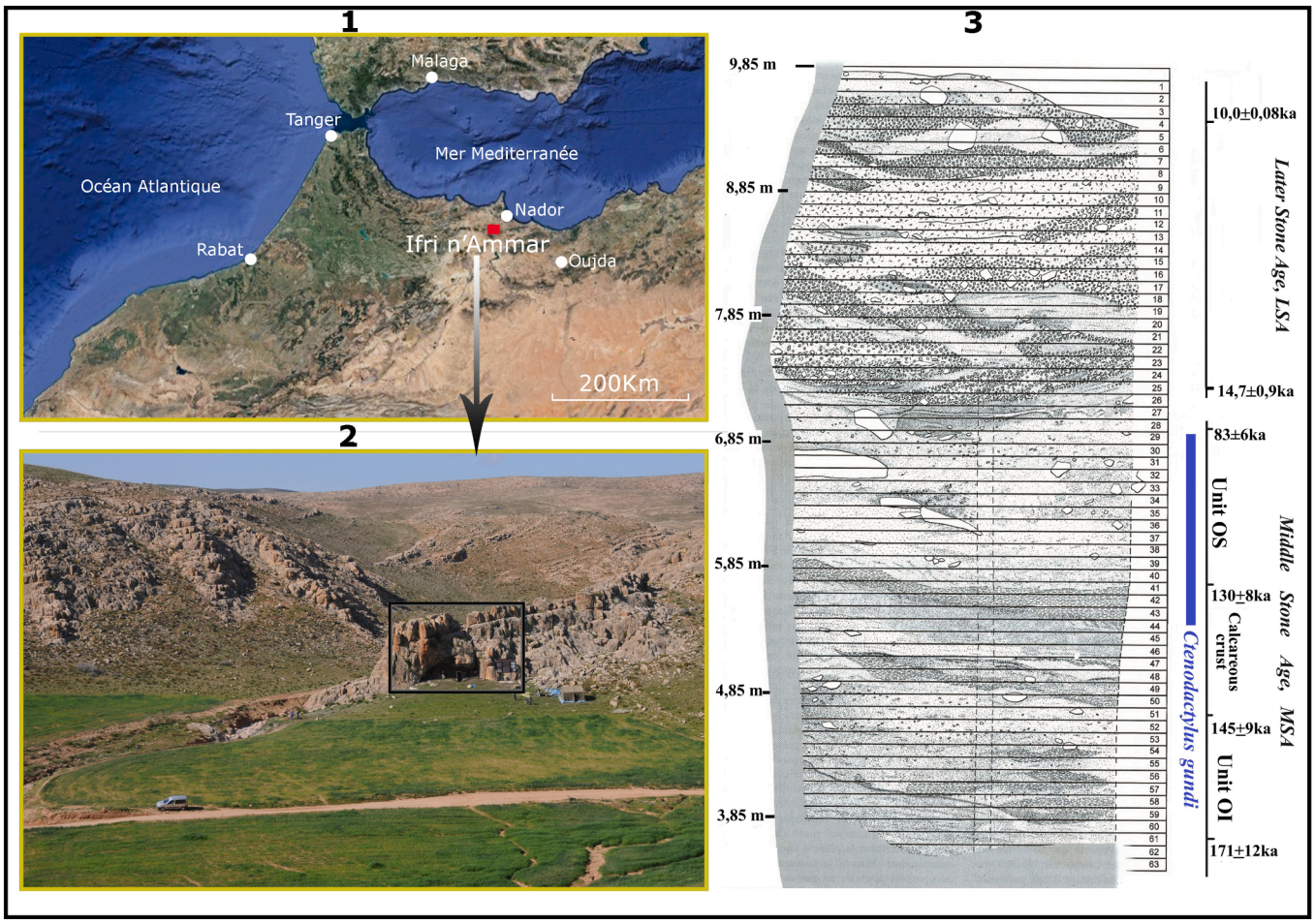



**Fig. 1.** Ifri n'Ammar, North-East Morocco. 1) Location map; 2) Ifri n'Ammar rock shelter (photo: A. MIKDAD, INSAP, Morocco); 3) Stratigraphic sequence of Ifri n'Ammar (adapted from Nami and Moser, 2010; Richter et al., 2010) with the stratigraphic and chronological position of the fossil remains of *Ctenodactylus gundi*. OS unit corresponds to the upper occupation of MSA, and OI unit corresponds to the lower occupation of MSA.

of both large and small vertebrates (Table 1). The layer corresponding to the Later Stone Age, LSA is notably rich in terrestrial molluscs, particularly in the upper deposits (*escargotière*). It also contains charcoal and microlithic tools composed of blades. Moreover, human burials and bones of both large and small vertebrates are present in this layer (Table 1).

The fossil remains of *Ctenodactylus gundi*, the focus of this paper, were recovered from OS unit. All the small vertebrates (Table 1) collected in this level reveal the presence of several species, including the shrew (*Crocidura* cf. *russula*), elephant shrews (*Petrosaltator rozeti*), the Barbary squirrel (*Atlantoxerus getulus*), the greater Egyptian jerboa (*Jaculus orientalis*), the North African gerbil (*Gerbillus campestris*), the Moroccan jird (*Meriones shawi/grandis*), the North African mouse (*Mus spretus*), the Maghreb dormouse (*Eliomys munbyanus*), as well as various birds and remains of chelonians, squamates (Amphisbaenians, geckos, lizards, scincs, snakes) and amphibians.

## 3. Gundi species of North Africa

The species *Ctenodactylus gundi* belongs to the family Ctenodactylidae, which currently comprises only five species distributed in four extant genera: *Ctenodactylus* Gray, 1828; *Massoutiera* Lataste, 1885; *Pectinator* Blyth, 1885; and *Felovia* Lataste, 1886 (Grenot, 1973; Hautier, 2010; López-Antoñanzas & Knoll, 2011; Wilson, 2019). All five extant species of gundis inhabit Africa north of the equator, with four found in Saharan regions of northern Africa (*Ctenodactylus gundi*, *Ctenodactylus vali*, *Massoutiera mzabi*, and *Felovia vae*), and one, *Pectinator spekei*, located in the eastern Horn of Africa (López-Antoñanzas & Knoll, 2011; Wilson, 2019). At present, only the genus *Ctenodactylus* represents the living Ctenodactylinae in Morocco, comprising two species:

-*Ctenodactylus gundi* (Rothmann, 1776), also known as the Atlas gundi, is found in a narrow band from eastern Morocco to western Libya, passing through Algeria and Tunisia (Wilson, 2019). This species primarily inhabits rocky outcrops characterized by abundant crevices on the southern slopes of the Atlas Mountains (e.g., Cassola, 2022; Gouat, 2013; Gouat & Gouat, 1982,1983,1984; López-Antonanzas & Fabien Knoll, 2011; Kingdon, 1997; Seguignes, 1979; Wilson, 2019). This rodent thrives in arid zones, situated between desert and Mediterranean environments, with an annual rainfall ranging from 50 to 400 mm (Aulagnier et al., 2017; Seguignes, 1979, 1984). In terms of physical characteristics, this species measures approximately twenty centimetres (e.g., Grenot, 1973; George, 1974; Honigs & Greven, 2003) and has a weight range of 185 to 396 g (Gouat, 2013).

- *Ctenodactylus vali* Thomas 1902, also known as the Sahara gundi, has a distribution range divided into two regions, one in eastern Morocco and adjacent parts of western Algeria, and the other in a small area of western Libya (Gerrie & Kennerley; 2016; Lopez-Antonanzas & Fabien Knoll 2011; Wilson, 2019). This species inhabits crevices within rock outcrops in semi-desert and desert environments. It is mainly found in the Saharan bioclimatic stage, where it can tolerate an annual rainfall of less than 100 mm (Aulagnier et al., 2017). Adults measure less than twenty centimetres (Gouat, 2013) and have an average weight ranging from 160 to 220 g (Grenot, 1973). In comparison with *C. gundi*, this species is characterized by its smaller size and is adapted to regions with

**Table 1**
Faunal list of vertebrates from Ifri n'Ammar (levels LSA and MSA). Bovids, equids, and carnivores from MSA have not been studied; x = presence; indet. = indeterminate species;? = uncertain determination; [1] Accipitriformes according to Manegold & Hutterer, 2021 and Hutterer, 2010 (* stratigraphic context unknown).

| | Later Stone Age, LSA | Middle Stone Age, MSA | |
|---|---|---|---|
| | | Upper occupation (OS unit) | Lower occupation (OI unit) Preliminary list |
| **Rodentia** | | | |
| *Mus* cf. *spretus* | – | x | x |
| *Lemniscomys barbarus* | – | – | x |
| *Gerbillus campestris* | x | x | x |
| *Meriones shawii/grandis* | x | x | x |
| *Jaculus* cf. *orientalis* | – | x | – |
| *Atlantoxerus getulus* | x | x | x |
| *Eliomys* sp.cf. *munbyanus* | – | x | x |
| *Ctenodactylus gundi* | – | x | – |
| *Hystrix* cf. *cristata* | – | x | – |
| Rongeurs indet. | x | x | – |
| **Lagomorpha** | | | |
| *Lepus* cf. *capensis* | x | x | x |
| **Eulipotyphla** | | | |
| *Atelerix algirus* | x | – | – |
| *Atelerix* sp. | – | x | x |
| *Crocidura* cf. *russula* | – | x | x |
| **Macroscelidea** | | | |
| *Petrosaltator rozeti* | – | x | – |
| **Carnivora** | | **Carnivores not studied** | |
| *Ursus arctos* | x | | |
| *Canis aureus* | x | | |
| *Felis silvestris* | x | | |
| *Felis* sp. | x | | |
| *Panthera leo* | x | | |
| *Panthera pardus* | x | | |
| *? Hyaena hyaena* | x | | |
| Mustelidae indet. | – | x | – |
| ***Cetartiodactyla*** | | | |
| *Bos primigenius* | x | ? | |
| *Alcelaphus buselaphus* | x | ? | |
| Hippotragini indet. | – | x | **Bovids not studied** |
| *Gazella cuvieri* | x | – | |
| *Gazella* sp. | – | x | |
| *Ammotragus lervia* | x | x | |
| Bovidés indet. (Boviné, gazelle et autres) | – | x | |
| **Perissodactyla** | | | |
| *Equus* sp. (Equidés zébrins) | x | – | – |
| *Equus* sp. (forme asinienne) | x | – | – |
| Equidés indet. | – | x | x |
| *Ceratotherium simum* | – | x | ? |
| Rhinocéros indet. | x | – | x |
| **Anura** | | | |
| *Sclerophrys mauritanica* | x | x | x |
| **Testudines** | | | |
| *Testudo graeca* | x | x | x |
| **Squamata** | | | |
| *Trogonophis wiegmanni* | x | x | x |
| *Agama bibronii* | – | x | x |
| *Chamaeleo chamaeleon* | – | x | x |
| *Timon* cf.*tangitanus* | x | x | x |
| Lacertidae spp. | x | x | x |
| *Eumeces algeriensis* | – | x | x |
| *Chalcides* cf. *ocellatus* | x | x | x |
| Gekkonidae indét. cf. *Tarentola* | x | x | x |
| *? Eryx* sp. cf. *Eryx jaculus* | – | x | – |
| *Malpolon monspessulanus* | x | x | x |
| *Coronella girondica* | – | x | x |
| Colubrinae indét.cf. *Hemorrhois hippocrepis* | x | x | x |
| *Natrix maura/Natrix natrix* | x | x | x |
| *Daboia mauritanica* | – | x | ? |
| Serpents indéterminés | x | x | x |
| **Aves** | | | |
| Struthioniformes | | | |
| *Struthio camelus* | x | x | x |
| **Accipitriformes[1]** | | | |
| *Aegypius monachus* | x | – | – |
| *Gyps* cf. *fulvus* | x | x | – |
| *? Gyps melitensis* | * | * | * |
| birds indet. | x | x | x |

more pronounced aridity (Gouat, 2013; Lopez-Antonanzas & Fabien Knoll 2011).

In general, gundis are diurnal animals that live in small family groups, consisting of one to three males and several females with their offspring (Gouat, 1988a; Grenot, 1973; Honigs & Greven, 2003; Seguignes, 1979). They primarily feed on plants and seeds and do not require water. Their thick, 2 cm-long, silky fur (Grenot, 1973) helps them tolerate high temperatures. Females give birth to one to three offspring per year, usually having two litters (Gouat, 1985; Grenot, 1973; Honigs & Greven, 2003). As sedentary, social animals, these rodents have developed elaborate means of communicating by voice, ranging from alarm and panic calls to different sounds used for intraspecific communication (Gouat, 1985; Grenot, 1973; Honigs & Greven, 2003; Kingdon, 1997). They also thump their feet loudly in alarm (Kingdon, 1997).

An essential characteristic of this animal is its non-aggressive nature (Grenot in 1973), rendering it a desirable prey for various predators, such as snakes, horned vipers, raptors, and small carnivores (Gouat, 1988a; Grenot, 1973; Seguignes, 1979). The Maghreb populations also incorporate this species into their diet (Gast, 1969; 1986; Gouat, 2013; Louis, 1986), and it is typically manually captured, often by women and children (Gast, 1986). According to Grenot (1973), the traditional technique employed for capturing these rodents entails closing all but two entrances of the shelter, preferably on opposite sides. Subsequently, a piece of cloth is strategically placed around the shelter to prevent the Goundi from escaping, and using a rod or stick, the animal is then prompted to flee in the direction of the second opening, where it is anticipated and captured.

Both older and more recent studies have examined extant gundis in North Africa, focusing on their geographic distribution, biometric characteristics, as well as their behavior and diet (e.g., Gouat, 1985; 1986; Gouat 1988a, 1988b, 1991, 1992, 1993; Gouat & Gouat, 1984, 1987; Gouat & Gouat, 1982, 1983, 1989; Grenot, 1973; Lasgaà et al., 2018; Meddour, 2019; Seguignes, 1979, 1984; Seguignes & Vernet, 1998; Wilson, 2019). However, there is a lack of taphonomic studies in archaeological sites documenting evidence of the consumption of this species by populations in this region. Our objective is to present consistent evidence indicating that humans were the main agents responsible for the accumulation of gundi remains at this site, and this species has been part of the diet of human groups in North Africa since

the early Upper Pleistocene.

## 4. Materials and methods

Dry-sieving of sediments from various excavation campaigns using 4 mm mesh screens enabled the collection of over 1000 cranial and postcranial remains attributed to *Ctenodactylus gundi*.

Bone and tooth remains were analysed using a Zeiss Stemi 305 stereo microscope (8×- 40 × ), and photographs were taken using an Axiocam 105 color camera connected to the binoculars.

The taphonomic study of the small mammals of Ifri n'Ammar rock shelter, was conducted following the methodology developed by Andrews (1990), Fernández et al. (2017b), Fernandez- Jalvo & Andrews (1992), and Fernandez- Jalvo et al. (2016), which allowed for the characterization of coprocoenoses from various predators.

The remains were counted using the following units: the Number of Identified Specimens (NISP) and the Minimum Number of Individuals (MNI). In order to evaluate the relationships between cranial and postcranial elements, two indices were calculated: % pc/c 1 (post-cranial/cranial) = [(femora + tibiae + humeri + radii + ulnae) × 8 / (mandibles + maxillae + molars) × 5] × 100, and % pc/c 2 = [(humeri + femora) / (mandibles + maxillae)] × 100. To evaluate the relationships between distal and proximal elements of the limbs, only one index was calculated: tibiae + ulnae / femora + humeri (Andrews, 1990).

The relative abundance of skeletal elements was assessed by calculating the percentage of anatomical representation (PR, according to Dodson & Wexlar, 1979) of each element in the studied sample using the following formula: PR = [Fobs / (Fth × MNI] × 100, where Fobs is the observed frequency of each anatomical element in the assemblage, Fth is the theoretical frequency of each skeletal element in an individual, and MNI is the Minimum Number of Individuals estimated from the most represented anatomical element. The breakage of the skull, maxillae, and mandibles, as well as the assessment of tooth loss, were evaluated using the methodology proposed by Andrews (1990). The percentage of fragmentation (Andrews, 1990; Denys, 1985; Dodson & Wexlar, 1979) of long bones (humeri, ulnae, femora and tibiae) is calculated by considering complete and fragmented elements separately (proximal and distal epiphyses, and diaphysis) as well as the number of whole bones (PF = Number of fragmented bones / Number of total bones × 100).

The observation of possible alterations related to digestion was conducted on molars, incisors, femora, and humeri following the methodology proposed by Andrews (1990), Fernández et al. (2017b), Fernandez-Jalvo & Andrews (1992), Fernández-Jalvo et al., 2016 and Montalvo & Fernández (2019). These studies, analysing digestive traces on the teeth of small mammals from Africa, Europe, and South America, have identified various factors that account for the diverse levels of teeth damage in different prey species. These factors include the morphology of molars (brachydont or hypsodont), the angles of the teeth—whether they are salient or rounded, the thickness of enamel, the exposure of dentine on the occlusal surface, as well as the type of raptors (diurnal or nocturnal) or carnivorous mammals.

In order to assess the anthropogenic exploitation of small mammals, particularly the species *Ctenodactylus gundi*, parameters such as the taxonomic composition of micromammal assemblages, the representation of anatomical elements, the identification of cut-marks, and evidence of burning were employed to conduct a taphonomic analysis, providing data on the agents responsible for the accumulation of gundi's fossil remains. This analysis drew upon several studies (e.g., Cochard, 2004a; Fernández et al., 2017a; Fernández-Jalvo et al., 1999; Lloveras, 2009; López et al., 2020; Medina et al., 2012; Pardiñas, 1999; Quintana et al., 2002, 2005; Santiago et al., 2016).

The attribution of different cut-marks to anthropogenic activity rather than other taphonomic processes, such as trampling, relies on criteria established by various researchers (e.g., Lyman, 1994; Quintana, 2005; Shipman & Rose, 1983). These criteria indicate that anthropic cut-marks repeat on multiple bones, appear at specific locations, and are associated with clearly defined butchery actions.

The assessment of burning damage in the bone remains of *Ctenodactylus gundi* relies on criteria established by authors such as Lloveras et al. (2009), Medina et al. (2012), Shipman et al. (1984), and Stiner et al. (1995). According to their researchers, bones displaying a yellow-reddish-brown color are considered slightly burned, those with a blue-black color are categorized as carbonized, and those with a blue-greyish or whitish color are identified as calcined.

The evaluation of potential consumption marks was conducted, considering information from Elkin & Mondini (2001), Landt (2007), and Lloveras (2009). Based on ethnoarchaeological observations and experimental studies, these researchers showed that tooth marks resulting from human mastication may appear on bones in the form of notches, punctures, crenulated edges, and other types of damage observed at the proximal and distal ends of long bones.

While the method of collecting small mammal remains at Ifri n'Ammar may introduce biases due to the use of sieves larger than 2 mm mesh screens during various excavation campaigns, we applied predictability and size indexes established by Pardiñas (1999), subsequently adopted by several researchers (e.g., López et al., 2020; López & Chiavazza, 2020), to enhance the interpretation of potential accumulating agents for the bone remains of *Ctenodactylus gundi* and likely *Atlantoxerus getulus* at the Ifri n'Ammar site. These two species are characterized by their diurnal activity, gregarious behavior, and a body mass higher than 150 g.

The first index, calculated using the following formula: (MNI colonials + MNI gregarious + MNI grouped) / (MNI cryptic + MNI solitaries), is used to assess relationships between grouped and non-grouped small mammals. When values are higher than 1, the result could indicate accumulations generated by humans, carnivores or diurnal raptors, while values lower than 1 might suggest the action of nocturnal avian raptors. The second index allows differentiation between small mammal accumulations generated by nocturnal avian raptors and those accumulated by other predators (including humans). It was calculated using the following formula: (MNI small size [≤ 50 g] + MNI medium size [50 to 150 g]) / (MNI large size [≥150 g]). Values higher than 1 suggest assemblages generated by nocturnal raptors, whereas values lower than 1 could indicate anthropogenic exploitation of large-sized small mammals.

Thus, the small mammals identified in the OS unit of the MSA at Ifri n'Ammar (Table 1) have been classified into small-sized species (*Mus spretus* - Muridae; *Gerbillus campestris* - Gerbillidae; *Eliomys munbyanus* - Gliridae), medium-sized species (*Meriones grandis*/Shawii - Gerbillidae; Jaculus orientalis - Dipodidae; *Petrosaltator rozeti* - Macroscelidae), and large-sized species (*Ctenodactylus gundi* - Ctenodactylidae; *Atlantoxerus getulus* - Sciuridae). The mean body weights and information on the ethology of the studied species come from various sources (e.g., Aulagnier, 1992; Gouat, 2013; Meunier et al., 2020; Kingdon, 1997; Rathbun, 2015; Stoetzel, 2009). The incorporation of the results from the calculations of the predictability and size indexes in the overall interpretation of the potential agents of gundi's bone remains accumulation is justified by their coherence with all the other zooarchaeological data.

The post-depositional alterations considered in this study include trampling (Lyman, 1994), weathering (Andrews, 1990; Fernandez-Jalvo and Andrews, 1992), abrasions (Fernández-Jalvo et al., 2014; Fernández-Jalvo and Andrews, 2003; García-Morato et al., 2019; Andrews, 1990), root marks (Fernandez-Jalvo, 1992; Lyman, 1994), manganese oxide staining (Courty et al., 1989), as well as other alterations such as soil corrosion (Andrews, 1990).

Taxonomic determinations of small mammal remains were made by comparing them with reference materials from the collections of the Scientific Institute of Rabat, as well as with bibliographic sources. The analyses were performed especially for *Ctenodactylus gundi* (Fig. 2), using the works of Baskin (1996), Hautier (2010), Jaeger (1971), Lopez-

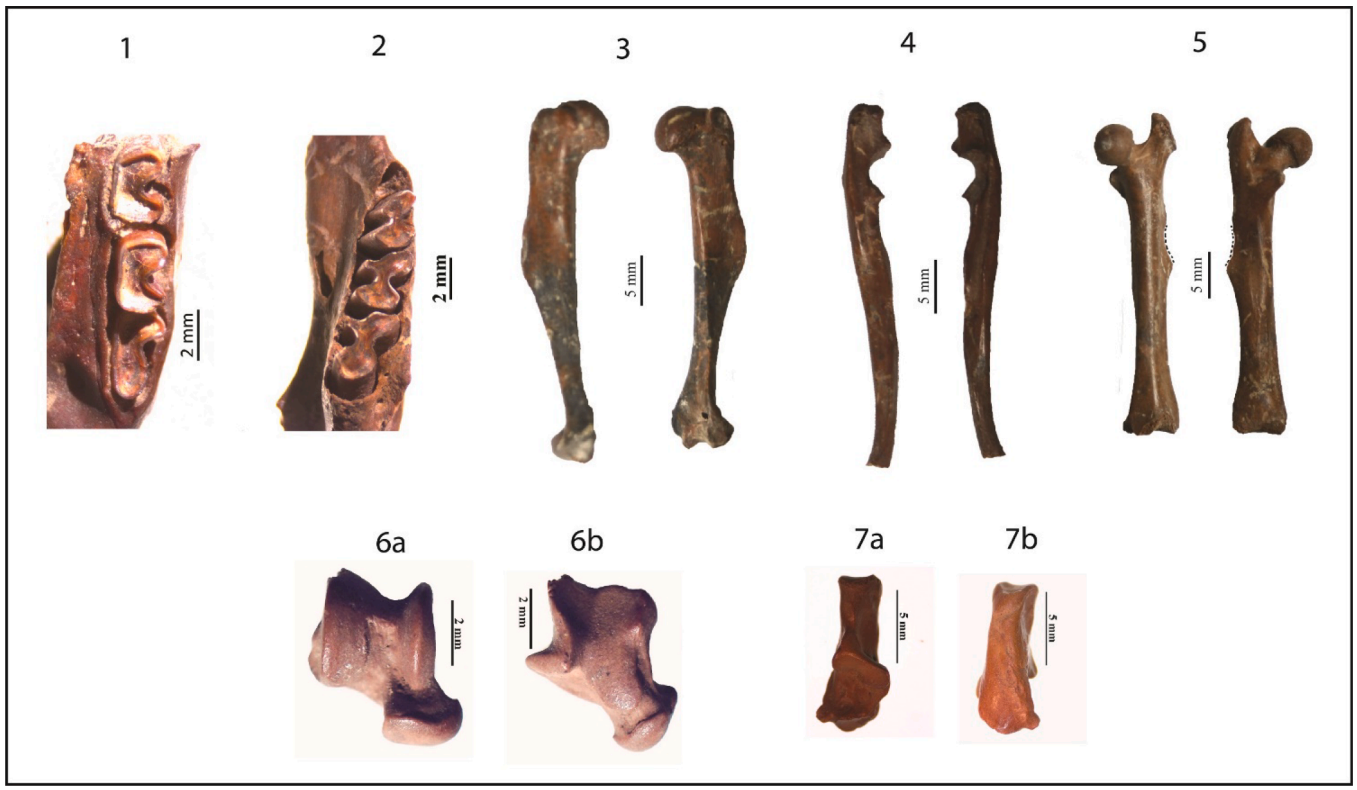



**Fig. 2.** Examples of *Ctenodactylus gundi* remains. 1) series (M1-M3) of upper left teeth (IA03-K15-41b), occlusal view; 2) series of lower right teeth (m1-m3) with the alveolus of p4 or dp4 (IA20-M15-102), occlusal view; 3) humerus (IA20/M13/98), lateral and medial views; 4) ulna (IA18-P14-43), lateral and medial views; 5) femur (A20-P15-101), anterior and posterior views (dotted lines on the photo indicating a breakage of the deltoid tuberosity); 6) talus (IA12-47), dorsal view (a) and plantar views (b); 7) calcaneus (IA12-P13-45), dorsal view (a) and plantar views (b). Photos 3, 4, 5: M. El RADI, INSAP, Morocco.

Antonanzas & Fabien Knoll (2011), and Vianey-Liaud et al. (2010). The following dental characteristics allowed the identification of *C. gundi* specimens: reduction of the dental formula (I 1/1, C 0/0, P 0/0, M 3/3), a robust horizontal branch of the mandible, a strong masseteric crest, bilobed morphology of molars, and a L-shaped morphology of $M^3$.

The taxonomic identification also relies on post-cranial remains, particularly the humerus, ulna, femur, talus, and calcaneus. These elements were assigned to the gundi based on morphological characteristics described by Gervais (1876) and Ginot et al. (2016), along with measurements of *Ctenodactylus gundi* bone elements provided by Meddour (2019). Bones such as the pelvis and sacrum have also been attributed to this species due to the large size of the gundi compared to other small mammals present at the Ifri n'Ammar site. The difficulty in attributing axial bones and metapodials to the gundi arises from the lack of comparative material and the presence of another diurnal and gregarious species, *Atlantoxerus getulus*, although less abundant in this level compared to *Ctenodactylus gundi* and smaller in size (body mass between 230 and 250 g, cf. Meunier et al., 2020; Taibi et al., 2016). Consequently, in our study, several axial elements and metapodials of the gundi may be included in the material generally associated with

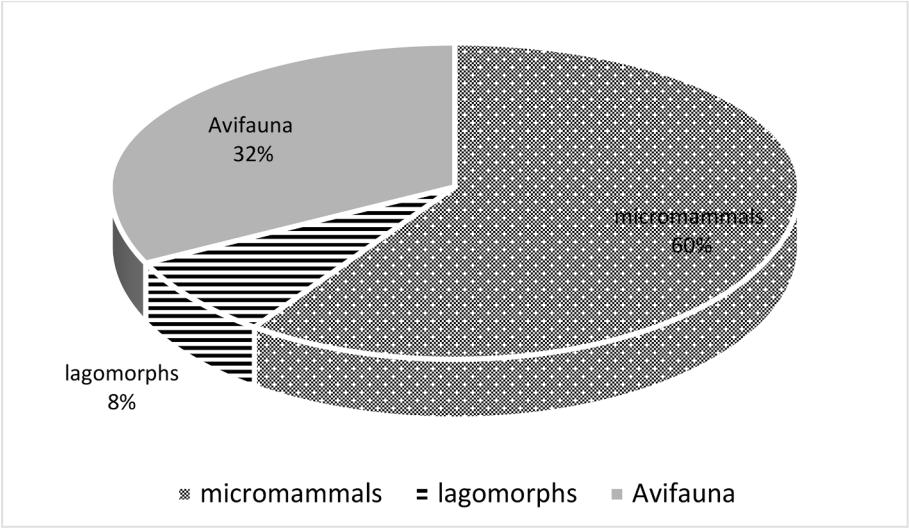



**Fig. 3.** Ifri n'Ammar: Taxonomic composition of small vertebrates in the MSA-OS unit, based on the Number of Identified Specimens (NISP).

rodents.

## 5. Results

### 5.1. Taxonomical representation

The majority of small vertebrates from the OS unit of MSA (Table 1, Fig. 3), are micromammals (NISP = 2381, or 60 %), followed by birds (NISP = 1295, or 32 %), and lagomorphs (NISP = 326, or 8 %). It should be noted that herpetofauna remains, totaling approximately 600 bone elements, were not included in the statistics due to differences in the method of collecting. In fact, these elements were recovered from sediment samples wet sieved using 1 mm screen mesh, while remains of other large- sized small vertebrates, such as *Ctenodactylus gundi* among rodents, lagomorphs, and birds, were mainly collected by dry sieving sediments with approximately a 4 mm screen mesh size.

Among the accumulations of small mammals, the large-sized rodent *Ctenodactylus gundi* dominated the assemblage with 51 % of NISP total (Fig. 4). The other taxa, totalling 49 % of the NISP total, include dental remains of *Mus spretus*, *Gerbillus campestris*, *Meriones shawii/grandis*, *Jaculus orientalis*, *Atlantoxersus getulus*, *Eliomys munbyanus*, *Crocidura russula* and *Petrosaltator rozeti*, as well as post-cranial bones of these various rodents.

The taxonomic abundance of the remains of these small mammals, quantified according to the MNI (based only on dental remains) (Fig. 5), also shows the predominance of *Ctenodactylus gundi* (46 %), followed by *Meriones Shawi* (22 %), *Gerbillus campestris* (9.45 %), *Atlantoxerus getulus* (8 %) and *Petrosaltator rozeti* (4.72 %). The other taxa are represented by less than 4 %.

### 5.2. Ctenodactylus gundi: Anatomical representation

Among the 1212 fossil remains analysed, humeri are the most abundant elements (97.41 %), followed by femora (50.43 %), maxillae (45.25 %), pelves (36.2 %), ulnae (35.34 %), mandibles (34.91 %), tibiae (31.89 %) and calcanea (30.17 %). The least represented skeletal elements (PR < 6 %) are isolated teeth, radii, ribs + sacrum, autopod (phalanges + metapodials), and vertebrae (Table 2). The anatomical representation of this species at Ifri n Ammar shows good preservation of the long bones and cranial bones (maxillae and mandibles). The mean representation percentage for the whole skeletal elements is 24 %.

The results of the indices assessing the relationships between cranial and postcranial elements have revealed an underrepresentation of cranial elements (% pc/c 1 = 380 and % pc/c 2 = 184). These values indicate a loss of cranial elements and a low representation of isolated molars (Table 2).

### 5.3. Ctenodactylus gundi: Fragmentation

The fragmentation of the skull bones is significant (Table 3). Only one skull with both maxillae is recovered intact, and most zygomatic arches of the maxillae are broken. The mandibles are also heavily fragmented, with some lacking the posterior part, while others only comprise the anterior part with the diastema and alveolar socket of incisor.

The maxillae and mandibles show significant losses of molars and incisors, and the number of isolated teeth is extremely low (Table 3).

Considering the breakage of the postcranial elements of *Ctenodactylus gundi*, the bones were heavily fragmented (Table 4), with few bones being found complete. Thus, among the most fragmented postcranial elements are the femora, tibiae, and ulnae with a fragmentation percentage exceeding 80 %, while the humeri, although significantly fragmented, are represented by 33 % of complete bones.

The fragmentation patterns of these long bones indicate that the robust ends were preferentially preserved, particularly the distal humeri, proximal ulnae, proximal femora, and distal tibiae. The ratio of distal to proximal limb bones (tibiae + ulnae / femora + humeri) is 0.45 (Table 2), suggesting a preferential preservation of proximal limb bones compared to distal limb bones.

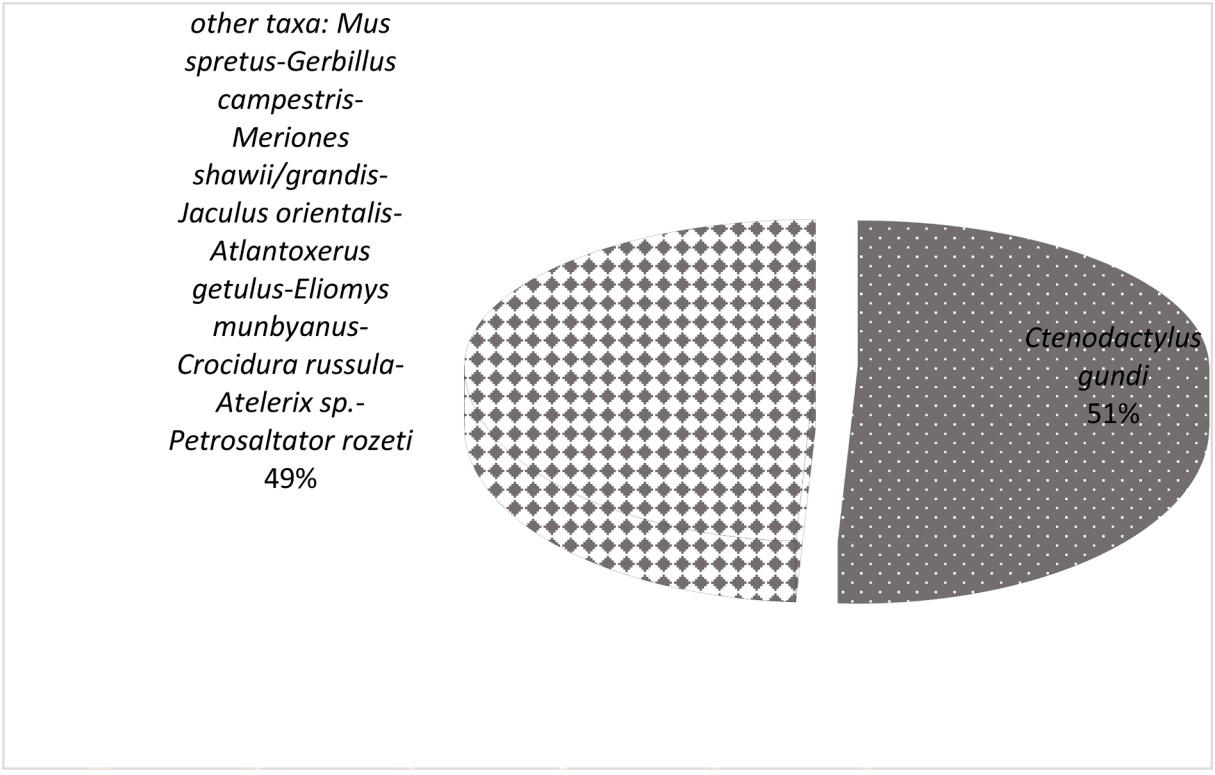



**Fig. 4.** Ifri n'Ammar: Representation of small mammals in the MSA-OS unit, based on the Number of Identified Specimens (NISP).

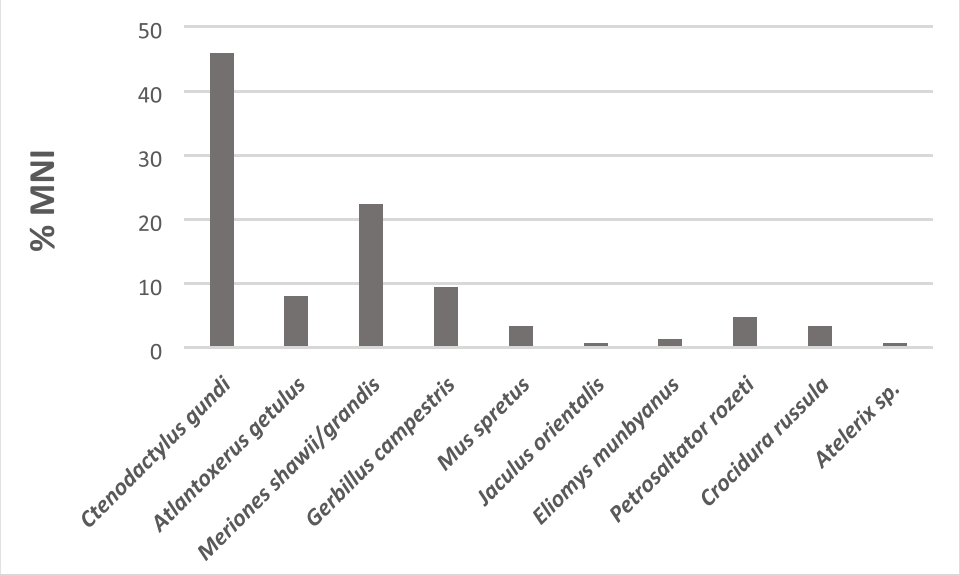



**Fig. 5.** Ifri n'Ammar: Representation of small mammals in the MSA-OS unit, based on the Minimum Number of Individuals (MNI), according only to dental remains.

**Table 2**
*Ctenodactylus gundi*: Number of skeletal elements (N) and their representation percentage (PR, %) (PR calculated for each bone according to Dodson & Wexlar, 1979; MNI calculated for this taxon based on the best-represented anatomical element, the humerus).

| | N | PR% |
|---|---|---|
| Mandibles | 81 | 34.91 |
| Maxillae | 105 | 45.25 |
| Isolated Incisors | 26 | 5.6 |
| Isolated Molars | 26 | 1.86 |
| Femora | 117 | 50.43 |
| Tibiae | 74 | 31.89 |
| Pelves | 84 | 36.2 |
| Calcanea | 70 | 30.17 |
| Tali | 5 | 2.15 |
| Humeri | 226 | 97.41 |
| Radii | 5 | 2.15 |
| Ulnae | 82 | 35.34 |
| Scapulae | 31 | 13.36 |
| Ribs + Sacrum | 33 | 1.18 |
| Phalanges + Metapodials | 49 | 0.54 |
| vertebrae | 198 | 3.16 |
| P.R. mean | – | **24.47** |
| Total NISP | **1212** | – |
| MNI | – | 116 |
| %pc/c 1<br>[(femora + tibiae + humeri + radii + ulnae) ×(8)/ (mandibles + maxillae + molars) x (5)] x 100 | – | 380.37 |
| %pc/c 2<br>(humeri + femora / mandibles + maxillae) x 100 | – | 184.40 |
| % (tibiae + ulnae / femora + humeri) | – | 45.48 |

**Table 3**
*Ctenodactylus gundi*: Number of cranial elements (N) and their breakage percentage (%) in the MSA-OS unit of Ifri n'Ammar. (% calculated for cranial elements according to Andrews, 1990).

| Elements | N | % |
|---|---|---|
| **Skull** | | |
| Complete | 1 | 1.02 |
| Maxilla with zygomatic | 22 | 22.44 |
| Maxilla without zygomatic | 76 | 77.55 |
| Maxilla molars loss | 169 | 57.48 |
| Maxilla incisors loss | 91 | 92.82 |
| **Mandible** | | |
| complete | 0 | 0 |
| Mandible molars loss | 155 | 77.11 |
| Mandible incisors loss | 52 | 77.61 |
| **Isolated teeth** | | |
| Isolated molars | 26 | 8.02 |
| Isolated incisors | 26 | 18.18 |

### 5.4. *Ctenodactylus gundi: Digestion marks*

The species *Ctenodactylus gundi*, a relatively large-sized diurnal rodent, is rarely identified in the pellets of nocturnal raptors in North Africa (Denys et al., 1996). Its predators include snakes, small carnivores, raptors (Gouat, 1988a; Seguignes, 1979), as well as humans (Gast, 1969; 1986; Gouat, 1991a; Gouat, 2013; Grenot, 1973; Louis, 1986).

Consequently, due to the lack of modern samples of cranial and postcranial remains of gundi recovered from raptor pellets or faeces of small carnivores, analysed in terms of taphonomy, the assessment of potential effects of digestive corrosion on the remains of this species at Ifri n'Ammar was conducted relying on the digestion categories described in various studies (e.g., Andrews, 1990; Fernandez et al., 2017b; Fernandez-Jalvo & Andrews, 1992; Fernández-Jalvo et al., 2016; Montalvo and Fernández, 2019).

Based on these studies, the examination of gundi remains at Ifri n'Ammar reveals that most incisors and molars of this species show no signs of digestion (Figs. 6.1, 6.2). Only a few alterations, the interpretation of which is difficult, were detected on a very limited number of molars, showing slight signs (Fig. 6.3) or partial enamel deterioration with cracks affecting the occlusal surface (Fig. 6.4). Similarly, the maxillary and mandibular bones showed alterations manifested by rounding and polishing of the fragmented edges, thinning, and perforations of the cortical surface of these bones (Fig. 6.5).

Alterations resulting from digestion can be seen on the bone remains of the gundi. In fact, some bones show heavy digestion, altering the cortical surface and exposing the cancellous bone (Fig. 6.8). Several femur heads display significant alterations (Figs. 6.6, 6.7), and some epiphyses of long bones (humerus, ulna, and femur) are only slightly affected by digestion (Fig. 6.9). It should be noted that some femora with moderate to heavy digestion marks seem to be burned, and in the case of

**Table 4**
*Ctenodactylus gundi*: Number of postcranial elements (N) and their fragmentation percentage (PF %) in the MSA-OS unit of Ifri n'Ammar. (PF = Number of fragmented bones / Number of total bones × 100, calculated according to Dodson & Wexlar, 1979; Denys, 1985).

| | | N | PF% |
|---|---|---|---|
| **Humerus** | **Complete** | **76** | **33.62** |
| | **Fragmented** | **150** | **66,37** |
| | Proximal | 45 | 19.91 |
| | Shaft | 27 | 11.94 |
| | Distal | 78 | 34.51 |
| | **Total** | **226** | 100.00 |
| **Ulna** | **Complete** | **16** | **19.51** |
| | **Fragmented** | **66** | **80.48** |
| | Proximal | 64 | 78.04 |
| | Shaft | 2 | 2.43 |
| | Distal | 0 | 0 |
| | **Total** | **82** | 100.00 |
| **Femur** | | | |
| | **Complete** | **10** | **8.54** |
| | **Fragmented** | **107** | **91,45** |
| | Proximal | 63 | 53,84 |
| | Shaft | 4 | 3.41 |
| | Distal | 40 | 34,18 |
| | **Total** | **117** | 100.00 |
| **Tibia** | **Complete** | **7** | **9.45** |
| | **Fragmented** | **67** | **90.54** |
| | Proximal | 19 | 25.67 |
| | Shaft | 3 | 4.04 |
| | Distal | 45 | 60.81 |
| | **Total** | **74** | 100.00 |

the distal portion of a femur, potentially anthropic marks are discernible (Fig. 6.6).

### 5.5. *Ctenodactylus gundi: Evidence of the anthropic action*

#### 5.5.1. *Cut-marks*

At Ifri n'Ammar, several cut-marks are observed on the remains of *Ctenodactylus gundi*, recovered from the MSA-OS unit, providing evidence of the consumption of this species by hunter-gatherers at this site. Indeed, these marks were identified on approximately 10.75 % of the analysed remains, totaling nearly 800 elements, and are mainly located on the mandibles and limb bones (Fig. 7, Table 5).

The cut-marks observed on the mandibles are mainly located at the diastema on the labial faces (Fig. 8.1), below the masseteric crest, as well as on the medial and lateral surfaces of the posterior part of the mandible (Figs. 8.2, 8.3). In general, these marks are characterized by their transverse and oblique orientation relative to the long axis of the mandibular bone, showing a deep internal surface and parallel striations.

Cut-marks are also present near the glenoid cavity of the scapula (Figs. 8.4, 8.5) and on the innominate, near the acetabulum (Figs. 8.7, 8.9), as well as on the ischium and ilium (Fig. 8.8) of this bone. Additionally, some transversal striations are located near the femoral head and the lesser trochanter of the femur (Figs. 8.10, 8.11). Several cut-marks are short and oblique, with variable width and depth, sometimes grouping together to form parallel striations, and they are observed on the proximal, midshaft, and distal parts of the long bone diaphyses of the limbs (Figs. 8.6, 8.12, 8.13, 8.14). Other cut-marks are located on the plantar surface of the calcaneus (Fig. 8.15).

It is essential to note that a femur, without evidence of digestion, shows signs of polishing on a fractured edge of the diaphysis (Fig. 9.1). Additionally, signs of polishing are observed on burnt bones, particularly on the fragmented edges of long bone diaphyses (Fig. 9.2). Since we cannot currently offer a definitive interpretation of this type of modification, which seems potentially linked to anthropogenic activity, we only report the presence of these bones.

#### 5.5.2. *Burnt bones*

Before analysing bone burning damage, it is essential to note that diverse post-depositional processes can produce marks resembling those resulting from bone exposure to fire (Lyman, 1994; Medina et al., 2012; Shipman et al., 1984; Stiner, 1995). At Ifri n'Ammar, in addition to the cut-marks interpreted as undeniable evidence of human consumption of gundi, various bone remains of these species have been affected by fire, showing different colors. Thus, out of the 800 examined skeletal remains of *Ctenodactylus gundi*, 21 % present traces of burning. Among these, 86 % showed the brown coloration characteristic of slightly burned bones, while only 12.12 % were black, and less than 2 % were blue-greyish in color.

In fact, traces of burning were present particularly on long bones (humeri, ulnae, femora, and tibiae), but also on some maxillae and mandibles, as well as the innominate and the autopodium elements (tarsals and metapodials). Furthermore, it is important to note that remains with both cut-marks (Figs. 8.1, 8.6) and damage resulting from chewing related probably to human consumption (Figs. 10.2, 10.5, 10.6), show traces of burning.

#### 5.5.3. *Possible marks associated with human consumption of Ctenodactylus gundi*

Studies in ethnoarchaeology conducted in Central Africa, focusing on tooth marks left by humans during the consumption of small mammals (Landt, 2007) as well as experimental studies carried out on prey such as rabbits (lagomorphs) (Lloveras et al., 2009) have served as a basis for formulating hypotheses about possible human tooth marks on the skeletal elements of the gundi from Ifri n'Ammar.

Among the types of damage cited by Landt (2007) and visible on skeletal elements of the gundi are the removal of small amounts of bone tissue on the proximal or distal epiphyses of long bones (e.g., the medial or lateral edges of the humerus, Figs. 10.1, 10.2; or the greater and lesser trochanters of the femur, Fig. 8.11). According to Landt (2007), these damages resulting from human consumption, noticeable on the epiphyses of long bones, seemed to focus more on the removal of tissues adhering to the bone than on within bone nutrients.

Other tooth marks, likely resulting from human mastication, manifest on bones of gundi as notches and indentations (Figs. 10.4, 10.5, 10.6, 10.7), observed on the fractured edges of long bone diaphyses, as well as punctures noted on the distal epiphysis of the humerus, the innominates, and the mandibles (Figs. 10.3, 10.9, 10.10, 10.11).

Regarding the punctures observed at Ifri n'Ammar on two innominates, one of them has broken through the complete cortical surface of the bone (Fig. 10.10), while on another innominate, bone parts are crushed along the inner margins of the puncture (Fig. 10.9). Additionally, on a gundi mandible, the puncture located on the labial face, below the prominent area corresponding to the masseteric crest, shows polished edges with tiny removals of the cortical surface (Fig 10.11). It should also be noted that at Ifri n'Ammar, some gundi bones showing damage likely resulting from human consumption are burned and/or display cut-marks (Figs. 8.11, 10.8).

### 5.6. *Ctenodactylus gundi: Post-depositional alterations*

Black traces due to manganese oxide deposits (e.g., Andrews, 1990; Courty et al., 1989; Stœtzel et al., 2012) are observed on 86 % of gundi remains (Fig. 11.1). They partially cover the fossil remains, and in rare cases, cover the whole surface of the bones. Only 5.6 % of the remains show signs of weathering in the form of cracks and fissures (Fig. 11.3), as defined by Andrews (1990), and rare remains present a concretion (Fig. 11.10). Due to the presence of cut-marks, a few rare bones (n = 2) show fine and superficial scratches (Fig 11.4) that can only be attributed

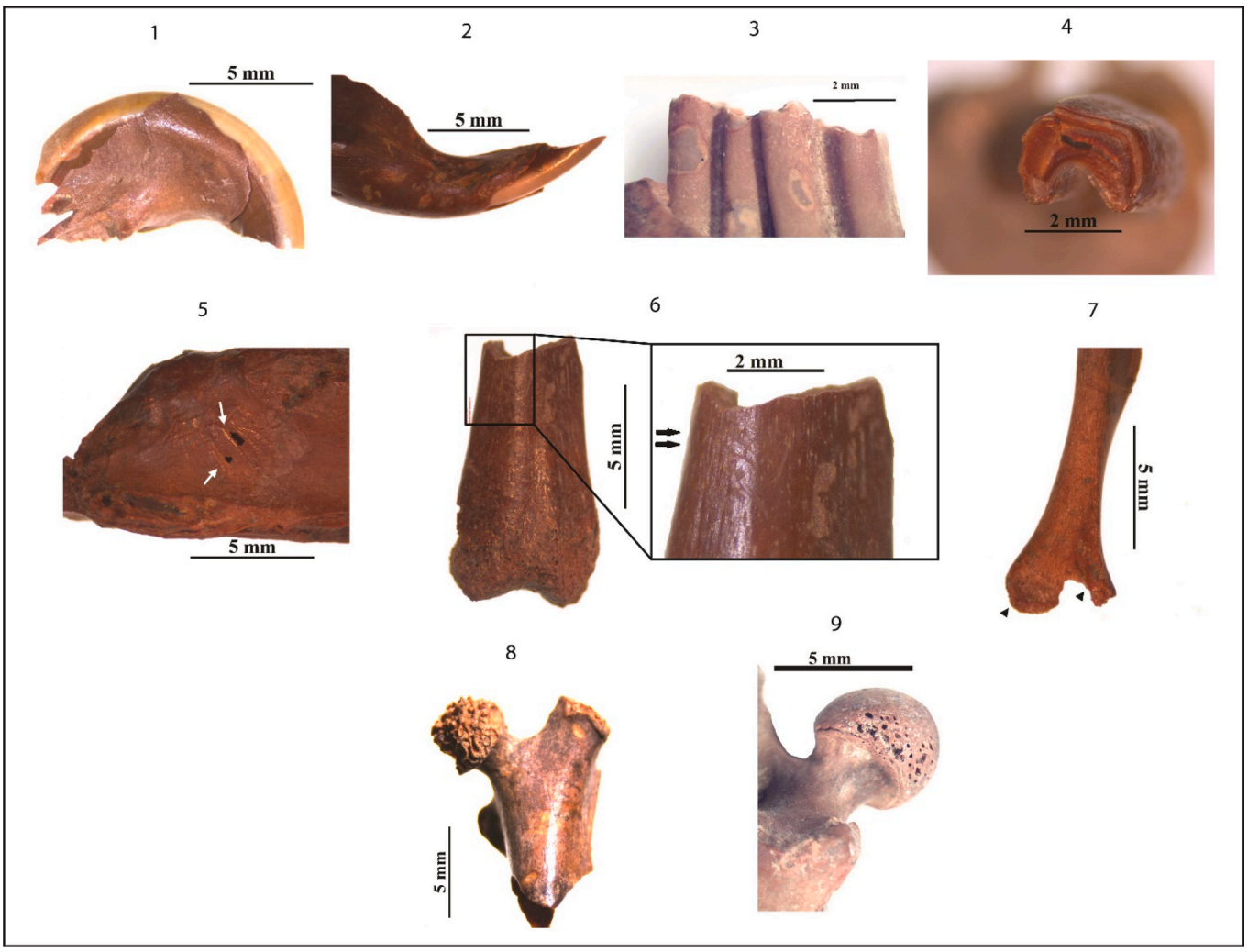



**Fig. 6.** *Ctenodactylus gundi*: Examples of digested elements in the MSA-OS unit of Ifri n'Ammar. 1) upper incisor not digested (IA13-P13-67); 2) lower incisor not digested (IA18-N14-84); 3) indeterminate alteration on lower molars (IA20-O13-99); 4) $M^1$ or $M^2$ with enamel breakage and dentine cracks (IA03-H15-47); 5) maxillary bone (IA14-L12-73), with thin surface and perforations of the cortical surface; 6) femur (IA15-L12-80), heavy digestion on the distal part with details of the proximal part of the diaphysis, possibly bearing anthropic traces; 7) humerus (IA17-N14-83), heavy digestion on the distal end; 8) femur (A20-P15-101), heavy digestion; 9) femur (IA20-O13-98), light digestion.

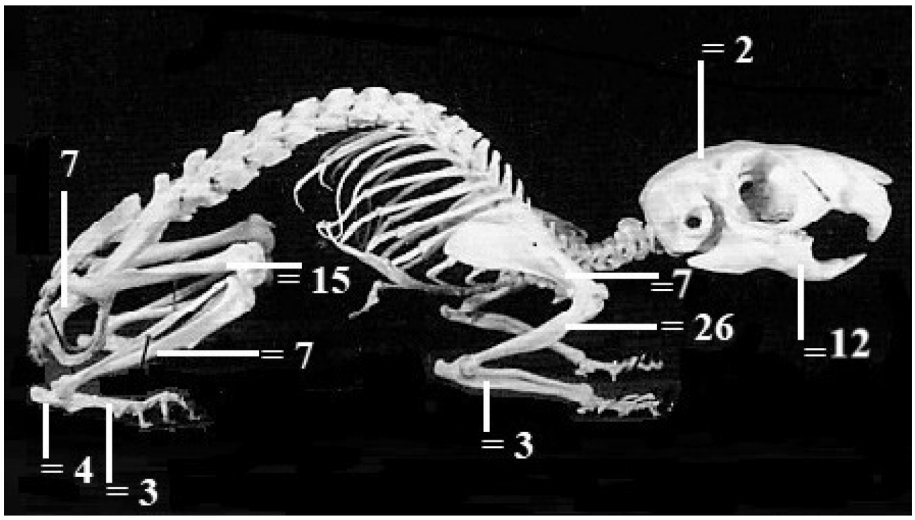



**Fig. 7.** *Ctenodactylus gundi*: Number of skeletal elements with cut-marks (total analysed remains = 800). Female *C. gundi* skeleton according to Honigs & Greven, 2003.

**Table 5**
*Ctenodactylus gundi*: Total number of cut-marks and burned bones (total analysed remains = 800).

| Elements | Cut-marks | Burnt marks |
|---|---|---|
| Skull | 2 | 1 |
| Maxilla | – | 13 |
| Mandible | 12 | 11 |
| Premaxilla | – | 1 |
| Incisor | – | 3 |
| Molar | – | 1 |
| Scapula | 7 | 5 |
| Humerus | 26 | 48 |
| Ulna | 3 | 22 |
| Vertebra | – | 5 |
| Pelvis | 7 | 9 |
| Femur | 15 | 16 |
| Tibia | 7 | 9 |
| Calcaneus | 4 | 12 |
| Metapodial | 3 | 13 |
| Total elements | **86 (10,75 %)** | **169 (21 %)** |

with great hesitation to the action of trampling.

Bones with a completely altered rough cortical surface (1 %), possibly due to soil corrosion (Andrews, 1990), are observed (Fig. 11.5). Remains showing localized alterations in the form of either superficial damage to the cortical surface of the bone or total perforation of it are found among the gundi bone material (Figs. 11.6, 11.7). The contour of these altered surfaces sometimes display a brown color. This latter alteration, which is difficult to interpret, seems to result from the action of bacteria and fungi (e.g., Laroulandie, 2000). The root marks were identified on 27 % of the bones, indicating the development of vegetation in certain parts of the Ifri n'Ammar shelter (Fig. 11.2). Intense alterations, appearing as yellow and white traces (Figs. 11.8, 11.9), are observed on both bones and teeth, particularly those recovered from the Lower OS (dated to 130 ± 8; Richter et al., 2010), just above the layer composed of calcareous crusts. It is important to mention that only two gundi bone remains show traces suggesting rodent activity (Fig. 11.12).

At Ifri n'Ammar, certain prominent parts of some gundi bones appear to show signs of polishing (Fig. 11.11), suggesting potential contact with water.

## 6. Discussion

The assemblage of small vertebrates from Ifri n'Ammar culturally associated with the Middle Stone Age (MSA-OS unit), corresponding to the chronological ranging from 130 ± 8 to 83 ± 6 ka (TL dating; Richter, 2010), is mainly composed of small mammals, a significant proportion of birds, and a low representation of lagomorphs. Although the observed faunal composition does not allow us to attribute these accumulations to a specific predator, the high proportion of birds (Fig. 3) in the fossil assemblage of Ifri n'Ammar suggests a potential involvement of predators that feed on birds, such as falcons (Baziz et al., 2001; Souttou et al.,

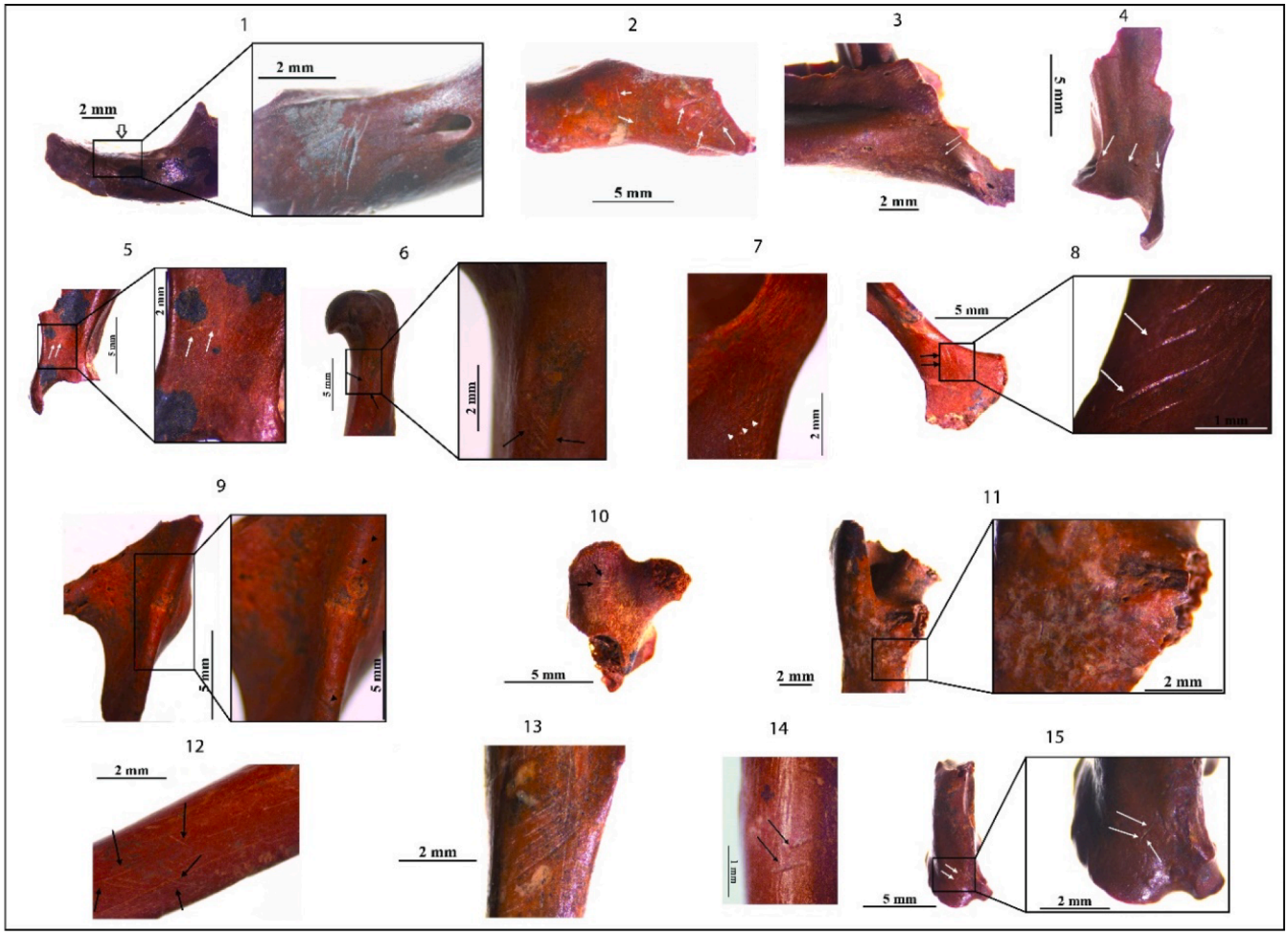



**Fig. 8.** *Ctenodactylus gundi*: Examples of cut-marks. 1) mandibular diastema (IA02-33a); 2) mandible (IA18-O15-90), lateral view; 3) mandible (IA13-P12-65), medial view; 4) scapula (IA13-O12-61); 5) scapula (IA12-P13-55); 6) humerus (IA15-P14-77); 7) innominate (IA18-N12-77); 8) ischium of innominate (IA15-79); 9) innominate (IA18-N14-80); 10) femur (IA13-O13-61) anterior view; 11) femur (IA18-M15-96), posterior view; 12) shaft of tibia (IA15-P13-77); 13) humerus shaft (IA18-N15-96); 14) tibia shaft (IA13-P14-67); 15) calcaneus (IA13-O12-60).

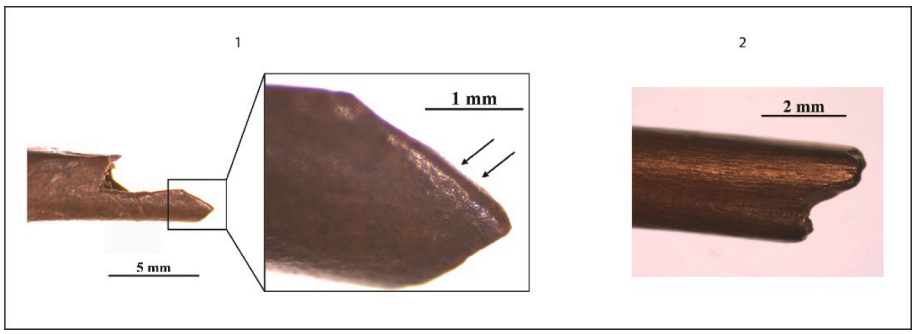



**Fig. 9.** *Ctenodactylus gundi*: Examples of polished bone edges. 1) Femur, broken and polished end of diaphysis (IA17-M13-83); 2) burned tibia, polished end of diaphysis (IA13-P14-62).

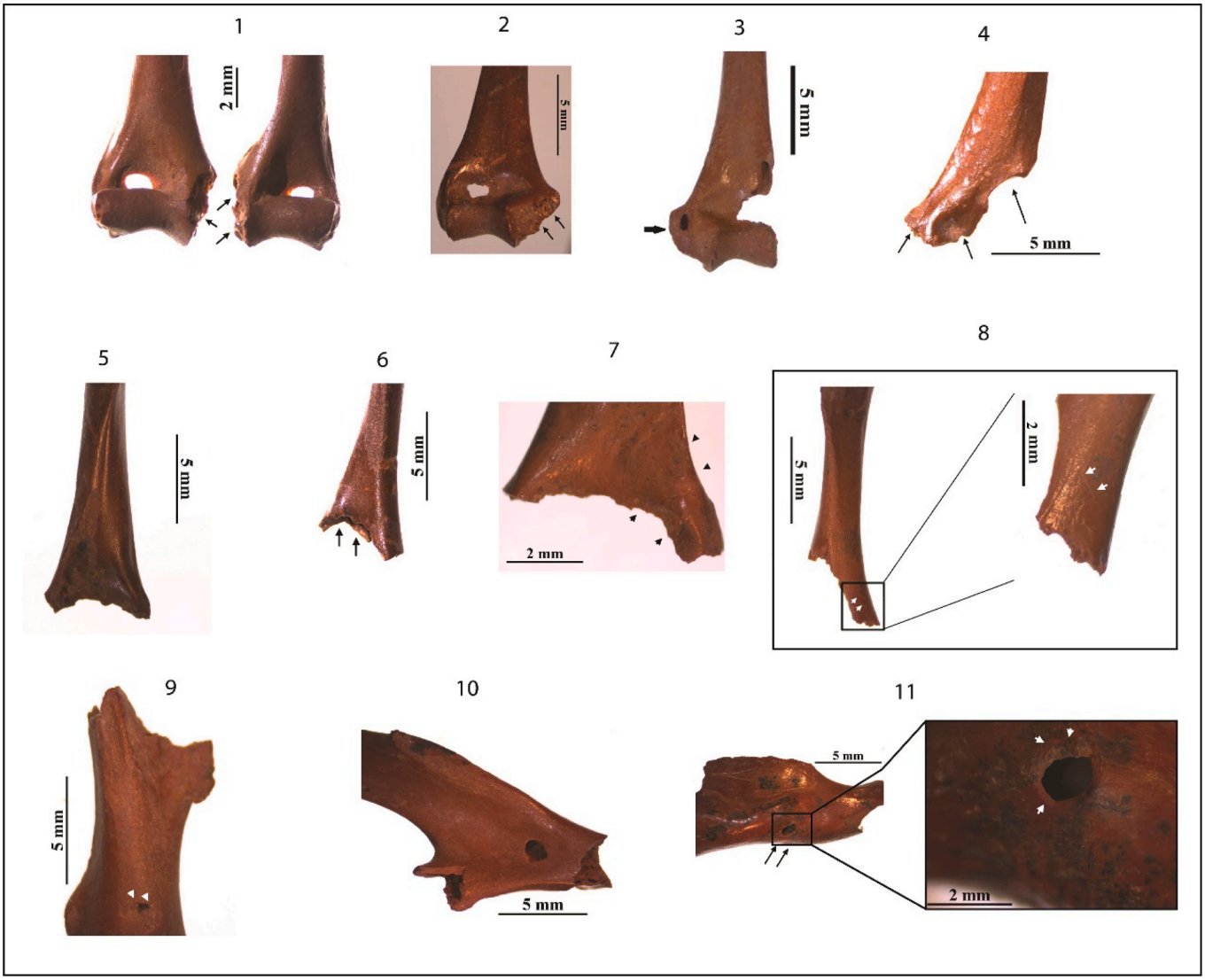



**Fig. 10.** *Ctenodactylus gundi*: marks probably resulting from human mastication? 1, 2) humerus (IA13-P13-65, IA15-P15-78), removal of small amounts of bone tissue on distal epiphyses; 3) humerus (IA13-P14-67), puncture and removal of bone tissue fragments on distal epiphysis; 4, 5, 6, 7) humerus (IA13-O13-61, IA15-P14-78, IA15-M12-80, IA18-N15-94), notches and indentations on burned diaphysis ends; 8) humerus (IA03-K12-38), damaged diaphysis end with a cut mark (see details); 9, 10) innominate (IA13-P13-61, IA18-N12-77), punctures; 11) mandible (A13-P13-61), puncture on lateral face.

2006).

The presence of diurnal rodent taxa at Ifri n'Ammar, with a body size higher than 150 g, such as the gundi (*Ctenodactylus gundi*) and the Barbary ground squirrel (*Atlantoxerus getulus*), may suggest the involvement of relatively large predators in the accumulation of their bone remains at the site. This observation is supported by data provided by Andrews (1990), who specifies that there is generally a correlation between the size of the predator and that of its prey. Additionally,

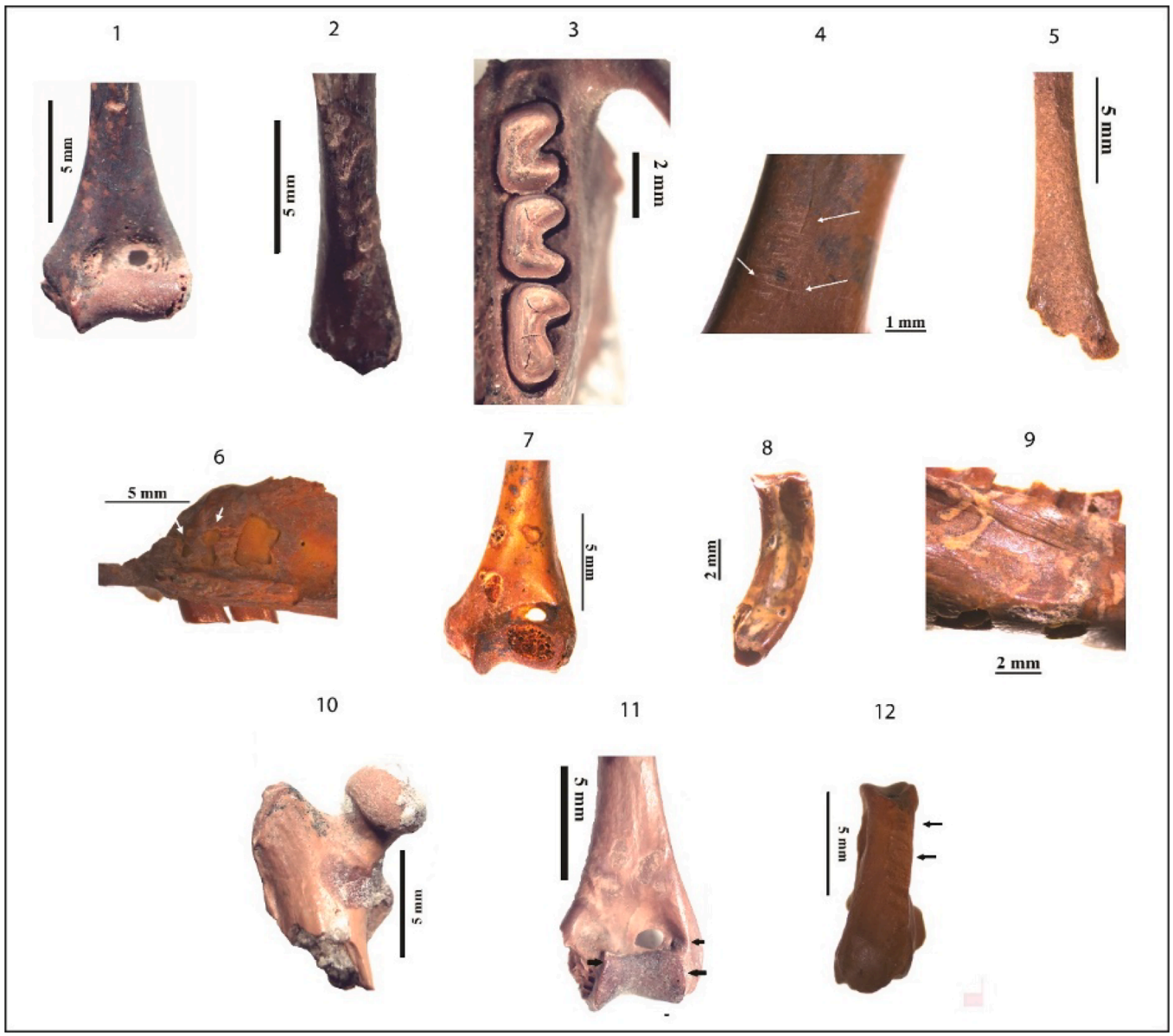



**Fig. 11.** *Ctenodactylus gundi*: Examples of post-depositional alterations. 1) humerus (IA03-K12-37), black traces; 2) humerus shaft (IA03-K15-37), root marks; 3) maxilla (IA13-O12-62), cracks on the occlusal surface of upper molars (weathering); 4) innominate (IA13-N12-66), fine scratches (trampling); 5, 6, 7) soil corrosion or chemical alterations on a humerus (IA13-P13-67), a maxilla (IA18-N12-99), and a humerus (IA13-N11-65); 8, 9) yellow-white marks on an upper molar (IA17-N15-85) and a mandible (IA20-M15-102); 10) femur (IA18, P15-44) with a concretion; 11) humerus (IA13 P13-65), polishing of salient parts; 12) calcaneus (IA13-P13-62), rodent marks.

according to Denys et al. (1996), it is unlikely that nocturnal raptors are responsible for the accumulation of the fossil remains of these prey, as they are rarely found in the regurgitation pellets of these raptors.

The mean percentage of anatomical representation (PR) of the gundi in the present study is relatively low (mean P.R. = 24 %), comparable to that observed in coprocoenoses of extant diurnal avian raptors such as *Falco tinnunculus* (mean P.R. between 21 and 42, Andrews, 1990: Table 2), *Elanus caeruleus* (28 %, Souttou et al., 2012: Table 1) or small carnivores like *Genetta genetta* (27 %, Andrews, 1990: appendix Table 13). However, the results of the taphonomic analysis conducted on the bone and dental remains of *Ctenodactylus gundi* from the archaeological site of Ifri n'Ammar undeniably support the conclusion that humans were the main agents responsible for the accumulation of gundi remains at the site. The detection of cut-marks and burnt traces on the bone remains indeed confirms anthropogenic exploitation and consumption of this species.

The high fragmentation percentages of the cranial elements (Table 3) and post-cranial bones (Table 4) are comparable to the values obtained by Andrews (1990: Table 3.3) for modern assemblages of diurnal raptors such as the Kestrel (*Falco tinnunculus*) and the hen harrier (*Circus cyaneus*), as well as for small carnivores like the Red Fox (*Vulpes vulpes*) and the Pine Marten (*Martes martes*). However, some studies (e.g., Crandall & Stahl, 1995; Dewar & Jerardino, 2007), which analysed the degree of alteration recorded in remains of micromammals consumed by humans, classified humans as predators of category 5, also including carnivores according to the classification established by Andrews (1990). Consequently, a part of the fragmentation in the gundi's bone remains and the loss of postcranial elements could be assigned to various human activities related to the butchery, cooking, and consumption of this prey (Medina et al., 2012; Stahl, 1982, 1996).

Furthermore, the molars of *Ctenodactylus gundi* lack dental roots, which could explain the easy extraction of these teeth from their

alveolar sockets, leading to the high tooth loss observed in the studied sample of this species. The extremely low number of isolated teeth may be attributed to the method of recovering and sieving the remains, introducing a potential bias that complicates the interpretation of the percentages obtained for isolated teeth (Table 3). Factors contributing to a high level of fragmentation, based on several studies (e.g., Andrews, 1990; Smoke & Stahl, 2004), include weathering, the falling of large rock elements into caves, burial and compaction of soils, trampling, as well as sediment sieving during excavation.

While small animals can be butchered and processed without the use of sharp lithic tools due to their reduced size (e.g., Fernández et al., 2011; Fernández et al., 2017a; Landt, 2007; Lloveras et al., 2009; López & Chiavazza, 2020; Medina et al., 2012; Quintana, 2005; Stahl, 1996), anthropic cut-marks have been identified on the bone remains of the *Ctenodactylus gundi* species at the Ifri n'Ammar site. The lack of specific butchery experimental referentials for small mammals of a size similar to that of the gundi in North Africa makes it difficult to precisely attribute the cut-marks to different processing stages, such as skinning, disarticulation, and defleshing.

However, relying on data from the literature, particularly the cut-marks referential (Costamagno et al., 2019), and considering studies that analyse anthropic cut-marks on fossil rodent remains of caviomorphs (Cavidae, weighing less than 700 g) in South America (Fernández et al., 2017a; Medina et al., 2011; Quintana, 2005), as well as studies on lagomorphs in Europe (Cochard, 2004a), and experimental research conducted on rabbits to identify various types of anthropic traces (Lloveras, 2009), we can formulate hypotheses regarding the attribution of cut-marks (Fig. 8) observed on the material of *Ctenodactylus gundi* to different butchery activities.

Thus, based on these studies, we can propose that, at Ifri n'Ammar, the cut-marks observed on skeletal elements where the skin is in direct contact with the bone, such as the mandibular diastema, and the plantar surface of the calcaneus (Figs. 8.1, 8.15), could be associated with skinning activity. It is plausible that the gundi, besides serving as a food resource, may have provided skin, given its thick (2 cm-long) and silky fur (Grenot, 1973), which could have been used for currently unknown purposes by Middle Stone Age, MSA human groups.

Possible disarticulation-associated marks are located on the innominate, near the acetabulum (Figs. 8.7, 8.9). These marks may result from the separation of this bone and femur. Similarly, the marks present below the masseteric crest, as well as on the medial and lateral faces of the posterior part of the mandible (Figs. 8.2, 8.3), could indicate the possible sectioning of the masseter muscle for the probable disarticulation of the mandible from the rest of the skull (Hautier, 2010: see description of skull muscles in the genus *Ctenodactylus*). Disarticulation-related marks are also visible near the glenoid cavity of the scapula (Figs. 8.4, 8.5). Additionally, some transversal marks located near the femoral head and the lesser trochanter of the femur could result either from disarticulation or muscle sectioning (Figs. 8.10, 8.11).

The defleshing activity is suggested by the presence of short transverse, sometimes oblique and parallel, striations on the diaphyses of the long bones of the limbs, notably the humerus, femur, and tibia (Figs. 8.6, 8.12, 8.13, 8.14), as well as on the ischium and ilium of the innominate (Fig. 8.8).

The consumption of the gundi by MSA populations is further confirmed by burnt marks observed on the bones of this species. However, these alterations caused by burning, characterized by different colors of the bones, currently do not lead to definitive conclusions about the cooking patterns of this prey. A more in-depth examination of the burned remains is necessary in the future to identify potential differential burning patterns (Medina et al., 2012) on the cranial and post-cranial elements of this species. It is noteworthy that the presence of certain cut-marks on burnt bones may indicate that the gundi carcass was skinned, disarticulated, and perhaps defleshed before cooking (Figs. 8 and 10). Moreover, the burned elements heavily affected by fire, displaying a black or blue-greyish color, though few in number, could suggest that certain bone remains were thrown into the fire after the consumption of this rodent's meat (Medina et al., 2012).

Additional evidence further confirms the consumption of the gundi, as indicated by human tooth damage observed on the bones of *Ctenodactylus gundi* (Fig. 10). While the damage caused by human mastication on the bones may not be distinctly different from that resulting from carnivore mastication activities (Elkin and Mondini, 2001; Lloveras et al., 2009; Landt, 2007), it appears that the removal of small amounts of bone tissue on epiphyses of long bones (e.g., humerus), notches, and indentations observed on the fractured edges of long bone diaphyses, as well as punctures of the cortical surface of certain bones, could indicate human consumption of tissues adhering to the bone (Landt, 2007). Therefore, it is essential to pursue in-depth research to better understand these marks potentially associated with human consumption of the gundi, including the detection of other types of marks on *Ctenodactylus gundi* bones, such as tooth pits, as mentioned in Landt's (2007) work.

There is other supporting evidence for the human exploitation of the gundi at Ifri n'Ammar, particularly in the values of predictability and size indexes (Pardiñas, 1999). These indexes reveal a high proportion of diurnal small mammals, mainly large-sized rodents (≥150 g) of Ctenodactylidae and Sciuridae. The predictability index yielded values greater than 1 (1.19), while the size index was less than 1 (0.83).The results of these two indexes indicate human exploitation at Ifri n'Ammar of these large-sized small mammals.

Alterations related to digestion are observed in the bone remains of the gundi from Ifri n'Ammar (Fig. 6). Considering that the accumulation of most remains of this species could be a result of human predation, it is entirely plausible to suggest that these modifications, interpreted as traces of digestion, are caused by human digestive fluids after the consumption of this rodent. Studies examining the effects of human digestive gastric juices on the remains of small mammals (e.g., Crandall & Stahl, 1995; Dewar & Jerardino, 2007) have highlighted the profound effect of these fluids and the elevated level of digestion of bone remains. At Ifri n'Ammar, polishing marks were observed on the fragmented edges of the maxillary and mandibular bones, as well as thinning and perforations of the cortical surface of these bones, along with alterations on some dental remains. Moreover, several femoral heads display significant alterations resulting from digestion (Figs. 6.8, 6.9).

The remains of the gundi have undergone various post-depositional alterations (Fig. 11), including manganese oxide stains that indicating a humid sedimentary environment (e.g., Andrews, 1990; Desclaux et al., 2011), yellow-white stains, as well as root marks and soil corrosion. Furthermore, the polishing of certain protruding parts of bone elements does not appear to result from water transport action. This is explained by the fact that bone abrasion by water and sediments, as defined by several researchers (e.g., Andrews, 1995; Fernandez-Jalvo et Andrews, 2003; Fernández-Jalvo et al., 2014; García-Morato et al., 2019; Tomassini & Montalvo, 2013), uniformly affects all types of bone tissue by rounding the entire skeletal element.

The reasons why Middle Stone Age populations consumed the gundi from 130 ka, marking the transition from the Middle Pleistocene to the Upper Pleistocene, remain unknown and require in-depth research. However, an abundance of fossil remains of this rodent (90 %) has been observed in the layer "Lower OS" of the MSA, around 130 ka. In contrast, fewer remains of this species (10 %) have been recovered in the uppermost layer "Upper OS" of the MSA, which underwent more intense occupation by populations around 100 ka and 83 ka. This period could be correlated with MIS 5c and 5a, as evidenced by the significantly higher number of other components in the archaeological assemblage, including lithic tools (Nami & Moser, 2010), remains of large vertebrates, and the presence of personal ornaments (pierced shells), characteristic of this period.

Between 100 ka and 83 ka, it is plausible that animal resources were more available, allowing the populations of Ifri n'Ammar to diversify their diet by incorporating more large mammals and, to a lesser extent, small mammals such as the gundi (*Ctenodactylus gundi*). Ethnographic

studies examining the diet of the population in North Africa, specifically in the southeast of Algeria, suggest that, during times of scarcity, plants and small vertebrates such as the gundi among rodents, as well as the dabb, *Uromastyx acanthinura* among reptiles, were integrated into the diet (Gast, 1969).

It is conceivable that certain ethological and behavioral characteristics of this rodent facilitated its capture by the populations of Ifri n'Ammar and its incorporation into their diet. This diurnal small mammal, characterized by its large size (weight ranging from 180 to 396 g; Gouat, 2013) lives in small colonies composed of adults and young individuals. Females give birth to one to three offspring per year, generally with two litters (Honigs & Greven, 2003; Gouat, 1985; Grenot, 1973), leading to a significant increase in their numbers. At Ifri n'Ammar, both adult and juvenile specimens were found, as evidenced by the discovery of maxillae and mandibles with DP4/dp4 alveoli, as well as long bones whose epiphyses are not completely fused. Furthermore, their non-aggressive behavior and social habits make them easily hunted and manually captured by humans using a simple stick introduced into the entrance of their shelters (Grenot, 1973). This small mammal is predictable in its biotope, and locating its habitat site is also facilitated by the presence of faeces deposited near rocky shelters (George, 1974; Gouat & Gouat, 1982, 1983, 1984; Seguignes, 1979).

All these characteristics, which could explain the anthropic exploitation of rodents in the rock shelter of Ifri n'Ammar, have been previously highlighted by various studies conducted in South America at Holocene-age sites. These studies emphasize that anthropic exploitation has mainly focused on gregarious/colonial and medium to large-sized small mammals, such as rodent species from the families Caviidae and Ctenomyidae, which are locally abundant and available. Additionally, these species are conspicuous and predictable in landscapes, characterized by ease of exploitation (e.g., Fernández et al., 2017a; López & Chiavazza, 2020; Quintana, 2005; Pardiñas, 1999; Simonetti et Cornejo, 1991).

## 7. Conclusions

The present taphonomic analysis has significantly enriched our understanding of human subsistence practices during the Middle Stone Age, MSA in Morocco. Our findings shows that the rodent species *Ctenodactylus gundi* constituted a part of the diet of hunter-gatherer of the Ifri n'Ammar rock shelter as early as 130 ka. Cut-marks observed on the bone remains of this rodent, along with the burnt marks detected on several cranial and postcranial remains, unequivocally attest to the consumption of these gregarious, large-sized small mammals during that period. Considering these results, more in-depth zooarchaeological research in other sites in eastern Morocco and across the wider region of North Africa is required to elucidate the reasons why small mammals, especially rodents, have been incorporated into human diet, at least since the beginning of the Upper Pleistocene.

While this is the first evidence of the consumption of rodents in an archaeological context in North Africa, such a practice is documented in ethnographic studies from the 20th century. These studies report the consumption of rodents, including gundis (Gast, 1969; 1986; Grenot, 1973; Louis, 1986), gerbils, jerboas, as well as other small prey such as hares, spiny-tailed lizards (*Uromastyx acanthinura*), and some birds (Gast, 1969; 1986) by populations in the Maghreb.

## CRediT authorship contribution statement

**Touria Mouhsine:** Writing – original draft, Methodology, Investigation, Conceptualization. **Fethi Amani:** Investigation. **Abdeslam Mikdad:** Investigation.

## Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

## Data availability

The authors are unable or have chosen not to specify which data has been used.

## Acknowledgements

We would like to express our gratitude to the "Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine du Maroc-INSAP" in Rabat for granting us permission to collect and study the fossil faunal material from the Ifri n'Ammar site, excavated as part of the cooperative project "Prehistory and Protohistory of the Eastern Rif of Morocco" between INSAP (Morocco) and the Kommission für Archäologie Außereuropäischer Kulturen (KAAK, DAI, Germany). We would like to express our appreciation to the "Institut Scientifique de Rabat" for allowing us to access the current collections of the Zoology department. We are also thankful for the valuable comments provided by reviewers Juan Manuel López-García and an anonymous reviewer, who greatly helped improve the initial and the final versions of the manuscript. We would like to thank Rosalia Gallotti and Karim Eladnani for revising the manuscript in English.

## References

Andrade, A., 2019. Human Processing of Rodents in Patagonia: The Relevance of Historical and Ethnographical Data for Archaeological Interpretations. Open Access Journal of Archaeology and Anthropology 1 (2), 1–3. https://doi.org/10.33552/OAJAA.2019.01.000507.

Andrade, A., Boschin, M.T., 2015. Explotación de roedores por las sociedades cazadoras-recolectoras de Patagonia durante el Holoceno tardío: de la evidencia arqueológica al registro histórico. Zephyrus 75, 107–124.

Andrade, A., Fernández, P.M., 2017. Rodent consumption by hunter-gatherers in north Patagonian Andean forests (Argentina): insights from the small vertebrate taphonomic analysis of two late Holocene archaeological sites. J. Archaeol. Sci. Rep. 11, 390–399. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.12.004.

Andrews, P., 1990. Owls, Caves and Fossils. Predation, Preservation, and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, With an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas from Westbury–sub-Mendip. University of Chicago Press, Chicago, Somerset, U.K.

Aulagnier, S., 1992. Zoogéographie des Mammifères du Maroc: de l'analyse spécifique à la typologie de peuplement à l'échelle régionale. Université Montpellier 2, France, p. 236. Ph.D. Dissertation,.

Aulagnier, S., Cuzin, F., Thevenot, M., 2017. Rodentia in Mammifères sauvages du Maroc. Peuplement, répartition, écologie. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris, 267-314.

Bailon, S., 2011. La taphonomie des amphibiens et des reptiles squamates : état de la question. In: Laroulandie, V., Mallye, J.B., Denys, C. (Eds.), Taphonomie Des Petits Vertébrés: Référentiels Et Transferts Aux Fossiles, Actes De La Table Ronde Du RTP Taphonomie, Talence 20–21 Octobre 2009, British Archaeological Reports, International Series, 2269. Archaeopress, Oxford, pp. 33–41.

Bartz, M., Rixhon, G., Kehl, M., El ouahabi, M., Klasen, N., Brill, D., Weniger, G.C., Mikdad, A., Brückner, H., 2017. Unravelling fluvial deposition and pedogenesis in ephemeral stream deposits in the vicinity of the prehistoric rock shelter of Ifri n'Ammar (NE Morocco) during the last 100 ka. Catena 152, 115–134. https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.12.007.

Baskin, J.A., 1996. Systematic revision of Ctenodactylidae (Mammalia, Rodentia) from the Miocene of Pakistan. Paleovertebrata 25 (1), 1–49.

Baziz, B., Souttou, K., Doumandji, S., Denys, C., 2001. Quelques aspects sur le régime alimentaire du Faucon crécerelle Falco tinnunculus (Aves, Falconidae) en Algérie. Alauda 69 (3), 413–418.

Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1997. Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. Int. J. Osteoarchaeol. 7, 372–387.

Bouzouggar, A., Barton, R. N.E., Vanhaeren, M., D'Errico, F., Colcutt, S., Higham, T., Hodge, E., Parfitt, S., Rhodes, E., Schwenninger, J.L., Stringer, C., Turner, E., Ward, S., Moutmir, A., Stambouli, A., 2007. 82,000-year-old shell beads from North Africa and implications for the origins of modern human behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences 104, 9964-9969.

Broughton, J.M., Cannon, V.I., Arnold, S., Bogiatto, R.J., Dalton, K., 2006. The taphonomy of owl-deposited fish remains and the origin of the Homestead Cave ichthyofauna. Journal of Taphonomy 4, 69–95.

Cassola, F., 2022. *Ctenodactylus gundi. The IUCN Red List of Threatened Species 2022*: e. T5792A22191625. Downloaded on 27 October 2023. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-2.RLTS.T5792A22191625.en.

Cochard, D., 2004a. Les léporidés dans la subsistance Paléolithique du sud de la France. Université Bordeaux I, p. 354. PhD Thesis.

Cochard, D., 2004b. Étude taphonomique des léporidés d'une tanière de renard actuelle : apport d'un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. Rev. Paléobiol. 23, 659–673.
Corbat, M., Gil, A.F., Bettinger, R., Neme, G.A., Zangrando, A.F.J., 2022. Ranking de recursos y dieta óptima en desiertos nordpatagónicos. Lat. Am. Antiq. 34 (3), 1–18.
Costamagno, S., Soulier, M.C., Aurore Val, A., Chong, S., 2019. Le référentiel de stries de boucherie. Palethnologie 10, 194–291. https://doi.org/10.4000/palethnologie.4076.
Courty, M.A., Goldberg, P., Macphail, R., 1989. Soils and micromorphology in archaeology. Cambridge University Press, Cambridge.
Crandall, B.D., Stahl, P.W., 1995. Human digestive effects on a micromammal skeleton. J. Archaeol. Sci. 22, 789–797.
Dauphin, Y., Kowalski, K., Denys, C., 1994. Assemblage data and bone and teeth modifications as an aid to paleoenvironmental interpretations of the open-air Pleistocene site of Tighenif (Algeria). Quat. Res. 42 (3), 340–349.
Denys, C., 1985. Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouette du Botswana (Afrique australe). Bulletin Du Muséum D'histoire Naturelle, Paris, Section a, Zoologie 7 (4), 879–933.
Denys, C., 2011. Des référentiels en Taphonomie des petits vertébrés : bilan et perspectives. In: Laroulandie, V., Mallye, J.B., Denys, C. (Eds.), Taphonomie Des Petits Vertébrés: Référentiels Et Transferts Aux Fossiles, Actes De La Table Ronde Du RTP Taphonomie, Talence 20–21 Octobre 2009, British Archaeological Reports, International Series 2269. Archaeopress, Oxford, pp. 33–41.
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.
Denys, C., Dauphin, Y., Rzebik-Kowalska, B., Kowalski, K., 1996. Taphonomic study of Algerian owl pellet assemblages and differential preservation of some rodents: palaeontological implications. Acta Zool. Cracov. 39 (1), 103–116.
Denys, C., Stoetzel, E., Andrews, P., Bailon, S., Rihane, A., Huchet, J.B., Fernandez-Jalvo, Y., Laroulandie, V., 2018. Taphonomy of Small Predators multi-taxa accumulations: palaeoecological implications. Hist. Biol. 30 (6), 868–881. https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1347647.
Desclaux, E., Hanquet, C., El Guennouni, K., 2011. Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale. In: Laroulandie, V., Mallye, J.B., Denys, C. (Eds.), Taphonomie Des Petits Vertébrés: Référentiels Et Transferts Aux Fossiles, Actes De La Table Ronde Du RTP Taphonomie, Talence 20–21 Octobre 2009, British Archaeological Reports, International Series 2269. Archaeopress, Oxford, pp. 101–118.
Dewar, A., Jerardino, A., 2007. Micromammals: When Humans are the Hunters. Journal of Taphonomy 5 (1), 1–14.
Dodson, P., Wexlar, D., 1979. Taphonomic investigations of owl pellets. Paleobiology 5 (3), 275–284.
Eiwanger, J., Mikdad, A., Moser, J., Nami, M., 2009. Découverte de coquilles perforées de type Nassarius au site d'Ifri n'Ammar (Rif oriental, Maroc). Bulletin D'archéologie Marocaine 22, 9–15.
Elkin, D., Mondini, M., 2001. Human and small carnivore gnawing damage on bones: An exploratory study and its archaeological implications. In: Kuznar, L.A. (Ed.), Ethnoarchaeology of Andean South America: Contributions to Archaeological Method and Theory. International Monographs in Prehistory, Ethnoarchaeological Series 4, Ann Arbor, pp. 255-265.
Fernández, F.J., Del Papa, L.M., Moreira, G.J., Prates, L., De Santis, L., 2011. Small mammal remains recovered from two archaeological sites in the middle and lower Negro River valley (Late Holocene, Argentina): Taphonomic issues and paleoenvironmental implications. Quat. Int. 245 (1), 136–147.
Fernández, F.J., Montalvo, C.I., Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., López, J.M., 2017b. A re-evaluation of the taphonomic methodology for the study of small mammal fossil assemblages of South America. Quat. Sci. Rev. 155, 37–49. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.11.005.
Fernandez, F.J., Teta, P., Pardiñas, U.F.J., 2017a. Evidencias arqueológicas de explotación antrópica de micromamíferos en el extremo austral de América del Sur. Anales De Arqueología y Etnología 72, 9–32.
Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. J. Archaeol. Sci. 19, 407–428. https://doi.org/10.1016/0305-4403(92)90058-B.
Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 2003. Experimental effects of water abrasion on bone fragments. Journal of Taphonomy 1, 147–163.
Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., Sese, C., Stoetzel, E., Marin Monfort, D., Pequero, D., 2016. Taphonomy for taxonomists, implications in small mammal studies. Quat. Sci. Rev. 139, 138–157.
Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., 1999. Cut-marks on small mammals at Olduvai Gorge Bed-1. J. Hum. Evol. 36, 587–589.
Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Sevilla, P., Requejo, V., 2014. Digestion versus abrasion features in rodent bones. Lethaia 47, 323–336.
García-Morato, S., Marín-Monfort, M.D., Fernández-Jalvo, Y., 2019. Rolling bones: A preliminary study of micromammal abrasion on different initial taphonomic stages. Palaeontol. Electron. 22 (2), 1–16. https://doi.org/10.26879/974.
Gast, M., 1969. Persistance protohistorique dans l'alimentation des populations du Sahara central. Revue De L'occident Musulman Et De La Méditerranée 6, 89–93.
Gast, M., 1986. Alimentation au Sahara central, Encyclopédie berbère [En ligne] 4, document A164, mis en ligne le 01 décembre 2012, consulté le 13 novembre 2022.
George, W., 1974. Notes on the Ecology of gundis (F. Ctenodactylidae). Symp. Zool. Soc. Lond. 34, 143–160.
Gerrie, R., Kennerley, R., 2016. Ctenodactylus vali. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T5793A115518270. Downloaded on 27 October 2023. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T5793A102029922.en.
Gervais, P., 1876. Journal De Zoologie 5, 223–232.
Ginot, S., Hautier, L., Marivaux, L., Vianey-Liaud, M., 2016. Ecomorphological analysis of the astragalo-calcaneal complex in rodents and inferences of locomotor behaviours in extinct rodent species. PeerJ 2393, 1–49. https://doi.org/10.7717/peerj.2393.
Gouat, J., 1985. Notes sur la reproduction de *Ctenodactylus gundi* rongeur Ctenodactylidae. Zeitschrift Für Säugetierkunde 50, 285–293.
Gouat, J., 1986. A propos d'une gestation énigmatique chez Ctenodactylus vali (Rodentia). Comptes Rendus De L'académie Des Sciences 303, 665–667.
Gouat, P., 1988a. Etude socioécologique de trois espèces de rongeurs cténodactylidés d'Algérie. Ph.D. Dissertation, Université Claude Bernard Lyon I, Lyons, France.
Gouat, P., 1988b. Compétition interspécifique et utilisation de l'espace. Etude chez deux espèces de rongeurs cténodactylidés en Algérie. Sciences Et Techniques De L'animal De Laboratoire 13, 123–127.
Gouat, P., 1991. Gestion communautaire de l'espace et défense du territoire chez le goundi, *Ctenodactylus gundi*. In: Le Berre, M., Le Guelte, L. (Eds.), Le Rongeur Et L'espace, R. Chabaud, Paris, pp. 219–230.
Gouat, P., 1992. Faecal pellet size differences as a field criterion to distinguish between the two Ctenodactylus species (Mammalia, Rodentia). Zeitschrift Für Säugetierkunde 57, 183–185.
Gouat, P., 1993. Biometrics of the digestive tract of three species of Ctenodactylidae: comparison with other rodents. Zeitschrift Für Säugetierkunde 58, 191–193.
Gouat, P., 2013. Family Ctenodactylidae. Gundis and Pectinator. In: Happold, D.C.D. (Ed.), Mammals of Africa, Volume III, Rodents, Hares and Rabbits. Bloomsbury Publishing, London, p. 784.
Gouat, P., Gouat, J., 1982. La répartition du Goundi (Ctenodactylus gundi, Rothman 1776) dans le massif de l'Aurès (Algérie). C. R. Acad. Sci. 294, 501–503.
Gouat, P., Gouat, J., 1983. L'habitat du goundi (Ctenodactylus gundi, Rothman 1776) dans le massif de l'Aurès (Algérie). Mammalia 47, 507–518.
Gouat, P., Gouat, J., 1984. Répartition et habitat des goundis en Algérie (Rongeurs, Cténodactylidés). Mammalia 48, 227–238.
Gouat, P., Gouat, J., 1987. Le répertoire comportemental du goundi, (Ctenodactylus gundi, Rothman 1776). Mammalia 51, 3–25.
Gouat, P., Gouat, J., 1989. Les séquences de remplacement chez *Ctenodactylus gundi*: compétition ou coopération? Behav. Process. 18, 107–118.
Grenot, C., 1973. Sur la biologie d'un rongeur héliophile du Sahara, le « Goundi » (Ctenodactylidae). Acta Trop. 30, 237–250.
Hautier, L., 2010. Masticatory muscle architecture in the gundi Ctenodactylus vali (Mammalia, Rodentia). Mammalia 74, 1–10. https://doi.org/10.1515/MAMM.2010.025.
Henshilwood, C.S., 1997. Identifying the Collector: Evidence for Human Processing of the Cape Dune Mole-Rat, *Bathyergus suillus*, from Blombos Cave, Southern Cape, South Africa. J. Archaeol. Sci. 24, 659–662.
Hesse, B., 1984. Archaic exploitation of small mammals and birds in northern Chile. Estudios Atacameños 7, 42–61.
Honigs, S., Greven, H., 2003. Biology of the gundi, Ctenodactylus gundi (Rodentia: Ctenodactylidae), and its occurrence in Tunisia. Kaupia, Darmstädter Beiträge Zur Naturgeschichte 12, 43–55.
Hutterer, R., 2010. The Middle Palaeolithic vertebrate fauna of Ifri n'Ammar. In : Nami, M., Moser, J. (Eds.), La Grotte d'Ifri n'Ammar, tome 2 : Le Paléolithique Moyen. Forschungen zur Archäologie Außereuropäischer Kulturen 9, Reichert, Wiesbaden, 307-314.
Ibouhouten, H., Zielhofer, C., Mahjoubi, R., Kamel, S., Linstädter, J., Mikdad, A., Bussmann, J., Werner, P., Härtling, J.W., Fenech, K., 2010. Archives alluviales holocène et occupation humaine en Basse Moulouya (Maroc nord-oriental). Géomorphologie 16, 41–56.
Jaeger, J.J., 1971. Un ctenodactylidé (Mammalia, Rodentia) nouveau, Irhoudia bohlini n.g. n. sp. du Pléistocène inférieur du Maroc, rapports avec les formes actuelles et fossiles. Notes Et Mémoires Du Service Géologique Du Maroc 31, 113–140.
Kingdon, J., 1997. The Kingdon Field Guide to African Mammals. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
Landt, M., 2007. Tooth marks and human consumption: ethnoarchaeological mastication research among foragers of the Central African Republic. J. Archaeol. Sci. 34, 1629–1640.
Laroulandie, V., 2000. Taphonomie et Archéozoologie des Oiseaux en Grotte : Applications aux Sites Paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de La Vache (Ariège). Université Bordeaux I, p. 390. PhD Thesis.
Lasgaà, F., Bounaceur, F., Baha, M., Boutheldja, H., 2018. Actualisation de la répartition spatiale de Ctenodactylus gundi (Mammalia, Rodentia) dans le massif des Aurès (Algérie). Revue Agrobiologia 8 (1), 825–831.
Linstädter, J., Eiwanger, J., Mikdad, A., Weniger, G.C., 2012. Human occupation of Northwest Africa: A review of Middle Palaeolithic to Epipalaeolithic sites in Morocco. Quat. Int. 274, 158–174. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.02.017.
Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008. Taphonomic analysis of leporid remains obtained from modern Iberian Lynx (Lynx pardinus) scats. J. Archaeol. Sci. 35, 1–13.
Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2009. Butchery, Cooking and Human Consumption Marks on Rabbit (Oryctolagus cuniculus) Bones: An Experimental Study. Journal of Taphonomy 7 (2–3), 179–201.
López, J.M., Chiavazza, H., 2020. From owl prey to human food: taphonomy of archaeological small mammal remains from the late Holocene wetlands of arid environments in Central Western Argentina. Archaeol. Anthropol. Sci. 12 (276), 1–19. https://doi.org/10.1007/s12520-020-01213.

López, J.M., Fernández, F.J., Teta, P., Rosid, M.I., Sironie, O., Bárcena, J.R., 2020. Zooarchaeology, taphonomy and palaeoenvironments: small mammal remains from an intermountain valley of the southern Andean cordillera (Mendoza, Argentina). J. Archaeol. Sci. Rep. 31, 1–13.

López, J.M., Neme, G., Gil, A.F., 2019. Resource intensification and zooarchaeological record in the southern margins of pre-hispanic Andean Agriculture. Archaeol. Anthropol. Sci. 11, 5287–5300.

López, J.M., Otaola, C., Giardina, M., Huczak, C., Cona, M., Albanese, S., Cuevas, M.F., Campos, C.M., 2023. Neo-taphonomy of prey bones ingested by pumas in central western Argentina. J. Archaeol. Sci. Rep. 47, 103733 https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2022.103733.

López-Antoñanzas, R., Knoll, F.A., 2011. Comprehensive phylogeny of the gundis (Ctenodactylinae, Ctenodactylidae). J. Syst. Palaeontol. 9 (3), 379–398.

López-García, J.M., Jordi Agustí, J., Aouraghe, H., 2013. The small mammals from the Holocene site of Guenfouda (Jerada, Eastern Morocco): chronological and paleoecological implications. Hist. Biol. 25 (1).

Louis, A., 1986. Alimentation dans le Sud tunisien. Encyclopédie berbère [En ligne] 4, document A164, mis en ligne le 01 décembre 2012, consulté le 13 novembre 2022. Doi: 10.4000/encyclopedieberbere.2436.

Lyman, R.L., 1994. Vertebrate Taphonomy. Cambridge University Press, Cambridge.

Mallye, J.B., Laroulandie, V., Bonnet-Jacquement, P., Boudadi-Maligne, M., Langlais, M., Man-Estier, E., Vercoutere, C., Paillet, P., 2018. L'utilisation des petits gibiers au Tardiglaciaire : le cas de Rochereil (collection Jude, Dordogne). Actes Des Congrès Des Sociétés Historiques Et Scientifiques, Rouen 2016 (141), 89–110.

Manegold, A., Hutterer, R., 2021. First substantial evidence for Old World vultures (Aegypiinae, Accipitridae) from the early Palaeolithic and Iberomaurusian of Morocco. Paläontol. Z. 95 (3), 503–514. https://doi.org/10.1007/s12542-021-00548-9.

Meddour, S., 2019. Bio-écologie de deux espèces de Goundi (*Ctenodactylus gundi* et *Massoutiera mzabi*) dans les régions des Aurès et du M'Zab. Thèse de 3ème cycle, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie. Algérie, pp. 106.

Medina, M., Rivero, D., Teta, P., 2011. Consumo antropico de pequeños mamiferos en el holoceno de argentina central: perspectivas desde el abrigo rocoso quebrada del real 1 (pampa de achala, cordoba). Lat. Am. Antiq. 22 (4), 615–628.

Medina, M., Teta, P., Rivero, D., 2012. Burning damage and small-mammal human consumption in Quebrada del Real 1 (Córdoba, Argentina): an experimental approach. J. Archaeol. Sci. 39 (3), 737–743.

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 paléoécologiques. Bull. Soc. Zool. Fr. 145 (4), 413–474.

Mhamdi, H., 2023. Contribution à la connaissance des petits vertébrés quaternaires du Maroc oriental : paléontologie, Taphonomie, paléo-environnement et biochronologie. Thèse de doctorat. Université Mohammed Premier d'Oujda, Maroc.

Mignino, J., Izeta, A., García, J.M., Cattáneo, R., Pedetti, O.B., 2021. Neo-tafonomía de restos de pequeños mamíferos acumulados por la lechuza del campanario (Tyto alba) en el Gran Chaco Sudamericano (Argentina): Un marco de referencia para sitios de percha y anidamiento. El Hornero 36 (1), 51–60.

Mikdad, A., Eiwanger, J., Atki, H., Ben-Ncer, A., Bokbot, Y., Hutterer, R., Linstädter, J., Mouhsine, T., 2000. Recherches préhistoriques et protohistoriques dans le Rif oriental (Maroc). Rapport préliminaire. Beiträge Zur Allgemeinen Und Vergleichenden Archäologie 20, 109–167.

Mikdad, A., Moser, J., Ben-Ncer, A., 2002. Recherches préhistoriques dans le gisement d'Ifri n'Ammar au Rif oriental (Maroc). Premiers résultats. Beiträge Zur Allgemeinen Und Vergleichenden Archäologie 22, 1–20.

Montalvo, C.I., Fernández, F.J., 2019. Review of the actualistic taphonomy of small mammals ingested by South American predators. Its importance in the interpretation of the fossil record. Publicación Electrónica De La Asociación Paleontológica Argentina 19 (1), 18–46.

Moser, J., 2003. La Grotte d'Ifri n'Ammar, tome 1: L'Ibéromaurusien. Forschungen zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie 8. Lindensoft Verlag, Aichwald, Köln.

Nami, M., Moser, J., 2010. La Grotte d'Ifri n'Ammar, tome 2 : Le Paléolithique Moyen. Forschungen zur Archäologie Außereuropäischer Kulturen 9. Reichert, Wiesbaden, pp. 337.

Pardiñas, U.F.J., 1999. Tafonomía de microvertebrados en yacimientos arqueológicos de Patagonia (Argentina). Arqueología 9, 265–340.

Quintana, C.A., 2005. Despiece de microroedores en el Holoceno Tardío de las Sierras de Tandilia (Argentina). Archaeofauna 14, 227–241.

Quintana, C., Valverde, F., Mazzanti, D., 2002. Roedores y lagartos como emergentes de la diversificación de la subsistencia durante el Holoceno de las sierras de Tandilia. Argentina. Latin American Antiquity 13 (4), 455–473.

Rathbun, G.B., 2015. *Elephantulus rozeti*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T42663A21289287. Downloaded on 27 October 2023. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T42663A21289287.en.

Richter, D., Moser, J., Nami, M., Eiwanger, J., Mikdad, A., 2010. New chronometric data from Ifri n'Ammar (Morocco) and the chronostratigraphy of the Middle Palaeolithic in the Western Maghreb. J. Hum. Evol. 59 (6), 672–679.

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.

Sandweiss, D.H., Wing, E.S., 1997. Ritual rodents: the Guinea Pigs of Chincha. Perú. Journal of Field Archaeology 24 (1), 47–58.

Santiago, F.C., Salemme, M., Pardiñas, U.F.J., 2016. Análisis de restos de roedores del sitio arqueológico Las vueltas 1, Tierra del Fuego, Argentina. Arqueología 22, 211–230.

Seguignes, M., 1984. Aires et espaces bioclimatiques de Ctenodactylus gundi en Tunisie (Rodentia, Ctenodactylidae). Bulletin de la Société botanique de France 131. Actualités Botaniques 2/3/4, 603–605.

Seguignes, M., Vernet, R., 1998. Présence de Ctenodactylus gundi (Rodentia, Ctenodactylidae) dans deux sites isolés du sud tunisien. Mammalia 60, 151–153.

Seguignes, M., 1979. Biologie de *Ctenodactylus gundi* (Ctenodactylidae), rongeur rupicole, en Tunisie. Biogéographie et écologie. Thèse de 3ème cycle, Université de Montpellier. France.

Sekour, M., Baziz, B., Denys, C., Doumandji, S., Souttou, K., Guezoul, O., 2010. Régime alimentaire de la Chevêche d'Athéna *Athene noctua*, de l'Effraie des clochers *Tyto alba*, du Hibou Moyen-duc *Asio otus* et du grand-duc ascalaphe *Bubo ascalaphus*: réserve naturelle de Mergueb (Algérie). Alauda 78 (2), 103–117.

Sekour, M., Souttou, K., Guerzou, A., Benbouzid, N., Guezoul, O., Ababsa, L., Denys, C., Doumandji, S., 2014. Importance de la Mérione de Shaw *Meriones shawii* au sein des composantes trophiques de la Chouette effraie *Tyto alba* en milieux steppiques de l'Algérie. C. R. Biol. 337 (6), 405–415.

Shipman, P., Foster, G., Schoeninger, M., 1984. Burnt bones and teeth: an experimental study of color, morphology, crystal structure and shrinkage. J. Archaeol. Sci. 11, 307–325.

Shipman, P., Rose, J., 1983. Evidence of butchery and hominid activities at Torralba and Ambrona: an evaluation using microscopic techniques. J. Archaeol. Sci. 10, 465–474.

Simonetti, J., Cornejo, L., 1991. Archaeological evidence of rodent consumption in Central Chile. Lat. Am. Antiq. 2 (1), 92–96.

Smoke, N.D., Stahl, P.W., 2004. Post-burial fragmentation of microvertebrate skeletons. J. Archaeol. Sci. 31, 1093–1100.

Snoussi, M., Haida, S., Imassi, S., 2002. Effects of the construction of dams on the water and sediment fluxes of the Moulouya and the Sebou rivers, Morocco. Reg. Environ. Chang. 3, 5–12. https://doi.org/10.1007/s10113-001-0035-7.

Souttou, K., Baziz, B., Doumandji, S., Denys, C., Brahimi, R., 2006. Analysis of pellets from a suburban Common Kestrel *Falco tinnunculus* nest in El Harrach, Algiers. Algeria. Ostrich-Journal of African Ornithology 77 (3–4), 175–178.

Souttou, K., Manaa, A., Stoetzel, E., Sekour, M., Hamani, A., Doumandji, S., Denys, C., 2012. Small Mammal Bone Modifications in Black Shouldered Kite *Elanus caeruleus* Pellets from Algeria: Implications for Archaeological Sites. Journal of Taphonomy 10 (1), 1–19.

Stahl, P.W., 1982. On small mammals remains in archaeological context. Am. Antiq. 47 (4), 822–828.

Stahl, P.W., 1996. The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. J. Archaeol. Method Theory 3, 31–75.

Stiner, M.C., Kuhn, L., Weiner, S., Bar-Yosef, O., 1995. Differential burning, recrystallization and fragmentation of archaeological bone. J. Archaeol. Sci. 22, 223–237.

Stiner, M.C., Munro, N.D., Surovell, T.A., Tchernov, E., Bar-Yosef, O., 1999. Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. Science 283.

Stoetzel, E., Denys, C., 2011. Les microvertébrés d'Afrique du Nord : synthèse des travaux en néo- et paléotaphonomie. In: Laroulandie, V., Mallye, J.B., Denys, C. (Eds.), Taphonomie Des Petits Vertébrés: Référentiels Et Transferts Aux Fossiles, Actes De La Table Ronde Du RTP Taphonomie, Talence 20–21 Octobre 2009, British Archaeological Reports, International Series 2269. Archaeopress, Oxford, pp. 23–32.

Stoetzel, E., Marion, L., Nespoulet, R., El Hajraoui, M.A., Denys, C., 2011. Taphonomy and palaeoecology of the late Pleistocene to middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 cave (Rabat-Témara, Morocco). J. Hum. Evol. 60 (1), 1–33.

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. Int. J. Osteoarchaeol. 22, 616–635.

Stoetzel, E., 2009. Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur-Holocène, Maroc): systématique, évolution, taphonomie et paléoécologie. PhD Dissertation, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. France. pp. 431.

Taibi, F., Boumendjel, M., Boudjema, W., Diabi, M.T., Hennouni, M.A., Zenki, R., 2016. The barbary ground squirrel Atlantoxerus getulus (Sciuridae), a species with dual status offender in the Arab Maghreb. Global Veterinaria 16 (1), 37–45.

Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., 2013. Taphonomic modes on fluvial deposits of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene), Buenos Aires province, Argentina. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 369, 282–294. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.10.035.

Vianey-Liaud, M., Gomes-Rodrigues, H., Marivaux, L., 2010. A new Oligocene Ctenodactylinae (Rodentia: Mammalia) from Ulantatal (nei Mongol): new insight on the phylogenetic origins of the modern Ctenodactylidae. Zool. J. Linn. Soc. 160, 531–550.

Wilson, R.T., 2019. The Ctenodactylidae (Rodentia) in northern Africa and a new location record for Pectinator spekei Blyth, 1856 in Afar National Regional State. Ethiopia. Biodiversity Journal 10 (1), 21–24. https://doi.org/10.31396/Biodiv.Jour.2019.10.1.21.24.

### IV.1.7 Analyse des altérations post-dépositionnelles des restes de petits mammifères à Ifri n'Ammar

**Unité OS (Fig. 117) :** Cette unité, composée d'environ 2700 os, incluant des restes de petits mammifères et de lagomorphes, révèle une prédominance de traces noires (Fig. 117). Ces traces, fréquemment associées à des dépôts de manganèse (e.g., Andrews, 1990 ; Courty *et al*., 1989 ; Stœtzel *et al*., 2011), représentent les altérations les plus courantes, touchant entre 68,5 % et 86 % des restes selon les groupes, et indiquent des conditions d'enfouissement en milieu humide (Stœtzel *et al*., 2011).

Les marques laissées par l'activité racinaire (Fig. 118, e), observées sur 27 à 34 % des os, témoignent d'un couvert végétal qui s'est développé après l'enfouissement des restes (Stœtzel, 2009). La corrosion de la surface corticale est fréquente, affectant jusqu'à 18,8 % des spécimens. Elle se manifeste par des surfaces altérées, rugueuses, parfois perforées (Fig. 118. f). Ces altérations semblent liées à des processus physico-chimiques du sol ou à une activité bactérienne ou fongique, comme le suggère parfois la coloration brune (Fig. 118. g) du contour des perforations (Laroulandie, 2000).

Quelques ossements présentent une patine brun-noir (Fig. 118. m) ou gris-blanc, pouvant évoquer une exposition au feu. Les traces d'intempérisation (*weathering*), comme les fissures ou craquelures, sont rares et ne concernent que 4 à 5 % des restes (Fig. 118. j). De même, les abrasions mécaniques (Andrews, 1990), résultant soit de la pression et des mouvements de particules sédimentaires grossières, soit de piétinements (*trampling*), visibles sous forme de fines stries et d'éraflures (Fig. 118. h, i), sont peu fréquentes. La rareté de ces altérations suggère un enfouissement relativement rapide des restes dans les sédiments. Par ailleurs, des traces, difficiles à interpréter ont été relevées sur deux métacarpes de *Lepus*. Ces marques incluent de nombreuses stries superficielles parallèles ainsi que deux stries plus profondes (Fig. 119. a, b). Bien que ces traces puissent évoquer des marques de découpe, leur interprétation définitive reste incertaine, et nous nous contentons de signaler leur présence.

Les dépôts d'encroutement sont également peu fréquents, observés sur 4 à 6,5 % des spécimens selon les groupes étudiés. Enfin, des altérations sous forme de taches jaunes ou blanches (Fig. 118, k), sont fréquentes notamment dans la partie inférieure de l'unité OS, juste au-dessus de la couche de croûtes calcaires.

Il convient également de noter que très peu de restes présentent des traces de l'action des rongeurs (Fig. 118. m), ce qui suggére peut être une faible perturbation biologique postérieure à l'enfouissement.

**Unité OI (Fig. 117)** : L'analyse taphonomique des restes de petits mammifères, y compris les lagomorphes, issus de l'unité OI, révèle une forte fréquence de traces noires attribuables à des dépôts d'oxydes de manganèse (e.g., Andrews, 1990 ; Courty *et al*., 1989 ; Stœtzel *et al*., 2011). Ces altérations affectent 67 % des os examinés, dont près de 22 % présentent une coloration noire uniforme sur l'ensemble de leur surface (Fig. 118, b). Bien que cette teinte puisse parfois être confondue avec les effets d'une combustion, les dépôts minéraux peuvent également colorer les fossiles, rendant la distinction entre une coloration due à la brûlure et celle causée par des dépôts de manganèse parfois délicate (Stiner *et al*., 1995 ; Fernandez-Jalvo & Avery, 2015).

Des patines gris-blanc ont été observées sur 6,6 % des spécimens, possiblement liées à une exposition thermique (Fig. 118, c) ou à des processus diagénétiques (Fig. 118, d). Des concrétions sédimentaires sont présentes sur environ 11 % des restes. Les traces d'activité racinaire (11 %), bien que moins fréquentes que dans l'unité OS, restent notables et suggèrent le développement d'un couvert végétal dans certaines zones de l'abri d'Ifri n'Ammar après l'enfouissement des restes.

La corrosion corticale, affectant 12,5 % des os, se manifeste par des surfaces altérées, rugueuses, voire perforées, traduisant des interactions chimiques ou biologiques dans le sédiment (Laroulandie, 2000). Les altérations liées aux facteurs climatiques (*weathering*), telles que fissures et craquelures, touchent environ 6 % des restes. Les indices de bioturbation, comme les traces de rongeurs, sont rares mais attestés.

Dans l'ensemble, ces données témoignent d'un environnement de dépôt relativement stable, mais affecté par des dynamiques post-sédimentaires variées, notamment des processus d'oxydation, de lessivage et de végétalisation.

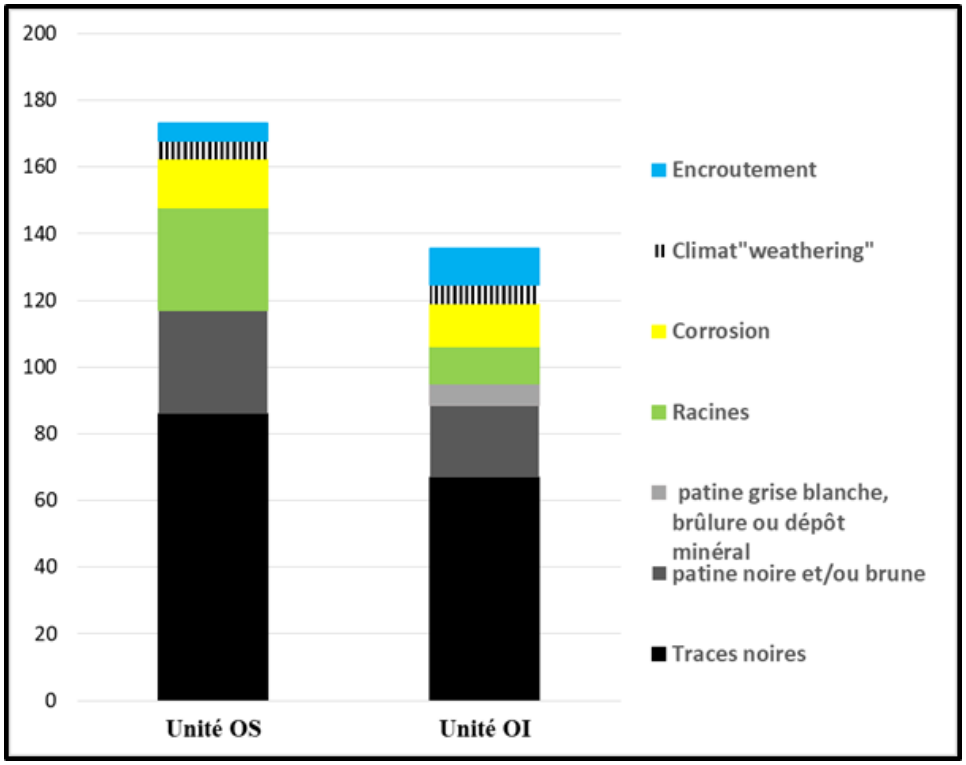



**Fig. 117.** Pourcentages des altérations de surface (hors digestion) observées sur les restes de petits mammifères et de lagomorphes dans les unités du *MSA* (OS et OI).

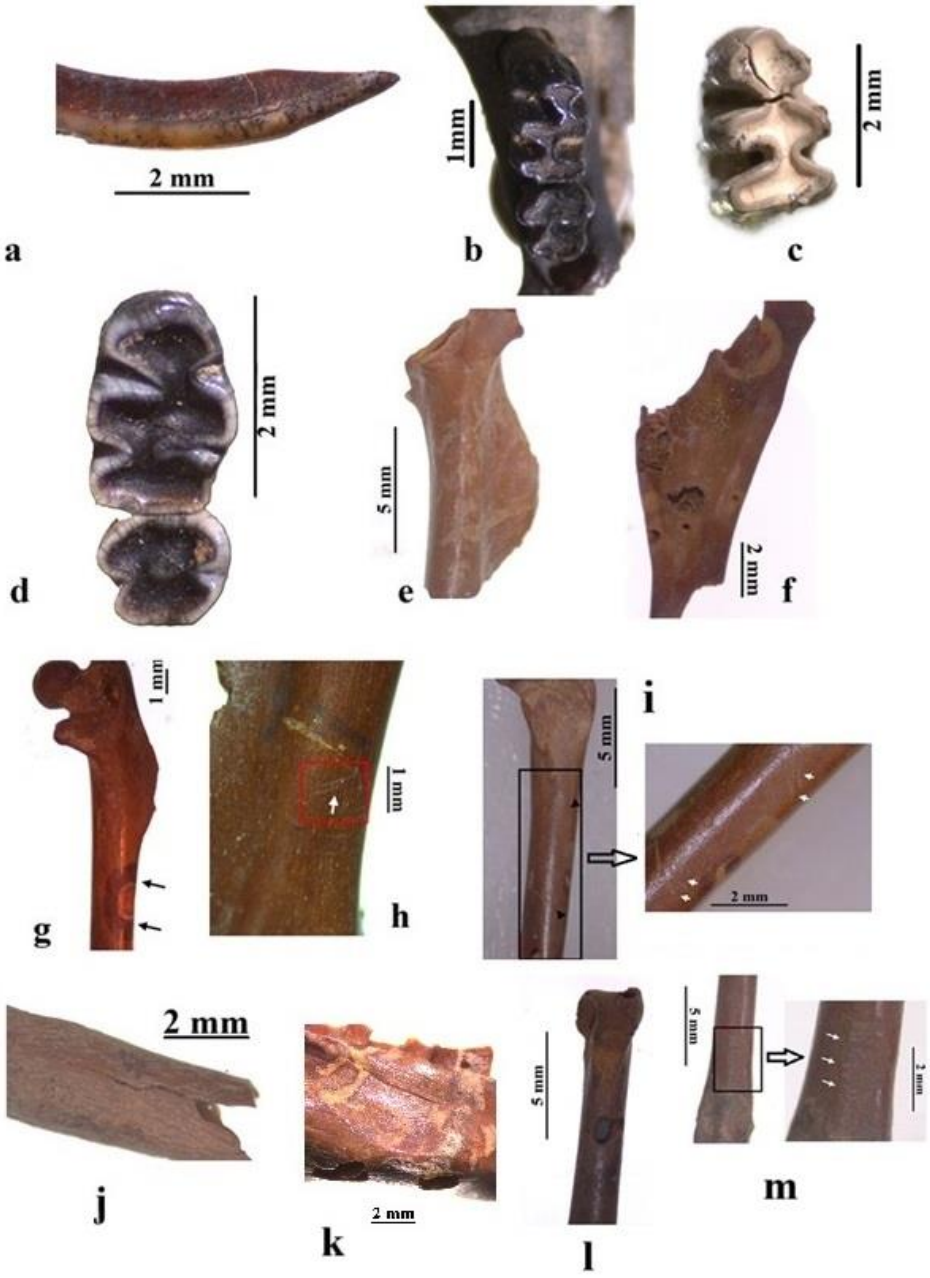



**Fig. 118.** Altérations de surfaces (hors digestion) observées sur les restes de micromammifères et de lagomorphes des unités OS et OI d'Ifri n'Ammar.

**Micromammifères** : a) traces noires sur une incisive (IA22-N15-129-*MSA*-OI) ; b) patine noire sur un maxillaire droit de *Gerbillus campestris* (IA22-M14-125-*MSA*-OI) ; c) couleur grise (action du feu ?) sur une $M_1$ de *Meriones* (IA04-K13-58-*MSA*-OI) ; d) couleur noire-grise $M^1$ –$M^2$ de *Gerbillus campestris* (A03-K13-56-*MSA*-OI) ; e) traces de racines sur un fémur (IA17-P15-87-*MSA*-OS) ; f) altérations chimiques sur un pelvis (IA13-P14-66-*MSA*-OS) ; g) traces brunes circulaires sur un fémur (IA14-P13-71-*MSA*-OS) ; h) stries (*trampling*) ? sur un fémur (IA02-I13-27-*MSA*-OS) ;

***Ctenodactylus gundi*** : k) traces jaunes-blanches sur une mandibule gauche (IA20-M15-102- MSA-OS)

Lagomorphes : i) métacarpe (IA12-P13-55- *MSA*-OS), traces d'abrasion/piétinement (*trampling*) ; j) diaphyse de métapode (IA17-O14-84- *MSA*-OS), fissurations (weathering) ; l) métacarpien (IA14-O13-71-*MSA*-OS), patine brun-noir /brûlure ?; m) métapode (IA20-O13-98- *MSA*-OS), traces de rongeurs.

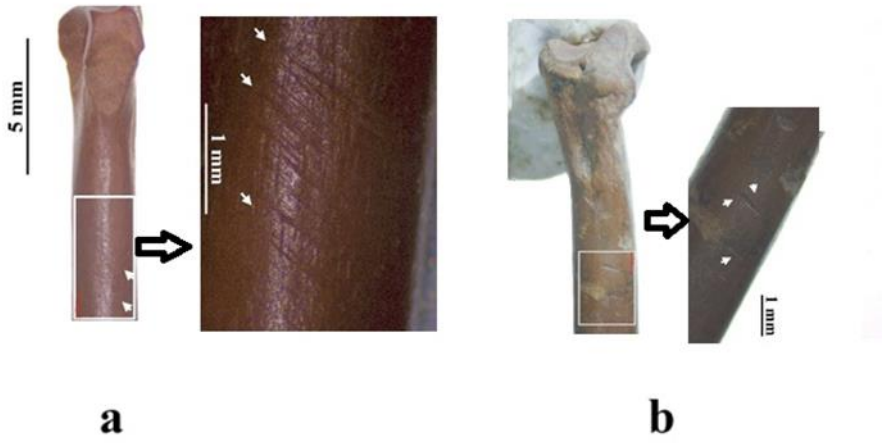



**Fig. 119.** a et b) stries indéterminées sur des métacarpes de *Lepus* (IA12-N12-55 ; IA15-L13-79-*MSA*-OS).

### IV.2 Petits mammifères des niveaux *LSA*

#### IV.2.1 Observations générales

La composition taxonomique du *LSA* d'Ifri n'Ammar ne se limite pas aux seuls micromammifères, mais inclut l'ensemble des petits vertébrés, comprenant aussi les lagomorphes, l'herpétofaune et l'avifaune. En raison de la différence des méthodes de collecte et afin d'éviter tout biais dans les résultats, les données du *LSA* seront présentées en tenant compte de l'origine du matériel, soit **lot pré-21** ou **lot 22-23** (voir Tab. 8), particulièrement dans l'évaluation de la représentativité des ordres et des espèces au sein de ce niveau.

L'assemblage du lot pré-21 du *LSA*, issu d'un tamisage à maille de 4 mm, comprend des micromammifères, des lagomorphes, des amphibiens et des oiseaux. Pour l'avifaune, le nombre total de restes osseux est estimé à environ 100 restes, un chiffre donné à titre indicatif. Cette estimation repose principalement sur un nombre limité d'éléments issus de l'opération de tri, ainsi que sur les données publiées dans l'étude consacrée aux vautours d'Ifri n'Ammar (Manegold & Hutterer, 2021). Dans ce lot, un biais de collecte favorise la représentation des petits mammifères, qui constituent 80 % de l'assemblage de petits vertébrés (Tab. 93, Fig. 120). Les lagomorphes en représentent 15 %, tandis que l'herpétofaune (amphibiens) est très peu représentée, avec seulement 5 % des restes.

En revanche, l'assemblage du lot 22-23 du *LSA***,** obtenu par tamisage à maille de 1 mm, est très largement dominé par l'herpétofaune, qui représente 96 % des restes, tandis que les petits mammifères ne constituent que 4 % de l'ensemble (Tab. 93, Fig. 121).

L'analyse de la composition faunique des assemblages de microvertébrés du *LSA* d'Ifri n'Ammar ne permet pas d'identifier avec précision l'intervention d'un prédateur spécifique. Cependant, il est clair que l'assemblage des petits mammifères inclut des proies de tailles variées, présentant des modes de vie aussi bien nocturnes que diurnes. La présence de lagomorphes et de *Meriones shawii* pourrait indiquer l'intervention de prédateurs de grande taille, tels que le hibou grand-duc (*Bubo b. ascalaphus*), ou de petits carnivores (Stoetzel *et al*., 2011 ; Hanquet, 2011). Par ailleurs, l'abondance de l'écureuil terrestre *Atlantoxerus*, espèce

diurne (Nowak, 1999), dans les assemblages du *LSA* pourrait suggérer l'intervention d'un prédateur de grande taille, également diurne ou crépusculaire.

Pour les rongeurs (*Atlantoxerus getulus*, *Meriones shawii/grandis* et *Gerbillus campestris*), dont les restes ont été récoltés avant l'année 2021, nous disposons principalement de restes crâniens (maxillaires et mandibules), ainsi que de quelques ossements. Par conséquent, il n'est pas possible de calculer le pourcentage de représentation anatomique.

| | *LSA*- lot pré 21 | | *LSA*- lot 22-23 | |
|---|---|---|---|---|
| | Couche grise | Couche rouge | Couche grise | Couche rouge |
| **Petits mammifères** | 274 | 58 | 8 | 0 |
| **Lagomorphes** | 41 | 19 | 0 | 0 |
| **herpétofaune** | 18 | 3 | 156 | 70 |
| **Total NR** | 333 | 80 | 164 | 70 |
| Total | 413 | | 234 | |

**Tab. 93.** Composition taxonomique du *LSA*- couche grise et couche rouge (lot pré-21 et lot 22-23).

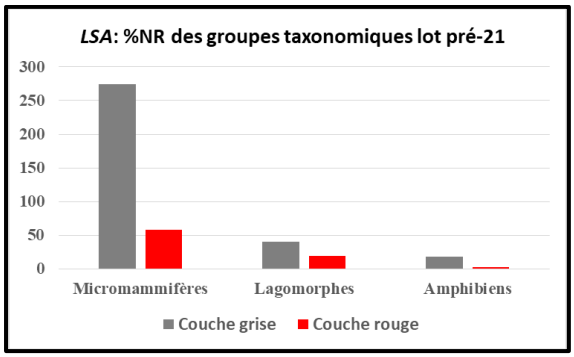



**Fig. 120.** Composition taxonomique des assemblages de microvertébrés du *LSA*-lot pré-21 (couche grise et couche rouge).

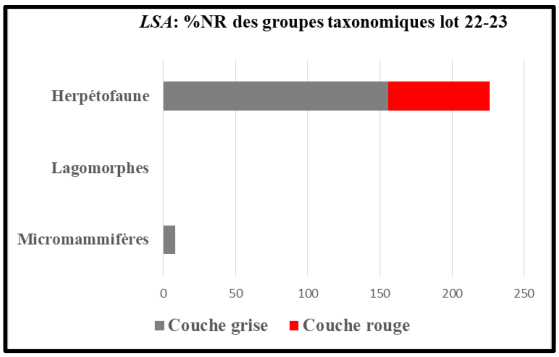



**Fig. 121.** Composition taxonomique des assemblages de microvertébrés du *LSA*-lot 22-23 (couche grise et couche rouge).

### IV.2.2 Etat des surfaces osseuses et dentaires

Un examen sommaire des traces de digestion sur les restes de *Meriones* (lot pré-2021) révèle que la plupart des molaires ne présentent que de faibles marques de digestion (Fig. 122. a, b). De rares restes attribués à ce rongeur sont présents dans le lot 22-23 (4 %). Par conséquent, des échantillonnages supplémentaires seront nécessaires à l'avenir pour tirer des conclusions plus solides sur les éventuels effets de la corrosion due à la digestion.

L'espèce *Atlantoxerus getulus*, abondamment représentée dans le niveau attribué au *Later Stone Age* (*LSA*) d'Ifri n'Ammar, évoque la forte présence de *Ctenodactylus gundi* dans le *Middle Stone Age* (*MSA*) du même site. Ces deux rongeurs, diurnes et de taille relativement importante, sont rarement retrouvés dans les pelotes de rapaces nocturnes en Afrique du Nord (Denys *et al.*, 1996). Le statut de proie de l'écureuil terrestre reste par ailleurs peu documenté (Nogales et Medina, 2009).

L'analyse des molaires et incisives d'*Atlantoxerus getulus* provenant du *LSA* d'Ifri n'Ammar ne révèle pas d'altérations liées à la digestion, telles que décrites dans diverses études méthodologiques (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo et Andrews, 1992 ; Fernández-Jalvo *et al*., 2016 ; Fernández *et al*., 2017b ; Montalvo & Fernández, 2019). En revanche, des traces de brûlures ont été identifiées sur plusieurs restes dentaires, notamment à l'extrémité des couronnes des incisives (Fig. 123. b).

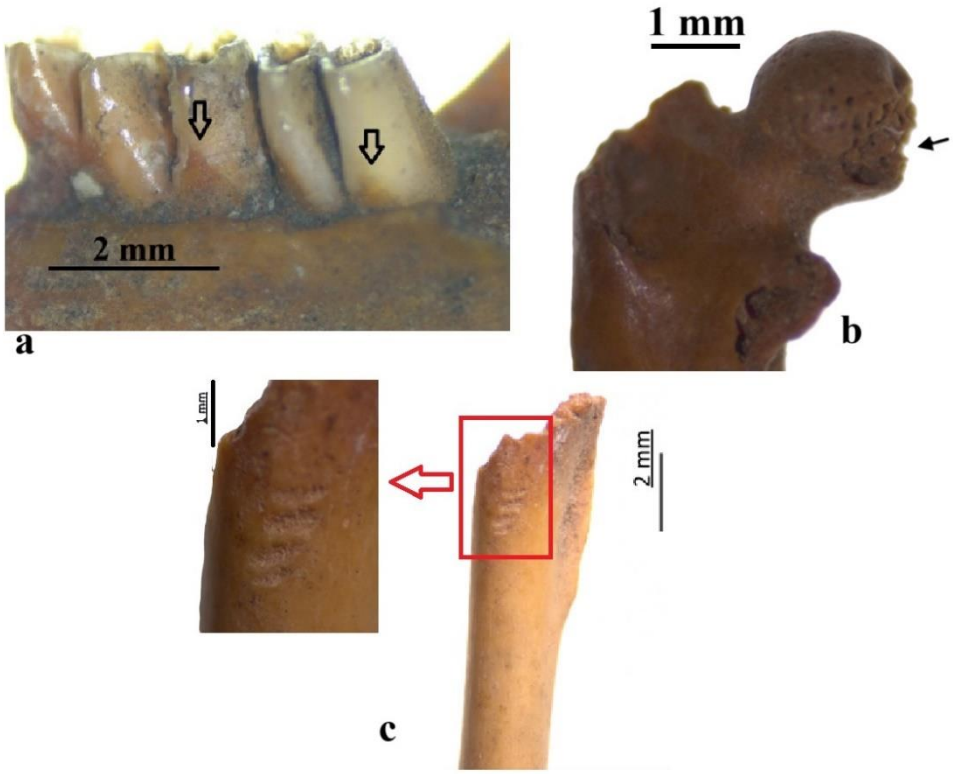



**Fig. 122.** Exemples des traces de digestion sur restes osseux et dentaires de micromammifères issus des niveaux *LSA* d'Ifri n'Ammar. a) molaire de *Meriones* (IA01-G16-4-lot pré-21), digestion légère ; b) fémur de rongeur (lot 22-23), digestion modérée ; c) diaphyse de fémur d'un rongeur (IA02-K15-26 lot pré-21), traces de dents ?.

Les preuves directes de découpe attestant clairement de l'exploitation de l'écureuil par les populations du *LSA* demeurent très limitées. Toutefois, deux mandibules portant des stries superficielles, situées sur la face labiale ou au niveau du diastème, méritent d'être signalées (Fig. 123. c, d). Bien que ces observations ne soient pas concluantes, elles suggèrent une consommation possible de l'écureuil par les populations ibéromaurusiennes d'Ifri n'Ammar.

Les altérations post-dépositionnelles, bien que non quantifiées, incluent des traces noires, quelques marques de racines et d'altérations dues aux intempéries, ainsi que des concrétions, principalement observées à la base du *LSA* (couche rouge).

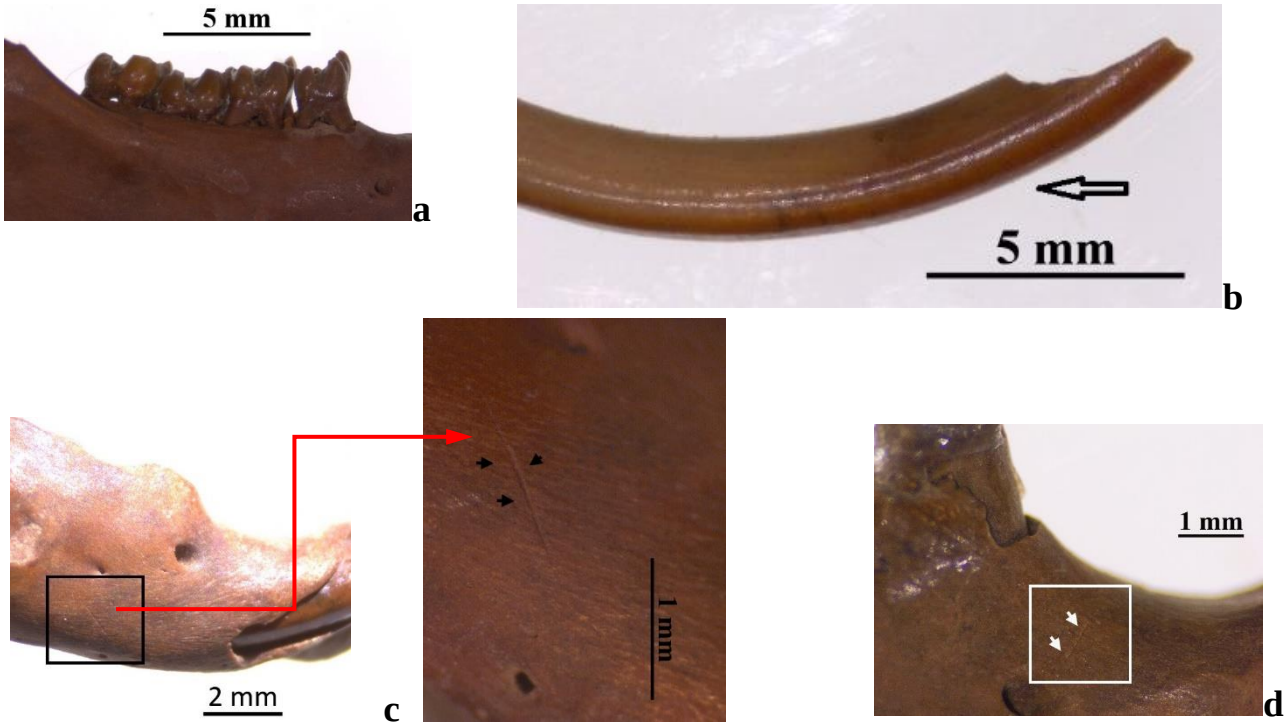



**Fig. 123.** Restes dentaires d'*Atlantoxerus getulus* du *LSA*. a) mandibule gauche avec la série $P_4$-$M_3$ (couche rouge), absence de traces de digestion ; b) incisive inférieures (*LSA*- couche rouge), traces de brûlure ; c et d) mandibules (IA15-Q11-25-couche grise et IA-K17-19-couche grise), stries indéterminées (anthropiques ?).

### IV.3. Herpétofaune des niveaux *MSA* et *LSA*

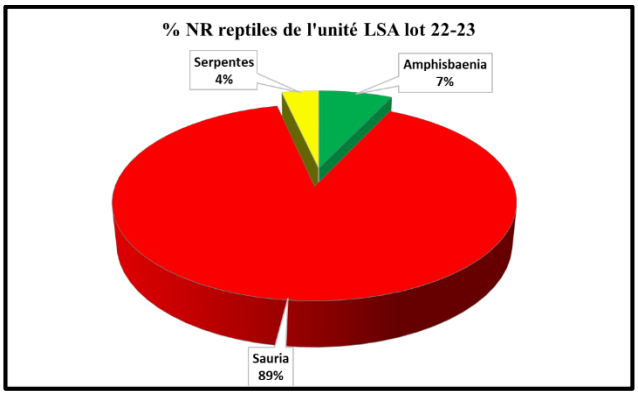
#### IV.3.1 Observations générales

Les restes d'herpétofaune étudiés, provenant des unités *LSA* et *MSA*, totalisent 1582 éléments appartenant à au moins 18 espèces regroupées parmi les amphibiens, les chéloniens et les squamates. L'analyse taphonomique de ces restes a été menée de manière sommaire.

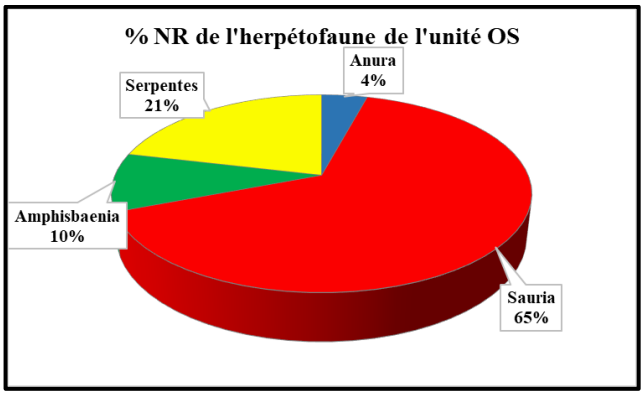
Les amphibiens sont représentés par un faible nombre de restes dans l'ensemble des unités (56 éléments), principalement des humérus, des radio-ulnas, des vertèbres, des ilions, des tibio-fibulas et quelques urostyles. La fragmentation, bien qu'elle n'ait pas été quantifiée, est significative : la plupart des os sont fragmentés. Par exemple, les humérus ne sont représentés que par leur extrémité distale et une partie de la diaphyse. Les rares os intacts incluent certains radio-ulnas, ilions et tibio-fibulas.

Les restes de sauriens, quant à eux, sont abondants dans tous les niveaux (Tab. 79, Figs. 124. a, b, c ; Fig. 125) avec un total de 981 éléments, comprenant des os crâniens et post-crâniens. Peu d'os sont préservés intacts, notamment quelques dentaires et maxillaires, des humérus, des fémurs et des vertèbres, mais globalement le matériel est fragmenté. La fragmentation se remarque également sur les vertébres de *Trogonophis* et de serpents. Outre la prédation, plusieurs facteurs peuvent expliquer la fragmentation des restes : l'altération climatique (*weathering*), la chute d'éléments rocheux provenant des parois de la grotte, l'enfouissement et

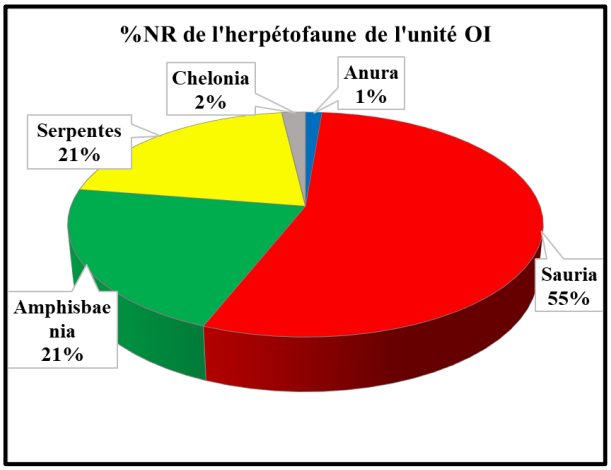
le compactage des sols, le piétinement, ainsi que les techniques de tamisage des sédiments (Andrews, 1990 ; Smoke & Stahl, 2004 ; Hanquet, 2011).




a*




b




c

**Figs. 124.** Pourcentage en nombre de restes (NR) de l'herpétofaune.a) *LSA*, lot 22-23, b) *MSA*-OS, c) *MSA*-OI.

a*Les restes d'amphibiens et de chéloniens ne sont pas inclus dans le diagramme de l'unité *LSA* en raison de la méthode différente utilisée pour leur collecte.)

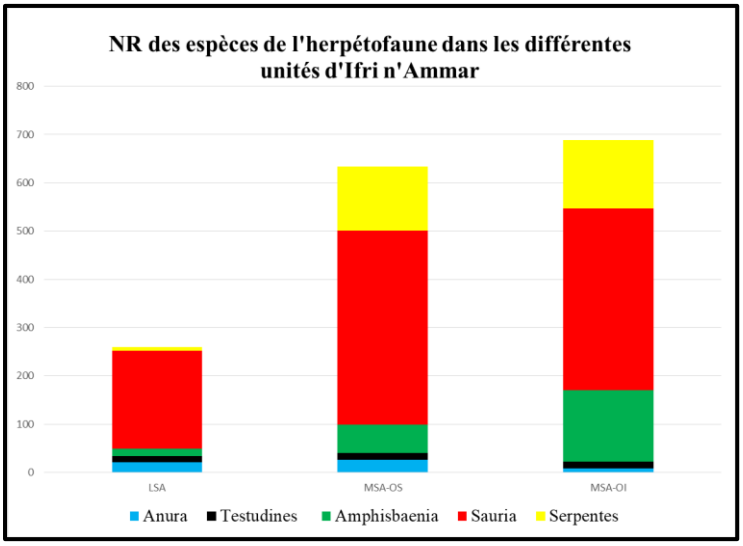



**Fig. 125.** Les restes (Nombre de Restes, NR) de l'herpétofaune dans les unités *LSA* et *MSA* (OS et OI).

### IV.3.2 Etat des surfaces osseuses et dentaires

La digestion sur les restes d'amphibiens n'a pas été quantifiée, mais la plupart des ossements présentent des traces de la corrosion digestive (Fig. 126. a, b, c), qui se remarquent sur les condyles des humérus, les condyles des vertèbres, les surfaces articulaires des radios-ulna et des tibio-fibula.

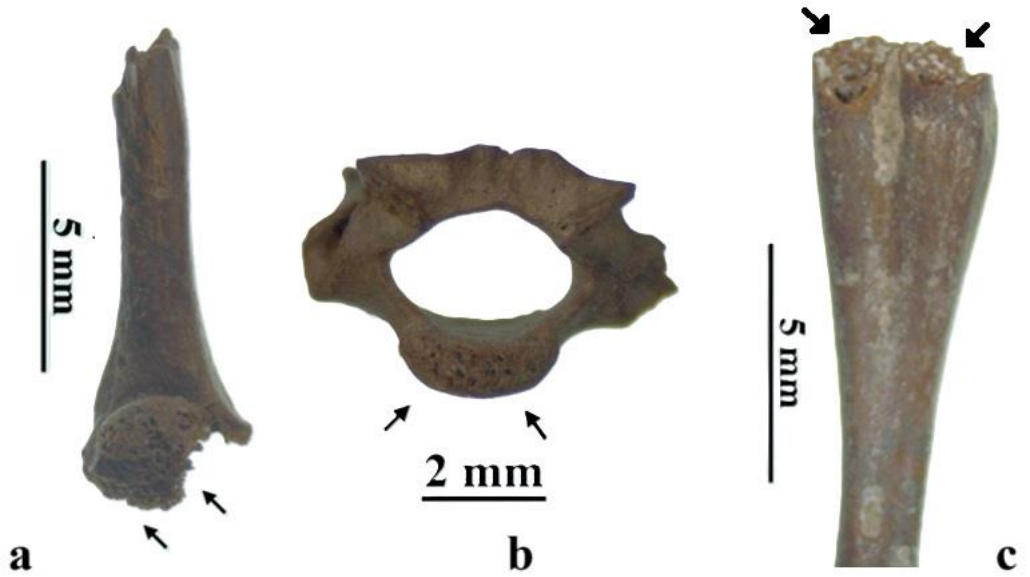



**Fig. 126**. Exemples de traces de digestion sur les restes des amphibiens. a) humérus (IA17-O15-82-*MSA*-OS ; b) vertèbre (IA14-M13-73-*MSA*-OS) ; c) tibio-fibula (IA20-P14-101-*MSA*-OS).

En ce qui concerne les squamates, la digestion est observée sur un grand nombre de restes osseux (Fig. 127). Chez les sauriens, la digestion est parfois si intense que les maxillaires et les dentaires perdent leurs dents, devenant très altérés et fortement réduits, avec des bords amincis et arrondis (Fig. 127. a, b, c, d).

La digestion est également visible sur d'autres os crâniens, tels que l'os carré et les os composés des scincidés (Fig. 127. e), ainsi qu'au niveau des extrémités proximales et distales des os longs. De plus, elle est bien marquée au niveau du condyle et des synapophyses des vertèbres des squamates (Fig. 127. g, h, i). Pour les vertèbres de serpents, la digestion est particulièrement prononcée sur la paradiapophyse et le condyle (Fig. 127. j).

L'examen de la digestion au niveau des vertèbres des squamates (sauriens, amphisbènes et serpents) montre que, globalement, le nombre d'os digérés dépasse celui des os non digérés (Fig. 128).

En plus de la digestion, le matériel rattaché aux amphibiens et aux reptiles présente d'autres altérations de surface. Ces altérations incluent des taches noires attribuables à des oxydes de manganèse (Stoetzel *et al.*, 2012 ; Fernandez-Jalvo & Avery, 2015), qui couvrent parfois entièrement les éléments osseux (Fig. 129. a, b).

Quelques traces de racines sont également visibles sur certains ossements (Fig. 129. e). Par ailleurs, des ossements présentant une couleur noire (Fig. 129. d) pourraient être interprétés

provisoirement comme des traces de brûlure. Plusieurs autres ossements présentent une patine gris-blanc (Fig. 129. c), qui pourrait indiquer l'action du feu mais aussi résulter de processus de diagenèse des sédiments (e.g., Fernandez-Jalvo & Avery, 2015), notamment pour les restes collectés dans l'unité *MSA*-OI.

Les autres types d'altérations incluent des traces de corrosion du sol, les effets du climat (*weathering*) et des concrétions (Fig. 129. f).

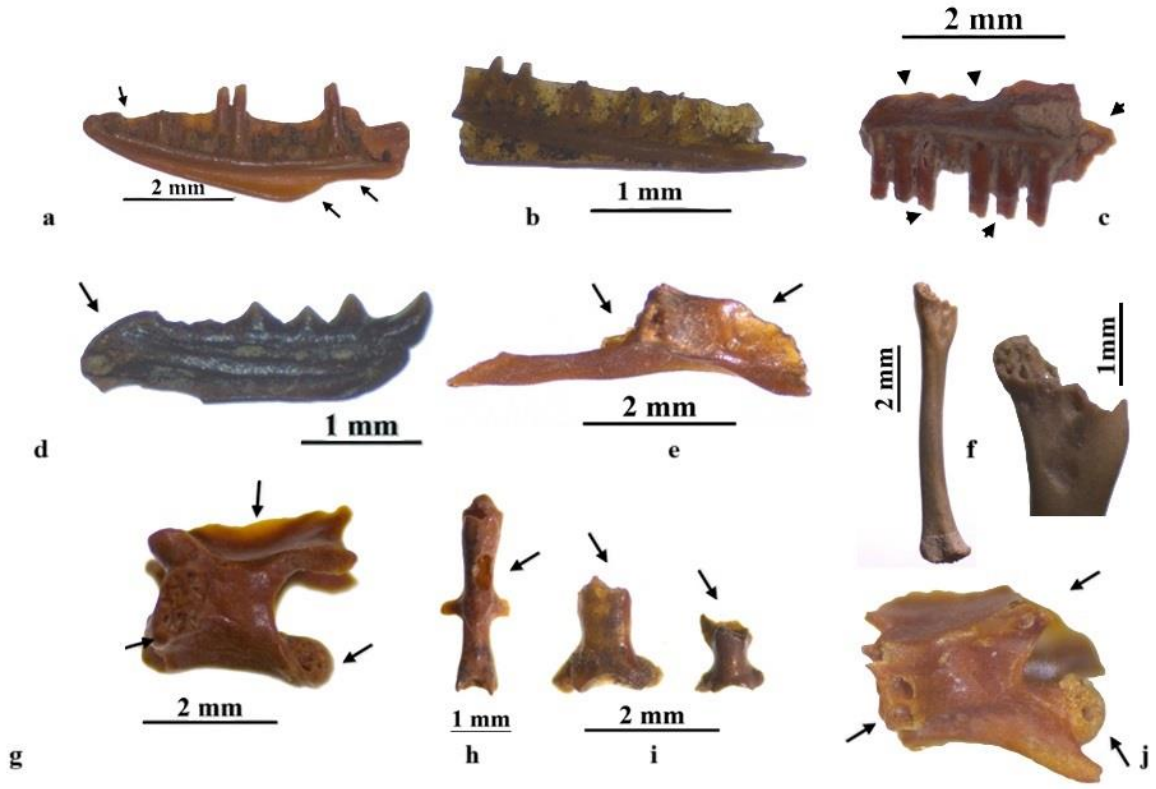



**Fig. 127.** Exemples des traces de digestion sur les restes de squamates. a) dentaire de lacertidé (IA-lot22-23- *LSA*) ; b) dentaire de gekkonidé (IA lot 22-23-*LSA*) ; c) maxillaire de lacertidé (IA-K14-51-*MSA*-OI) ; d) dentaire de *Trogonophis (*IA03-K13-56-*MSA*-OI) ; e) os composés de *Chalcides* (IA-lot 22-23-*LSA*) ; f) fémur de saurien (IA-lot 22-23-*LSA*) ; g) vertèbre de saurien (IA03-K12-37-*MSA*-OS)- h) vertèbre d'*Agama* (IA 22-015-120-*MSA*-OI) ; i) vertèbres de *Trogonophis* (IA 22-015-120-*MSA*-OI) ; j) vertèbre de *Natrix* (IA03-K12-36-*MSA*-OS).

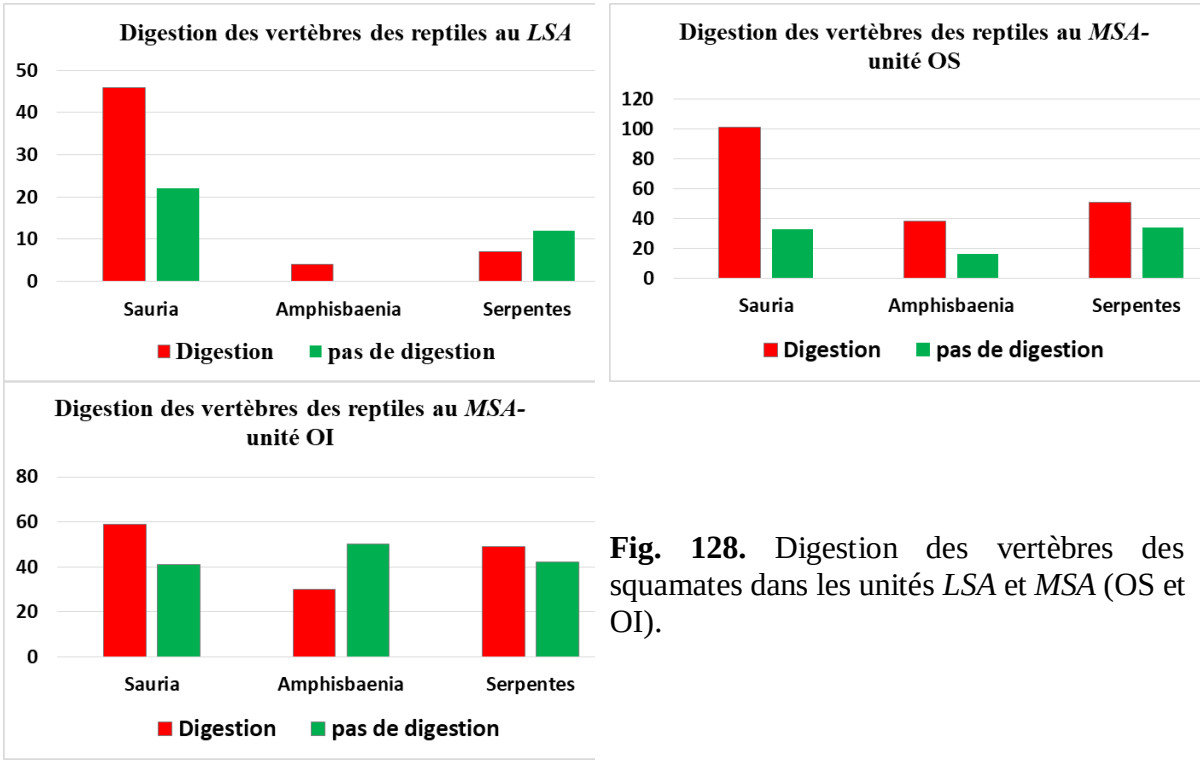



**Fig. 128.** Digestion des vertèbres des squamates dans les unités *LSA* et *MSA* (OS et OI).

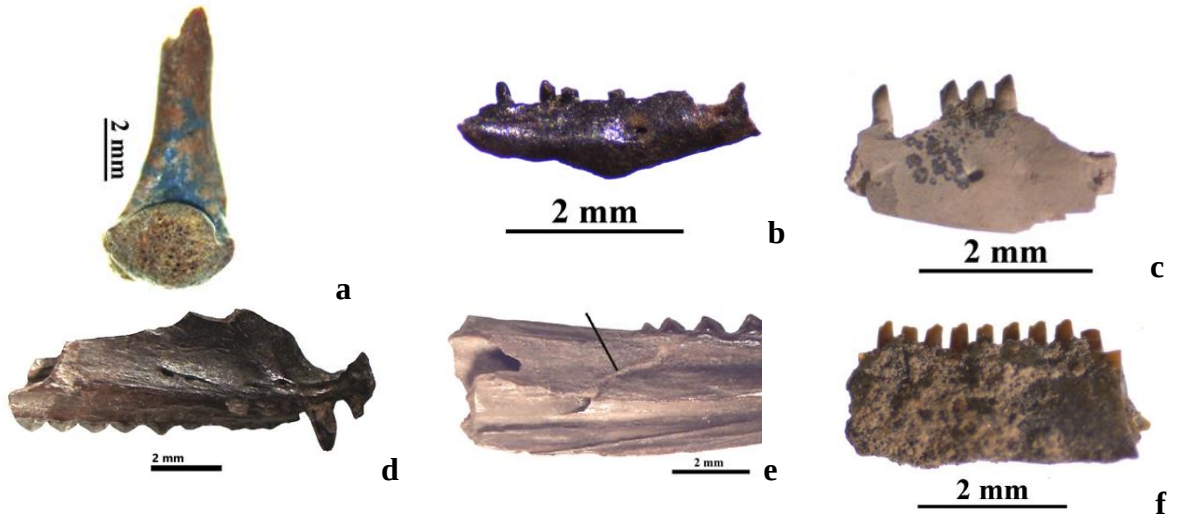



**Fig. 129.** Quelques exemples d'altérations post-dépositionnelles observées sur les restes d'amphibiens et de sauriens. a) humérus de *Sclerophrys mauritanica* (IA03-I13-I30-*MSA*-OS), traces noires ; b) dentaire de lacertidé (1A22-P14-123-*MSA*-OI), dépôts de manganèse?; c) dentaire de lacertidé (IA22-O15-120-*MSA*-OI), couleur grise/ traces de brûlure ? ; d) maxillaire de *Agama bibronii* (IA14-O14-73-*MSA*-OS), traces de brûlure ; e) dentaire de *Chamaeleo chamaeleon (*IA18-N14-9-*MSA*-OS), traces de racines ; f) dentaire de lacertidé (IA22-O15-120-*MSA*-OI), concrétions.

**-Bilan sur l'origine des amphibiens et des squamates à Ifri n'Ammar**

L'analyse des restes d'amphibiens et de squamates d'Ifri n'Ammar montre que ces assemblages ont été principalement accumulés par des prédateurs, comme en témoignent les nombreuses traces de digestion observées sur les ossements (Figs. 126. 127). Cependant, la possibilité d'une mort naturelle de certains individus dans le site ne peut être exclue, étant donné que les amphibiens et les reptiles ont tendance à fréquenter les grottes ou leurs environs immédiats, attirés par des conditions environnementales plus tempérées et humides, ou encore par les abris offerts par les crevasses rocheuses (Stoetzel, 2009 ; Stoetzel *et al*., 2011).

Bien que l'examen des restes osseux n'ait été que sommaire, les premières observations révèlent un niveau élevé de digestion de plusieurs restes osseux. Par exemple, plusieurs maxillaires et dentaires de sauriens sont dépourvus de dents, et les mâchoires ne conservent parfois qu'un tiers de l'os, montrant des altérations caractéristiques de la digestion (Fig. 127). Une analyse plus approfondie, couplée à un échantillonnage supplémentaire dans les différents niveaux stratigraphiques, s'avère indispensable, notamment pour les amphibiens, dont le nombre de restes est actuellement insuffisant pour permettre une étude détaillée.

Les prédateurs aviaires et mammaliens nord-africains, qu'ils soient nocturnes ou diurnes, sont connus pour créer des assemblages multi-taxons comprenant non seulement des rongeurs et des musaraignes, mais aussi des amphibiens, des squamates, des chauves-souris et des insectes (Denys *et al*., 2018). Par conséquent, il est plausible que les mêmes prédateurs responsables de l'accumulation des petits mammifères dans les différents niveaux à Ifri n'Ammar aient également contribué à celle des amphibiens et des squamates.

Les données sur le mode de vie des squamates identifiés à Ifri n'Ammar indiquent la présence de taxons diurnes dans les différentes unités, tels qu'*Agama bibronii, Chamaeleo chamaeleon, Timon tingitanus* et *Chalcides ocellatus*. Les serpents, notamment *Malpolon monspessulanus, Natrix maura* et *Hemorrhois hippocrepis,* sont également actifs durant la journée. Certains de ces serpents (*Hemorrhois hippocrepis, Malpolon monspessulanus*), ainsi que certains oiseaux, comme la pie-grièche grise (*Lanius excubitor*) et les faucons, sont répertoriés comme prédateurs potentiels de sauriens tels que l'agame et le caméléon (Znari *et al*., 1998 ; Cuadrado, 2015 ; Keren-Rotem *et al*., 2006). Toutefois, il semble improbable que les serpents soient responsables de l'accumulation des restes de sauriens, car la littérature rapporte que les os ne résistent pas aux processus digestifs des serpents (Andrews, 1990).

Les observations préliminaires sur la taphonomie des sauriens, en particulier les traces de digestion, pourraient suggérer l'intervention probable d'un rapace diurne (catégorie 4 selon la classification d'Andrews, 1990), ou d'un petit carnivore mammalien (catégorie 5 selon la même classification). Une étude plus approfondie permettrait de mieux déterminer l'identité exacte des prédateurs impliqués.

## IV.4 Conclusions sur l'origine et l'histoire taphonomique des accumulations de petits vertébrés à Ifri n'Ammar

### IV.4.1 au *MSA*

Les données taphonomiques issues de l'unité OI indiquent un enfouissement marqué par une oxydation intense, en particulier des dépôts de manganèse sur une grande partie des ossements. L'altération corticale et les concrétions sédimentaires suggèrent des interactions physico-chimiques modérées avec le sol. L'activité racinaire est présente, mais peu développée

comparée à l'unité supérieure OS. Les faibles niveaux d'intempérisation et de bioturbation confirment une conservation relativement bonne des assemblages, dans un contexte peu perturbé postérieurement à l'enfouissement.

Dans l'unité OS, l'enfouissement semble avoir été rapide, comme l'indiquent la faible fréquence des traces d'intempérisation et de piétinement. Les altérations dominantes sont les dépôts de manganèse et les marques de racines, traduisant un environnement initial humide suivi d'une phase de développement végétal. Malgré une corrosion corticale fréquente, probablement liée à la composition chimique du sol ou à des agents biologiques, l'état général de conservation reste bon. La rareté des traces de rongeurs suggère une faible perturbation biologique secondaire.

Dans les unités OS et OI du *MSA*, les analyses taphonomiques révèlent une diversité d'indices pouvant être attribués à différents agents de prédation. Les rapaces nocturnes, tels que la chouette hulotte (*Strix aluco*), la chouette chevêche (*Athene noctua*) et le hibou grand-duc (*Bubo b. ascalaphus*), sont identifiés à partir de plusieurs critères, notamment les traces de digestion observées sur les dents et les os longs (comme les fémurs). Ces traces se distinguent de celles laissées par des prédateurs de catégories 1 et 2, tels que la chouette effraie (*Tyto alba*) ou le hibou moyen-duc (*Asio otus*), et correspondent plutôt aux catégories 3-4 définies par Andrews (1990).

La chouette chevêche (*Athene noctua*), en raison de sa petite taille et de son régime alimentaire majoritairement insectivore (Stoetzel, 2009), semble peu susceptible d'être responsable de l'accumulation de ces restes (Tab. 94). Quant à la chouette hulotte (*Strix aluco*), qui niche généralement dans les arbres et chasse des proies nocturnes vivant en milieu fermé (Andrews, 1990 ; Stoetzel, 2009), son profil écologique ne correspond pas au spectre faunique identifié à Ifri n'Ammar.

En revanche, la présence de proies de grande taille, telles que des individus du genre *Meriones*, suggère l'intervention d'un prédateur nocturne opportuniste (Stoetzel, 2009), comme *Bubo b. ascalaphus*, connu pour capturer occasionnellement de grosses proies (Saint-Girons *et al*., 1974 ; Thévenot, 2006 ; Stoetzel, 2009), et appréciant particulièrement les abris et les anfractuosités rocheuses (Tab. 94).

Par ailleurs, Les prédateurs de catégories 4-5, sont également responsables d'une partie de l'accumulation dans les unités OS et OI. En effet, la présence de perforations et de traces de rognage sur certains os (petits mammifères et lagomorphes) suggèreraient probablement l'intervention de rapaces diurnes**,** comme le faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) ou l'élanion blanc (*Elanius caeruleus)*, et de petits carnivores tels que la genette (*Genetta genetta*), et le renard (*Vulpes vulpes*). L'exploitation par l'homme de *Ctenodactylus gundi* dans l'unité OS apparaît particulièrement importante. Les marques de découpe, traces de brûlure et signes de mastication confirment que cette espèce, diurne, grégaire et de taille moyenne (396 g), constituait une ressource alimentaire importante pour les populations du *MSA*.

### IV.4.2 au *LSA*

Au *LSA* d'Ifri n'Ammar, les altérations post-dépositionnelles observées dans les couches grise et rouge n'ont pas été quantifiées. Toutefois, la présence d'ossements présentant des concrétions, principalement à la base du *LSA* (couche rouge), suggère des conditions de dépôt distinctes entre ces deux couches. Par ailleurs, l'identification de terriers dans la couche rouge (Klasen *et al*., 2018) témoigne de l'activité des rongeurs à ce niveau.

Dans ces niveaux (couche grise et couche rouge), l'écureuil terrestre *Atlantoxerus getulus* domine les assemblages de petits mammifères, suggérant l'implication probable de prédateurs diurnes. Bien que les preuves directes de consommation humaine restent rares, des traces de brûlure sur certaines incisives ainsi que des stries superficielles observées sur deux mandibules suggèrent une possible exploitation de cette espèce par les populations ibéromaurusiennes. Ces indices rappellent les signes d'exploitation de *Ctenodactylus gundi* au *MSA*. Comme ce dernier, *Atlantoxerus getulus* est une espèce diurne, grégaire, de taille moyenne (environ 250 g), dont les caractéristiques écologiques la rendent facilement accessible à la capture par l'homme.

Alors que *Ctenodactylus gundi* est abondamment représenté dans les niveaux du *MSA* (unité OS), *Atlantoxerus getulus* domine les niveaux du *LSA*, en particulier à la base de la couche grise dite « escargotière » (Fig. 130). Selon Aulagnier (1992), l'expansion du goundi, très bien représenté depuis le début du Pléistocène supérieur, pourrait avoir été limitée à la fin de cette période par l'abondance croissante d'*Atlantoxerus getulus* dans les niveaux attribués au *LSA*. En effet, ces deux espèces occupent des habitats rupicoles similaires.

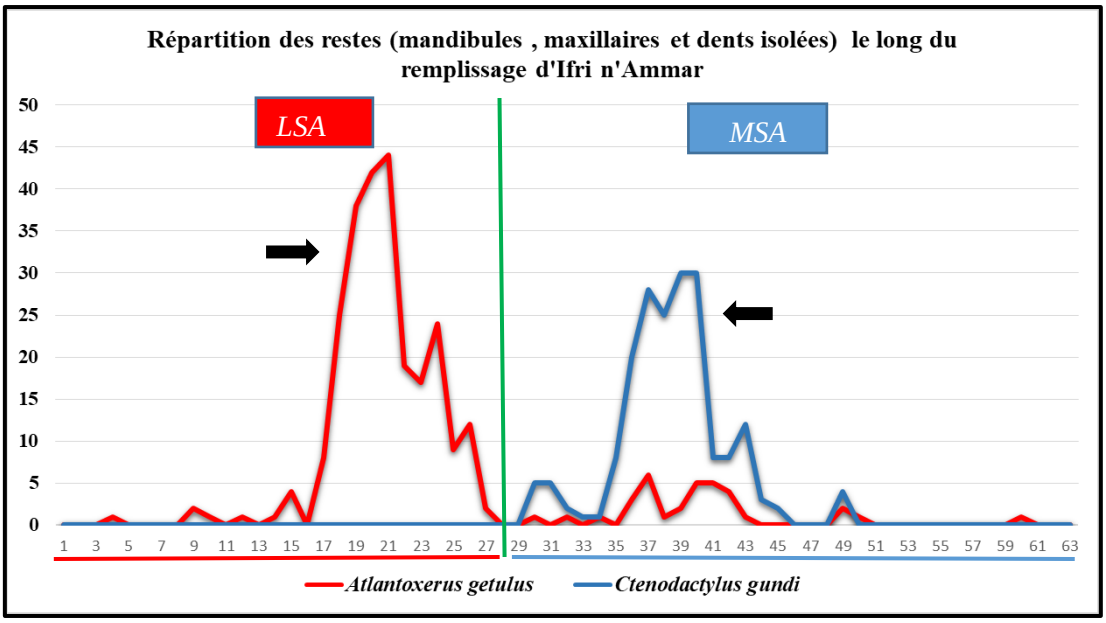



**Fig. 130.** Répartition des restes dentaires de *Ctenodactylus gundi* (au *MSA*) et d'*Atlantoxerus getulus* le long du remplissage de l'abri Ifri n'Ammar.

Enfin, les signaux taphonomiques attribuables aux rapaces nocturnes et aux petits carnivores concernent surtout des proies nocturnes (comme *Meriones*) ou de grande taille, à l'instar des lagomorphes.

La diversité des agents accumulateurs potentiels identifiés à partir des ensembles osseux complique l'interprétation de la représentativité de l'assemblage dans le cadre des reconstitutions paléoenvironnementales. Néanmoins, la combinaison des indices taphonomiques suggère une accumulation résultant de l'intervention probable de plusieurs types de prédateurs. Cette observation corrobore celles faites sur d'autres sites archéologiques à travers le monde, où des assemblages mixtes sont fréquemment attribués à l'action combinée de différents prédateurs (e.g., Fernández *et al.*, 2011, 2017a ; López *et al.*, 2017 ; López & Chiavazza, 2020).

En résumé, à Ifri n'Ammar, les analyses taphonomiques révèlent une coprocoénose mixte, probablement associée à l'action combinée de prédateurs nocturnes et diurnes dans les différents niveaux du site (*LSA* et *MSA*). Parmi les rapaces nocturnes, le hibou grand-duc (*Bubo b. ascalaphus*) est identifié comme un agent accumulateur probable. Du côté des rapaces diurnes, l'intervention du faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) et de l'élanion blanc (*Elanus caeruleus*) est suggérée, sans toutefois exclure d'autres espèces, telles que la buse (*Buteo* sp.), largement répandue à travers le Maroc (Bergier *et al.*, 2022). En outre, certains carnivores mammaliens, tels que la genette et le renard, ont également pu contribuer à l'accumulation des restes.

Les informations sur les comportements et régimes alimentaires de ces prédateurs sont documentées grâce à des études écologiques et taphonomiques récentes réalisées en Afrique du Nord, et synthétisées dans des travaux de référence (Stoetzel, 2009 ; Denys & Denys, 2011 ; Denys *et al*., 2018). Ces recherches montrent que la majorité de ces prédateurs, qu'ils soient aviaires ou mammaliens, nocturnes ou diurnes, produisent des assemblages multi-taxons intégrant diverses classes de vertébrés. Ces assemblages incluent fréquemment des rongeurs, des oiseaux et des squamates, tandis que les musaraignes, chauves-souris et amphibiens y sont moins représentés (Denys *et al*., 2018).

La section suivante présente les données écologiques et les spécificités comportementales de chaque espèce de prédateur potentiel, permettant d'approfondir leur rôle dans la formation des assemblages identifiés (Tab. 94).

**Rapaces nocturnes**

***Chouette hulotte (Strix aluco*)**

La chouette hulotte adopte un régime alimentaire très opportuniste, incluant une grande variété de proies de petite à moyenne taille : rongeurs, insectivores, insectes, oiseaux, amphibiens, reptiles et mollusques (Andrews, 1999 ; Stoetzel, 2009). Ce rapace exploite une large gamme d'habitats, mais semble privilégier les milieux boisés et capture principalement des proies nocturnes vivant dans des environnements fermés (Andrews, 1990 ; Stoetzel, 2009).

**Chouette chevêche (*Athene noctua*)**

La chouette chevêche possède un régime alimentaire relativement sélectif, dominé par les insectes (Andrews, 1990 ; Sekkour *et al.*, 2011), bien qu'elle consomme également de petites proies, notamment des mammifères (rongeurs, chauves-souris, musaraignes), des oiseaux et, occasionnellement, des amphibiens (Denys *et al.*, 2018). Sa digestion est particulièrement intense comparée à celle des autres rapaces nocturnes (Andrews, 1990 ; Stoetzel, 2009).

**Hibou grand-duc (*Bubo b. ascalaphus*)**

Le hibou grand-duc est un prédateur opportuniste / généraliste dont le régime alimentaire est composé de rongeurs, de reptiles, d'oiseaux, de chiroptères et d'insectes (Djilali *et al*., 2011 ; Denys *et al*., 2018) et aussi de plus grosses proies comme les lagomorpes (Kayser *et al.*, 2023). Au Maroc, l'analyse des pelotes de réjection de cette espèce a révélé une forte proportion de mammifères, suivis par des arthropodes, des reptiles et des oiseaux (Kayser *et al.*, 2023).

**Rapaces diurnes**

***Faucon crécerelle (Falco tinnunculus*)**

Le faucon crécerelle a un régime alimentaire éclectique, se nourrissant d'un large éventail de proies principalement des oiseaux et des insectes, mais capture également des rongeurs (Souttou *et al.*, 2006 ; 2007 ; Baziz *et al.*, 2001). Ce prédateur ubiquiste chasse dans des habitats ouverts et évite les zones boisées denses. Actif à la fois pendant la journée et au crépuscule, il peut ainsi inclure dans son régime des espèces nocturnes (Andrews, 1990). Il privilégie généralement des proies de petite taille (Stoetzel *et al.*, 2011).

***Élanion blanc* (*Elanus caeruleus*)**

L'élanion blanc se nourrit essentiellement de petits mammifères (Souttou *et al.*, 2012), mais également de reptiles, d'oiseaux et d'insectes (Denys *et al.*, 2018). Ce rapace diurne chasse fréquemment à l'aube et au crépuscule. Il occupe principalement des habitats relativement ouverts, allant des semi-déserts aux lisières de forêts et aux clairières au sein de zones boisées denses (Ławicki & Perlman, 2017).

**Carnivores mammaliens**

Les carnivores mammaliens susceptibles d'avoir contribué à l'accumulation des restes osseux à Ifri n'Ammar incluent vraisemblablement des membres des familles des canidés (comme le renard) et des viverridés (par exemple la genette). La plupart de ces carnivores adoptent un régime alimentaire généraliste et opportuniste et sont nocturnes et/ou crépusculaires (Andrews, 1990 ; Stoetzel *et al.*, 2011). Il est important de noter qu'à Ifri n'Ammar, des restes osseux attribués à de petits carnivores ont été identifiés aussi bien dans les couches du *MSA*-OS que du *LSA*, et concernent des représentants des familles des mustélidés, des félidés, et des canidés (Tab. 4).

**Genette commune (*Genetta genetta*)**

La genette est un petit carnivore crépusculaire et nocturne à régime alimentaire généraliste (Stoetzel, 2009 ; Stoetzel *et al.*, 2011). Elle consomme une grande diversité de proies : micromammifères, oiseaux, lézards, amphibiens, insectes, et complète fréquemment son régime avec des fruits. Son activité de chasse se déroule dans des milieux ouverts à couverture arborée clairsemée, tandis qu'elle fréquente des habitats boisés ou broussailleux pour se reposer, nichant dans les arbres ou les buissons. D'après les données expérimentales de Campmas *et al.* (2018), la genette produit dans ses fèces des assemblages osseux riches en microvertébrés, avec une fragmentation marquée (notamment des os longs) et des traces de digestion modérées, caractéristiques des prédateurs de petite taille de la catégorie 5 selon la classification d'Andrews (1990).

**Renard roux (*Vulpes vulpes*)**

Le renard roux est un carnivore omnivore nocturne, très opportuniste, capable de consommer des proies variées aussi bien terrestres qu'aviaires, allant des petits rongeurs aux oiseaux ou lagomorphes (Stoetzel, 2009 ; Stoetzel *et al.*, 2011). Il occupe un large éventail d'habitats, utilisant des terriers ou des abris rocheux, et peut chasser dans des milieux très ouverts comme dans des zones plus couvertes. Campmas *et al.* (2018) montrent que les féces de renard

présentent un spectre faunique encore plus diversifié que ceux de la genette. Les os qu'il rejette sont extrêmement fragmentés, en particulier les os longs, et les dents affichent un degré de digestion très élevé (jusqu'à 90 % des incisives) typiques des prédateurs de petite à moyenne taille de la catégorie 4-5 selon la classification d'Andrews (1990).

Il ressort de cette compilation des données, que le régime alimentaire des prédateurs identifiés à Ifri n'Ammar est varié, reflétant une diversité de proies comprenant des espèces diurnes et nocturnes de petite, moyenne et grande taille. Cela suggère des captures dispersées dans divers habitats proches de l'abri. Bien que, selon Andrews (1990), tout prédateur génère un assemblage de proies intrinsèquement biaisé, la présence à Ifri n'Ammar de prédateurs au régime alimentaire éclectique et opportuniste ou généraliste suggère que ce biais reste vraisemblablement limité. Ainsi, les assemblages de micromammifères refléteraient de manière globalement fidèle les communautés de petits vertébrés présentes dans l'environnement immédiat de l'abri.

Cependant, plusieurs facteurs d'ordre taphonomique et méthodologique peuvent avoir influencé la composition et la représentativité des assemblages fauniques mis au jour à Ifri n'Ammar. Bien que le biais lié aux préférences alimentaires des prédateurs identifiés paraisse limité, l'interprétation de ces assemblages doit être abordée avec prudence. En effet, des biais taphonomiques ont été mis en évidence, notamment une surreprésentation de certaines espèces comme *Ctenodactylus gundi* au *MSA*-OS et *Atlantoxerus getulus* au *LSA*. Cette surabondance est liée à une exploitation anthropique ciblée, mais également peut être à l'intervention de prédateurs non encore documentés. Par ailleurs, les méthodes de tamisage employées (mailles de 4 mm) ont vraisemblablement entraîné la perte d'éléments plus fins, susceptibles d'appartenir à de très petits taxons. Ces considérations méthodologiques doivent impérativement être prises en compte dans toute tentative d'interprétation paléoenvironnementale ou paléoécologique fondée sur les assemblages de microvertébrés du site Ifri n'Ammar.

Malgré ces biais, nous avons néanmoins choisi de mener une étude paléoenvironnementale sur le matériel disponible, en considérant que les assemblages de micromammifères d'Ifri n'Ammar constituent des accumulations *in situ* peu perturbées secondairement, reflétant de manière générale les conditions écologiques du site et de ses environs.

| Prédateur | Régime et comportement alimentaire | Activité | Proie | Site d'habitat et de nidification | Environnement de chasse | Distribution au Maroc |
|---|---|---|---|---|---|---|
| **Oiseaux (rapaces nocturnes et diurnes)** | | | | | | |
| *Athene noctua* | Principalement insectes, ou de très petits mammifères et oiseaux, parfois des amphibiens et des reptiles. | Nocturne (diurne) | Petite | Arbres (92%), habitations, falaises | Terres agricoles, habitats ouverts | Commun et largement répandu dans les régions du Rif, du Nord et du milieu de l'Atlantique, ainsi que dans le 'Plateau Central'. Présent également dans l'Atlas et le Sahara le long de la côte atlantique |
| *Strix aluco* | Opportuniste /proies variées, comprenant de petits rongeurs, mais aussi des oiseaux et des insectes | Nocturne | Petite-moyenne | Arbres (80%), grottes, habitations humaines, terriers de lapins | Forêts, zones de patûrages accidentées | Commun et largement répandu dans le Rif, la région de l'Atlantique nord, le "Plateau central" et le Moyen Atlas. Rare dans l'est du Maroc et la région centrale de l'Atlantique. Largement présent dans le Souss |
| *Bubo b. ascalaphus* | Opportuniste : nourriture disponible dans l'habitat, proies extrêmement variées tant en taille qu'en espèces:rongeurs, reptiles, oiseaux et arthropodes | Nocturne (crépusculaire) | De petite à grande taille (jusqu'aux lièvres) | Collines rocheuses, forêts avec des falaises, des plaines et des montagnes | Milieux ouverts (steppes) | Largement répandu mais rare dans le nord du Maroc, plus commun dans le « Plateau Central », la région atlantique centrale et l'Atlas. Présent également dans le Sahara |
| *Falco tunnunculus* | Très éclectique: principalement composé de petits oiseaux, de rongeurs, ainsi que des insectes | Diurne (crépusculaire) | Petite | Cavités d'arbres, falaises, sols | Milieux ouverts | Le rapace le plus commun au Maroc. Répandu et abondant au nord des zones arides, avec une densité réduite dans le Sahara |
| *Elanus caeruleus* [1] | Principalement petits mammifères, mais également reptiles, oiseaux et insectes | Diurne (crépusculaire) | Petite | Arbres | Milieux ouverts | Peu commun et localisé, se reproduisant régulièrement dans les plaines atlantiques du nord, du centre et de l'est, dans le Souss, et de manière irrégulière au Sahara |
| **Mammifères (carnivores )** | | | | | | |
| *Genetta genetta* | Généraliste : micromammifères, oiseaux, lézards, grenouilles, insectes, fruits | Crépusculaire-nocturne | Petite | Arbres, buissons, forêts | Zones ouvertes avec une couverture arborée pouvant être clairsemée. | Toutes les régions situées au nord de l'oued Drâa, y compris les montagnes |
| *Poecilictis libyca* [2] | rongeurs, amphibiens, oiseaux et Invertébrés | Nocturne | Petite | Abri sous roche, terriers | Zones ouvertes, riches en végétation basse et denses | Zones steppiques de l'Est du pays comme les plaines des hauts plateaux |
| *Vulpes vulpes* | Tout type de proie (terrestre et aviaire). | Nocturne (crépusculaire) | De petite à grande taille | Terriers, grottes, rochers | Large éventail d'habitats | Très commun partout au Maroc, sauf dans les régions sahariennes |

**Tab. 94.** Résumé des données éthologiques et écologiques sur les différents prédateurs considérés comme accumulateurs potentiels de petits vertébrés à Ifri n'Ammar (voir Stoetzel *et al*., 2011 et les références citées dans ce travail).[1] d'après Lawicki & Perlman , 2017, [2] d'après Cuzin, 2003.

# V. Paléoécologie

L'étude paléoécologique et la reconstitution du paléoenvironnement du site d'Ifri n'Ammar s'appuient sur l'utilisation de méthodes appliquées aux assemblages fossiles de différents sites en Europe et en Afrique du Nord (e.g., Desclaux, 1992 ; Hanquet *et al*., 2011 ; Stoetzel, 2008 ; 2009). Nous nous appuyons sur des données de littérature sur l'écologie et la répartition des espèces de petits vertébrés présentes en Afrique du nord (e.g., Aulagnier & Thévenot, 1986 ; Aulagnier, 1992 ; Bons & Geniez, 1996 ; Cassola, 2016 ; Holden, 2013 ; Fahd & Pleguezuelos, 1992 ; Geniez *et al*., 2004; Gouat, 2013 ; Gouat & Gouat, 1983 ; Martínez *et al*., 2019 ; Mateo Miras *et al*., 2009 ; Mediani *et al*., 2015 ; Nowak, 1999 ; Petter & Saint Girons, 1965 ; Schleich *et al*., 1996; Van der Straeten, 2008 ; Séguignes, 1983 ; Robles & Martínez, 2012), en prenant en compte les conditions actuelles de climat et d'habitat des espèces identifiées sur le site, d'autant plus que la plupart de ces espèces ont des représentants dans la faune actuelle du Maroc.

Nous utilisons des approches telles que l'Indice Taxonomique d'Habitat (I.T.H) (Andrews, 1990 ; Stoetzel, 2009 ; Saidani, 2016 ; Mhamdi, 2023), ainsi que des méthodes telles que le climatogramme (Desclaux, 1992 ; Hanquet, 2011 ; Hanquet et Desclaux, 2011 ; Saidani *et al*., 2016 ; Mhamdi, 2023) et le cénogramme (Valverde, 1964 ; Legendre, 1988), complétées par des analyses de la diversité (Hanquet, 2011). L'application conjointe de ces techniques permet d'évaluer divers paramètres essentiels à la compréhension des variations climatiques et environnementales et de leur impact sur les communautés de micromammifères.

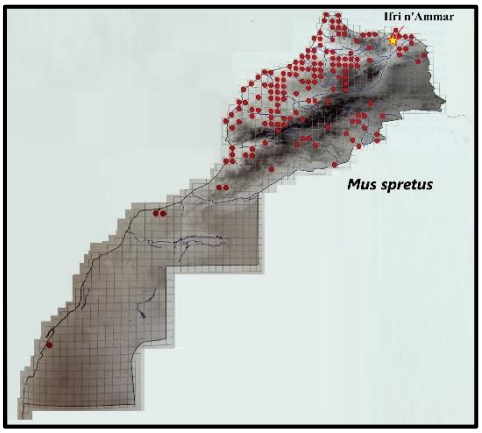
### V.1 Ecologie et répartition actuelles des petits vertébrés identifiés à Ifri n'Ammar

Les cartes de répartition des espèces identifiées à Ifri n'Ammar ont été empruntées à diverses sources.
Pour les petits mammifères, elles proviennent principalement des travaux d'Aulagnier *et al*. (2017), à l'exception des espèces du groupe *Meriones shawii/grandis* et de *Lepus capensis*, dont les cartes ont été respectivement tirées des études de Stoetzel *et al*. (2017) et du site Web de l'Union internationale pour la conservation de la nature (https://www.iucnredlist.org). Concernant l'herpétofaune, les cartes sont issues des publications de Bons & Geniez (1996) et de Martínez *et al*. (2019), à l'exception de *Vipera latastei*, dont la carte est extraite de l'article de Mediani *et al*. (2015).

Toutes les espèces identifiées à Ifri n'Ammar sont encore présentes dans la faune actuelle du Maroc. Toutefois, il est important de noter que *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus* ne sont plus recensés dans la région d'Ifri n'Ammar (Aulagnier *et al*., 2017). Bien que leur absence actuelle dans cette zone soit observée, il demeure difficile de déterminer si elle résulte de conditions climatiques plus arides dans le passé, d'une méconnaissance des faunes actuelles de cette région, ou encore d'une réduction récente de leur aire de répartition, possiblement liée à une pression anthropique accrue et à une raréfaction des ressources alimentaires.

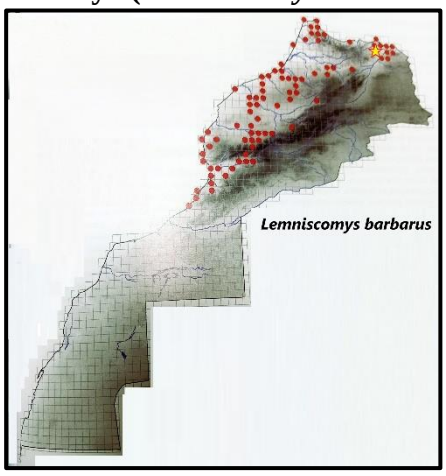
**Petits mammifères**
**Rongeurs**
**Souris sauvage d'Afrique du Nord (*Mus spretus*)**

Espèce endémique des régions méditerranéennes occidentales d'Europe (sud de la France, Espagne, Portugal, Baléares) et d'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Libye) (Auffray *et al*., *201*2). Au Maroc, elle est présente dans toutes les plaines et collines, du Tangérois à la bordure septentrionale du Sahara, atteignant, voire dépassant, 1 800 m dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas. Au nord, elle occupe une large gamme de milieux (cultures, vergers, matorrals, forêts mixtes de chênes), tandis qu'au sud, elle est limitée aux zones cultivées et à certaines oasis qui lui permettent de pénétrer dans l'étage bioclimatique saharien (Aulagnier *et al*., 2017). Très présente dans les pelotes de rapaces nocturnes, son régime alimentaire reflète les ressources du milieu, avec des graines et des fruits constituant la base de son alimentation (Aulagnier *et al*., 2017).



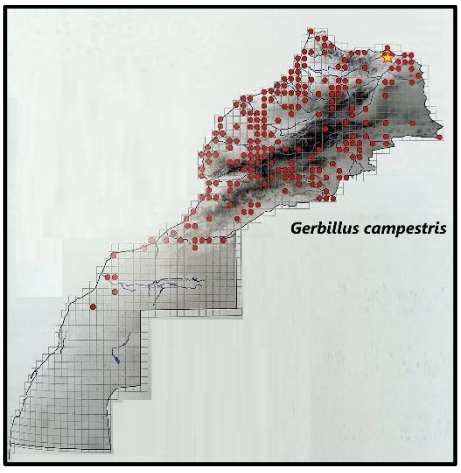

**Rat rayé (*Lemniscomys barbarus*)**

Seul représentant du genre *Lemniscomys* au Maghreb (Musser & Carleton, 1993), le rat rayé occupe principalement les maquis et les zones boisées méditerranéennes, où il privilégie les milieux offrant une couverture dense d'herbes et de végétation herbacée. Toutefois, cette espèce a également été observée sur des affleurements rocheux situés dans des dunes côtières végétalisées, des maquis de genévriers, des prairies à armoises et des savanes à arganier (Carleton & Van Der Straeten, 1997), ainsi que dans les régions arides du Maroc oriental (Aulagnier *et al*., 2017). Étant de mœurs diurnes, cette espèce est rarement retrouvée dans les pelotes de rapaces (Cassola, 2016).

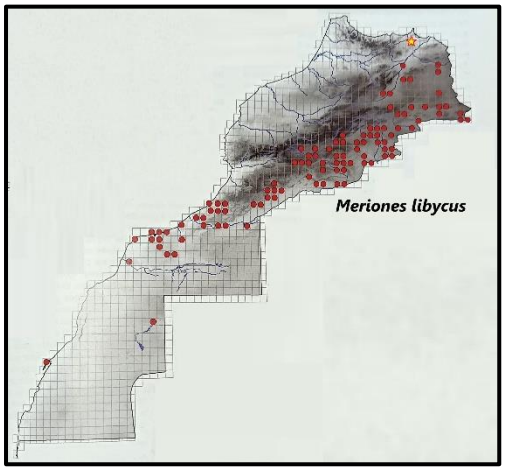



**Gerbille champêtre (*Gerbillus campestris*)**

Espèce de taille moyenne, elle peuple les steppes et milieux cultivés d'Afrique du Nord, de l'Atlantique à la Mer Rouge. Au Maroc, elle occupe tout le territoire, sauf les hautes montagnes et les forêts. Selon les analyses des pelotes de rapaces nocturnes, elle est particulièrement abondante dans les plaines centrales et nord-atlantiques, qui appartiennent à l'étage bioclimatique semi-aride (Aulagnier & Thévenot, 1986 ; Aulagnier, 1992 ; Aulagnier *et al*., 2017). Espèce nocturne, elle se nourrit principalement de graines et de plantes.



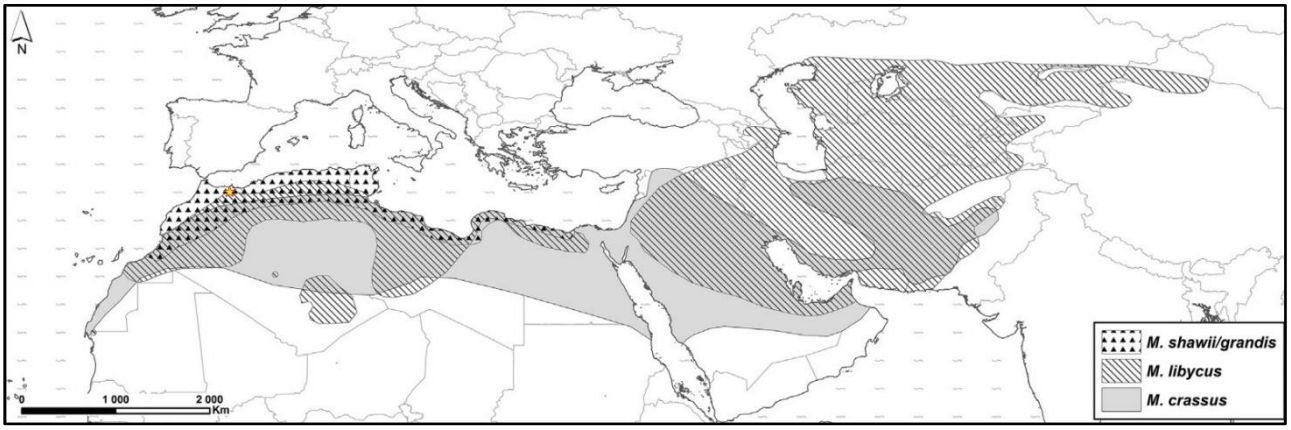
**Mérione à queue rouge (*Meriones libycus*)**



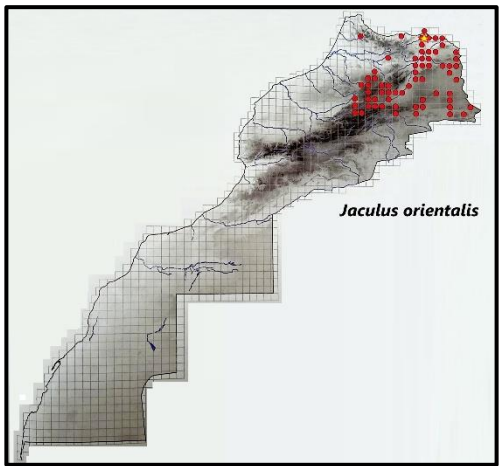

Espèce à large distribution mondiale, elle s'étend de l'Afrique du Nord (Sahara marocain et Mauritanie jusqu'à l'Égypte) à l'Asie (de la péninsule arabique à la Chine), et elle est trouvée jusqu'à 1 700 m d'altitude (Aulagnier *et al.*, 2017). Au Maroc, elle habite les régions présahariennes et sahariennes, préférant les sols compacts pour creuser des terriers au pied d'arbres ou de végétaux buissonnants. Elle est particulièrement abondante dans les lits d'oueds et les dayas, et son régime alimentaire est principalement granivore (Aulagnier *et al*., 2017).

**Mérione de Shaw (*Meriones shawii*) et grande mérione (*Meriones grandis*)**

Les récentes analyses génétiques ont révélé l'existence de trois clades au sein du complexe *M. shawii/grandis* en Afrique du Nord-Ouest (Lalis *et al*., 2016; Stoetzel *et al*., 2017) : deux clades ont été identifiés au sein de l'espèce *Meriones grandis* au Maroc et un clade au sein de l'espèce *shawii* en Algérie et en Tunisie, avec un léger chevauchement entre les deux clades dans l'est du Maroc. Toutefois, la zone de contact entre ces deux espèces nécessite des investigations supplémentaires (Aulagnier *et al*., 2017).
*Meriones shawii* est associée aux habitats steppiques, bien qu'elle soit largement répandue dans les champs cultivés et dans les friches (Aulagnier *et al*., 2017). Opportuniste, son régime alimentaire est composé de graines et d'arthropodes (Aulagnier *et al*., 2017). *Meriones grandis*, occupe une grande partie du Maroc, mais est rare ou absente dans la péninsule tingitane et les zones sahariennes (Aulagnier *et al*., 2017 ; Lalis *et al*., 2016). Présente jusqu'à au moins 2 800 mètres dans le Haut Atlas, cette espèce est répartie dans toutes les zones bioclimatiques, ainsi que dans les plantations de palmiers (Cassola, 2016).

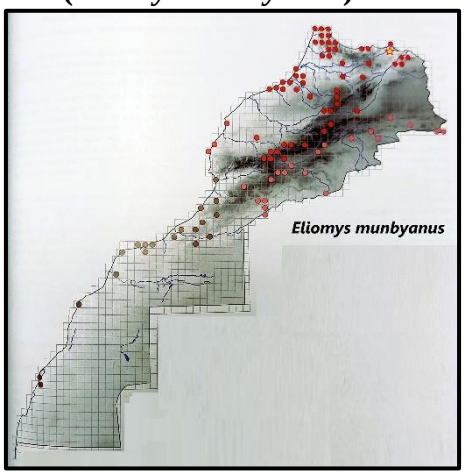


**Grande gerboise d'Égypte (*Jaculus orientalis*)**




Endémique d'Afrique du Nord, elle vit dans des milieux relativement arides le long de la côte méditerranéenne. Au Maroc, elle est présente sur les hauts plateaux de l'Oriental et dans une grande partie du Moyen Atlas jusqu'à 1 900 m d'altitude. De mœurs crépusculaires, elle est parfois active en plein jour et occupe des biotopes steppiques pierreux ou argileux (Aulagnier *et al*., 2017).

**Lérot (*Eliomys munbyanus*)**



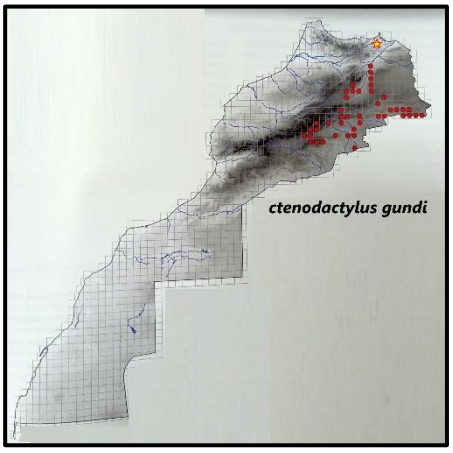

Présent dans la majeure partie des territoires au nord du Sahara, il est principalement arboricole et partiellement terrestre. Nocturne, il fréquente une grande variété de biotopes, comme les forêts, les palmeraies et les zones de haute montagne, avec une préférence pour les zones rocheuses (Holden, 2013). Son régime alimentaire est frugivore, incluant parfois des graines et des insectes (Aulagnier *et al*., 2017).

**Écureuil terrestre (*Atlantoxerus getulus)***




Endémique du Maghreb, cette espèce est abondante au Maroc. Essentiellement diurne, cet écureuil préfère les biotopes rocheux aux forêts, à l'exception de l'arganeraie, rarement dense (Petter & Saint Girons, 1965). Il creuse des terriers dans les éboulis ou aménage des tanières dans les crevasses de gros rochers (Nowak, 1999), dans des zones pauvres en végétation. Il tolère une amplitude climatique étonnante, de la bordure saharienne aux sommets atlasiques (Aulagnier, 1992 ; Kingdon, 2015). Son régime alimentaire est principalement végétarien, composé de graines et de fruits, mais il peut occasionnellement consommer des insectes et même des oisillons (Nowak, 1999). Au Maroc, l'écureuil terrestre est souvent chassé par les jeunes bergers (Aulagnier *et al*., 2017). Cette espèce est très bien représentée à Ifri n'Ammar au *LSA*, et présente également au *MSA*. Elle est cependant absente aujourd'hui de la faune du Rif oriental.

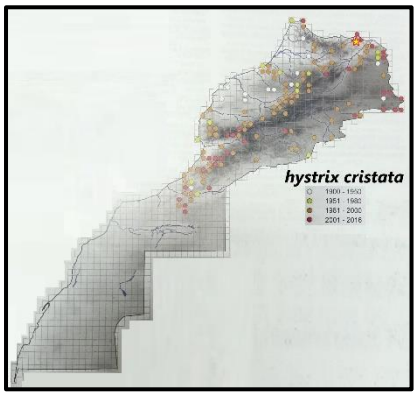
**Goundi de l'Atlas (*Ctenodactylus gundi*)**




Le goundi se trouve dans une bande étroite allant de l'est du Maroc à l'ouest de la Libye, en passant par l'Algérie et la Tunisie (Wilson, 2019). Il occupe principalement les zones rocheuses, comportant de nombreuses crevasses, sur les versants sud des montagnes de l'Atlas (Cassola, 2022 ; Gouat, 2013 ; López-Antonanzas & Knoll, 2011 ; Séguignes, 1979 ; Wilson, 2019). Ce rongeur évolue dans l'étage bioclimatique aride, entre les environnements désertiques et méditerranéens, où les précipitations annuelles varient généralement entre 50 et 400 mm (Aulagnier *et al*., 2017 ; Séguignes, 1979 ; 1984).

L'espèce est absente de la faune actuelle du Rif oriental ; elle est toutefois signalée à environ 80 km au sud d'Ifri n'Ammar, où elle fréquente la moyenne vallée de la Moulouya jusqu'à Guercif. Elle est également présente depuis les reliefs de Figuig à l'est jusqu'aux gorges du Dadès, dans le Haut Atlas occidental (Aulagnier *et al*., 2017).
Le goundi, un rongeur diurne, se nourrit de feuilles, de tiges et de fleurs, tirant l'eau nécessaire à sa survie exclusivement de son alimentation végétale (Aulagnier *et al*., 2017).

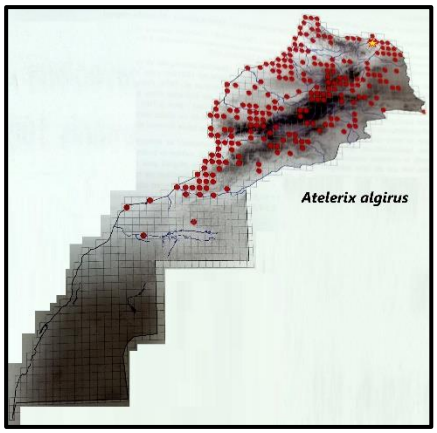
**Porc-épic (*Hystrix cristata*)**




Cette espèce est relativement répandue au Maroc, où il colonise divers milieux tels que les massifs forestiers, les maquis, les steppes, ainsi que les terrains arides et rocheux (Aulagnier *et al*., 2017). De mœurs nocturnes, il vit en solitaire ou en petits groupes familiaux comptant généralement entre 7 et 8 individus, logeant dans de longs terriers. Son régime alimentaire est principalement composé de plantes, mais il consomme également de petits animaux et des charognes (Aulagnier *et al*., 2017).

**<u>Eulipotyphles</u>**

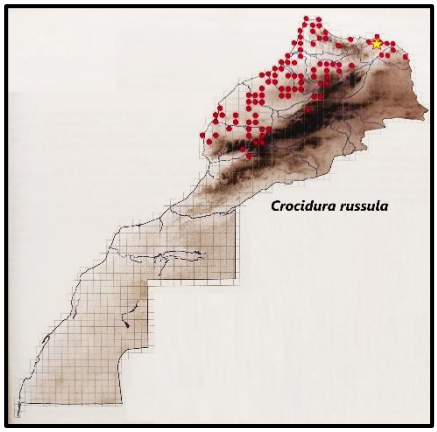
**Hérisson de l'Algérie (*Atelerix algirus*)**




Espèce endémique de la région méditerranéenne, le hérisson d'Algérie est largement répandu dans le nord du Maroc et peut vivre en montagne jusqu'à une altitude de 2650 m (Haut-Atlas). Il fréquente des milieux relativement ouverts, avec un minimum de couvert végétal, tels que les maquis, les prairies sèches, les savanes, les jardins, les cultures et les lits d'oueds. Son régime alimentaire est principalement constitué d'arthropodes et de vers, avec une consommation occasionnelle de fruits et de petits vertébrés (Aulagnier, 2017). Ce hérisson est capturé en nombre significatif par *Bubo ascalaphus*. Au Maroc, il est

également consommé par l'homme et utilisé en médecine traditionnelle (Aulagnier *et al*., 2017).

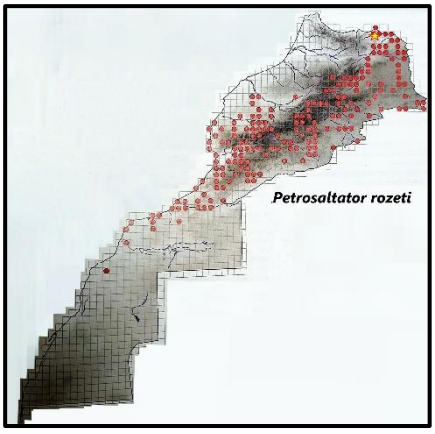
### Crocidure musette (*Crocidura russula*)




La crocidure musette est présente du Maroc à l'Algérie occidentale. Au Maroc, elle est abondante depuis la péninsule tingitane jusqu'au versant sud du Haut Atlas occidental, en particulier sur la façade atlantique. Plus rare en montagne, elle a été capturée jusqu'à une altitude de 2800 m dans le Haut Atlas (Aulagnier *et al*., 2017). Les données sur son écologie au Maroc indiquent qu'elle est particulièrement exigeante en termes d'humidité du milieu et de densité du couvert végétal, ce dernier lui permettant de se déplacer tout en restant à l'abri (Aulagnier *et al*., 2017).

## Macroscélides

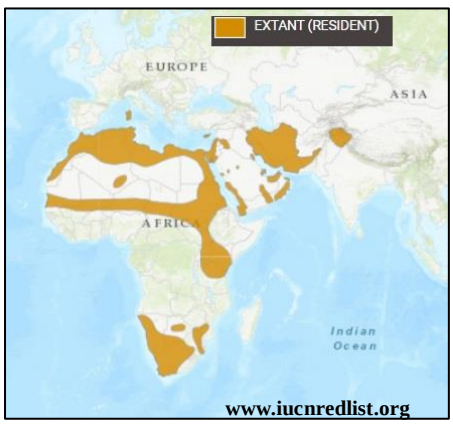
### Macroscélide de Rozet (*Petrosaltator rozeti*)




Le Macroscélide de Rozet est une espèce endémique de l'Afrique du Nord, présente du Maroc à l'ouest de la Libye (Corbet & Hanks, 1968 ; Séguignes, 1983). Elle occupe les régions méditerranéennes, semi-désertiques et même les zones de haute montagne (Cuzin & Séguignes, 1990 ; Rathbun, 2015). Au Maroc, cette espèce est répartie sur l'ensemble de l'étage bioclimatique aride, sans dépasser les limites septentrionales du Sahara vers le sud, et elle s'étend vers le nord dans l'étage bioclimatique semi-aride (Séguignes, 1983 ; 1988). Elle vit dans les milieux rocailleux et son régime alimentaire se compose de fruits, de jeunes lézards et de coléoptères (Séguignes, 1988). Cet animal chasse principalement au crépuscule et pendant la nuit, ce qui en fait une proie potentielle pour les Strigiformes (Aulagnier *et al*., 2017).

## Lagomorphes

### Le lièvre du cap (*Lepus capensis*)

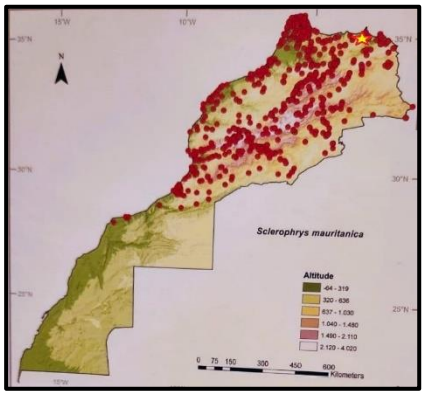



Le lièvre du cap (*Lepus capensis*) est présent sur la péninsule arabique ainsi que sur les îles de Sardaigne et de Chypre. En Afrique, son aire de répartition, divisée en deux régions correspondant aux zones non forestières, s'étend au sud jusqu'à l'Afrique du Sud et au Mozambique, et au nord jusqu'au Maroc, à l'Égypte et au Sénégal (Johnston *et al*., 2019). Au Maroc, cette espèce est largement répandue, occupant tous les étages bioclimatiques, du sub-humide au saharien (Aulagnier, 1992). Le lièvre privilégie les prairies et les habitats ouverts, notamment la savane et les environnements semi-désertiques (Kingdon, 2015).

## Amphibiens

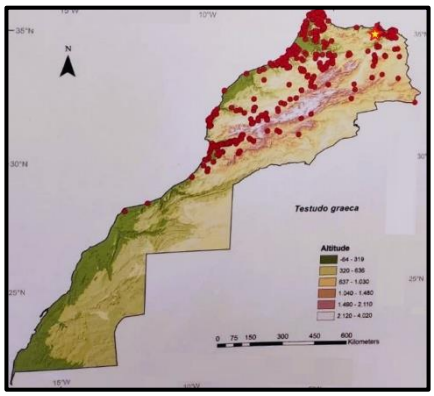
### Crapaud de Maurétanie (*Sclerophrys mauritanica)*

Le crapaud de Maurétanie *Sclerophrys mauritanica* est largement distribué en Afrique du nord (Maroc, Algérie et Tunisie) et tolère une grande variété d'habitats, allant des prairies humides et des dunes côtières aux zones pierreuses et caillouteuses et aux zones avec des eaux de surface permanentes ou intermittentes ; on le trouve également dans certaines zones de broussailles. Le régime alimentaire est dominé par les coléoptères, mais comprend également des scorpions (Martínez *et al*., 2019). Parmi ses prédateurs figurent échassiers, rapaces, mustélidés et couleuvres à collier (*Natrix natrix*) (Bons et Geniez, 1996 ; Beukema *et al*., 2013 ; Mediani *et al*., 2015).




## Chéloniens

### Testudines : Tortue mauresque (*Testudo graeca)*

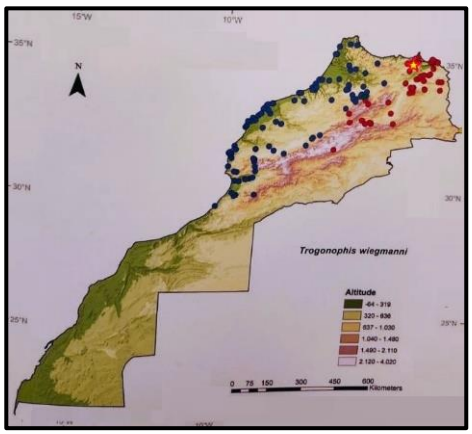



La tortue *(Testudo graeca)* occupe une vaste région à travers la zone méditerranéenne, ainsi que les plaines semi-arides de Turquie et d'Iran, où elle fréquente principalement des milieux broussailleux secs et ouverts (Carretero, 2005). Au Maroc, cette espèce est largement répandue, que ce soit le long des côtes ou dans les montagnes de l'Atlas, et elle est présente jusqu'à une altitude de 2000 m. Cependant, sa distribution s'arrête aux zones désertiques soumises à un climat saharien (Bons et Geniez, 1996).

## Squamates

### Amphisbènes:

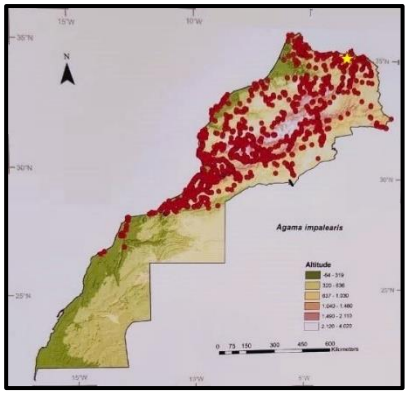
### Amphisbène (*Trogonophis wiegmanni*)




L'Amphisbène *Trogonophis wiegmanni*, une espèce endémique du Maghreb, se rencontre dans des régions aux climats variés : humides, semi-humides, arides et semi-arides (Bons & Geniez, 1996). Son régime alimentaire se compose principalement de fourmis, de termites et de larves d'insectes. Parmi ses principaux prédateurs figurent certains serpents et divers oiseaux de proie (Schleich *et al*., 1996).

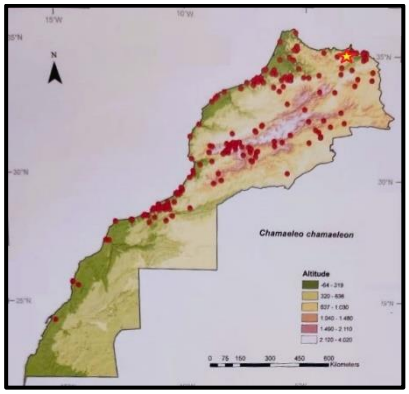
**Sauriens**

**Agame de Bibron (*Agama bibronii*)**



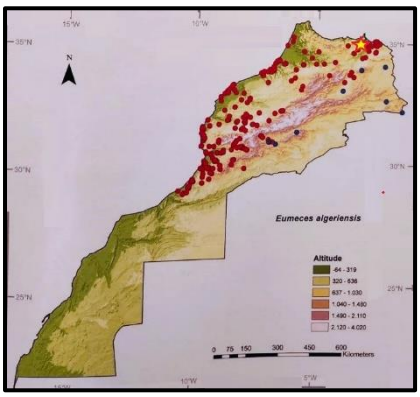

L'Agame de Bibron, lézard de taille moyenne et seul représentant du genre *Agama* dans la zone climatique méditerranéenne (Gonçalves *et al*., 2012), est largement répandu en Afrique du Nord. De moeurs diurne et terrestre, il tolère bien les hautes températures, occupant divers biotopes et se montrant particulièrement abondante dans les régions rocheuses. Il est courant dans les zones aux sols humides, subhumides, semi-arides et arides, mais il est rare dans les terrains sahariens (Bons & Geniez, 1996). Dans la région des Jbilets centrales au Maroc, ses prédateurs incluent certains serpents et oiseaux, notamment la Pie-grièche grise (*Lanius excubitor*) et divers rapaces comme les faucons (Znari *et al*., 1998).

**Caméléon (*Chamaeleo chamaeleon)***




Le caméléon a une vaste répartition circum-méditerranéenne. On le trouve dans la plupart des pays d'Afrique du Nord, du Moyen-Orient (Palestine, Liban, Syrie), de la péninsule Arabique, ainsi que dans la Grèce continentale, en Turquie, dans le sud de la péninsule Ibérique, et sur diverses îles comme celles de la mer Égée, Malte et la Sicile (Klaver, 1981 ; Cuadrado, 2015). Ce lézard, à la fois lent et diurne, s'adapte parfaitement à un mode de vie arboricole (Bickel & Losos, 2002) et fréquente les zones côtières à végétation clairsemée (Geniez *et al*., 2004). Il est également observé dans les buissons de milieux secs, les plantations peu denses de pins et d'eucalyptus, ainsi que dans les vergers et jardins où il peut se déplacer au sol, y compris sur le sable (Arnold & Ovenden, 2004). Sa stratégie anti-prédation repose sur l'immobilité et l'acquisition d'une coloration cryptique, lui permettant de se fondre dans la végétation et de minimiser les risques de détection par ses prédateurs (Cuadrado *et al*., 2001). Les prédateurs du caméléon incluent certains serpents comme *Hemorrhois hippocrepis* et *Malpolon monspessulanus*, des oiseaux tels que les faucons et la chouette effraie, ainsi que des rats et certains petits carnivores (Cuadrado, 2015 ; Keren-Rotem *et al*., 2006). Son régime alimentaire se compose principalement d'insectes, avec parfois de petits lézards et oisillons (Arnold & Ovenden, 2004).

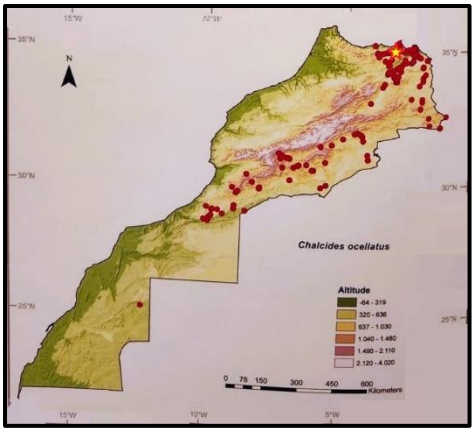
**Eumécès d'Algérie (*Eumeces algeriensis*)**




L'eumécès d'Algérie, une espèce endémique du Maghreb, est le plus grand représentant des Scincidae en Afrique du Nord. Il occupe divers milieux non sahariens au climat méditerranéen, allant des forêts claires et des garrigues aux steppes arides et aux dunes littorales peu végétalisées. Au Maroc, il est présent dans la moitié nord, dans les étages bioclimatiques sub-humides, semi-arides et arides, privilégiant les zones à végétation broussailleuse et herbacée, riches en rochers (Geniez *et al.*, 2009). Diurne, il se nourrit principalement d'insectes et de mollusques.

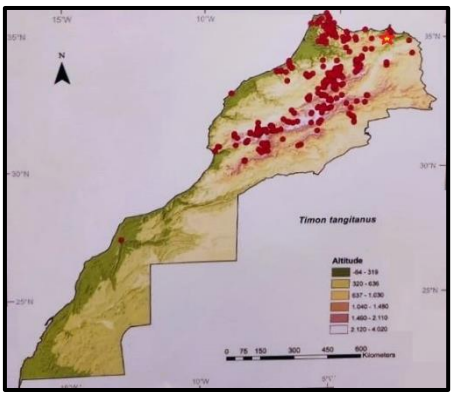
**Scinque ocellé (*Chalcides ocellatus*)**

Le scinque ocellé est une espèce à large répartition, présente du Sahara marocain jusqu'au Pakistan, ainsi qu'en Turquie, au Kenya, en Grèce, en Sardaigne, dans le sud de l'Italie et à Malte. C'est une espèce qui fréquente divers types d'habitats : forêts ouvertes, terres agricoles, zones de broussailles et bancs de sable côtiers (González de la Vega, 2012). Essentiellement diurne, le scinque ocellé peut néanmoins être observé actif au crépuscule (Schleich *et al.*, 1996) et même la nuit, particulièrement pendant la saison la plus chaude. Il est présent depuis le niveau de la mer jusqu'à 2 500 m d'altitude. Son régime alimentaire est principalement composé d'invertébrés, bien qu'il consomme également des fruits et divers insectes (González de la Vega, 2012).




**Lézard ocellé (*Timon tangitanus)* et autres Lacertidae**

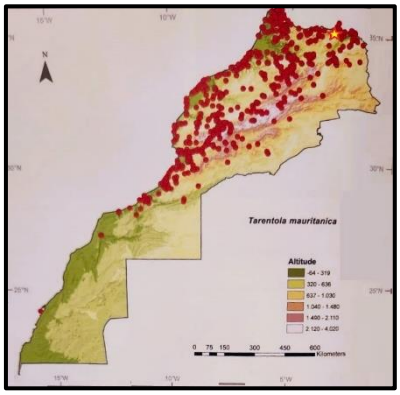
Le lézard ocellé de l'Atlas (*Timon tangitanus*), de taille moyenne, est une espèce diurne, essentiellement terrestre, mais capable de grimper facilement sur les rochers. Au Maroc, il est principalement présent dans les zones montagneuses. Omnivore, il se nourrit principalement de gros insectes, ainsi que d'autres invertébrés, petits serpents, grenouilles, poussins d'oiseaux, petits mammifères et autres reptiles (lézards, jeunes serpents). Ses principaux prédateurs incluent les serpents et les rapaces. En cas de menace, *Timon tangitanus* fuit rapidement et peut utiliser l'autotomie caudale pour échapper à ses prédateurs. Cette espèce habite principalement les zones montagneuses au climat méditerranéen, préférant les environnements rocheux, les clairières forestières et les zones humides comme les prairies ou les pentes avec des ruisseaux (Mateo Miras *et al.*, 2009). Les autres lacertidés susceptibles d'avoir été présents à Ifri n'Ammar incluent le psammodrome (*Psammodromus algirus*), l'acanthodactyle (*Acanthodactylus erythrurus*) et possiblement le lézard hispanique

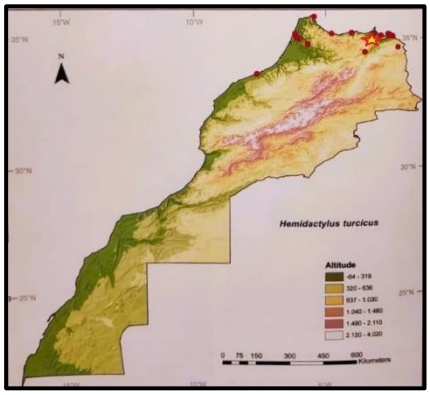


(*Podarcis* sp.). Toutes ces espèces sont diurnes. Le psammodrome, espèce ubiquiste, occupe une grande variété d'habitats, notamment les forêts claires, les buissons et les broussailles, dans des zones humides à semi-arides. L'acanthodactyle préfère quant à lui les milieux ouverts, rocheux, sableux ou argileux, souvent caractérisés par une végétation basse composée de palmiers, de jujubiers, et parfois de chênes (Schleich *et al*., 1996). Le lézard hispanique fréquente les zones densément végétalisées, les affleurements rocheux, les prairies et les milieux arbustifs (Martínez *et al*., 2019).

**Geckos**

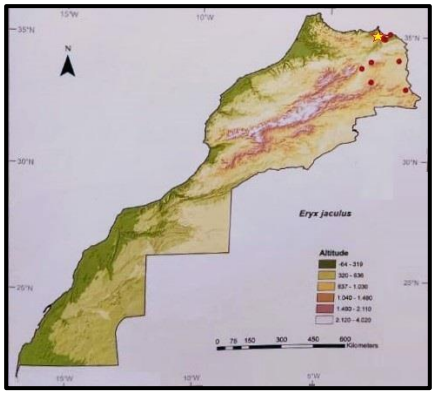
Les geckos forment un groupe de lézards comprenant plusieurs genres et espèces largement répandus au Maroc. Parmi eux, *Tarentola mauritanica* (famille des Phyllodactylidae) et *Hemidactylus turcicus* (famille des Gekkonidae), à affinité biogéographique méditerranéenne (Blain, 2005), sont particulièrement répandus. Bien que principalement nocturnes, les geckos sont parfois observés immobiles au soleil près de leur refuge, notamment durant les mois les plus froids. Leur régime alimentaire est très diversifié, incluant de nombreux groupes d'invertébrés. Ils possèdent un large éventail de prédateurs, tels que la majorité des serpents, les rapaces et divers mammifères carnivores. Ces lézards adoptent des comportements terrestres ou arboricoles.



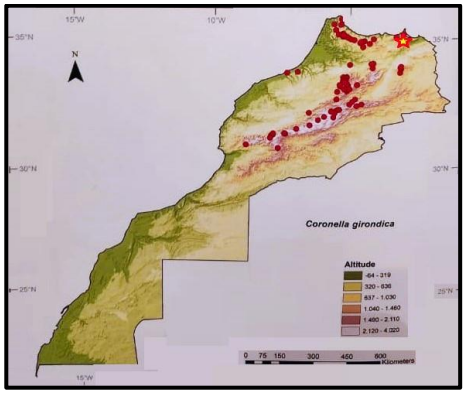

**<u>Serpentes</u>**

**Boa javelot *(Eryx jaculus)***



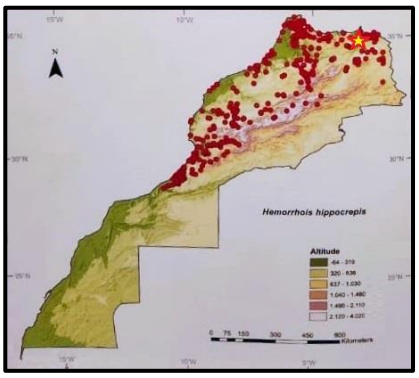

*Eryx jaculus* est un serpent fouisseur à activité crépusculaire et nocturne, souvent caché dans des terriers, ou sous des rochers (Schleich *et al*., 1996 ; Bons et Geniez, 1996 ). Réparti en Afrique du Nord, Moyen-Orient, Asie Mineure et Balkans, il habite des steppes arides, zones semi-arides, garrigues et vallées fluviales sèches, privilégiant les substrats meubles pour se cacher. Au Maroc, cette espèce est répartie à l'est de l'Atlas, près de la frontière algérienne (Martínez *et al.*, 2019). Opportuniste, il se nourrit de rongeurs, sauriens, oiseaux et invertébrés (Schleich *et al*., 1996 ; Bons et Geniez, 1996 ; Martínez *et al.*, 2019).

**Coronelle girondine (*Coronella girondica*)**




La Coronelle girondine est largement répandue dans la péninsule Ibérique, le sud de la France et certaines régions d'Italie. En Afrique du Nord, elle a été signalée au Maroc, en Algérie et en Tunisie. Il s'agit d'une espèce essentiellement terrestre, qui présente une activité principalement crépusculaire et nocturne, bien que, dans les zones de haute altitude, il ne soit pas rare de l'observer en mouvement même en milieu de journée. Ses principales proies sont des lacertidés, ainsi que des geckos (Fahd et Pleguezuelos, 2001). Au Maroc, cette espèce semble étroitement associée à des zones humides, notamment les prairies de moyenne et haute montagne (Martínez *et al*., 2019).

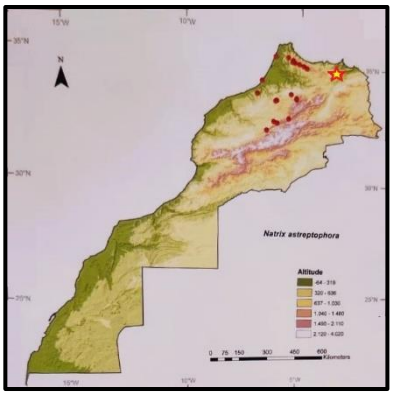
**Couleuvre fer à cheval (*Hemorrhois hippocrepis*)**




La couleuvre fer à cheval est largement répartie à travers le domaine méditerranéen, incluant la péninsule Ibérique, le Maroc, l'Algérie et la Tunisie (Bons & Geniez, 1996). Au Maroc, on peut l'observer dans divers zones bioclimatique du domaine méditerranéen, allant des zones subhumides et humides aux zones semi-arides et arides. Elle s'établit même dans les sols sahariens, notamment dans les régions influencées par la proximité côtière (Bons & Geniez, 1996). Cette espèce occupe une grande variété d'habitats : garrigues, pentes pierreuses ou rocheuses avec une végétation clairsemée, prairies et zones semi-désertiques (Schleich *et al*., 1996). Bien que diurne, elle peut également être active au crépuscule et parfois la nuit, particulièrement pendant les périodes de fortes chaleurs estivales (Schleich *et al*., 1996). Son régime alimentaire est diversifié, comprenant principalement de petits mammifères, des lézards et des oiseaux. La couleuvre fer à cheval fait partie du régime alimentaire de divers prédateurs, tels que les rapaces et les mammifères carnivores, notamment les mustélidés (Schleich *et al*., 1996).

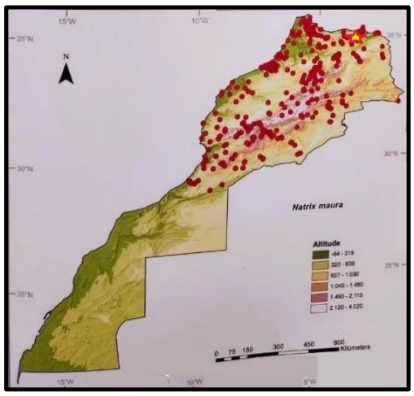
**Couleuvre à collier (*Natrix natrix*)**

La couleuvre à collier est présente dans les régions méditerranéennes d'Afrique du Nord (Schleich *et al*., 1996 ; Bons et Geniez, 1996). Au Maroc, elle se rencontre principalement dans les zones montagneuses du Rif et du Moyen Atlas, au-delà de 500 mm de précipitations annuelles, mais également localement en plaine, notamment sur la côte atlantique marocaine (Fahd et Pleguezuelos, 1992 ; Escoriza, 2014). Espèce exigeante, elle dépend fortement des milieux humides, fréquentant principalement les zones proches des eaux telles que les lacs, étangs, marais, ruisseaux et rivières, ainsi que les forêts marécageuses et les landes boisées (Escoriza, 2014). Cependant, elle peut aussi être observée loin des points d'eau,



dans des jardins, prairies, éboulis, clairières et lieux en ruines, à condition que l'humidité ambiante soit suffisante. Diurne, son régime alimentaire est principalement composé d'amphibiens, en particulier des bufonidés et de poissons.

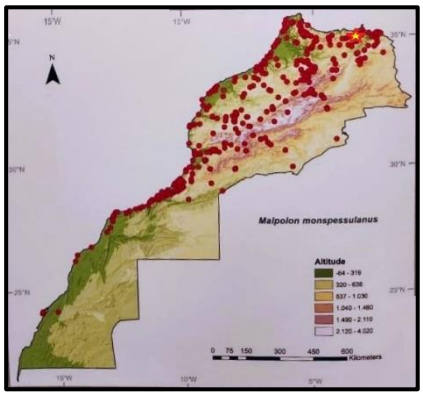
**Couleuvre vipérine (*Natrix maura*)**



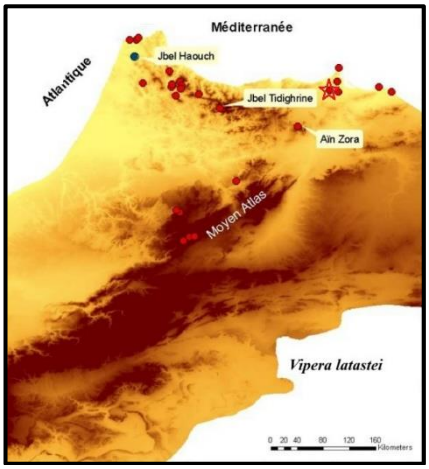

La couleuvre vipérine possède une répartition ibéro-maghrébine. En Afrique du Nord, elle est présente au Maroc, en Algérie, en Tunisie et jusqu'en Libye (Bons & Geniez, 1996 ; Fahd, 1993). Ce serpent semi-aquatique, principalement diurne mais parfois actif au crépuscule ou même la nuit par temps chaud, habite des milieux humides dans les zones chaudes. Il fréquente divers habitats où l'eau est présente, tels que les ruisseaux, rivières, étangs permanents ou saisonniers, lagunes et oasis (Mateo Miras *et al.*, 2009). Cependant, il est absent des points d'eau situés en plein désert ou dans des environnements nettement arides (Bons & Geniez, 1996). La couleuvre vipérine est observée à tous les niveaux bioclimatiques de son aire de répartition et a été trouvée à une altitude maximale de 2 600 mètres dans l'Atlas (Bons & Geniez, 1996). Son régime alimentaire est varié et comprend des amphibiens (urodèles et anoures), ainsi que des poissons et des invertébrés. Ses prédateurs sont nombreux : rapaces, mammifères, poissons prédateurs, et autres reptiles, y compris certains serpents (León Vigara, 2013).

**Couleuvre de Montpellier (*Malpolon monspessulanus)***

La couleuvre de Montpellier est largement répandue sur tout le pourtour méditerranéen, de la péninsule Ibérique jusqu'à l'Iran, à l'exception de l'Italie (Geniez *et al.*, 2004). Elle figure parmi les serpents les plus communs au Maroc (Bons & Geniez, 1996). Cette espèce occupe une grande diversité d'habitats méditerranéens. On peut la trouver dans milieux avec une végétation buissonnante, les forêts ouvertes, les lisières de prairies humides et les berges de rivières. Dans les zones sahariennes, elle est généralement localisée à proximité des oueds et des zones sablonneuses où la végétation est rare, souvent dans des endroits riches en terriers de mammifères, et occasionnellement dans les regs et zones rocheuses. Elle est présente depuis le niveau de la mer jusqu'à 2160 m d'altitude dans la chaîne du Haut Atlas (Robles & Martínez, 2012). Son régime alimentaire est principalement composé de lézards, mais inclut également des invertébrés, de petits mammifères, des oiseaux et même d'autres serpents (Robles & Martínez, 2012). Espèce diurne, elle adopte parfois des habitudes crépusculaires ou nocturnes pendant les mois les plus chauds (León Vigara, 2013). Elle a de nombreux prédateurs, parmi lesquels des mammifères comme la mangouste ichneumon et le renard roux, ainsi que des rapaces (León Vigara, 2013).



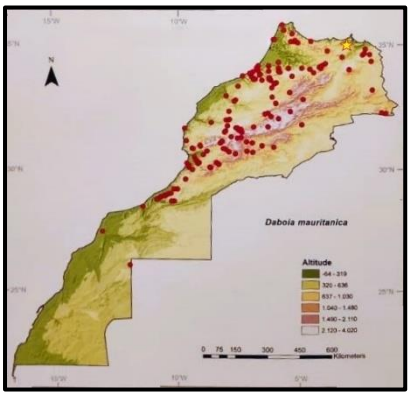
**La Vipère de Lataste (*Vipera latastei* ) ?**




La Vipère de Lataste est une espèce relique paléarctique (Médiani *et al*., 2015) dont la répartition s'étend sur une grande partie de la Péninsule Ibérique et sur l'extrême nord-ouest de l'Afrique du Nord (Schleich *et al*., 1996). Elle est actuellement observée dans le Rif oriental, notamment au Cap des Trois Fourches, au Jbel Gourougou ainsi qu'à Oued Kert (Fahd, 2001 ; Mediani *et al*., 2015). Rarement signalée, cette espèce fréquente les étages bioclimatiques humide et subhumide de la chaîne rifaine et du Moyen Atlas (Bons & Geniez, 1996 ; Schleich *et al*., 1996 ; Mediani *et al*., 2009).

**Vipère de Mauritanie (*Daboia mauritanica*)**

La vipère de Mauritanie est présente dans les régions méditerranéennes, semi-arides et arides du Maroc, de l'Algérie et de la Tunisie (Geniez *et al*., 2004). Elle fréquente des habitats pierreux et steppiques, souvent sur des substrats sableux, caillouteux ou rocheux,




principalement autour des rivières, où la végétation buissonnante peut être dense ou clairsemée. Au Maroc, *Daboia mauritanica* est le vipéridé ayant la distribution la plus vaste, allant du niveau de la mer jusqu'à 2 300 m d'altitude. Toutefois, dans le Rif, elle est plus abondante à des altitudes comprises entre 200 et 600 m (Pleguezuelos & Fahd, 2001 ; Bons & Geniez, 1996).Cette espèce est active principalement au crépuscule et pendant la nuit. Son régime alimentaire est composé principalement de lézards, d'oiseaux et de petits mammifères (Schleich *et al*., 1996). Des observations suggèrent que les colonies d'écureuils maures (*Atlantoxerus getulus*), communes dans certaines de ses zones d'habitat, pourraient également constituer une part importante de son régime alimentaire (Martínez Del Mármol, 2013). Parmi ses prédateurs figurent notamment les sangliers (*Sus scrofa*) ainsi que des rapaces (Schleich *et al*., 1996).

**Conclusion :**

Située majoritairement dans l'étage bioclimatique semi-aride, la zone d'étude, qui constitue la partie orientale de la zone rifaine, est soumise à des influences méditerranéennes et sahariennes (Aulagnier, 1992). L'examen de la répartition des espèces d'Ifri n'Ammar permet de les regrouper en six types fauniques, définis en fonction de leur histoire biogéographique (Aulagnier, 1992). La majorité des espèces appartiennent au type saharo-méditerranéen (Tab. 95), avec une présence limitée de formes paléarctiques et paléotropicales. Certaines espèces de ce type, comme *Meriones shawii/grandis* et *Gerbillus campestris*, se seraient adaptées à des biotopes moins désertiques que les autres gerbillinae à la suite de leur installation ancienne en Afrique du Nord, démontrant ainsi une capacité à vivre dans les milieux secs de la bordure sud-méditerranéenne (Aulagnier, 1992). L'influence saharienne sur le peuplement faunique d'Ifri n'Ammar est particulièrement marquée, comme en témoignent des exemples de vicariance. Les espèces de rongeurs telles que *Eliomys munbyanus*, *Jaculus orientalis* et *Ctenodactylus gundi*

(Aulagnier, 1992), bien que présentant des histoires biogéographiques différentes, sont considérées comme des vicariants d'espèces sahariennes ou saharo-sindiennes, qui ont su s'adapter au biome méditerranéen (Aulagnier, 1992). Par ailleurs, le macroscélide *Petrosaltator rozeti*, endémique du Maghreb et limité au nord du Sahara (Douady *et al*., 2003 ; Nyari *et al*., 2010 ; Rathbun, 2015 ; Dumbacher *et al*., 2016), a été isolé des autres sengis africains par la barrière écologique constituée par le désert du Sahara.

Enfin, des exigences écologiques strictes restreignent la répartition de certaines espèces, comme *Ctenodactylus gundi*, qui fréquente exclusivement les habitats rupicoles (Aulagnier, 1992).

| **Paléarctique nord** | **Sud-paléarctique / méditerranéen** | **Saharo-méditerranéen** | **Saharo-sindien** | **Sahélien** | **Paléo-tropical** |
|---|---|---|---|---|---|
| *Crocidura russula* | *Mus spretus* | *Meriones shawii / grandis* | *Meriones libycus* | *Lemniscomys barbarus* | *Hystrix cristata* |
| | *Atlantoxerus getulus* | *Gerbillus campestris* | | | |
| | *Atelerix algirus*<br>*Testudo graeca* | *Eliomys munbyanus* | | | |
| | *Tarentola /Hemidactylus* | *Jaculus orientalis* | | | |
| | *Chalcides* spp.<br>*Natrix maura* | *Ctenodactylus gundi*<br>*Petrosaltator rozeti* | | | |
| | *Malpolon monspessulanus* | *Trogonophis wiegmanni*<br>*Eumeces algeriensis* | | | |
| | *Vipera latastei* | *Daboia mauritanica* | | | |

**Tab. 95.** Affinités biogéographiques des différentes espèces de microvertébrés présentes à Ifri n'Ammar (d'après Aulagnier, 1992 ; Bons & Geniez, 1996 ; Stoetzel, 2009).

### V.2 Indice taxonomique d'habitat

Pour le site d'Ifri n'Ammar, situé dans la région du Rif oriental, huit types d'habitats sont représentés, tels qu'établis par Stoetzel (2009), Stoetzel *et al*. (2014), Saidani *et al*. (2016) et Mhamdi *et al*., 2022. Ces habitats regroupent les milieux suivants : forêt, buissons et forêt peu dense, milieu ouvert (prairie-steppe), milieu humide, sol rocailleux, sol sablonneux, milieu montagnard et oasis (Tab. 96., Fig. 131).

L'indice taxonomique d'habitat général (Tab. 96) établi pour l'ensemble des espèces de petits vertébrés d'Ifri n'Ammar montre que les milieux ouverts, composés de steppes et de prairies, ainsi que les zones avec des buissons et des arbustes, prédominent, accompagnés de formations rocheuses (sol rocailleux). Des valeurs plus faibles traduisent également la présence ponctuelle de milieux humides et de sols sablonneux. L'éventail des habitats représentés comprend en outre quelques espèces adaptées aux milieux montagnards (Fig. 131).
Il est à noter que cette méthode met en évidence peu de variations entre les niveaux stratigraphiques : les mêmes types de petits vertébrés sont présents d'un niveau à l'autre. Cela suggère les limites méthodologiques de l'indice lui-même, qui repose sur des regroupements écologiques parfois trop larges pour refléter des dynamiques à petite échelle.

| Espèces | Forêt | Buissons - forêt peu dense | Milieu ouvert - prairie-steppe | Milieu humide | sol rocailleux | sol sablonneux | Milieu montagnard | oasis | Total |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Mus spretus* | 0,1 | 0,3 | 0,35 | 0,1 | 0,05 | 0 | 0,05 | 0,05 | 1 |
| *Lemniscomys barbarus* | 0,15 | 0,3 | 0,35 | 0,1 | 0,1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| *Gerbillus campestris* | 0,05 | 0,2 | 0,55 | 0 | 0,1 | 0,05 | 0 | 0,05 | 1 |
| *Meriones grandis* | 0 | 0,2 | 0,6 | 0 | 0,05 | 0,1 | 0,05 | 0 | 1 |
| *Meriones libycus* | 0 | 0,2 | 0,6 | 0 | 0 | 0,2 | 0 | 0 | 1 |
| *Jaculus orientalis* | 0 | 0 | 0,5 | 0 | 0,3 | 0,1 | 0,1 | 0 | 1 |
| *Atlantoxerus getulus* | 0 | 0,1 | 0,2 | 0 | 0,6 | 0 | 0,1 | 0 | 1 |
| *Eliomys munbyanus* | 0,3 | 0,2 | 0,1 | 0 | 0,25 | 0 | 0,1 | 0,05 | 1 |
| *Ctenodactylus gundi* | 0 | 0 | 0,25 | 0 | 0,7 | 0 | 0,05 | 0 | 1 |
| *Hystrix cristata* | 0,2 | 0,2 | 0,4 | 0 | 0,1 | 0 | 0,1 | 0 | 1 |
| *Atelerix algirus* | 0,05 | 0,3 | 0,5 | 0 | 0,05 | 0 | 0,05 | 0,05 | 1 |
| *Crocidura russula* | 0,25 | 0,3 | 0,3 | 0,1 | 0,05 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| *Petrosaltator rozeti* | 0 | 0 | 0,3 | 0 | 0,5 | 0,2 | 0 | 0 | 1 |
| *Sclerophrys mauritanica* | 0,05 | 0,15 | 0,3 | 0,3 | 0,15 | 0,05 | 0 | 0 | 1 |
| *Testudo graeca* | 0,2 | 0,2 | 0,4 | 0 | 0 | 0,1 | 0,1 | 0 | 1 |
| *Trogonophis wiegmanni* | 0,15 | 0,15 | 0,3 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0 | 0 | 1 |
| *Agama bibronii* | 0 | 0 | 0,3 | 0 | 0,7 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| *Chamaeleo chamaeleon* | 0 | 0,7 | 0,25 | 0 | 0 | 0 | 0,05 | 0 | 1 |
| *Timon tangitanus* | 0 | 0,2 | 0,1 | 0,1 | 0,5 | 0 | 0,1 | 0 | 1 |
| *Eumeces algeriensis* | 0 | 0,3 | 0,4 | 0 | 0,2 | 0,1 | 0 | 0 | 1 |
| *Chalcides ocellatus* | 0 | 0,3 | 0,4 | 0 | 0,1 | 0,15 | 0,05 | 0 | 1 |
| *Eryx jaculus* | 0 | 0 | 0,7 | 0 | 0,1 | 0,2 | 0 | 0 | 1 |
| *Coronella girondica* | 0 | 0,4 | 0,2 | 0,1 | 0,05 | 0,05 | 0,2 | 0 | 1 |
| *Hemorrhois hippocrepis* | 0,05 | 0,3 | 0,35 | 0,05 | 0,2 | 0,05 | 0 | 0 | 1 |
| *Natrix maura* | 0,1 | 0,25 | 0,15 | 0,25 | 0,1 | 0,05 | 0,05 | 0,05 | 1 |
| *Malpolon monspessulanus* | 0 | 0,2 | 0,5 | 0,05 | 0,1 | 0,05 | 0,05 | 0,05 | 1 |
| *Daboia mauritanica* | 0 | 0,15 | 0,4 | 0 | 0,3 | 0,1 | 0,05 | 0 | 1 |
| *Vipera Latastei* | 0 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0 | 0,2 | 0 | 1 |
| **Total** | **1,65** | **5,8** | **9,95** | **1,45** | **5,65** | **1,75** | **1,45** | **0,3** | |

**Tab. 96.** Indices taxonomiques d'habitats utilisés pour les taxons de petits vertébrés d'Ifri n'Ammar.

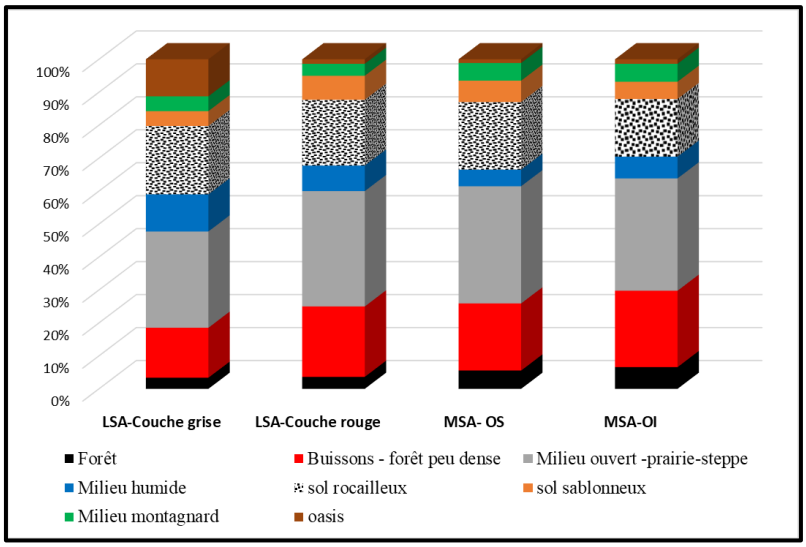



**Fig. 131.** Indices Taxonomiques d'Habitats (I.T.H) pour les niveaux *LSA* (couche grise et couche rouge) et *MSA* (OS et OI), d'après les petits vertébrés.

## V.3 Climatogramme

| Catégories climato-écologiques | **Milieu semi-ouvert (forêt peu dense)** | **Steppe-prairie** | **Environnement rupicole** | **Zones avec eaux/ humide** | **Aride-présaharien** |
|---|---|---|---|---|---|
| | *Mus spretus* | *Meriones grandis/ Shawii* | *Atlantoxerus getulus* | *Sclerophrys mauritanica* | *Jaculus orientalis* |
| | *Lemniscomys barbarus* | *Meriones libycus* | *Ctenodactylus gundi* | *Natrix maura* | *Petrosaltator rozeti* |
| | *Eliomys munbyanus* | *Gerbillus campestris* | *Agama bibronii* | *Vipera Latastei* | *Eryx jaculus* |
| | *Hystrix cristata* | *Atelerix algirus* | | | |
| | *Crocidura russula* | *Eumeces algeriensis* | | | |
| | *Chamaeleo chamaeleon* | *Chalcides ocellatus* | | | |
| | *Trogonophis wiegmanni* | *Hemorrhois hippocrepis* | | | |
| | *Timon tangitanus* | *Malpolon monspessulanus* | | | |
| | *Coronella girondica* | *Daboia mauritanica* | | | |

**Tab. 97.** Classement des petits vertébrés d'Ifri n'Ammar dans des catégories écologiques pour l'établissement d'un climatogramme. Adapté et complété de Saidani *et al.*, 2016 et Mhamdi *et al.*, 2022.

.

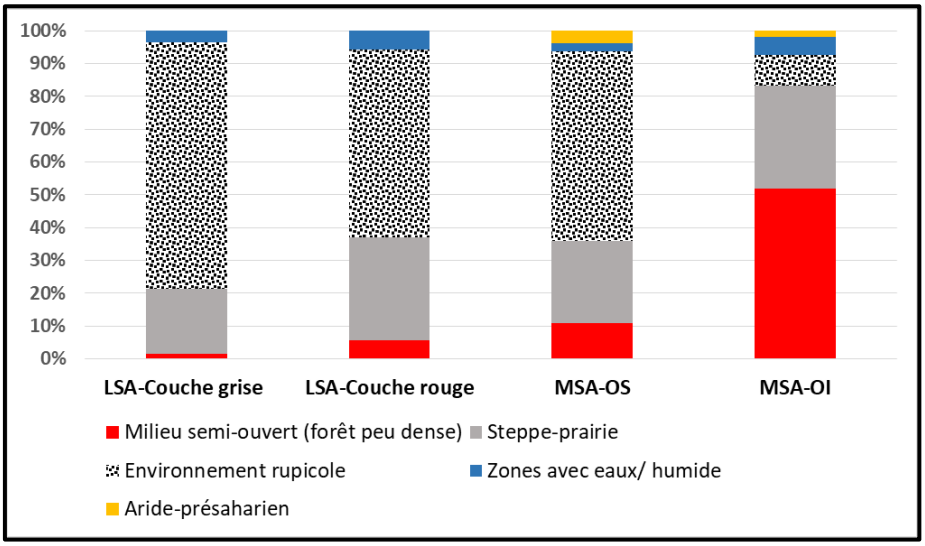



**Fig. 132.** Climatogramme basé sur le Nombre Minimum d'Individus (NMI) des espèces de petits vertébrés d'Ifri n'Ammar.

Le climagramme (Tab. 97, Fig. 132) met en évidence une forte représentation des espèces rupicoles dans la couche grise du *LSA*, indiquant un environnement ouvert, aride et rocheux. Toutefois, cette tendance semble largement influencée par la surabondance d'*Atlantoxerus getulus*, probablement liée à une sélection anthropique ou à un biais de collecte. L'interprétation des données issues de la couche rouge doit être abordée avec prudence en raison du faible nombre de restes disponibles. D'un point de vue écologique, *Atlantoxerus getulus* présente une grande tolérance écologique, occupant des milieux très variés allant des zones sahariennes aux sommets atlassiques (Aulagnier, 1992).

Au *MSA*-OS, l'environnement est également dominé par des milieux rupicoles et steppiques ouverts. Comme pour le *LSA*, cette prédominance de ce type de milieu est en grande partie influencée par la forte représentation de *Ctenodactylus gundi*, dont la fréquence pourrait également résulter d'une sélection humaine et d'éventuels biais de collecte. Ce taxon évolue dans l'étage bioclimatique aride, entre environnements désertiques et méditerranéens, où les précipitations annuelles oscillent généralement entre 50 et 400 mm (Aulagnier *et al*., 2017 ; Séguignes, 1983 , 1984). Ce type d'environnement aride et ouvert est également propice à la présence de la grande gerboise (*Jaculus orientalis)*, typique des steppes rocailleuses semi-arides (Ben Faleh *et al*., 2009), ainsi qu'à celle de *Petrosaltator rozeti*, qui fréquente principalement les zones rocheuses de l'étage aride (Séguignes, 1988).

Le *MSA*-OI présente, en revanche, un signal plus humide. Les espèces associées aux milieux rocheux y sont moins fréquentes, au profit d'un environnement semi-ouvert, intermédiaire entre la forêt et la steppe, suggérant une végétation plus dense. Cette configuration pourrait refléter le développement d'une couverture végétale et sédimentaire ayant partiellement recouvert les affleurements rocheux, réduisant ainsi la disponibilité des habitats rupicoles au cours de cette période.

La présence d'*Eliomys munbyanus* et de *Chamaeleo chamaeleon*, suggère l'existence de zones arborées à proximité du site d'Ifri n'Ammar, dans les niveaux *MSA*-OS et OI. De plus, la

présence de serpents adaptés à la vie aquatique (par.ex. *Natrix maura*) indique l'existence probable de points d'eau proches de l'abri. Cette hypothèse est corroborée par l'existence de fleuves intermittents dans le bassin du Wadi Selloum, à proximité du site d'Ifri n'Ammar (Bartz *et al*., 2015 ; Bartz *et al*., 2017 ; Bartz, 2019).

D'un point de vue global, les résultats obtenus par la méthode du climagramme s'avèrent plus complexes à interpréter et doivent être abordés avec prudence en particulier pour le *LSA* et le *MSA*-OS, en raison de la forte représentation des espèces rupicoles dans ces deux niveaux. Selon Hanquet (2011), la reconstitution paléoenvironnementale peut être biaisée par la surreprésentation de certains taxons ou, au contraire, par la rareté de certains autres. À Ifri n'Ammar, l'origine des accumulations (prédation naturelle vs activités anthropiques), ainsi que certains biais taphonomiques, notamment liés au tamisage ou aux différences de méthodes de collecte des restes, nécessitent de croiser ces résultats avec ceux obtenus par d'autres approches de reconstitution du paléoenvironnement.

### V.4 Analyse de la diversité

Le calcul des indices de diversité aurait été particulièrement pertinent si des échantillons suffisants de matériel provenant des différents niveaux ou subdivisions de la séquence stratigraphique du site d'Ifri n'Ammar étaient disponibles. Cela aurait permis une analyse plus fiable de l'évolution de la diversité des communautés de petits vertébrés tout au long de la séquence, depuis la fin du Pléistocène moyen (*MSA*-OI). Malgré cette limitation, nous avons tout de même entrepris de calculer ces indices pour les grandes subdivisions identifiées à Ifri n'Ammar (Fig. 133).

Les indices de Shannon H′ pour chaque niveau sont les suivants :

- Pour le niveau *MSA*-OI : H′=3,90
- Pour le niveau *MSA*-OS : H′ = 3,21
- Pour le niveau *LSA*-couche rouge : H′= 2,80
- Pour le niveau *LSA*-couche grise : H′=1,86

Ces valeurs, qui reflètent la diversité spécifique à chaque niveau, indiquent une diversité plus élevée dans le niveau *MSA*-OI. Cela pourrait suggèrer une répartition plus équilibrée des individus entre les différentes espèces à ce niveau. Le niveau sus-jacent, *MSA*-OS, présente également un indice relativement élevé, en dépit de la dominance de l'espèce *Ctenodactylus gundi*. Dans le *LSA* - couche rouge, la diversité apparaît également élevée. Dans ce dernier niveau, le profil plus équilibré pourrait traduire un environnement légèrement plus varié. Toutefois, le faible effectif des restes étudiés dans cette couche (N = 42) rend l'interprétation délicate : les indices peuvent être biaisés par une rareté artificielle des taxons liée à un sous-échantillonnage. En revanche, dans la couche grise du *LSA*, l'indice de diversité est relativement faible, indiquant une diversité réduite, principalement en raison de la forte prédominance de l'espèce *Atlantoxerus getulus*.

Les indices de Simpson L pour chaque niveau sont les suivants :

- Pour le niveau *MSA*-OI : L=0,11
- Pour le niveau *MSA*-OS : L=0,24
- Pour le niveau *LSA*-couche rouge : L=0,24
- Pour le niveau *LSA*-couche grise : L=0,45

Dans le niveau inférieur *MSA*-OI, l'indice de Simpson est très faible, reflétant l'absence de taxon dominant et suggérant une diversité ainsi qu'une répartition plus homogène des espèces. Cela pourrait traduire des conditions écologiques favorables au développement et à l'équilibre des communautés. Cet indice augmente dans le *MSA*-OS et atteint son maximum dans la couche grise du *LSA*, indiquant une diversité spécifique réduite, liée à la forte prépondérance de *Ctenodactylus gundi* au *MSA*-OS et d'*Atlantoxerus getulus* dans le *LSA*-couche grise.

En résumé, les indices de diversité indiquent une tendance marquée à une diversité plus élevée au *MSA*-OI, ce qui pourrait témoigner de conditions climatiques plus tempérées et humides favorables à une plus grande variété écologique. En revanche, au *MSA*-OS ainsi que dans la couche grise du *LSA*, les variations observées semblent refléter des fluctuations climatiques, potentiellement liées à la prédominance d'un environnement rupicole dans ces deux niveaux. Toutefois, les valeurs des indices, en particulier pour les couches *MSA*-OS et *LSA*, doivent être interprétées avec prudence. Elles sont en effet influencées par la faible taille des échantillons (notamment dans la couche rouge), ainsi que par la dominance d'un ou deux taxons, potentiellement biaisée par des processus anthropiques ou taphonomiques. Il est donc essentiel de compléter l'analyse par des méthodes alternatives, afin de pallier les limites liées à la représentativité des données.

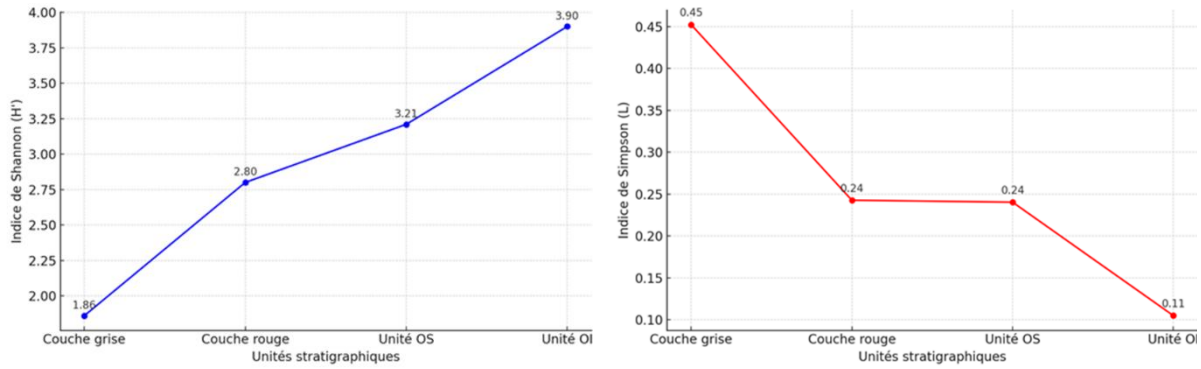



**Fig. 133.** Evolution des indices de diversité des petits vertébrés dans le *LSA* et le *MSA* (OS et OI).

## V.5 Application du cénogramme à la faune du *LSA* d'Ifri n'Ammar

Sur le cénogramme (Fig. 134), les espèces sont représentées par des numéros inscrits sur chaque point, correspondant à chacune des espèces de la communauté de mammifères du niveau *LSA* (Tab. 98). Dans le cas où une espèce n'est pas représentée par une $M_1$ à Ifri n'Ammar, les mesures de celle-ci sont empruntées à la même espèce ou à une forme très proche connue dans d'autres sites. Ainsi, certaines de nos données proviennent de :

1 : Guérin, 1980 (*Ceratotherium simum* actuel, moyenne des mesures de neuf $M_1$) ;
2 : Aouraghe, 2001(Moyenne des mesures de trois $M_1$) ;
4 : Mouhsine, 1994 (pièce n° C9/318) ;
8 : Mouhsine 1997 (pièce n° K11/6) ;
15 : Amani, 1991 (n°44/886) ;
12, 13 et 18 : Michel, 1990 (12 : n° 85-DKII-K16, 13 : n°85-DKII-K5, 18 : Bouknadel 23/701)
16 : Spécimen sub- actuel de l'institut scientifique de Rabat n° 500003.

| Taxons | ln poids(g) |
|---|---|
| *1) Ceratotherium simum* | 14,719 |
| *2) Bos primigenius* | 13,084 |
| *3) Equus sp.* | 12,538 |
| *4) Alcelaphus buselaphus* | 11,386 |
| *5) Ammotragus lervia* | 11,351 |
| *6) Gazella cuvieri* | 10,235 |
| *7) Lepus cf.capensis* | 7,27 |
| *8) Atelerix algirus* | 7,25 |
| *9)Meriones grandis/Shawii* | 5,233 |
| *10) Atlantoxerus getulus* | 5,146 |
| *11) Gerbillus campestris* | 3,9 |
| *12) Crocuta crocuta* | 11,889 |
| *13) Panthera leo* | 11,839 |
| *14) Ursus arctos* | 11,671 |
| *15) Canis aureus* | 10,958 |
| *16) Panthera pardus* | 10,386 |
| *17) Vulpes vulpes* | 9,325 |
| *18) Felis libyca* | 7,463 |

**Tab. 98.** Petits et grands mammifères du niveau *LSA* avec le ln du poids en g.

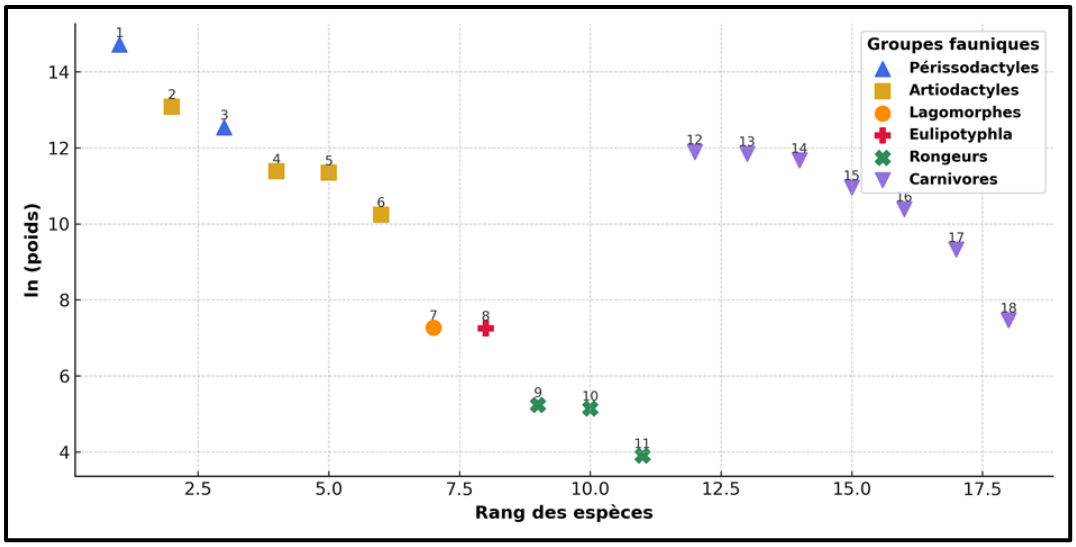



**Fig. 134.** Cénogramme du *LSA* d'Ifri n'Ammar.

Le cénogramme appliqué à la faune fossile dans les couches grise et rouge du *LSA*, montre une répartition faunique caractérisée par une pente globalement douce. Selon les critères établis par Legendre (1986) et repris par Hanquet (2011), cette distribution, bien que légèrement discontinue, pourrait suggérer un milieu ouvert mais non strictement aride, en raison précisément de la pente relativement faible. En revanche, la diversité spécifique apparaît limitée, notamment aux extrémités du graphe, les taxons de grande et de petite taille étant peu représentés.

Les carnivores ont été inclus dans le graphique à titre informatif, mais ne doivent pas être pris en compte dans l'analyse du cénogramme : ils appartiennent majoritairement à la classe de poids intermédiaire, et leurs modalités d'accumulation (prédation, charognage, intrusion) diffèrent nettement de celles des autres groupes de mammifères (Hanquet, 2011).

Enfin, le profil révélé par le cénogramme semble en décalage avec les données du climatogramme, qui indiquent une dominance d'espèces rupicoles et steppiques au *LSA*, suggérant un environnement plus aride. Cette contradiction souligne la nécessité de croiser les approches, de tenir compte de la sous-représentation de l'échantillon (notamment pour la couche rouge) et de considérer que la forte représentation d'*Atlantoxerus* pourrait refléter autant une selection anthropique qu'un biais de collecte.

**Bilan de la Paléoécologie d'Ifri n'Ammar**

Malgré certaines divergences entre les méthodes employées, notamment entre les résultats du cénogramme et ceux du climatogramme, les données paléoécologiques issues du site d'Ifri n'Ammar convergent vers l'hypothèse d'un paysage en mosaïque. Ce paysage semble avoir été structuré autour de zones ouvertes steppiques, de milieux rupicoles bien représentés, ainsi que, de manière plus ponctuelle, de zones boisées et de milieux humides. Cette hétérogénéité environnementale aurait favorisé la coexistence d'espèces écologiquement variées, allant des rongeurs strictement rupicoles à des taxons semi-aquatiques. Toutefois, ces conclusions doivent être interprétées avec prudence, en raison de plusieurs biais susceptibles d'affecter la représentativité des données. Parmi ceux-ci figurent la sur-représentation de certains taxons tels que les goundis ou les écureuils, probablement liée à une sélection anthropique ; le sous-échantillonnage marqué des niveaux attribués au *LSA* ; ainsi que les biais de collecte induits par les différentes méthodes de tamisage employées.

# VI. Synthèse

## VI.1 Apports et limites de l'approche menée à Ifri n'Ammar

L'étude des restes de petits vertébrés d'Ifri n'Ammar s'est heurtée à plusieurs difficultés, susceptibles d'avoir entravé parfois l'interprétation des résultats. Les identifications taxonomiques ont été réalisées à partir de critères morphologiques et biométriques, en comparaison avec les collections de l'Institut Scientifique de Rabat, et en s'appuyant sur les ouvrages de référence. Bien que cette approche ait permis d'identifier près d'une trentaine de taxons, certaines difficultés ont été rencontrées pour des groupes encore mal décrits sur le plan ostéologique, en particulier les sauriens (comme *Chalcides ocellatus*). Cette limite souligne l'importance de développer des clés d'identification régionales plus robustes, appuyées par des validations génétiques.

L'analyse taphonomique, fondée sur les référentiels classiques (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 1992) et adaptés ici aux contextes nord-africains, s'est révélée efficace pour certains groupes (Gerbillinae, Murinae, Soricidae). En revanche, elle demeure limitée dans le cas de taxons peu documentés, tels que *Ctenodactylus gundi* ou *Atlantoxerus getulus*, rarement représentés dans les pelotes de rapaces. L'analyse des traces de digestion pour ces espèces s'est heurtée à l'absence de référentiels néotaphonomiques.

Les travaux de Fernández *et al*. (2017) et Montalvo & Fernández (2019), qui ont réévalué les méthodologies taphonomiques pour inclure les spécificités dentaires de certains rongeurs sud-américains (par ex. Ctenomyidae), suggèrent une voie intéressante d'adaptation des grilles d'analyse selon la morphologie dentaire (émail, hypsodontie, etc.) et le type de prédateur impliqué. L'application d'une telle démarche aux molaires de *Ctenodactylus gundi*, retrouvées à Ifri n'Ammar, pourrait affiner l'identification des agents accumulateurs et ouvrir des perspectives comparatives utiles pour d'autres assemblages africains.

Trois principales sources de biais ont été identifiées dans cette étude. D'une part, on note une surreprésentation de certains taxons, tels que *Ctenodactylus gundi* dans le *MSA*-OS et *Atlantoxerus getulus* dans le *LSA*, probablement liée à une sélection anthropique ou à des prédateurs non encore bien documentés, ce qui peut fausser la représentativité écologique des assemblages. D'autre part, la méthodologie de collecte, notamment l'utilisation de tamis à mailles relativement larges (4 mm), a pu entraîner une sous-représentation des restes de très petite taille, affectant ainsi la composition globale de l'échantillon. Enfin, un degré élevé de fragmentation des restes limite la précision des identifications anatomiques et taxonomiques, en particulier les restes post-squelettiques.

Malgré ces contraintes, les assemblages étudiés constituent des témoins fiables des peuplements fauniques passés de la région du Rif oriental, à condition que leur interprétation reste prudente et croisée avec d'autres sources de données. La combinaison des approches taphonomiques, paléoécologiques, sédimentologiques, anthracologiques et palynologiques est indispensable pour établir un diagnostic environnemental rigoureux et éviter les conclusions biaisées fondées sur une source d'information unique.

## VI.2 Histoire taphonomique de l'accumulation des restes de petits vertébrés au *MSA* et au *LSA* à Ifri n'Ammar

L'analyse taphonomique menée pour comprendre l'origine des accumulations de petits vertébrés à Ifri n'Ammar repose sur l'étude de plusieurs paramètres : composition taxonomique, représentation anatomique, fragmentation et altérations des surfaces osseuses et dentaires. Cette

analyse révèle que les assemblages résultent principalement d'une coprocoenose mixte, impliquant divers prédateurs nocturnes et diurnes au sein des niveaux du *MSA* et du *LSA*. Parmi les rapaces nocturnes identifiés, le hibou grand-duc, rapace très opportuniste, chasse une grande variété de proies de toutes tailles, incluant rongeurs, insectivores, chiroptères, oiseaux, amphibiens, reptiles et insectes (Andrews, 1990 ; Baziz, 2002 ; Djilali *et al*., 2011 ; Denys *et al*., 2018 ; Kayser *et al.*, 2023). Parmi les rapaces diurnes, le faucon crécerelle et l'élanion blanc, se nourrissant principalement de proies de petite taille, comme les insectivores, oiseaux, reptiles, amphibiens et insectes (Andrews, 1999 ; Baziz, 2002 ; Stoetzel, 2009 ; Souttou *et al*., 2012 ; Denys *et al*., 2018) ont peut être contribué à l'accumulation des restes de petits vertébrés à Ifri n'Ammar. Par ailleurs, des carnivores mammaliens crépusculaires et nocturnes, notamment la genette et le renard, au régime alimentaire généraliste et opportuniste, ont aussi contribué à l'accumulation des restes. Cette interaction de multiples agents accumulateurs est cohérente avec les observations faites sur d'autres sites archéologiques, où des assemblages mixtes traduisent l'intervention conjointe de plusieurs prédateurs (e.g., Fernández *et al*., 2011 ; 2017a ; López *et al*., 2017 ; López & Chiavazza, 2020).

Les prédateurs aviaires et mammaliens nord-africains, qu'ils soient nocturnes ou diurnes, créent des assemblages multi-taxons comprenant non seulement des rongeurs et des musaraignes, mais aussi des amphibiens, des squamates, des chauves-souris et des insectes (Denys *et al*., 2018). Les assemblages d'herpétofaune d'Ifri n'Ammar semblent majoritairement liés à une accumulation par des prédateurs aviaires et mammaliens, comme en témoignent les nombreuses traces de digestion. Les espèces d'herpétodaune identifiées incluent des taxons diurnes tels qu'*Agama bibronii*, *Chamaeleo chamaeleon*, *Timon tingitanus* et *Chalcides ocellatus*, ainsi que des serpents comme *Natrix maura*, *Malpolon monspessulanus* et *Hemorrhois hippocrepis*.

Dans les niveaux du *MSA*-occupation supérieure (*MSA*-OS), *Ctenodactylus gundi* se distingue par des preuves d'exploitation anthropique directe, notamment des traces de découpe, de brûlure et de mastication. Ces résultats confirment une consommation de cette espèce par les groupes humains de la région nord-est du Maroc, corroborée par des données ethnographiques montrant que ce rongeur de taille relativement grande était encore capturé et consommé en Afrique du Nord jusqu'au siècle dernier (Gast, 1969 ; 1986). Doté d'habitudes diurnes et grégaires, *Ctenodactylus gundi* devient ainsi un exemple significatif d'une exploitation anthropique des rongeurs remontant au début du Pléistocène supérieur. Ifri n'Ammar constitue le premier site en Afrique du Nord où des preuves incontestables de la consommation de rongeurs ont été identifiées, attestés par la présence de marques de découpe.

Au *LSA*, notamment dans la couche grise, *Atlantoxerus getulus*, largement représenté, rappelle la présence dominante de *Ctenodactylus gundi* au *MSA*-OS sur le même site. Ces deux rongeurs, diurnes et de taille relativement importante, sont rarement retrouvés dans les pelotes de rapaces nocturnes en Afrique du Nord (Denys *et al.*, 1996). Bien que le statut de proie de l'écureuil terrestre soit peu documenté, les données disponibles indiquent qu'il est fréquemment capturé par des bergers au Maroc (Aulagnier *et al*., 2017). Cela suggère une possible exploitation de cette espèce par les populations ibéromaurusiennes, même si les preuves directes restent limitées.

Les altérations post-dépositionnelles observées sur l'ensemble des restes indiquent des conditions de dépôt variables selon les niveaux. Les tâches noires, fréquentes dans toutes les unités, traduisent l'influence de dépôts de manganèse dans un environnement sédimentaire probablement humide. Les marques de racines, souvent nombreuses, témoignent d'un développement végétal postérieur à la mise en place des assemblages, tandis que la corrosion

et les perforations corticales sont liées à des processus chimiques et biologiques de dégradation (activité bactérienne ou fongique).

Les traces d'intempérisation (*weathering*), bien que peu fréquentes, révèlent parfois une exposition partielle et temporaire des restes à la surface, tandis que les concrétions et les patines brun-noir ou gris-blanc peuvent résulter soit de processus diagénétiques, soit d'une exposition au feu, bien que cette dernière hypothèse reste difficile à démontrer en l'absence de preuves complémentaires. Quelques marques de piétinement ont également été identifiées, suggérant de possibles perturbations mécaniques des couches.

Ces altérations, en interaction avec les dynamiques de dépôt et d'enfouissement, fournissent des informations précieuses sur les conditions environnementales post-sédimentaires, comme le degré d'humidité, ou encore la vitesse d'enfouissement des ossements.

## VI.3 Paléoenvironnement et Paléoclimat : fin du Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur

### VI.3.1 Occupation inférieure du *Middle Stone Age (MSA*-OI)

L'occupation inférieure de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar, datée entre 171 ± 12 ka et 145 ± 9 ka, correspond à une grande partie du stade isotopique 6. Plus récente, l'occupation supérieure est datée entre 130 ± 8 ka et 83 ± 6 ka et se rattache au stade isotopique 5. Ces deux occupations sont séparées par une période d'environ 15 millénaires, marquant la transition entre la fin du stade isotopique 6 et le début du stade isotopique 5 (MIS 5e). Cette transition est enregistrée dans la séquence stratigraphique d'Ifri n'Ammar par la présence de croûtes calcaires de type « caliche » (Reisch, 2010).

Ces croûtes, formées entre le *MSA*-OI et le *MSA*-OS, apparaissent également fréquemment dans la séquence stratigraphique associée à l'occupation inférieure d'Ifri n'Ammar (*MSA*-OI), entre -4,20 m et -5,80 m de profondeur. Leur formation résulte de précipitations de carbonate de calcium (Reisch, 2010). Comme pour tous spéléothèmes (par ex., stalagmites, stalactites ou concrétions), ces précipitations indiquent probablement la présence d'une couverture végétale et sédimentaire au-dessus des couches calcaires constituant la voûte de l'abri. Cette couverture aurait été périodiquement soumise à une saturation en eau particulièrement élevée durant ces périodes (Reisch, 2010). L'examen en lame mince d'un fragment de croûte concrétionnée soutient cette hypothèse, révélant des restes de tapis algaires où le sédiment a été fixé par l'action de bactéries. Ces observations suggèrent l'existence de phases répétées d'humidité accrue (Reisch, 2010).

Cependant, ces phases clairement humides mises en évidence par les analyses sédimentologiques, notamment entre les enlèvements 41 et 58 (cf. partie « présentation de la zone d'étude »), ainsi que par la présence de spéléothèmes dans l'unité *MSA*-OI, ne se reflètent pas clairement dans la composition des communautés de petits vertébrés. En effet, dans d'autres sites datés du début du MIS 5, des espèces typiques des milieux humides ou à affinités tropicales, telles qu'*Arvicanthis* ou *Dasymys*, sont régulièrement présentes, ce qui soulève la question suivante : s'agit-il d'une absence réelle d'enregistrement de ce type d'espèces pendant ces phases humides, ou plutôt d'un biais lié aux conditions de préservation ou d'échantillonnage ?

Les données issues de l'étude des microvertébrés du *MSA*-OI révèlent l'absence de *Ctenodactylus gundi* durant la période de la fin du Pléistocène moyen et la rareté des restes attribués à *Atlantoxerus getulus*, représenté uniquement par deux restes dentaires. Ces taxons, adaptés aux milieux rupicoles, n'ont probablement pas trouvé dans cet environnement des conditions adaptées à leurs exigences écologiques, en raison notamment d'une couverture végétale trop dense et d'un climat moins aride.

### VI.3.2 Occupation supérieure du *Middle Stone Age* (*MSA*-OS)

L'occupation supérieure du *Middle Stone Age* (*MSA*-OS), datée entre 130 ± 8 ka et 83 ± 6 ka, correspond à presque tout le stade isotopique 5 (MIS 5). Elle englobe le dernier Interglaciaire ainsi que la première moitié de la glaciation würmienne (Soltanien). Cette période se caractérise à Ifri n'Ammar par une occupation humaine plus intense, marquée par une abondance d'outillage lithique, notamment des pièces pédonculées, ainsi que des objets de parure ou d'ornement sous forme de coquilles perforées (Nami et Moser, 2010).

Le MIS 5e, également connu sous le nom d'Eémien, correspond à une période interglaciaire chaude et humide datée entre environ 130 000 et 115 000 ans (Shackleton *et al*., 2003 ; Wainer, 2009). Cette phase se caractérise par un important recul des calottes glaciaires, un niveau marin supérieur d'environ 6 mètres à l'actuel, ainsi que par l'expansion d'une forêt méditerranéenne en Afrique du Nord (Blome *et al*., 2012 ; Cheddadi & Rossignol-Strick, 1995 ; Hooghiemstra *et al*., 1992). Bien qu'il s'agisse d'une période paléoclimatique importante, elle reste encore peu documentée au Maghreb, notamment sur le plan archéologique.

À Ifri n'Ammar, bien que ce contexte global suggère des conditions tempérées et plus humides, les données de la microfaune actuellement disponibles ne révèlent aucune espèce typique de milieux tropicaux (comme *Arvicanthis*) ni franchement humides (telles que *Hyla*, *Discoglossus*, *Pelophylax*, etc.). Un biais taphonomique ou une lacune de représentativité dans les échantillons actuellement étudiés ne peut être totalement exclu à ce stade de l'étude. D'autres échantillons sont necessaires pour determiner les facteurs, expliquant l'absence de certaines espèces exigeantes en humidité.

Il est important de signaler aussi que ce niveau, le plus ancien de l'occupation *MSA*-OS, se situe juste au-dessus des croûtes calcaires, marquant la transition entre le MIS 6 et le MIS 5e. Cette période n'a révélé que des traces sporadiques d'occupation humaine, comme l'indique le nombre limité d'artefacts archéologiques découverts (Nami et Moser, 2010). On peut supposer que le sol de la grotte était alors régulièrement inondé, en raison de périodes de pluviométrie intense caractérisant cette phase de transition.

Les conditions climatiques caractérisées par un climat humide et relativement tempéré (Erhman *et al.*, 2013 ; Bartz *et al.*, 2017), en particulier durant les interstades MIS 5c (105-95 ka) et MIS 5a (83,5-72 ka), semblent avoir favorisé une occupation humaine intense de l'abri d'Ifri n'Ammar. À l'inverse, les épisodes plus froids et arides du MIS 5 (notamment les stades MIS 5d et MIS 5b) correspondent à des niveaux stratigraphiques du *MSA*-OS où l'on observe une abondance marquée des restes du rongeur rupicole *Ctenodactylus gundi*. Une analyse fine de la séquence, menée tous les 10 cm (entre -2,9 m et -4,7 m de profondeur) révèle d'ailleurs une concentration maximale des fossiles de goundi entre -3,6 m et -4,0 m (Fig. 135.b). Aux mêmes niveaux, le nombre d'artefacts lithiques enregistrés apparaît en baisse relative (Fig. 135.a). L'abondance de restes de *Ctenodactylus gundi* dans ces niveaux du *MSA*-OS pourrait témoigner d'une exploitation spécifique de cette petite faune, potentiellement lors de haltes brèves, comme

réponse adaptative à un environnement plus sec. Toutefois, la relative diminution du matériel lithique observée dans ces niveaux ne signifie pas nécessairement une moindre occupation du site, mais pourrait refléter des activités ponctuelles ou de courte durée, avec une production ou un dépôt d'outils plus limité. Ces observations doivent cependant être interprétées avec prudence. L'hypothèse d'une consommation préférentielle de petits rongeurs durant les périodes arides soulève la nécessité d'une étude approfondie de la grande faune afin de mieux cerner la disponibilité et l'exploitation des ressources animales. Une rareté des grands herbivores aurait pu en effet contraindre les occupants à diversifier leur alimentation en se tournant vers de petites proies plus accessibles. Par ailleurs, la possibilité d'une accumulation partielle des restes de goundi par d'autres agents, notamment des carnivores mammaliens encore peu documentés à Ifri n'Ammar, ne peut être exclue. Ces éléments ouvrent des pistes de recherche prometteuses sur les modalités de mobilité des groupes humains et sur leurs stratégies de subsistance face aux fluctuations environnementales du MIS 5, même si à ce stade, aucune conclusion définitive ne peut encore être formulée.

Les analyses géochronologiques, sédimentologiques et micromorphologiques des dépôts fluviaux du bassin Wadi Selloum, datés entre 102 ± 8 ka et 1,3 ± 0,2 ka, où se situe le site d'Ifri n'Ammar (Bartz *et al*., 2015 ; Bartz *et al*., 2017 ; Bartz, 2019), montrent qu'ils ont enregistré des phases d'activité morphodynamique de types « inondations » probablement survenues lors de périodes humides : autour de ~ 100 ka (corrélée au MIS 5c), ~ 75 ka (corrélée au MIS 5a), ~ 55 ka (MIS 3), entre 18 ± 3 ka to 13.9 ± 1.0 ka (MIS 2, après le *Last Glacial Maximum, LGM*) et durant l'Holocène (Bartz *et al*., 2017).

Au *MSA*-OS, les périodes d'occupation intense de l'abri, caractérisées par une abondance d'artefacts lithiques et une diminution des espèces rupicoles, en particulier le goundi, semblent correspondre à ces phases d'activité morphodynamique (inondations) corrélées aux MIS 5c et MIS 5a, datées respectivement autour de 100 ka et 75 ka. Ces périodes se distinguent par des conditions climatiques plus humides et plus chaudes (Bartz *et al*., 2017).

La présence d'espèces inféodées aux milieux aquatiques, telles que *Natrix maura*, suggère l'existence de zones humides à proximité du site. Cette espèce pourrait refléter des périodes durant lesquelles les cours d'eau intermittents situés au pied de l'abri, notamment ceux drainant les piémonts en direction du sud-est, ont connu des épisodes d'inondation propices au développement de tels habitats.

En revanche, les niveaux où sont enregistrées des espèces typiques de l'étage bioclimatique aride et des milieux rupicoles, telles que *Ctenodactylus gundi*, pourraient correspondre aux phases froides et arides du MIS 5, notamment les stades MIS 5d et MIS 5b (e.g., Sanchez-Goñi *et al*., 2002 ; Pérez-Folgado *et al*., 2004 ; Blome *et al*., 2012). L'aridité de ces périodes s'accompagnait probablement de faibles précipitations, étant donné que le goundi évolue généralement dans des milieux où les précipitations annuelles varient entre 50 et 400 mm (Aulagnier *et al*., 2017 ; Séguignes, 1983 ; 1984).

La répartition actuelle de cette espèce ne comprend pas la région de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar, elle est présente dans le Haut Atlas oriental jusqu'aux gorges de Todgha au sud et remonte vers le nord jusqu'aux environs de Guercif (Aulagnier, 1992 ; Aulagnier *et al*., 2017 ; Gouat, 2013). La présence du goundi au *MSA*-OS à Ifri n'Ammar pourrait donc témoigner de conditions plus arides qu'actuellement. L'espèce semble en effet étendre son aire de répartition vers le nord lors des périodes sèches et se replier vers le sud durant les phases plus humides.

Les conclusions paléoenvironnementales du *MSA*-OS sont en parfaite cohérence avec les données paléoclimatiques indiquées par l'étude des pollens et des sédiments situés au large de la côte atlantique du Maroc, en mer d'Alboran et en Méditerranée qui montrent des fluctuations entre les conditions humides, relativement tempérées pendant MIS 5e, 5c et 5a et des conditions froides et arides couvrant MIS 5d et 5b (e.g., Sanchez-Goni *et al*., 2002 ; Pérez-Foldgado *et al*., 2004 ; Blome *et al*., 2012).

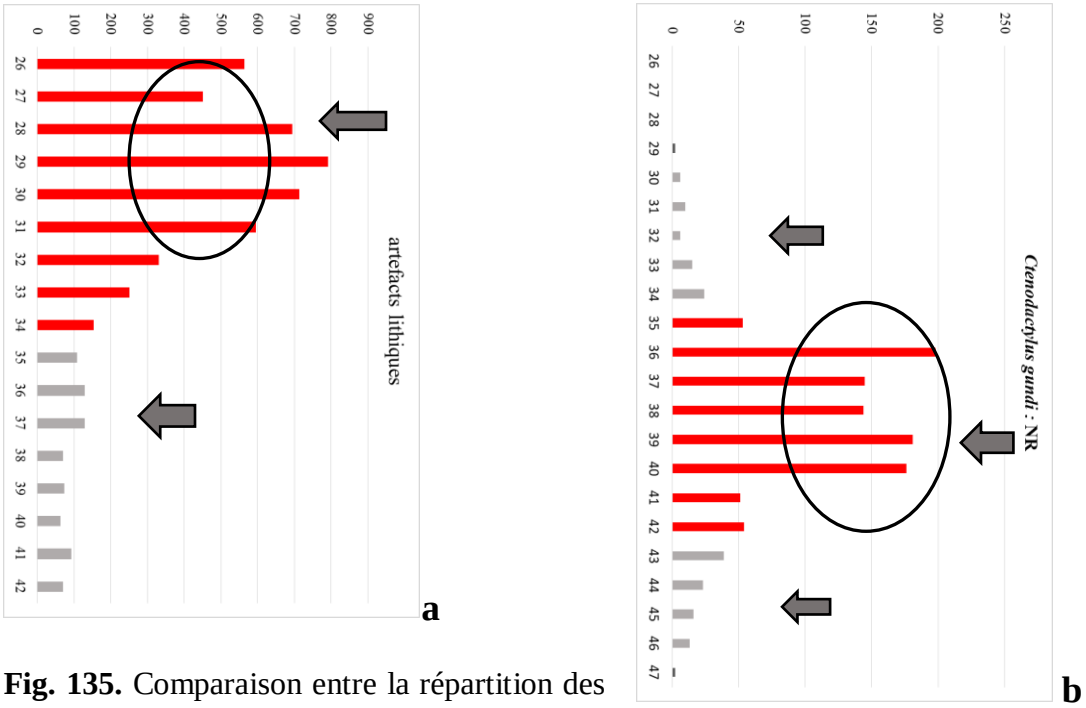



**Fig. 135.** Comparaison entre la répartition des artefacts lithiques (a, données empruntées à Nami & Moser, 2010) et celle des restes de *Ctenodactylus gundi* (b) tout au long de la séquence de l'unité *MSA*-OS.

### VI.3.3 Occupation du *Later Stone Age* (*LSA*)

Au sein des niveaux du *LSA* (Ibéromaurusien), on distingue une phase ancienne, caractérisée par la "couche rouge", et une phase tardive, appelée "escargotière" (Klasen *et al*., 2018). Ces subdivisions ont également été observées dans d'autres sites marocains, tels que la "série jaune" à Taforalt et la "couche rouge" à Ifri el Baroud (Linstädter *et al*., 2012 ; Potì *et al*., 2019 ; Barton *et al*., 2019), toutes les deux sous-jacentes à des escargotières.

Les datations récentes obtenues dans ces sites situent l'occupation du *LSA* entre environ 23 et 12,5 ka cal BP (Barton *et al*., 2019 ; Potì *et al*., 2019). Les données concernant la phase ancienne de cette occupation restent très limitées (Linstädter *et al*., 2012 ; Barton *et al*., 2019 ; Potì *et al*., 2019), tandis que la phase récente, chronologiquement située entre ~15 et 12,5 ka cal BP, est largement documentée dans plusieurs sites (Linstädter *et al*., 2012 ; Potì *et al*., 2019).

La différenciation entre les deux phases de cette unité *LSA* se manifeste par un changement sédimentologique : les dépôts fins (série jaune à Taforalt, couche rouge à Ifri el Baroud et Ifri n'Ammar) sont associés au *LSA* ancien, tandis que les dépôts cendreux grisâtres sus-jacents, enrichis en coquilles d'escargots "escargotière", sont attribués au *LSA* récent (Linstädter *et al*., 2012 ; Barton *et al*., 2019 ; Potì *et al*., 2019). Cette transition sédimentologique semble

correspondre au passage du stade froid et sec Greenland 2.1 (incluant l'événement Heinrich 1) à l'interstade Greenland 1, caractérisé par des améliorations climatiques (Potì *et al.*, 2019).

À Ifri n'Ammar, dans notre étude le *LSA* a été considéré comme une seule unité, sans distinction claire entre les deux phases, en raison du volume limité d'échantillons de sédiments disponibles tamisés avec des mailles fines (lot 22-23), ce qui complique l'établissement de différences précises dans la composition faunique entre les niveaux. Bien que le tableau 99, recensant les espèces de microvertébrés identifiées à ce jour dans les deux niveaux, ne permette pas encore de formuler des interprétations paléoenvironnementales détaillées, il est néanmoins important de souligner la présence de zones humides durant cette période, attestée par les restes de petits vertébrés tels que les serpents du genre *Natrix*, identifiés jusqu'à présent uniquement dans la couche rouge du *LSA*.

Les résultats de la reconstitution du paléoenvironnement, basée sur les restes de macrofaune du *LSA* d'Ifri n'Ammar, révèlent la présence, dans cette unité (couche grise et couche rouge), d'espèces caractéristiques de milieux escarpés et montagneux, telles que *Ammotragus lervia*, *Gazella cuvieri*, *Panthera pardus* et *Ursus arctos*. Ces données sont complétées par celles fournies par des espèces de plaines, témoignant d'un paysage de type savane ouverte. Ce dernier environnement abritait notamment *Alcelaphus buselaphus*, des équidés zébrins, un rhinocérotidé indéterminé, *Panthera leo* et *Struthio camelus*.

Le milieu de vie des ongulés et des carnivores identifiés semble correspondre à un paysage ouvert, caractérisé par un climat semi-aride. Ces observations issues de l'étude de la macrofaune sont complétées par les données de la microfaune (lot pré-21), provenant des niveaux ibéromaurusiens (*LSA*), qui révèlent une nette dominance d'*Atlantoxerus getulus*, représentant 83 % du nombre de restes (NR) et 78 % du nombre minimum d'individus (NMI) (Fig. 136). La majorité des restes de cette espèce ont été recueillis à la base de l'escargotière (Tab. 62). Cet écureuil terrestre, diurne et non arboricole, préfère les biotopes rocheux et les reliefs montagneux à faible couverture végétale (Nowak, 1999). Bien que son aire de répartition actuelle s'étende de la bordure saharienne jusqu'aux sommets de l'Atlas (Aulagnier, 1992 ; Kingdon, 2015), la région d'Ifri n'Ammar ne fait plus partie de son habitat. Cette absence pourrait s'expliquer par une combinaison de facteurs, notamment la raréfaction des ressources alimentaires en cas de surpopulation, qui pousse les individus d'*Atlantoxerus*, vivant en colonies composées de mâles, femelles et jeunes à migrer vers d'autres régions (Nowak, 1999). Des facteurs climatiques, ainsi que des impacts anthropiques tels que le défrichement agricole ou la fragmentation des milieux rocheux ouverts, pourraient également contribuer à sa disparition locale.

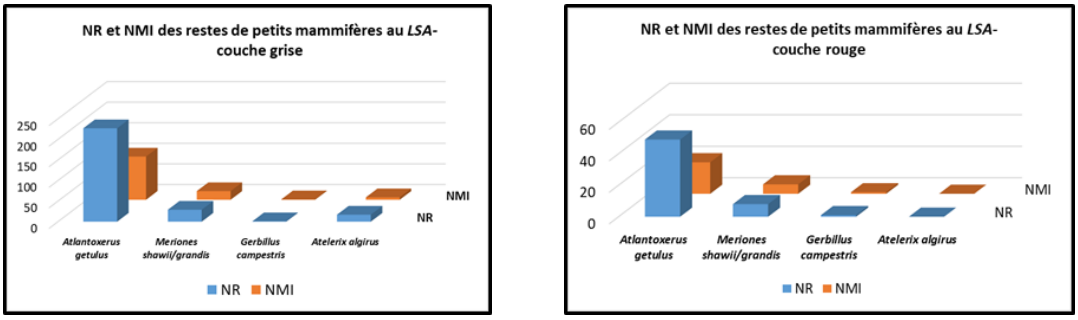



**Fig. 136.** Représentation des petits mammifères du *LSA* (couche grise et couche rouge) selon le NR et le NMI (lot-pré-21).

Les autres espèces de petits mammifères identifiées comprennent *Meriones shawi/grandis*, *Atelerix algirus* et, en très faible quantité, *Gerbillus campestris*.

Les données issues de l'étude des dépôts fluviaux du bassin du Wadi Selloum, à proximité de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar (Bartz *et al*., 2015 ; Bartz *et al*., 2017), indiquent que l'occupation ibéromaurusienne/*LSA* d'Ifri n'Ammar coïncide en grande partie avec une phase d'activité morphodynamique (inondation) survenue durant une période humide, datée entre environ 18 ± 3 ka et 13,9 ± 1,0 ka (Bartz *et al*., 2015 ; Bartz *et al*., 2017).

La zone où *Atlantoxerus getulus* prédomine correspond à une partie de la séquence stratigraphique datée entre 14,8 et 14,4 ka cal BP (soit autour de 15 ka cal BP), période qui coïncide avec l'interstade Greenland 1 (GI-1), une phase globalement chaude et humide (Rasmussen *et al*., 2014 ; Capron *et al*., 2021 ; Potì *et al*., 2019). Ces conditions climatiques se seraient établies pendant l'interstade Bølling/Allerød, après l'événement Heinrich 1 (phases HE selon Fletcher et Sánchez-Goñi, 2008 in Potì *et al*., 2019). Cependant, il est essentiel de souligner que si une action anthropique a contribué à l'abondance de cette espèce, cela complique l'interprétation paléoécologique directe. Bien qu'*Atlantoxerus getulus* tolère une large gamme climatique, allant des zones sahariennes jusqu'aux sommets atlassiques (Aulagnier *et al*., 2017), elle reste préférentiellement associée aux milieux steppiques et rocailleux, ce qui rend difficile d'attribuer son abondance uniquement à des conditions plus humides. Par conséquent, toute interprétation climatique basée sur la fréquence de cette espèce doit être abordée avec prudence, en tenant compte des biais potentiels liés à son exploitation par l'homme.

La reconstitution du paléoenvironnement autour d'Ifri n'Ammar, fondée sur les études de la macrofaune, de la microfaune et des dépôts fluviaux du Wadi Selloum, révèle une grande diversité de milieux. L'environnement immédiat du site semble avoir été marqué par des pentes abruptes, des collines rocheuses et escarpées, ainsi que par la présence de cours d'eau intermittents liés au Wadi Selloum, bordés de végétation ripicole. Plus à l'intérieur des terres, de vastes plaines s'étendaient, offrant des habitats favorables aux herbivores.

En l'absence d'analyses palynologiques et anthracologiques au site d'Ifri n'Ammar, et compte tenu du fait que les restes de petits vertébrés étudiés ne permettent pas de tirer de conclusions claires sur le paysage environnant, tant pour le *LSA* ancien (couche rouge) que pour le *LSA* récent (couche grise), il est judicieux de s'appuyer sur des données issues de sites proches comme Ifri el Baroud. Ce site, situé non loin d'Ifri n'Ammar, présente également deux phases d'occupation au *LSA* : une couche rouge à dépôts fins correspondant au *LSA* ancien (unités C et D) et une couche grise, dite « escargotière », à dépôts cendreux (unité B). Les analyses palynologiques (Potì *et al*., 2019) réalisées à Ifri el Baroud révèlent une évolution du couvert végétal entre l'Ibéromaurusien ancien (unités D-C), associé à une période stadiale (Greenland 2.1), et les niveaux plus récents (unité B), correspondant à une phase interstadiale (Greenland 1). Les niveaux plus anciens témoignent d'un paysage ouvert, caractérisé par une steppe froide et aride, tandis qu'à la fin de l'Ibéromaurusien, le couvert forestier devient relativement dense, reflétant un climat possiblement plus chaud et humide (Potì *et al*., 2019). Il semble que ces améliorations climatiques, favorables à une occupation intense d'Ifri el Baroud entre 15,5 et 12,9 ka cal BP, aient également concerné Ifri n'Ammar et, plus largement, cette région du Rif oriental durant le *LSA* récent (couche escargotière, datée entre environ 15,2 et 11,5 ka cal BP ; Moser, 2003 ; Klasen *et al*., 2018).

| | *LSA* | | *MSA* | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Escargotière | Couche rouge | *Upper* OS | *Lower* OS | *Upper* OI | *Lower* OI |
| **Rodentia** | | | | | | |
| *Mus spretus* | | | x | x | | x |
| *Lemniscomys barbarus* | | | | | | x |
| *Gerbillus campestris* | x | x | x | x | | x |
| *Meriones shawii/grandis* | x | x | x | x | | x |
| *Meriones sp. cf libycus* | | | x | x | | |
| *Jaculus* cf. *orientalis* | | | | x | | |
| *Atlantoxerus getulus* | x | x | x | x | | x |
| *Eliomys* sp.cf. *munbyanus* | | | | x | | x |
| *Ctenodactylus gundi* | | | x | x | | |
| *Hystrix cristata* | | | | x | | |
| **Eulipotyphla** | | | | | | |
| *Atelerix* cf. *algirus* | x | | | x | | x |
| *Crocidura* cf. *russula* | | x | x | x | | x |
| **Macroscelidea** *Petrosaltator rozeti* | | | x | x | | |
| **Lagomorpha** *Lepus cf. capensis* | x | x | x | x | x | x |
| **Chiroptera indet.** | x | | | | | |
| **Anura** *Sclerophrys mauritanica* | x | x | x | x | x | x |
| **Testudines** *Testudo graeca* | x | | x | x | x | x |
| **Amphisbaenia** *Trogonophis wiegmanni* | x | x | | x | x | x |
| **Sauria** | | | | | | |
| *Agama bibronii* | | | x | x | | x |
| *Chamaeleo chamaeleon* | | | x | x | | x |
| *Gekkonidae* indet. | x | x | | x | x | x |
| *Timon* cf.*tangitanus* | x | x | x | x | x | x |
| *Lacertidae* spp. | x | x | x | x | x | x |
| *Eumeces algeriensis* | | x | | x | | |
| *Chalcides* cf. *ocellatus* | | x | x | x | | x |
| *Chalcides* spp. | x | x | x | x | x | x |
| **Serpentes** | | | | | | |
| *? Eryx* sp. cf. *Eryx jaculus* | | | | x | | x |
| *Coronella girondica* | | | | x | x | x |
| *Hemorrhois hippocrepis* | | x | | x | x | x |
| *Natrix maura/Natrix natrix* | | x | | x | | x |
| *Malpolon monspessulanus* | | x | | x | x | x |
| *Vipera Latastei* | | | x | x | | x |
| *Daboia mauritanica* | | | x | x | | x |

**Tab. 99.** Répartition des taxons de petits vertébrés dans les unités *LSA* (escargotière et couche rouge) et *MSA* (OS et OI).

| Stade isotopique | | Unité/attribution culturelle | | climat | Environnement | Caractéristiques | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **MIS 2** | Interstade Greenland 1 (GI-1, autour de 15 ka cal BP) | ***LSA*** récent (Ibéromaurusien récent)/Escargotière (entre 13,9 ± 0,08 ka BP (16,8–16,5 ka cal BP) et 10,0 ± 0,08 ka BP (11,7 ±0,4 ka cal BP). | | Chaud et humide ?? | Mosaïque : rupicole, prairies, plaines, zones escarpées-zones humides | **Consommation potentielle de l'écureuil *Atlantoxerus getulus* par l'homme ibéromaurusien** | -Entre 18 ± 3 ka to 13.9 ± 1.0 ka : activité morphodynamique (inondation) des cours d'eau intermittents à proximité de l'abri Ifri n'Ammar (dépôts fluviaux de Wadi Selloum) ;<br>-Occupation importante, attestée par un mobilier archéologique abondant, des restes fauniques et des restes humains ;<br>-Diversification du régime alimentaire : herbivores, petit gibier et consommation intense des gastéropodes terrestres. |
| | stade Greenland 2.1 | ***LSA*** ancien (Ibéromaurusien ancien) /Couche rouge (14,7 ±0,9 ka, par luminescence stimulée optiquement, OSL. | | Froid et sec ?? | ??? | | |
| **MIS 5a (83,5-72 ka)** | | **Unité *MSA*- OS** | *Upper* OS= 83 ± 6 ka | Chaud et relativement humide | Mosaïque : milieu ouvert, steppe, zones humides, couvert végétal arboré | **Preuves tangibles de consommation des rongeurs par les hommes d'Ifri n'Ammar : l'espèce *Ctenodactylus gundi*** | -Vers ~ 75 ka, activité morphodynamique (inondation) des cours d'eau à proximité de l'abri Ifri n'Ammar (dépôts fluviaux de Wadi Selloum) ;<br>-Occupation importante de la grotte, attestée par l'abondance des artefacts lithiques tels que les pièces pédonculées, des objets de parure (coquilles perforées : *Tritia* et *Columbella*) et des restes fauniques ; |
| **MIS 5b** | | | | Aride (précipitations entre 50 et 400 mm) | Rupicole, très ouvert | | ?? |
| **MIS 5c (105-95 ka)** | | | | Chaud et relativement humide | Mosaïque : milieu ouvert, steppe, zones humides, couvert végétal arboré ? | | -Vers ~ 100 ka, activité morphodynamique (inondation) des cours d'eau à proximité de l'abri Ifri n'Ammar (dépôts fluviaux de Wadi Selloum). |
| **MIS 5d** | | | | Aride (précipitations entre 50 et 400 mm) | Rupicole, très ouvert | | -Mobilier archéologique réduit, occupation sporadique de la grotte. |
| **MIS 5e** | | | *Lower* OS= 130 ± 8 ka | ?? | ?? | | ??? période interglaciaire, insuffisance des données, pas d'espèces à Ifri n'Ammar caractéristiques d'un climat tempéré (telles que *Hyla*, *Discoglossus*, *Pelophylax*, etc. ) ou à affinités tropicales (comme *Arvicanthis*..). |
| **Concrétions /Spéléothèmes (entre 145 ± 9 ka et 130 ± 8 ka) : humidité accrue** | | | | | | | |
| **MIS 6 (~180 ka à ~ 130 ka)** | | **Unité *MSA*- OI** | *Upper* OI=145 ± 9 ka<br>Lower OI= 171 ± 12 ka | Humide ? | semi-ouvert, avec un couvert végétal arboré (forêt peu dense) | -Représentation très limitée des espèces rupicoles, avec seulement une présence très faible d'*Atlantoxerus getulus*, présence de *Mus spretus*, *Lemniscomys barbarus* et *Crocidura russula* .. | |

**Tab. 100.** Données climatiques et environnementales générales (fin du Pléistocène moyen - Pléistocène supérieur), établies à partir des restes de petits vertébrés du site Ifri n'Ammar et des données climatiques issues de la littérature (Bartz *et al*., 2017 ; Ehrmann *et al*., 2013 ; Klasen *et al*., 2018 ; Moser, 2003 ; Pérez-Fodalgado *et al*., 2004 ; Shackleton *et al*., 2003 ; Wainer, 2009).

## VI.4 Biochronologie de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar

Les données fournies par les mammifères, en particulier les rongeurs, permettent souvent des interprétations chrono-stratigraphiques fines (e.g. Chaline, 1972; Chaline & Mein, 1979; Stoetzel, 2013). Sur le site d'Ifri n'Ammar, les conclusions chronologiques issues de l'étude de l'association des petits vertébrés seront corroborées par les premières données provenant de l'analyse de la macrofaune, du mobilier archéologique ainsi que par les datations absolues réalisées dans les différents niveaux stratigraphiques du site.

La distribution dans le temps des espéces de petits mammifères identifiées dans les niveaux *MSA* et *LSA* à Ifri n'Ammar est très étendue. La plupart de ces espèces couvrent une grande partie du Quaternaire et se retrouvent dans la faune actuelle du Maroc, ce qui limite la portée des hypothèses chronologiques concernant le site d'Ifri n'Ammar.

Les souris modernes, proches de l'actuelle *Mus spretus*, sont attestées au Maghreb depuis le Pléistocène moyen (initialement sous l'appellation « *Mus musculus* »), et deviennent ensuite fréquentes tout au long du Pléistocène supérieur et de l'Holocène. Il en va de même pour les mériones du groupe *M. shawii/grandis*, *Eliomys munbyanus* (anciennement désigné comme « *E. quercinus* ») et *Lemniscomys barbarus*, bien que ces deux derniers soient plus rares dans les gisements. En revanche, *Gerbillus campestris*, *Atlantoxerus* aff. *getulus* et *Crocidura russula* sont déjà documentés dès le Pléistocène inférieur (Stoetzel, 2013). L'espèce *Elephantulus/Petrosaltator rozeti* n'est connue qu'à partir du Pléistocène supérieur, bien que des représentants morphologiquement proches soient attestés dès le Pléistocène moyen, voire inférieur (Stoetzel, 2013). Ainsi, les assemblages de micromammifères d'Ifri n'Ammar offrent une valeur biochronologique limitée, car compatibles avec un âge s'étendant du Pléistocène moyen à l'Holocène. Toutefois, il convient de souligner que *Ctenodactylus gundi* n'est documenté au Maghreb qu'à partir du Pléistocène supérieur.

Certaines espèces de petits mammifères des niveaux *MSA*-OS et *LSA*, associés au Pléistocène supérieur d'Ifri n'Ammar, et appartenant aux genres *Atlantoxerus*, *Eliomys* et *Petrosaltator*, se retrouvent dans des niveaux de sites également attribués au Pléistocène supérieur, tels que les grottes du Maroc oriental de Taforalt (Bouzouggar *et al*., 2007 ; Barton *et al*., 2019), d'Ifri El Baroud (Mouhsine, 1997 ; Potì *et al*., 2019), ainsi qu'à l'Holocène dans des sites comme El Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010 ; Lopez-Garcia *et al*., 2013 ; Mhamdi, 2023) et dans le Nord-Ouest du Maroc, comme à Chrrafate (Ouahbi *et al*., 2003) (Tab. 101). Sur les sites du Maroc oriental, Ifri n'Ammar et Taforalt, le genre *Ctenodactylus* n'est signalé qu'à partir du début du Pléistocène supérieur.

Le Maroc se caractérise aujourd'hui par une grande diversité géographique, climatique et écologique, entraînant des hétérogénéités marquées d'habitats sur l'ensemble du territoire, une situation qui existait également dans le passé (Stoetzel *et al*., 2019). Ainsi, les sites du Maroc oriental, majoritairement situés dans l'étage bioclimatique semi-aride et soumis à des influences méditerranéennes et sahariennes, tels qu'Ifri n'Ammar, Ifri el Baroud, Taforalt et Guenfouda, présentent un peuplement faunique incluant des genres comme *Atlantoxerus*, *Ctenodactylus* et *Petrosaltator*, absents des sites du nord-ouest atlantique comme El Harhoura 2 (Stoetzel *et al*., 2019).

Parmi les espèces de l'herpétofaune, *Agama bibronii* et *Chamaeleo chamaeleon* sont signalés pour la première fois au Maroc dans des niveaux attribués à la fin du Pléistocène moyen ainsi qu'au Pléistocène supérieur. Ces deux espèces sont également attestées dans des niveaux

holocènes du site d'El Guenfouda (Aouraghe *et al*., 2010 ; Lopez-Garcia *et al*., 2013 ; Mhamdi, 2023). Par ailleurs, un Agamidé indéterminé a également été identifié dans un niveau datant du début du Pléistocène supérieur à El Harhoura 2 (Stoetzel *et al*., 2014). La présence du caméléon est en outre rapportée dans un niveau de la fin du Pléistocène supérieur à la grotte de Taforalt (Barton *et al*., 2019).

Des espèces d'amphibiens telles que *Sclerophrys mauritanica*, ainsi que des reptiles comme *Trogonophis wiegmanni*, *Malpolon monspessulanus* et *Coronella girondica*, présentes dans de nombreux sites datant du Pléistocène moyen, du Pléistocène supérieur et de l'Holocène, sont considérés comme de mauvais marqueurs biochronologiques, bien qu'ils soient davantage présents dans les sites attribués au Pléistocène supérieur (Stoetzel, 2009).

En dépit du rattachement des niveaux anciens (*MSA*-OI) d'Ifri n'Ammar à la fin du Pléistocène moyen, les échantillons analysés n'ont révélé aucune espèce de rongeurs typiquement associée à cette période, telles que *Ellobius*, *Paraethomys* ou *Praomys*. Ces taxons sont pourtant bien attestés dans plusieurs sites marocains attribués au Pléistocène moyen, comme Oulad Hamida 1 (Grotte des Rhinocéros) et Jebel Irhoud (où seul *Paraethomys* a été identifié). L'absence de *Paraethomys* à Ifri n'Ammar, alors que sa persistance jusqu'à la fin du Pléistocène moyen (Stoetzel, 2013 ; Stoetzel, 2017 in Aulagnier et al., 2017), voire jusqu'au début du Pléistocène supérieur, au moins dans l'Oriental (Stoetzel, com. pers.) , est bien documentée au Maroc, pourrait s'expliquer par des conditions environnementales locales plus humides, peu favorables à cette espèce qui privilégie les steppes sèches (Renaud *et al*., 1999 ; Geraads *et al*., 2013).

Les niveaux plus récents de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar n'ont pas livré d'espèces caractéristiques de l'Holocène (*Apodemus sylvaticus* et *Mus musculus domesticus*). La composition faunique correspond bien à celle des niveaux attribués au Pléistocène supérieur dans plusieurs sites marocains, notamment Chrafate, Taforalt et Ifri el Baroud. Ainsi, les niveaux les plus récents étudiés à Ifri n'Ammar semblent antérieurs à l'Holocène.

L'examen de la liste faunique des grands mammifères (Tab. 4) montre que les herbivores identifiés, à ce stade de l'étude, dans les niveaux attribués au *MSA* sont constitués d'espèces présentes aussi bien dans les niveaux anciens du Quaternaire que dans ceux de l'Holocène, telles que *Ceratotherium simum* et *Bos primigenius*. À Ifri n'Ammar, les niveaux rattachés au *LSA* révèlent la présence de taxons comme *Alcelaphus buselaphus* et *Gazella cuvieri*, principalement attestés dans le Pléistocène supérieur du Maroc, ainsi que *Ammotragus lervia*, une espèce fréquemment rencontrée dans les sites marocains attribués à l'Ibéromaurusien. Bien que l'étude complète de la macrofaune du *MSA* n'ait pas encore été réalisée, la présence de représentants de la tribu des *Hippotragini* (*Oryx* ?) ainsi que du zorille *Poecilictis libyca* a été identifiée dans le niveau *MSA*-OS. En l'état actuel de l'étude, ces deux taxons ne sont pas documentés dans les niveaux attribués au *LSA*.

Les carnivores identifiés à Ifri n'Ammar se distinguent notamment par la présence d'*Ursus arctos* dans le *LSA* (couche rouge), une espèce caractéristique du Pléistocène supérieur et de l'Holocène aujourd'hui éteinte au Maroc, ainsi que d'un grand canidé, *Canis aureus*, attesté dans la couche grise du *LSA*, également bien représenté dans les assemblages fauniques du Pléistocène supérieur et de l'Holocène (Bougariane *et al*., 2012). Certaines espèces identifiées sur le site (Tab. 4), telles qu'*Ursus arctos* et *Bos primigenius*, ont disparu du Maroc au cours de l'Holocène, tandis que d'autres appartiennent encore à la faune actuelle. Parmi ces dernières, certaines sont toujours présentes au Maroc, comme *Gazella cuvieri*, *Ammotragus lervia*, *Vulpes vulpes*, *Hyaena hyaena ?* et *Poecilictis libyca*, alors que d'autres ne subsistent aujourd'hui

qu'en Afrique orientale ou centrale, telles que *Alcelaphus buselaphus*, *Ceratotherium simum*, les équidés zébrins, *Panthera leo* et *Panthera pardus*.

La macrofaune du niveau *LSA* d'Ifri n'Ammar présente de nombreuses similitudes avec celle d'Ifri el Baroud (Rif oriental), dont l'occupation est datée entre la fin du Pléistocène supérieur et le début de l'Holocène. Cette ressemblance suggère que le niveau *LSA* du site Ifri n'Ammar pourrait être rattaché à cette même période.

Les informations biochronologiques fournies par les espèces identifiées à Ifri n'Ammar, bien que peu précises, restent cohérentes avec les datations absolues ainsi qu'avec le mobilier archéologique mis au jour dans l'abri.

L'occupation inférieure du *MSA* (*MSA*-OI) de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar est datée entre 171 ± 12 ka et 145 ± 9 ka, tandis que l'occupation supérieure (*MSA*-OS) s'étend entre 130 ± 8 ka et 83 ± 6 ka. Ces deux phases d'occupation ont livré un outillage lithique caractéristique, comprenant des pointes de type moustérien, des grattoirs, des denticulés et des pièces à encoches. À ces éléments s'ajoutent des pièces foliacées ainsi que des outils pédonculés (Nami & Moser, 2010), enrichissant ainsi le corpus technologique du site.

Le *Later Stone Age* (*LSA*), associé à la culture ibéromaurusienne, débute avec une phase ancienne datée par luminescence stimulée optiquement (OSL) à 14,7 ± 0,9 ka (Klasen *et al.*, 2018). Les datations au radiocarbone ($^{14}C$) situent les phases plus récentes entre 16,8-16,5 ka cal BP et 11,7 ± 0,4 ka cal BP (Linstädter *et al.*, 2012 ; Moser, 2003). Le *LSA* est globalement caractérisé par une industrie lithique dominée par un outillage lamellaire (Moser, 2003).

| | | Holocène | | | | Pléistocène supérieur | | | | | Fin Pléistocène moyen | Pléistocène moyen | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Kehf el Baroud | Ez Zarka | Guenfouda | El Harhoura 2 couche 1 | El Harhoura 2 couches 2-8 | Chrrafate | Taforalt (*LSA* et *MSA*) | Ifri el Baroud (*LSA*) | Ifri n'Ammar (*LSA* et *MSA*-OS) | Ifri n'Ammar (*MSA*-OI) | Oulad Hamida 1-grotte des rhinocéros | Irhoud Hominidé |
| **Rodentia** | *Ellobius atlanticus* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Apodemus sylvaticus* | X | X | X | X | | | | | | | | |
| | *Mus hamidae* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Mus cf. spretus* | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | X |
| | *Mus musculus* | | X | | | | | | | | | | |
| | *Praomys darelbeidae* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Paraethomys tighenifae* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Paraethomys ras* | | | | | | | | | | | | X |
| | *Lemniscomys barbarus* | X | X | | X | | X | | | | X | | X |
| | *Arvicanthis niloticus* | | X | | | | X | | | | | | |
| | *Gerbillus campestris* | X | X | X | X | X | X | | | X | X | X | X |
| | *Gerbillus maghrebi* | | X | | | | X | | | | | | |
| | *Gerbillus henleyi* | | | X | | | | | | | | | |
| | *Meriones maghrebianus* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Meriones maximus* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Meriones shawii* | X | X | | X | X | X | | | | | | X |
| | *Meriones grandis minor* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Meriones grandis* | | | X | | | | | | | | | X |
| | *complexe Meriones shawii/grandis* | | | | | | | | X | X | X | | |
| | *Meriones sp.* cf. *libycus* | | | | | | | | | X | | | |
| | *Meriones* sp. | | | | | | | X | | | | | |
| | *Psammomys obesus* | | X | | | | X | | | | | | |
| | *Jaculus* cf. *orientalis* | | | X | | X | | | | X | | | |
| | *Jaculus* cf. *jaculus* | | | | | | | | X | | | | |
| | *Atlantoxerus getulus* | | | X | | | | X | X | X | X | | |
| | *Eliomys darelbeidae* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Eliomys sp.* | | | | | | | X | | | | | X |
| | *Eliomys* sp.cf. *munbyanus* | | | X | | X | | | X | X | X | | |
| | *Eliomys melanurus* | | X | | | | X | | | | | | |
| | *Ctenodactylus gundi* | | | | | | | | | X | | | |
| | *Ctenodactylus* sp. | | | X | | | | X | | | | | |
| | *Hystrix* sp. aff. *H.cristata* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Hystrix cristata* | X | | | | | | | X | X | | | X |
| **Eulipotyphla** | *Atelerix /Erinaceus* | X | | | X | X | | X | X | X | X | | X |
| | *Crocidura darelbeidae* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Crocidura cf. maghrebiana* | | | | | | | | | | | X | X |
| | *Crocidura* cf. *russula* | X | X | X | X | X | X | | | X | X | | X |
| | *Crocidura cf. tarfayensis* | | | | X? | X? | | | | | | X | X |
| | *C. whitakeri* | | X | X | X | X | X | | | | | | |
| | *C. lusitania* | | | | X? | X? | | | | | | | |
| | *Crocidura* sp. | X | | | | | | | X | | | | |

| | | Holocène | | | | Pléistocène supérieur | | | | | Fin Pléistocène moyen | Pléistocène moyen | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Kehf el Baroud | Ez Zarka | Guenfouda | El Harhoura 2 couche 1 | El Harhoura 2 couches 2-8 | Chrrafate | Taforalt (*LSA* et *MSA*) | Ifri el Baroud (*LSA*) | Ifri n'Ammar (*LSA* et *MSA*-OS) | Ifri n'Ammar (*MSA*-OI) | Oulad Hamida 1-grotte des rhinocéros | Irhoud Hominidé |
| **Macroscelidea** | *Elephantulus* sp. | | | | | | | | | | | | X |
| | *Petrosaltator rozeti* | | X | X | | | X | X | X | X | | | |
| **Lagomorpha** | *Serengetilagus raynali* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Lepus* cf. *capensis* | X | X | X | X | | | | | X | X | X | |
| | *Lepus* sp. | | | | | | | | | | | | X |
| | *Oryctolagus cuniculus* | X | | X | X | X | | | | | | | |
| | Lagomorphes indet. | | | | | | | X | | | | | |
| **Chiroptera** | *Asellia tridens* | | X | | | | X | | | | | | |
| | *Myotis* sp. | | | | | | | | | | | | X |
| | *Myotis punicus* | | | X | | | | | | | | | |
| | *Myotis blythi/punicus* | | X | | | | X | | | | | | |
| | *Rhinolophus hipposideros* | | | X | | | | | | | | | |
| | *Rhinolophus* sp. | | | | | | | | X | | | | |
| | Chiroptera indet. | X | | | | X | | | | X | | | |
| **Amphibiens** | *Pleurodeles* sp. | | | | X | X | | | | | | | |
| | *Sclerophrys mauritanica* | | | | X | X | | X | | X | X | | |
| | *Bufo bufo* | | | | X | X | | | | | | | |
| | *Bufotes boulengeri* | | | X | | | | | | | | | |
| | *Pelobates cf. varaldii* | | | | | X | | | | | | | |
| | *Hyla meridionalis* | | | | X | X | | | | | | | |
| | *Pelophylax saharicus* | | | X | | | | | | | | | |
| | *Pelophylax* sp. | | | | | | | X | | | | | |
| | *Discoglossus scovazzi* | | | X | X | X | | | | | | | |
| | *Discoglossus* sp. | | | | | | | X | | | | | |
| | Anura | | | | | | | X | | | | | |

| | | Holocène | | | | Pléistocène supérieur | | | | | Fin Pléistocène moyen | Pléistocène moyen | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Kehf el Baroud | Ez Zarka | Guenfouda | El Harhoura 2 couche 1 | El Harhoura 2 couches 2-8 | Chrrafate | Taforalt (*LSA* et *MSA*) | Ifri el Baroud (*LSA*) | Ifri n'Ammar (*LSA* et *MSA*-OS) | Ifri n'Ammar (*MSA*-OI) | Oulad Hamida 1-grotte des rhinocéros | Irhoud Hominidé |
| **Testudines** | *Mauremys leprosa* | | | | | | | | X | | | | |
| | *Mauremys* sp. | | | X | X | | | | | | | | |
| | *Testudo graeca* | X | | | | | | X | X | X | X | | |
| | *Testudo* sp. | | | X | X | X | | | | | | | |
| **Amphisbaenia** | *Trogonophis wiegmanni* | | | X | X | X | | X | | X | X | | |
| **Sauria** | *Agama bibronii* | | | X | | | | | | X | X | | |
| | *Chamaeleo chamaeleon* | | | X | | | | X | | X | X | | |
| | *Tarentola mauritanica* | | | | | | | X | | | | | |
| | Gekkonidae indet. | | | | X | X | | | X | X | X | | |
| | *Timon pater* | | | | | | | | | | | X | |
| | *Timon* cf.*tangitanus* | | | | | | | | | X | X | | |
| | *Acanthodactylus erythrurus* | | | | | | | X | | | | | |
| | Lacertidae spp. | | | | X | X | | X | X | X | X | | |
| | *Ophisaurus koellikeri* | | | | X | | | X | | | | | |
| | *Eumeces algeriensis* | | | X | | | | | | X | | | |
| | *Chalcides* cf. *ocellatus* | | | | | | | | | X | X | | |
| | *Chalcides* spp. | | | | | | | X | | X | X | | |
| | Scincidae | | | | X | X | | X | X | | | | |
| | Sauria indét. | | | | | | | X | | X | X | | |
| **Serpentes** | *? Eryx* sp. cf. *Eryx jaculus* | | | | | | | | | X | X | | |
| | *Coronella girondica* | | | X | X | X | | X | | X | X | | |
| | *Hemorrhois hippocrepis* | | | | | | | X | | X | X | X | |
| | *Natrix maura/Natrix natrix* | | | | | | | | | X | X | | |
| | *Natrix maura* | | | X | X | X | | X | | | | | |
| | *Telescopus* sp.? | | | | | | | X | | | | | |
| | *Malpolon monspessulanus* | | | X | X | X | | X | | X | X | X | |
| | *Colubridae/Colubrinae* | | | | | | | X | | | | | |
| | *Vipera* sp. | | | | | | | | | X | X | | |
| | *Daboia mauritanica* | | | | X | | | | | X | X | | |
| | Viperidae indet. | | | | | | | X | | | | | |
| | Serpents indet. | | | | | | | X | | | | | |

**Tab. 101.** Liste faunique d'Ifri n'Ammar, comparée aux listes fauniques d'autres sites marocains ayant livré des restes de microfaune du Pléistocène moyen, du Pléistocène supérieur et de l'Holocène (d'après : Amani et Geraads, 1998 ; Aouraghe *et al*., 2010 ; Barton *et al*., 2019 ; Bouzouggar *et al*., 2007 ; Geraads *et al*., 2013 ; Geraads *et al*., 2010 ; Lopez-Garcia *et al*., 2013 ; Mhamdi, 2023 ; Mouhsine, 1994 ; Mouhsine, 1997 ; Ouahbi *et al*., 2003 ; Potì *et al*., 2019 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel, 2013 ; Stoetzel, 2017 in Aulagnier *et al*., 2017). En rose : espèces caractéristiques de l'Holocène ; en rouge : espèces caractéristiques du Pléistocène moyen.

# Conclusions générales et perspectives

L'étude des petits vertébrés de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar, situé dans le Rif oriental marocain, dont la séquence stratigraphique révèle des phases d'occupation humaine discontinues entre 171 et 10 ka (stades isotopiques MIS 6 à MIS 2), avait pour objectif de retracer l'évolution climatique et environnementale de cette région du nord-est du Maroc. Ce travail s'est appuyé sur une combinaison d'approches : systématique, taphonomique et paléoécologique.

Ifri n'Ammar a livré de nombreux restes osseux appartenant à divers ordres : Eulipotyphles, Rongeurs, Lagomorphes, Macroscélides, Chiroptères, Carnivores, Cétartiodactyles, Périssodactyles, Amphibiens, Chéloniens, Squamates et Oiseaux. L'assemblage faunique couvre les périodes de la fin du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur.

Les petits vertébrés d'Ifri n'Ammar présentent une grande diversité, avec environ 33 espèces identifiées. Notre étude a apporté des informations intéressantes sur la paléo-biodiversité de la région du Rif oriental marocain, mettant en évidence, pour la première fois dans des niveaux datant de la fin du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur, des restes appartenant aux familles des Agamidae (*Agama bibronii*), des Chamaeleonidae (*Chamaeleo chamaeleon*), des Lacertidae (*Timon tangitanus*) et des Scincidae (*Chalcides ocellatus*). Les espèces identifiées, qu'il s'agisse de micromammifères ou d'herpétofaune, sont toutes présentes dans la faune actuelle du Maroc, ce qui confère à l'assemblage faunique d'Ifri n'Ammar un « cachet » nettement moderne. Toutefois, il convient de souligner que *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus* ne sont plus observés aujourd'hui dans la région d'Ifri n'Ammar.

L'analyse taphonomique a mis en évidence la difficulté de distinguer un agent d'accumulation spécifique de façon claire. Cependant, l'ensemble des résultats de l'étude taphonomique suggère que les accumulations de petits vertébrés à Ifri n'Ammar résultent principalement d'une accumulation *in situ* des restes de petits vertébrés, correspondant majoritairement à une coprocoenose mixte impliquant divers prédateurs nocturnes et diurnes, ainsi que l'homme, au cours des périodes du *Middle Stone Age* (*MSA*) et du *Later Stone Age* (*LSA*). Parmi les rapaces nocturnes potentiels identifiés figurent probablement le hibou grand-duc, tandis que des rapaces diurnes tels que le faucon crécerelle et l'élanion blanc, ainsi que des carnivores comme la genette et le renard, ont également pu contribuer à l'accumulation des restes. Le régime alimentaire de ces prédateurs est opportuniste, généraliste et éclectique. Cette diversité d'agents accumulateurs s'inscrit dans les schémas observés sur d'autres sites archéologiques à travers le monde, où les assemblages mixtes sont fréquemment attribués à l'action combinée de plusieurs types de prédateurs.

Les prédateurs aviaires et mammaliens nord-africains, qu'ils soient nocturnes ou diurnes, génèrent des assemblages fauniques diversifiés, incluant non seulement des rongeurs et des musaraignes, mais aussi des amphibiens, des reptiles, des chauves-souris et des insectes. Bien que nécessitant une analyse plus approfondie, les assemblages d'herpétofaune d'Ifri n'Ammar semblent également être principalement le résultat d'accumulations générées par ces prédateurs, comme l'attestent les nombreuses traces de digestion observées.

Durant l'occupation supérieur du *MSA*, *Ctenodactylus gundi* présente des preuves tangibles d'exploitation humaine, notamment des marques de découpe, de brûlure et de mastication, attestant de manière indubitable de la consommation de cette espèce par les occupants de l'abri depuis le début du Pléistocène supérieur. Ce site constitue ainsi le premier en Afrique du Nord à avoir révélé des marques de découpe sur les restes osseux de rongeurs. Au *Later Stone Age*, *Atlantoxerus getulus*, abondamment représenté, rappelle la forte présence de *Ctenodactylus gundi* au *MSA*-OS, suggérant également la consommation de cette espèce par les Ibéromaurusiens d'Ifri n'Ammar. Ces rongeurs diurnes et relativement grands sont rarement trouvés dans les pelotes de rapaces nocturnes en Afrique du Nord, mais des données ethnographiques documentent leur consommation par les populations locales.

Bien que des biais potentiels, liés à la conservation différentielle des restes osseux ainsi qu'aux méthodes de collecte et de tamisage, puissent influencer certains résultats, les données issues de l'analyse des prédateurs potentiellement responsables de l'accumulation fossile révèlent un régime alimentaire opportuniste et éclectique. Ce régime a favorisé une grande diversité de proies aux mœurs aussi bien diurnes que nocturnes. Cette richesse taxonomique a permis de reconstituer le paléoenvironnement autour de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar.

L'étude paléoécologique d'Ifri n'Ammar met en lumière des conditions climatiques et environnementales changeantes, qui ont influencé les phases d'occupation humaine et la répartition des petits vertébrés depuis la fin du Pléistocène moyen jusqu'au Pléistocène supérieur.

Durant l'occupation inférieure du *Middle Stone Age* (*MSA*-OI), datée entre 171 ± 12 ka et 145 ± 9 ka (MIS 6), les données fauniques et, en particulier, sédimentologiques indiquent un environnement caractérisé durant certaines pèriodes par une humidité accrue. La formation de croûtes calcaires, dont l'analyse révèle la présence de restes de tapis algaires, témoigne de phases répétées de saturation en eau (Reisch, 2010), confirmant l'existence d'un couvert végétal dense. Les petits vertébrés, tels que *Ctenodactylus gundi* et *Atlantoxerus getulus*, sont presque absents (seul *Atlantoxerus getulus* apparaît en très faible quantité dans ce niveau), ce qui témoigne de conditions peu favorables aux espèces rupicoles, probablement dues à une couverture végétale trop dense et une ambiance climatique moins aride.

L'occupation supérieure du *Middle Stone Age* (*MSA*-OS), datée entre 130 ± 8 ka et 83 ± 6 ka (MIS 5), est également caractérisée par des variations climatiques importantes. Les périodes humides du MIS 5c (~100 ka) et du MIS 5a (~83 ka) marquées par une dimunition des espèces rupicoles ont favorisé une occupation humaine intense, comme l'atteste l'abondance en artefacts lithiques. À l'inverse, les phases froides et arides du MIS 5d (~115 ka) et du MIS 5b (~90 ka) sont associées à une augmentation notable des restes de *Ctenodactylus gundi*, indicateur d'un environnement rupicole, aride et à faibles précipitations (entre 50 et 400 mm). Ces fluctuations climatiques semblent également avoir influencé la dynamique des cours d'eau, comme en témoignent les dépôts fluviaux du bassin du Wadi Selloum, qui enregistrent des inondations lors des périodes humides.

Pour l'Ibéromaurusien (*Later Stone Age*), les niveaux de la couche rouge et de l'escargotière reflètent une transition sédimentologique associée à des changements climatiques majeurs, correspondant au passage du stade froid et sec Greenland 2.1 à l'interstade Greenland 1(Potì *et al.*, 2019). Les conditions climatiques humides et tempérées de l'interstade GI-1 (autour de 15 ka cal BP) ont favorisé une occupation humaine intense et une exploitation accrue des ressources fauniques, notamment de gastéropodes terrestres. Durant cette période,

l'environnement se caractérisait par une mosaïque d'habitats combinant des milieux rocheux escarpés et des plaines ouvertes, offrant ainsi une grande diversité d'habitats pour les ongulés, les carnivores et les microvertébrés. Même si l'espèce *Atlantoxerus getulus*, qui tolère une large amplitude climatique, domine les assemblages de rongeurs durant cette période et pourrait suggérer la coexistence de milieux rupicoles et de zones à couvert végétal clairsemé, toute interprétation climatique fondée sur la fréquence de cette espèce doit être abordée avec prudence, en tenant compte des biais potentiels liés à son exploitation par l'homme.

La présence d'espèces aquatiques à différentes phases de l'occupation de la grotte, telles que la couleuvre vipérine (*Natrix maura*), et certains amphibiens, témoigne également de l'existence de cours d'eau à proximité immédiate du site, probablement alimentées par le Wadi Selloum.

D'autres données issues de divers sites marocains mettent en évidence l'alternance de phases humides et arides au cours du Pléistocène supérieur. Au site d'El Harhoura 2, situé sur la côte atlantique du Maroc, l'analyse des restes de grande faune (Michel *et al.*, 2009) et de petits vertébrés (Stoetzel, 2009), en particulier ceux provenant des couches 4 à 8, datées entre 114 ± 5 ka BP et 74 ± 3 ka BP et correspondant au MIS 5, révèle un climat relativement humide dans les niveaux 4, 6 et 8, et un climat plus aride dans les niveaux 5 et 7 (Stoetzel, 2009).

Ces conclusions paléoenvironnementales sont en parfaite cohérence avec les données paléoclimatiques issues de l'étude des pollens et des sédiments prélevés au large de la côte atlantique du Maroc, en mer d'Alboran et en Méditerranée. Ces données montrent des fluctuations entre des conditions humides et relativement tempérées, caractéristiques des phases MIS 5e, 5c et 5a, et des conditions froides et arides couvrant les phases MIS 5d et 5b (e.g., Sanchez-Goni *et al.*, 2002 ; Pérez-Foldgado *et al.*, 2004 ; Blome *et al.*, 2012).

En conclusion**,** cette recherche apporte une contribution significative à la compréhension des interactions entre les populations humaines anciennes et leur environnement dans le nord-est du Maroc. Les résultats mettent en lumière l'influence probable des fluctuations climatiques sur les pratiques de subsistance des groupes humains, en réponse à des conditions environnementales changeantes. Ces observations ouvrent également des perspectives prometteuses pour des recherches futures. La consommation de petits mammifères dés le début du Pléistocène supérieur, attestée par des marques de découpe, pourrait refléter une diversification des stratégies alimentaires lors de phases d'aridité accrue et/ou une stratégie de subsistance développée par des populations humaines plus mobiles, exploitant différents micro-environnements de manière saisonnière ou opportuniste. Cette hypothèse est étayée par la corrélation observée entre les assemblages fauniques et les indices de contraintes climatiques dans les couches de l'occupation supérieure du *Middle Stone Age* (*MSA*-OS).

Parmi les perspectives de recherche envisageables, l'analyse des restes d'herbivores contemporains des périodes *MSA*-OS pourrait permettre de vérifier si une diminution des grands herbivores est corrélée à une augmentation de la consommation de *Ctenodactylus gundi*, par exemple. Cela aiderait à déterminer si des conditions climatiques plus difficiles, marquées par l'aridification du climat et la raréfaction des ressources, ont incité les populations humaines à se déplacer pour exploiter des ressources variées selon les zones. Par ailleurs, l'exploration d'autres sites archéologiques au Maroc permettrait de confirmer la récurrence de l'exploitation des micromammifères dans différentes régions. Enfin, l'intégration de ces données dans des modèles régionaux pourrait offrir une vision plus globale des adaptations humaines aux variations climatiques dans le contexte méditerranéen et nord-africain.

Enfin, il est important de souligner que les pratiques alimentaires traditionnelles locales et subactuelles peuvent constituer une source précieuse pour éclairer nos interprétations archéologiques. Ce volet, abordé brièvement dans nos travaux et notamment dans notre article consacré aux preuves tangibles de consommation de rongeurs et d'autres petits vertébrés (Mouhsine *et al.*, 2024), mérite d'être approfondi. Les données ethnographiques disponibles, telles que les recherches de Gast (1968), Champault, Souissi, Gast, et Louis (1986) sur les pratiques alimentaires des populations nord-africaines, montrent que la consommation de petits animaux, notamment les rongeurs et les lézards du genre *Uromastyx*, est bien attestée dans certaines régions du Maroc et de l'Afrique du Nord. Ces observations ouvrent des perspectives importantes pour mieux comprendre les modes d'exploitation des petits vertébrés par les sociétés préhistoriques et enrichir nos interprétations des assemblages archéologiques.

À la lumière de ces premiers résultats, des recherches archéologiques et paléoécologiques plus approfondies, notamment dans d'autres sites de l'est du Maroc et plus largement en Afrique du Nord, seraient nécessaires pour éclairer les raisons ayant conduit à l'intégration des petits mammifères, en particulier les rongeurs, dans l'alimentation des populations humaines, au moins depuis le début du Pléistocène supérieur.

# Références bibliographiques

Abiadh, A., Chetoui, M. B., Lamine-Cheniti, T., Capanna, E., & Colangelo, P. (2010). Molecular phylogenetics of the genus Gerbillus (Rodentia, Gerbillinae): Implications for systematics, taxonomy and chromosomal evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 56*(2), 513-518.

Ahmadzadeh, F., Carretero, M. A., Harris, D. J., Perera, A., & Böhme, W. (2012). Une phylogénie moléculaire du groupe oriental du genre de lézard ocellé Timon (Sauria: Lacertidae) basée sur les séquences d'ADN mitochondrial et nucléaire. *Amphibia-Reptilia, 33*(1), 1-10.

Amani, F. (1991). *La faune du gisement à hominidés du Jbel Irhoud : Contribution à l'étude de la chronologie et de l'environnement du Quaternaire marocain*. Thèse de troisième cycle, Université Mohammed V.

Amani, F., & Geraads, D. (1998). Le gisement moustérien du Djebel Irhoud, Maroc : Précisions sur la faune et la paléoécologie. *Bulletin d'Archéologie Marocaine, 18*, 11-18.

Amori, G., & De Smet, K. (2016). *Hystrix cristata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T10746A22232484. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T10746A22232484.en

Amori, G., Hutterer, R., Kryštufek, B., & Yigit, N. (2022). *Atelerix algirus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T27926A22324424. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-2.RLTS.T27926A22324424.en

Andrade, A. (2019). Human processing of rodents in Patagonia: The relevance of historical and ethnographical data for archaeological interpretations. *Open Access Journal of Archaeology and Anthropology, 1*(2), 1-3. https://doi.org/10.33552/OAJAA.2019.01.000507

Andrade, A., & Boschin, M.-T. (2015). Explotación de roedores por las sociedades cazadoras-recolectoras de Patagonia durante el Holoceno tardío: De la evidencia arqueológica al registro histórico. *Zephyrus, 75*, 107-124.

Andrade, A., & Fernández, P. M. (2017). Rodent consumption by hunter-gatherers in North Patagonian Andean forests (Argentina): Insights from the small vertebrate taphonomic analysis of two late Holocene archaeological sites. *Journal of Archaeological Science: Reports, 11*, 390-399. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.12.004

Andrews, P. (1990). *Owls, caves and fossils: Predation, preservation, and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury–sub-Mendip*. University of Chicago Press.

Andrews, P., & Nesbit Evans, E. M. (1983). Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology, 9*(3), 289-307. https://doi.org/10.1017/S0094837300007703

Aouraghe, H. (2001). *Contribution à l'étude des faunes pléistocènes supérieures du Maroc: Les vertébrés d'El Harhoura (Témara) comparés à ceux de plusieurs sites du Maghreb*. Thèse de doctorat, Université Mohamed 1er.

Aouraghe, H., & Abbassi, M. (2002). Les rongeurs du site atérien d'El Harhoura 1 (Témara, Maroc). *Quaternaire, 13*(2), 125-136.

Aouraghe, H., Agusti, J., Ouchaou, B., Bailon, S., López-García, J. M., Haddoumi, 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

Aouraghe, H., Bougariane, B., & Abbassi, M. (2012). Les lagomorphes du Pléistocène supérieur de la grotte d'El Harhoura 1 (Témara, Maroc). *Quaternaire, 23*(2), 163–174.

Apesteguía, S., Daza, J. D., & Rage, J. C. (2016). The first iguanian lizard from the Mesozoic of Africa. *Royal Society Open Science, 3*(9), 160462. https://doi.org/10.1098/rsos.160462

Arnold, E. N., Arribas, O., & Carranza, S. (2007). Systématique de la tribu des lézards du Paléarctique et de l'Orient Lacertini (Squamata: Lacertidae: Lacertinae), avec descriptions de huit nouveaux genres. *Zootaxa, 1430*, 1–86.

Arnold, N., Ovenden, D., Danflous, S., & Geniez, P. (2004). *Le guide herpeto: 199 amphibiens et reptiles d'Europe*. Delachaux et Niestlé.

Arriaza, M.C., Huguet, R., Laplana, C., Perez-Gonzalez, A., Marquez, B., Arsuaga, J.L., & Baquedano, E. (2015). Lagomorph predation represented in a middle Palaeolithic level of the Navalmaíllo Rock Shelter site (Pinilla del Valle, Spain), as inferred via a new use of classical taphonomic criteria. *Quaternary International*. http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.03.040

Auffray, J.-C. (2012). The House Mouse and its relatives: Systematics and Taxonomy. In M. Macholan, S. J. E. Baird, P. Munclinger, & J. Pialek (Eds.), *Evolution of the House Mouse* (Chapter 1, pp. 1-34). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9781139044547.003

Aulagnier, S. (1987). Les crocidures (Insectivora) du Maroc septentrional: biométrie, systématique. *Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, 11*, 193-204.

Aulagnier, S. (1992). *Zoogéographie des Mammifères du Maroc : de l'analyse spécifique à la typologie de peuplement à l'échelle régionale*. Thèse d'Etat, Université Montpellier 2, 236 p.

Aulagnier, S. (2016). *Atlantoxerus getulus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T2358A115518165. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T2358A22251981.en

Aulagnier, S. (2016). *Jaculus orientalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T10913A115518664.
https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T10913A22201033.en

Aulagnier, S., Barreau, D., & Rocher, A. (1993). *Dipodillus maghrebi* Schlitter et Setzer, 1972 et *Gerbillus campestris* Levaillant, 1857 (Rodentia, Gerbillidae) dans le nord du Maroc: Morphologie et biométrie crâniennes, éléments de répartition. *Mammalia, 57*(1). https://doi.org/10.1515/mamm.1993.57.1.35

Aulagnier, S., Bayed, A., Cuzin, F., & Thevenot, M. (2015). Mammifères du Maroc: Extinctions et régressions au cours du XXème siècle. *Travaux de l'Institut Scientifique, Série Générale*.

Aulagnier, S., Cuzin, F., & Thevenot, M. (2017). *Mammifères sauvages du Maroc: peuplement, répartition, écologie*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères, Paris, 1 vol., 339 p.

Aulagnier, S., Haffner, P., Mitchell-Jones, A.J., Moutou, F., & Zima, J. (2008). *Guide des Mammifères d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient*. Delachaux & Niestlé, Paris, 271 p.

Aulagnier, S., & Thévenot M. (1986). Catalogue des mammifères sauvages du Maroc. *Travaux de l'Institut Scientifique, Zoologie, 41,* Rabat, 163 p.

Agustí, J., Piñero, Pedro., Haddoumi, H., Aouraghe, H., Furió, M., Sevilla, P., Laplana, C., Mhamdi, H., Lozano-Fernández, I., Blain, H. A., Chacón M. G., & Robert Sala-Ramos. (2023). Guefaït-1 (eastern Morocco), a new stage in the evolution of the late Miocene (Vallesian) small mammalian faunas of Northern Africa, *Historical Biology, 35(*9), 1637-1655, https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2105213

Bachiri, T., Barhoun, N., & Suc, J. P. (2008). Les environnements continentaux du corridor rifain (Maroc) au Miocène supérieur d'après la palynologie. *Geodiversitas, 30*(1), 41-58.

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 de Paris 7, 449 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.

Bailon, S. (2000). Amphibiens et reptiles du Pliocène Terminal d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geodiversitas, 22*(4), 539-558.

Bailon, S., & Aouraghe, H. (2002). Amphibiens, chéloniens et squamates du Pléistocène Supérieur d'El Harhoura I (Témara, Maroc). *Geodiversitas, 24*(4), 821-830.

Bailon, S., Hossini, S., & Rage, J.C. (2017). Les amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc. *Mémoires de la société géologique de France, 180*, 454-484.

Barahona, F., & Barbadillo, L.R. (1997). Identification of some Iberian lacertids using skull characters. *Revista Española de Herpetologia, 11*, 47-62.

Barahona, F., & Barbadillo, L. J. (1998). Inter- and intraspecific variation in the post-natal skull of some lacertid lizards. *J. Zool. Lond., 245*, 393-405.

Barata, M., Perera, A., Harris, J., Meijden, A.V.D., Carranza, S., & Ceacero, F. (2011). New observations of amphibians and reptiles in Morocco, with a special emphasis on the eastern region. *Herpetological, 116*, 4-14.

Barton, R. N. E., Bouzouggar, A., Collcutt, S. N., Gale, R., Higham, T. F. G., Humphrey, L. T., Parfitt, S., Rhodes, E., Stringer, C. B., & Malek, F. (2005). The Late Upper Palaeolithic Occupation of the Moroccan Northwest Maghreb during the Last Glacial Maximum. *African Archaeological Review, 22*(2), 77-100. https://doi.org/10.1007/s10437-005-4190-y

Barton, R. N. E., Bouzouggar, A., Hogue, J. T., Lee, S., Collcutt, S. N., & Ditchfield, P. (2013). Origins of the Iberomaurusian in NW Africa: New AMS radiocarbon dating of the Middle and Later Stone Age deposits at Taforalt Cave, Morocco. *Journal of Human Evolution, 65*(3), 266-281.

Barton, R. N. E., Bouzouggar, A., Collcutt, S. N., Carrión Marco, Y., Clark-Balzan, L., Debenham, N. C., & Morales, J. (2016). Reconsidering the MSA to LSA transition at Taforalt Cave (Morocco) in the light of new multi-proxy dating evidence. *Quaternary International, 413(A)*, 36-49.

Barton, R.N.E., Bouzouggar, A., Collcut, S.N., & Humphrey, L.T. (Eds.). (2019). *Cemeteries and Sedentism in the Later Stone Age of NW Africa: Excavations at Grotte des Pigeons, Taforalt, Morocco*. Monographien des Römisch Germanisches Zentralmuseum, Band 147. Mainz: Römisch Germanisches Zentralmuseum, 628 pp.

Bartz, M. (2019). Quaternary fluvial environments in NE Morocco inferred from geochronological and sedimentological investigations. *E & G Quaternary Science Journal, 68*(1), 1-4. https://doi.org/10.5194/egqsj-68-1-2019

Bartz, M., Klasen, N., Zander, A., Brill, D., Rixhon, G., Seeliger, M., Eiwanger, J., Weniger, G.C., Mikdad, A., & Brückner, H. (2015). Luminescence dating of ephemeral stream deposits around the Palaeolithic site of Ifri n'Ammar (Morocco). *Quaternary Geochronology, 30*, 460-465. https://doi.org/10.1016/j.quageo.2015.02.012

Bartz, M., Rixhon, G., Kehl, M., El Ouahabi, M., Klasen, N., Brill, D., Weniger, G.-C., Mikdad, A., & Brückner, H. (2017). Unravelling fluvial deposition and pedogenesis in ephemeral stream deposits in the vicinity of the prehistoric rock shelter of Ifri n'Ammar (NE Morocco) during the last 100 ka. *Catena, 152*, 115-134. https://doi.org/10.1016/j.catena.2016.12.007

Baskin, J.A. (1996). Systematic revision of Ctenodactylidae (Mammalia, Rodentia) from the Miocene of Pakistan. *Paleovertebrata, 25*(1), 1-49.

Baziz, B., Souttou, K., Doumandji, S., & Denys, C. (2001). Quelques aspects sur le régime alimentaire du Faucon crécerelle *Falco tinnunculus* (Aves, Falconidae) en Algérie. *Alauda, 69*(3), 413-418.

Bauer, A. M., DeBoer, J. C., & Taylor, D. J. (2017). Atlas of the Reptiles of Libya. *Proceedings of the California Academy of Sciences, 64*(8), 155-318.

Behrensmeyer, A.K. (1975). The taphonomy and palaeoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard, 146*, 473-578.

Behrensmeyer, A.K. (1978). Taphonomic and ecologic information on bone weathering. *Paleobiology, 4*, 150-162.

Benabid, A. (2000). *Flore et écosystèmes du Maroc*. Ibis Press, Paris, 359 p.

Benammi, M. (2006). Nouveaux gisements à rongeurs dans le Miocène moyen continental du Bassin d'Aït Kandoula (Maroc). *Geobios, 39*(5), 589-598. https://doi.org/10.1016/j.geobios.2004.09.005

Ben Faleh, A.R., Shahin, A.A.B., & Said, K. (2009). Allozyme polymorphism and genetic differentiation among populations of *Jaculus jaculus* and *J. orientalis* (Rodentia: Dipodidae) in Tunisia. *Zoological Research, 30*(3), 247-254.

Ben Faleh, A., Granjon, L., Tatard, C., Othmen, A. B., Said, K., & Cosson, J. F. (2012). Phylogeography of the Greater Egyptian Jerboa (*Jaculus orientalis*) (Rodentia: Dipodidae) in Mediterranean North Africa. *Journal of Zoology, 286*(3), 208-220.

Ben Faleh, A., Allaya, H., Quignard, J. P., Basyouny Shahin, A., & Trabelsi, M. (2016). Patterns of skull variation in relation to some geoclimatic conditions in the greater jerboa *Jaculus orientalis* (Rodentia, Dipodidae) from Tunisia. *Turkish Journal of Zoology, 40*, 900-909.

Ben-Ncer, A., Amarir, A., Mikdad, A., & Eiwanger, J. (2015). Etude de la sepulture V d'Ifri n'Ammar (Rif Oriental). In A. Akkerraz, A.S. Ettahiri, & Kbiri Alaoui (Eds.), *Actes du colloque organisé à Rabat les 9 et 10 décembre 2005 en hommage à Joudia Hassar Benslimane* (Vol. 1, pp. 97-110). Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine.

Bergier, P., Thévenot, A., Qninba, A., & Houllier, J.R. (2022). *Birds of Morocco*. SEOF éditions.

Bertolino, S. (2009). Animal trade and non-indigenous species introduction: the worldwide spread of squirrels. *Diversity and Distributions, 15*, 701-708.

Bertolino, S. (2017). Distribution and status of the declining garden dormouse *Eliomys quercinus*. *Mammal Review, 47*, 133-147.

Beukema, W., De Pous, P., Donaire-Barroso, D., Bogaerts, S., Garcia-Porta, J., Escoriza, D., Arribas, O. J., Mouden, E. H. E., & Carranza, S. (2013). Review of the systematics, distribution, biogeography and natural history of Moroccan amphibians. *Zootaxa, 3661*(1), 1-60. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3661.1.1

Bickel, R., & Losos, J.B. (2002). Patterns of morphological variation and correlates of habitat use in chameleons. *Biological Journal of the Linnean Society, 76*, 91-103.

Biton, R., Sharon, G., Oron, M., Steiner, T., & Rabinovich, R. (2017). Freshwater turtle or tortoise? The exploitation of testudines at the Mousterian site of Nahal Mahanayeem Outlet, Hula Valley, Israel. *Journal of Archaeological Science: Reports, 14*, 409-419. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2017.05.058

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, Institut de Paléontologie Humaine, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 402 p.

Blome, M. W., Cohen, A. S., Tryon, C. A., Brooks, A. S., & Russell, J. (2012). The environmental context for the origins of modern human diversity : A synthesis of regional variability in African climate 150,000–30,000 years ago. *Journal of Human Evolution, 62*(5), 563-592. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2012.01.011

Bochenski, Z.M., & Tomek, T. (1997). Preservation of bird bones: erosion versus digestion by owls. *International Journal of Osteoarchaeology, 7*, 372-387.

Bochenski, Z. M., Tomek, T., Wertz, K., Kaczanowska, M., Kozłowski, J. K., & Sampson, A. (2018). Who ate the birds : The taphonomy of Sarakenos Cave, Greece? *Archaeological and Anthropological Sciences, 10*(7), 1603-1615. https://doi.org/10.1007/s12520-017-0488-3

Bons, J. (1972). Herpétologie marocaine. 1. Liste commentée des amphibiens et reptiles du Maroc. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc, 52*, 107-126.

Bons, J., & Geniez, P. (1996). *Amphibiens et reptiles du Maroc (Sahara occidental y compris)*. Associaciòn Herpetològica Española, Barcelona, 319 p.

Boratynski, Z., Brito, J.C., & Mappes, T. (2012). The origin of two cryptic species of African desert jerboas (Dipodidae: Jaculus). *Biological Journal of the Linnean Society, 105*, 435-445.

Bouarakia, O. (2020). *Etude intégrative de rongeurs Gerbillinés des zones anthropisées du Maroc septentrional : approche morphométrique et moléculaire*. Thèse de Doctorat national, Université Mohammed V, Faculté des Sciences-Rabat, Maroc, 227 p.

Bougariane, B., Zouhri, S., Ouchaou, B., & Oujaa, A. (2012). Description et position systématique du grand Canidé de Tamaris I (Casablanca, Maroc). *Quaternaire, 23*(2), 149-156.

Boula, S. (2024). *The micofauna of the upper layers of the Jorf el Hamam Cave, Essaouira region, Morocco*. Master in Prehistoric Archaeology, INSAP-Rabat, Maroc, 69 p.

Boursot, P., Jacquart, T., Bonhomme, F., Britton-Davidian, J., & Thaler, L. (1985). Différenciation geographique du génome mitochondrial chez *M. spretus* Lataste. *C.R. Acad. Sci. III, 301*, 161-166.

Bouzouggar, A., Barton, N., Vanhaeren, M., d'Errico, F., Collcutt, S., Higham, T., Hodge, E., Parfitt, S., Rhodes, E., Schwenninger, J.-L., Stringer, C., Turner, E., Ward, S., Moutmir, A., & Stambouli, A. (2007). 82,000-year-old shell beads from North Africa and implications for the origins of modern human behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 104*(24), 9964-9969. https://doi.org/10.1073/pnas.0703877104

Bouzouggar, A., Barton, R. N. E., Blockley, S., Bronk-Ramsey, C., Collcutt, S. N., Gale, R., Higham, T. F. G., Humphrey, L. T., Parfitt, S., Turner, E., & Ward, S. (2008). Reevaluating the Age of the Iberomaurusian in Morocco. *African Archaeological Review, 25*(1-2), 3-19. https://doi.org/10.1007/s10437-008-9023-3

Brain, E. K. (1958). The Transvaal ape-man-bearing deposits. *Mem. Trans. Mus., 11*, 1-131.

Brain, E. K. (1979). Some suggested procedures in the analysis of bone accumulation from southern African Quaternary sites. *Ann. Trans. Mus., 29*, 1-8.

Brain, E. K. (1981). *The Hunters or the Hunted*. University of Chicago Press, Chicago.

Broughton, J.M., Cannon, V.I., Arnold, S., Bogiatto, R.J., & Dalton, K. (2006). The taphonomy of owl-deposited fish remains and the origin of the Homestead Cave ichthyofauna. *Journal of Taphonomy, 4*, 69-95.

Cacho, I., Grimalt, J. O., Pelejero, C., Canals, M., Sierro, F. J., Flores, J. A., & Shackleton, N. (1999). Dansgaard-Oeschger and Heinrich event imprints in Alboran Sea paleotemperatures. *Paleoceanography, 14*(6), 698-705. https://doi.org/10.1029/1999PA900044

Callou, C. (1997). Diagnose différentielle des principaux éléments squelettiques du Lapin (genre *Oryctolagus*) et du Lièvre (genre *Lepus*) en Europe Occidentale. *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie. Série B, Mammifères, 8*, 1-24.

Campmas, E., Stoetzel, E., & Denys, C. (2018). African carnivores as taphonomic agents: Contribution of modern coprogenic sample analysis to their identification. *International Journal of Osteoarchaeology, 28*(3), 237-263. https://doi.org/10.1002/oa.2650

Camps, G. (1974). *Les civilisations préhistoriques de l'Afrique du Nord et du Sahara*. Ed. Doin, Paris.

Capron, E., Vettoretti, G., Rasmussen, S.O., Popp, T. J., Erhardt, T., Grinsted, A., Gkinis, V., Fischer, H., Vaughn, A., Svensson, A., Vinther, B. M., & White, J. W. C. (2021). The anatomy of past abrupt warmings recorded in Greenland ice. *Nature Communications, 12*, 1-12. https://doi.org/10.1038/s41467-021-22241-w

Carleton, M. D., & Van Der Straeten, E. (1997). Morphological differentiation among Subsaharan and North African populations of the *Lemniscomys barbarus* complex (Rodentia: Muridae). *Proceedings of the Biological Society of Washington, 110*, 640-680.

Carranza, S., Arnold, E. N., & Pleguezuelos, J. M. (2006). Phylogeny, biogeography, and evolution of two Mediterranean snakes, *Malpolon monspessulanus* and *Hemorrhois hippocrepis* (Squamata, Colubridae), using mtDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 40*(2), 532-546. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.03.028

Carretero, M., Znari, M., Harris, J., & Macé, J.C. (2005). Morphological divergence among populations of *Testudo graeca* from west-central Morocco. *Animal Biology, 55*(3), 259-279.

Cassola, F. (2016). *Lemniscomys barbarus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T11487A115518800.
http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016- 3.RLTS.T11487A22439107.en

Cassola, F. (2016). *Meriones grandis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T136460A115519732.
http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T136460A22433226.en

Cassola, F. (2022). *Ctenodactylus gundi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T5792A22191625.
https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-2.RLTS.T5792A22191625.en

Čerňanský, A. (2011). A revision of the chameleon species *Chamaeleo pfeili* Schleich (Squamata; Chamaeleonidae) with description of new material of chamaeleonids from the Miocene deposits of southern Germany. *Bulletin of Geosciences, 86*(2), 275-282. https://doi.org/10.3140/bull.geosci.1259

Čerňanský, A., Boistel, R., Fernandez, V., Tafforeau, P., Nicolas, L. N., & Herrel, A. (2014). The Atlas-Axis Complex in Chamaeleonids (Squamata: Chamaeleonidae), with Description of a New Anatomical Structure of the Skull. *The Anatomical Record, 297*(3), 369-396. https://doi.org/10.1002/ar.22859

Čerňanský, A., Herrel, A., Kibii, J. M., Anderson, C. V., Boistel, R., & Lehmann, T. (2020). The only complete articulated early Miocene chameleon skull (Rusinga Island, Kenya) suggests an African origin for Madagascar's endemic chameleons. *Scientific Reports, 10*(1), 109. https://doi.org/10.1038/s41598-019-57014-5

Čerňanský, A., Klembara, J., & Smith, K. T. (2016). Fossil lizard from central Europe resolves the origin of large body size and herbivory in giant Canary Island lacertids: The Stem *Gallotia* Members from Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society, 176*(4), 861-877. https://doi.org/10.1111/zoj.12340

Čerňanský, A., & Syromyatnikova, E. V. (2019). The first Miocene fossils of *Lacerta cf. Trilineata* (Squamata, Lacertidae) with a comparative study of the main cranial osteological differences in green lizards and their relatives. *PLOS ONE, 14*(8), 1-54. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216191

Chaline, J. (1972). Le rôle des rongeurs dans l'élaboration d'une biostratigraphie et d'une stratigraphie climatique fine du quaternaire. *Mém. BRGM, 77*, 375-379.

Chaline, J. (1974). *Les proies des Rapaces - petits Mammifères et leur environnement*. Doin éditeurs, Paris, 135 p.

Chaline, J., & Brochet, G. (1989). Les rongeurs, leurs significations paléoécologiques et paléoclimatiques. In M. Campy, J. Chaline, & M. Vuillemey (Eds.), *La Baume de Gigny (Jura)*. Gallia Préhistoire. Supplément, 27. Edition du CNRS, Paris, 98-109.

Chaline, J., & Mein, P. (1979). *Les rongeurs et l'évolution*. Doin éditeurs, Paris, 235 p.

Champault, D. (1986). Alimentation dans les oasis du Sahara nord-occidental. *Encyclopédie berbère* [En ligne], 4, document A164. Mis en ligne le 01 décembre 2012, consulté le 13 novembre 2022.

Cheddadi, A. (1986). *Les rongeurs d'âge Pléistocène moyen du site de l'Aïn Bahya (Skhirat - Maroc atlantique): implications stratigraphiques et paléoécologiques*. Thèse de Doctorat, Ecole Normale Supérieure de Rabat-Souissi, Maroc, 123 p.

Cheddadi, R., & Rossignol-Strick, M. (1995). Eastern Mediterranean Quaternary paleoclimates from pollen and isotope records of marine cores in the Nile Cone Area. *Paleoceanography, 10*, 291-300.

Cheme Arriaga, L., Montalvo, C.I., & Sosa, R. A. (2012). Experiments on wind dispersal of modern rodent bones. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 265(*2), 185-198.

Chevret, P., & Dobigny, G. (2005). Systematics and evolution of the subfamily Gerbillinae (Mammalia, Rodentia, Muridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution, 35*(3), 674-688. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.01.001.

Cochard, D. (2004a). *Les léporidés dans la subsistance Paléolithique du sud de la France*. PhD Thesis. Université Bordeaux I, 354 p.

Cochard, D. (2004b). Étude taphonomique des léporidés d'une tanière de renard actuelle : apport d'un référentiel à la reconnaissance des accumulations anthropiques. *Revue de Paléobiologie, 23*, 659-673.

Cohen, F. (1988). *Etude de quatre faunes selon deux méthodes paléoécologiques: les cénogrammes et les spectres fauniques*. Mém. D.E.A de paléont. Univ. Pierre et Marie Curie, Parie VI, 81 p., 33 fig.

Contoli, L. & Aloise, G. (2001). On the taxonomy and distribution of *Crocidura cossyrensis* and *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) in Maghreb. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy, 12*(1), 11-18.

Corbat, M., Gil, A.F., Bettinger, R., Neme, G.A., & Zangrando, A.F.J. (2022). Ranking de recursos y dieta óptima en desiertos nordpatagónicos. *Lat. Am. Antiq., 34*(3), 1-18.

Corbet, G. B. (1978). *The Mammals of the Palaearctic Region: A Taxonomic Review*. Cornell University Press, London, 322 p.

Corbet, G.B., & Hanks, J. (1968). A revision of the elephant-shrews, Family Macroscelididae. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology, 16*, 47-111.

Cosson, J.F., Hutterer, R., Libois, R., Sarà, M., Taberlet, P., & Vogel, P. (2005). Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology, 14*, 1151-1162.

Costamagno, S., & Laroulandie, V. (2004). L'exploitation des petits vertébrés dans les Pyrénées françaises du Paléolithique au Mésolithique : un inventaire taphonomique et archéozoologique. In J. P. Brugal & J. Desse (Eds.), *Petits Animaux et Sociétés Humaines. Du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. Actes des XXIVe rencontres internationales d'archéologie et d'histoire, 23-25 octobre 2003, Antibes, France, 369-382.

Costamagno, S., Soulier, M.C., Aurore Val, A., & Chong, S. (2019). Le référentiel de stries de boucherie. *Palethnologie, 10*, 194-291. https://doi.org/10.4000/palethnologie.4076.

Courty, M.A., Goldberg, P., & Macphail, R. (1989). *Soils and Micromorphology in Archaeology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Crandall, B.D., & Stahl, P.W. (1995). Human digestive effects on a micromammal skeleton. *Journal of Archaeological Science, 22*, 789-797.

Cuadrado, M. (2015). Camaleón común - *Chamaeleo chamaeleon*. Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. In A. Salvador & A. Marco (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. Available at www.vertebradosibericos.org, version du 06 juin 2015, consulté le 15 avril 2022.

Cuadrado, M., Martín, J., & López P. (2001). Camouflage and escape decisions in the common chameleon *Chamaeleo chamaeleon*. *Biological Journal of the Linnean Society, 72*, 547-554.

Cucchi, T. (2005). *Le commensalisme de la souris et les sociétés néolithiques méditerranéennes*. Sciences de l'Homme et Société. PhD Thesis, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

Cuenca-Bescós, G. (1988). Revisión de los Sciuridae del Aragoniense y del Rambliense en la fosa de Calatayud-Montalbán. *Scripta Geologica, 87*, 1-116.

Cuzin, F., & Séguignes, M. (1990). Capture d'*Elephantulus rozeti* (Macroscelidae, Macroscelididae) dans le Haut-Atlas marocain au-dessus de 2700 m. *Mammalia*, *54*, 164-165.

Cuzin, F. (2003). *Les grands mammifères du Maroc méridional (Haut Atlas, Anti Atlas et Sahara) : Distribution, écologie et conservation*. Thèse de doctorat, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Université Montpellier II, 347 p.

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.

Darvishe, J. (2011). Morphological Comparison Of Fourteen Species Of The Genus *Meriones* Illiger, 1811 (Rodentia: Gerbillinae) From Asia And North Africa. *Iranian Journal Of Animal Biosystematics, 7*(1), 49-74.

Darviche, D., & Orsini, P. (1982). Critères de différentiation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques: *Mus spretus* et *Mus musculus cf. domesticus*. *Mammalia, 46*, 205-217.

Dauphin, V., Denys, C., & Denis, A. (1988). Les mécanismes de formation des gisements de microvertébrés : modifications de la composition chimique des os et dents de rongeurs issus de pelotes de régurgitation de rapace. *C. R. Acad. Sci., Paris, 307*, 603-608.

Dauphin, Y., Kowalski, K., & Denys, C. (1994). Assemblage data and bone and teeth modifications as an aid to paleoenvironmental interpretations of the open-air Pleistocene site of Tighenif (Algeria). *Quaternary Research, 42*(3), 340-349.

David, C.-S., & Gary, G. (1983). Topographic and habitat use by sympatric Barbary sheep and mule deer in Palo Duro Canyon, Texas. *Journal of Range Management, 36*(2), 190-194.

Debénath, A., Raynal, J.P., Texier, J.P., & Laville, E. (1982). Position stratigraphique des restes humains paléolithiques marocains sur la base des travaux récents. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série II, 294*, 1247-1250.

De Bruijn, H. (1999). Superfamily Sciuroidea. In G.E. Rössner & K. Heissig (Eds.), *the Miocene Land Mammals of Europe* (pp. 271-280). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Delfino, M., Chesi, F., & Fritz, U. (2009). Shell morphology of the Egyptian tortoise, *Testudo kleinmanni* Lortet, 1883, the osteologically least-known *Testudo* species. *Zoological Studies, 48*(6), 850-860.

Delfino, M., Doglio, S., Roček, Z., Seglie, D., & Kabiri, L. (2009). Osteological peculiarities of *Bufo brongersmai* (Anura: Bufonidae) and their possible relation to life in an arid environment. *Zoological Studies, 48*, 108-119.

Delibes, M., Hiraldo, F., Arroyo, J. J., & Rodríguez-Murcia, C. (1980). Disagreement between morphotypes and karyotypes in *Eliomys* (Rodentia, Gliridae): The chromosomes of central Morocco garden dormouse. *Zeitschrift für Säugetierkunde, 28*, 289-292.

De Marfà I Taillefer R.J. (2009). *Els lagomorfs (O. Lagomorpha, Cl. Mammalia) del Pliocè-Pleistocè europeus*. Tesis doctoral, Universitat de Barcelona. 206 p.

Demirel, A., Andrews, P., Yalçinkaya, I., & Ersoy, A. (2011). The taphonomy and palaeoenvironmental implications of the small mammals from Karain Cave, Turkey. *Journal of Archaeological Science, 38*, 3048-3059.

Denys, C. (1985). Nouveaux critères de reconnaissance des concentrations de microvertébrés d'après l'étude des pelotes de chouette du Botswana (Afrique australe). *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle, Paris, Section A, Zoologie, 7*(4), 879-933.

Denys, C. (1986). Le gisement pliocène de Laetoli (Tanzanie, Afrique de l'Est) : analyse taphonomique des assemblages de Microvertébrés. *Palaeontographica, A, 194*, 69-98.

Denys, C. (1994). Introduction générale. Taphonomie des microvertébrés : méthodologie et état de l'art. In M. Patou-Mathis (Ed.), *Outillage peu élaboré en os et bois de Cervidés IV: taphonomie/bone modification* (*Artéfacts, 9*, pp. 195-206).

Denys, C. (2002). Micromammifères. In J.-C. Miskovsky (Ed.), *Géologie de la Préhistoire* (pp. 841-858). Paris.

Denys, C. (2011). Des référentiels en taphonomie des petits vertébrés : bilan et perspectives. In V. Laroulandie, J.-B. Mallye, & C. Denys (Eds.), *Taphonomie des Petits vertébrés : référentiels et transferts aux fossiles*. Actes de la table ronde du RTP taphonomie, 20-21 octobre 2009, *BAR International series, 2269*, 7-22.

Denys, C., & Cochard, D. (2017). Taphonomie des restes ingérés par les petits carnivores. In J.-P. Brugal (Ed.), *Taphonomies* (pp. 363-387). Editions des archives contemporaines (EAC). Sciences Archéologiques. https://doi.org/10.17184/eac.3761

Denys, C., Dauphin, Y., Rzebik-Kowalska, B., & Kowalski, K. (1996). Taphonomic study of Algerian owl pellet assemblages and differential preservation of some rodents: Palaeontological implications. *Acta Zoologica Cracoviensia, 39*(1), 103-116.

Denys, C., Dauphin, Y., & Fernandez-Jalvo, Y. (1997). Apports biostratigraphiques et paléoécologiques de l'étude taphonomique des assemblages de micromammifères. Bilan et perspectives. *Geobios, 20*, 197-206.

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.

Denys, C., & Mahboubi, M. (1992). Altérations structurales et chimiques des éléments squelettiques de pelotes de régurgitation d'un rapace diurne. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 14*(1), 229-249. https://doi.org/10.5962/p.289874

Denys, C., Sanchez, V., & Fernandez-Jalvo, Y. (1995). Prédation et fossilisation des micromammifères. Présentation d'un des apports d'une discipline récente : la Taphonomie. *Arvicola, 7*(1), 7-13.

Denys, C., Stoetzel, E., Andrews, P., Bailon, S., Rihane, A., Huchet, J. B., Fernandez-Jalvo, Y., & Laroulandie, V. (2018). Taphonomy of small predators multi-taxa accumulations: Palaeoecological implications. *Historical Biology, 30*(6), 868-881. https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1347647

Denys, C., Stoetzel, E. & Campmas, E. (2022). Revue bibliographique des travaux en taxonomie et taphonomie des petits vertébrés en Afrique du Nord-Ouest. In *Sociétés humaines et environnements dans la zone circumméditerranéenne du Pléistocène au début de l'Holocène*, actes du colloque hommage à Emilie Campmas, *PALEO*, Hors-Série, 356-375.

Denys, C., Stoetzel, E., Lalis, A., Nicolas, V., Mataame, A., Tifraouine, L., Rihane, A., El Brini H., Liefrid, S., Fahd, S., Ouarour, A., Cherkaoui, A., Benhoussa, A., Hassani, A. E., & Benazzou, T. (2015). Inventaire des petits mammifères de milieux anthropisés et naturels du Maroc septentrional. *Travaux de l'Institut Scientifique, Série Générale, 8*, 113-126.

Desclaux, E. (1992). *Les petits Vertébrés de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). Paléontologie, Paléoécologie, Taphonomie*, Thèse de doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 444 p.

Desclaux, E., Hanquet, C., & El Guennouni, K. (2011). Origine(s) des accumulations de micromammifères dans quelques sites préhistoriques du Pléistocène moyen et supérieur d'Europe méridionale. In V. Laroulandie, J.B. Mallye, & C. Denys (Eds.), *Taphonomie des petits vertébrés : Référentiels et transferts aux fossiles*. Actes de la table ronde du RTP Taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009, *BAR International series, 2269*, 101-118. https://doi.org/10.1163/156853808786230415

Dewar, A., & Jerardino, A. (2007). Micromammals: When humans are the hunters. *Journal of Taphonomy, 5*(1), 1-14.

Djelaila, Y., Denys, C., Stoetzel, E., Cornette, R., Lalis, A., Adamou-Djerbaoui, M., & Boukhemza, M. (2018). Étude craniométrique du complexe d'espèces *Meriones shawii–grandis* (Mammalia: Rodentia) au Maroc, en Algérie et en Tunisie. *Comptes Rendus. Biologies, 341*(1), 28-42. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2017.11.001

Djilali, K., Sekour, M., Beddiaf, R., Souttou, K., Guezoul, O., & Ababsa, L. (2011). Étude du régime alimentaire du hibou ascalaphe *Bubo ascalaphus* (Savigny, 1809) dans la région de Sebseb (Ghardaïa). *Actes du Séminaire International sur la Biodiversité Faunistique en Zones Arides et Semi-arides,* 252-257.

Dobson, M. (1998). Mammal distributions in the western Mediterranean: The role of human intervention. *Mammal Review, 28*(2), 77-88.

Dodson, P. (1973). The significance of small bones in palaeoecological interpretation. *Contribution to Geology, University of Wyoming, 12*, 15-19.

Dodson, P., & Wexler, D. (1979). Taphonomic investigation of owl pellets. *Paleobiology, 5*, 275-284.

Donard, E. (1982). *Recherches sur les Léporinés quaternaires (Pléistocène moyen et supérieur, Holocène)*. Thèse de 3ème cycle, Université Bordeaux 1.

Douady, C.J., Catzeflis, F., Raman, J., Springer, M.S., & Stanhope, M.J. (2003). The Sahara as a vicariant agent, and the role of Miocene climatic events, in the diversification of the mammalian order *Macroscelidea* (elephant shrews). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 100,* 8325-8330.

Duke, G. E., Jegers, A. A., Loft, G., & Evanson, O. A. (1975). Gastric digestion in some systems. *Comp. Biochem. Physiol, 50*, 649-656.

Dumbacher, J. P. (2016). *Petrosaltator* gen. nov., a new genus replacement for the North African sengi *Elephantulus rozeti* (Macroscelidea; Macroscelididae). *Zootaxa, 4136*(3). https://doi.org/10.11646/zootaxa.4136.3.8

Dumbacher, J. P., Rathbun, G. B., Osborne, T. O., Griffin, M., & Eiseb, S. J. (2014). A new species of round-eared sengi (genus *Macroscelides*) from Namibia. *Journal of Mammalogy, 95*(3), 443-454. https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-159

Efremov, I. A. (1940). Taphonomy: A new branch of Paleontology. *Pan-American Geologist, 74*, 81-93.

Ehrmann, W., Seidel, M., & Schmiedl, G. (2013). Dynamics of late Quaternary North African humid periods documented in the clay mineral record of central Aegean Sea sediments. *Global and Planetary Change, 107*, 186-195.

Eiwanger, J. (2003). An der Nahtstelle zweier Kontinente. *Archäologie in Deutschland, 2*, 14-18.

Eiwanger, J., & Hutterer, R. (2004). Schildkrötenpanzer als Behälter für Farbpigmente aus dem Ibéromaurusien der Ifri n'Ammar (Marokko). *Beiträge zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie, 21*, 139-148.

Eiwanger, J., Mikdad, A., Moser, J., & Nami, M. (2009). Découverte de coquilles perforées de type *Nassarius* au site d'Ifri n'Ammar (Rif oriental, Maroc). *Bulletin d'Archéologie Marocaine, 22*, 9-15.

Elkin, D., & Mondini, M. (2001). Human and small carnivore gnawing damage on bones: An exploratory study and its archaeological implications. In L.A. Kuznar (Ed.), *Ethnoarchaeology of Andean South America: Contributions to Archaeological Method and Theory* (pp. 255-265). International Monographs in Prehistory, Ethnoarchaeological Series 4, Ann Arbor.

El-Farhati, H., Khaldi, M., Ribas, A., Hizem, M. W., Nouira, S., & Nicolas, V. (2021). Evolutionary history of the two North African hedgehogs (Mammalia: Erinaceidae) *Atelerix algirus* and *Paraechinus aethiopicus* based on phylogeography and species distribution modelling. *Vertebrate Zoology*, *71*, 799-811. https://doi.org/10.3897/vz.71.e70989

Escoriza, D. (2014). *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758). In G. Martínez, R. León, O. Jiménez-Robles, J. P. González De la Vega, V. Gabari, B. Rebollo, A. Sánchez-Tójar, J. R. Fernández-Cardenete, & J. Gállego (Eds.), *Moroccoherps. Anfibios y Reptiles de Marruecos y Sahara Occidental*. Disponible en www.moroccoherps.com/ficha/Natrix_natrix. Version 7/12/2014.

Escoriza, D., & Hassine, J. B. (2019). Northwestern Africa amphibians. In *Amphibians of North Africa* (pp. 75-229). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-815476-2.00008-0

Fahd, S. (1993). *Atlas préliminaire des reptiles du Rif*. Thèse de troisième cycle, Université Abdelmalek Essaâdi, Tétouan. 190 p.

Fahd, S. (2002). *Herpétologie I, Med WetCoast-Maroc*. Rapport inédit, 30 p.

Fahd, S., & Pleguezuelos, J.M. (1992). L'Atlas des Reptiles du Rif (Maroc) : résultats préliminaires. *Le Bulletin de la Société Herpétologique de France, 63*, 15-29.

Fahd, S., & Pleguezuelos, J. M. (2001). Los reptiles del Rif (norte de Marruecos), I: Quelanios, Saurios. *Revista Española de Herpetología, 10*, 55-89.

Fekhaoui, M. (1998). *Étude nationale sur la biodiversité: Amphibiens et reptiles*. Rapport inédit de la direction de l'observation des études et de la coordination pour l'élaboration de la stratégie sur la biodiversité, 111 p.

Fernández, F. J., Del Papa, L. M., Moreira, G. J., Prates, L., & De Santis, L. J. M. (2011). Small mammal remains recovered from two archaeological sites in the middle and lower Negro River valley (Late Holocene, Argentina): Taphonomic issues and paleoenvironmental implications. *Quaternary International, 245*(1), 136-147. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.12.027

Fernández, F. J., Del Papa, L. M., Mange, E., Teta, P., Crivelli Montero, E., & Pardiñas, U. F. J. (2016). Human subsistence and environmental stability during the last 2200 years in Epullán Chica cave (northwestern Patagonia, Argentina): A perspective from the zooarchaeological record. *Quaternary International, 391*, 38-50. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.06.013

Fernández, F. J., Teta, P., & Pardiñas, U. F. J. (2017a). Evidencias arqueológicas de explotación antrópica de micromamíferos en el extremo austral de América del Sur. *Anales de Arqueología y Etnología, 72*, 9-32.

Fernández, F. J., Montalvo, C. I., Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., & López, J. M. (2017b). A re-evaluation of the taphonomic methodology for the study of small mammal fossil

assemblages of South America. *Quaternary Science Reviews, 155*, 37-49. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.11.005

Fernández-Jalvo, Y., & Andrews, P. (1992). Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science, 19*, 407-428. https://doi.org/10.1016/0305-4403(92)90058-B

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., & Denys, C. (1999). Cut-marks on small mammals at Olduvai Gorge Bed-1. *Journal of Human Evolution, 36*, 587-589.

Fernández-Jalvo, Y., & Andrews, P. (2003). Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *Journal of Taphonomy, 1*, 147-163.

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Sevilla, P., & Requejo, V. (2014). Digestion versus abrasion features in rodent bones. *Lethaia, 47*(3), 323-336. https://doi.org/10.1111/let.12061

Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., Sese, C., Stoetzel, E., Marin Monfort, D., & Pequero, D. (2016). Taphonomy for taxonomists, implications in small mammal studies. *Quaternary Science Reviews, 139*, 138-157.

Fernández-Jalvo, Y., & Avery, D. M. (2015). Pleistocene micromammals and their predators at Wonderwerk Cave, South Africa. *African Archaeological Review, 32*(4), 751-791. https://doi.org/10.1007/s10437-015-9206-7

Fernández-Jalvo, Y., Denys, C., Andrews, P., Williams, T., Dauphin, Y., & Humphreys, L. (1998). Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-1 (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution, 34*, 137-172.

Fernández-Jalvo, Y., & Monfort, M. D. M. (2008). Experimental taphonomy in museums: Preparation protocols for skeletons and fossil vertebrates under the scanning electron microscopy. *Geobios, 41*(1), 157-181.

Filippucci, M. G., Civitelli, M. V., & Capanna, E. (1988a). Evolutionary genetics and systematics of the garden dormouse, *Eliomys* Wagner 1840. 1-Karyotype divergence. *Hystrix, Italian Journal of Zoology, 55*(1), 35-45.

Filippucci, M. G., Rodino, E., Nevo, E., & Capanna, E. (1988b). Evolutionary genetics and systematics of the garden dormouse, *Eliomys* Wagner, 1840. 2-Allozyme diversity and differentiation of chromosomal races. *Hystrix, Italian Journal of Zoology, 55*(1), 47-54.

Filippucci, M. G., & Capanna, E. (1996). Allozyme variation and differentiation among chromosomal races and species in the genus *Eliomys* (Rodentia, Myoxidae). In M. L. Mathias (Ed.), *Proceedings of the 1st European Congress of Mammalogy* (pp. 259-270). Museu Bocage, Lisboa, Portugal.

Fletcher, W. J., & Sánchez-Goñi, M. F. (2008). Orbital- and sub-orbital-scale climate impacts on vegetation of the western Mediterranean basin over the last 48,000 yr. *Quaternary Research, 70*, 451-464.

Fostowicz-Frelik, Ł., Li, Q., & Ni, X. (2018). Oldest ctenodactyloid tarsals from the Eocene of China and evolution of locomotor adaptations in early rodents. *BMC Evolutionary Biology, 18*(1), 150. https://doi.org/10.1186/s12862-018-1259-1

Frost, D. R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C. F. B., De Sá, R. O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S. C., Raxworthy, C. J., Campbell, J. A., Blotto, B. L., Moler, P., Drewes, R. C., Nussbaum, R. A., Lynch, J. D., Green, D. M., & Ward, C. W. (2006). The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History, 297*, 1-370.

Frost, D. R. (2013). *Amphibian species of the world: An online reference* (Version 5.6). American Museum of Natural History. http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html, consulté en janvier 2023.

Gans, C., & Montero, R. (2008). An atlas of amphisbaenian skull anatomy. In C. Gans, A. S. Gaunt, & K. Adler (Eds.), *Biology of the Reptilia, vol. 21 (The Skull and Appendicular Locomotor Apparatus of Lepidosauria)* (pp. 621-738). Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York.

García-Morato, S., Marin-Monfort, M. D., & Fernández-Jalvo, Y. (2019). Rolling bones: A preliminary study of micromammal abrasion on different initial taphonomic stages. *Palaeontologia Electronica, 22*(2), 1-16. https://doi.org/10.26879/974

García-Rodríguez, S., & Puig-Montserrat, X. (2014). Algerian hedgehog (*Atelerix algirus* Lereboullet, 1842) habitat selection at the northern limit of its range. *Galemys, Spanish Journal of Mammalogy, 26*, 49-56. https://doi.org/10.7325/Galemys.2014.A5

Gast, M. (1986). Alimentation au Sahara central. *Encyclopédie berbère* [En ligne], 4, document A164. Mis en ligne le 01 décembre 2012, consulté le 13 novembre 2022.

Gast, M. (1969). Persistance protohistorique dans l'alimentation des populations du Sahara central. *Revue de l'Occident musulman et de la Méditerranée, 6*(1), 89-93. https://doi.org/10.3406/remmm.1969.1007

Garrigues, T., Dauga, C., Ferquel, E., Choumet, V., & Failloux, A. B. (2005). Molecular phylogeny of *Vipera* Laurenti, 1768 and the related genera *Macrovipera* (Reuss, 1927) and *Daboia* (Gray, 1842), with comments about neurotoxic *Vipera aspis aspis* populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 35*, 35-47.

Gauché, E. (2005). La dynamique contrastée du ravinement dans le massif des Beni Saïd (Rif oriental, Maroc) : processus, facteurs et évolution. *Géomorphologie : Relief, processus, environnement, 1*, 45-60.

Geniez, P., Mateo, J. A., Geniez, M., & Pether, J. (2004). *The amphibians and reptiles of the Western Sahara (Former Spanish Sahara) and adjacent regions*. Edition Chimaira, Frankfurt am Main, Germany.

Geniez, P., Mateo, J. A., Joger, U., Pleguezuelos, J., Slimani, T., El Mouden, E. H., & Martinez Solano, I. (2009). *Eumeces algeriensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T61499A86441435. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T61499A12483547.en

Georgalis, G. L., Čerňanský, A., Göktaş, F., Alpagut, B., Şarbak, A., & Mayda, S. (2022). The antiquity of Asian chameleons—First potential *Chamaeleonidae* and associated squamate fauna from the Lower and Middle Miocene of Anatolia. *Journal of Vertebrate Paleontology, 42*(2), e2160644. https://doi.org/10.1080/02724634.2022.2160644

Georgalis, G. L., Villa, A., & Delfino, M. (2016). First description of a fossil chamaeleonid from Greece and its relevance for the European biogeographic history of the group. *The Science of Nature, 103*(1-2), 12. https://doi.org/10.1007/s00114-016-1336-5

Georgalis, G. L., Villa, A., Ivanov, M., Vasilyan, D., & Delfino, M. (2019). Fossil amphibians and reptiles from the Neogene locality of Maramena (Greece), the most diverse European herpetofauna at the Miocene/Pliocene transition boundary. *Palaeontologia Electronica, 22*(3), 68, 1-99. https://doi.org/10.26879/908

George, W. (1974). Notes on the ecology of gundis (F. Ctenodactylidae). *Symposium of the Zoological Society of London, 34*, 143-160.

Geraads, D. (1985). Rongeurs et insectivores (Mammalia) du Pliocène final d'Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios, 28*, 99-115.

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 Abhandlungen, 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.

Geraads, D. (1998). Rongeurs du Mio-Pliocène de Lissasfa (Casablanca, Maroc). *Geobios, 31*, 229-245.

Geraads, D. (2002). Plio-Pleistocene mammalian biostratigraphy of Atlantic Morocco. *Quaternaire, 13*(1), 43-53.

Geraads, D., Amani, F., Ben-Ncer, A., McPherron, S. P., 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*(3), 552-561. https://doi.org/10.1016/j.yqres.2013.08.003

Geraads, D., Raynal, J.-P., & Sbihi-Alaoui, F.-Z. (2010). Mammalian faunas from the Pliocene and Pleistocene of Casablanca (Morocco). *Historical Biology, 22*(1-3), 275-285. https://doi.org/10.1080/08912960903458011

Gervais, P. (1876). *Journal de zoologie, 5*, 223-232.

Ginot, S., Hautier, L., Marivaux, L., & Vianey-Liaud, M. (2016). Ecomorphological analysis of the astragalo-calcaneal complex in rodents and inferences of locomotor behaviours in extinct rodent species. *PeerJ, 4*, 1-49. https://doi.org/10.7717/peerj.2393

Gleed-Owen, C., & Barton, R. N. E. (2019). Amphibians and reptiles. In R. N. E. Barton, A. Bouzouggar, S. N. Collcutt, & L. T. Humphrey (Eds.), *Cemeteries and Sedentism in the Later*

*Stone Age of NW Africa: Excavations at Grotte des Pigeons, Taforalt, Morocco* (pp. 331-332). Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums, Mainz.

Gmira, S. (1995). *Étude des Chéloniens fossiles du Maroc. Anatomie. Systématique. Phylogénie*. Cahiers de Paléontologie, CNRS (Éd.), Paris, 140 p.

Gmira, S., Broin, F. D. L. D., Geraads, D., Lefèvre, D., Mohib, A., & Raynal, J.-P. (2013). Les tortues du Pliocène d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) et de localités mio-pliocènes avoisinantes. *Geodiversitas, 35*(3), 691-733. https://doi.org/10.5252/g2013n3a9

González de la Vega, J. P. (2012). *Chalcides ocellatus* (Forskal, 1775). In G. Martínez, R. León, O. Jiménez-Robles, J. P. González De la Vega, V. Gabari, B. Rebollo, A. Sánchez-Tójar, J. R. Fernández-Cardenete, & J. Gállego (Eds.), *Marocherps: Amphibiens et reptiles du Maroc*. Disponible en : www.moroccoherps.com

Gouat, J. (1985). Notes sur la reproduction de *Ctenodactylus gundi*, rongeur Ctenodactylidae. *Zeitschrift für Säugetierkunde, 50*, 285-293.

Gouat, J. (1986). À propos d'une gestation énigmatique chez *Ctenodactylus vali* (Rodentia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 303*, 665-667.

Gouat, P. (1988a). *Étude socioécologique de trois espèces de rongeurs cténodactylidés d'Algérie*. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard Lyon I. Lyons, France.

Gouat, P. (1988b). Compétition interspécifique et utilisation de l'espace. Étude chez deux espèces de rongeurs cténodactylidés en Algérie. *Sciences et Techniques de l'Animal de Laboratoire, 13*, 123-127.

Gouat, P. (1991). Gestion communautaire de l'espace et défense du territoire chez le goundi, *Ctenodactylus gundi*. In M. Le Berre & L. Le Guelte (Eds.), *Le Rongeur et l'espace* (pp. 219-230). R. Chabaud, Paris.

Gouat, P. (1992). Faecal pellet size differences as a field criterion to distinguish between the two *Ctenodactylus* species (Mammalia, Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde, 57*, 183-185.

Gouat, P. (1993). Biometrics of the digestive tract of three species of *Ctenodactylidae*: Comparison with other rodents. *Zeitschrift für Säugetierkunde, 58*, 191-193.

Gouat, P. (2013). Family Ctenodactylidae: Gundis and Pectinator. In D. C. D. Happold (Ed.), *Mammals of Africa, Volume III: Rodents, Hares and Rabbits* (p. 784). Bloomsbury Publishing, London.

Gouat, P., & Gouat, J. (1982). La répartition du Goundi (*Ctenodactylus gundi*, Rothman 1776) dans le massif de l'Aurès (Algérie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 294*, 501-503.

Gouat, P., & Gouat, J. (1983). L'habitat du goundi (*Ctenodactylus gundi*, Rothman 1776) dans le massif de l'Aurès (Algérie). *Mammalia, 47*, 507-518.

Gouat, P., & Gouat, J. (1984). Répartition et habitat des goundis en Algérie (Rongeurs, Cténodactylidés). *Mammalia, 48*, 227-238.

Gouat, P., & Gouat, J. (1987). Le répertoire comportemental du goundi (*Ctenodactylus gundi*, Rothman 1776). *Mammalia, 51,* 3-25.

Gouat, P., & Gouat, J. (1989). Les séquences de remplacement chez *Ctenodactylus gundi* : Compétition ou coopération ? *Behavioural Processes, 18*, 107-118.

Granjon, L., & Duplantier, J. M. (2009). *Les rongeurs de l'Afrique sahelo-soudanienne*. IRD, Publications Scientifiques du MNHN, Marseille, 215 p.

Grenot, C. (1973). Sur la biologie d'un rongeur héliophile du Sahara, le « Goundi » (*Ctenodactylidae*). *Acta Tropica, 30*, 237-250. https://doi.org/10.5169/SEALS-311875

Guennouni, K. E. (2001). *Les lapins du Pléistocène moyen et supérieur de quelques sites préhistoriques de l'Europe méditerranéenne : Terra-Amata, Orgnac 3, Baume Bonne, Grotte du Lazaret, Grotte du Boquete de Zafarraya, Arma delle Manie, étude paléontologique, taphonomique et archéozoologique*. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle.

Guillermo, A. A., Montalvo, C. I., & Fernández, F. J. (2021). Palimpsest of micromammal deposits in an archaeological rock shelter (Álvarez 4, Late Holocene) from northwestern Patagonia, Argentina. *Archaeological and Anthropological Sciences, 13*(10), 178. https://doi.org/10.1007/s12520-021-01437-7

Guerin, C. (1980). Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale : comparaison avec les espèces actuelles, *Documents des Laboratoires de Géologie*, Univ. Lyon I, *79(1)*, 785-1185.

Hamel, C. (1967). *Étude géologique de la terminaison occidentale de la chaîne du Gareb (avant-pays du Rif oriental). Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc, 199*, 78 p.

Hanquet, C. (2011). *Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après l'étude des faunes de micromammifères*. Thèse de doctorat, Université Paul Valéry - Montpellier III.

Hanquet, C., & Desclaux, E. (2011). Analyse paléoécologique des communautés de micromammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel, France) dans le contexte des migrations de faunes en Europe méridionale au cours du Pléistocène moyen. *Quaternaire, 22*(1), 35-45. https://doi.org/10.4000/quaternaire.5824

Hartman, J., Van De Weerd, A. A., De Bruijn, H., & Wessels, W. (2019). An exceptional large sample of the Early Miocene ctenodactyline rodent *Sayimys giganteus*, specific variation and taxonomic implications. *Fossil Imprint, 75*(3-4), 359-382. https://doi.org/10.2478/if-2019-0023

Hautier, L. (2010). Masticatory muscle architecture in the gundi *Ctenodactylus vali* (Mammalia, Rodentia). *Mammalia, 74*(2), 153-162. https://doi.org/10.1515/mamm.2010.025

Hemming, S. R. (2004). Heinrich events: Massive late Pleistocene detritus layers of the North Atlantic and their global climate imprint. *Reviews of Geophysics, 42*(1), 1-43.

Henshilwood, C. S. (1997). Identifying the collector: Evidence for human processing of the Cape dune mole-rat, *Bathyergus suillus*, from Blombos Cave, Southern Cape, South Africa. *Journal of Archaeological Science, 24*, 659-662.

Herrmann, H., Joger, W., & Nilson, G. (1992). Phylogeny and systematics of viperine snakes. III: Resurrection of the genus *Macrovipera* (Reuss, 1927) as suggested by biochemical evidence. *Amphibia-Reptilia, 13*, 375-392.

Hervet, S. (2000). Les tortues du Quaternaire de France : Critères de détermination, répartitions chronologique et géographique. *Mésogée, 58*, 3-47.

Hesse, B. (1984). Archaic exploitation of small mammals and birds in northern Chile. *Estudios Atacameños, 7*, 42-61.

Hill, E. A., Hunt, C. O., Lucarini, G., Mutri, G., & Barker, G. (2015). Gastropod consumption during the late Pleistocene and early Holocene in the Haua Fteah, Libya. *Journal of Archaeological Science Reports, 4*, 320-325.

Hockett, B., & Haws, J. A. (2002). Taphonomic and methodological perspectives of leporid hunting during the Upper Paleolithic of the Western Mediterranean Basin. *Journal of Archaeological Method and Theory, 9*, 269-302.

Hoffman, R. (1988). The contribution of raptorial birds to patterning in small mammal assemblages. *Paleobiology, 14*(1), 81-90.

Holden, M. E. (2005). Family Gliridae. In D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal species of the world* (3rd ed., pp. 819-841). Johns Hopkins University Press. http://www.bucknell.edu/msw3/

Holden, M. E. (2013). *Eliomys munbyanus*: Maghreb garden dormouse. In D. C. D. Happold (Ed.), *Mammals of Africa, Volume III: Rodents, hares and rabbits* (p. 784). Bloomsbury Publishing, London.

Holroyd, P. A. (2010). Macroscelidea. In L. Werdelin & J. Sanders (Eds.), *Cenozoic mammals of Africa* (pp. 89–98). University of California Press. http://dx.doi.org/10.1525/california/9780520257214.003.0008

Hooghiemstra, H., Stalling, H., Agwu, C.O.C. & Dupont, L.M., 1992. Vegetational and climatic changes at the northen fringe of the Sahara 250,000-5000 BP: evidence from 4 marine pollen records between Portugal and the Canary Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology, 74*, 1-53.

Hossini, S. (2001). Les anoures (Amphibiens) du Pléistocène inférieur (Villafranchien) du Jebel Irhoud (carrière Ocre), Maroc. *Annales de Paléontologie, 87*, 79-97.

Hutchins, M., Kleiman, D. G., Geist, V., & McDade, M. (Eds.). (2003). *Grzimek's Animal Life Encyclopedia* (2nd ed., Vols. 12–16). Gale Group, Farmington Hills, MI.

Hutterer, R. (1986). The species of *Crocidura* (Soricidae) in Morocco. *Mammalia, 50*(4), 521-534.

Hutterer, R. (2016). *Meriones grandis*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2008*: e.T136460A4294713. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T136460A4294713.en

Hutterer, R. (2016). *Paraechinus aethiopicus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*: e.T40606A22326233. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T40606A22326233

Hutterer, R., Mikdad, A., & Ripken, T. E. J. (2011). Species composition and human exploitation of terrestrial gastropods from Taghit Haddouch, an early Holocene archaeological site in NE Morocco. *Archiv für Molluskenkunde, 140*(1), 57-75.

Hutterer, R., Linstädter, J., Eiwanger, J., & Mikdad, A. (2014). Human manipulation of terrestrial gastropods in Neolithic culture groups of NE Morocco. *Quaternary International, 320*, 83-91. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.12.006

Ibouhouten, H., Mahjoubi, R., Mikdad, A., Kamel, S., Linstädter, J., Bussmann, J., & Zielhofer, C. (2008). Résultats préliminaires de l'étude géoarchéologique des dépôts fluviatiles de la Basse Moulouya (Rif oriental, Maroc). Dans *Le Quaternaire marocain dans son contexte méditerranéen. Actes de la quatrième rencontre des quaternaristes marocains (RQM4), Oujda, 15-17 novembre 2007* (pp. 62-74).

Ibouhouten, H., Zielhofer, C., Mahjoubi, R., Kamel, S., Linstädter, J., Mikdad, A., Bussmann, J., Werner, P., Härtling, J. W., & Fenech, K. (2010). Archives alluviales holocènes et occupation humaine en Basse Moulouya (Maroc nord-oriental). *Géomorphologie: Relief, Processus, Environnement, 16*(1), 41-56. https://doi.org/10.4000/geomorphologie.7812

Jaeger, J.-J. (1971). Les micromammifères du « Villafranchien » inférieur du lac Ichkeul (Tunisie) : Données stratigraphiques et biogéographiques nouvelles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série D, 273*, 562-565.

Jaeger, J.-J. (1975). *Évolution des rongeurs du Miocène à l'Actuel en Afrique nord-occidentale.* Thèse de doctorat, Université de Montpellier 2.

Jaeger, J.-J. (1977). Rongeurs (*Mammalia, Rodentia*) du Miocène de Beni-Mellal. *Palaeovertebrata, 7*(4), 91-132.

Jammot, D. (1972). Principes et méthodes d'une étude moderne des insectivores. Application aux Soricidae fossiles. *Mammalia, 36*(3), 435-448.

Jeannette, A., & Hamel, C. (1961). Présentation géologique et structurale du Rif nord oriental. *Mines et Géologie, 14*, 7-16.

Jeffrey, A. (2016). *Exploring palaeoaridity using stable oxygen and carbon isotopes in small mammal teeth: A case study from two Late Pleistocene archaeological cave sites in Morocco, North Africa*. PhD Thesis, University of Oxford.

Johnston, C. H., Robinson, T. J., Child, M. F., & Relton, C. (2019). *Lepus capensis*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019*: e.T41277A45186750. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-1.RLTS.T41277A45186750.en

Kaya, F., & Kaymakçı, N. (2013). Systematics and dental microwear of the late Miocene Gliridae (*Rodentia, Mammalia*) from Hayranlı, Anatolia: Implications for paleoecology and paleobiodiversity. *Palaeontologia Electronica*. https://doi.org/10.26879/385

Kayser, Y., Bergier, P., Durand, E., Bousadik, H., Qninba, A., & Thévenot, M. (2023). Analyses du régime alimentaire du Grand duc ascalaphe dans le sud de l'Oued Ad Deheb. *Éléments d'Ornithologie Marocaine, eom 23021*, 10 pp.

Keren-Rotem, T., Roll, U., Bouskila, A., & Geffen, E. (2018). The contextual separation of lateral white line patterns in chameleons. *Royal Society Open Science, 5*(1), 171235. https://doi.org/10.1098/rsos.171235

Kingdon, J. (1997). *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Princeton University Press.

Kingdon, J. (2015). *The Kingdon Field Guide to African Mammals* (2nd ed.). Bloomsbury Publishing Plc.

Klasen, N., Kehl, M., Mikdad, A., Brückner, H., & Weniger, G.-C. (2018). Chronology and formation processes of the Middle to Upper Palaeolithic deposits of Ifri n'Ammar using multi-method luminescence dating and micromorphology. *Quaternary International, 485*, 89-102. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.10.043

Klaver, C. J. J. (1981). *Chamaeleo chamaeleon* (Linnaeus, 1758) - Gemeines oder Gewöhnliches Chamäleon. In W. Böhme (Ed.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Echsen (Sauria) I*, Vol. 1 (pp. 218-238). Akademische Verlag.

Klein, R. G. (1975). Middle Stone Age man-animal relationships in southern Africa: Evidence from Die Kelders and Klasies River Mouth. *Science, 190*, 265-267.

Korth, W. W. (1979). Taphonomy of microvertebrate fossil assemblages. *Annals of Carnegie Museum of Natural History, 48*, 235-285.

Kowalski, K., & Rzebik-Kowalska, B. (1991). *Mammals of Algeria*. Polish Academy of Sciences.

Kraft, R., & Kryštufek, B. (2009). Rediscovery of the holotype skull of the garden dormouse, *Eliomys melanurus* (Wagner) (*Mammalia, Rodentia, Gliridae*). *Spixiana, 32*(2), 285-287.

Kryštufek, B., & Kraft, R. (1997). Cranial variation and taxonomy of garden dormice (*Eliomys* Wagner, 1840) in the circum-Mediterranean realm. *Mammalia, 61*, 411-429.

Kryštufek, B., Mahmoudi, A., Tesakov, A. S., Matějů, J., & Hutterer, R. (2016). A review of bristly ground squirrels *Xerini* and a generic revision in the African genus *Xerus*. *Mammalia, 80*(5). https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0073

Kryštufek, B., Stanciu, C., Ivajnšič, D., Cherkaoui, S. I., & Janžekovič, F. (2017). Facts and misconceptions on the Palaearctic existence of the striped ground squirrel. *Mammalia, 82*(3), 248-255. https://doi.org/10.1515/mammalia-2017-0060

Kuper, R., & Kröpelin, S. (2006). Climate-controlled Holocene occupation in the Sahara: Motor of Africa's evolution. *Science, 313*, 803-807.

Kuntner, M., May-Collado, L. J., & Agnarsson, I. (2011). Phylogeny and conservation priorities of afrotherian mammals (*Afrotheria, Mammalia*). *Zoologica Scripta, 40*, 1-15.

Lalis, A., Leblois, R., Stoetzel, E., Benazzou, T., Souttou, K., Denys, C., & Nicolas, V. (2016). Phylogeography and demographic history of Shaw's Jird (*Meriones shawii* complex) in North Africa. *Biological Journal of the Linnean Society, 118*(2), 262-279. https://doi.org/10.1111/bij.12725

Lalis, A., Mona, S., Stoetzel, E., Bonhomme, F., Souttou, K., Ouarour, A., Aulagnier, S., Denys, C., & Nicolas, V. (2018). Out of Africa: Demographic and colonization history of the Algerian mouse (*Mus spretus* Lataste). *Heredity, 122*, 150-171. https://doi.org/10.1038/s41437-018-0089-7

Landt, M. (2007). Tooth marks and human consumption: Ethnoarchaeological mastication research among foragers of the Central African Republic. *Journal of Archaeological Science, 34*, 1629-1640.

Laroulandie, V. (2000). *Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte : Applications aux sites paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunière (Dordogne) et de La Vache (Ariège)*. Thèse de doctorat, Université Bordeaux I.

Lavocat, R. (1961). Le gisement de vertébrés fossiles de Beni Mellal (Maroc). *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc, 155*, 1-144.

Ławicki, Ł., & Perlman, Y. (2017). Black-winged Kite in the WP: Increase in breeding population, vagrancy and range. *Dutch Birding: International Journal on Palearctic Birds, 39*(1), 1-12.

Legendre, S. (1988). Contribution à l'étude du gisement Miocène supérieur de Montredonn (*Hérault*). Les grands mammifères. Analyse paléoécologique de la faune mammalienne. *Paléovertebrata*, 177-186, laboratoire de Paléontologie, Montpellier.

Lenk, P., Kalyabina, S., Wink, M., & Joger, U. (2001). Evolutionary relationships among the true vipers (*Reptilia: Viperidae*) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 19*(1), 94-104.

León Vigara, R. (2013). *Natrix maura* (*Linnaeus, 1758*). In Martínez, G., León, R., Jiménez-Robles, O., González De la Vega, J. P., Gabari, V., Rebollo, B., Sánchez-Tójar, A., Fernández-Cardenete, J. R., & Gállego, J. (Eds.), *Moroccoherps: Anfibios y Reptiles de Marruecos y Sahara Occidental*. Disponible sur www.moroccoherps.com/-ficha/Natrix_maura. (Version 16/06/2013).

Lesbre, F.-X. (1892). Caractères ostéologiques différentiels des lapins et des lièvres, comparaison avec le léporide. *Bulletin de la Société d'anthropologie de Lyon, 11*, 263-285.

Liu, Z., Wang, Y., Gallimore, R., Notaro, M., & Prentice, I. C. (2006). On the cause of abrupt vegetation collapse in North Africa during the Holocene: Climate variability vs. vegetation

feedback. *Geophysical Research Letters, 33*(22), L22709. https://doi.org/10.1029/2006GL027271

Linchamps, P., Avery, D. M., Cornette, R., Denys, C., Matthews, T., & Stoetzel, E. (2023). Quaternary rodents of South Africa: A companion guide for cranio-dental identification. *PLOS ONE, 18*(11), 1-126. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0289812

Linstädter, J. (2011). The Epipalaeolithic-Neolithic Transition in the Eastern Rif Mountains and the Lower Moulouya valley, Morocco. In J.F. Gibaja Bao, A.F. Carvalho, & N.F. Bicho (Eds.), *The Last Hunter-Gatherers and the First Farming Communities in the South of the Iberian Peninsula and North of Morocco*. Proceedings of the Work Shop Faro 2.e4.11.2009. Promontoria Mon ográfica, 15, 89-98.

Linstädter, J., Eiwanger, J., Mikdad, A., & Weniger, G.-C. (2012). Human occupation of Northwest Africa: A review of Middle Palaeolithic to Epipalaeolithic sites in Morocco. *Quaternary International, 274*, 158-174. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.02.017

Lloveras, L., Moreno-García, M., & Nadal, J. (2009). Butchery, cooking and human consumption marks on rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) bones: An experimental study. *Journal of Taphonomy, 7*(2-3), 179-201.

López, J. M., & Chiavazza, H. (2020). From owl prey to human food: Taphonomy of archaeological small mammal remains from the late Holocene wetlands of arid environments in Central Western Argentina. *Archaeological and Anthropological Sciences, 12*(12), 276. https://doi.org/10.1007/s12520-020-01213-z

López, J. M., Fernández, F. J., Teta, P., Rosi, M. I., Sironi, O., & Bárcena, J. R. (2020). Zooarchaeology, taphonomy and palaeoenvironments: Small mammal remains from an intermountain valley of the southern Andean Cordillera (Mendoza, Argentina). *Journal of Archaeological Science: Reports, 31*, 1-13. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2020.102365

López, J. M., Neme, G., & Gil, A. F. (2019). Resource intensification and zooarchaeological record in the southern margins of pre-Hispanic Andean agriculture. *Archaeological and Anthropological Sciences, 11*(10), 5287-5300. https://doi.org/10.1007/s12520-019-00857-w

López, J. M., Rosi, M. I., Tabeni, S., Chiavazza, H., & Bender, B. (2017). Taphonomic analysis of small mammal bone remains preyed upon by wildcats (Carnivora: Felidae) from the central Monte Desert. *Boreas, 46*, 282-293.

López-Antoñanzas, R., & Knoll, F. (2011). A comprehensive phylogeny of the gundis (*Ctenodactylinae, Ctenodactylidae, Rodentia*). *Journal of Systematic Palaeontology, 9*(3), 379-398. https://doi.org/10.1080/14772019.2010.529175

López-Antoñanzas, R., Knoll, F., Maksoud, S., & Azar, D. (2015). First Miocene rodent from Lebanon provides the « missing link » between Asian and African gundis (*Rodentia: Ctenodactylidae*). *Scientific Reports, 5*(1), 12871. https://doi.org/10.1038/srep12871

López-Darias, M., Lobo, J. M., & Gouat, P. (2008). Predicting potential distributions of invasive species: The exotic Barbary ground squirrel in the Canarian archipelago and the west

Mediterranean region. *Biological Invasions, 10*(7), 1027-1040. https://doi.org/10.1007/s10530-007-9181-2

López-Darias, M., & Nogales, M. (2008). Effects of the invasive Barbary ground squirrel (*Atlantoxerus getulus*) on seed dispersal systems of insular xeric environments. *Journal of Arid Environments, 72*(6), 926-939. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.12.006

López-García, J. M., Agustí, J., & Aouraghe, H. (2013). The small mammals from the Holocene site of Guenfouda (Jerada, Eastern Morocco): Chronological and paleoecological implications. *Historical Biology, 25*(1), 51-57. https://doi.org/10.1080/08912963.2012.688198

Louis, A. (1986). Alimentation dans le Sud tunisien. *Encyclopédie berbère* [En ligne], 4, document A164. Mis en ligne le 01 décembre 2012, consulté le 13 novembre 2022. https://doi.org/10.4000/encyclopedieberbere.2436

Lyman, R. L. (1994). *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge, 524 p.

Lyman, R. L. (2010). What Taphonomy Is, What It Isn't, and Why Taphonomists Should Care about the Difference. *Journal of Taphonomy, 8*, 1-16.

Mahboubi, S. (2014). *Les rongeurs du Miocène supérieur et terminal d'Afrique nord-occidentale: Biochronologie, magnétostratigraphie, biogéographie et paléoenvironnements*. Thèse de doctorat, Université de Poitiers.

Mallye, J.-B., Laroulandie, V., Bonnet-Jacquement, P., Boudadi-Maligne, M., Langlais, M., Man-Estier, E., Vercoutère, C., & Paillet, P. (2018). L'utilisation des petits gibiers au Tardiglaciaire : Le cas de Rochereil (collection Jude, Dordogne). In S. Costamagno, L. Gourichon, C. Dupont, O. Dutour, & D. Vialou (Éds.), *Animal symbolisé, animal exploité : Du Paléolithique à la Protohistoire* (pp. 89-111). Éditions du Comité des travaux historiques et scientifiques. https://doi.org/10.4000/books.cths.4559

Manegold, A., & Hutterer, R. (2021). First substantial evidence for Old World vultures (*Aegypiinae, Accipitridae*) from the early Palaeolithic and Iberomaurusian of Morocco. *Paläontologische Zeitschrift, 95*(3), 503-514. https://doi.org/10.1007/s12542-021-00548-9

Mansino, S., García-Alix, A., Ruiz-Sánchez, F. J., & Montoya, P. (2015). A new *Eliomys* from the Late Miocene of Spain and its implications for the phylogeny of the genus. *Acta Palaeontologica Polonica, 60*(3), 577-588.

Maridet, O., Daxner-Höck, G., Badamgarav, D., & Göhlich, U. B. (2014). New discoveries of sciurids (*Rodentia, Mammalia*) from the Valley of Lakes (Central Mongolia). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Serie A, 116*, 271-291.

Martínez Del Mármol, G., León, R., Jiménez-Robles, O., González De la Vega, J. P., Gabari, V., Rebollo, B., Sánchez-Tójar, A., Fernández-Cardenete, J. R., & Gállego, J. (Eds.). (2012). *Marocherps. Amphibiens et reptiles du Maroc et du Sahara occidental*. Disponible en www.moroccoherps.com.

Martínez Del Mármol, G. (2013). *Daboia mauritanica* (Duméril & Bibron, 1848). In Martínez, G., León, R., Jiménez-Robles, O., González De la Vega, J. P., Gabari, V., Rebollo, B., Sánchez-

Tójar, A., Fernández-Cardenete, J. R., & Gállego, J. (Eds.), *Marocherps. Amphibiens et reptiles du Maroc et du Sahara occidental*. Disponible en www.moroccoherps.com.

Martínez Del Mármol, G., Harris, D. J., Geniez, P., De Pous, P., & Salvi, D. (2019). *Amphibians and Reptiles of Morocco*. Edition Chimaira, Frankfurt am Main, 478 p.

Martínez-Solano, I., Corti, C., Mellado, V. P., Sá-Sousa, P., Pleguezuelos, J. M., & Cheylan, M. (2009). *Malpolon monspessulanus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T157262A5064442. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T157262A5064442.en

Marzin-Naylor, I. (1988). *Diagnose différentielle des os longs du membre thoracique chez quelques espèces de petits mammifères européens*. Thèse de doctorat vétérinaire, École Nationale Vétérinaire, Nantes.

Mateo Miras, J. A., El Mouden, E. H., Pleguezuelos, J., Slimani, T., & Martínez-Solano, I. (2009). *Timon tangitanus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T61585A12500163. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T61585A12500163.en

Mateo Miras, J. A., Cheylan, M., Nouira, M. S., Joger, U., Sá-Sousa, P., Mellado, V. P., Schmidt, B., Meyer, A., Sindaco, R., Romano, A., & Martínez-Solano, I. (2009). *Natrix maura*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T61538A12510365. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T61538A12510365.en

Maurer, G. (1989). Le Rif oriental, une morphologie de pays semi-aride : Bassins et littoraux du Rif Oriental (Maroc) : Évolution morphoclimatique et tectonique depuis le Néogène supérieur. In J. J. Barathon (Éd.), *Méditerranée, troisième série*, 68, *Carbonates continentaux et paléoenvironnements dans le domaine méditerranéen* (pp. 87-88).

Mayhew, D. F. (1977). Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas, 6*, 25-31.

Meddour, S. (2019). *Bio-écologie de deux espèces de Goundi (Ctenodactylus gundi et Massoutiera mzabi) dans les régions des Aurès et du M'Zab*. Thèse de 3ème cycle, Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Algérie, 106 p.

Mediani, M., Amezian, M., Ibn Tattou, M., Benhoussa, A., Rguibi Idrissi, H., El Agbani, M.A., & Qninba, A. (2009). Nouvelles citations de deux espèces reliques paléarctiques, *Emys orbicularis* Linnaeus, 1758 et *Vipera latastei* Boscá, 1878 dans la Péninsule Tingitane (Rif occidental, Maroc). *Bulletin de l´Institut Scientifique, Section Sciences de la Vie, 31*, 99-102.

Mediani, M., Brito, J. C., & Fahd, S. (2015). Atlas of the amphibians and reptiles of northern Morocco: Updated distribution and patterns of habitat selection. Basic and Applied Herpetology. 1-27. https://doi.org/10.11160/bah.14009

Medina, M., Rivero, D., & Teta, P. (2011). Consumo antropico de pequeños mamíferos en el Holoceno de Argentina Central: Perspectivas desde el abrigo rocoso Quebrada del Real 1 (Pampa de Achala, Córdoba). *Latin American Antiquity, 22*(4), 615-628.

Medina, M. E., Teta, P., & Rivero, Y. D. (2012). Burning damage and small-mammal human consumption in Quebrada del Real 1 (Cordoba, Argentina): An experimental approach. *Journal of Archaeological Science, 39*(3), 737-743. https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.11.006

Mein, P., & Pickford, M. (1992). Gisements karstiques pléistocènes au Djebel Ressas, Tunisie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 315*, 247-253.

Mellado, J., & Dakki, M. (1988). Inventaire commenté des amphibiens et reptiles du Maroc. *Bulletin de l'Institut Scientifique, 12*, 171-181.

Merzoug, S. (2011). Faunal remains from Medjez II (Epipalaeolithic, Algeria): evidence of Ostrich consumption and interpretation of Capsian subsistence behavior. In H. Jousse & J. Lesur (ed.), People and Animals in Holocene Africa. *Reports in African Archaeology*, 2, 123-131.

Merzoug, S. (2017). Les comportements de subsistance en Afrique du Nord-Ouest durant la transition Pléistocène supérieur/Holocène : Entre homogénéité et variations stratégiques. *L'Anthropologie, 121*(1-2), 189-203. https://doi.org/10.1016/j.anthro.2017.03.019

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 paléoécologiques. *Bulletin de la Société zoologique de France, 145*(4), 413-474.

Mhamdi, H. (2023). *Contribution à la connaissance des petits vertébrés quaternaires du Maroc oriental : paléontologie, taphonomie, paléo-environnement et biochronologie*. Thèse de doctorat, Université Mohammed Premier d'Oujda, Maroc.

Mhamdi, H., Stoetzel, E., Bouarakia, O., Aouraghe, A., & Souhir, M. (2022). Morphological, biometric and taphonomic analyses of Holocene gerbils from Guenfouda (Eastern Morocco) and first mention of *Gerbillus henleyi* in a fossil record. *Historical Biology*. https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2057227

Michaux, J. (1971). *Muridae (Rodentia) néogènes d'Europe suboccidentale. Evolution et rapport avec les formes actuelles*. *Paléobiologie continentale, Montpellier, 2*(1), 67 p.

Michel, P. (1990). *Contribution à l'étude paléontologique des vertébrés fossiles du Quaternaire marocain à partir de sites du Maroc atlantique, central et oriental*. Thèse de doctorat, Institut de Paléontologie Humaine, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. 2 volumes, 1152 p.

Michel, P., & Wengler, L. (1993). Un site paléontologique avec des vestiges archéologiques : La carrière Doukkala II (Région de Témara, Maroc atlantique) : Paléoécologie des faunes et contribution à la connaissance du comportement humain. *Paléo, 5*(1), 11-41. https://doi.org/10.3406/pal.1993.1102

Mignino, J. (2021). Tafonomía actualística de huesos de anfibios predados por Strigiformes del centro de Argentina. Contribuciones para estudios paleontológicos y arqueológicos. *Spanish Journal of Palaeontology, 36*(1), 79-90. https://doi.org/10.7203/sjp.36.1.20517

Mikdad, A., Moser, J., & Ben-Ncer, A. (2002). Recherches préhistoriques dans le gisement d'Ifri n'Ammar au Rif oriental (Maroc). Premiers résultats. *Beiträge zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie, 22*, 1-20.

Mikdad, A., Moser, J., Nami, M., & Eiwanger, J. (2004). La stratigraphie du site d'Ifri n'Ammar (Rif Oriental, Maroc) : Premiers résultats sur les dépôts du Paléolithique moyen. *Beiträge zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie, 24*, 125-137.

Mikkola, H. (1983). *Owls of Europe*. Poyser Calton. 397 p.

Monchot, H., Bailon, S., & Schiettecatte, J. (2014). Archaeozoological evidence for traditional consumption of spiny-tailed lizard (*Uromastyx aegyptia*) in Saudi Arabia. *Journal of Archaeological Science, 45*, 96-102. https://doi.org/10.1016/j.jas.2014.02.012

Montalvo, C., & Fernández, F. (2019). Review of the actualistic taphonomy of small mammals ingested by South American predators: Its importance in the interpretation of the fossil record. *Publicación Electrónica de La Asociación Paleontológica Argentina, 19*(1), 18-46. https://doi.org/10.5710/PEAPA.11.03.2019.275

Montgelard, C., Matthee, C. A., & Robinson, T. J. (2003). Molecular systematics of dormice (*Rodentia: Gliridae*) and the radiation of *Graphiurus* in Africa. *Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences, 270*, 1947-1955.

Moser, J. (2003). *La Grotte d'Ifri n'Ammar, tome 1 : L'Ibéromaurusien*. Forschungen zur Allgemeinen und Vergleichenden Archäologie 8. Lindensoft Verlag, Aichwald, Köln.

Mouhsine, T. (1994). *Étude de la faune de Kehf El Baroud (Salle principale) : Contribution à la connaissance de la taphonomie, de la paléoécologie et de la paléobiochronologie*. Mémoire de fin d'études, INSAP, Rabat, 161 p.

Mouhsine, T. (1997). *Étude de la faune de la grotte Ifri el Baroud (Rif oriental) : Contribution à la connaissance de la taphonomie, de la paléoécologie et de la biogéographie (fouilles 1995-1996)*. Mémoire de certificat des études supérieures (C.E.S), INSAP, Rabat.

Mouhsine, T. (2003). *Contribution à la connaissance de la faune du Pléistocène supérieur du Rif oriental : La grotte d'Ifri n'Ammar*. Thèse de 3e cycle, INSAP, Rabat, 305 p.

Mouhsine, T., Amani, F., & Mikdad, A. (2022). *Agama bibronii* (Sauria: Agamidae) et *Chamaeleo chamaeleon* (Sauria: Chamaeleonidae) d'Ifri n'Ammar (Rif oriental, Maroc). *Quaternaire, 33*(3), 151-168. https://doi.org/10.4000/quaternaire.16948

Mouhsine, T., Amani, F., & Mikdad, A. (2024). Archaeological evidence of rodent consumption in North Africa: The Middle Stone Age of the rock shelter Ifri n'Ammar in northeastern Morocco. *Journal of Archaeological Science: Reports, 55*, 1-17. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2024.104507

Musser, G. G., & Carleton, M. D. (1993). Family Muridae. In D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.), *Mammal Species of the World* (2nd ed., pp. 501-755). Smithsonian Institution Press.

Nami, M., & Moser, J. (2010). *La Grotte d'Ifri n'Ammar, tome 2 : Le Paléolithique Moyen*. Forschungen zur Archäologie Außereuropäischer Kulturen 9. Reichert, Wiesbaden.

Naylor, I. (1987). *Diagnose différentielle des os longs du membre pelvien chez quelques espèces de petits mammifères européens*. Thèse de doctorat vétérinaire, ENV, Nantes, 124 p.

Ndiaye, A., Bâ, K., Aniskin, V., Benazzou, T., Chevret, P., Konečný, A., Sembène, M., Tatard, C., Kergoat, G. J., & Granjon, L. (2012). Evolutionary systematics and biogeography of endemic gerbils (*Rodentia, Muridae*) from Morocco: An integrative approach. *Zoologica Scripta, 41*(1), 11-28.

Ndiaye, A., Chevret, P., Dobigny, G., & Granjon, L. (2016). Evolutionary systematics and biogeography of the arid habitat-adapted rodent genus *Gerbillus* (*Rodentia, Muridae*): A mostly Plio-Pleistocene African history. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 54*(4), 299-317.

Ndiaye, A., Shanas, U., Chevret, P., & Granjon, L. (2013). Molecular variation and chromosomal stability within *Gerbillus nanus* (*Rodentia, Gerbillinae*): Taxonomic and biogeographic implications. *Mammalia, 77*(1), 105-111.

Nicolas, V., Jacquet, F., Stoetzel, E., Lalis, A., Delapre, A., El Brini, H., Mataame, A., Rihane, A., Liefrid, S., Ouarour, A., & Denys, C. (2015). Identification moléculaire et histoire phylogéographique et démographique des musaraignes du Maroc septentrional. *Travaux de l'Institut Scientifique, Série Générale, 8*, 141-150.

Nowak, N. M. (1999). *Walker's Mammals of the World* (6th ed., Vol. 2). Johns Hopkins University Press.

Nyari, A. S., Peterson, A. T., & Rathbun, G. B. (2010). Late Pleistocene potential distribution of the North African sengi or elephant-shrew *Elephantulus rozeti* (*Mammalia: Macroscelidea*). *African Zoology, 45*, 330-339. https://doi.org/10.3377/004.045.0212

Ohler, A., & Dubois, A. (2016). The identity of the South African toad *Sclerophrys capensis* Tschudi, 1838 (*Amphibia, Anura*). *PeerJ, 4*, 1-13. https://doi.org/10.7717/peerj.1553

Olszewski, D. I., Schurmans, U. A., & Schmidt, B. A. (2011). The Epipaleolithic (*Iberomaurusian*) from Grotte des Contrebandiers, Morocco. *African Archaeological Review, 28*(2), 97-123. https://doi.org/10.1007/s10437-010-9086-9

Ouahbi, Y., Aberkan, M., & Serre, F. (2003). Recent Quaternary fossil mammals of Chrafate and Ez Zarka: The origin of modern fauna in the Northern Rif (NW Morocco, Northern Africa). *Geologica Acta, 1*(3), 277-288.

Ouchaou, B. (2000). *Les faunes mammalogiques holocènes des gisements du Nord du Maroc: Étude paléontologique et observations archéologiques*. Thèse de doctorat, Université Moulay Ismaïl, Meknès, 369 p.

Oueslati, T., Kbiri Alaoui, M., Ichkhakh, A., Callegarin, L., De Chazelle, C.A., Rocca, E., & Carrato C. 2020. 1st century BCE occurrence of chicken, house mouse and black rat in

Morocco: Socio-economic changes around the reign of Juba II on the site of Rirha. *Journal of Archaeological Science: Reports,* 29, 102162.

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

Parés, J.M. , Haddoumi, H., Duval, M., Aouraghe, H., Posada , C .Á., Pla-Pueyo, S., Benito-Calvo, A., Rodríguez-Hidalgo, A., Made, J.V.d ., Piñero, P., Agustí, J., Oujaa, A., Grün, R ., Gema Chacón, María., Sala-Ramos, R. (2023). First magnetostratigraphic results in the Aïn Beni Mathar-Guefaït Basin, Northern High Plateaus (Morocco): The Pliocene-Pleistocene Dhar Iroumyane composite section. *Geobios 76(*10). https://doi.org/10.1016/j.geobios.2023.01.004

Pardiñas, U. F. J. (1999). Tafonomía de microvertebrados en yacimientos arqueológicos de Patagonia (Argentina). *Arqueología, 9,* 265-340.

Poitevin, F. (1984). *Biogéographie et écologie des crocidures méditerranéennes (Insectivores, Soricidés) Crocidura russula (Hermann, 1780) et Crocidura suaveolens (Pallas, 1811)*. Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, École Pratique des Hautes Études, *14*, 98 p.

Paulo, O. S., Pinheiro, J., Miraldo, A., Bruford, M. W., Jordan, W. C., & Nichols, R. A. (2008). Le rôle de la vicariance par rapport à la dispersion dans la formation des modèles génétiques chez les espèces de lézards ocellés en Méditerranée occidentale. *Écologie moléculaire, 17*, 1535-1551.

Pavlinov, I. YA., Dubrovsky, A. Y., Potabova, E. G., & Rossolimo, O. L. (1990). *Gerbillids of the wild world*. Nauka Publication, Moscow, 1-363.

Pavlinov, I. YA. (2000). Contribution to craniometric variation and taxonomy of jirds from the group "*shawi grandis*" of the genus *Meriones* (*Gerbilidae*). *Zoologicheski Djhournal, 79*(2), 201-209.

Pavlinov, I. YA. (2001). Current concepts of gerbillid phylogeny and classification. In IRD (Eds.), *African Small Mammals* (pp. 141-149). Paris.

Pavlinov, I. YA. (2008). *A review of phylogeny and classification of Gerbillinae (Mammalia: Rodentia)*. Moscow University Publishing, Moscow, 68 pp.

Peltier, P. (1985). *Étude ostéologique comparée du membre pelvien du Lapin (Oryctolagus cuniculus L.) et du Lièvre (Lepus europaeus L.) : Application à la diagnose différentielle*. Thèse de doctorat, École Nationale Vétérinaire d'Alfort, Maisons-Alfort, 100 p.

Petter, F., & Saint-Girons, M.-C. (1965). Les rongeurs du Maroc. *Travaux de l'Institut scientifique chérifien, Série zoologie, 31*, 59 p.

Petter, F., & Saint-Girons, M.-C. (1972). Les Lagomorphes du Maroc. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc, 52*(1-2), 120-129.

Perera, A., & Harris, D. J. (2010). Genetic variability in the ocellated lizard *Timon tangitanus* in Morocco. *African Zoology, 45*(2), 321-329. https://doi.org/10.3377/004.045.0211

Pérez-Folgado, M., Sierro, F. J., Flores, J. A., Grimalt, J. O., & Zahn, R. (2004). Palaeoclimatic variations in foraminifer assemblages from the Alboran Sea (*western Mediterranean*) during the last 150 ka in ODP site 977. *Marine Geology, 212*, 113-131.

Perez, G. C. L., Libois, R., & Nieberding, C. (2012). Phylogeography of the garden dormouse *Eliomys quercinus* in the western Palearctic region. *Journal of Mammalogy, 93*, 1-16.

Pleguezuelos, J. M., & Fahd, S. (2001). Les reptiles du Rif (*Nord du Maroc*), II : Amphisbenenidés et serpents. Commentaires sur la biogéographie du groupe. *Revista Española de Herpetología, 15*, 13-36.

Potì, A., Kehl, M., Broich, M., Carrión Marco, Y., Hutterer, R., Jentke, T., Linstädter, J., López-Sáez, J. A., Mikdad, A., Morales, J., Pérez-Díaz, S., Portillo, M., Schmid, C., Vidal-Matutano, P., & Weniger, G.-C. (2019). Human occupation and environmental change in the western Maghreb during the Last Glacial Maximum (LGM) and the Late Glacial: New evidence from the Iberomaurusian site Ifri El Baroud (northeast Morocco). *Quaternary Science Reviews, 220*, 87-110. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.07.013

Quintana, C. A. (2005). Despiece de microroedores en el Holoceno Tardío de las Sierras de Tandilia (Argentina). *Archaeofauna, 14*, 227-241.

Quintana, C., Valverde, F., & Mazzanti, D. (2002). Roedores y lagartos como emergentes de la diversificación de la subsistencia durante el Holoceno de las Sierras de Tandilia, Argentina. *Latin American Antiquity, 13*(4), 455-473.

Rage, J.-C. (1974). Les batraciens des gisements quaternaires européens. Détermination ostéologique. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon, 43*(8), 276-289. https://doi.org/10.3406/linly.1974.10136

Rage, J.-C. (1976). Les Squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc. *Géologie Méditerranéenne, 2*(3), 57-70.

Rasmussen, S. O., Bigler, M., Blockley, S. P., Blunier, T., Buchardt, S. L., Clausen, H. B., Cvijanovic, I., Dahl-Jensen, D., Johnsen, S. J., Fischer, H., Gkinis, V., Guillevic, M., Hoek, W. Z., Lowe, J. J., Pedro, J. B., Popp, T., Seierstad, I. K., Steffensen, J. P., Svensson, A. M., Vallelonga, P., Vinther, B. M., Walker, M. J. C., Wheatley, J. J., & Winstrup, M. (2014). A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Last Glacial period based on three synchronized Greenland ice core records: Refining and extending the INTIMATE event stratigraphy. *Quaternary Science Reviews, 106*, 14-28.

Rathbun, G. B. (2015). *Elephantulus rozeti*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T42663A21289287.* Downloaded on 27 October 2023. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T42663A21289287.en

Ratnikov, V. Y., & Blain, H. A. (2018). Holocene amphibians and reptiles from Voroncha (Belarus): Comparative osteology, paleopathology and paleobiogeography. *Historical Biology*. 1-20. https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1506777

Recuero, E., Iraola, A., Rubio, X., Machordomi, A., & García-París, M. (2007). Mitochondrial differentiation and biogeography of *Hyla meridionalis* (*Anura: Hylidae*): An unusual phylogeographical pattern. *Journal of Biogeography, 34*, 1207-1219. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01688.x

Reed, D. N., & Barr, W. A. (2010). A preliminary account of the rodents from Pleistocene levels at Grotte des Contrebandiers (*Smuggler's Cave*), Morocco. *Historical Biology, 22*(1-3), 286-294. https://doi.org/10.1080/08912960903562192

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*, 369-382.

Reumer, J. W. F. (1984). Ruscinian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica, 73*, 1-173.

Reynolds, P. (1979). Preliminary observations on the food of the fox *Vulpes vulpes* in the Camargue, with special reference to the rabbit *Oryctolagus cuniculus* predation. *Mammalia, 43*, 295-307.

Rihane, A. (2006). Présence de la grande gerbille à queue courte *Dipodillus maghrebi* (*Rodentia, Gerbillinae*) dans les plaines atlantiques du Maroc semi-aride / Presence of the short-tailed large gerbil *Dipodillus maghrebi* (*Rodentia: Gerbillinae*) in Atlantic plains of semi-dry Morocco. *Mammalia, 70*(3-4). https://doi.org/10.1515/MAMM.2006.057

Reisch, L. (2010). L'analyse sédimentologique de la grotte Ifri n'Ammar. In Nami, M., & Moser, J. (Eds.), *La Grotte d'Ifri n'Ammar, tome 2: Le Paléolithique Moyen* (pp. 315-323). Forschungen zur Archäologie Außereuropäischer Kulturen 9, Reichert.

Richter, D., Moser, J., Nami, M., Eiwanger, J., & Mikdad, A. (2010). New chronometric data from Ifri n'Ammar (Morocco) and the chronostratigraphy of the Middle Palaeolithic in the Western Maghreb. *Journal of Human Evolution, 59*(6), 672-679. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.07.024

Robles, O. J., & Martínez, G. (2012). *Malpolon monspessulanus* (Hermann, 1804). In Martínez, G., León, R., Jiménez-Robles, O., González De la Vega, J. P., Gabari, V., Rebollo, B., Sánchez-Tójar, A., Fernández-Cardenete, J. R., & Gállego, J. (Eds.), *Marocherps. Amphibiens et reptiles du Maroc et du Sahara occidental*. Disponible en www.moroccoherps.com. Version du 2/08/2012.

Rodrigues, H. G., Solé, F., Charles, C., Tafforeau, P., Vianey-Liaud, M., & Viriot, L. (2012). Evolutionary and biological implications of dental mesial drift in rodents: The case of the Ctenodactylidae (*Rodentia, Mammalia*). *PLOS ONE, 7*(11), 1-12. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050197

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.

Saint-Girons, M. C. (1973). Le régime de l'effraie, *Tyto alba*, sur la côte atlantique du Maroc. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc, 53*, 193-198.

Sánchez-Goñi, M. F., Cacho, I., Turon, J. L., Guiot, J., Sierro, F. J., Peypouquet, J. P., Grimalt, J. O., & Shackleton, N. J. (2002). Synchrony between marine and terrestrial responses to millennial scale climatic variability during the last glacial period in the Mediterranean region. *Climate Dynamics, 19*, 95-105.

Santiago, F. C., Salemme, M., & Pardiñas, U. F. J. (2016). Análisis de restos de roedores del sitio arqueológico Las Vueltas 1, Tierra del Fuego, Argentina. *Arqueología, 22*, 211-230.

Sauvage, C. (1963). Étages bioclimatiques. In *Atlas du Maroc* (p. 44). Comité National de Géographie du Maroc.

Schleich, H. H., Kästle, W., & Kabisch, K. (1996). *Amphibians and Reptiles of North Africa.* Koeltz, Koenigstein, Germany.

Séguignes, M. (1983). Approche des facteurs bioclimatiques qui régissent la distribution de *Ctenodactylus gundi* (*Rodentia, Ctenodactylidae*) en Tunisie. *Mammalia, 47*, 493-506.

Séguignes, M. (1984). Aires et espaces bioclimatiques de *Ctenodactylus gundi* en Tunisie (*Rodentia, Ctenodactylidae*). *Bulletin de la Société Botanique de France. Actualités Botaniques, 131*(2-4), 603-605. https://doi.org/10.1080/01811789.1984.10826703

Séguignes, M. (1988). Facteurs de répartition d'*Elephantulus rozeti* (*Macroscelidea, Macroscelididae*) en Afrique du Nord. *Académie de Montpellier. Université des Sciences et Techniques du Languedoc,* Montpellier, 326 p.

Sehasseh, E. M., Fernandez, P., Kuhn, S., Stiner, M., Mentzer, S., Colarossi, D., Clark, A., Lanoe, F., Pailes, M., Hoffmann, D., Benson, A., Rhodes, E., Benmansour, M., Laissaoui, A., Ziani, I., Vidal-Matutano, P., Morales, J., Djellal, Y., Longet, B., Hublin, J.-J., Mouhiddine, M., Rafi, F. Z., Worthey, K. B., Sanchez Morales, I., Ghayati, N., & Bouzouggar, A. (2021). Early Middle Stone Age personal ornaments from Bizmoune Cave, Essaouira, Morocco. *Science Advances, 7*(39). https://doi.org/10.1126/sciadv.abi8620

Sekour, M., Beddiaf, R., Souttou, K., Denys, C., Doumandji, S., & Guezoul, O. (2011). Variation saisonnière du régime alimentaire de la chouette chevêche (*Athene noctua* Scopoli, 1769) dans l'extrême Sud-Est du Sahara algérien (Djanet, Algérie). *Revue d'Écologie (Terre et Vie), 66*, 79-91.

Sekour, M., Baziz, B., Denys, C., Doumandji, S., Souttou, K., & Guezoul, O. (2010). Régime alimentaire de la Chevêche d'Athéna *Athene noctua*, de l'Effraie des clochers *Tyto alba*, du Hibou Moyen-duc *Asio otus* et du Grand-duc ascalaphe *Bubo ascalaphus* : Réserve naturelle de Mergueb (Algérie). *Alauda, 78*(2), 103-117.

Sekour, M., Souttou, K., Guerzou, A., Benbouzid, N., Guezoul, O., Ababsa, L., Denys, C., & Doumandji, S. (2014). Importance de la Mérione de Shaw *Meriones shawii* au sein des composantes trophiques de la Chouette effraie *Tyto alba* en milieux steppiques de l'Algérie. *Comptes Rendus Biologies, 337*(6), 405-415.

Shackleton, N. J., Sánchez-Goñi, M. F., Pailler, D., & Lancelot, Y. (2003). Marine Isotope Substage 5e and the Eemian Interglacial. *Global and Planetary Change, 36*(3), 151-155. https://doi.org/10.1016/S0921-8181(02)00181-9

Shahin, A. A. B. (2003). Genetic differentiation and relationship of the dipodids *Allactaga* and *Jaculus* (*Mammalia, Rodentia*) in Egypt based on protein variation. *Acta Theriologica, 48*(3), 309-324.

Shenbrot, G. (2013). Geographic range, morphometric variation and niche differentiation in greater Egyptian jerboa *Jaculus orientalis*. *Mammalia, 77*, 317-328.

Shenbrot, G., Feldstein, T., & Meiri, S. (2016). Are cryptic species of the Lesser Egyptian Jerboa, *Jaculus jaculus* (*Rodentia, Dipodidae*), really cryptic? Re-evaluation of their taxonomic status with new data from Israel and Sinai. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 54*(2), 1-12. https://doi.org/10.1111/jzs.12121

Shipman, P., & Rose, J. (1983). Evidence of butchery and hominid activities at Torralba and Ambrona: An evaluation using microscopic techniques. *Journal of Archaeological Science, 10*, 465-474.

Simonetti, J., & Cornejo, L. (1991). Archaeological evidence of rodent consumption in Central Chile. *Latin American Antiquity, 2*(1), 92-96.

Simons, E. L., Holroyd, P. A., & Bown, T. M. (1991). Early Tertiary elephant-shrews from Egypt and the origin of the Macroscelidea. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 88*(21), 9734-9737. https://doi.org/10.1073/pnas.88.21.9734

Simson, S., Ferrucci, L., Kurtonur, C., Ozkan, B., & Filippucci, M. G. (1995). Phalli and bacula of European dormice: Description and comparison. In *Proceedings of the II Conference on Dormice (Rodentia, Myoxidae)*, Filippucci (Ed.). *Hystrix, Italian Journal of Mammalogy, 6*(1-2), 1-340.

Smit, H. A., Van Vuuren, B. J., O'Brian, P. C. M., Ferguson-Smith, M. A., Yang, F., & Robinson, T. J. (2011). Phylogenetic relationships of elephant-shrews (*Afrotheria, Macroscelididae*). *Journal of Zoology, London, 284*, 133-143. http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00790.x

Smith, K. T., Maul, L. C., Barkai, R., & Gopher, A. (2013). To catch a chameleon, or actualism vs. Natural history in the taphonomy of the microvertebrate fraction at Qesem Cave, Israel. *Journal of Archaeological Science, 40*(8), 3326-3339. https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.02.022

Smith, T., Kumar, K., Rana, R. S., Folie, A., Solé, F., Noiret, C., Steeman, T., Sahni, A., & Rose, K. D. (2016). New early Eocene vertebrate assemblage from western India reveals a mixed fauna of European and Gondwana affinities. *Geoscience Frontiers, 7*(6), 969-1001. https://doi.org/10.1016/j.gsf.2016.05.001

Smoke, N. D., & Stahl, P. W. (2004). Post-burial fragmentation of microvertebrate skeletons. *Journal of Archaeological Science, 31*, 1093-1100.

Snoussi, M., Haida, S., & Imassi, S. (2002). Effects of the construction of dams on the water and sediment fluxes of the Moulouya and the Sebou rivers, Morocco. *Regional Environmental Change, 3*, 5-12. https://doi.org/10.1007/s10113-001-0035-7

Souissi, L. (1986). Alimentation chez les Berbères du sud du Maroc. *Encyclopédie berbère* [En ligne], 4, document A164. Mis en ligne le 01 décembre 2012, consulté le 13 novembre 2022. https://doi.org/10.4000/encyclopedieberbere.2436

Souttou, K., Baziz, B., Doumandji, S., Denys, C., & Brahimi, R. (2006). Analysis of pellets from a suburban common kestrel (*Falco tinnunculus*) nest in El Harrach, Algiers, Algeria. *Ostrich, 77*(3-4), 175-178. https://doi.org/10.2989/00306520609485530

Souttou, K., Baziz, B., Doumandji, S., Denys, C., & Brahimi, R. (2007). Prey selection in the common kestrel *Falco tinnunculus* (Aves, Falconidae) in the Algiers suburbs (Algeria). *Folia Zoologica*, *56*(4), 405-416.

Souttou, K., Manaa, A., Stoetzel, E., Sekour, M., Hamani, A., Doumandji, S., & Denys, C. (2012). Small mammal bone modifications in black-shouldered kite *Elanus caeruleus* pellets from Algeria: Implications for archaeological sites. *Journal of Taphonomy, 10*(1), 1-19.

Souttou, K., Manaa, A., Sekour, M., Ababsa, L., Guezoul, O., Bakria, M., Doumandji, S., & Denys, C. (2015). Sélection des proies par la chouette effraie *Tyto alba* et le hibou moyen-duc *Asio otus* dans un milieu agricole à El Mâalba (Djelfa, Algérie). *Lebanese Science Journal, 16*(2), 3-17.

Stahl, P. W. (1982). On small mammal remains in archaeological context. *American Antiquity, 47*(4), 822-828.

Stahl, P. W. (1996). The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *Journal of Archaeological Method and Theory, 3*, 31-75.

Stiner, M. C. Munro, N. D., Surovell, T. A., Tchernov, E., & Bar-Yosef, O. (1999). Paleolithic population growth pulses evidenced by small animal exploitation. *Science, 283*(5399), 190-194. https://doi.org/10.1126/science.283.5399.190

Stiner, M. C., Kuhn, S. L., Weiner, S., & Bar-Yosef, O. (1995). Differential burning, recrystallization, and fragmentation of archaeological bone. *Journal of Archaeological Science, 22*(2), 223-237. https://doi.org/10.1016/S0305-4403(95)80105-1

Stiner, M. C., & Bar-Yosef, O. (2005). *The faunas of Hayonim Cave (Israel): A 200,000-year record of Paleolithic diet, demography, and society.* Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University.

Stoetzel, E. (2005). *Contribution à l'étude des occupations préhistoriques du littoral atlantique du Maroc : Les microvertébrés de la couche 1 (Néolithique) de la grotte El Harhoura 2, données systématiques, taphonomiques et paléoécologiques*. Mémoire de Master, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Stoetzel, E. (2009). *Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur-Holocène, Maroc) : Systématique, évolution, taphonomie et paléoécologie.* Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

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., 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-Temara. *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-Témara, Morocco): An annotated preliminary taxonomic list. *Historical Biology, 22*(1-3), 303-319. https://doi.org/10.1080/08912960903461288

Stoetzel, E., Bailon, S., Nespoulet, R., El Hajraoui, M.A., Denys, C. (2014). New herpetofaunal data from Temara's caves (Morocco): archaeological and palaeoecological implications. *comm., orale, 12ème colloque de l'international council for archaeozoology (ICAZ), San Rafael, Argentine, 22-27, Septembre 2014*.

Stoetzel, E., Cornette, R., Lalis, A., Nicolas, V., Cucchi, T., & Denys, C. (2017). Systematics and evolution of the *Meriones shawii/grandis* 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., & Denys, C. (2011). Les microvertébrés d'Afrique du Nord : Synthèse des travaux en néo- et paléotaphonomie. In V. Laroulandie, J.-B. Mallye, & C. Denys (Eds.), *Taphonomie des Petits Vertébrés : Référentiels et Transferts aux Fossiles* (pp. 23-32). *Actes de la table ronde du RTP Taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009*, *BAR International series*, 2269, Archaeopress, Oxford.

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*(5), 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*(3), 599-621. https://doi.org/10.1111/bij.12065

Stoetzel, E., Lalis, A., Nicolas, V., Aulagnier, S., Benazzou, T., Dauphin, Y., El Hajraoui, M. A., El Hassani, A., Fahd, S., Fekhaoui, 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

Stoetzel, E., Marion, L., Nespoulet, R., El Hajraoui, M. A., & Denys, C. (2011). Taphonomy and palaeoecology of the late Pleistocene to middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 cave (Rabat-Témara, Morocco). *Journal of Human Evolution, 60*(1), 1-33. https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2010.07.016

Stoetzel, E., & Montuire, S. (2016). Les rongeurs, indicateurs des paléoclimats: Application aux assemblages de trois sites du nord de la France. *Quaternaire, 27*(3). https://doi.org/10.4000/quaternaire.7622

Stoetzel, E., & Oueslati, T. (2020). Les micromammifères indicateurs de changements climatiques et de mobilité humaine à l'Holocène en Afrique du Nord. Communication orale, Journée Scientifique de l'IRN Decapan : *Populations en mouvement au Maghreb et dans les îles alentours à l'Holocène ; biologie et culture*, Nanterre, 15 février 2019.

Szyndlar, Z. (1984). Fossil snakes from Poland. Acta Zoologica Cracoviensia, 28(1), 156 p.

Szyndlar, Z. (1987). Snakes from the lower Miocene locality of Dolnice (Czechoslovakia). *Journal of Vertebrate Paleontology, 7*, 55-71.

Szyndlar, Z. (1991). A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II: Natricinae, Elapidae, Viperidae. *Estudios Geologicos, 47*, 237-266.

Szyndlar, Z. (1998). Vertebrates from the early Miocene lignite deposits of the opencast mine Oberdorf (Western Styrian Basin, Austria). 3. *Reptilia. 2. Serpentes. Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, 99A*, 31-38.

Tatin, L., Renet, J., & Besnard, A. (2013). Le lézard ocellé. Écologie et conservation d'une steppe méditerranéenne, la plaine de Crau, France. *Revue d'Écologie, 68*, 115-128.

Taylor, V. K., Barton, R. N. E., Bell, M., Bouzouggar, A., Collcutt, S., Black, S., & Hogue, J. T. (2011). The Epipalaeolithic (Iberomaurusian) at Grotte des Pigeons (Taforalt), Morocco: A preliminary study of the land Mollusca. *Quaternary International, 244*(1), 5-14.

Texier, J. P., Raynal, J. P., & Lefevre, D. (1985). Nouvelles propositions pour un cadre chronologique raisonné du Quaternaire marocain. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 301*(3), 183-188.

Tolley, K. A., Townsend, T. M., & Vences, M. (2013). Large-scale phylogeny of chameleons suggests African origins and Eocene diversification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280*(1759), 20130184. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0184

Tolley, K. A., & Menegon, M. (2013). Evolution and biogeography of chameleons. In K. A. Tolley & A. Herrel (Eds.), *The biology of chameleons* (pp. 131-147). University of California Press.

Tomassini, R. L., & Montalvo, C. I. (2013). Taphonomic modes on fluvial deposits of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene), Buenos Aires province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 369*, 282-294. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.10.035

Tomasso, S., Cnuts, D., Mikdad, A., & Rots, V. (2020). Changes in hafting practices during the Middle Stone Age at Ifri n'Ammar. *Quaternary International, 555*, 21-32. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.03.026

Tong, H. (1989). Origine et évolution des Gerbillidae (Mammalia, Rodentia) en Afrique du Nord. *Mémoires de la Société Géologique de France, 155*, 120 p.

Trape, J.-F., Trape, S., & Chirio, L. (2012). *Lézards, crocodiles et tortues d'Afrique occidentale et du Sahara*. IRD Éditions. https://doi.org/10.4000/books.irdeditions.37699

Valverde, J. A. (1964). Remarques sur la structure de l'évolution des communautés de vertébrés terrestres. I. Structure d'une communauté. II. Rapport entre prédateurs et proies. *Terre et Vie, 111*, 121-154.

Van Bocxlaer, I., Biju, S. D., Loader, S. P., & Bossuyt, F. (2009). Toad radiation reveals into-India dispersal as a source of endemism in the Western Ghats-Sri Lanka biodiversity hotspot. *BMC Evolutionary Biology, 9*, 131. https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-131

Vesmanis, I. E., & Vesmanis, A. (1980). Beitrag zur Kenntnis der crociduren-Fauna Marokkos (Mammalia, Insectivora, Soricidae) 1. Die Wimperspitzmause aus den Sammlungen des Smithsonian Institution, Washington. *Zoologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden, 36*, 11-80.

Vianey-Liaud, M., Gomes Rodrigues, H., & Marivaux, L. (2010). A new Oligocene Ctenodactylinae (Rodentia: Mammalia) from Ulantatal (Nei Mongol): New insight on the phylogenetic origins of the modern Ctenodactylidae. *Zoological Journal of the Linnean Society, 160*(3), 531-550. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00615.x

Vianey-Liaud, M., Schmidt-Kittler, N., & Marivaux, L. (2006). The Ctenodactylidae (Rodentia) from the Oligocene of Ulantatal (Inner Mongolia, China). *Palaeovertebrata, 34*(3-4), 111-206.

Vigne, J. D. (1988). *Les Mammifères post-glaciaire de Corse* (26ème supplément). Gallia-Préhistoire, CNRS.

Villa, A., Daza, J. D., Bauer, A. M., & Delfino, M. (2018). Comparative cranial osteology of European gekkotans (Reptilia, Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society, 184*(3), 857-895. https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx104

Villa, A., & Delfino, M. (2019). A comparative atlas of the skull osteology of European lizards (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society, 187*(3), 829-928. https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz035

Villaverde, V., Martinez-Valle, R. P., Guillem, M., & Fumanal, M. P. (1996). Mobility and the role of small game in the Middle Paleolithic of the central region of the Spanish Mediterranean: A comparison of Cova Negra with other Paleolithic deposits. In E. I. Carbonell & M. Vaquero (Eds.), *The last Neandertals, the first anatomically modern humans: A tale about human diversity* (pp. 267-288).

Vogel, P., Cosson, J. F., & López Jurado, L. F. (2003). Taxonomic status and origin of the shrews (Soricidae) from the Canary Islands inferred from a mtDNA comparison with the European *Crocidura* species. *Molecular Phylogenetics and Evolution, 27,* 271-282.

Von Den Driesch, A. (1976). *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites.* Peabody Museum Bulletin, *1*, 1-137.

Voorhies, M. (1969). *Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska*. Contributions to Geology, University of Wyoming Press.

Wainer, K. (2009). *Reconstruction climatique des derniers 200 ka à partir de l'étude isotopique et géochimique des spéléothèmes du sud de la France.* Thèse de doctorat, Université Paris XI.

Wallach, V., Williams, K. L., & Boundy, J. (2014). *Snakes of the world: A catalogue of living and extinct species.* Taylor & Francis, CRC Press.

Weniger, G.-C., De Andrés-Herrero, M., Bolin, V., Kehl, M., Otto, T., Potì, A., & Tafelmaier, Y. (2019). Late Glacial rapid climate change and human response in the Westernmost Mediterranean (Iberia and Morocco). *PLOS ONE, 14*(12), e0225049. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225049

Wilson, R. T. (2019). The Ctenodactylidae (Rodentia) in northern Africa and a new location record for *Pectinator spekei* Blyth, 1856 in Afar National Regional State, Ethiopia. *Biodiversity Journal, 10*(1), 21-24. https://doi.org/10.31396/Biodiv.Jour.2019.10.1.21.24

Wilson, D. E., & Reeder, D. M. (Eds.). (2005). *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference* (3rd ed.). Johns Hopkins University Press.

Wüster, W., Peppin, L., Pook, C. E., & Walker, D. E. (2008). A nesting of vipers: Phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes). *Molecular Phylogenetics and Evolution, 49*(2), 445-459.

Yuste, C. S., & Calzada, J. (2013). Garden dormouse (*Eliomys quercinus*, Linnaeus 1766) without fenestration in angular process. *Acta Theriologica, 58*, 299-303. https://doi.org/10.1007/s13364-012-0120-y

Znari, M., El Mouden, E. H., & Boumezzough, A. (1998). Structure et dynamique d'une population d'*Agama impalearis* (Sauria: Agamidae) dans les Jbilets centrales (Maroc Occidental). *Revue d'Écologie (Terre Vie), 53*, 293-308.

Zouhri, S., Benammi, M., Geraads, D., & Boughabi, S. E. (2017). Mammifères du Néogène continental du Maroc: Faunes, biochronologie et paléobiogéographie. *Comptes Rendus Palevol, 16*(5-6), 527-588.

# Liste des Figures

**Figure 1.** Le site d'Ifri n'Ammar au nord-est du Maroc. 1) Carte de localisation ; 2) photo de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar ; 3) images satellite du contexte topographique de la grotte d'Ifri n'Ammar ; 4 :4a- zone d'étude avec l'oued Moulouya « 1 », oued Kert « 2 », Mer d'Alboran « 3 », 4b: Bassin versant de l'Oued Selloum (~290 km²), affluent occidental de la basse Moulouya ,4c : le bassin versant supérieur de Wadi Selloum à proximité immédiate de l'abri sous roche Ifri n'Ammar( carte(4) d'après Bartz *et al*., 2017).

**Figure 2.** Situation du bassin versant de la Moulouya dans l'étagement bioclimatique selon Emberger (1939) et Sauvage (1963).

**Figure 3.** Dimensions de l'abri Ifri n'Ammar (d'après Nami et Moser, 2010).

**Figure 4.** Plan des différentes campagnes de fouilles effectuées à Ifri n'Ammar entre 1997 et 2022 (adapté et complété de Nami et Moser, 2010).

**Figure 5.** 1) La séquence stratigraphique d'Ifri n'Ammar avec les différents ensembles rattachés à l'Ibéromaurusien (*Later Stone Age*) et au *Middle Stone Age* (Unités OS et OI) (modifiée d'après Nami et Moser, 2010 ; Richter *et al*., 2010). 2) Ensemble « couche rouge », avec une partie supérieure rattachée à l'Ibéromaurusien ancien ? et une partie inférieure correspondant à la transition *MSA-LSA* ? (carrés P13-P15), coupe établie en 2012 et 2014 (Unité B, d'après Klasen *et al*., 2018), l'ensemble 2, correspondant à l'Ibéromaurusien récent « escargotière », est situé au-dessus de la couche rouge, tandis que l'ensemble 3, en dessous de celle-ci, est rattaché au *Middle Stone Age* (occupation supérieure "OS").

**Figure 6.** Essais de chronologie du Quaternaire marin et continental au Maroc par Debénath *et al*., 1982 (à gauche), et par Texier *et al*.,1985 (à droite).

**Figure 7.** 1) Fouille des niveaux de l'occupation inférieure (OI) du *MSA*, d'après Mikdad *et al*., 2004 ; 2) Photographie illustrant le passage entre les dépôts du *MSA* et du *LSA* (escargotière), d'après Nami et Moser, 2010 ; 3) Séquence du *MSA* (occupations OI et OS), d'après Mikdad *et al*., 2004.

**Figure 8.** Coupe stratigraphique avec les datations et le matériel lithique caractéristique de chaque niveau.

**Figure 9.** Industrie osseuse de l'Ibéromaurusien récent (*LSA*) (Crédit Photo J. Moser).

**Figure 10.** Squelette de l'Ibéromaurusien récent avec avulsion dentaire (crédit photo : J. Moser).

**Figure 11.** Coquilles perforées, occupation supérieure (*Upper* OS) du *MSA*.

**Figure 12.** Restes de grands mammifères et d'autruche d'Ifri n'Ammar.a) *Ursus arctos*, $m_1$ gauche (IA-K15-27, vue linguale) ; b) *Canis aureus*, mandibule droite (IA-H14-7, vue latérale) ; c) *Vulpes vulpes*, mandibule droite (IA-I11-18, vue latérale) ; d) *panthera pardus*, talus gauche (IA-H12-17, vue dorsale) ; e et f) *Equus* sp., incisives inférieures (E, IA-H15-6 et

F, IA-H14-9, vue occlusale) ; g) Rhinocérotidé, molaire supérieure (IA-N14-25, vue occlusale) ; h*) Bos primigenius*, $M^3$ supérieure (IA-H11-17, vue occlusale) ; i) *Gazella cuvieri*, chevilles osseuses d'individus mâle (IA1-K16-1) et femelle (IA- J17-14) ; j) *Ammotragus lervia*, cornes brûlées (IA09-N15-15, photo A.Mikdad- 2009) ; k) *Struthio camelus,* phalanges du 4ème doigt (IA-K16-26, vue dorsale) et partie distale de la 1ère phalange du 3ème doigt (IA-K16-26).

**Figure 13.** Taux de représentation des différents taxons des niveaux Ibéromaurusiens (sans les petits vertébrés) d'Ifri n'Ammar (à partir du Nombre Minimal d'Individus, NMI). NMI des ongulés= 219 et des carnivores=19.

**Figure 14.** Taux de représentation des différents taxons des niveaux Ibéromaurusiens (à partir du Nombre de restes déterminés, NRDt). NRDt des ongulés = 5058 et des carnivores = 52

**Figure 15.** Nombre des restes des herbivores des niveaux Ibéromaurusiens d'Ifri n'Ammar.

**Figure 16.** Comparaison du nombre de restes déterminés (NRDt) des herbivores entre la couche grise/escargotière (*LSA* récent) et la couche rouge (*LSA* ancien).

**Figure 17.** Illustrations des traces de boucherie sur quelques restes fauniques de l'Ibéromaurusien ( LSA) d'Ifri n'Ammar : a) humérus (IA-K15-9) de petit bovidé avec stries de désarticulation sur la partie distale ; b) Gazella sp., traces de boucherie sur la partie proximale de métatarse (IA-K16-6) ; c) fragments de diaphyse de bovidé de taille moyenne ( IA-N13-24 et IA10-P14-24), marques de boucherie ; d) talus gauche de panthera pardus (IA-H12-17), stries de désarticulation ? sur face médiale ; e) *Struthio camelus*, strie sur la face ventrale de la 1ère phalange du 3ème doigt (IA-K16-26).

**Figure 18.** Séchage des refus de tamis après tamisage à l'eau (a) et tri au laboratoire (b).

**Figure 19.** Loupe binoculaire utilisée pour l'observation et l'identification des restes de petits vertébrés.

**Figure 20.** Matériel de comparaison du département de zoologie à l'Institut Scientifique de Rabat. a) spécimens capturés en 2007 au Maroc, ayant subi les travaux de préparation ostéologique et de taxidermie au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Stoetzel, 2009), b) *Chamaeleo chamaeleon*, spécimen IS-16, c) *Ctenodactylus gundi*, spécimen 141001.

**Figure 21.** Nomenclature des caractères dentaires de Murinae (d'après Michaux, 1971), rangées inférieures (a) et supérieures (b) droites, vue occlusale. (t : tubercule, cp : cingulum postérieur).

**Figure 22.** Nomenclature dentaire des Gerbillinae (d'après Tong, 1989) ; vue occlusale. a = M1 gauche présentant un néolophe L labial ; b = M1 gauche présentant un néolophide L labial ; c= M1 gauche présentant un néolophe O oblique par rapport à l'axe longitudinal de la dent ; d = M1 gauche présentant un néolophide O oblique ; e = M1 gauche présentant un néolophe M médian ; f = M1 gauche présentant un néolophide M médian.

**Figure 23.** Nomenclature des caractères dentaires des Gliridae (d'après Cheddadi, 1986), a) molaire supérieure gauche ; (b) molaire inférieure gauche, vue occlusale.

**Figure 24.** Nomenclature des caractères dentaires de Sciuridae (d'après Cuenca-Bescós, 1988), vue occlusale. a) molaire supérieure ; b) molaire inférieure.

**Figure 25.** Nomenclature anatomique des Soricidae. a) maxillaire (vue labiale) ; b) $M^1$ gauche ; c) mandibule (vues labiale et linguale) (d'après Poitevin, 1984 et Reumer, 1984 ; traduit de l'anglais par Stoetzel, 2009).

**Figure 26.** Nomenclature des éléments anatomiques d'amphibiens étudiés dans ce travail d'après Bailon, 1999. a) vertèbre dorsale : cd=condyle, cn=crête neurale, ct=cotyle, prz=prézygapophyse, pt=processus transverse, ptz=postzygapophyse ; b) humérus : cd=condyle, cm=crête mésiale, cpv=crête paraventrale, cr=crête radiale, cv=crête ventrale, d=diaphyse, er=épicondyle radial, eu=épicondyle ulnaire, fc=fosse cubitale ; c) ilion : ad=aile dorsale, ba=branche antérieure, cva=cavitéacétabulaire, fp=fosse acétabulaire, pi=processus ischien, ppb=processus pubien, si=sillon interiliaque, ti=tubercule interiliaque ; d) urostyle : at=apophyse transverse ; e) tibio-fibula : fi=fibula et ti=tibia ; f) radio-ulna : r=radius et u=ulna.

**Figure 27.** Principaux éléments crâniens d'amphisbéniens (*Trogonophis*) (d'après Schleich *et al.*, 1996). 1 = crâne, vues latérale (L) et ventrale (V), c=carré, co=condyle occipital, p=pariétal, mx=maxillaire, na=nasal, occ=occipital, pmx=prémaxillaire, tbo=tubercule basioccipital ; 2 = dentaire, vues latérale (L) et médiale (M), an=angulaire, ar=articulaire.

**Figure 28.** Nomenclature ostéologique de quelques éléments squelettiques de sauriens (d'après Bailon 1991, Schleich *et al.*, 1996, Stoetzel, 2009). 1 = prémaxillaire, a=partie antérieure, cv=carène ventrale, pn=processus nasal, pp=processus palatin ; 2 = maxillaire, CDE=crête dentaire, PPF=processus préfrontal, PPM=processus prémaxillaire, PZY=processus zygomatique ; 3 = dentaire, CDE= crête dentaire, ES= épine spléniale, FL= foramens labiaux, IC= incisure coronoïde, LH= lame horizontale, PA= processus angulaire, PC= processus coronoïde, PSA= processus supra-angulaire, SD= sillon dentaire, SM= sillon/canal de Meckel, SMD= symphyse mandibulaire, SSA= sinus supra-angulaire ; 4 = carré, cc=condyle céphalique, cm=condyle mandibulaire, cp=crête postérieure/dorso-ventrale, cpt=crête ptérygoïde, ct=crête tympanique, ft=fosse tympanique/latérale, rm=région médiale, 5= frontal, vues ventrale (V) et dorsale (D), pd=processus descendans, ppo=processus post-orbitaire ; 6 = vertèbres, vues latérale (L), dorsale (D) et ventrale (V), CD=condyle, CH=carène hémale, CT=cotyle, MI=marge inférieure, ML=marge latérale, N=neurépine, PP=pointe postérieure, PRZ=pré-zygapophyse, PTZ=post-zygapophyse, PZ=pseudo-zygosphène, SY=synapophyse.

**Figure 29.** Nomenclature ostéologique de quelques éléments squelettiques de serpents (d'après Bailon 1991, Szyndlar 1984, Stoetzel, 2009). 1 = atlas, ic (I)=intercentrum I ; 2 = axis, ic (II), ic (III)=intercentrum II et III, op=processus odontoïde, spp=processus spinal, tp=processus transverse de l'atlas (pleurapophyse) ; 3 = vertèbre cervicale, ak=déclinaison antérieure, h=hypapophyse, pp=processus parapophysaire ; 4-7 = vertèbre troncale, vues latérale (4-L), antérieure (5-A), postérieure (6-P) et ventrale (7-V), ap=processus aliforme (ptérapophyse), c=centrum, cd=condyle, ct=cotyle, d=diapophyse, dp=partie descendante de l'arc neural, es=épine épizygapophysaire, hk=carène hémale, ir=crête inter-zygapophysaire, l=laminae (tectum), lf=foramen latéral, na=arc neural, nc=canal neural, ns=épine neurale, p=parapophyse, pcf=foramen paracotylaire, pd=paradiapophyse, po=post-zygapophyse, poa=surface articulaire postzygapophysaire, pr=prézygapophyse, pra=surface articulaire prézygapophysaire, prp=processus prézygapophysaire, sf=foramen subcentral, sg=sillon subcentral, sp=processus subneural, sr=crête subcentrale, z = zygosphène, zy=zygantrum ; 8 = vertèbre cloacale, ls=lymphapophyse ; 9 = vertèbre caudale, ha = hémapophyse, pl=pleurapophyse ; 10 = articulaire, cl=crête latéral, cm=crête médiale, fm=fosse mandibulaire, fs=foramen supra-angulaire, pr=processus rétro-articulaire.

**Figure 30.** a) prise de mesures par le logiciel Zeiss Zen 2.3 lite après calibrage. b) prise de mesures par le logiciel Digimizer.

**Figure 31.** Étapes de formation et d'altération d'un assemblage osseux, de la biocénose à l'échantillon fossile récolté (d'après Andrews, 1990, traduit de l'anglais par Laroulandie, 2000).

**Figure 32.** Schémas de l'humérus, de l'ulna, du fémur et du tibia (de gauche à droite) illustrant les modèles de fragmentation utilisés dans ce travail, selon Andrews (1990).

**Figure 33.** Effets de la digestion sur les incisives de rongeurs en fonction du degré d'intensité (tiré de Stoetzel, 2009 d'après Fernández-Jalvo et Andrews, 1992).

**Figure 34.** Modifications de surface des molaires d'arvicolinés, muridés et soricidés en fonction de l'intensité de la digestion (Fernandez-Jalvo *et al*., 2016, modifié d'après Stoetzel, 2009).

**Figure 35.** Effets de la digestion sur les têtes fémorales de rongeurs en fonction du degré d'intensité (d'après Stoetzel, 2009).

**Figure 36.** *Lemniscomys barbarus* : molaire inférieure droite (IA22-M15-128-*MSA*-OI), vue occlusale.

**Figure 37.** *Mus* cf. *spretus* : a) $M^1$ droite (IA22-N14-124-*MSA*-OI), b) mandibule gauche avec $M_1$ et $M_2$ (IA15-M11-80-*MSA*-OS), c) mandibule gauche avec $M_1$ et $M_2$ (IA 14-P13-73-*MSA*-OS).

**Figure 38.** Représentation graphique bivariée (Longueur moyenne x largeur moyenne) des premières molaires inférieures et supérieures de *Mus* actuels et fossiles. Abréviations : IA-*OS-MSA* (= Ifri n'Ammar- Occupation supérieure du *Middle Stone Age*) ; IA-OI-*MSA* (= Ifri n'Ammar-occupation inférieure du *Middle Stone Age*) ; EH2 (= El Harhoura 2) ; J.Irhoud (= Jbel Irhoud) ; DK (= Doukkala) ; KEB (=Kehf el Baroud). Références : voir Tableaux 14 et 15.

**Figure 39.** Exemples de premières molaires de *Gerbillus campestris* d'Ifri n'Ammar.

Molaires supérieures : a) $M^1$ gauche (IA21-O14-119) ; b) $M^1$ gauche (IA15-Q15-8-*LSA*) ; c) $M^1$ gauche (IA03-K12-36-*MSA*-OS). Molaires inférieures : d) $M_1$ droite (IA13-O14-67-*MSA*-OS) ; $M_1$ gauche (IA17-N13-82-*MSA*-OS), $M_1$ droite (IA13-O13-65-*MSA*-OS).

**Figure 40.** Représentation graphique bivariés (Longueur moyenne x largeur moyenne) des premières molaires inférieures et supérieures de *Gerbillus*/*Dipodillus* actuels et fossiles. Abréviations : IA-*LSA* (= Ifri n'Ammar- *Later Stone Age*) ; IA-OS-*MSA* (= Ifri n'Ammar-occupation supérieure *Middle Stone Age)* ; IA-OI-*MSA* (= Ifri n'Ammar-occupation inférieure *Middle Stone Age*) ; EH2 (= El Harhoura 2) ; OH-1 (= Oulad Hamida 1) ; TH-1 (= Thomas 1).

**Figure 41.** Exemples de la dentition supérieure et inférieure de *Meriones shawii/grandis* d'Ifri n'Ammar. a) maxillaire gauche avec $M^1$ et $M^2$ (IA10-N13-26-*LSA*) ; b) maxillaire gauche avec $M^1$ et $M^2$ (IA17-O14-85-*MSA*) ; c) mandibule gauche avec $M_1$ et $M_2$ (IA -H13-17- *LSA*) ; d) mandibule droite avec $M_1$ et $M_2$ (IA13-O14-67-*MSA*-OS) ; e) $M_1$ gauche (IA17-O14-83-*MSA-OS*) ; f) $M_1$ droite brûlée (IA04-K13-58-*MSA-OI*).

**Figure 42.** *Meriones* : Représentation graphique (longueur moyenne x largeur moyenne) des premières molaires inférieures et supérieures. (*LSA= Later Stone Age*, *MSA*.OS=occupation supérieure du *Middle Stone Age* ; *MSA*.OI=occupation inférieure du *Middle Stone Age* ; *LSA*= *Later Stone Age* ; IA=Ifri n'Ammar ; IB= Ifri el Baroud ; EH1=El Harhoura 1 ; EH2: El Harhoura 2 ; Th1=Thomas 1 ; J. Irhoud=Jbel Irhoud ; S.A.2=Sidi Abderrahman 2 ; GDR=Grotte des Rhinocéros).

**Figure 43.** *Meriones* : « Box Plot » des mesures de la longueur et de la largeur des premières molaires supérieures et inférieures de *M. Shawii/grandis* d'Ifri n'Ammar (axe des ordonnées : Lm1.IA.*MSA*.OI= longueur des molaires de l'occupation inférieure du *Middle Stone Age* d'Ifri n'Ammar ; Lm1.IA.*MSA*.OS = longueur des molaires de l'occupation supérieure du *Middle Stone Age* d'Ifri n'Ammar ; Lm1.IA.*LSA*= longueur des molaires de l'occupation du *Later Stone Age* d'Ifri n'Ammar).

**Figure 44.** *Meriones* .sp. cf. *M. libycus* : $M_1$ droite (IA14-N12-71-*MSA*-OS), vue occlusale.

**Figure 45.** *Jaculus* cf. *orientalis* d'Ifri n'Ammar. Maxillaire gauche avec $M^1$ et $M^2$ (IA15-P15-77-*MSA*-OS).

**Figure 46.** Représentation graphique des dimensions de la $M^1$ de *Jaculus* d'Ifri n'Ammar, comparées à celles de *Jaculus* d'El Harhoura 2 et actuels du Maghreb (d'après Stoetzel, 2009. Les formes actuelles de *Jaculus* sont représentées dans le graphique par leur moyenne).

**Figure 47.** Exemples des restes dentaires *d'Atlantoxerus getulus* d'Ifri n'Ammar. a) maxillaire gauche avec rangée dentaire $P^3$-$M^3$ (IA- G19-18- *LSA*) ; b) maxillaire gauche avec alvéole de $P^3$ et rangée dentaire $P^4$-$M^3$ (IA03-K13-39, *MSA*-OS) ; c) $M^1$ gauche (IA22-N14-124, *MSA*-OI) ; d) maxillaire d'un jeune individu avec $D^4$ et $M^1$ (IA20-O14-99, *MSA*-OS) ; e) mandibule droite avec rangée dentaire $P_4$-$M_3$ (IA-20- *LSA*) ; f) mandibule droite avec rangée dentaire $P_4$-$M_3$ (IA17-M15-84- *MSA*-OS).

**Figure 48.** Quelques éléments osseux d'*Atlantoxerus getulus*. a et b) calcanéum (IA13-O14-62-*MSA*-OS), vues dorsale (a) et plantaire (b), b) extrémité distale d'humérus (IA17-P15-86-*MSA*-OS): vue antérieure. Abréviations d'après Ginot *et al*., 2016, c : col ; fcc : facette calcanéo-cuboïde ; fe : facette « ectale » ; pp : processus péronéal ; tc : tubérosité du calcanéum ; tpa : tubercule plantaire antérieur ; st : sustentaculum tali.

**Figure 49.** Graphiques (Longueur x largeur en mm) des premières molaires supérieures ($M^1$) et inférieures ($M_1$) d'*Atlantoxerus getulus* d'Ifri n'Ammar et d'Ifri el Baroud et d'*Atlantoxerus getulus et* d'*Euxerus erythropus* actuels.

**Figure 50.** Représentation graphique des dimensions des séries supérieures et inférieures d'*Atlantoxerus getulus* d'Ifri n'Ammar et d'Ifri el Baroud et d'*Atlantoxerus getulus et* d'*Euxerus erythropus* actuels.

**Figure 51.** *Eliomys* d'Ifri n'Ammar (*MSA*-OI): a) molaire supérieure droite (IA03-K14-57), b) molaire supérieure droite (IA22-N14-121), c) molaire inférieure gauche (A22-O14-124), c) mandibule gauche, face latérale (A20-O12-98).

**Figure 52.** Exemples de restes de *Ctenodactylus gundi (MSA*-OS*)*. 1) série ($M^1$-$M^3$) de dents supérieures gauches (IA03-K15-41b), vue occlusale ; 2) série ($M_1$-$M_3$) de dents inférieures

droites (IA20-M15-102) avec l' alvéole de $P_4$ ou $dp_4$ , vue occlusale ; 3) humérus (IA20-M13-98), vues latérale et médiale ; 4) ulna (IA18-P14-43), vues latérale et médiale ; 5) fémur (IA20-P15-101), vues antérieure et postérieure (pointillés sur la photo indiquant une cassure de la tubérosité deltoïdienne) ; 6) talus (IA12-47), vue dorsale (a) et vue plantaire (b) ; 7) calcanéum (IA12-P13-45), vue dorsale (a) et vue plantaire (b). Photos 3, 4, 5: M. El Radi, INSAP, Maroc).

**Figure 53.** *Hystrix* cf. *cristata* : molaire d'Ifri n'Ammar, vue occlusale.

**Figure 54.** Quelques caractères distinctifs des éléments osseux de *Lepus* cf.*capensis* d'Ifri n'Ammar. a) $P_3$ droite (IA12-O13-45-*MSA*-OS), vue occlusale ; b) Scapula, vue ventrale (IA13-N12-68-*MSA*-OS) ; c) extrémité distale de l'humérus droit, vue crâniale (IA21-P14-112-*MSA*-OI) ; d) extrémité distale de tibia (IA17-L12-83- *MSA*-OS), vue caudale. Terminologie dentaire de la $P_3$ d'après Callou (1997) ; ant.l : antéroconide lingual ; ant.v : antéroconide vestibulaire ; antf : antéroflexide ; pr : protoconide ; hyp : hypoconide ; ent : entoconide.

**Figure 55.** Représentation graphique des $P_3$ inférieures de *Lepus* et d'*Oryctolagus* selon les DMD et DVL, DMD= diamètre mésio-distal, DVL=diamètre vestibulo-lingual.

**Figure 56.** Quelques restes dentaires de *Crocidura* cf. *russula* d'Ifri n'Ammar. a) mandibule gauche (IA03-K14-47-*MSA*-OS), vue labiale ; b) mandibule droite (IA03-K12-36-*MSA*-OS) ; c et d) incisive inférieure (IA03-K12-36-*MSA*-OS), vues labiale (c) et linguale (d) ; e et f) incisive supérieure (IA03-K12-35-*MSA*-OS), vues linguale (e) et labiale (f) ; g et h) $P^4$ gauche (IA2021-P14-113-*MSA*-OI), vues labiale (g) et occlusale (h) ; i) $M^1$ gauche (IA21-P14-113-*MSA*-OI), vue occlusale.

**Figure 57.** *Atelerix* : maxillaire gauche (IA09-O16-3-*LSA)*, vues latérale (a) et médiale (b) ; mandibule gauche (IA03-I13-20-*LSA*), vues latérale (c) et médiale (d).

**Figure 58.** Quelques restes dentaires de *Petrosaltator rozeti* d'Ifri n'Ammar.(a, b, e : vue occlusale ; c, d : vue latérale). a) Maxillaire droit avec $P^2$ et $P^3$ (IA-O14-71-*MSA*-OS) ; b) maxillaire droit avec $P^4$ (IA-O13-79-*MSA*-OS) ; c) mandibule gauche avec $P_4$ (IA-P15-86-*MSA*-OS) ; d, e) mandibule droite avec $M_1$ et $M_2$ (IA-O13-98-*MSA*-OS).

**Figure 59.** Chiroptera indet. : Incisive supérieure.

**Figure 60.** Représentation en nombre de restes des petits mammifères d'Ifri n'Ammar : *LSA* et *MSA* (OS et OI).

**Figure 61.** Bufonidae : a, b, c et e) vertèbre dorsale (IA13-N12-68-*MSA*-OS), vues dorsale, ventrale, antérieure et postérieure ; e, f et g) vertèbre dorsale (IA-15-8-*LSA*), vues dorsale, ventrale et postérieure. Abréviations d'après Bailon, 1991 : c, centrum ; cd, condyle ; ct, cotyle ; n, neurépine ; pr, processus transverse ; prz, prézygapophyse ; ptz, postzygapophyse.

**Figure 62.** Bufonidae : a et b) urostyle IA-N13-21-*LSA*, vues latérale gauche (a) et antérieure (b) ; c) urostyle IA-Q12-26-*LSA*, vue antérieure. Abréviations d'après Oulad Sabar & Michel, 1996 : c : cotyle ; cd, *crista dorsalis* ; cn : canal neural ; pc : *pars cylindriformis*.

**Figure 63.** Anura : Quelques restes osseux. *Sclerophrys mauritanica* : a) humérus gauche mâle (IA17-M12-82-*MSA*-OS), vue ventrale ; d) Radio-ulna droit, vue médiale (IA21-P15-119-*MSA*-OI) ; e) ilion gauche (IA21 -19-LSA), vue latérale ; f) ilion gauche (IA12-N14-56-*MSA*-

OS), vu e latérale. Anura indet. : b) Humérus droit femelle, vue ventrale (IA03-K14-60- *MSA*-OI) ; c) humérus gauche mâle (IA18-M15-90-*MSA*-OS), vue ventrale. Abréviations d'après Bailon, 1991 : **humérus**= cd, condyle ; cm, crête mésiale ; cpv, crête paraventrale ; cr, crête radiale ; cv, crête ventrale ; d, diaphyse ; er, épicondyle radial ; eu, épicondyle ulnaire ; fc, fosse cubitale ; **radio-ulna**= r, radius ; u, ulna ; **ilion** = a, acetabulum ; fs, fosse supracétabulaire ; fp, fosse préacétabulaire ; pas, pars ascendens ; pds, pars descendens ; ts, tubérosité supérieure.

**Figure 64.** Quelques éléments osseux de *Testudo graeca* d'Ifri n'Ammar. a et b) plaque nucale (IA01-K14-14-*LSA*), vues dorsale (a) et ventrale (b) ; c) xiphiplastron gauche (IA01-H14-4-*LSA*) , vue ventrale ; d et e) périphérique 1 gauche (IA01-H14-4-*LSA*), vues dorsale (d) et médiale (e) ; f) scapula gauche (IA09-P14-18-*LSA*), vue latérale ; g, h et i) humérus droit (IA02-H12-28-*MSA*-OS), vues latérale (g), dorsale (h) et ventrale (i) ; j et k) fémur gauche (IA20-M17-107- *MSA*-OI), vues latérale (j) et ventrale (k).

**Figure 65.** *Trogonophis wiegmanni (MSA-OI*) : a, b et c) prémaxillaire (IA22-O15-120), vues dorsale (a), latérale droite (b) et ventrale (c), d et e) maxillaire gauche (IA23-P14-123), vues latérale (c) et médiale(e). Abréviations d'après Bailon (1991) et Gans & Montero (2008), fm : foramen maxillaire ; pf : processus frontal ; pn : processus nasal ; pp : processus prémaxillaire.

**Figure 66.** *Trogonophis wiegmanni (MSA- OI*) : a et b) dentaire droit (IA21-O14-119), vues médiale (a) et latérale (b) ; c) dentaire gauche (IA03- K13-56), vue médiale (c) ; d et e) vertèbre dorsale (IA22-M14-125), vues ventrale (d) et dorsale (e). Abréviations d'après Bailon (1991) et Gans & Montero (2008), dentaire= cm : canal de Meckel ; fd : foramens dentaires ; fm : foramen mandibulaire ; sm : symphyse mandibulaire ; vertèbre= c : centrum ; cd : condyle ; ct : cotyle ; n : neurépine ; prz : prézygapophyse ; ptz : postzygapophyse ; sy : synapophyse.

**Figure 67.** *Chamaeleo chamaeleon*: a et b) maxillaire droit (IA22-O14-122-*MSA*-OI), vues latérale (a) et médiale (b) ; c et d) maxillaire droit (IA22-N15-125- *MSA*-OI), vues latérale (c) et médiale (d) ; e, f et g) vertèbre dorsale (IA22-O14-122- *MSA*-OI ), vues dorsale (e), ventrale (f) et latérale droite (g). Abréviations d'après Villa & Delfino (2019) et Bailon (1991), maxillaire = fl : foramen labial, pda : processus dorsal antérieur, ppm : processus prémaxillaire ; r : rainure ; vertèbre= cd : condyle, c : centrum, ct : cotyle ; ne : neurépine, prz : prézygapophyse, ptz : postzygapophyse, syn : synapophyse.

**Article : Mouhsine, T., Amani, F., Mikdad, A. (2022). *Agama bibronii* (sauria : agamidae) et *Chamaeleo chamaeleon* (sauria : chamaeleonidae) d'ifri n'Ammar (rif oriental, Maroc). *Quaternaire*, 33 (3), 151-168. https://doi.org/10.4000/quaternaire.16948.**

**Figure 1.** Le site d'Ifri n'Ammar au nord-est du Maroc. 1) Carte de localisation ; 2) photo de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar (cliché : A. Mikdad, INSAP, Maroc) ; 3) séquence stratigraphique d'Ifri n'Ammar (modifiée d'après Nami & Moser, 2010 ; Richter *et al*., 2010) avec la position stratigraphique et chronologique des restes fossiles étudiés d'Agamidae et de Chamaeleonidae ( ___: présence certaine ; - - - : présence incertaine).

**Figure 2.** *Agama bibronii* d'Ifri n'Ammar. 1) maxillaire gauche (IA13-P13-68), vues latérale (1a) et médiale (1b) ; 2) fragment de maxillaire droit (IA14-O14-73), vues latérale (2a) et médiale (2b) ; 3) dentaire gauche (IA14-O14-82), vues latérale (3a) et médiale (3b) ; 4) dentaire gauche (IA13-P13-67), vues latérale (4a) et médiale (4b) ; 5) dentaire droit (IA12-O13-56), vues latérale (5a) et médiale (5b). Abréviations : cme,

canal de Meckel ; crd, crête dentaire ; fl, foramen labial ; lh, lame horizontale ; pa, processus angulaire ; pc, processus coronoïde ; pf, processus facial ; pp, processus postérieur ; ppm, processus prémaxillaire ; si, sillon interdentaire ; sm, symphyse mandibulaire ; ssa, sinus supra-angulaire. Echelles = 2 mm.

**Figure 3.** *Agama bibronii* d'Ifri n'Ammar. 1) Vertèbre caudale (IA03-K12-37), vues dorsale (1a), ventrale (1b) et latérale (1c). Abréviations : cd, condyle ; ch, carène hémale ; ct, cotyle ; prz, prézygapophyse ; ptz, postzygapophyse. Echelles = 2 mm.

**Figure 4.** *Chamaeleo chamaeleon* d'Ifri n'Ammar. 1) préfrontal droit (IA13-P13-65), vues dorsale (1a), ventrale (1b) et latérale (1c) ; 2) préfrontal gauche (IA17-O15-82), vues dorsale (2a) et ventrale (2b) ; 3) postorbitofrontal gauche (IA13-P14-61), vues latérale (3a) et médiale (3b) ; 4) postorbitofrontal gauche (IA13-P14-62), vue latérale ; 5) maxil laire droit (IA12-P13-49), vues latérale (5a) et médiale (5b) ; 6) maxillaire gauche (IA13-P14-67), vues latérale (6a) et médiale (6b) ; 7) fragment de maxillaire gauche (IA03-K12-35), vues latérale (7a) et médiale (7b) ; 8) dentaire gauche (IA13-N12-62), vues latérale (8a) et médiale (8b) ; 9) dentaire gauche (IA13-P14-62), vues latérale (9a) et médiale (9b) ; 10) dentaire gauche (IA17-N14-83), vues latérale (10a) et médiale (10b) ; 11) dentaire gauche (IA18-N14-96), vues latérale (11a) et médiale (11b). Abréviations : fi, foramen intramandibulaire ; fl, foramen labial ; pda, processus dorsal antérieur ; pf, processus facial ; pl, processus latéral ; ppm, processus prémaxillaire ; r, rainure. Echelles = 2 mm.

**Figure 5.** *Chamaeleo chamaeleon* d'Ifri n'Ammar. 1) vertèbre dorsale (IA15-P15-80), vue dorsale ; 2) vertèbre dorsale (IA-H15-73), vues ventrale (2a) et latérale (2b). Abréviations : cd, condyle ; ch, carène hémale ; ct, cotyle ; ne, neurépine ; prz, prézygapophyse ; ptz, postzygapophyse ; syn, synapophyse. Echelles = 2mm.

**Figure 6.** Quelques exemples d'altérations observées sur les restes d'*Agama bibronii* et de *Chamaeleo chamaeleon* d'Ifri n'Ammar. 1) traces de digestion sur un dentaire d'*Agama bibronii* (IA13-P13-67) ; 2) traces de digestion sur une vertèbre caudale d'*Agama bibronii* (IA17-O14 83) ; 3) traces de digestion sur un dentaire d'*Agama bibronii* (IA13-N13-66) ; 4) traces de digestion sur une vertèbre caudale d'*Agama bibronii* (IA17 O14-83) ; 5) traces de digestion sur une vertèbre dorsale de *Chamaeleo chamaeleon* (IA12-O13-50) ; 6) traces de racines sur un dentaire de *Chamaeleo chamaeleon* (IA18-N14-96). Echelles = 2 mm.

**Figure 68.** *Timon tingitanus* : neurocrâne. a, b) vues antérieure et latérale gauche du neurocrâne IA13-P14-68 (MSA-OS) ; c) vue postérieure du neurocrâne IA13-P15-65 (MSA-OS) ; d) vue dorsale du neurocrâne IA13-N13-83 (MSA-OS) ; e) vue ventrale du neurocrâne IA13-N12-68 (MSA-OS). Abréviations d'après Bailon (1991) et Villa & Delfino (2019): **b, basioccipital** ; co : condyle occipital ; cp : crête prootique ; cs : crête supraoccipitale ; fa : foramen abducens ; ff : foramen facial ; fo : *fenestra ovalis* ; fma : foramen magnum ; fv : foramen vague ; ip : incisure prootique ; rst : *recessus Scalae tympani* ; **o, otooccipital** ; oacv : ouverture antérieure du canal vidien ; opcv : ouverture postérieure du canal vidien **p : prootique** ; pa : processus alar ; pas : processus *ascendens* ; pb : processus basiptérygoide ; pbo : processus basioccipital ; ppa : processus paroccipital ; **sp ; sphénoïde** ; **su : supraoccipital.**

**Figure 69.** *Timon tangitanus* : Frontal (IA03-I14-38-*MSA*-OS), vues dorsale (a) et ventrale (b)**.** Frontal droit (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vues dorsale (c) et ventrale (d). Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019), si : *sulcus interfacialis* ; cc : *crista cranii*.

**Figure 70.** Lacertidae sp. cf. *Timon tingitanus* : maxillaire gauche (IA17- O13- 83-*MSA*-OS) Vues latérale (a) et médiale (b). Maxillaire droit (IA13-N12-65-*MSA*-OS), vue latérale (c). Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019) : c : crête ; ep : étagère palatine ; pal : processus antéro-labial ; pam : processus antéro-médial ; pf : processus facial ; pp : processus postérieur ; ppa : processus prémaxillaire antérieur ; pjp : projection postéro-dorsal.

**Figure 71.** Lacertidae indéterminé : dentaire droit (IA03- K12- 37-*MSA*-OS), vues médiale (a) et labiale (b). Abréviations (d'après Bailon, 1991 et Villa & Delfino, 2019), cm : canal de Meckel ; fl : foramens labiaux ; lh : lame horizontale ; smd : symphyse mandibulaire.

**Figure 72.** Prémaxillaire (IA03-O14-83-*MSA*-OS) de Lacertidae (*Podarcis* sp.?). a) vue antérieure, b) vue latérale droite. Abréviations d'après Villa & Delfino (2019), anp : processus nasal ascendant.

**Figure 73.** Quelques éléments de Lacertidae d'Ifri n'Ammar : a et b) frontal (IA21-P14-113-*MSA*-OI), vues dorsale (a) et ventrale (b) ; c et d) jugal droit (IA23-escargotière-*LSA*), vues latérale (c) et médiale (d) ; e et f) ptérygoïde gauche (IA10-25-*LSA*-couche rouge), vues dorsale (e) et ventrale (f). Abréviations d'après Villa & Delfino (2019) et Čerňansky & Syromyatnikova (2019), c : crête ; cc : *crista cranii* ; d : dentition ; fc : fosse collumellae ; pc : processus os carré ; pcj : processus carré-jugal ; pe : processus ectoptérygoide ; ppd : processus postéro-dorsal ; si : *sulcus interfacialis*.

**Figure 74.** *Timon tingitanus* : os carré gauche (IA 18-N13-89-*MSA*-OS), vues antérieure (a), postérieure (b) et médiale (c). Lacertidae spp. : Os carré (IA10-22-*LSA*), vues postérieure (d) et médiale (e). Abréviations d'après Bailon, 1991 et Villa & Delfino, 2019, cc : condyle céphalique ; ct : crête tympanique ; cm : condyle mandibulaire ; cp/p : crête postérieure ou pilier ; cpt : crête ptérygoïde ; fc : foramen du carré ; ft : fosse tympanique ; fm : foramen médiale ; pa : plateforme antérieure.

**Figure 75.** Lacertidae : coronoïde droit (IA22-O14-122-*MSA*-OI), vues latérale (a) et médiale (b). Abréviations d'après Villa & Delfino, 2019, pam : processus antéro-médial ; pc : processus coronoïde ; pja : projection antérieure du processus antéro-médial ; pl : processus labial ; pp : processus postérieur ; ppm : processus postéro-médial.

**Figure 76.** Lacertidae : vertèbre dorsale (IA17-M13-86-*MSA*-OS). Vues dorsale (a), latérale gauche (b) et ventrale (c). Abréviations d'après Bailon (1991), ch : caréne hèmale ; cd : condyle ; ct : cotyle ; n : neurépine ; pp : pointe postérieure ; prz : pré-zygapophyse ; ptz : post-zygapophyse ; pz : pseudo-zygosphène ; sy : synapophyse.

**Figure 77.** a) Extrémité distale d'humérus (IA21-P14-113-*MSA*-OI), vue antérieure, b) pelvis gauche (IA15-M12-78-*MSA*-OS). Abréviations d'après Bailon (1991) et Stoetzel (2009), humérus = cr : condyle radial ; cu : condyle ulnaire ; e : ectépicondyle ; fe : foramen ectépicondylen ; pelvis = ca : cavité acétabulaire ; i : ilion ; pi : pointe iliaque.

**Figure 78.** *Eumeces* : dentaire gauche (IA13-N12-65- *MSA*-OS). a) vue médiale, b) vue labiale.

**Figure 79.** *Chalcides ocellatus* : neurocrâne. a, b, d, e) vues antérieure, latérale droite, dorsale et ventrale du neurocâne IA17-P15-84-*MSA*-OS, c) vue postérieure du neurocrâne IA15-O14-79- *MSA*-OS. Abréviations : **b, basioccipital** ; ci : *crista interfenestralis* ; co : condyle occipital ; cp : crête prootique ; cs : crête supraoccipitale ; ff : foramen facial ; fh : foramen

hypoglosse ; fo : *fenestra ovalis* ; fma : foramen magnum ; fv : foramen vague ; ip : incisure prootique ; rst : *recessus Scalae tympani* ; **o, otooccipital** ; oacv : ouverture antérieure du canal vidien ; **p : prootique** ; pas : processus *ascendens* ; pb : processus basiptérygoide ; pbo : processus basioccipital ; ppa : processus paroccipital ; **sp ; sphénoïde** ; st : sella turcica, **su : supraoccipital**. Nomenclature des différentes parties du neurocrâne d'après Villa & Delfino, 2019).

**Figure 80.** *Chalcides* sp. : Prémaxillaire gauche (IA 03- K13- 46-*MSA*-OS). Vues antérieure (a), postérieure (b), dorsale (c) et latérale (d).

**Figure 81.** *Chalcides* sp. : Maxillaire droit (IA03-K12-35-*MSA*-OS), vues latérale (a) et médiale (b). Maxillaire gauche (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vue dorsale (c). *Chalcides ocellatus* : maxillaire gauche (IA 03-K12-36-*MSA*-OS), vue médiale (d). Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019), ep : étagère palatine ; fvn : foramen voméronasal ; fl : foramens labiaux ; pal : processus antéro-labial ; pam : processus antéro-médial ; pf : processus facial ; pp : processus postérieur ; ppa : processus prémaxillaire antérieur.

**Figure 82.** *Chalcides ocellatus* : dentaire droit (IA17-L12-83, *MSA*- OS), vues médiale (a) et latérale (b). *Chalcides* sp. Dentaire droit (IA10- 24 - *LSA*), vues médiale (c) et latérale (d). Abréviations (d'après Bailon, 1991 et Villa & Delfino, 2019), cm : canal de Meckel ; fl : foramens labiaux ; lh : lame horizontale ; pi : processus inférieur ; ps : processus supérieur ; smd : symphyse mandibulaire.

**Figure 83**.*Chalcides ocellatus* : os composés (surangulaire, préarticulaire et articulaire) droits (IA11-P15-31), vues médiale (a), latérale (b) et dorsale (c). Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019), af : adductor fossa, ar : articulaire, ca : condyle de l'articulaire, ct : crête tympanique, fct : foramen pour la corde du tympan, fsa : foramen supraangulaire antérieur, fsp : foramen supraangulaire postérieur, pra : préarticulare, rap : processus rétroarticulaire, sa : surangulaire.

**Figure 84.** Scincidae : palatin droit (IA03-K12-35, *MSA*- OS), vues dorsal (a) et ventral (c) ; palatin gauche (IA03-K14-51, *MSA*-OI), vues dorsale (b) et ventrale (d). Abréviations (d'après Bailon, 1991 et Villa & Delfino, 2019), sap : surface articulaire pour le ptérygoïde.

**Figure 85.** *Chalcides ocellatus* : Ptérygoïde gauche (IA22-O14-124-*MSA*-OI), vues dorsale (a) et ventrale (b). Abréviations (d'après Villa & Delfino, 2019), pa : aile du ptérygoïde ; pp : processus palatin ; fc : fosse collumellae.

**Figure 86.** *Chalcides* : vertèbre dorsale (IA03-K12-36-*MSA*-OS), vues ventrale (a) et postérieure (b) ; c : pelvis (IA10-25- *LSA*), vue latérale.

**Figure 87.** Gecko indéterminé : a) prémaxillaire (IA03-K12-36-*MSA*-OS), vue postérieure (a) ; b et c) maxillaire droit (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vues médiale (b) et latérale (c) ; d et e) frontal (IA57-K14-57-*MSA*-OI), vues dorsale (d) et ventrale (e) ; f, g et h) frontal (IA22-N14-124-*MSA*-OI), vues dorsale (a), ventrale (g) et latérale droite (h). Abréviations d'après Villa *et al*., 2018, cc: *crista cranii*, pna: processus nasal ascendant, ppl: processus postéro-latéral, samp: surface d'articulation avec le maxillaire et le préfrontal.

**Figure 88.** Gecko indéterminé : dentaire gauche (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vues médiale (a) et latérale (b) ; dentaire droit (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vue médiale (c) ; dentaire gauche (IA03-

K13-46-*MSA*-OI), vue médiale. Abréviations d'après Bailon, 1991 ; pc : processus coronoïde, ic : incisure coronoïde.

**Figure 89.** Gecko indéterminé : a et b) vertèbre (IA21-P14-113-*MSA*-OI), vues dorsale (a) et latérale gauche (b) ; c) pelvis (IA21-N14-118-*MSA*-OI). Abréviations d'après Stoetzel, 2009 ; ad : aile dorsale.

**Figure 90.** Sauria : a) fémur gauche (IA17-N14-82-*MSA*-OS) de Lacertidae ou de Scincidade, extrémité proximale, en vue antérieure, b) vertèbre sacrée (IA03-K13-42-*MSA*-OS) en vue ventrale. Abréviations d'après Stoetzel (2009), fi: fosse inter-trochantérienne ; ti: trochanter inférieur ; ts: trochanter supérieur.

**Figure 91.** *Eryx* sp. *Eryx jaculus* : vertèbre dorsale (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vues dorsale (a), ventrale (b), postérieure (c) et antérieure (d). Abréviations d'après Bailon, 1991 ; cd : condyle, ch : carène hémale ; ct : cotyle, d : diapophyse ; nc : canal neural, p : parapophyse, po : post-zygapophyse, poa : surface articulaire post-zygapophysaire, pra : surface articulaire pré-zygapophysaire, pr : pré-zygapophyse, sf : foramen subcentral, z : zygosphène.

**Figure 92.** *Coronella girondica :* vertèbre dorsale (IA17-O14-83-*MSA*-OS), vues dorsale (a), ventrale (b), antérieure (c) et postérieure (d).

**Figure 93.** *Hemorrhois hippocrepis* : Articulaire gauche (IA22-M15-128-*MSA*-OI), vues latérale (a) et médiale (b). Vertèbre dorsale (IA03-K12-36-*MSA*-OS), vues dorsale (c), ventrale (d), latérale gauche (e), antérieure (f) et postérieure (g). Abréviations d'après Bailon, 1991 ; ch : carène hémale ; cl : crête latérale ; cm : crête médiale ; csa : crête supraangulaire ; fm : fosse mandibulaire ; pr : processus rétroarticulaire ; prp: processus pré-zygapophysaire.

**Figure 94.** *Natrix* : vertèbre dorsale (IA10-26-*LSA*-couche rouge), vues antérieure (a), latérale droite (b) et postérieure (c) ; vertèbre dorsale (IA13-P14-67-*MSA*-OS), vues antérieure (d), latérale droite (e) et postérieure (f). Abréviations d'après Bailon (1991), h : hypapohyse, pd : paradiapophyse, pp : processus parapophysaire.

**Figure 95.** *Malpolon monspessulanus* : articulaire gauche (IA14-P14-66-*MSA*-OS), vues latérale (a) et médiale (b). Vertèbre dorsale (IA17-O14-82-*MSA*-OS), vues dorsale (c), ventrale (d), antérieure (e) et postérieure (f) ; Abréviations d'après Bailon, 1991 ; csa : crête supraangulaire, fm : fosse mandibulaire, cl : crête latérale, cm : crête médiale, pr : processus rétroarticulaire.

**Figure 96.** *Vipera sp* : vertèbre dorsale (IA03-K12-37-*MSA*-OS), vues dorsale (a), ventrale (b), antérieure (c), latérale (d) et postérieure (e). Abréviations d'après Bailon, 1991 ; cd : condyle, ct : cotyle, cn : canal neural, d : diapophyse, h : hypapophyse, p : parapophyse, po : post-zygapophyse, poa : surface articulaire post-zygapophysaire, pra : surface articulaire prézygapophysaire, prp : processus prézygapophysaire.

**Figure 97.** *Daboia mauritanica* : vertèbre (IA17-N13-82- *MSA*-OS), vues dorsale (a), ventrale (b), antérieure (c), latérale droite (d) et postérieure (e). Abréviations d'après Bailon, 1991 ; ct : cotyle, h : hypapophyse, pp : processus parapophysaires, prp : processus prézygapophysaire, z : zygosphène.

**Figure 98.** Proportions relatives des différents groupes de l'herpétofaune pour l'ensemble du matériel d'Ifri n'Ammar (*LSA* et *MSA*), en Nombre de Restes (NR).

**Figure 99.** Proportions relatives des différents taxons de sauriens pour l'ensemble du matériel d'Ifri n'Ammar (*LSA* et *MSA*), en Nombre de Restes (NR) et en Nombre Minimum d'Individus (NMI).

**Figure 100.** Proportions relatives des différents taxons de serpents pour l'ensemble du matériel d'Ifri n'Ammar (*LSA* et *MSA*), en Nombre de Restes (NR).

**Figure 101.** Ifri n'Ammar : proportion relative des grands groupes de petits vertébrés de l'unité OS du *Middle Stone Age* d'après le Nombre de Restes (NR).

**Figure 102.** Ifri n'ammar : proportion relative des goundis par rapport aux autres espèces de petits mammifères dans l'unité OS du *Middle Stone Age* d'après le nombre de restes (NR).

**Figure 103.** Ifri n'Ammar : proportion relative des différentes espèces de petits mammifères dans l'unité *MSA*-OS, sur la base du nombre minimum d'individus/NMI, en fonction des seuls restes dentaires.

**Figure 104.** Ifri n'Ammar : proportion relative des grands groupes fauniques de l'unité OI du *Middle Stone Age* d'après le Nombre de Restes (NR).

**Figure 105.** Comparaison des profils de représentation anatomique des restes de micromammifères des unités OS et OI.

**Figure 106.** Profils des pourcentages de représentation des éléments squelettiques des petits mammifères des unités OS (avec les restes de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlantoxerus getulus)* et OI (*MSA*) d'Ifri n'Ammar et de micromammifères issus de coprocoenoses de plusieurs prédateurs actuels (Andrews, 1990 ; Denys et Mahboubi, 1992 ; Souttou *et al* , 2012).

**Figure 107.** Représentation des éléments anatomiques de *Ctenodactylus gundi* et des assemblages de micromammifères des unités OS et OI (*MSA*) en fonction des catégories établies par Voorhies (d'après Dodson, 1973 et Korth, 1979).

**Figure 108.** Comparaison des profils de représentation anatomique des restes de lagomorphes des unités OS et OI de l'abri Ifri n'Ammar.

**Figure 109.** Degré de fragmentation des os longs de micromammifères (humérus, ulna, fémur, tibia) dans les unités OS et OI d'Ifri n'Ammar, comparé à celui observé chez différents prédateurs (rapaces nocturnes, rapaces diurnes et carnivores). Références : voir tableau 87.

**Figure 110.** Exemples des traces de digestion sur des incisives et des molaires des petits mammifères des niveaux *MSA* d'Ifri n'Ammar. a) Incisive supérieure de gerbillidé (IA03-K12-38-*MSA*-OS), absence de digestion ; b) incisive inférieure de *Meriones* (IA13-O12-60- *MSA*-OS), digestion légère ; c) incisive inférieure (IA03-K12-36- *MSA*-OS), digestion forte ; d) $M_1$ gauche de *Meriones* (IA13-O12-62- *MSA*-OS), Digestion légère ; e) $M^1$ de G*erbillus campestris* (IA03-K12-36- *MSA*-OS), digestion modérée ; f) $M^1$ de gerbillidé (IA03-K12-36-*MSA*-OS) digestion modérée ; g) mandibule gauche de *Crocidura* (IA22-M14-125-*MSA*-OI), digestion extrême.

**Figure 111.** Exemples de traces de digestion sur les têtes fémorales de rongeurs (*MSA*-OS). a) absence de digestion (IA17-O15-83) ; b) digestion légère (IA13-O14-66) ; c) digestion modérée (IA13-P14-67), d) digestion forte (IA17-N12-62) ; e) digestion extrême (IA15-P14-78).

**Figure 112.** Ifri n'Ammar : Exemples de traces (digestion ou non ?) sur les restes dentaires et osseux de *Ctenodactylus gundi et* d'*Atlantoxerus getulus* (unité *MSA*-OS).

*Ctenodactylus gundi* : a) incisive supérieure sans traces de digestion (IA13-P13-67); b) incisive inférieure sans traces de digestion (IA18-N14-84); c) altération indéterminée sur des molaires inférieures (IA20-O13-99); d) $M^1$ ou $M^2$ avec traces indéterminées (IA03-H12-37); e) os maxillaire (IA14-L12-73), face interne avec amincissement et perforations de la surface corticale de l'os ; f) humérus (IA17-N14-83), digestion forte sur l'extrémité distale ; g) fémur (A20-P15-101), digestion forte ; h) fémur (IA20-O13-98), digestion faible.

*Atlantoxerus getulus* : i) incisive inférieure (IA12-N14-50) sans traces de digestion ; g) altération légère sur incisive inférieure (IA03-K13-37) ; k) mandibule gauche (IA17-M15-84) avec incisive, $P_4$, $M_1$, et $M_2$ sans traces apparente de digestion.

**Figure 113.** Traces de digestion observées sur les ossements de *Lepus* (*MSA*-OS). a) humérus (IA13-O12-61); b) métacarpien I (IA13-O12-61) ; c) calcanéum (IA02-H13-28) ; d) bords fracturés émoussés d'une première phalange (IA12-O12-56).

**Figure 114.** Exemples de traces de prédateurs (rapaces et carnivores) observées sur des os de petits mammifères. a) diaphyse de tibia de rongeur (IA12-P13-55-*MSA*-OS), traces de rognage ; b) métapode de rongeur (IA13-P14-65-*MSA*-OS), perforation et traces de dents d'un petit carnivore ? ; c) diaphyse de tibia de rongeur (IA13-N13-66-*MSA*-OS), cassure biseautée et bords polis ; d) coxal (IA20-O15-102-*MSA*-OS), bords de la cassure polis ; e) perforation sur petite diaphyse d'os (IA22-P15-122-*MSA*-OS).

**Figure 115.** Marques de dents et perforations observées sur les ossements de *Lepus* (*MSA*-OS). a) traces de rognage « *gnawing* » sur l'extrémité distale d'humérus (IA-N13-78-*MSA*-OS) ; b) perforation de la scapula au niveau du bord de la cavité glénoïde (IA17-N12-84-*MSA*-OS) ; c) empreinte et perforation produites par les dents d'un carnivore sur l'illium d'un coxal (IA15-O14-78-*MSA*-OS) ; d) Impacts de dents ? sur un métacarpien I (IA13-O12-68-*MSA*-OS) ; e) perforations sur un métacarpien III (IA03-K14-41-*MSA*-OS).

**Figure 116.** *Atlantoxerus getulus* : Couleur brune de l'extrémité distale d'une incisive supérieure (IA11-P14-31-*MSA*-OS).

**<u>Article</u> : Mouhsine, T., Amani, F., Mikdad, A. (2024). Archaeological evidence of rodent consumption in North Africa: The Middle Stone Age of the rock shelter Ifri n'ammar in northeastern Morocco. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 55, 1-17. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2024.104507.**

**Figure 1.** Le site d'Ifri n'Ammar au nord-est du Maroc.1) Carte de localisation ; 2) photo de l'abri sous roche d'Ifri n'Ammar (cliché : A. Mikdad, INSAP, Maroc) ; 3) séquence stratigraphique d'Ifri n'Ammar (modifiée d'après Nami & Moser, 2010 ; Richter *et al*., 2010) avec la position stratigraphique et chronologique des restes fossiles

étudiés de *Ctenodactylus gundi*. Unité OS correspond à l'occupation supérieure du *MSA* et Unité OI correspond à l'occupation inférieure du *MSA.*

**Figure 2.** Exemples de restes de *Ctenodactylus gundi*. 2) série (M1-M3) de dents supérieures gauches (IA03-K15-41b), vue occlusale ; 2) série (m1-m3) de dents inférieures droites (IA20-M15-102) avec l' alvéole de p4 ou dp4 , vue occlusale ; 3) humérus (IA20-M13-98), vues latérale et médiale ; 4) ulna (IA18-P14-43), vues latérale et médiale ; 5) fémur (IA20-P15-101), vues antérieure et postérieure (pointillés sur la photo indiquant une cassure de la tubérosité deltoïdienne) ; 6) talus (IA12-47), vue dorsale (a) et vue plantaire (b) ; 7) calcanéum (IA12-P13-45), vue dorsale (a) et vue plantaire (b). (Photos 3, 4, 5: M. El Radi, INSAP, Maroc).

**Figure 3.** Ifri n'Ammar : Composition taxonomique dans l'unité OS du *Middle Stone Age* d'après le nombre de restes (NR).

**Figure 4 .** Ifri n'ammar : représentation des petits mammifères dans l'unité OS du *Middle Stone Age* d'après le nombre de restes (NR).

**Figure 5 .** Ifri n'Ammar : Représentation des petits mammifères dans l'unité *MSA*-OS, sur la base du nombre minimum d'individus/MNI, en fonction des seuls restes dentaires.

**Figure 6.** Ifri n'Ammar : Exemples de traces de digestion sur les restes dentaires et osseux de *Ctenodactylus gundi*.

**Figure 7.** *Ctenodactylus gundi :* Nombre des restes avec les marques de découpe (total des éléments analysés= 800), squelette de *C.gundi* femelle d'après Honigs & Greven, 2003).

**Figure 8.** Exemples de marques de découpe sur les restes de Ctenodactylus gundi. 1) Diastème de mandibule (IA02-33a) ; 2) Mandibule (IA18-O15-90), vue latérale ; 3) Mandibule (IA13-P12-65), vue médiale ; 4) Scapula (IA13-O12-61) ; 5) Scapula (IA12-P13-55) ; 6) Humérus (IA15-P14-77) ; 7) Pelvis (IA18-N12-77) ; 8) Ischium de pelvis (IA15-79) ; 9) Pelvis (IA18-N14-80) ; 10) Fémur (IA13-O13-61), vue antérieure ; 11) Fémur (IA18-M15-96), vue postérieure ;12) Diaphyse de tibia (IA15-P13-77) ; 13) Diaphyse d'humérus (IA18-N15-96) ; 14) Diaphyse de tibia (IA13-P14-67) ; 15) Calcanéum (IA13-O12-60).

**Figure 9.** Exemples des os avec bords polis de *Ctenodactylus gundi*. 1) Fémur, extrémité de diaphyse cassée et polie (IA17-M13-83) ; 2) tibia brûlé, extrémité de Diaphyse poli (IA13-P14-62).

**Figure 10.** *Ctenodactylus gundi* : marques résultant probablement de la mastication humaine ? 1, 2 ) humérus (IA13-P13-65, IA15-P15-78), enlèvement de tissus osseux sur des épiphyses distales ; 3) humérus (IA13-P14-67), perforation et enlèvement de tissus osseux sur épiphyse distale ; 4, 5, 6, 7) humérus (IA13-O13-61, IA15-P14-78, IA15-M12-80, ), encoches et indentations sur les extrémités de diaphyses brûlées ; 8) humérus (IA03-K12-38), extrémité de diaphyse endommagée avec une strie de découpe (voir détail) ; 9, 10) pelvis (IA13-P13-61, IA18-N12-77), perforations ; 11) mandibule (A13-P13-61), perforation de la face latérale.

**Figure 11.** Ifri n'Ammar : Exemples des altérations post-dépositionnelles des restes de *Ctenodactylus gundi*. 1) humérus (IA03-K12-37), Traces noires, 2) diaphyse d'humérus (IA03-K15-37), traces de racines ; 3) maxillaire (IA13-O12-62), craquelures sur la face occlusale des molaires supérieures (weathering) ; 4) pelvis (IA13-N12-66), stries fines (*trampling*) ; 5, 6, 7) corrosion du sol ou des altérations chimiques sur un humérus (IA13-P13-67) , un maxillaire( IA18-N12-99) et un humérus (IA13-N11-65) ; 8 et 9) traces jaunes-blanches sur une molaire supérieure (IA17-N15-85) et une mandibule (IA20-M15-102) ; 10) fémur (IA18-P15-44) avec une concrétion ; 11) humérus (IA13-P13-65), polissage des parties saillantes ; 12) calcanéum (IA13-P13-62), traces de rongeurs.

**Figure 117.** Pourcentages des altérations de surfaces (hors digestion) observées sur les restes de petits mammifères et de lagomorphes dans les unités du *MSA* (OS et OI).

**Figure 118.** Altérations de surfaces (hors digestion) observées sur les restes de micromammifères et de lagomorphes des unités OS et OI d'Ifri n'Ammar.
**Micromammifères** : a) traces noires sur une incisive (IA22-N15-129-*MSA*-OI) ; b) patine noire sur un maxillaire droit de *Gerbillus campestris* (IA22-M14-125-*MSA*-OI) ; c) couleur grise (action du feu ?) sur une $M_1$ de *Meriones* (IA04-K13-58-*MSA*-OI) ; d) couleur noire-grise $M^1$ - $M^2$ de *Gerbillus campestris* (A03-K13-56-*MSA*-OI) ; e) traces de racines sur un fémur (IA17-P15-87-*MSA*-OS) ; f) altérations chimiques sur un pelvis (IA13-P14-66-*MSA*-OS) ; g) traces brunes circulaires sur un fémur (IA14-P13-71-*MSA*-OS) ; h) stries (*trampling*) ? sur un fémur (IA02-I13-27-*MSA*-OS) ;
***Ctenodactylus gundi*** : k) traces jaunes-blanches sur une mandibule gauche (IA20-M15-102-*MSA*-OS)
**Lagomorphes :** i) métacarpe (IA12-P13-55- *MSA*-OS), traces d'abrasion/piétinement (*trampling*) ; j) diaphyse de métapode (IA17-O14-84- *MSA*-OS), fissurations (weathering) ; l) métacarpien (IA14-O13-71-*MSA*-OS), patine brun-noir /brûlure ?; m) métapode (IA20-O13-98- *MSA*-OS), traces de rongeurs.

**Figure 119.** a et b) stries indéterminées sur des métacarpes de *Lepus* (IA12-N12-55 ; IA15-L13-79-*MSA*-OS).

**Figure 120.** Composition taxonomique des assemblages de microvertébrés du *LSA*-lot pré-21 (couche grise et couche rouge).

**Figure 121.** Composition taxonomique des assemblages de microvertébrés du *LSA*-lot 22-23 (couche grise et couche rouge).

**Figure 122.** Exemples des traces de digestion sur restes osseux et dentaires de micromammifères issus des niveaux *LSA* d'Ifri n'Ammar. a) molaire de *Meriones* (IA01-G16-4-lot pré-21), digestion légère ; b) fémur de rongeur (lot 22-23), digestion modérée ; c) diaphyse de fémur d'un rongeur (IA02-K15-26 lot pré-21), traces de dents ?.

**Figure 123.** Restes dentaires d'*Atlantoxerus getulus* du *LSA*. a) mandibule gauche avec la série $P_4$-$M_3$ (couche rouge), absence de traces de digestion ; b) incisive inférieures (*LSA*- couche rouge), traces de brûlure ; c et d) mandibules (IA15-Q11-25-couche grise et IA-K17-19-couche grise), stries indéterminées (anthropiques ?).

**Figure 124.** Pourcentage en nombre de restes (NR) de l'herpétofaune. a) *LSA*, lot 22-23, b) *MSA*-OS, c) *MSA*-OI.

**Figure 125.** Les restes (Nombre de Restes, NR) de l'herpètofaune dans les unités *LSA* et *MSA* (OS et OI).

**Figure 126.** Exemples de traces de digestion sur les restes des amphibiens. a) humérus (IA17-O15-82-*MSA*-OS ; b) vertèbre (IA14-M13-73-*MSA*-OS) ; c) tibio-fibula (IA20-P14-101-*MSA*-OS).

**Figure 127.** Exemples des traces de digestion sur les restes de squamates. a) dentaire de lacertidé (IA-lot22-23- *LSA*) ; b) dentaire de gekkonidé (IA lot 22-23-*LSA*) ; c) maxillaire de lacertidé (IA-K14-51-*MSA*-OI) ; d) dentaire de *Trogonophis (*IA03-K13-56-*MSA*-OI) ; e) os composés de *Chalcides* (IA-lot 22-23-*LSA*) ; f) fémur de saurien (IA-lot 22-23-*LSA*) ; g) vertèbre de saurien (IA03-K12-37-*MSA*-OS)- h) vertèbre d'*Agama* (IA 22-015-120-*MSA*-OI) ; i) vertèbres de *Trogonophis* (IA 22-015-120-*MSA*-OI) ; j) vertèbre de *Natrix* (IA03-K12-36-*MSA*-OS).

**Figure 128.** Digestion des vertèbres des squamates dans les unités *LSA* et *MSA* (OS et OI).

**Figure 129.** Quelques exemples d'altérations de surface observées sur les restes d'amphibiens et de sauriens. A) humérus de *Sclerophrys mauritanica* (IA03-I13-I30-*MSA*-OS), traces noires ; b) dentaire de lacertidé (1A22-P14-123-*MSA*-OI), dépôts de manganèse? ; c) dentaire de lacertidé (IA22-O15-120-*MSA*-OI), couleur grise/ traces de brûlure ? ; d) maxillaire de *Agama bibronii* (IA14-O14-73-*MSA*-OS), traces de brûlure ; e) dentaire de *Chamaeleo chamaeleon (*IA18-N14-96), traces de racines ; f) dentaire de lacertidé (IA22-O15-120-*MSA*-OI), concrétions.

**Figure 130.** Répartition des restes dentaires de *Ctenodactylus gundi* (au *MSA*) et d'*Atlantoxerus getulus* le long du remplissage de l'abri Ifri n'Ammar.

**Figure 131.** Indices Taxonomiques d'Habitats (I.T.H) pour les niveaux *LSA* et *MSA* (OS et OI), d'après les petits vertébrés.

**Figure 132.** Climatogramme basé sur le Nombre Minimum d'Individus (NMI) des espèces de petits vertébrés d'Ifri n'Ammar.

**Figure 133.** Evolution des indices de diversité des petits vertébrés dans le *LSA* et le *MSA* (OS et OI).

**Figure 134.** Cénogramme du *LSA* d'Ifri n'Ammar.

**Figure 135.** Comparaison entre la répartition des artefacts lithiques et celle des restes de *Ctenodactylus gundi* tout au long de la séquence de l'unité *MSA*-OS.

**Figure 136.** Représentation des petits mammifères du *LSA* (couche grise et couche rouge) selon le NR et le NMI (lot-pré-21).

# Liste des tableaux

**Tableau 1.** Datations des unités du *MSA* par radiocarbone ($^{14}$C) (Mikdad *et al*., 2002 ; Moser, 2003) et par Thermoluminescence (TL) (Richter *et al*., 2010).

**Tableau 2**. Datations par radiocarbone ($^{14}$C, non calibrées et calibrées) et par luminescence stimulée optiquement (OSL) des niveaux Ibéromaurusiens d'Ifri n'Ammar (*LSA*).

**Tableau 3.** Nombre de restes déterminés (NRDt) et Nombre Minimal d'Individus (NMI) des espèces d'herbivores et de carnivores.

**Tableau 4**. Liste faunique des vertébrés d'Ifri n'Ammar des niveaux *LSA* (*Later Stone Age*) et *MSA* (*Middle Stone Age*). Les bovidés, les équidés et les carnivores du *MSA*, ne sont pas étudiés ; X = présence ; indet. = espèce indéterminée ; ? = détermination incertaine ; [1]oiseaux d'après Manegold & Hutterer, 2021(*contexte stratigraphique inconnu) et Hutterer, 2010 (d'après Nami & Moser, 2010).

**Tableau 5.** Liste faunique des niveaux Ibéromaurusiens (*LSA*) d'Ifri n'Ammar avec le NRDt des espèces de mammifères.

**Tableau 6.** Liste des espèces actuelles de la région du Rif oriental (d'après Aulagnier, 1992 ; Aulagnier *et al*., 2017 ; Mediani *et al*, 2015 ; Barata *et al*., 2011).

**Tableau 7.** Prélèvement des échantillons de sédiments par années, niveaux et carrés (tamis à maille de 1 mm).

**Tableau 8.** Nombre de restes déterminables de petits vertébrés dans les principales unités d'occupation d'Ifri n'Ammar (en jaune : matériel issu d'un tamisage avec des tamis de 4 mm ; en bleu : matériel recueilli par tamisage avec des tamis de 1 mm). **Lot pré-21=** matériel collecté avant l'année 2021, **lot 22-23=** matériel récupéré en 2022 et 2023.

**Tableau 9.** Catégories de prédateurs en fonction de l'intensité et de la fréquence de la digestion des molaires et des incisives chez les micromammifères (modifié d'après Andrews, 1990 et Demirel *et al*., 2011 in Fernandez-Jalvo *et al*., 2016).

**Tableau 10.** Résumé des catégories de digestion des molaires et des incisives, chez les Arvicolinés, les Muridés et les Soricidés (Traduit en français d'après Fernandez-Jalvo *et al*., 2016).

**Tableau 11.** Valeurs de a et ln b pour quatre grands groupes de mammifères.

**Tableau 12.** *Lemniscomys barbarus* : Dimensions (en mm) des $M_2$ inférieures.

**Tableau 13.** Liste du matériel fossile attribué à *Mus* cf. *spretus.*

**Tableau 14.** *Mus* : Dimensions comparées (en mm) des $M_1$ inférieures.

**Tableau 15.** *Mus* : Dimensions comparées (en mm) des $M^1$ supérieures.

**Tableau 16.** Liste du matériel fossile attribué à *Gerbillus campestris.*

**Tableau 17.** *Gerbillus* : Dimensions comparées (en mm) des premières molaires inférieures et supérieures.

**Tableau 18.** Liste du matériel fossile attribué à *Meriones shawii/grandis.*

**Tableau 19.** *Meriones* : Dimensions comparées (Longueur et largeur en mm) des molaires inférieures et supérieures.

**Tableau 20.** Liste du matériel fossile attribué à *Meriones* cf. *libycus*

**Tableau 21.** *Meriones* : Dimensions (longueur et largeur en mm) des molaires supérieures et inférieures d'Ifri n'Ammar comparées à celles de spécimens actuels de *M. libycus* et *M. crassus*.

**Tableau 22.** Dimensions (longueur et largeur en mm) des molaires supérieures des espèces de *Jaculus* comparées à celles d'autres spécimens actuels et fossiles.

**Tableau 23.** Liste du matériel fossile attribué à *Atlantoxerus getulus.*

**Tableau 24.** Sciuridés : Dimensions comparées (en mm) de la dentition supérieure.

**Tableau 25.** Sciuridés : Dimensions comparées (en mm) de la dentition inférieure.

**Tableau 26.** Liste du matériel fossile attribué à *Eliomys sp. E. cf. munbyanus*

**Tableau 27.** *Eliomys* : Dimensions comparées (en mm) des molaires supérieures.

**Tableau 28.** *Eliomys* : Dimensions comparées (en mm) des molaires inférieures.

**Tableau 29.** Liste du matériel fossile attribué à *Ctenodactylus gundi.*

**Tableau 30.** Dimensions des molaires supérieures et des séries supérieures $M^1$-$M^3$ de *Ctenodactylus gundi : a-* spécimen n° 141001 (Institut scientifique de Rabat-Maroc), b- D'après Meddour, 2019.

**Tableau 31.** Dimensions des molaires inférieures et des séries inférieures $M_1$-$M_3$ de *Ctenodactylus gundi :* a- spécimen n° 141001 (Institut scientifique de Rabat-Maroc), b- D'après Meddour, 2019.

**Tableau 32.** *Ctenodactylus gundi* : Dimensions comparées (en mm) des humérus. 1- D'après Meddour, 2019.

**Tableau 33.** *Ctenodactylus gundi* : Dimensions comparées (en mm) des fémurs.1- D'après Meddour, 2019.

**Tableau 34.** *Ctenodactylus gundi* : Dimensions comparées (en mm) des ulna. 1- D'après Meddour, 2019.

**Tableau 35.** *Ctenodactylus gundi* : Dimensions (en mm) des calcanéums.

**Tableau 36.** *Ctenodactylus gundi* : Dimensions (en mm) des talus.

**Tableau 37.** *Hystrix* : Dimensions comparées (en mm) des molaires inferieures.

**Tableau 38.** Liste du matériel fossile attribué à Rodentia indéterminés.

**Tableau 39.** Liste du matériel fossile attribué à *Lepus* cf. *capensis.*

**Tableau 40.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des humérus, DT= diamètre transverse, DAP=Diamètre antéro-postérieur, n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 41.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) de l'extrémité distale de radius, DT= diamètre transverse, DAP=Diamètre antéro-postérieur, n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 42.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) de la première vertèbre sacrée, DT= diamètre transverse, DAP=Diamètre antéro-postérieur.

**Tableau 43.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) de l'os coxal, n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 44.** *Lepus* : dimensions comparées en mm de l'extrémité distale de fémurs, DT= diamètre transverse, DT fosse interc.=Diamètre transversal fosse intercondylienne, n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 45.** *Lepus* : dimensions (en mm) des patellas, n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 46.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des tibias, n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 47.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des talus, n= effectif.

**Tableau 48.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des calcanéums, n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 49.** *Lepus :* dimensions comparées (en mm) des naviculaires, n= effectif.

**Tableau 50.** *Lepus* : dimensions (en mm) des métacarpiens I, n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 51.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des métacarpiens II, n= effectif.

**Tableau 52.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des métacarpiens III, n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 53.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des métacarpiens IV, n= effectif, moy=moyenne.

**Tableau 54.** *Lepus* : dimensions comparées (en mm) des métacarpiens V, n= effectif.

**Tableau 55.** *Lepus* : Dimensions comparées (en mm) des métatarsiens II, n= effectif.

**Tableau 56.** *Lepus* : dimensions (en mm) des phalanges I, n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 57.** Liste du matériel fossile attribué à *Crocidura* cf. *russula.*

**Tableau 58.** Liste du matériel fossile attribué à *Atelerix algirus.*

**Tableau 59.** Erinaceidae : Dimensions comparées (en mm) des mandibules. n= effectif, moy= moyenne.

**Tableau 60.** Liste du matériel fossile attribué à *Petrosaltator rozeti.*

**Tableau 61.** *Petrosaltator rozeti* : Dimensions en mm des restes dentaires.

**Tableau 62.** Composition taxonomique des petits mammifères des niveaux *LSA* et *MSA* d'Ifri n'Ammar. En jaune : lot pré-21- *LSA* et unité *MSA*-OS= restes récupérs avec des tamis à maille de 4mm, en bleu : lot 22-23- *LSA* et unité *MSA*-OI =échantilons tamisés avec une maille de 1mm. Poids moyens des espèces étudiées obtenus à partir de diverses sources (e.g. Kingdon, 1997 ; Gouat, 2013 ; Meunier *et al*., 2020 ; Rathbun, 2015 ; Stoetzel, 2009 ; Aulagnier, 1992).

**Tableau 63.** Liste du matériel fossile attribué aux amphibiens.

**Tableau 64.** Liste du matériel fossile attribué aux chéloniens.

**Tableau 65.** Liste du matériel fossile attribué à *Trogonophis wiegmanni*.

**Tableau 66.** Liste du matériel fossile attribué à *Agama bibronii.*

**Tableau 67.** Liste du matériel fossile attribué à *Chamaeleo chamaeleon.*

**Article : Mouhsine, T., Amani, F., Mikdad, A. (2022). *Agama bibronii* (sauria : agamidae) et *Chamaeleo chamaeleon* (sauria : chamaeleonidae) d'ifri n'Ammar (rif oriental, Maroc). *Quaternaire*, 33 (3), 151-168. https://doi.org/10.4000/quaternaire.16948.**

**Annexe 1.** Liste faunique des vertébrés d'Ifri n'Ammar des niveaux *LSA* et *MSA*. Les bovidés, les équidés et les carnivores du *MSA*, sont en cours d'étude ; X = présence ; indet. = espèce indéterminée ; ? = détermination incertaine ; [1] oiseaux d'après Manegold & Hutterer 2021 (*contexte stratigraphique inconnu) et Hutterer 2010 (d'après Nami & Moser, 2010).

**Tableau 68.** Liste du matériel fossile attribué à *Timon* cf. *tangitanus.*

**Tableau 69.** Liste du matériel fossile attribué à Lacertidae spp.

**Tableau 70.** Liste du matériel fossile attribué à *Chalcides* cf. *ocellatus.*

**Tableau 71.** Liste du matériel fossile attribué à d'autres *Chalcides* spp.

**Tableau 72.** Liste du matériel fossile attribué aux geckos (Phyllodactylidae ou Gekkonidae).

**Tableau 73.** Liste du matériel fossile attribué à Sauria indéterminés.

**Tableau 74.** Liste du matériel fossile attribué à *Coronella girondica*.

**Tableau 75.** Liste du matériel fossile attribué à *Hemorrhois hippocrepis*.

**Tableau 76.** Liste du matériel fossile attribué à *Natrix*.

**Tableau 77.** Liste du matériel fossile attribué à *Malpolon monspessulanus.*

**Tableau 78.** Liste du matériel fossile attribué à serpents indéterminés.

**Tableau 79.** L'herpétofaune d'Ifri n'Ammar des niveaux *LSA* et *MSA* en Nombre de restes (NR) et en Nombre Minimum d'Individus (NMI).

**Tableau 80.** Ifri n'Ammar : composition taxonomique des unités OS et OI du *Middle Stone Age*.

**Tableau 81.** Représentation anatomique des petits mammifères des unités OS (*Upper* OS et *Lower* OS) et OI : Nombre d'éléments identifiés (NR) et leur pourcentage de représentation (PR, %). PR calculé pour chaque élément selon Dodson & Wexlar, 1979 ; NMI calculé d'après l'élément anatomique le mieux représenté.

**Tableau 82.** Comparaisons des pourcentages de représentation des éléments squelettiques (PR) des assemblages de micromammifères des unités OS et OI (*MSA*) d'Ifri n'Ammar avec des assemblages de micromammifères issus de coprocoenoses de plusieurs prédateurs actuels.

**Tableau 83.** Représentation anatomique de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlantoxerus getulus* des unités OS (*Upper* OS et *Lower* OS) : Nombre d'éléments identifiés (NR) et leur pourcentage de représentation (PR, %). PR calculé pour chaque élément selon Dodson & Wexlar, 1979 ; NMI calculé d'après l'élément anatomique le mieux représenté.

**Tableau 84.** Nombre de restes (NR) et pourcentages de représentation des éléments squelettiques (PR,%) de lagomorphes des unités OS et OI (*MSA*) de l'abri Ifri n'Ammar . PR calculé pour chaque élement selon Dodson & Wexlar, 1979 ; NMI calculé d'après l'élément anatomique le mieux représenté : le calcanéum.

**Tableau 85.** Fragmentation des crânes et des mandibules de micromammifères (sans les restes de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlaantoxerus getulus*) et représentation des dents isolées (%) dans les unités stratigraphiques OS (*Upper* OS, *Lower* OS) et OI.

**Tableau 86.** Nombre (N) et pourcentages de fragmentation (PF %) des os longs de micromammifères (sans les restes de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlantoxerus getulus*) dans les unités OS et OI d'Ifri n'Ammar. (PF = Nombre d'os fragmentés / Nombre total d'os × 100, calculé d'après Dodson & Wexlar, 1979 ; Denys, 1985).

**Tableau 87.** Pourcentages de fragmentation des os longs de micromammifères (sans les restes de *Ctenodactylus gundi et* d'*Atlantoxerus getulus*) dans les unités OS et OI (*MSA*) d'Ifri n'Ammar, comparés à ceux des micromammifères présents dans les coprocoenoses de prédateurs actuels (d'après Andrews, 1990).

**Tableau 88.** Pourcentages de fragmentation des crânes et des mandibules de de *Ctenodactylus gundi* et d'*Atlantoxerus getulus* et représentation des dents isolées dans l'unité stratigraphique *MSA*-OS.

**Tableau 89.** *Ctenodactylus gundi :* nombre (N) et pourcentages de fragmentation (PF %) des éléments postcrâniens dans l'unité OS du *MSA* d'Ifri n'Ammar. (PF = Nombre d'os fragmentés / Nombre total d'os × 100, calculé d'après Dodson & Wexlar, 1979 ; Denys, 1985).

**Tableau 90.** Proportion et intensité de la digestion des incisives et des molaires, isolées et *in situ*, de micromammifères : dans les unités stratigraphiques OS et OI.

**Tableau 91.** Proportion et intensité de la digestion des têtes fémorales des micromammifères d'Ifri n'Ammar.

**Tableau 92.** Proportion et intensité de la digestion des incisives, des molaires (isolées *et in situ*), et des têtes fémorales dans les assemblages des unités OS et OI (*MSA*) d'Ifri n'Ammar ainsi que de différents assemblages de prédateurs actuels. [1] : Andrews, 1990 ; [2] : Souttou *et al*., 2012 ; [3] : Denys et Cochard, 2017.

**Article : Mouhsine, T., Amani, F., Mikdad, A. (2024). Archaeological evidence of rodent consumption in North Africa: The Middle Stone Age of the rock shelter Ifri n'ammar in northeastern Morocco. Journal of Archaeological Science: Reports, 55, 1-17. https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2024.104507.**

**Tableau 1.** Liste faunique des vertébrés d'Ifri n'Ammar des niveaux *LSA* et *MSA*. Les bovidés, les équidés et les carnivores du *Middle Stone Age, MSA*, ne sont pas étudiés ; x = présence ; indet. = espèce indéterminée ; ? = détermination incertaine ; [1]Accipitriformes d'après Manegold & Hutterer, 2021(*contexte stratigraphique inconnu) et Hutterer, 2010.

**Tableau 2.** *Ctenodactylus gundi* : Nombre d'éléments identifiés (NR) et leur pourcentage de représentation (PR, %) (PR calculé pour chaque os selon Dodson & Wexlar, 1979 ; NMI calculé pour ce taxon d'après l'élément anatomique le mieux représenté, l'humérus).

**Tableau 3.** *Ctenodactylus gundi :* nombre (N) et pourcentages de fragmentation (%) des éléments crâniens dans l'unité OS du *MSA* d'Ifri n'Ammar. (% des éléments crâniens calculé d'après Andrews, 1990).

**Tableau 4.** *Ctenodactylus gundi :* nombre (N) et pourcentages de fragmentation (PF %) des éléments postcrâniens dans l'unité OS du *MSA* d'Ifri n'Ammar. (PF = Nombre d'os fragmentés / Nombre total d'os × 100, calculé d'après Dodson & Wexlar, 1979 ; Denys, 1985).

**Tableau 5.** *Ctenodactylus gundi* : Nombre total de marques de découpe et d'os brûlés.

**Tableau 93.** Composition taxonomique du *LSA*- couche grise et couche rouge (lot pré-21 et lot 22-23).

**Tableau 94.** Résumé des données éthologiques et écologiques sur les différents prédateurs considérés comme accumulateurs potentiels de petits mammifères fossiles à Ifri n'Ammar (voir Stoetzel *et al*., 2011 et les références citées dans ce travail).[1] d'après Lawicki & Perlman , 2017, [2] d'après Cuzin, 2003.

**Tableau 95.** Affinités biogéographiques des différentes espèces de microvertébrés présentes à Ifri n'Ammar (d'après Aulagnier, 1992 ; Bons & Geniez, 1996 ; Stoetzel, 2009).

**Tableau 96.** Indices taxonomiques d'habitats utilisés pour les taxons de petits vertébrés d'Ifri n'Ammar.

**Tableau 97.** Classement des petits vertébrés d'Ifri n'Ammar dans des catégories écologiques pour l'établissement d'un climatogramme. Adapté et complété de Saidani *et al*., 2016 et Mhamdi et al. , 2022.

**Tableau 98.** Petits et grands mammifères du niveau *LSA* avec le ln du poids en g.

**Tableau 99.** Répartition des taxons de petits vertébrés dans les unités *LSA* (escargotière et couche rouge) et *MSA* (OS et OI).

**Tableau 100.** Données climatiques et environnementales générales (fin du Pléistocène moyen - Pléistocène supérieur), établies à partir des restes de petits vertébrés du site Ifri n'Ammar et des données issues de la littérature (Bartz *et al*., 2017 ; Ehrmann *et al*., 2013 ; Klasen *et al*., 2018 ; Moser, 2003 ; Pérez-Fodalgado *et al*., 2004 ; Shackleton *et al*., 2003 ; Wainer, 2009).

**Tableau 101.** Liste faunique d'Ifri n'Ammar, comparée aux listes fauniques d'autres sites marocains ayant livré des restes de microfaune du Pléistocène moyen, du Pléistocène supérieur et de l'Holocène (d'après : Amani et Geraads, 1998 ; Aouraghe *et al*., 2010 ; Barton *et al*., 2019 ; Bouzouggar *et al*., 2007 ; Geraads *et al*., 2013 ; Geraads *et al*., 2010 ; Lopez-Garcia *et al*., 2013 ; Mhamdi, 2023 ; Mouhsine, 1994 ; Mouhsine, 1997 ; Ouahbi *et al*., 2003 ; Potì *et al*., 2019 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel, 2013 ; Stoetzel, 2017 in Aulagnier *et al*., 2017). En rose : espèces caractéristiques de l'Holocène ; en rouge : espèces caractéristiques du Pléistocène moyen.

# الفقريات الصغيرة بالموقع الأثري لإفري نعمار (أواخر البليوستوسين الأوسط - البليوستوسين الأعلى، الريف الشرقي، المغرب): التصنيف، التافونوميا والبيئة القديمة


## ملخص:

إن دراسة الفقريات الصغيرة في موقع إفري نعمار، الذي يقع بمنطقة الريف الشرقي بالمغرب، قد كشفت عن التطورات المناخية والبيئية خلال الفترة الممتدة من 171 ألف سنة إلى 10 آلاف سنة، وقد مكنت دراسة البقايا العظمية من اكتشاف مجموعة من الحيوانات التي تنتمي إلى مجموعات مختلفة تعكس التنوع البيئي لمنطقة الريف الشرقي. عثر بالموقع على الثدييات الصغيرة والبرمائيات والزواحف بالإضافة إلى الأرنبيات والطيور وغيرها من الحيوانات، وذلك في فترات تنتمي إلى أواخر البليوستوسين الأوسط وكذلك فترة البليوستوسين الأعلى. اعتمدت الدراسة على مقاربة ثلاثية في دراسة عظام الفقريات الصغيرة: التصنيفات، التافونوميا ودراسة البيئة القديمة.

كشفت الأبحاث التافونومية أن أصل تراكم عظام الفقريات الصغيرة يرجع إلى الافتراس الحيواني من طرف الطيور والحيوانات اللاحمة الصغيرة وكذلك الإنسان. تشير علامات التقطيع والطهي المتواجدة على عظام الحيوانات الصغيرة إلى أن إنسان إفري نعمار قد تغذى على مجموعة من الحيوانات ومن بينها القوارض وخاصة حيوان "**الجوندي**" وذلك خلال فترة العصر الحجري الأوسط، الشيء الذي يجعل من إفري نعمار الموقع الأول في شمال إفريقيا الذي شهد استهلاكا بشريًا للقوارض يعود تاريخه إلى بداية العصر البليستوسيني الأعلى (منذ حوالي 130 ألف سنة). في العصر الحجري الأعلى، تشيروفرة حيوان **السنجاب** أيضًا إلى احتمال استهلاكه من طرف الإنسان.

تشير دراسة البيئة القديمة في هذه المنطقة إلى تقلبات مناخية أثرت على الاستيطان البشري. خلال العصر الحجري الأوسط الأدنى (171 ألف سنة -145 ألف سنة)، ساعد مناخ رطب، في بعض الفترات، على نمو غطاء نباتي وتواجد تربة فوق سطح التكوينات الصخرية المحاذية للموقع، في حين تتناوب خلال العصر الحجري الأوسط الأعلى (130 ألف سنة -83 ألف سنة) فترات رطبة وفترات جافة مما ساعد على ظهور أنواع تعيش فقط في المناطق الصخرية القاحلة مثل حيوان"الجوندي". يتميز العصر الحجري الأعلى (حوالي 15 ألف سنة) بظروف معتدلة، ساعدت على الاستقرار البشري في الموقع. تشير هذه النتائج إلى أن استهلاك القوارض الصغيرة، خاصة في الفترات الجافة، يبين تكيف الإنسان مع مختلف التغيرات المناخية.



**الكلمات المفتاحية:** الفقريات الصغيرة، موقع إفري نعمار، العصر الحجري الأوسط، العصر الحجري الأعلى، التافونومي، البيئة القديمة، استهلاك القوارض من طرف الإنسان.



## Résumé :

L'étude des petits vertébrés d'Ifri n'Ammar, dans le Rif oriental marocain, retrace les évolutions climatiques et environnementales entre 171 ka et 10 ka, couvrant les périodes de la fin du Pléistocène moyen et supérieur (MIS 6 à MIS 2). Les restes osseux identifiés appartiennent à divers ordres : Eulipotyphles, Rongeurs, Lagomorphes, Macroscélides, Carnivores, Cétartiodactyles, Périssodactyles, Amphibiens, Chéloniens, Squamates et Oiseaux, reflétant une riche diversité d'espèces et de milieux.

L'analyse taphonomique révèle que les accumulations résultent d'une coprocoenose mixte impliquant des prédateurs nocturnes et diurnes, ainsi que des humains, durant le *Middle Stone Age* (*MSA*) et le *Later Stone Age* (*LSA*). Des marques de découpe et de brûlure observées sur des os de ***Ctenodactylus gundi*** dans le *MSA* (occupation supérieure) font d'Ifri n'Ammar le premier site nord-africain à témoigner d'une exploitation humaine de rongeurs datant du début du Pléistocène supérieur. Au *LSA*, l'abondance d'*Atlantoxerus getulus* suggère également une consommation par les Ibéromaurusiens.

La paléoécologie révèle des variations climatiques ayant influencé les occupations humaines. Durant la phase inférieure du *MSA* (171 ka–145 ka), un climat humide, présent à certaines périodes, favorise le développement d'une couverture sédimentaire et végétale aux abords de la grotte. En revanche, la phase supérieure du *MSA* (130 ka–83 ka) est marquée par une alternance de périodes humides et arides, propices aux espèces rupicoles comme *Ctenodactylus gundi*. L'Ibéromaurusien (vers 15 ka cal BP) se distingue par des conditions tempérées et une exploitation accrue des ressources fauniques. Ces résultats suggèrent que la consommation de petits rongeurs, particulièrement en périodes arides, témoigne de stratégies d'adaptation humaine aux fluctuations climatiques.

**Mots clés:** Microvértébrés, Ifri n'Ammar, *Middle Stone Age*, *Later Stone Age*, Taphonomie, Paléoécologie, Consommation des rongeurs.

## Abstract :

The study of small vertebrates from Ifri n'Ammar, located in the eastern Rif of Morocco, examines climatic and environmental changes between 171 ka and 10 ka, covering phases of human occupation from the end of the Middle Pleistocene to the Upper Pleistocene (MIS 6 to 2). The identified bone remains belong to various groups, including eulipotyphlans, rodents, lagomorphs, macroscelideans, carnivores, cetartiodactyls, perissodactyls, amphibians, chelonians, squamates, and birds, reflecting a rich diversity of species and habitats.

Taphonomic analysis reveals that the accumulations resulted from a mixed coprocoenosis involving nocturnal and diurnal predators, as well as humans, during the Middle Stone Age (MSA) and Later Stone Age (LSA). Predators identified include nocturnal and diurnal raptors and carnivores. Cut marks and burn traces on ***Ctenodactylus gundi*** bones from the Upper phase of MSA make this site the first in North Africa to provide evidence of rodent exploitation by humans, dating back to the early Upper Pleistocene. During the LSA, the abundance of ***Atlantoxerus getulus*** also suggests its consumption by the Iberomaurusians.

The site's paleoecology highlights climatic variations influencing human occupations. During the *Lower* phase of MSA (MSA-OI/171 ka–145 ka), A humid climate promotes the development of sedimentary and vegetative cover, while the Upper phase of MSA (MSA-OS/130 ka–83 ka) alternated between humid periods and arid phases, favoring rupicolous species like *Ctenodactylus gundi*. The Iberomaurusian period (around 15 ka cal BP) is characterized by temperate conditions and increased exploitation of faunal resources. These findings suggest that the consumption of small rodents, particularly during arid phases, reflects human adaptive strategies to climatic changes.

**Keywords:** Microvertebrates, Ifri n'Ammar, Middle Stone Age, Later Stone Age, Taphonomy, Paleoecology, Rodent consumption.