

CARNIVORES DU PLIOCÈNE TERMINAL DE AHL AL OUGHLAM (CASABLANCA, MAROC)

DENIS GERAADS

GERAADS D. 1997. Carnivores du Pliocène terminal de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). [Late Pliocene Carnivora from Ahl al Oughlam (Casablanca)]. *GEOSCIENCE*, **30**, 1: 127-164. Villeurbanne, le 28.02.1997.

Manuscrit déposé le 20.06.1995; accepté définitivement le 22.09.1995.

RÉSUMÉ - Le gisement de Ahl al Oughlam a livré la première faune importante de carnivores d'Afrique du Nord, et l'une des plus riches d'Afrique. Elle comprend 23 taxons dont 13 nouveaux, appartenant à la plupart des familles de carnivores, les mieux représentées étant les félidés (6 espèces), les hyénidés et les mustélidés (4 espèces chacune). Plusieurs genres n'avaient pas encore été découverts en Afrique du Nord, comme *Pliocrocuta*, *Chasmaporthetes*, *Nyctereutes*, *Prepoecilogale*, alors que le morse (*Alachtherium*) est signalé pour la première fois en Afrique; de nombreux autres genres étaient encore inconnus dans la région avant le milieu ou même la fin du Pléistocène, comme *Herpestes*, *Viverra*, *Genetta*, *Acinonyx*, *Ursus*, *Poecilictis*, *Mellivora*, *Lutra*. La faune de carnivores de Ahl al Oughlam, écologiquement très diversifiée, se distingue au moins autant de celles d'Eurasie que de celles d'Afrique orientale et méridionale; les nombreuses similitudes avec les unes et les autres permettent néanmoins de confirmer l'âge de 2,5 Ma qui avait été proposé pour le gisement.

MOTS-CLÉS: CARNIVORA, MAMMALIA, PLIOCÈNE TERMINAL, CASABLANCA, MAROC.

ABSTRACT - The site of Ahl al Oughlam has yielded the first important carnivore fauna of North Africa, and one of the richest of Africa. It includes 23 taxa, 13 of which are new, belonging to most of the carnivore families, mainly the Felidae (6 species), Hyaenidae and Mustelidae (4 species each). Several genera were not previously known from North Africa, like *Pliocrocuta*, *Chasmaporthetes*, *Nyctereutes*, *Prepoecilogale*, while the walrus (*Alachtherium*) is mentioned for the first time in Africa. Many other genera were unknown in the area earlier than the Middle or late Pleistocene: *Herpestes*, *Viverra*, *Genetta*, *Acinonyx*, *Ursus*, *Poecilictis*, *Mellivora*, *Lutra*. The carnivore fauna of Ahl al Oughlam, quite diverse ecologically, is at least as distinct from those of Eurasia as from those of Eastern and Southern Africa; the many similarities with both, however, allow to confirm the age previously proposed for the locality, ca. 2.5 m.y.

KEYWORDS: CARNIVORA, MAMMALIA, LATE PLIOCENE, CASABLANCA, MOROCCO.

INTRODUCTION

Le site de Ahl al Oughlam, découvert en 1985 par Raynal et Texier, est exploité depuis 1989 par l'Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine du Royaume du Maroc (INSAP) et la Mission Préhistorique et Paléontologique Française (MPPF), dans le cadre du Programme Casablanca (Raynal et al. 1990).

Avec plus de 70 espèces de vertébrés déterminées à ce jour, c'est de loin le plus riche gisement de la fin du Cénozoïque d'Afrique du Nord. Quelques groupes seulement ont été publiés: suidés (Geraads 1993), rongeurs et insectivores (Geraads 1995), mais la plupart des autres sont en cours d'étude. Les stades évolutifs du suidé *Kolpo-*

choerus, des rongeurs, l'absence d'*Equus*, suggèrent un âge voisin de 2,5 Ma.

Bien que le mode d'accumulation des ossements dans les fissures qui constituent le gisement ne soit pas encore totalement élucidé, il est clair que les grands prédateurs ont joué un rôle prépondérant. Peu d'ossements, cependant, portent des traces de morsures, et aucun coprolithe n'a été retrouvé.

Tous les fossiles de Ahl al Oughlam appartiennent aux collections de l'INSAP, Rabat. Les mesures sont en mm; les symboles "~" et "+" signifient respectivement "environ" et "mesure un peu sous-estimée". Dans un souci de simplicité, j'ai utilisé la nomenclature dentaire la plus commune (la lame de P⁴ se compose d'un parastyle, d'un

D.GERAADS - Carnivores du Pliocène terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc)

Après la correction des épreuves, GEOBIOS a renommé "Figures" les "Planches" et a donc dû modifier les appels à celles-ci dans le texte, non sans plusieurs erreurs que je n'ai pu eu la possibilité de corriger avant l'impression. Il s'agit de:

		au lieu de:	lire:
		<i>instead of:</i>	<i>read:</i>
p.137 <i>Hyaenictitherium</i>		ACP fig.4-5	ACP fig.5-6
p.144 <i>Panthera pardus</i>	Matériel	Pl.21.fig5	Fig.4.5
p.148 <i>Nyctereutes abdeslami</i>	Holotype	Fig.1.6	Fig.4.6
	Paratype	Fig.1.7	Fig.4.7
	Hypodigme	Fig.15	Fig.20
p.151 <i>Vulpes</i>	Matériel	Fig.20	Fig.25
		ACP: Fig.22	ACP: Fig.27
p.153 <i>Poecilictis</i>	Morphologiquement...	(Fig.23)	(Fig.28)

De plus:

- p.137: Espèce-type de *Chasmaporthetes*: *Chasmaporthetes ossifragus*
- p.137-138. Descriptions et comparaisons: toutes les dents sont inférieures: M₁, P₂, P₂, P₃, P₄, P₃, P₂.
- les Fig.4.3 et Fig.8.2B ont été retournées par GEOBIOS
- Fig. 10 et 14: l. max et l. lame (et non I.max, I.lame)

paracône et d'un métacône). Abréviations: LZMO: laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), Muséum National d'Histoire Naturelle; BM: British Museum (Natural History).

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille HERPESTIDAE

Genre *Herpestes* ILLIGER, 1811

Espèce-type - *Herpestes ichneumon* (L.)

Herpestes abdelalii nov. sp.

Fig. 1,4,8

Holotype - AaO-1341: mandibule droite avec C, P₂-M₁ (Fig. 1).

Dents supérieures - upper teeth

	P ³	P ⁴
Aa0-2811	6,0 x 4,4	
Aa0-2812	5,4 x 4,25	
Aa0-2813	5,2 x 3,5	
Aa0-2808		7,9 x 5,9
Aa0-2809-paratype		7,2 x 5,0
Aa0-2810		7,15 x -
<i>H. pulverulentus</i> moy. (Petter 1987)	4,8 x 3,35	7,2 x 5,05
<i>H. palaeoserengensis</i> Laetoli (Petter 1987)		
L 3235	5,0 x 4,0	7,5 x 5,0
L 5435	5,1 x 3,7	7,2 x 5,2

Dents inférieures - lower teeth

	P ₂	P ₃	P ₄	M ₁
Aa0-930	4,7 x 2,5	5,3 x 2,8		
Aa0-1341-holotype	4,6 x 2,4	5,5 x 2,8	6,65 x 3,15	7,2 x 3,95
Aa0-1342			6,4 x 3,05	7,5 x 3,95
Aa0-2009				6,9 x 4,05
Aa0-2814			6,6 x 3,6	
Aa0-3067			5,8 x 3,0	
Aa0-3066				6,7 x 3,8
Aa0-3085			6,45 x 3,3	
Aa0-3086			6,45 x 3,1	
Aa0-3186	5,0 x 2,6	5,4 x 3,3	6,7 x 3,55	
Aa0-3189			6,2 x 3,1	
Aa0-3500		5,3 x 2,8	6,4 x 3,1	7,1 x 4,0
<i>H. pulverulentus</i> moy. (Petter 1987)	3,9 x 2,1	4,8 x 3,35	5,45 x 2,6	6,1 x 3,45
<i>H. palaeoserengensis</i> Laetoli (Petter 1987)				
L 5435	4,7 x 3,1	5,2 x 2,4	5,7 x 2,7	
L 5346	4,3 x 2,9	4,9 x 2,3	6 x 2,3	
L 5286				7,0 x 4,0
L 3235				7,6 x 4,1

FIGURE 2 - Dimensions dentaires comparées de *Herpestes abdelalii* nov. sp. Comparative tooth measurements of *Herpestes abdelalii* nov. sp.

Paratype - AaO-2809: P⁴.

Gisement-type - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.

Derivatio nominis - Dédié à Abdelali, fouilleur régulier à Ahl al Oughlam.

Hypodigme - AaO-2808: P⁴; AaO-2810: P⁴ incomplète; AaO-2811, 2812, 2813: P³; AaO-2814 et 3189: P₄; AaO-930: mandibule avec P₂-P₃; AaO-1342: mandibule avec P₄-M₁; AaO-2009: mandibule avec M₁; AaO-3066: mandibule avec M₁; AaO-3067: mandibule avec P₄; AaO-3186: mandibule avec P₂-P₄; AaO-3500: mandibule avec P₃-M₁; AaO-1399: extrémité distale d'humérus; AaO-633: humérus sans épiphyse proximale.

Diagnose - Espèce un peu plus grande que l'actuelle *H. pulverulentus*, de la taille de *H. palaeoserengensis* de Laetoli. Se distingue de ces espèces par: P³ longue, à tubercule postérieur bien développé; P⁴ à parastyle de taille moyenne; P₁ présente; P₂ simple; P₄ épaisse.

Description et comparaisons - La P³ possède un tubercule accessoire postérieur peu élevé, mais assez long, comme dans l'espèce actuelle *H. pulverulentus*, mais très réduit sinon absent dans l'espèce fossile est-africaine (Dietrich 1942; Petter 1963, 1987). Bien qu'aucun fragment de maxillaire ne soit conservé à Ahl al Oughlam, les dents isolées sont assez nombreuses pour montrer que cette dent est longue relativement à la carnassière (dimensions: Fig. 2).

La P⁴ (Fig. 4.8) se distingue de celle de *H. pulverulentus* par son protocône s'élargissant régulièrement en direction de la lame principale, à laquelle celui de l'espèce actuelle n'est relié que par un pont étroit; comme le parastyle est aussi plus faible que dans les deux autres espèces précitées, le bord antérieur de la dent ne présente pas de concavité, à la différence de celles-ci.

La P₁, absente dans les formes actuelles du sous-genre *Galerella*, y compris *H. pulverulentus*, est ici le plus souvent présente. La P₂ se distingue de celle de *H. palaeoserengensis* par l'absence de cuspide postérieure, la position antérieure de la cuspide principale, et sa faible épaisseur. Cette

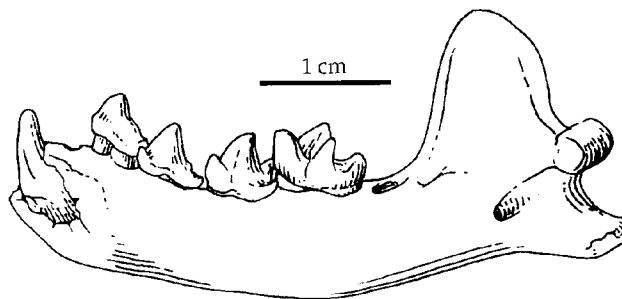


FIGURE 1 - *Herpestes abdelalii* nov. sp., mandibule AaO-1341, holotype, vue interne. Lower jaw AaO-1341, holotype, internal view.

dent est aussi beaucoup plus simple que celle de *H. pulverulentus*, qui possède une forte cuspidé antérieure.

La plupart des caractères de *Herpestes abdelalii* nov. sp. sont plus primitifs que ceux de l'espèce actuelle *H. pulverulentus*; peut-être est-elle plus voisine de l'espèce du Pliocène du Wadi Natron en Egypte (mal figurée, hélas, par Stromer [1931] sous le nom de *Herpestes* ? sp).

Genre *Ichneumia* GEOFFROY, 1837

Espèce-type - *Ichneumia albicauda* (CUVIER, 1829).

Ichneumia nims nov. sp.

Fig. 4.1

Holotype - AaO-2815: germe de M₁ gauche.

Gisement-type - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.

Derivatio nominis - Nims, nom arabe de la mangouste.

Diagnose - Espèce un peu plus petite que l'espèce-type (dimensions de M₁: 6,2 x 3,7 mm); talonide de M₁ plus large, trigonide plus symétrique et à tubercules beaucoup mieux séparés, à flancs latéraux peu étendus; cingulum antéro-externe réduit.

Description et comparaisons - L'holotype et unique spécimen, dont le trigonide est beaucoup trop haut et trop resserré pour qu'il puisse s'agir d'une DP₄, est caractéristique du genre *Ichneumia* par son talonide aussi grand que le trigonide, avec un hypoconide extrêmement élevé, et un trigonide formé de cuspides disposées en triangle presque équilatéral, pointues, de hauteurs peu inégales, le paraconide étant en particulier presque aussi haut que le protoconide. Dans le genre voisin *Atilax*, le talonide est plus étroit que le trigonide, et les tubercules linguaux de ce dernier plus bas que le protoconide. Chez *Helogale*, dont Wesselman (1984) a décrit une espèce fossile, *H. kitafe*, dans le Pliocène de l'Omo, le trigonide n'est pas équilatéral (le métaconide est au niveau du protoconide) et l'hypoconide est moins élevé; toutes les espèces d'*Helogale* sont aussi nettement plus petites que le fossile d'Ahl al Oughlam.

Cette dent est néanmoins plus petite que celles de *I. albicauda*; les dimensions moyennes des M₁ de 13 spécimens, LZMO, MNHNP sont les suivantes: longueur = 8,1 (7,3 - 9,5); largeur = 4,7 (4,2 - 5). Elle s'en distingue de plus par la réduction du cingulum antérieur, la symétrie presque parfaite du trigonide en vue occlusale (le protoconide est presque à égale distance du paraconide et du métaconide, eux-mêmes plus éloignés l'un de l'autre que chez *I. albicauda*), mais surtout par la simplicité de ses cuspides. Chez *I. albicauda*, les ailes qui se développent le long des côtés du trigo-

nide bordent une vallée centrale profonde; ici, ces crêtes sont à peine ébauchées, de sorte que la vallée centrale est largement ouverte sur les trois côtés et que les cuspides apparaissent bien mieux séparées les unes des autres.

Il se peut que tous les caractères de *Ichneumia nims* nov. sp., qui témoignent probablement d'un régime plus insectivore, soient primitifs par rapport à ceux de l'espèce actuelle, actuellement inconnue au Nord du Sahara, et dont Petter (1973) a rapproché la seule forme fossile précédemment rapportée à ce genre, une DP₄ du bed I d'Olduvai.

Famille VIVERRIDAE

Genre *Viverra* L., s.l.

Viverra leakeyi PETTER, 1963

Matériel - AaO-35: M₁ gauche (Fig. 3).

Description - Cette dent peu usée de grande taille (17,7 x 9,5 mm) possède un talonide presque aussi long et large que le trigonide. Ce dernier est assez ouvert, le métaconide étant plus éloigné du paraconide que du protoconide. Le trigonide est bas, mais le métaconide, peu réduit, est aussi haut que le paraconide. Le talonide, nettement déprimé en bassin, est bordé d'une crête circulaire constituée de plusieurs tubercules parmi lesquels l'hypoconide est nettement plus antérieur que l'entoconide. Il existe un net cingulum antéro-externe (Fig. 3).

Comparaison - Cette dent est presque identique à une M₁ de *Viverra leakeyi* de l'unité E3 de la formation de Shungura à l'Omo, O.151-745, et sa détermination spécifique n'est donc pas douteuse.

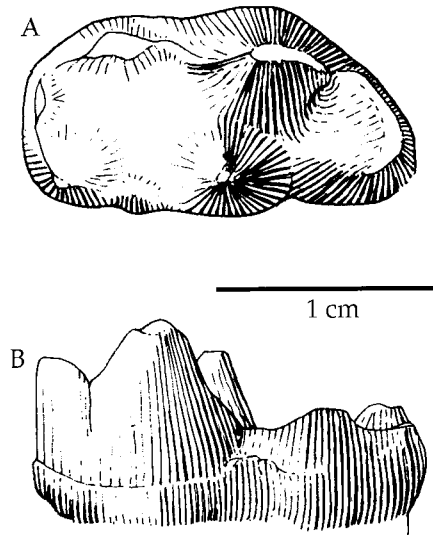


FIGURE 3 - *Viverra leakeyi*, M₁, AaO-35. A : vue occlusale ; B : vue labiale. A : occlusal view ; B : labial view.

La dent de Ahl al Oughlam est seulement très légèrement plus grande et les tubercules sont peut-être un peu plus élevés, mais ces différences n'impliquent même pas une distinction subsppécifique.

Cette espèce, dont le type provient de Laetoli (Petter 1963) a également été signalée à Langebaanweg (Hendey 1974) et à l'Omo du membre B au membre G (Howell & Petter 1976). Les M_1 les plus anciennes, de Langebaanweg (Hendey 1974, fig. 8) et d'Omo C8 (Petter & Howell 1977, fig. A) ont un talonide moins développé que celles d'Ahl al Oughlam et d'Omo E3.

Une seule civette, *Viverra civetta*, souvent incluse dans un genre particulier, *Civettictis*, vit aujourd'hui en Afrique, et il est donc tentant d'en rapprocher la forme fossile, d'autant plus que les deux espèces sont de grande taille. Selon Petter & Howell (1977) et Petter (1987), *V. leakeyi* serait pourtant plus proche de *V. zibetha*, civette asiatique, ou peut-être de *Megaviverra* KRETZOI & FEJFAR, 1982, du Plio-Pléistocène d'Europe, ce qui est aussi l'opinion des auteurs de ce genre, ainsi que celle de Qiu (1980), qui rapproche *V. leakeyi* de *V. peii*, espèce qu'il décrit du Pliocène de Chine (notons que *Megaviverra* QIU, créé sans désignation d'espèce-type, est un nomen nudum). Il n'y a guère pourtant que la taille qui rapproche *Megaviverra* d'Europe et *V. peii* de Chine des grandes civettes africaines, car le talonide de M_1 des espèces eurasiatiques est beaucoup plus petit, et le trigonide nettement plus ouvert, surtout chez *Megaviverra* (sans compter les différences sur P^4).

Plus délicats à préciser sont les rapports entre *V. civetta*, *V. zibetha* et *V. leakeyi*. Un matériel plus complet serait bienvenu, mais il se pourrait que les espèces africaines soient plus voisines l'une de l'autre que ne le pensait Petter, car leurs carnassières inférieures partagent plusieurs caractères, absents chez *V. zibetha*, dont certains au moins sont assurément dérivés (D) :

- grande taille (D)
 - trigonide bas (D)
 - trigonide un peu resserré (D chez *V. civetta* au moins)
 - hypoconide nettement plus antérieur que l'entoconide.
- En l'absence de caractères partagés par les M_1 de *V. leakeyi* et *V. zibetha*, ces ressemblances parlent

en faveur de la monophylie d'un groupe africain, le genre *Civettictis*, mais sa réalité serait à confirmer par une étude cladistique détaillée.

Genre *Genetta* OKEN, 1816

Genetta sp.

Fig. 4.2

Matériel - AaO-2816: M_1 droite.

Description et comparaisons - Cette petite M_1 (6,6 x 3,4 mm) possède un trigonide très ouvert, un métaconide petit et conique situé un peu en retrait du protoconide, un petit cingulum antéro-externe, un talonide court et étroit creusé en bassin, s'ouvrant lingualement par une vallée étroite, et bordé d'une crête élevée sur laquelle l'entoconide est presque aussi haut que l'hypoconide.

Ces caractères correspondent au genre *Genetta*, connu dès le Pliocène en Afrique à Langebaanweg (Hendey 1974) par une espèce un peu plus grande, et au Wadi Natrun par un fragment de mandibule dont la M_1 s'accorde par la taille à celle de Ahl al Oughlam, mais dont la figuration (Stromer 1931, pl. 2, fig. 5) est malheureusement imprécise. Compte tenu du grand nombre d'espèces actuelles dans ce genre, et de la pauvreté du matériel d'Ahl al Oughlam, il serait sans doute vain de tenter de pousser la comparaison avec les formes actuelles.

Famille HYAENIDAE

Genre *Crocota* KAUP, 1828

Espèce-type - *Crocota crocuta* (ERXLEBEN, 1777)

Crocota dbaa nov. sp.

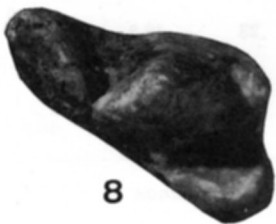
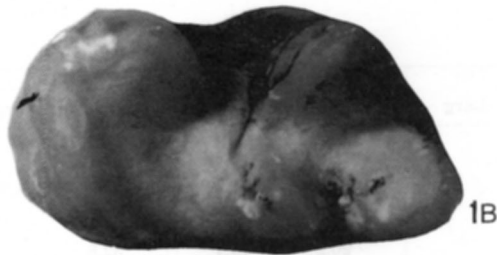
Fig. 7.3,4,6

Holotype - AaO-12: mandibule droite, complète à l'exception des incisives, de l'extrémité de l'apophyse coronoidale et de la partie externe du condyle. Les dents sont à peine touchées par l'usure (Fig. 7.6).

Gisement-type - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.

Hypodigme - AaO-1335: mandibule droite avec toute sa dentition, très peu usée (Fig. 7.4); AaO-2062: mandibule avec P_2 - P_3 ; AaO-2105: mandibule avec C- M_1 , très usées; AaO-2106: mandibule avec germes de C- P_4 ; AaO-2107: mandibule avec P_2 - P_4 , très

FIGURE 4 - 1. *Ichneumia nims* nov. sp., M_1 gauche, holotype, AaO-2815, **A**: vue interne, **B**: vue occlusale [x 10]. 2. *Genetta* sp., M_1 droite, AaO-2816, **A**: vue interne, **B**: vue occlusale [x 8]. 3. *Lynx* ? sp., extrémité distale d'humérus gauche, AaO-2229, vue antérieure [x 1]. 4. *Homotherium* sp., extrémité distale d'humérus droit, AaO-10, vue antérieure [x 1/2]. 5. *Panthera pardus*, mandibule droite, AaO-13, **A**: vue interne [x 3/4], **B**: vue occlusale [x 1]. 6-7. *Nyctereutes abdeslami* nov. sp. 6: maxillaire droit avec P^3 - M^2 , holotype, AaO-934, vue occlusale (stéréo) [x 1]. 7: mandibule droite, paratype, AaO-3198, vue interne [x 1]. 8. *Herpestes abdelalii* nov. sp., P^4 droite, paratype, AaO-2809, vue occlusale [x 5]. 1. Left M_1 , holotype, AaO-2815, **A**: internal view, **B**: occlusal view. 2. Right M_1 , AaO-2816, **A**: internal view, **B**: occlusal view. 3. Left distal humerus, AaO-2229, anterior view. 4. Right distal humerus, AaO-10, anterior view. 5. Right mandible, AaO-13, **A**: internal view, x 3/4, **B**: occlusal view. 6-7. *Nyctereutes abdeslami* nov. sp. 6: right maxilla with P^3 - M^2 , holotype, AaO-934, occlusal view (stereo). 7: Right mandible, paratype, AaO-3198, internal view. 8. Right P^4 , paratype, AaO-2809. Occlusal view.



usées, peut-être du même individu que AaO-2105; AaO-2242: mandibule avec C-M₁ fraîches; AaO-2577: id., probablement du même individu que AaO-2242 (Fig. 7.3); AaO-3053: mandibule avec P₂-M₁; AaO-3441: mandibule avec P₃-M₁; AaO-933: maxillaire avec P³, P⁴; une quinzaine de dents isolées.

Derivatio nominis - dbâa, nom arabe de l'hyène.

Diagnose - *Crocota* de petite taille; corps mandibulaire à peine plus haut sous M₁ que sous P₂; condyle et apophyse angulaire situés haut; P₃ petite, à angle mésio-labial peu développé, à peine plus haute que P₄, mais insérée plus bas dans l'os que P₂ et P₄; M₁ et surtout P₄ avec de forts cingulum externes; M₁ courte, avec métaconide, talonide relativement bien développé; P₃ relativement

basse; P⁴ à métacône court. Tous ces caractères sont primitifs par rapport à ceux de *C. crocuta*, l'hyène tachetée actuelle.

Description et comparaisons - La taille de la mandibule est voisine de celle de *H. hyaena*. La forme de la symphyse ne diffère pas significativement de celle de *C. crocuta*. Sur l'holotype, il existe deux trous mentonniers, assez petits, sous P₂, comme c'est souvent le cas chez *Hyaena*, mais un seul sur les autres spécimens. Le corps mandibulaire est bas, mais cette hauteur croît avec l'âge, comme chez les actuels; il n'est guère plus haut en arrière de M₁ que sous cette dent, le bord inférieur se relevant fortement à ce niveau, et guère plus

Dents supérieures - upper teeth

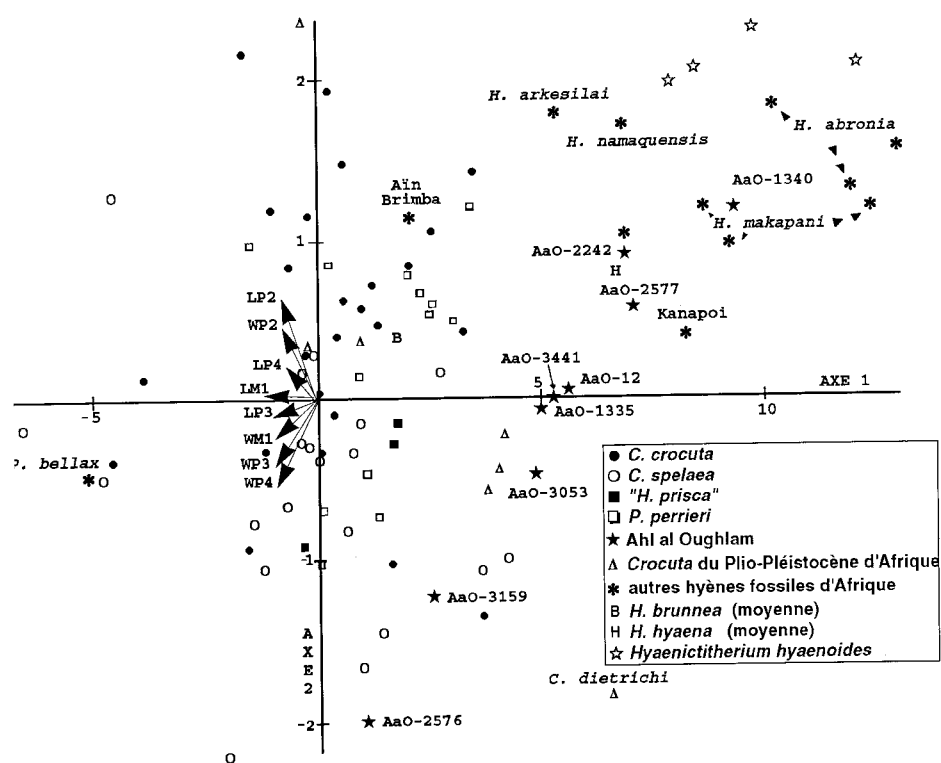
	P ²		P ³		P ⁴		M ¹	
	Long	Larg	Long	Larg	Long	Larg	Long	Larg
<i>Crocota dbaa</i> nov. sp.								
Aa0-43			19	13,8				
Aa0-145					33,5	18,7		
Aa0-174			20	14,2				
Aa0-395			21,4					
Aa0-933			20,2	15,1	32,8			
Aa0-3054	15,3	10,8						
Aa0-3058			20	14,1				
<i>Pliocrocota perrieri latidens</i> n.ssp.								
Aa0-393			23,4	17,1				
Aa0-2029			22,4					
Aa0-1409			21	15,5?	34,3	18,4		
Aa0-2564					35			
Aa0-3075	17,7	11,8						
Aa0-3091	17,9	13,2			35			
<i>Hyaenictitherium ? barbarum</i> n.sp.			22,9	16,3				
Aa0-172					27,1	16,3	7,9	15,4

Dents inférieures - lower teeth

	P ₂		P ₃		P ₄		Long	M ₁ Larg	Ltrig
	Long	Larg	Long	Larg	Long	Larg			
<i>Crocota dbaa</i> n.sp.:									
Aa0-12 (holotype)	12,9	9,9	16,8	12,5	20,5	12,6	24,6	11,1	20,9
Aa0-1335	14,5	9,8	18	13,3	20	12,7	24,1	12	20,2
Aa0-2015			18,1	12,2					
Aa0-2024							23,4	10,7	19,4
Aa0-2028							24,8	11,3	20,8
Aa0-2062			17,1	11,7	19	11,1 +			
Aa0-2106	14,3	9,5	17,7	12,1	20,5	12,4			
Aa0-2107	14,9	10,2	18	13,3	20,5	12,8			
Aa0-2242	14,3	9,1	17,5	12,3	19,9	11,6	24,3	10,8	20,1
Aa0-3053	14	10,0	18	13,8	19,8	12,8	23,8	11,6	19,7
Aa0-3057	14,2	9,5							
Aa0-3060							25,5	11,7	20,7
Aa0-3089					20,6	12,5			
Aa0-3441			18,3	12,5	20,1	12,5	25,1	11,4	20,4
<i>Pliocrocota perrieri latidens</i> n.ssp.:									
Aa0-44							23,3	12,9	19,4
Aa0-2025							23,4	11,6+	≈19,2
Aa0-2063	15,3	11,1	20,8	15	22	15			
Aa0-2576 (holotype)	14,3	10,8	19,5	15,3	21,7	14,8	23,1	13,1	19,4
Aa0-3159	14,2	10,3	19,2	14,8	21,9	13,7	23	12,8	19
Aa0-3440	14,8	10,4	19,5	14,6	22,3	14,5			
<i>Hyaenictitherium ? barbarum</i> n.sp.									
Aa0-932	12,6	7,9	17	10,4	17,8	10,3			
Aa0-1340 (holotype)	14,1	8	17,6	10,7	18,9	10,8	21,4	10,3	16,5

FIGURE 5 - Dimensions dentaires des hyènes de Ahl al Oughlam. *Tooth measurements of Ahl al Oughlam Hyenas.*

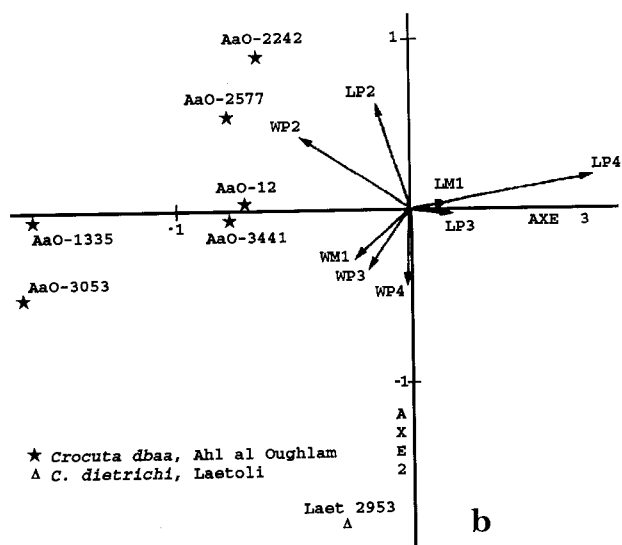
FIGURE 6 - ACP sur les dimensions des dents inférieures ($P_2 - M_1$) de diverses hyènes. *C. crocuta* et *C. spelaea* sont les individus actifs, les autres spécimens illustratifs. **5a**: plan 1-2; **5b**: plan 2-3. Axe 1 = 66,7 %; axe 2 = 11,1 %; axe 3 = 8,8 %. L = longueur, W = largeur. Mesures en partie d'après Bonifay 1971; Howell & Petter 1980; Esu & Kotsakis 1980; Barry 1987; Turner 1987; Werdelin et al. 1994. *PCA on lower teeth measurements ($P_2 - M_1$) of various hyenas. *C. crocuta* and *C. spelaea* are active individuals, the others are illustrative. **5a**: plan 1-2; **5b**: plane 2-3. Axis 1 = 66,7 %; axis 2 = 11,1 %; axis 3 = 8,8 %. L = length, W = width.*



a

haut non plus que sous P_2 , à la différence de *C. crocuta*. Les crêtes d'insertion musculaire sur l'apophyse angulaire sont moins marquées que chez *Hyaena*.

La canine ne présente pas de caractère notable. P_2 , petite et basse, ne possède qu'une faible constriction centrale; le talonide, court, est à peine élargi dans sa partie linguale. P_3 , petite, est à peine plus haute que P_4 , et nettement plus basse que celle de *C. crocuta*. Cette dent est néanmoins crocutoïde par son aspect élancé, la réduction du talonide, l'absence presque totale de cingulum postérieur et l'absence de tubercule antérieur. P_4 diffère peu entre les genres actuels. Le développement du tubercule antérieur se situe ici dans la moyenne de *C. crocuta*, mais ce caractère est très variable. Le développement de l'angle mésio-labial et la sinuosité labiale du collet sont aussi crocutoïdes. Le caractère le plus remarquable de P_4 est le fort développement du cingulum labial, qui forme un bourrelet arrondi dans l'angle mésial et un relief plus accentué, escarpé, dans sa moitié distale. M_1 est nettement plus longue que P_4 , et relativement étroite. Le paraconide est plus long que le protoconide, mais guère plus large, à la différence de *C. crocuta*. Le cingulum mésio-labial atteint le milieu de la dent. Le talonide est moins réduit, tant en largeur qu'en longueur, que chez *C. crocuta*: le rapport L trigonide / L totale (81 à 85 %) est inférieur à la valeur minimale calculée dans l'espèce actuelle (Kurtén 1956: 15). Un petit métaconide, exceptionnel chez cette dernière, est ici constant.



b

Les pièces dentaires supérieures sont plus rares que les inférieures. P_3 était certainement moins haute que chez *C. crocuta*. Les tubercules accessoires (postérieur et antéro-interne) sont aussi plus forts, et les deux crêtes principales forment entre elles, en vue occlusale, un angle plus ouvert que dans cette espèce; cet angle est toutefois plus fermé que chez *Hyaena*, et le contour de la dent

est beaucoup moins rhomboïdal. Sur P⁴, le protocône atteint en avant le même niveau que le parastyle, qui est relativement plus petit que chez *Hyaena*; à la différence de *C. crocuta*, en revanche, le métacône n'est pas plus long que le paracône. Le maxillaire AaO-933 montre, d'après l'alvéole, que M¹ était très petite.

Etude métrique (dimensions: Fig. 5): Plutôt que les classiques graphiques de Simpson, illisibles au-delà de quelques spécimens, et impuissants à ordonner les individus ou les taxons en fonction des mesures qu'ils illustrent, j'ai préféré utiliser l'ACP sur les dents inférieures, les mieux représentées (Fig. 6). *Crocota dbaa* nov. sp. se distingue d'abord de toutes les autres *Crocota* par sa petite taille (valeurs positives de l'axe 1), qui n'est comparable qu'à celle de *C. dietrichi* de Laetoli et de Koobi Fora. Par rapport à cette dernière, les proportions dentaires ne sont pas radicalement différentes, mais la P₂ est plutôt moins réduite, la P₃ petite, et la M₁ courte (Axes 2-3 de l'ACP: Fig. 6b).

Conclusions - Un certain nombre de caractères dentaires dérivés montrent que l'hyène de Ahl al Oughlam est une *Crocota* :

- P₂ petite ;
- P₃ élancée, insérée plus bas que P₂ et P₄, de contour quadrangulaire ;
- P₃ et P₄ à tubercules accessoires réduits ;
- M₁ longue, à talonide relativement court.

Cette espèce se distingue néanmoins de l'actuelle *C. crocuta* par :

- la petite taille ;
- la moindre élévation de P₃, sa petitesse relative, le moindre développement de sa partie antéro-externe ;
- la moindre largeur du paraconide de M₁, la moindre réduction du talonide, la présence constante d'un métaconide ;
- le fort développement du cingulum externe de P₄ et de M₁.

Il ne fait donc pas de doute qu'il ne s'agit pas de *C. crocuta*, mais il est plus difficile de distinguer l'hyène de Ahl al Oughlam des *Crocota* du Pliocène et du début du Pléistocène d'Afrique orientale et méridionale. Elle est en revanche sans rapport avec l'hyène du Pliocène de l'Aïn Brimba en Tunisie (Arambourg 1979), que Howell et Petter (1980) ont rapprochée de *Pachycrocota*.

Turner (1984b) a rapporté à *C. crocuta* les hyènes

sud-africaines naguère incluses dans *C. ultra* EWER (Ewer 1954, 1955a), bien que les dimensions des prémolaires de certains spécimens de Swartkrans se situent sous les limites de variation de l'espèce actuelle. Il en va de même de la *Crocota ultra* d'Olduvai (Petter 1973), qui se distingue aussi par la présence d'un petit métaconide et d'un talonide réduit sur M₁; cette hyène est cependant plus évoluée que celle de Ahl al Oughlam par l'ébauche de constriction centrale de P₂, sa P₃ nettement plus haute que P₄ (Petter 1973, pl. 5, fig. 2), à angle antéro-externe bien développé, l'absence de cingulum externe sur P₄.

C. dbaa nov. sp. se rapproche davantage de *C. dietrichi* PETTER & HOWELL, 1989, des Upper Laetoli beds (Barry 1987; Petter & Howell 1989). Cette espèce est de taille semblable à celle de l'espèce marocaine, mais la M₁ est un peu plus longue, et son talonide plus réduit. La P₄ est dépourvue d'un fort cingulum externe et, surtout, la P₃, qui s'insère au même niveau que P₄, semble très basse (Petter & Howell 1989, fig. 1); en revanche, son angle antéro-externe est mieux développé. Certaines de ces différences portent sur des éléments de toute première importance fonctionnelle, liés en particulier à l'aptitude à broyer les os, et justifient donc la distinction spécifique. Notons en passant que la distinction spécifique entre *C. dietrichi* et *C. crocuta*, mise en doute par Turner (1990b) pour la simple raison que toutes les dimensions dentaires de l'espèce de Laetoli rentrent dans le domaine de variation de *C. crocuta*, et à nouveau, cette fois sans justification, par Werdelin & Solounias (1991), est ici confirmée par l'ACP.

Des trois espèces, *C. dietrichi* de Laetoli, *C. dbaa* nov. sp. de Ahl al Oughlam et *C. "ultra"* d'Olduvai, cette dernière est assurément la plus évoluée, ce qui s'accorde bien avec l'âge plus ancien des autres gisements, mais l'ACP montre aussi une différence nette entre les deux autres espèces, qui sont pourtant d'un grade évolutif voisin, les caractères dérivés se trouvant chez l'une ou l'autre.

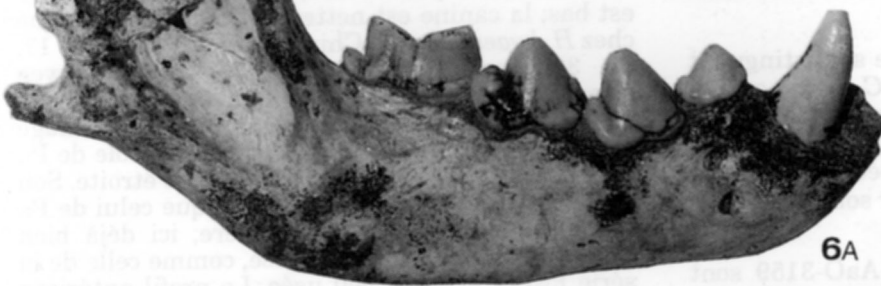
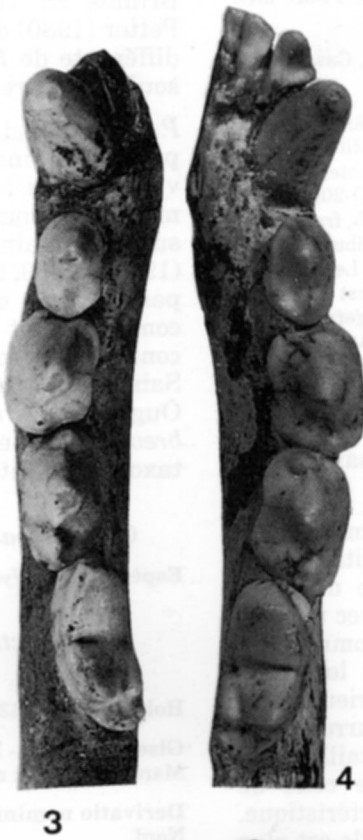
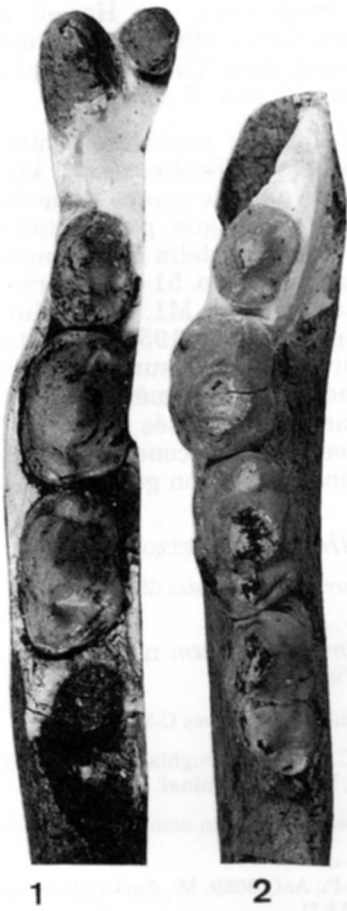
Genre *Pliocrocota* KRETZOI, 1938

Espèce-type - *Pliocrocota perrieri* KRETZOI, 1938.

Pliocrocota perrieri (CROIZET & JOBERT, 1828)

Pliocrocota perrieri latidens nov. ssp.
Fig. 7.1,2,5

FIGURE 7 - 1,2,5. *Pliocrocota perrieri latidens* nov. ssp. 1. Mandibule gauche avec I3-P4, AaO-2063, vue occlusale [x 1]. 2. Mandibule gauche avec P2-M1, holotype, AaO-2576, vue occlusale [x 1]. 5. Mandibule droite avec C-M1, AaO-3159, vue latérale [x 3/4]. 3,4,6. *Crocota dbaa* nov. sp. 3. Mandibule gauche avec C-M1, AaO-2577, vue occlusale (stéréo) [x 1]. 4. Mandibule droite avec I1-M1, AaO-1335, vue occlusale (stéréo) [x 1]. 6. Mandibule droite avec C-M1, holotype, AaO-12, A: vue latérale [x 3/4], B: vue occlusale [x 1]. 1. Left mandible with I3-P4, AaO-2063, occlusal view. 2. Left mandible with P2-M1, holotype, AaO-2576, occlusal view. 5. Right mandible with C-M1, AaO-3159, lateral view. 3,4,6. Left mandible with C-M1, AaO-2577, occlusal view (stereo). 4. Right mandible with I1-M1, AaO-1335, occlusal view (stereo). 6. Right mandible with C-M1, holotype, AaO-12, A: lateral view, B: occlusal view.



Holotype - AaO-2576: mandibule gauche avec P₂-M₁, bien usées (Fig. 7.2).

Gisement-type - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.

Hypodigme - AaO-3091: fragments d'un crâne (frontal, maxillaire et quelques dents); AaO-2224: mandibule droite avec P₂, P₃, M₁, et une partie de la branche montante, très probablement du même individu que l'holotype; AaO-2063: mandibule gauche d'un jeune individu, avec I₃, C, P₂-P₄, fraîches, et la branche montante (Fig. 7.1); AaO-3159: mandibule avec C-M₁ (Fig. 7.5); AaO-3440: mandibule avec P₂-P₄. Le rattachement des spécimens suivants au même taxon est incertain: AaO-44: M₁; AaO-2025: M₁; AaO-38: P₂; AaO-931: germes de P₂-P₄; AaO-1361: P₂; AaO-2575: P₂; AaO-2560: P₂; AaO-3075: P₂; AaO-2029: P₂; AaO-393: P₂; AaO-2564 et 2565: P₂ incomplètes; AaO-1409: maxillaire avec P₄, et C-P₃ en cours d'éruption.

Diagnose - *Pliocrocuta perrieri* de taille moyenne, à dents inférieures très larges; M₁ sans métaconide.

Description et comparaisons - Sur la mandibule, le seul caractère osseux notable est la position basse de l'apophyse angulaire, assez variable dans les formes actuelles. P₂ est courte et large, avec un talonide mal séparé du tubercule principal, comme chez *Hyaena*. P₃ est large par rapport à sa longueur, basse, avec un vestige de tubercule antérieur et un talonide bordé en arrière par un fort bourrelet cingulaire. Tous ces caractères, ainsi que la taille supérieure, distinguent bien cette dent de celle de *Crocuta dbaa* nov. sp. P₄ est moins caractéristique. Par rapport à celle de *C. dbaa* nov. sp., elle est plus grande et plus large, le cingulum est mieux marqué, le tubercule accessoire antérieur un peu plus fort, mais ces différences ne sont pas considérables. Les M₁ des mandibules AaO-2576, AaO-2224 et AaO-3159, à peine plus longues que les P₄, sont complètement dépourvues de métaconide; leur paraconide est plus long et plus large que le protoconide, et le talonide est court, avec un tubercule principal central allongé antéro-postérieurement et un bourrelet interne surélevé. Les deux M₁ isolées, fraîches, présentent les mêmes caractères, et montrent de plus que la couronne est plus élevée que celle de *Crocuta dbaa* nov. sp.

Des dents supérieures, P₂ et P₃ ne se distinguent guère que par la taille de celles de *C. dbaa* nov. sp., mais P₄ est bien différente par son protocône peu saillant, son paracône aussi long que le métacône, et son parastyle peu réduit (spécialement sur AaO-1409). La M₁, représentée par son alvéole sur AaO-3159, devait être minuscule.

L'ACP montre que AaO-2576 et AaO-3159 sont d'une taille moyenne pour *P. perrieri*, mais se distinguent immédiatement de tous les autres par leurs dents très larges (Fig. 5,6), plus larges même que les spécimens du Yushe ou des Etouaires (Qiu 1987). L'hyène de Ahl al Oughlam est radicalement différente sous ce rapport de celle de l'Aïn

Brimba en Tunisie, rapprochée par Howell & Petter (1980) de *P. brevirostris*; elle est aussi bien différente de *H. brunnea*, dont Turner (1990b) a souligné les ressemblances avec *P. perrieri*.

P. perrieri est habituellement considéré comme proche de, sinon identique à, "*Pachycrocuta*" *brevirostris* qui lui succède dans le temps dans les mêmes régions, et s'en distingue par la taille supérieure ainsi que, selon Werdelin & Solounias (1991, tabl. 3; le codage indiqué p. 51 est inversé), par la perte du métaconide de M₁. En réalité, comme l'avait déjà signalé Viret (1954), le métaconide est le plus souvent absent sur les M₁ de Saint-Vallier, et comme il en est de même à Ahl al Oughlam, les deux caractères censés définir "*P. brevirostris*" ne sont en fait pas concordants; ce taxon ne mérite pas une distinction générique.

Genre *Hyaenictitherium* KRETZOL, 1938 ?

Espèce-type - *Hyaenictitherium hyaenoides* (ZDANSKY, 1924)

Hyaenictitherium ? *barbarum* nov. sp.

Fig. 13.1,2

Holotype - AaO-1340: mandibule droite avec C-M₁ (Fig. 13.2).

Gisement-type - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.

Derivatio nominis - De Berbérie, ancien nom de l'Afrique du Nord.

Hypodigme - AaO-932: P₂-P₄; AaO-3059: M₁; AaO-172: maxillaire avec C, P₄ et M₁ (Fig. 13.1).

Diagnose - *Hyaenictitherium* ? à petite canine, P₁ absente, P₂ longue et insérée au même niveau que P₃. Parastyle de P₄ court, métacône un peu plus long que le paracône. M₂ absente.

Description et comparaisons - Les caractères primitifs dominent sur la mandibule AaO-1340, qui se distingue immédiatement des autres hyénidés de Ahl al Oughlam. Bien que les dents soient bien entamées par l'usure, le corps mandibulaire est bas; la canine est nettement moins grosse que chez *H. hyaenoides* de Chine (Zdansky 1924, pl. 17, fig. 3-4) ou *H. namaquensis* de Langebaanweg (mandibule SAM-PQ-25026 figurée par Hendey 1978a, fig. 1-2, dont j'ai pu examiner un moulage grâce à S. Sen). Il n'y aucune trace d'alvéole de P₁. P₂ est basse, longue par rapport à P₃, et étroite. Son collet est situé à la même hauteur que celui de P₃, ce qui suggère que cette dernière, ici déjà bien usée, était aussi une dent basse, comme celle de la série P₂-P₄ AaO-932, peu usée. Le profil antérieur de P₃ est faiblement convexe, comme chez *H. namaquensis*, à la différence de celui de *Hyaena hyaena*. La face antérieure de P₃ est également un peu convexe chez "*Ictitherium*" *arkesilai* ESU & KOTSAKIS, 1980, de Sahabi, et chez *H. abronia* HENDEY, 1974, de Langebaanweg, mais le tubercule

antérieur semble plus fort dans ces deux espèces. Cette dent, ainsi que P₄, sont surtout ici nettement moins épaisses que chez *Hyaena hyaena*. Le tubercule antérieur de P₄ est moins développé que chez *H. namaquensis*. La carnassière ressemble à celle de *H. hyaena*, mais l'entoconide est mieux développé, et le talonide un peu plus long. La M₂ n'est connue que par son alvéole, de très petite taille, et cette dent était sans doute plus petite que celle de *H. namaquensis* (v. dimensions et ACP fig. 4-5).

Je rattache à la même espèce un fragment de maxillaire gauche, AaO-172. Le bord inférieur de l'orbite est conformé comme celui de *Hyaena hyaena* (Werdelin & Solounias 1991, caractère 28), mais le palais est plus étroit, et le foramen infra-orbitaire plus postérieur (ici au niveau du milieu de P₃). Sur la canine, en cours d'éruption, la crête mésiale est beaucoup moins déjetée vers l'intérieur que chez *Crocota*. Les alvéoles de P₁-P₃ sont contigus. Le grand axe de P₄ est nettement oblique par rapport au plan sagittal; cette dent ressemble à celle de *Crocota dbaa* nov. sp., avec un parastyle nettement plus court que le paracône, lui-même légèrement plus court que le métacône, mais le protocône est plus gros, avec une crête mieux marquée, et la dent est nettement plus petite. La P₄ de *H. namaquensis* ressemble plus à celle de *H. hyaena*, avec des lobes moins inégaux. M¹ est tout à fait semblable, tant dans sa morphologie que dans ses proportions relativement à P₄, à celle de *H. namaquensis*, et donc nettement plus grosse que celle de *H. hyaena*, mais il n'y a pas de M².

La petite hyène de Ahl al Oughlam fait partie d'un ensemble, peut-être hétérogène, dont les caractères primitifs rappellent *H. hyaena*, mais où il existe encore une M₂, sinon une P₁ et une M², et où les prémolaires ne sont pas élargies. Les caractères distinctifs à l'intérieur de ce vaste ensemble (Werdelin 1988; Werdelin et al. 1994) sont si ténus qu'il est peut-être téméraire d'en établir le cladogramme (Werdelin & Solounias 1991).

En Afrique, la plus ancienne de ces hyènes est peut-être *Hyaenictitherium ? arkesilai* (ESU & KOTSAKIS, 1980) de Sahabi mais, le type provenant des fouilles de Petrocchi, son âge n'est pas connu avec précision (Geraads 1989). Werdelin & Solounias (1991) ont mis cette espèce en synonymie avec "*Hyaena*" *abronia* HENDEY de Langebaanweg, qui est cependant plus petite, puis Werdelin et al. (1994) l'ont incluse dans *Hyaenictitherium namaquensis*, présent aussi dans ce dernier gisement. Cette espèce est de taille intermédiaire, mais le tubercule antérieur de sa P₄ est très développé. Ce sont presque uniquement des traits primitifs qui distinguent ces

formes de *Hyaena hyaena*: M¹ et talonide de M₁ grands, carnassières supérieures obliques, présence de P₁, M₂ et M², étroitesse des prémolaires. Même si "there is, however, no evidence of a special relationship between *I. abronia* and *H. hyaena*" (Werdelin & Solounias 1991: 42), aucun caractère sérieux ne permet non plus d'exclure l'espèce fossile de l'ancestralité de l'actuelle. Les dimensions dentaires de *Hyaenictitherium ? abronia* sont très proches de celles de *Hyaena makapani* TOERIEN de Makapansgat (Toerien 1952; Randall 1981), qui s'en distingue surtout par l'absence des M₂ et de P₁, la réduction de M¹ et un certain élargissement des dents. La petite hyène de Ahl al Oughlam n'a pas atteint ce grade évolutif et il me semble préférable de l'inclure, sous réserve et faute de mieux, dans *Hyaenictitherium* (le nom générique *Ikelohyaena* WERDELIN & SOLOUNIAS, réservé à la seule *I. abronia* presque dépourvue de caractères dérivés, ne fait qu'encombrer un peu plus une taxonomie déjà pléthorique). Le *Hyaenictitherium ?* de Ahl al Oughlam serait donc le dernier représentant de ce groupe d'hyénidés primitifs en Afrique.

Genre *Chasmaporthetes* HAY, 1921

Espèce-type - *Chasmaporthetes assifragus* HAY, 1921

Chasmaporthetes nitidula (EWER, 1955)

Chasmaporthetes nitidula darelbeidae nov. ssp.
Fig. 8.3

Holotype - AaO-2050: fragment de mandibule droite avec la canine incomplète, P₃ et P₄, et les alvéoles de P₂ et M₁.

Hypodigme - AaO-3062 (P₁), 3063 (P₃) et 3064 (P₂) sont trois dents gauches qui proviennent très probablement du même individu que l'holotype.

Gisement-type - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.

Derivatio nominis - De Dar el Beida, nom arabe de Casablanca.

Diagnose - Sous-espèce plus petite que la sous-espèce-type de Swartkrans. P₃ et P₄ moins inégales.

Description et comparaisons - L'holotype appartient à un jeune individu, dont la racine de la canine est encore incomplètement formée et les prémolaires parfaitement fraîches. Leur forme élancée, lancéolée, leur étroitesse, le développement des tubercules accessoires ne laissent place à aucun doute quant à la détermination générique (Kurtén & Werdelin 1988; Werdelin & Solounias 1991). Le bord inférieur du corpus est presque rectiligne, du niveau de la canine à celui de l'avant de M₁. Déjà très haut sous P₂, malgré le jeune âge de l'animal, il ne comporte qu'un seul trou mentonnier, sous la racine postérieure de cette dent. La

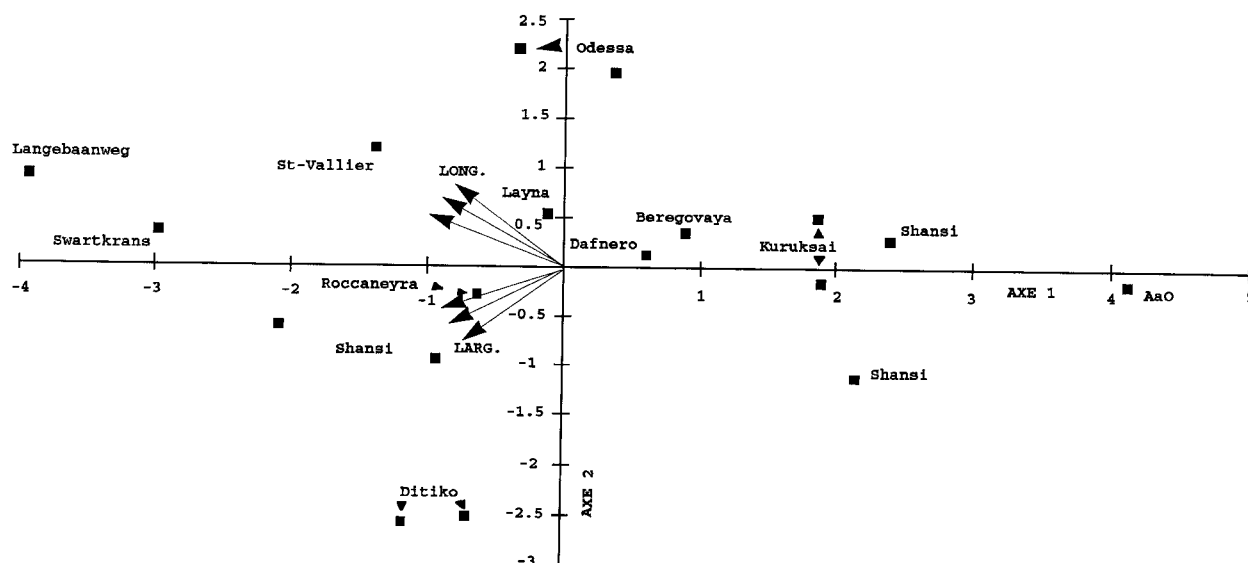


FIGURE 9 - ACP sur les dimensions des dents inférieures ($P_2 - P_4$) de *Chasmaporthetes* s.l. Tous les éléments sont actifs sauf ceux du Miocène supérieur (Ditiko = DTK). Axe 1 = 70,7 %, Axe 2 = 17,5 %. Mesures en partie d'après Ewer 1955 ; Crusafont & Aguirre 1971 ; Galiano & Frailey 1977 ; Kurtén & Werdelin 1988 ; Koufos 1993 ; Sotnikova 1994 ; Werdelin *et al.* 1994. PCA on lower teeth measurements ($P_2 - P_4$) of *Chasmaporthetes* s.l. All specimens are active except those of the Upper Miocene (Ditiko = DTK). Axe 1 = 70.7 %, Axe 2 = 17.5 %.

rangée dentaire est courbée, en vue occlusale. Les trois prémolaires sont très semblables entre elles; elles possèdent un tubercule principal lancéolé et de forts tubercules accessoires; sur P_2 et P_3 l'antérieur est plus faible que le postérieur, mais ils sont à peu près égaux sur P_4 , qui possède aussi un cingulum postérieur mieux marqué. La crête principale de cette dent est plus incurvée que celle de P_3 , et plus encore que celle de P_2 , où les trois tubercules sont parfaitement alignés.

Dimensions - AaO-3063, P_2 : 15,2 x 7,8; AaO-2050, P_3 : 18,2 x 9,3; P_4 : 20,5 x 9,7.

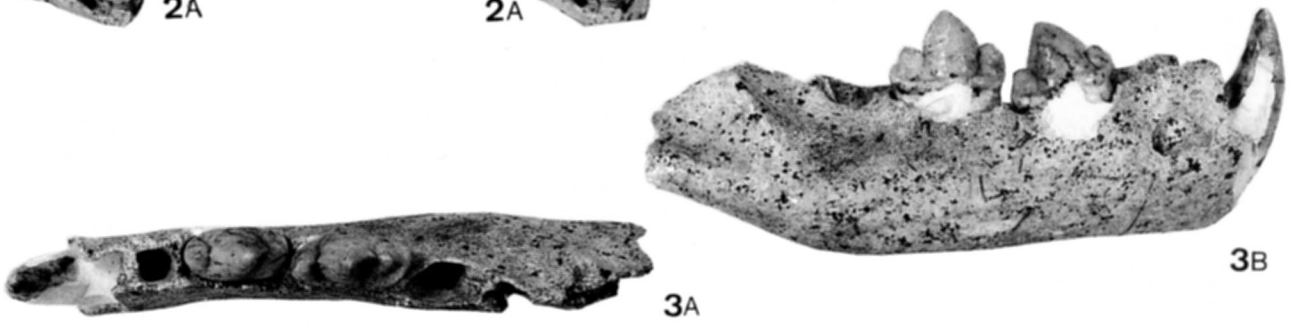
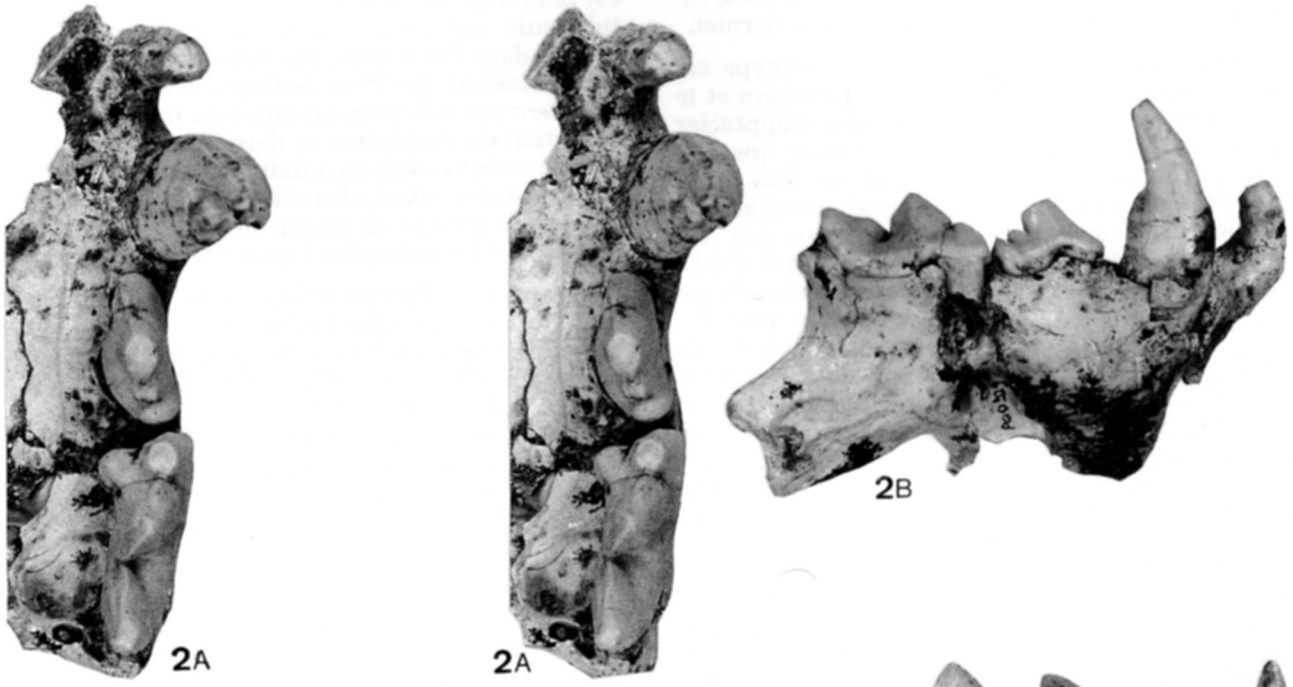
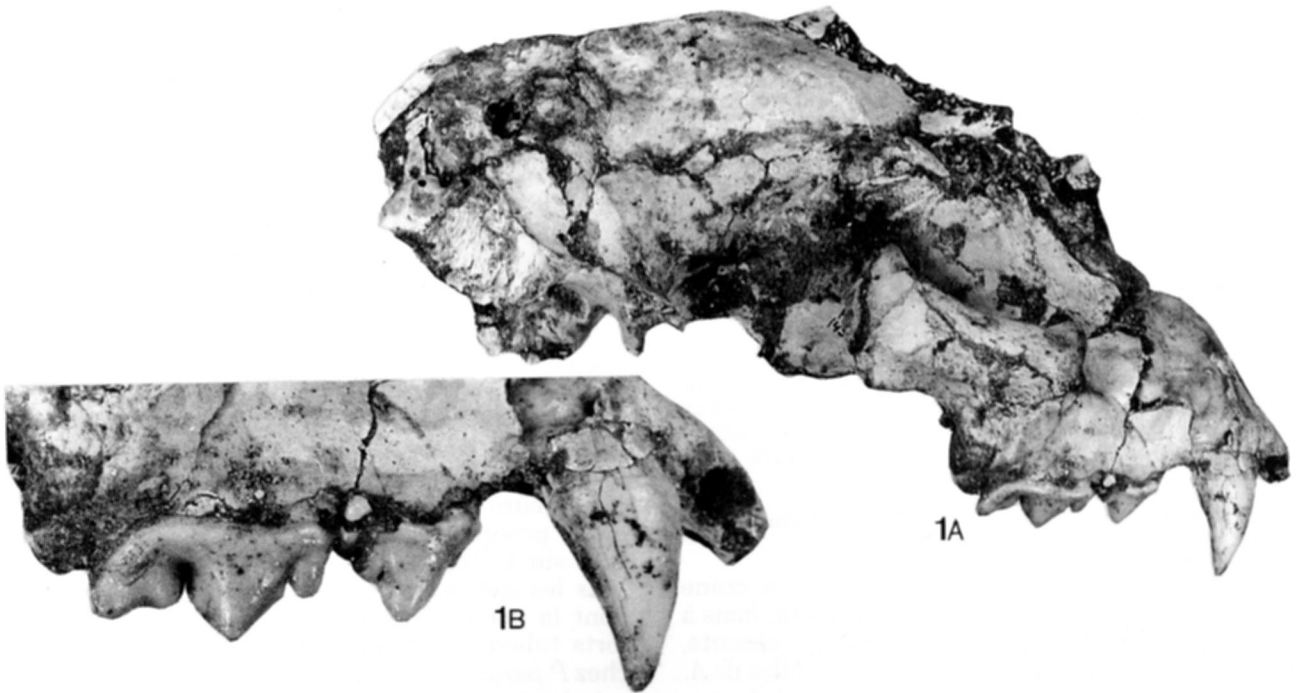
L'alvéole de M_1 montre que cette dent devait être un peu plus longue (de 2 mm environ) que P_4 . Il n'y a pas d'alvéole pour une M_2 .

Cette mâchoire se distingue nettement de celle de *Chasmaporthetes lunensis* d'Europe par sa taille inférieure, la moindre inégalité de longueur des prémolaires, et le fort développement des tubercules accessoires antérieurs: la P_3 de Saint-Vallier (Viret 1954, pl. 8, fig. 3) ne possède qu'un faible tubercule antérieur, mais son talonide est long et épais. La P_3 du *Chasmaporthetes* de Swartkrans (Ewer 1955b, fig. 3; Hendey 1978, fig. 10) est plus

semblable, mais l'inégalité entre P_3 et P_4 est aussi marquée qu'en Europe, et comme en Europe aussi, il s'agit d'un animal de grande taille. Seuls certains spécimens de Chine, rattachés à *C. lunensis honanensis* par Kurtén & Werdelin (1988; = *C. kani* GALIANO & FRAILEY, 1977) ont des longueurs de P_3 et P_4 semblables à celles de la forme d'Ahl al Oughlam, et l'ACP (Fig. 9) les place assez près de celle-ci, mais la morphologie de P_3 est la même qu'en Europe. Suivant la même analyse, le *Chasmaporthetes* de Swartkrans est très éloigné de celui du Maroc, mais c'est surtout l'axe 1 (taille) qui en est responsable. Comme sa morphologie est peu différente, il ne s'agit peut-être d'une conséquence de la règle de Bergman, n'impliquant pas une distinction spécifique.

Os des membres de hyénidés: les os des membres de carnivores sont assez rares relativement aux restes crâniens. Quelques uns appartiennent à des hyènes, mais la présence de quatre espèces de tailles voisines rend leur détermination précise impossible. Deux extrémités distales d'humérus, AaO-934 et AaO-2002 ne se distinguent pas de *C. crocuta*.

FIGURE 8 - 1,2. *Acinonyx aicha* nov. sp. 1. Crâne écrasé, holotype, AaO-1456, A: vue latérale [x 1/2], B: détail de la série dentaire, vue latérale [x 1]. 2. Maxillaire gauche avec I3-P4, AaO-929, A: vue occlusale (stéréo) [x 1], B: vue latérale [x 3/4]. 3. *Chasmaporthetes nitidula darelbeidae* nov. ssp., mandibule droite avec C, P_3 - P_4 , holotype, AaO-2050 [x 3/4]. A: vue occlusale, B: vue latérale. 1. Crushed skull, holotype, AaO-1456, A: lateral view, B: detail of the tooth series, lateral view. 2. Left maxilla with I3-P4, AaO-929, A: occlusal view (stereo), B: lateral view. 3. Right mandible with C, P_3 - P_4 , holotype, AaO-2050. A: occlusal view, B: lateral view.



Famille FELIDAE

Genre *Acinonyx* BROOKES, 1828Espèce-type - *Acinonyx jubatus* (SCHREBER, 1776)*Acinonyx aicha* nov. sp.

Fig. 8.1,2

Holotype - AaO-1456: crâne complet, mais très écrasé et déformé (Fig. 8.1).**Gisement-type** - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.**Hypodigme** - AaO-18: fragment de maxillaire droit d'un individu sub-adulte avec C, P³, P⁴, non usées; AaO-49: mandibule avec P₃, P₄ et M₁ incomplètes; AaO-3439: P₃ et P₄; AaO-929: fragments d'un crâne (Pl. 23, fig. 2); AaO-1410: P₄; AaO-1325 et 3187: M₁; AaO-3129: tibia; AaO-1477: tarse; AaO-1476: métatarsiens incomplets; AaO-1338: fragment de MtIV.**Derivatio nominis** - Aicha, nom du guépard dans Hergé (1958: 30).**Diagnose** - *Acinonyx* de grande taille, à crâne encore semblable à celui du genre *Panthera*, mais à cavité glénoïde très concave. I³ grande, P² absente, P³ et P⁴ très longues, mais semblables à celles de *A. pardinensis* (CROIZET & JOBERT, 1828). P³ à tubercule antérieur moins développé que chez ce dernier.**Description et comparaisons** - L'holotype est d'une taille intermédiaire entre la panthère et le lion. Bien que l'écrasement empêche d'apprécier exactement ses proportions, il est clair que son profil crânien ne possédait pas la très forte convexité de celui d'*A. jubatus*, le guépard actuel, ou de *A. pardinensis*, surtout connu par les superbes matériaux de Saint-Vallier (Viret 1954). La partie conservée de l'arcade zgomatique suggère également une fosse temporale normale, non pas raccourcie comme chez les guépards; de même, la partie conservée des palatins montre que les choanes devaient s'ouvrir assez loin en arrière. Le palais, élargi chez *A. jubatus* et *A. pardinensis* au niveau de P³, de sorte que l'axe P³-P⁴, en vue occlusale, passe par la canine, est ici semblable à celui des panthères, cet axe passant

	C/	P ³	L	P ⁴ I.max	P ⁴ I.lame
Aa0-18	15 x 10,5	18,6 x 8,3	29,7	13	9,8
Aa0-929	14,6 x 11	20,3 x 9,1	30,8	12,6	9,5
Aa0-1410			28,3	9,2	
Aa0-1456 (holotype)	17,4 x 13,5	21,2 x 10,5	32,1	14,3	12,3
	P ₃	P ₄	M ₁		
Aa0-13	15,5 x 7,9	(18?) x 9	(23?) x 10,3		
Aa0-1325			22,7 x 9,8		
Aa0-3439	15,1 x 8,0	18,2 x 8,7			
Aa0-3187			20,8 x 9,6		

FIGURE 10 - Dimensions dentaires de *Acinonyx aicha* nov. sp. Tooth measurements of *Acinonyx aicha* nov. sp.plutôt par I³, aussi bien sur le type que sur AaO-929. Le trou sous-orbitaire est très postérieur, mais ce caractère semble aussi variable que chez les félinés modernes, car ce foramen est situé plus antérieurement sur le fragment de crâne AaO-929. Comme chez *A. pardinensis*, mais à la différence des félinés modernes, un fort rebord limite l'avant de la cavité glénoïde, y compris sa partie latérale; ce rebord est complètement absent chez le guépard actuel.I¹ et I² sont réduites, mais moins que chez *A. jubatus*; en revanche, I³ est grosse, plus même que chez les panthères. La canine supérieure est basse, trapue, dépourvue de sillon, comme chez *Acinonyx* et *Puma concolor*; de section aplatie, à profil postérieur peu concave; celle du maxillaire AaO-18, fraîche, montre bien que les arêtes antérieure et postérieure limitent deux faces presque égales, linguale presque plane et labiale bien convexe, surtout sur le bord antérieur. La P² est absente sur tous les spécimens, et le diastème très court. P³, dont la pointe principale, élevée, est flanquée de forts tubercules accessoires, est plus élancée que chez *P. pardus*, mais moins que chez *A. jubatus*; elle est plus large en arrière que celle du guépard, et le tubercule antérieur est moins aligné avec les autres; dans l'ensemble, elle diffère peu de celle de *A. pardinensis*. La P⁴ se distingue bien de celle de *Panthera* par la brièveté relative du parastyle, et la réduction du protocône; ce dernier est néanmoins un peu moins réduit qu'à Saint-Vallier. La M¹ n'est pas conservée mais, d'après l'alvéole, elle devait être assez grande et biradiculée. Les dimensions dentaires sont indiquées Figure 10.Par rapport à *Dinofelis*, seul autre grand féliné comparable, la partie faciale du crâne est plus courte, les canines sont nettement moins grosses, moins aplaties, avec des arêtes beaucoup plus faibles; la P⁴ de *Dinofelis* ressemble plus à celle de *Panthera*, mais elle est encore plus longue que celle de *A. aicha* nov. sp., de même que P³, par rapport à la taille du crâne.L'ACP sur les dents supérieures (Fig. 11) montre que *A. aicha* nov. sp. se distingue très nettement de tous les autres félinés de type moderne. Il est plus grand que *A. pardinensis*, et surtout (axe 2) P³ et P⁴ sont plus longues relativement aux autres dimensions (leurs largeurs et les diamètres de la canine). Notons que la très forte allométrie positive du diamètre antéro-postérieur de la canine par rapport à la longueur de P⁴ chez *Panthera pardus* (coefficient d'allométrie = 2,08; N = 28; fig. 12) pourrait expliquer la réduction de la canine chez *A. jubatus*, en raison de sa petite taille, mais non chez *A. pardinensis* ou *A. aicha* nov. sp., espèces de grande taille.

La mandibule AaO-49 ne comprend qu'une partie de la branche horizontale. En vue occlusale, celle-

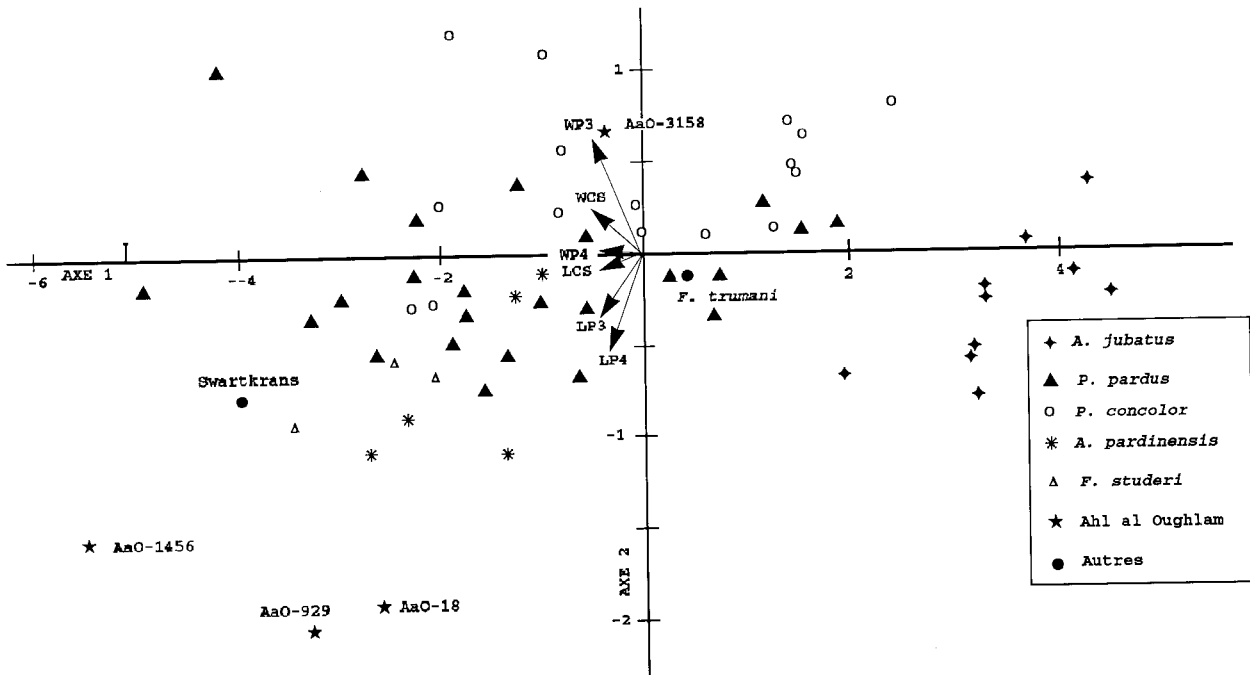


FIGURE 11 - ACP sur les dimensions (L = longueur ; W = largeur) des dents supérieures (C, P³, P⁴) de grands félinés. Individus actuels actifs, fossiles illustratifs. Axe 1 = 90,8 % ; Axe 2 = 3,7 %. PCA on upper teeth measurements (Length and Width of C, P³, P⁴) of large felids. Recent specimens active, fossils illustrative. Axis 1 = 90.8 % ; Axis 2 = 3.7 %.

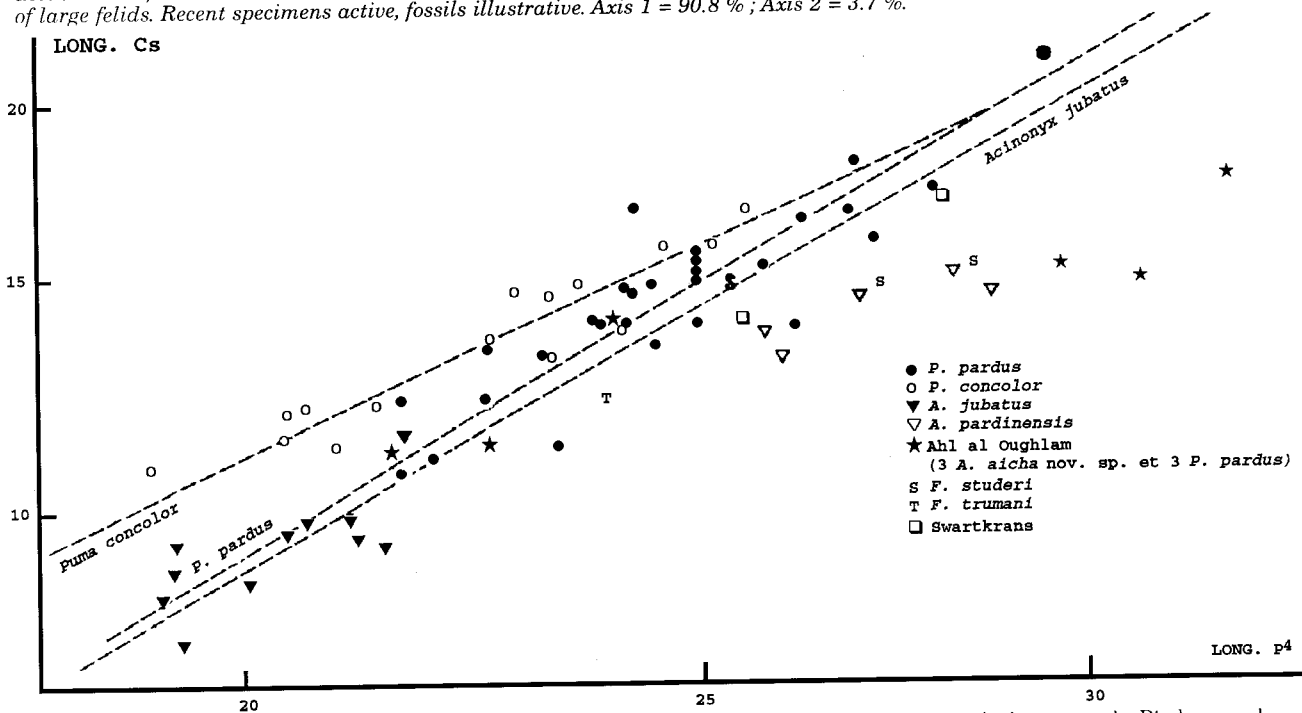


FIGURE 12 - Allométrie du diamètre antéro-postérieur de la canine supérieure par rapport à la longueur de P⁴ chez quelques grands félinés (coordonnées logarithmiques). Pentés des droites d'allométrie : *P. concolor* : 1,64 ; *P. pardus* : 2,08 ; *A. jubatus* : 2,03. Mesures en partie d'après Turner 1984. Allometry of upper canine antero-posterior diameter vs P⁴ length in some large felids (logarithmic coordinates). Slopes of allometry lines : *P. concolor* : 1.64 ; *P. pardus* : 2.08 ; *A. jubatus* : 2.03. Measurements partly from Turner 1984.

ci est sensiblement rectiligne, comme chez les panthères, et non légèrement arquée comme chez les guépards. Comme chez ces derniers, en

revanche, il n'existe qu'un gros trou mentonnier, alors que cet orifice est presque toujours multiple chez *Panthera*. La canine a disparu mais la partie

postérieure de son alvéole montre que cette dent était assez redressée. Le diastème qui la séparait de P₃ est extrêmement court (6 mm). Cette dernière dent, la seule complète, est bien plus élançée que chez les panthères, mais il est cependant bien net, malgré l'usure, que le tubercule principal ne possédait pas le profil lancolé de celui de *A. pardinensis* de Saint-Vallier, le bord antérieur n'étant ici qu'à peine convexe. De même, le tubercule antérieur est beaucoup moins développé que le postérieur, à la différence tant de *A. pardinensis* de Saint-Vallier que du guépard actuel. P₄, dont manque la partie antérieure, ne diffère guère de P₃ que par sa taille supérieure et le renflement plus marqué de son bourrelet cingulaire; cette dent est encore plus courte, relativement à M₁, que chez *A. pardinensis*. La carnassière est amputée de son quart postérieur, et sa longueur ne peut être qu'estimée, mais deux dents isolées complètes, AaO-1325 et 3187, montrent que M₁ était dépourvue de complexe postérieur, à la différence de la plupart des guépards actuels, mais comme certains *A. pardinensis*.

Les autres restes de *A. pardinensis* décrits en Europe présentent les mêmes caractères que ceux de Saint-Vallier, à quelques détails près. Une mandibule de Montopoli (Ficarelli 1984) ressemble peut-être davantage à celle de Ahl al Oughlam par la petitesse du tubercule antérieur de P₃.

Les éléments de patte AaO-3129, AaO-1476 et AaO-1477 proviennent sans doute d'un même individu, d'une taille intermédiaire entre le lion et la panthère, mais différent par quelques caractères des os homologues du genre *Panthera* :

- le profil du tibia en vue latérale est peu sigmoïdal, et non régulièrement concave en arrière ;
- les surfaces médiales entre calcanéum et astragale sont largement séparées ;
- sur l'astragale, la surface tibiale ne s'étale pas sur le col ;
- les métapodes sont un peu plus grâcles que ceux du lion.

Dimensions

Tibia AaO-3129	L max. = 245	DT prox. = 56	DT dist.max. = 37
Calcanéum AaO-1477e	L max. = 75,5	DT max. = 25,5	
Astragale AaO-1477d	L max. = ±39	DT artic.tib. = 22	
Cuboïde AaO-1477b	H ant. = 20,8	DT max. = 3,5	
Cunéiforme AaO-1477a	H ant. = 14,6	DT max. = 16,7	

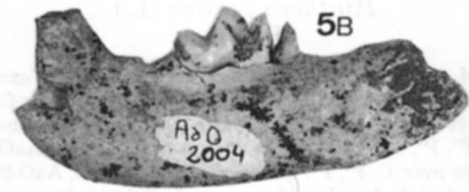
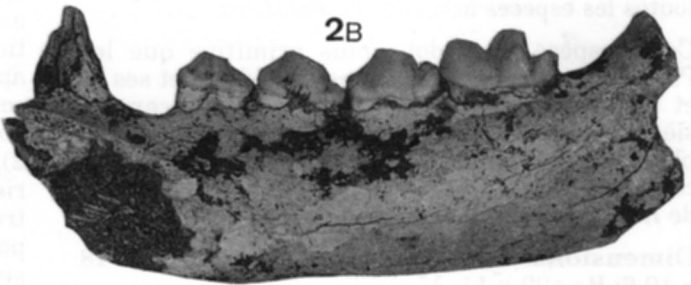
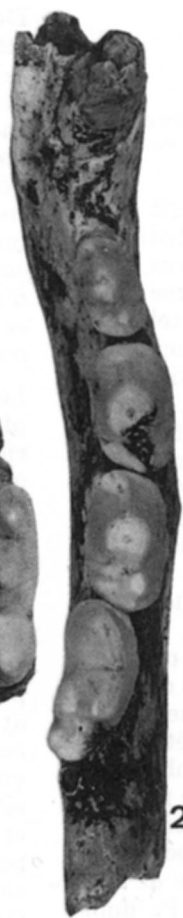
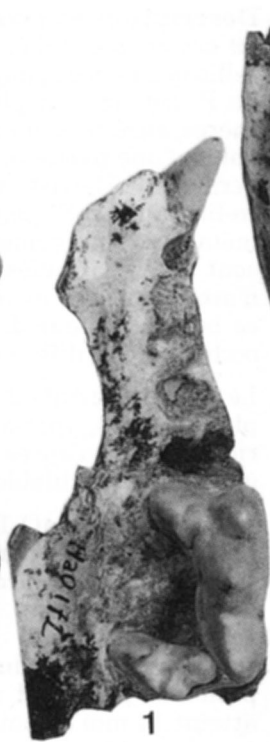
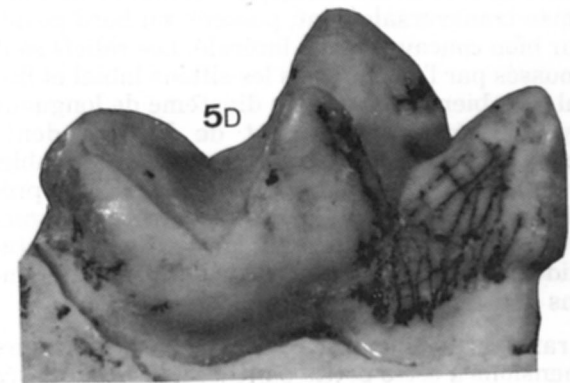
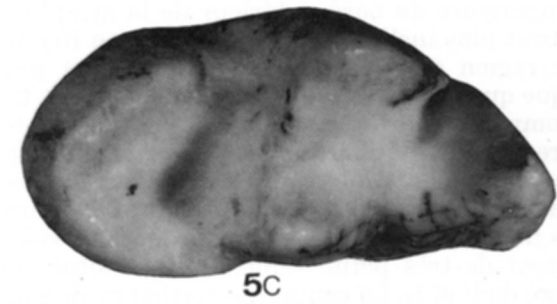
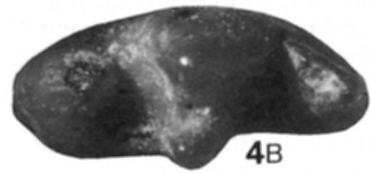
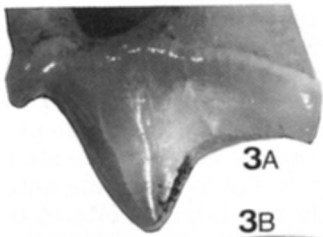
MtII AaO-1476c	L = 92,4	DT mil. = 10
MtIII AaO-1476d	DT art.prox. = 18	DT mil. = 13,5

En Afrique, les guépards anciens ne sont représentés que par des restes incomplets (Petter & Howell 1976). Un fragment de mandibule d'origine douteuse, SK ?357, rattaché par Broom (1948) à son *Felis crassidens*, puis par Ewer (1956a) à *P. pardus incurva*, appartient selon Turner (1984a) à un guépard. Comme à Ahl al Oughlam, la cuspidé antérieure de P₃ est peu développée et dans l'ensemble, c'est de ce spécimen que le guépard de Ahl al Oughlam se rapproche le plus par ses proportions dentaires inférieures. Le plus ancien guépard d'Afrique serait celui de Sterkfontein Mb 2 (Turner, 1987), mais il est sans doute hasardeux d'avancer une détermination spécifique à partir d'un unique Mt V.

Plusieurs espèces voisines des guépards ont été décrites en Chine et dans les Siwaliks, le plus souvent à partir de restes fragmentaires. *Abacinonyx brachygnathus* (LYDEKKER), BM M 16573, probablement identique à *Cynaelurus pleistocenicus* ZDANSKY, semble être un vrai guépard, de grande taille, voisin de celui de Nihowan, qui est un peu plus petit. En revanche, *Sivapanthera lydekkeri* KRETZOI (M 16537) pourrait n'être qu'un *Panthera*, ses prémolaires étant de longueurs peu inégales, mais la pièce-type est en mauvais état.

La canine basse et dépourvue de sillons, l'absence de P² et le diastème court, les prémolaires longues et élançées sont des caractères suffisants pour inclure la nouvelle espèce d'Ahl al Oughlam dans le genre *Acinonyx*, mais la découverte de spécimens plus complets des taxons auxquels appartiennent certaines des pièces mentionnées ci-dessus pourrait amener à modifier cette attribution. Le crâne long et le palais peu élargi, la cavité glénoïde très concave, les prémolaires épaisses et médiocrement élançées sont des caractères primitifs par rapport à *A. jubatus*, alors que la grande taille et l'allongement des prémolaires supérieures, de P₃ et de M₁ sont plus dérivés. Le crâne de *A. aicha* nov. sp. est, hélas, trop déformé et le squelette trop peu connu pour qu'on puisse replacer cette espèce dans un cladogramme, qui devrait inclure aussi les formes américaines regroupées dans le genre *Miracinonyx* ADAMS, 1979 (Valkenburg et al. 1990).

FIGURE 13 - 1,2. *Hyaenictitherium ? barbarum* nov. sp. 1. Maxillaire gauche avec C, P₄, M₁, AaO-172, vue occlusale (stéréo) [x 1]. 2. Mandibule droite avec C-M₁, holotype, AaO-1340, A: vue occlusale (stéréo) [x 1], B: vue interne [x 3/4]. 3,4. *Poecilictis libyca minor* nov. ssp. 3. P₄ gauche, paratype, AaO-2818, x 10. A: vue latérale, B: vue occlusale. 4. M₁ gauche, holotype, AaO-2820 [x 10]. A: vue interne, B: vue occlusale. 5. *Lutra fatimazahrae* nov. sp. Mandibule gauche avec M₁, holotype, AaO-2004. A: vue occlusale [x 1], B: vue interne [x 1], C et D: détail de la M₁ [x 5], C: vue occlusale, D: vue interne. 1. Left maxilla with C, P₄, M₁, AaO-172, occlusal view (stereo). 2. Right mandible with C-M₁, holotype, AaO-1340. A: occlusal view (stereo), B: internal view. 3. Left P₄, paratype, AaO-2818. A: lateral view, B: occlusal view. 4. Left M₁, holotype, AaO-2820. A: internal view, B: occlusal view. 5. Left mandible with M₁, holotype, AaO-2004. A: occlusal view, B: internal view, C and D: detail of M₁, C: occlusal view, D: internal view.



Genre *Panthera* OKEN, 1816

Panthera nov. sp., aff. *P. leo* (L.)

Matériel - AaO-2243: quelques fragments d'un crâne avec sa mandibule, dont plusieurs dents, mais mal conservées et très usées.

Description et comparaisons - Il s'agit d'un félin de la taille du lion, mais qui s'en distingue suffisamment par ses proportions dentaires pour qu'il soit impossible de le rattacher à la même espèce. La canine supérieure est de la taille de celle des lions mâles actuels; sa face externe est complètement dépourvue des sillons des grands félins africains modernes, chez qui ils sont constants, quoique de profondeur variable, même sur les dents usées. Elle est beaucoup plus grosse, et sa couronne est relativement plus haute, que celle de *Acinonyx aicha* nov. sp.. Sur le maxillaire, l'alvéole de la canine est contiguë à celui de P². Cette dent, quoique sa morphologie soit celle de *P. leo* ou *P. tigris*, est bien moins réduite que chez ceux-ci. En revanche, P³ est nettement plus petite que chez les lions; elle est même plus courte que celle de *A. aicha* nov. sp., quoique plus large en arrière, et bien moins élancée. La carnassière supérieure n'est connue que par sa moitié postérieure, très usée. Elle devait être près de deux fois plus longue que P³. P⁴ est semblable à celle d'un petit lion. M₁ porte un vestige de métacône sur son bord postérieur; bien qu'incomplète antérieurement, il est clair qu'elle était beaucoup plus longue que P⁴, alors que la différence de longueur est faible, et parfois en faveur de P⁴, dans toutes les espèces actuelles de *Panthera*.

Cette espèce était donc plus primitive que les *Panthera* actuels par sa P² moins réduite et ses P³ et P⁴ moins allongées relativement aux carnassières. Le fait que les caractères distinctifs soient plésiomorphes, et surtout le mauvais état de conservation du matériel interdisent cependant de nommer cette intéressante espèce.

Dimensions - C sup.: 29 x 16; P²: 10,5 x 8,4; P³: 18 x 10,6; P⁴: ±22 x 11; M₁: 30? x - .

Il n'existe donc pas de vrai lion à Ahl al Oughlam, bien que cette espèce, ou une forme très voisine, soit déjà connue à Laetoli (Barry 1987; Turner 1990a, b).

Panthera pardus (L.)

Fig. 4.5

Matériel - AaO-13: mandibule droite, complète à l'exception des incisives (Pl. 21, fig. 5); AaO-3457: mandibule avec C, P₃-M₁ gauches et C, P₃, P₄ droites; AaO-19: série dentaire sub-adulte avec C, P³, P⁴; AaO-2060: maxillaire avec C et P⁴; AaO-3158: maxillaire avec C, P³, P⁴; quelques dents isolées; AaO-2578 et 3434: extrémités distales d'humérus; AaO-1064: fragment d'ulna; AaO-3112 et AaO-3114: fragments de radius; AaO-644 et AaO-658: fragments proximaux de MtIII et MtIV.

Description et comparaisons - La série AaO-19 est en cours d'éruption. Les dents sont de la taille des petites panthères actuelles. La couronne de P³ est un peu plus élevée que chez les panthères, surtout si on tient compte du manque probable d'une partie de l'émail à sa base, à ce stade germinatif. Il existe un très faible tubercule antéro-lingual. La P⁴ possède une lame étroite et un métacône relativement court, mais ces caractères sont assez variables chez *P. pardus*; le protocône n'atteint pas en avant le niveau du parastyle, et ce bord antérieur de la dent est concave en vue occlusale, à la différence de *P. schaubi* VIRET, 1954.

Le maxillaire AaO-2060 possède des dents un peu plus grandes, spécialement P² et la partie antérieure de P³, d'après les alvéoles, mais morphologiquement semblables.

La mandibule AaO-13 est également un peu plus petite que la moyenne des *P. pardus* actuelles, et ses dimensions s'accordent bien avec celles des dents supérieures. Le corps mandibulaire est robuste, avec un bord inférieur faiblement convexe; la fosse du masséter est extrêmement profonde, le rebord inférieur de l'os à ce niveau atteint 14 mm d'épaisseur, en formant un plateau accroissant la surface d'insertion de ce muscle. En vue supérieure, les faces latérales de l'os sont sensiblement rectilignes au niveau des dents jugales, et l'os donne même l'impression, un peu accentuée par de légères déformations de la face interne, de se déjeter un peu vers l'arrière et l'extérieur. Quelques cassures remplies de sédiment affectent aussi la région mentonnière, de sorte que la partie supérieure du bord antérieur de la symphyse apparaît plus inclinée qu'elle ne l'était en réalité; cette région était cependant certainement plus oblique que chez *P. schaubi* (Viret 1954, pl. 10, fig. 2), comme le montre aussi la position plus postérieure, du fait de l'inclinaison de la canine, des trois trous mentonniers qui sont pourtant disposés exactement de la même manière. Les incisives ne sont représentées que par leurs alvéoles, qui sont de très petite taille, I₂ étant située en arrière de I₁ et I₃. La canine, de section ovale comprimée transversalement, possède un bord postérieur bien concave en vue latérale. Les reliefs sont émoussés par l'usure, mais les sillons labial et lingual sont bien distincts. Un diastème de longueur moyenne sépare cette dent de P₃. Les dents jugales ne présentent guère de caractère notable, par rapport à *P. pardus* ou à *P. schaubi*. Les pré-molaires sont moins élancées que chez les guépards; la carnassière possède un vestige de métacône, presque absent sur AaO-3457. Les dimensions dentaires sont indiquées Figure 14.

De rares os des membres correspondent par leurs dimensions à cette petite panthère; les extrémités

distales d'humérus mesurent :

AaO-2578: DT max.= 41,1; DAP max.= 25,4; DAP mini artic.= 13,8.

AaO-3436: respectivement 46,5; 29,1; 14,5.

L'ACP sur les dents inférieures ne permet pas de distinguer AaO-13 des *Panthera pardus* actuels; cette mandibule se situe néanmoins parmi les formes à faibles canines et prémolaires courtes, comme le "*Felis, large species*" (Barry 1987) n° LAET-537, de Laetoli, et *Panthera schaubi* de Saint-Vallier, placée par Hemmer (1964) dans un genre particulier. Cette dernière espèce est remarquable par la réduction du museau, surtout due à la faiblesse de la canine, elle-même liée à la petite taille (cf. allométrie, Fig. 9). La panthère de Ahl al Oughlam est moins différente des actuelles, mais l'homogénéité de ces formes pliocènes, peu nombreuses mais de vaste répartition géographique, suggère que la forte variabilité des panthères modernes ne date que du Pléistocène.

Genre *Lynx* KERR, 1792 ?

Lynx ? sp.
Fig. 4.3

Une extrémité distale d'humérus, AaO-2229, un peu incomplète, assurément trop petite pour appartenir à *P. pardus*, trop grande pour *F. silvestris*, atteste donc l'existence d'une espèce de taille intermédiaire, semblable au lynx ou au serval. Comme aucune différence constante ne semble permettre de distinguer ces espèces à partir de cet élément anatomique, la détermination reste incertaine. Les lynx n'étaient jusque là connus au Maghreb, en dehors du caracal moderne, que dans le Pléistocène moyen de Oulad Hamida (= Thomas III) avec *Lynx thomasi* GERAADS, 1980.

Dimensions

DT max.= 29; DT max.artic.= 21,7; DAP max.= 18,8; DAP mini.artic.= 10,3.

AaO-2236 est une extrémité proximale d'ulna, non mesurable, mais de taille correspondante.

Genre *Felis* L.

Felis sp., cf. *Felis silvestris* SCHREBER, 1777

AaO-2523 (Fig. 16) est une mandibule gauche avec P₃-M₁ non entamées par l'usure, et la canine incomplète. Il existe deux trous mentonniers, l'un sous le diastème, l'autre, plus petit, sous P₃. Cette dent, bien élancée, ne possède que de minuscules tubercules accessoires, plus réduits peut-être qu'il n'est habituel chez les chats modernes; ils sont beaucoup plus forts, en revanche, sur P₄, comme dans les formes vivantes. La carnassière est com-

	C/	P ₁	L	P ₄ I.max	I.lame
AaO-19	10,9 x 9	12,2+ x 6,6+	21,6	10,7	7
AaO-2060	13,6 x 11		24	12,1	8,3
AaO-2555	13,6 x 10				
AaO-1449		15,4 x 9,7			
AaO-3158	13,3 x 10	14,9 x 8,8	22,6	12,9	7,7

	/C	P ₃	P ₄	M ₁
AaO-13	11 x 8	11,3 x 5,6	15,6 x 7,5	17,2 x 8
AaO-1375			16,1 x 8	
AaO-1447			15,3 x 7,9	
AaO-2027			16,6 x 7,3	
AaO-2548			16 x 7,4	
AaO-2550			16,2 x 8,1	
AaO-3457		12,5 x 6,0	15,9 x 7,5	17,1 x 7,5

FIGURE 14 - Dimensions dentaires de *Panthera pardus* de Ahl al Oughlam. *Tooth measurements of Panthera pardus from Ahl al Oughlam.*

plètement dépourvue de métaconide comme de talonide.

Aucun caractère notable ne permet de distinguer cette espèce de *Felis silvestris* (incl. *F. libyca*), mais le matériel est un peu insuffisant pour une identification formelle. Il se peut qu'il s'agisse ici de la même espèce que dans le Pléistocène moyen de la Grotte des Rhinocéros (OH1-GDR; Raynal et al. 1993), mais la mandibule de ce gisement est en mauvais état de conservation.

Le *Felis* cf. *silvestris* de Ahl al Oughlam est l'un des premiers vrais chats d'Afrique; les petits *Felis* sont en effet inconnus en Afrique du Sud (Turner 1990a), à Olduvai (Petter 1973), Koobi Fora (Feibel et al. 1991), l'Omo (Petter & Howell 1985). Ce n'est qu'à Laetoli qu'a été signalée une espèce de taille semblable, représentée par la mandibule LAET-991A, déterminée comme "*Felis, small species*" par Barry (1987). Les dimensions de cette pièce sont très semblables à celles de AaO-2523 (Fig. 17), mais "the P₃ of the 991A mandible has a small anterior accessory cusp and a distinct posterior accessory cusp flanked by a faint posterior rim" (Barry 1987: 253); elle semble donc un peu moins primitive que celle d'Ahl al Oughlam.

Genre *Homotherium* FABRINI, 1890

Homotherium sp.

Fig. 4.4,18

Matériel - AaO-2046: canine supérieure fragmentée; AaO-3197: P₄ (Fig. 18); AaO-10: extrémité distale d'humérus; AaO-128 et 3434: ulnas; AaO-3430 et 3431: métacarpiens III et IV; AaO-268: tibia; AaO-2228, 2233, 2235: métatarsiens III, IV et II.

Description et comparaisons - La canine supérieure est malheureusement très fragmentée;

bien que la dent soit usée et un peu érodée, des restes de crénulations sont bien visibles sur les bords antérieur et postérieur. Son diamètre antéro-postérieur, mesuré perpendiculairement à la direction de la dent à la base de la couronne est de 26,8 pour un diamètre transversal de 12,3, mais la dent devait être un peu plus épaisse au niveau du collet.

La P₄ (Fig. 18), assez petite (19,3 x 9,6) possède des tubercules accessoires plus élevés qu'à Sterkfontein (Turner 1987, fig. 4). Du fait de l'usure sur les 2/3 postérieurs de la dent, les crénulations ne sont plus visibles que sur l'arête antérieure du protoconide.

Quelques os de félidés, de la taille du lion, se distinguent bien de ceux des félins modernes : AaO-10 est une extrémité distale d'humérus, de la taille de ceux des lions (Fig. 19), mais un peu plus épaisse antéro-postérieurement, avec une épitrochlée très peu saillante, et un foramen sus-épitrochléen très éloigné de l'extrémité distale. Les deux premiers caractères évoquent *Homotherium*, alors que les deux derniers se retrouvent chez

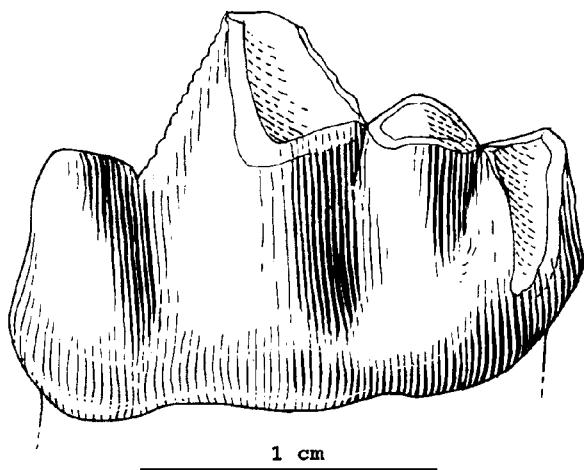


FIGURE 18 - *Homotherium* sp., vue externe de la P₄, AaO-3197. External view of P₄.

Acinonyx, qui serait la détermination la plus satisfaisante si cet os n'était pas nettement trop gros pour appartenir à *A. aicha* nov. sp.; chez *Homotherium*, le foramen précité occupe une position assez distale aussi bien sur l'humérus de Senèze décrit par Ballésio (1963) que sur un spé-

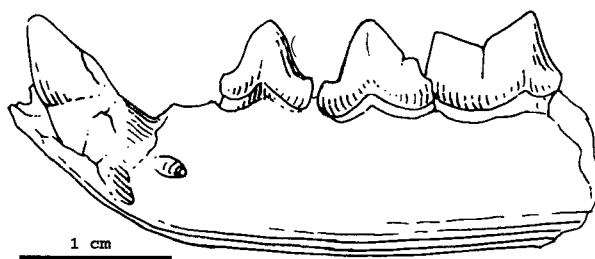


FIGURE 16 - *Felis* cf. *silvestris*, AaO-2523, vue externe. External view.

	P ₂ -M ₁	P ₃	P ₄	M ₁
AaO-2523	23,2	6,3 x 3,0	7,8 x 3,5	8,6 x 4,2
OH1-GDR F10	22,2	-	-	-
LAET-991A	-	6,4 x 3,2	8,2 x 3,9	9,5 x 4,2
Actuel, Tunisie	21,8	6,1 x 2,9	7,8 x 3,3	9,4 x 3,8

FIGURE 17 - Dimensions dentaires comparées de *Felis* cf. *silvestris*. Comparative tooth measurements of *Felis* cf. *silvestris*.

cimen de l'Omo, mais les pièces décrites par Sotnikova (1978) de Sibérie, et par Vangengeim et al. (1988) du Tadjikistan rappellent davantage le fossile d'Ahl al Oughlam, que je rattache donc provisoirement à ce genre.

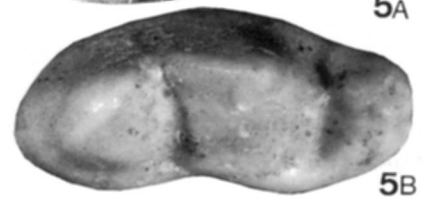
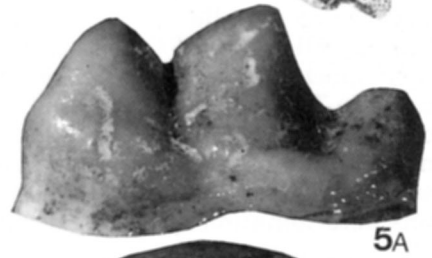
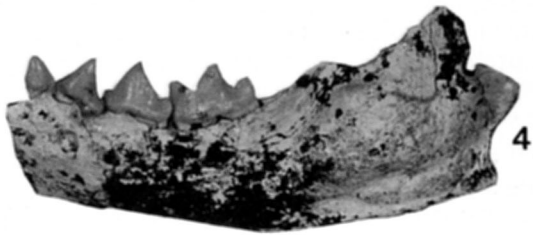
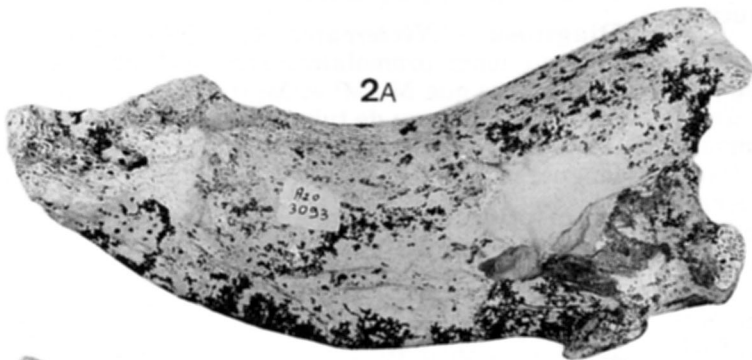
AAO-128 est une extrémité proximale écrasée et un peu déformée d'ulna, à l'olécrâne incomplet, mais dont la concavité du bord palmaire rappelle *H. crenatidens*; ce bord est au contraire droit ou un peu convexe chez *Panthera*. AaO-3434 est la partie craniale, incomplète, d'un autre ulna. La faible torsion de la grande échancrure sigmoïde en vue antérieure et l'absence d'épaississement du bord antérieur de la diaphyse montrent qu'il ne s'agit pas d'un ursidé; elle ne peut donc provenir que d'un grand félidé, mais le bec n'est pas éversé comme chez les félins modernes; peut-être s'agit-il là d'une différence entre ces derniers et les machairodontes.

Les métacarpiens sont de la taille de ceux d'un lion, mais le McIII possède une surface proximale peu concave et une facette pour le McII petite; sur le McIV, la surface pour le McIII est très oblique, et la face externe de l'os peu concave.

Dimensions

McIII AaO-3430: L max.: 115,8; DT mini.: 13,3; DT dist.: 21,5.

FIGURE 15 - 1-3. *Alachtherium africanum* nov. sp. 1. Extrémité distale d'humérus gauche, AaO-3096 [x 1/2]. A: vue antérieure, B: vue interne, C: vue postérieure. 2. Mandibule droite incomplète, paratype, AaO-3093 [x 1/2]. A: vue interne, B: vue inférieure. 3. Fragment de maxillaire droit, élément de l'holotype, AaO-3092, vue inférieure (la flèche traverse le foramen infra-orbitaire; l'avant est en haut) [x 3/4]. 4,5. *Mellivora* cf. *capensis*. 4. Mandibule gauche avec P₂-M₁, AaO-3497, vue latérale [x 1]. 5. M₁ droite AaO-1348, A: vue interne, B: vue occlusale [x 4]. 1. Distal left humerus, AaO-3096. A: anterior view, B: internal view, C: posterior view. 2. Right incomplete mandible, paratype, AaO-3093. A: internal view, B: inferior view. 3. Fragment of right maxilla, part of holotype, AaO-3092, inferior view (the arrow passes through the infra-orbital foramen; the anterior side is towards the top). 4. Left mandible with



	DT max.	DAP min. de la trochlée	DAP int.	Dist. du bord disto-palmar du trou sus-épitrochléen à l'extrém. distale de l'os
AaO-10	63	80,5	27,3	55
<i>Panthera leo</i> (N=14)	47,4 (40,8-54,5)	79,9 (68,8-92)	24,9 (21,3-27,6)	531 (45,2-63,4)
<i>Panthera tigris</i> (N=10)	45 (40-54,5)	78 (67-89,5)	23,7 (21,5-26,5)	51,3 (45,5-59,4)
<i>Homo.crenatidens</i> Sénéze	(= 55 *)	85		57
<i>Homotherium</i> sp. Kuruksai	(60?*)	73,5		46

* mesures estimées d'après les figures

FIGURE 19 - Dimensions comparées de l'extrémité distale de l'humérus de grands félinés. Comparative measurements of distal humeri of large felids.

McIV AaO-3431: respectivement 110; 14; 21,5.

Bien que le tibia soit un peu déformé, son profil est bien celui de *Homotherium*, avec un bord plantaire un peu sigmoïdal, et un bord antérieur franchement concave. Comme dans ce genre également (Ballésio 1963: 91), les reliefs articulaires pour l'astragale et les crêtes musculaires proximales de la face plantaire, à l'exception d'une forte crête pour le poplité, sont peu marqués. Dimensions: L max. = 336; DT prox. = 72; DT dist.max. = 52.

L'articulation antérieure entre MtIII et MtIV atteint la surface proximale et se situe dans un plan sub-vertical, presque confondu avec celui de la facette plantaire, comme chez *Homotherium* (Ballésio 1963: 105). Les deux os sont beaucoup plus imbriqués chez les félins modernes.

Les félins machairodontes sont connus dans de nombreux gisements pliocènes africains. Il s'agit généralement d'*Homotherium*, mais Arambourg (1979) et Petter & Howell (1987) ont rattaché l'espèce de l'Aïn Brimba en Tunisie à *Machairodus*. Le seul point de comparaison avec celle d'Ahl al Oughlam est la canine supérieure, plus comprimée chez *Machairodus*, mais les techniques de mensuration de cette dent diffèrent suivant les auteurs (la valeur de 30 mm pour la DAP de l'alvéole du crâne de l'Aïn Brimba est bien supérieure à celle qu'aurait la dent mesurée comme celle d'Ahl al Oughlam ci-dessus). Le dernier machairodonte nord-africain semble être celui de Tighenif, où une canine supérieure a été découverte par Pallary en 1925. Les dimensions de cette dent (coll. IPH) sont très semblables à celles de Casablanca (DAP 25,9), mais, là aussi, une détermination spécifique serait hasardeuse.

Famille CANIDAE

Genre *Nyctereutes* TEMMINCK, 1838

Espèce-type - *Nyctereutes procyonides* (GRAY, 1834).

Nyctereutes abdeslami nov. sp.

Fig. 4.6-7, Figs 21

Holotype - AaO-934: fragment de maxillaire droit avec P³-M² (Fig. 1.6).

Paratype - AaO-3198: mandibule avec P₂-M₁ (Fig. 1.7).

Gisement-type - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.

Derivatio nominis - Dédié à Abdeslam, fouilleur régulier à Ahl al Oughlam.

Hypodigme - AaO-187: mandibule droite avec P₁, P₂-M₂; AaO-936: fragment de mandibule avec P₂; AaO-1006: fragment de mandibule avec P₂; AaO-1442: fragment de mandibule avec la canine et les racines des prémolaires; AaO-2237: P₄ et M₁; AaO-2245: fragment de mandibule avec P₂, P₃, M₁; AaO-2567: fragment postérieur d'une mandibule; une trentaine de dents isolées (v. Fig. 15); quelques os des membres.

Diagnose - *Nyctereutes* de taille moyenne; museau long; prémolaires réduites; P⁴ à peine plus longue que M¹; M² et M₂ très grosses; talonide de M₁ dépourvu de tubercules accessoires, avec deux tubercules sub-égaux et à peine décalés. M₃ longue.

Description et comparaisons - Sur le type, le foramen infra-orbitaire, très étiré dorso-ventralement, est situé au niveau du bord antérieur de P⁴. L'orbite est aussi plus reculée que chez *N. sinensis* du Plio-Pléistocène de Chine (Teilhard de Chardin & Piveteau 1930; Pei 1934; Tedford & Qiu 1991) ou *N. megamastoides* d'Europe (Viret 1954; Martin 1971).

Les dimensions dentaires sont indiquées Figure 20. La P³ est aussi réduite par rapport à P⁴ que chez l'actuel *Nyctereutes procyonides*, mais la carnassière l'est encore plus par rapport aux molaires, puisqu'elle est à peine plus longue que M¹. Sur les trois spécimens (dont deux appartiennent probablement au même individu), le protocône est robuste et dépasse en avant le niveau de la lame externe.

La M¹ est trapue, et le cingulum bien marqué à l'angle antéro-interne lui confère un contour assez carré. Paracône et métacône sont bas et sub-

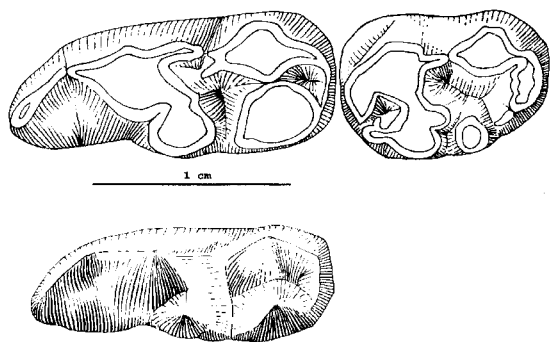
Dents supérieures - upper teeth:

	P ³		P ⁴		M ¹		M ²	
	L	larg.	L	larg.	L	larg.	L	larg.
Aa0-934 (holotype)	7	3	11,5	5,8	11,2	13,3	7,8	8,9
Aa0-2536			12,2	6,7				
Aa0-1369					10,4	11,9		
Aa0-2538					11,1	12,2		
Aa0-2539					11,4	12,2		
Aa0-34							8,3	8,8
Aa0-1370							9	9,1
Aa0-1372							8,9	9,5
Aa0-2540							8,6	8,9
Aa0-2541							8,7	8,8
Aa0-3084							7,8	8,7
Aa0-3184							8,3	9,8
Aa0-3188					10,9	11,6		

Dents inférieures - lower teeth:

	P ₃		P ₄		M ₁		M ₂	
	L	larg.	L	larg.	L	larg.	L	larg.
Aa0-187	8,7	3,4	9,4	4,2	16,6	7,1	10,4	7,5
Aa0-2237			9,9	4,4	15,8	6,5		
Aa0-2245	8,4	3,5			15,3	6,1		
Aa0-3151			9,7	4,5				
Aa0-2016					14,9	6,4		
Aa0-3068					16,2	6,7		
Aa0-331							10,4	7,6
Aa0-665							10,4	7
Aa0-1367							9,7	6,5
Aa0-2542							10,4	7,3
Aa0-2543							10,1	7
Aa0-3088							9,2	6,7
Aa0-3191					14,5	6,1		
Aa0-3194					14,5	6,0		
Aa0-3195							9,2	6,7
Aa0-3198	8,7	3,6	10,3	5,0	15,6	6,6	9,6	7,1

(paratype); P₁ : 4,5 x 2,4; P₂ : 7,5 x 3,4; M₃ : 5,8 x 4,5

FIGURE 20 - Dimensions dentaires de *Nyctereutes abdeslami* nov. sp. Tooth measurements of *Nyctereutes abdeslami*.FIGURE 21 - *Nyctereutes abdeslami* nov. sp. Vues occlusales des M₁-M₂ AaO-187, et M₁ AaO-2245. Occlusal views.

égaux; le paraconule est généralement bien individualisé par rapport au protocône. Ce dernier forme, avec le métaconule, mieux développé qu'à Saint-Vallier, un axe peu oblique par rapport à

celui formé par les tubercules externes, à la différence de *Canis*, et aussi de *N. megamastoides* de Saint-Vallier. M², grosse et arrondie, présente elle aussi au moins une ébauche de paraconule.

La branche horizontale de la mandibule augmente régulièrement de hauteur vers l'arrière, le bord inférieur est à peu près rectiligne, le bord antérieur de la branche montante est très redressé et le lobe sous-angulaire est bien net. La canine est assez robuste mais peu élevée. Les prémolaires antérieures sont séparées par de petits diastèmes, ce qui confirme l'allongement du museau suggéré par la position de l'orbite et du foramen infra-orbitaire par rapport à la série dentaire. La P₃ est dépourvue de tubercules accessoires, et le talonide de P₄ est étroit, sauf sur le paratype, où il existe un tubercule interne supplémentaire. Le talonide de M₁ (Fig. 21) est très caractéristique; l'hypoconide est haut relativement au trigonide, comme chez le *N. donnezani* de Layna (Soria & Aguirre 1976), mais, à la différence de celui-ci, et semble-t-il, de tous les autres *Nyctereutes*, l'entoconide, à peine en retrait, est aussi gros que l'hypoconide, et aussi élevé que ce dernier. Ces deux tubercules sont assez resserrés, et le talonide est totalement dépourvu (8 spécimens) de tubercules accessoires, à la différence de la forme espagnole précitée, chez laquelle "ambos son marginales y poco robustos, [y] rodean una amplia fosa. Es constante la presencia de entoconúlido y en algunos casos de metastílido."

Comme dans les autres espèces (cf. en particulier Martin 1971), M₂ est assez variable en taille comme en morphologie; l'entoconide est souvent subdivisé mais le paraconide est constant. M₃ n'est connue que par un spécimen, arrondi, avec deux tubercules sub-égaux.

Sur le plan 1-2 de l'ACP (Fig. 22), la position très excentrée du *Nyctereutes* de Ahl al Oughlam apparaît immédiatement. Il est surtout remarquable par ses P⁴, P₄ et M₁ réduites par rapport aux tuberculeuses qui les suivent. Les fossiles les plus voisins semblent être ceux que Koufos (1993) a décrits sous le nom de *N. megamastoides*, du Villafranchien de Dafnero en Macédoine grecque. Les dents inférieures du type de *N. terblanchei* de Kromdraai (Ewer 1956b) ne sont pas non plus très éloignées. Cette dernière forme se distingue pourtant par sa longue P⁴ (environ 14,5 mm; les autres P⁴ d'Afrique du Sud rapportées à cette espèce sont même un peu plus longues), tandis que la M₂ de Dafnero est plus petite que celles du Maroc.

Il est clair que la distribution des individus dans l'espace de l'ACP (Fig. 22) ne recouvre pas les divisions spécifiques classiques, même si les échantillons dans chaque gisement sont relative-

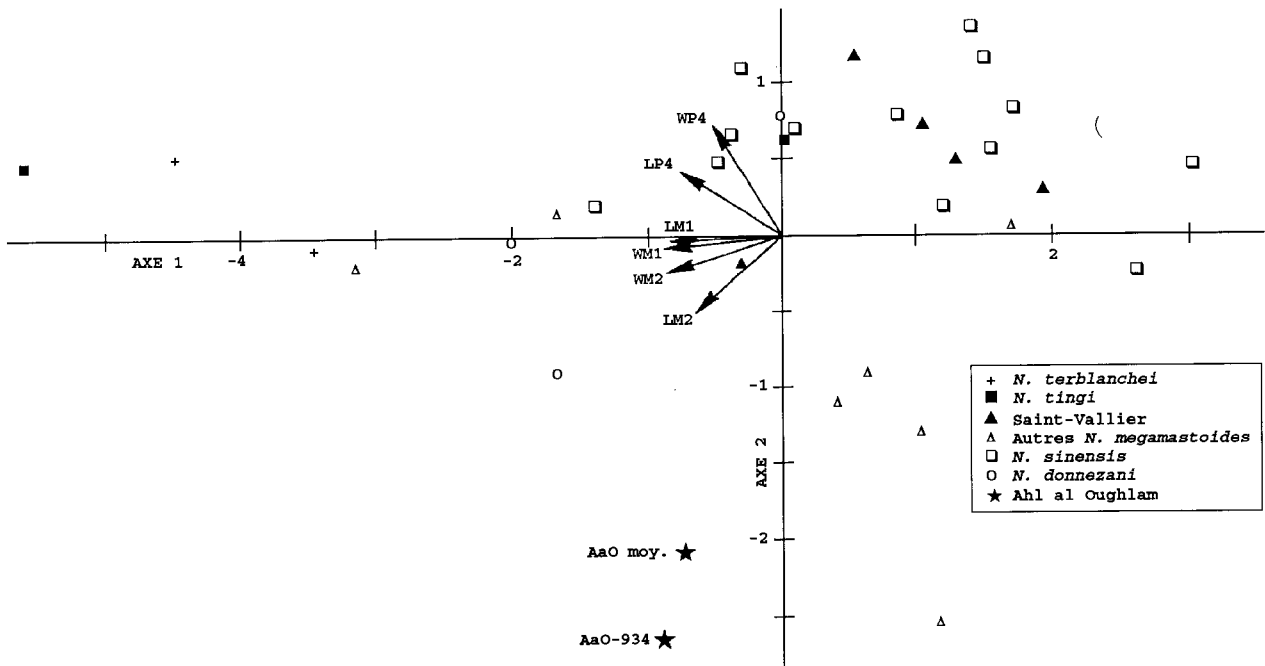


FIGURE 22 - ACP sur les dents supérieures (L = longueur et W = largeur de $P^4 - M^2$) de *Nyctereutes*. Tous les individus sont actifs, sauf la moyenne d'Ahl al Oughlam. Axe 1 = 61,5 % ; Axe 2 = 18 %. PCA on upper teeth measurements (Length and Width of $P^4 - M^2$) of *Nyctereutes*. All specimens are active, except AaO mean. Axis 1 = 61.5 % ; Axis 2 = 18 %.

ment homogènes (Ahl al Oughlam, Zhou Kou Dian, Saint-Vallier, Villaroya, et *N. tingi* de Chine, à l'exception d'un spécimen: Tedford & Qiu 1991), mais, pour la plupart, distincts les uns des autres. Une distinction sub-spécifique, au moins, est assurément justifiée pour chacune des populations de Saint-Vallier, Villaroya, Zhou Kou Dian. La population de Ahl al Oughlam est pourtant plus différente de chacune des précédentes que celles-ci ne le sont entre elles, et l'inclure dans *N. megamastoides* élargirait excessivement l'acception de ce nom spécifique, qui recouvre déjà des populations aux dimensions dentaires très hétérogènes. La création d'un nouveau nom spécifique, qui me semble nécessaire, pose néanmoins le problème de la détermination des fossiles de Dafnero. Leur rattachement à *N. abdeslami* nov. sp. aurait de telles implications biogéographiques qu'il nécessiterait pourtant de forts arguments, que seule pourrait apporter la découverte à Dafnero d'une carnassière inférieure, dent la plus caractéristique de cette nouvelle espèce.

Conclusion - *Nyctereutes* est un genre principalement eurasiatique, où il vit toujours, qui n'a que récemment été reconnu en Afrique du Sud (Ficcarelli *et al.* 1984). Sa découverte en Afrique du Nord, où il n'avait jamais été signalé, suggère une répartition panafricaine, mais il n'a pas encore été mentionné en Afrique orientale.

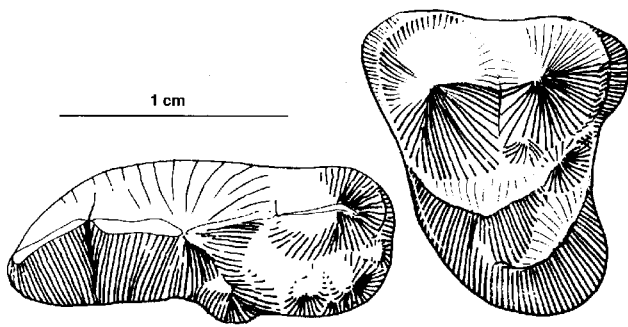
Malgré son âge relativement ancien, *N. abdeslami* nov. sp. est une forme très évoluée, qui a poussé plus loin que toutes les autres la tendance au développement des tuberculeuses qui caractérise le genre.

Genre *Canis* L.

Canis nov. sp., aff *C. aureus* L.

Matériel - AaO-2014 et 3192: M^1 ; AaO-1334: fragment de mandibule avec P_3 ; AaO-3499: mandibule avec P_4-M_1 ; AaO-1364 et 3072: M_1 ; AaO-1366, 1368, 3076 et 3090: M_2 . AaO-3078 et 3079: M_2 ; AaO-3499: mandibule avec P_4-M_1 et les alvéoles des prémolaires antérieures.

Description et comparaisons - La M^1 est un peu plus longue que celles de *Nyctereutes*, et s'en distingue radicalement par son étirement transversal (Fig. 23; dimensions: Fig. 24). Le paracône est un peu plus haut que le métacône; son arête interne est nettement plus longue, mais moins toutefois que chez les grands *Canis*. Le métaconule est encore plus réduit que chez ces derniers, et que chez les chacals nord-africains, actuels et fossiles, y compris *Canis anthus primaevus* ARAMBOURG, 1979, du Pléistocène basal de l'Ain Boucherit. Le cingulum est absent autour de la moitié interne de la dent, et l'hypocône, élevé, ne s'étale pas de part et d'autre de l'angle postéro-interne. Sur M_1 , à la différence des chacals, l'hypoconide est nettement plus gros et

FIGURE 23 - *Canis* aff. *aureus*. M₁ AaO 1364 et M₁ AaO-2014.

	M ¹	P ₄	M ₁	M ₂
Aa0-3192	11,1 x 11,6			
Aa0-2014	11,7 x 13,4			
Aa0-3499		9,8 x 4,1	16,1 x 6,1	
Aa0-1441			16,4 x 6,8	7,7 x 5,8
Aa0-1364			17,2 x 6,8	
Aa0-3072			16,6 x 6,4	
Aa0-1366				8,5 x 6,1
Aa0-1368				8,3 x 6,1
Aa0-3076				8,2 x 5,8
AaO-3090				7,9 x 5,8

FIGURE 24 - Dimensions dentaires de *Canis* aff. *aureus*. tooth measurements of *Canis* aff. *aureus*.

plus haut que l'entoconide, et aucune crête transversale ne tend à les connecter. Il existe de plus parfois un métastylide et un hypoconulide. Sur les M₂, de morphologie homogène, il n'y a pas de paraconide, le métaconide est aussi haut que le protoconide, et l'hypoconide est le seul tubercule bien net du talonide, bordé sur sa face interne par un fort cingulum.

Ce canidé de taille moyenne semble distinct de *C. aureus*, espèce actuelle de large répartition géographique, et aucune pièce de Ahl al Oughlam ne peut être attribuée à un vrai chacal. Bien qu'il lui ressemble par la brièveté du museau, il se distingue bien aussi de *C. brevirostris* de Sterkfontein par la moindre prépondérance de la carnassière, l'absence de crête transversale sur son talonide, et la simplicité de M₂, corrélatifs de la réduction du métaconule de M₁. La morphologie des M₁ évoque en revanche *Canis atrox* BROOM d'Afrique du Sud, et peut-être d'Algérie (Arambourg 1979), qui est de plus grande taille. Le matériel d'Ahl al Oughlam est un peu insuffisant pour nommer une espèce nouvelle.

Genre *Vulpes* BOWDICH, 1821

Vulpes sp, aff. *Vulpes rueppelli* SCHINZ, 1825

Matériel - AaO-179, maxillaire avec P⁴-M² (Fig. 20); AaO-650: maxillaire avec P²-P⁴; AaO-3193: maxillaire avec P⁴-M¹; AaO-652: P⁴ incomplète; AaO-1371, AaO-1373, AaO-1374: M¹; AaO-

3150 et 3185: M²; AaO-147: hémimandibule droite avec M₁; AaO-2018: mandibule avec les alvéoles de P₄-M₃; AaO-2616: mandibule avec P₄ et M₁ incomplètes, et M₂; AaO-3070: mandibule avec M₁; AaO-3071: M₁; AaO-3078: M₃.

Description et comparaisons - Cette rare espèce, de la taille du *Vulpes chama* d'Afrique australe, est probablement nouvelle, mais le matériel est un peu insuffisant pour la nommer.

Les jugales supérieures sont remarquables par la petite taille de la carnassière relativement aux tuberculeuses (dimensions: Fig. 26), comme chez *V. chama*, *V. pallida* ou *V. zerda* (Van Gelder [1978] a montré de manière convaincante que le fennec pouvait aisément être intégré dans le vaste genre *Vulpes*). Les dents supérieures du fennec se distinguent de celles d'Ahl al Oughlam par l'étroitesse de P⁴ et la saillie de son protocône, ainsi que par la réduction de M² relativement à M¹, mais la M² est morphologiquement semblable, avec un métaconule connecté au protocône comme à l'hypoconé, et sa dentition inférieure présente aussi des similitudes. A Ahl al Oughlam, le trigonide de M₁ est très élevé et forme un angle nettement plus fermé que chez tous les autres Canidés à l'exception du fennec; comme chez ce dernier aussi, les deux tubercules principaux du talonide sont bien écartés l'un de l'autre, et la liaison entre eux n'est qu'ébauchée sur AaO-3071, absente sur les deux autres spécimens.

Plusieurs des caractères de cette espèce rappellent donc *V. zerda*, mais sa taille supérieure et la morphologie de P⁴ évoquent plutôt *V. rueppelli*, tandis que les proportions dentaires (ACP: fig.22) sont intermédiaires entre *V. rueppelli* et *V. pallida*. Le renard d'Ahl al Oughlam est nettement plus petit que celui, provenant sans doute de l'Ain Hanech, décrit par Arambourg (1979) sous le nom de *Vulpes atlantica*. Il n'est néanmoins pas douteux qu'il soit plus proche des formes africaines que des européennes, telles *V. alopecoides* ou *V. praeglacialis*, qui ont toutes des carnassières supérieures longues.

Famille MUSTELIDAE

Genre *Prepoecilogale* PETTER, 1985 in
Petter & Howell 1985

Prepoecilogale sp., cf. *P. bolti* (COOKE, 1985)

Matériel - AaO-1331: mandibule avec P₄ et M₁, très érodées; AaO-2802, 2803 et 2805: fragments de mandibules édentées; AaO-2821, 2822, 2823: P₄.

Description et comparaisons - L'épaisseur de la lame de P⁴ est quelque peu variable, comme il est habituel chez les carnivores, mais les autres caractéristiques de la carnassière sont homogènes sur les trois spécimens. Le parastyle est bas et bien saillant vers l'avant, mais assez peu vers l'exté-

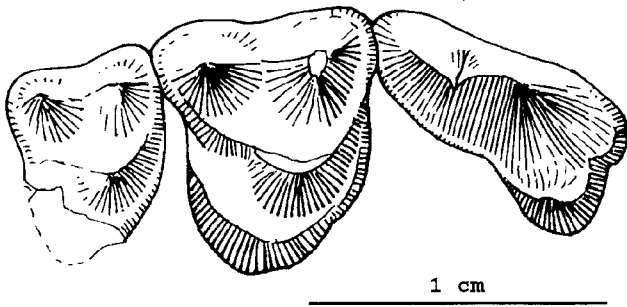


FIGURE 25 - *Vulpes* aff. *rueppelli*. Série dentaire P⁴ - M², AaO-179.

	P ⁴			M ¹		M ²		M ₁	
	Lext	Lmax	larg.	L	larg.	L	larg.	L	larg.
AaO-179	9,4	10,3	5,2	7,8	9,0	5,3	≈6,8		
AaO-650	8,6	10,6	5,0						
AaO-652	9,1								
AaO-1371				7,9	9,9				
AaO-1373				≈7,9					
AaO-1374				7,3	8,9				
AaO-3150						5,6	7,2		
AaO-3070								11,2	4,8
AaO-3071								10,3	4,4
AaO-3185						5,7 x 7,5			
AaO-3193	9,2	10,7	5,5	7,7	9,0				

FIGURE 26 - Dimensions dentaires de *Vulpes* aff. *rueppelli*. Lext = longueur de la lame externe ; Lmax = longueur depuis l'avant du protocône. *Tooth measurements of Vulpes aff. rueppelli. Lext = length of external blade ; Lmax = length from front of protocone.*

rieur; le protocône, proéminent, le dépasse à peine vers l'avant (il ne l'atteint pas chez *Baranogale*

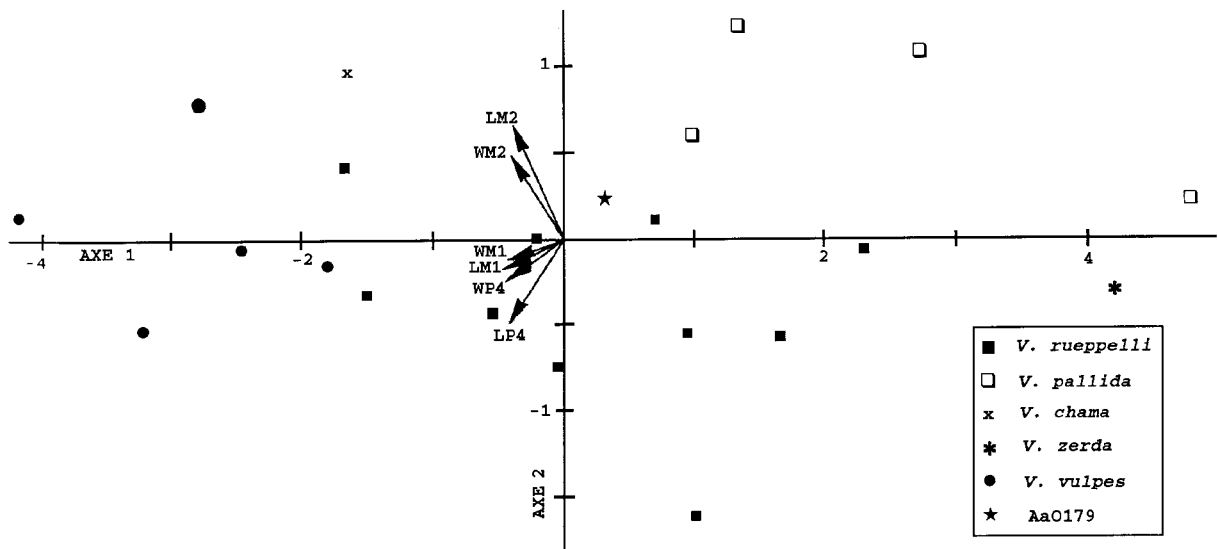


FIGURE 27 - ACP sur les dimensions (L = longueur ; W = largeur) des dents supérieures (P⁴ - M²) de quelques renards, principalement d'Afrique du Nord. Tous actifs sauf AaO. Axe 1 = 87,6 % ; Axe 2 = 7,1 %. *PCA on upper teeth measurements (Length and Width of P⁴ - M²) of some foxes, mainly from North Africa. All specimens active, except AaO. Axis 1 = 87.6 % ; Axis 2 = 7.1 %.*

d'Europe). La dent est un peu moins large, mais beaucoup plus courte, et donc plus trapue, que celle d'*Ictonyx striatus*, le zorille commun; ses proportions sont plus semblables à celles de *Poecilictis libyca*, le zorille d'Afrique du Nord, mais dans cette espèce le parastyle est saillant vers l'extérieur, et le protocône plus saillant vers l'avant.

Dimensions

	L ext.	L max.	larg.max.
AaO-2821	5,35	6,20	3,40
AaO-2823	5,40	6,30	3,35
AaO-2822	5,30	-	-

La M₁ de la mandibule AaO-1331, malheureusement très abîmée, ressemble à celles des autres petits mustélidés africains. Le métaconide est réduit mais bien net; le talonide, qui comporte une cuspidé principale tranchante un peu décalée labialement est presque aussi large que le trigonide, à la différence d'*Ictonyx* actuel. Ce caractère se retrouve à Laetoli (Petter 1987, pl. 7.1, fig. 3), où la M₁ est de taille voisine (L = 5,6; environ 5,8 sur AaO-1331); il semble cependant que ce talonide soit un peu plus grand ici que chez *P. bolti* de Laetoli, mais il demeure nettement plus petit que chez *Baranogale*, et le métaconide est aussi moins postérieur.

Le matériel, malgré sa relative pauvreté, est suffisamment voisin de celui décrit par Cooke (1985) et Petter (1987) pour qu'il puisse en être rapproché, mais une identification formelle serait téméraire. Il se pourrait néanmoins que *Prepoecilogale bolti* ait une répartition panafricaine.

Genre *Poecilictis* THOMAS & HINTON, 1920

Espèce-type - *Poecilictis libyca* (HEMPRICH & EHRENBERG, 1833)

Poecilictis libyca (HEMPRICH & EHRENBURG, 1833)

Poecilictis libyca minor nov. ssp.

Fig. 13.3-4

Holotype - AaO-2820: M₁ (Fig. 13.4; dimensions: 4,71 x 2,06 mm).

Paratype - AaO-2818: P⁴ (Fig. 13.3; dimensions: L ext. = 4,39; L int. = 5,04; larg.max. = 2,65).

Gisement-type - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.

Hypodigme - AaO-2819: P⁴ incomplète; AaO-2804: mandibule édentée (peut-être du même individu que l'holotype); AaO-2806: mandibule édentée.

Diagnose - Sous-espèce semblable à la forme actuelle nord-africaine, mais de plus petite taille.

Description et comparaisons - Sur les P⁴, le parastyle est bas mais très saillant vers l'extérieur, tandis que le protocône, très étiré vers l'avant, le dépasse largement, de sorte que la lame principale, plutôt que de se prolonger dans le parastyle, comme chez *Ictonyx* et *Prepoecilogale*, forme à peu près la bissectrice de ces deux saillies antérieures, comme chez l'actuel *P. libyca*, le zorille d'Afrique du Nord. Corrélativement à la disposition du protocône de P⁴, le paraconide de M₁ se dirige très antérieurement, et le sommet du protoconide de cette dent est un peu plus antérieur que celui du métaconide, à la différence d'*Ictonyx* et *Prepoecilogale*; le talonide semble un peu plus court que chez ces derniers.

La mandibule est surtout caractérisée par sa branche montante étroite et élevée, tout à fait semblable à celle de *P. libyca*.

Morphologiquement, le petit zorille d'Ahl al Oughlam ne peut guère être distingué de la forme actuelle, mais ses dimensions dentaires restent inférieures aux valeurs minimales que j'ai pu relever chez celle-ci (Fig. 23). La différence est d'autant plus marquée au Maroc que les spécimens actuels du Maghreb semblent, avec les réserves qu'impose la faiblesse numérique de l'échantillon, plus grands que les formes plus méridionales.

Ce genre n'avait jamais été signalé à l'état fossile.

Genre *Mellivora* STORR, 1780

Mellivora sp., cf. *Mellivora capensis*

(SCHREBER, 1776)

Fig. 15.4-5

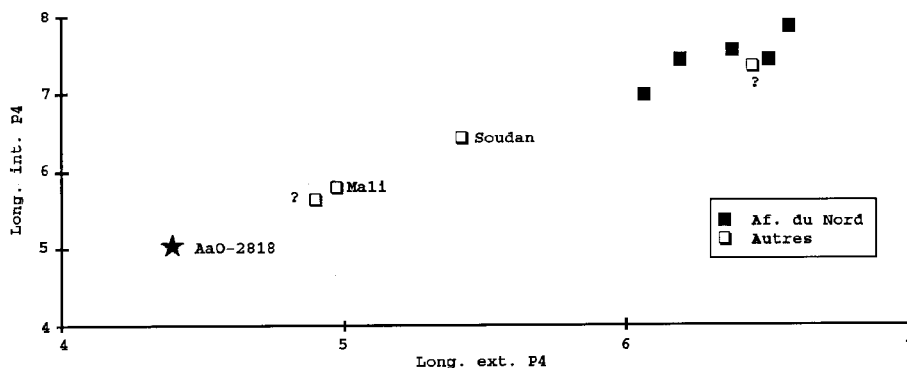
Matériel - AaO-1348: fragment de mandibule droite avec M₁ (Fig. 15.5); AaO-3065: fragment de mandibule avec P₂-P₄, probablement du même individu que AaO-1348; AaO-3497: mandibule avec P₂-M₁ (Fig. 29,30, Fig. 15.4).

Description et comparaisons - Il existe, comme dans l'espèce actuelle, deux trous mentonniers, l'un en avant de P₄, l'autre en avant de P₃. Le bord inférieur de la branche horizontale ne se relève que peu en arrière de M₁, un peu plus que chez *M. benfieldi*, du Pliocène de Langebaanweg (Hendey 1974, 1978b) mais ce caractère est aussi très variable chez le ratel actuel. Il n'y a pas de M₂. Les prémolaires ne présentent guère de particularités, pas plus que la carnassière qui ne se distingue pas de celle des ratels actuels, chez qui elle est assez variable, tant dans l'élévation de sa couronne que dans la morphologie de son talonide, parfois très réduit au point de ne guère former plus qu'une cuspide accessoire, parfois large et creusé d'un bassin lingual. Ses dimensions sont plus faibles que celles des spécimens sud-africains cités par Hendey (1978b), mais se situent à la limite inférieure de la variation de ceux d'Afrique tropicale (Fig. 30). La P₄, comme celle de *M. benfieldi*, est à peine plus étroite que dans l'espèce actuelle. Le ratel d'Ahl al Oughlam peut donc provisoirement être rapproché de cette dernière, qui existe depuis le début du Pliocène si celle de Langebaanweg ne mérite pas, comme le pense Petter (1987), d'en être distinguée. *M. capensis* n'était jusque là connue en Afrique du Nord que dans le Pléistocène supérieur (*Mellivora "carolae"* MICHEL, 1988).

Genre *Lutra* BRISSON, 1762

Espèce-type - *Lutra lutra* (L.)

FIGURE 28 - Longueurs labiale et linguale de la P⁴ de *Poecilictis libyca minor* nov. ssp. comparées à celles de la forme actuelle (spécimens du LZMO). *Labial vs lingual length of the P⁴ of Poecilictis libyca minor* nov. ssp. compared to those of the Recent form (LZMO specimens).



Lutra fatimazohrae nov. sp.

Fig. 13.5

Holotype - AaO-2004: fragment de mandibule gauche avec M_1 et la moitié postérieure de P_4 (Fig. 13.5).

Gisement-type - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.

Derivatio nominis - Dédié à Fatima-Zohra Sbihi-Alaoui, Directrice du Programme "Casablanca" de l'INSAP.

Hypodigme - AaO-178: fragment de mandibule gauche avec P_4 et la moitié postérieure de P_3 ; AaO-2807: M_1 incomplète; AaO-3498: fragment de mandibule avec M_1 - M_2 ; AaO-1332: extrémité proximale de fémur.

Diagnose - *Lutra* de la taille de *L. maculicollis*; mandibule robuste; canine inférieure grande; rangée des prémolaires inférieures courte, dents chevauchantes; talonide de M_1 assez étroit, en plan incliné oblique, hypoconulide et cingulum interne absents; métaconide petit.

Description et comparaisons - Quelques caractères distinguent la loutre d'Ahl al Oughlam de *L. maculicollis* du bassin du Zaïre et de *L. lutra*, qui sont un peu plus petites (dimensions: Fig. 26). Les prémolaires, ou au moins leurs alvéoles, sont plus chevauchantes, et plus réduites relativement à la carnassière et à la canine, qui sont plus nettement prédominantes que dans les formes actuelles. La P_2 était caduque sur AaO-178, où les alvéoles de cette dent sont encore visibles mais déjà oblitérés, bien que la P_4 soit encore peu usée, mais non sur le type, d'âge voisin, ni sur AaO-3498, qui est cependant plus jeune. La canine devait être beaucoup plus grosse que chez *L. lutra*; le bord médial de son alvéole est très proche de la symphyse, ne laissant que très peu de place pour les incisives, qui devaient être minuscules. P_4 est moins élancée que chez *L. lutra*; le petit tubercule accessoire de son flanc postérieur semble aussi plus net et le cingulum mieux développé sur la face linguale. La M_1 diffère peu de celle de *L. maculicollis*. Sur AaO-2004 et AaO-3498, le métaconide est moins réduit que chez *L. lutra*, mais semble l'être autant, en revanche, sur AaO-2807 où le cingulum labial est aussi mieux développé et, dans tous les cas, nettement plus que chez *L. simplicidens* d'Europe (Willemsen 1992). Le talonide est plus étroit que le trigonide; il est aussi plus court que chez *L. maculicollis*; son sommet se situe à l'emplacement de l'hypoconide d'où il descend en plan incliné en

direction de l'arrière du métaconide. Le talonide est au contraire un peu concave dans les formes actuelles et bordé d'une légère crête linguale chez *L. lutra*.

La branche horizontale de la mandibule est plus haute et épaisse que chez *L. lutra*, *L. maculicollis* et *L. simplicidens*. Les trous mentonniers sont variables comme chez *L. lutra*; la fosse massétérienne atteint l'arrière de M_2 sur AaO-2004 mais le quart postérieur de M_1 sur AaO-178, alors qu'elle reste en arrière de cette dent chez *L. lutra*.

Le fémur AaO-1332 se distingue de celui de *L. lutra* par son petit trochanter plus déjeté médialement et donc en partie visible en vue antérieure comme chez *L. simplicidens* (Thenius 1948).

Les loutres piscivores fossiles sont rares en Afrique. *L. libyca* STROMER, 1913 du Pliocène du Wadi Natrun possède une fosse massétérienne très étendue vers l'avant mais cette espèce, connue par un seul spécimen, est plus petite, les prémolaires ne sont pas chevauchantes et le talonide de M_1 semble plus court; les descriptions et figures de Stromer ne permettent néanmoins pas de pousser bien loin les comparaisons. Il en est de même de la M_1 , décrite par le même auteur (Stromer 1920) du même gisement sous le nom de *L. aff. hessica*, dont le talonide très court et le trigonide très ouvert ne sont guère lutroïdes, comme l'a noté Willemsen (1992). Cette dent a pourtant été rapprochée par Petter et al. (1991) de leur *Torolutra ougandensis* du Pliocène du lac Albert. Cette dernière partage plusieurs caractères avec la loutre d'Ahl al Oughlam :

- corps mandibulaire robuste ;
- prémolaires chevauchantes ;
- cingulum bien développé sur la face linguale de P_4 ;
- talonide de M_1 assez court, sans concavité.

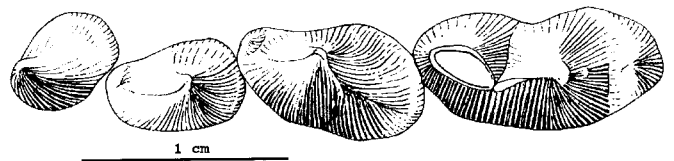


FIGURE 29 - *Mellivora* cf. *capensis*. Vue occlusale de la série dentaire AaO-3497. Occlusal view of the tooth row AaO-3497.

	Aa0 1348	Aa0 3497	<i>Mellivora capensis</i>		<i>M. benfeldi</i>			
			Afrique du Sud actuel N = 8 Hendey 1978	Af. tropicale LZMO actuel N = 8	Langebaanweg Hendey 1978			
Longueur M_1	13,2	12,1	14,4 (13,7-16,3)	13,3 (12,2-14,5)	12,6	13,5	11,5	14,1
largeur M_1	6	5,8	7 (6,4 - 8)	6,1 (5,4 - 6,9)	6	6,1	5,3	6

AaO-3065: $P_3=6,1 \times 4,7$; $P_4=9,7 \times 5,4$; AaO-3497: $P_3=7,2 \times 4,5$; $P_4=9,5 \times 5,5$

FIGURE 30 - Dimensions dentaires comparées de *Mellivora* cf. *capensis*. Comparative tooth measurements of *Mellivora* cf. *capensis*.

	P ₄	M ₁	M ₂	L arr.C -arr.M ₂	Epaisseur entre M ₁ et M ₂
Aa0-178	8,8 x 4,6			37	8,7
Aa0-2004	- x 4,8	14 x 7		39,5	9,3
Aa0-2807		-x 7,5			
Aa0-3065	9,5 x 5,4	>15 ?			
Aa0-3498		13,6 x 7,1	5,1x5,5	≈ 35	8,7
<i>L. lutra</i> (N=5)	7,5-8 x 3,9-4,2	12,5-13 x 6,1-6,7		33,8-35	6,2-6,5
<i>L. maculicollis</i>	8,2 x 4,9	14,4 x 7,4		34	6,1
<i>Tougandensis</i>	9,8 x 6,3	16,4 x 8,4			
"	10 x 6,4				

FIGURE 31 - Dimensions dentaires et mandibulaires comparées de *Lutra fatimazohrae* nov. sp. Comparative dental and mandibular measurements of *Lutra fatimazohrae* nov. sp.

Elle s'en distingue cependant par :

- sa taille supérieure ;
- son trigonide de M₁ très fermé ;
- sa fosse massétérienne n'atteignant pas M₂.

Il se peut néanmoins que l'espèce ougandaise soit la plus voisine de celle de Ahl al Oughlam mais sa distinction générique d'avec *Lutra* ne me semble pas justifiée, d'après les spécimens actuellement connus. Seule la position de la fosse massétérienne (quelque peu variable, tant chez *L. lutra* qu'à Ahl al Oughlam) est en effet propre à l'espèce ougandaise; les autres caractères génériques cités par Petter et al. (1991) se retrouvent dans d'autres espèces: sur M₁, la hauteur du protoconide par rapport aux autres cuspidés et la forme du talonide sont très semblables à ceux de *L. maculicollis*; le rapport de la longueur de P₄ à celle de M₁ est identique à celui de *L. lutra*; le cingulum de P₄ est semblable à celui de *L. canadensis*. Aussi bien l'espèce ougandaise que celle d'Ahl al Oughlam peuvent être incluses dans *Lutra* sans guère modifier l'acception de ce nom générique.

Il se pourrait, au contraire, que l'espèce la plus voisine de *L. fatimazohrae* soit *L. simplicidens* d'Europe dont l'origine est obscure (Willemsen 1992), mais la réduction plus poussée du métaconide et la plus forte taille de l'espèce marocaine semblent devoir l'écartier de l'ancestralité de l'espèce européenne. Les relations précises entre toutes ces espèces ne peuvent encore être élucidées.

Famille URSIDAE

Genre *Ursus* L.

Ursus sp., cf. *Ursus etruscus* CUVIER, 1823

Matériel - AaO-175: incisives et canines supérieures d'un même individu; AaO-3111: canine supérieure; AaO-3174: P₃ et P₄ (Fig. 32); AaO-332: M₁ (Fig. 32); AaO-333: M₂ (Fig. 32); AaO-1351: I₃.

Description et comparaisons - Les incisives centrales, étroites et hautes, sont plus petites par rapport à I₃ que chez les ours actuels. La I₃, contrairement à celle de ces derniers, ne possède qu'un faible bourrelet cingulaire sur sa face

mésio-linguale. La canine est grosse par rapport aux incisives.

La P₄ est un peu plus petite (15,8 x 9,7) que celles de Saint-Vallier et du Val d'Arno rattachées à *U. etruscus* par Mazza & Rustioni (1992); un faible bourrelet cingulaire ceinture toute la dent; le protocone, très réduit, est situé très antérieurement.

Les dimensions des molaires (M₁: 19,6 x 15; M₂: 30,1 x 16,5) se situent vers la limite inférieure de variation de l'*Ursus etruscus* de Saint-Vallier (*Ursus* aff. *etruscus* pour Mazza & Rustioni 1992). Sur M₁, le métastyle est bien net, mais le cingulum est faible et rien n'annonce le mésostyle qu'on rencontre souvent chez les ours de la fin du Pléistocène d'Afrique du Nord (Arambourg 1933).

L'ours d'Ahl al Oughlam est le plus ancien connu en Afrique puisque le genre n'avait été signalé qu'à partir du Pléistocène moyen. C'est évidemment l'un des plus clairs témoins d'une migration d'Eurasie vers l'Afrique au Pliocène.

Famille ODOBENIDAE

Genre *Alachtherium* DU BUS, 1867

Espèce-type - *A. cretsii* DU BUS, 1867

Alachtherium africanum nov. sp.

Fig. 15.1-3

Holotype - AaO-3092: éléments d'un crâne: condyles et fragments d'occipital, fragment de maxillaire (Fig. 15.3).

Paratype - AaO- 3093: mandibule incomplète, édentée, peut-être du même individu que l'holotype (Fig. 15.2).

Hypodigme - AaO-3095: fragment de mandibule; AaO-3094: dents isolées; AaO-2614: extrémité distale d'humérus gauche; AaO-3096: extrémité distale d'humérus gauche (Fig. 15.1); AaO-273: scapho-lunaire gauche; AaO-2983: moitié distale de tibia.

Gisement-type - Niveau C1 de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc (Raynal et al. 1990); Pliocène terminal.

Diagnose - *Alachtherium* de la taille d'un petit *Odobenus rosmarus*, plus petit que *A. cretsii*. Dents plus petites par rapport au crâne; dernière dent maxillaire située sous la racine de l'arcade

zygomatique; basi sphénoïde avec une dépression centrale. Mandibule non pachyostosée, avec une apophyse coronoïde longue. Sur le scapho-lunaire, facette pour l'unciforme peu concave pour un odobénidé. Espèce d'eaux tempérées ou chaudes.

Description et comparaisons - Les fragments du crâne type AaO-3092, tout en appartenant sans aucun doute à un morse, présentent quelques différences avec les éléments homologues d'*Odobenus rosmarus*, mais rappellent en revanche les morses fossiles d'Angleterre et de Belgique décrits sous les noms variés d'*Alachtherium*, *O. antverpiensis* et *O. huxleyi* (van Beneden 1877; Rutten 1907; Hasse 1909; Erdbrink & van Bree 1986, 1990; Deméré 1994) :

- le trou condylien est simple, alors qu'il est multiple chez *O. rosmarus*; cette différence pourrait être liée à une moindre efficacité de la succion, comme l'avaient déjà suggéré Erdbrink & van Bree (1990) à propos des incisives et du palais ;
- le basisphénoïde est nettement concave, et forme un angle sur le basi-occipital, alors que l'ensemble de ces deux os est presque plan chez *O. rosmarus* ;
- la dernière dent maxillaire est située au niveau de la racine de l'arcade zygomatique, l'avant-dernière au niveau du foramen infra-orbitaire (Fig. 15.3); ces dents sont donc nettement plus reculées que dans l'espèce actuelle, sans doute parce que la M¹, sinon la M², étaient persistantes chez l'adulte (comme le montre la suture basi-sphéno-occipitale parfaitement synostosée). Les alvéoles, de même que les quelques dents trouvées isolées (AaO-3094), mais provenant sans doute du même individu, sont plus petits que ceux du morse actuel ;
- la mandibule AaO-3093, à laquelle manque la partie antérieure, n'est pas pachyostosée et reste assez mince; l'apophyse coronoïde est moins réduite que chez *O. rosmarus*, et la fosse massétérienne est bien creusée.

Ces caractères indiquent que l'appareil buccal du morse d'Ahl al Oughlam, comme sans doute celui de la mer du Nord, était moins modifié que celui de l'espèce actuelle.

Sur les deux humérus, la crête deltoïde, dont seule la partie distale est conservée, s'infléchit vers l'intérieur et non vers l'extérieur comme chez les otaries et les phoques. Cette crête deltoïde, qui se termine progressivement dans la diaphyse, se dirige vers la lèvre médiale de l'articulation distale et non vers sa partie moyenne; selon Deméré (comm.pers.) l'angle droit qu'elle forme avec la trochlée rappelle plus *Alachtherium* qu'*Odobenus*. En vue distale, la DAP de cette lèvre médiale (dimensions: Fig. 33) est très supérieure à celui du condyle externe, puisque leur rapport varie suivant la manière de mesurer le condyle externe, de

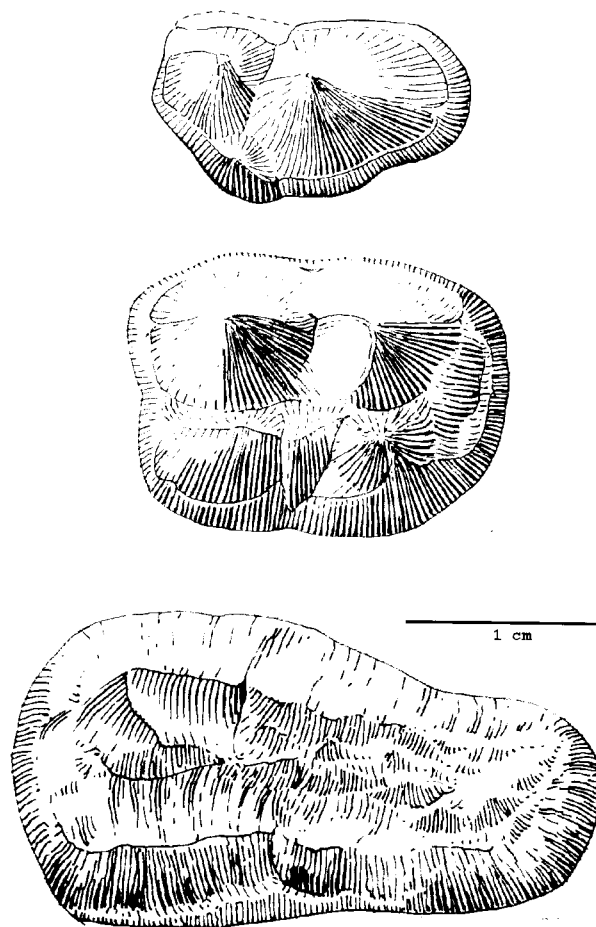


FIGURE 32 - *Ursus cf. etruscus*. P⁴ AaO-3174, M1 AaO-332 et M² AaO-1351.

1,15 à 1,34, valeurs semblables à celles relevées par Repenning & Tedford (1977, tabl. 3) chez les morses, actuels et fossiles, et supérieures à celles des otaries ou des phoques, où elle est voisine de 1 (*ibid.*). L'entépicondyle médial, allongé dans le sens proximo-distal, est aplati antéro-postérieurement et un peu infléchi vers l'arrière, comme chez *Odobenus* et *Alachtherium* du Pliocène de Belgique (van Beneden 1877, pl. 3, fig. 2) et non recourbé vers le haut comme chez "*Trichecodon*" (*ibid.*, pl. 7, fig. 2).

Le scapho-lunaire (dimensions: DT max = 75+; DAP max. = 52) est imparfaitement conservé; son extrémité médiale manque. La surface radiale est rectangulaire, l'os étant plus large que ceux de "*Trichecodon*" (van Beneden 1877, pl. 8, fig. 8-9) ou de *Aivukus* du Miocène terminal du Mexique (Repenning & Tedford 1977, pl. 4, fig. 1-4). Sur la face latérale, cette surface vient presque au contact d'une facette pour le cunéiforme, qui prolonge celle de l'unciforme, étroite, un peu concave dans le sens

HUMERUS	Aa0		<i>O. rosmarus</i>			<i>Alachtherium</i>	
	2614	3096	A10953	Mitchell 1961 tabl. 1	Mitchell 1961 fig. 7	Europe du Nord Mitchell 1961	
DT dist.max.	109	115+	102	144	136 (110-150)	176	166
DAP dist.méd.	58,5	71	59,5	83	78 (62-93)	96	85
DAP dist.lat.	50	55	46	≈ 64	63 (50-69)	80	76
DT dist.artic	67	≈ 76	64	89	84 (70-95)	93	87

FIGURE 33 - Dimensions comparées de l'humérus des morses. *Comparative measurements of walrus humeri.*

orso-palmaire et plus petite que celle de "*Trichecodon*" par rapport à la facette pour le magnum qui lui fait suite. Cette dernière, très concave dans le sens transversal, reste à distance du bord palmaire et est séparée de la facette pour le trapèze et la trapézoïde, très incurvée. Cet os est donc tout aussi typique des odobénidés que l'humérus.

La moitié distale de tibia ne se distingue guère de celle du morse actuel que par la forte saillie de l'arête interne de la face plantaire, d'où une région poplitée très concave.

Le morse d'Ahl al Oughlam est de la taille des plus petits *O. rosmarus*; il est, en revanche, nettement plus petit que les formes du Plio-Pléistocène d'Europe du Nord (principalement attribuables à *O. huxleyi* d'après Erdbrink & van Bree 1986, à *A. cretsii* selon Deméré 1994). La distinction spécifique d'avec l'une et l'autre (qui sont peut-être identiques) est de plus confirmée par la latitude d'Ahl al Oughlam (environ 33°30' N) qui montre, même si l'âge du site correspond à une période glaciaire, qu'il ne s'agit pas, comme les précédents, d'une espèce adaptée aux climats froids. En effet, même avant que la chasse ne le repousse vers le Nord, le morse ne dépassait pas normalement le Sud de la Scandinavie, et aucune espèce fossile n'était par ailleurs connue, dans l'Atlantique oriental, au Sud du 50^{ème} parallèle environ.

BIOCHRONOLOGIE, BIOGÉOGRAPHIE, ÉCOLOGIE

La liste des carnivores de Ahl al Oughlam est donc la suivante :

Herpestes abdelalii nov. sp.
Ichneumia nims nov. sp.
Viverra leakeyi PETER
Genetta sp.
Crocota dbaa nov. sp.
Pliocrocota perrieri latidens nov. ssp.
Hyaenictitherium ? barbarum nov. sp.
Chasmaporthetes nitidula darelbeidae nov. ssp.
Acinonyx aicha nov. sp.
Panthera nov. sp., aff. *P. leo* (L.)
Panthera pardus (L.)
Lynx ? sp.
Felis sp., cf. *F. silvestris* SCHREBER
Homotherium sp.

Nyctereutes abdeslami nov. sp.
Canis nov. sp., aff. *C. aureus* L.
Vulpes sp., aff. *V. rueppelli* SCHINZ
Prepoecilogale sp., cf. *P. bolti* (COOKE)
Poecilictis libyca minor nov. ssp.
Mellivora sp., cf. *M. capensis* (SCHREBER)
Lutra fatimazohrae nov. sp.
Ursus sp., cf. *U. etruscus* CUVIER
Alachtherium africanum nov. sp.

INTERPRÉTATION BIOCHRONOLOGIQUE

La faune de carnivores de Ahl al Oughlam donne quelques indications sur l'âge du gisement mais la rareté des faunes de carnivores de cette période en Afrique et, en particulier, leur quasi-absence en Afrique du Nord, limite leur portée. La présence de nombreux genres modernes inciterait, par exemple, à rajeunir le gisement mais l'existence de certains d'entre eux, rares dans le Plio-Pléistocène, dès la base du Pliocène (Langebaanweg, Wadi Natrun...) montre la sévère imperfection de la documentation fossile.

Les estimations possibles sont les suivantes :

- *Viverra leakeyi* ressemble davantage à celle de l'Omo E3 qu'à celle d'Omo C8 mais la proximité chronologique de ces deux niveaux (respectivement 2,4 et 2,6 Ma. environ) suggère plus une différence due à la variabilité individuelle qu'à une évolution ;
- *Crocota dbaa* est à un stade évolutif comparable à celui de *C. dietrichi* de Laetoli; elle est plus primitive que les *Crocota* d'Olduvai ;
- *Hyaenictitherium ? barbarum*, quelle que soit sa nature générique exacte, est une forme primitive parlant en faveur d'un âge ancien, les hyénidés de ce type étant jusqu'à présent inconnus en Afrique après Laetoli, et peut-être Omo C ;
- *Acinonyx aicha* semble un peu plus évolué que celui de Saint-Vallier ;
- *Nyctereutes abdeslami* est une forme très évoluée du genre ;
- *Prepoecilogale bolti* était jusqu'ici connu à Bolt's Farm (± 2 Ma.) et à Laetoli.

Il est donc clair que toutes les indications chronologiques ne sont pas concordantes. Certaines suggéreraient un âge voisin de celui de Laetoli, alors que d'autres ne seraient pas incompatibles avec un âge pléistocène basal. Il me semble cependant que l'âge de 2,5 Ma. qui avait été avancé sur

la base de l'ensemble de la faune, et plus spécialement des suidés et rongeurs, et de l'absence d'*Equus*, est celui qui s'accorde le mieux avec l'ensemble des carnivores. Si un âge plus récent était retenu, la persistance tardive de *Hyaenictitherium*? serait envisageable, mais celle d'une *Crocota* primitive serait plus difficilement explicable, compte tenu de l'extrême adaptabilité, actuelle et passée, des hyènes tachetées, et on voit mal comment elle aurait pu se maintenir face à *C. crocuta*, présente en Afrique dès la limite Plio-Pléistocène. La présence d'une espèce évoluée de *Nyctereutes* ne contredit pas, en revanche, un âge pliocène, si on voit en elle une forme précocement isolée à partir d'un *N. donnezani* pliocène eurasiatique.

RELATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

La faune de carnivores de Ahl al Oughlam, malgré la présence de plusieurs espèces originales, ne comprend qu'un seul genre propre à l'Afrique du Nord, *Poecilictis*, comme la faune actuelle, et elle est donc aussi peu endémique que celle-ci.

L'origine de plusieurs autres genres, de vaste répartition géographique, est trop vague pour apporter des précisions sur les relations des formes marocaines. C'est le cas de tous les félidés à l'exception d'*Acinonyx*, de ?*Hyaenictitherium*, de *Canis*, et de la loutre. En revanche, la moitié environ des taxons ont des affinités franchement africaines. Des herpestidés voisins de ceux d'Ahl al Oughlam, mais plus anciens, sont connus en Egypte et en Afrique Orientale; une genette est également connue à Langebaanweg; *Viverra leakeyi* est une espèce africaine et pourrait être plus proche du genre africain *Civettictis* que de *Viverra*; *Crocota*, qui apparaît à Laetoli, est assurément d'origine africaine et il se pourrait qu'il en soit de même d'*Acinonyx*, si ce genre apparaît bien dans le Membre 2 de Sterkfontein (Turner 1987); *Chasmaporthetes nitidula* est inconnue hors d'Afrique, de même que *Prepoecilogale*, *Mellivora* s. s., et les petits renards à dentition broyeuse de type *pallida/rueppelli*.

Deux genres seulement sont d'origine eurasiatique: *Ursus* et *Nyctereutes*; il faudrait peut-être y ajouter *Pliocrocota*, mais la systématique de ce groupe, et des hyénidés en général, est encore trop incertaine pour qu'on puisse actuellement en tenir compte. En Afrique, *Ursus* n'est connu qu'au Maghreb, et *Nyctereutes* n'était connu qu'en Afrique du Sud, les indices de sa présence en Afrique orientale étant encore très ténus. Ces deux genres témoignent sans conteste de migrations pliocènes vers l'Afrique, mais ne tempèrent guère l'aspect africain de la faune de carnivores de Ahl al Oughlam.

Ces relations peuvent être mises en évidence de manière plus objective en appliquant l'AFC à un

tableau de présence / absence des divers genres de carnivores dans 21 localités, plio-pléistocènes ou actuelles pour la plupart. Les localités utilisées, en dehors d'Ahl al Oughlam, sont les suivantes :

- Villaroya; Espagne; Pliocène supérieur; Alcalá, Morales & Soria 1987;
- La Puebla; Espagne; Pliocène terminal; Aguirre & Morales 1990;
- Lezetxiki; Espagne; Pléistocène terminal; Altuna 1972;
- Saint-Vallier; France; Pliocène terminal; Viret 1954;
- Olivola; Italie; Pliocène terminal; Azzaroli et al. 1986;
- Kuruksai; Tadjikistan; Pliocène terminal; Vangengeim et al. 1988;
- Maroc; 19^{ème} s.; Aulagnier 1992;
- Laetoli; Tanzanie; Pliocène moyen; Petter 1987, Barry 1987, Turner 1990;
- Omo C; Ethiopie; Pliocène supérieur; Howell & Petter 1976;
- Omo E-F; Ethiopie; Pliocène terminal; Howell & Petter 1976;
- Omo G; Ethiopie; Pliocène terminal; Howell & Petter 1976;
- Olduvai bed I; Tanzanie; Pléistocène basal; Petter 1973;
- Tanzanie; actuel; Haltenorth & Diller 1985;
- Sterkfontein Mb 2; Af. du Sud; Pliocène moyen; Turner 1987, 1990;
- Sterkfontein Mb 4; Afrique du Sud; Pliocène supérieur; Turner 1987, 1990;
- Sterkfontein Mb 5; Afrique du Sud; Pliocène supérieur; Turner 1987, 1990;
- Swartkrans Mb 1; Afrique du Sud; Pléistocène basal; Turner 1990;
- Kromdraai; Afrique du Sud; Pléistocène inférieur; Turner 1986, 1990; Ficcarelli, Torre & Turner 1984;
- Elandsfontein; Afrique du Sud; Pléistocène moyen; Hendey 1974, Turner 1983; Ficcarelli, Torre, Turner 1984.

Les listes fauniques ne sont pas absolues car susceptibles de différences d'identification suivant les auteurs, en particulier sur les matériaux fragmentaires, mais ces divergences n'affectent guère les résultats qui reflètent évidemment à la fois les facteurs géographique, chronologique, taphonomique et écologique.

L'examen de la Figure 34 montre que le premier d'entre eux est prépondérant, la discrimination étant cependant accentuée par l'extrême rareté des plus petits carnivores dans les sites eurasiatiques. La proximité des sites de grottes sud-africains est aussi en partie due à leur richesse en hyénidés, surtout, à la différence d'Ahl al Oughlam, relativement au nombre des autres carnivores.

La faune la plus proche de celle d'Ahl al Oughlam est celle du Maroc sub-actuel, *Poecilictis* et les renards désertiques, présents dans ces deux seules localités, étant les premiers responsables de ce regroupement. En revanche, l'axe 1 distingue bien ces localités de celles d'Eurasie, comme des plus récentes faunes est-africaines, les faunes de la fin du Pliocène d'Afrique orientale, en particulier celle d'Omo E, étant plus voisines. Sous les réserves qu'impose le petit nombre de localités considérées, il semble que le renouvellement le plus profond soit celui qui a affecté les faunes d'Afrique orientale, vers la limite Plio-Pléistocène, sans guère toucher celles d'Afrique du Nord.

INTERPRÉTATIONS ÉCOLOGIQUES

Une méthode graphique simple d'estimation de la place des diverses espèces de grands carnivores dans leur guilda a été mise au point par van Valkenburg (1989): chacune est caractérisée par le logarithme de son poids, le rapport entre la plus grande largeur d'une prémolaire inférieure et la racine cubique du poids corporel, et le rapport entre la longueur de la partie tranchante de la carnassière inférieure et la longueur totale de cette dent. Toutes ces valeurs sont rapportées à leur écart (en écarts-types) à la moyenne de 47 espèces de grands carnivores terrestres actuels. Malgré ses imperfections (liées en particulier aux difficultés d'estimation du poids), cette méthode permet de visualiser l'occupation des diverses niches possibles (carnivores purs, broyeur d'os, omnivores, etc).

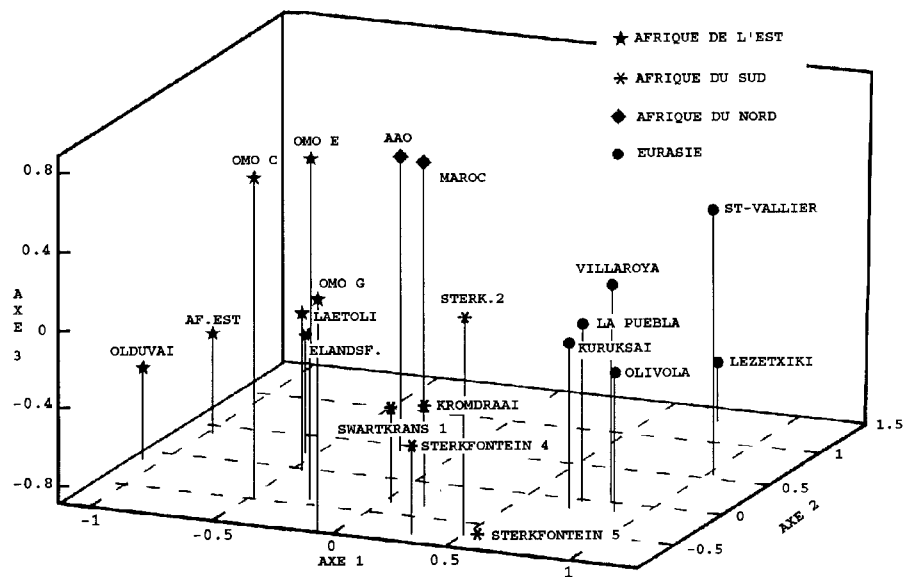
J'ai comparé ainsi (Fig. 35) Ahl al Oughlam à trois gisements d'âges voisins, Saint-Vallier en France, Laetoli en Afrique de l'Est, et Sterkfontein Mb 4

en Afrique du Sud, ainsi qu'à des faunes actuelles ou sub-actuelles, Lezetxiki, le Maroc et le Serengeti (réf. ci-dessus), ainsi qu'à celles décrites par van Valkenburg (1989), la forêt malaise et le parc de Yellowstone.

Là encore, divers facteurs interviennent évidemment dans la distribution des espèces dans l'espace: les deux gisements karstiques d'Ahl al Oughlam et de Sterkfontein sont les plus riches en hyénidés; l'absence d'ursidé en Afrique orientale et méridionale n'a sans doute qu'une cause géographique historique; la taphonomie ou les méthodes de collecte sont sans doute parfois responsables de la rareté des petites espèces, etc.

Ces réserves émises, on peut néanmoins constater que ce sont les carnivores d'Ahl al Oughlam qui occupent le plus complètement l'espace, la faune sub-actuelle du Maroc, qui lui ressemble, n'en étant qu'une version appauvrie, comme celle de Saint-Vallier, remarquable par l'absence d'espèces moyennes pour les trois paramètres considérés (au centre du graphique). A l'inverse, dans les sites est-africains de Laetoli et du Serengeti, cette zone est occupée par plusieurs espèces moins spécialisées, alors que subsistent davantage de zones marginales vides. La faune de Ahl al Oughlam apparaît donc plus équilibrée que les faunes européennes ou est-africaines, puisqu'elle possède à la fois les formes extrêmes (ursidé à petites pré-molaires et carnassière broyeuse, hyénidé à prémolaire très large) et des formes plus centrales (en particulier *Mellivora*). Une explication possible de cette différence réside dans le rapport entre le nombre d'espèces de prédateurs et celui de leurs proies potentielles. Dans la gamme de poids considérée (plus de 7 kg, mais les résultats

FIGURE 34 - Espace 1-3 de l'AFC sur quelques localités, principalement actuelles ou plio-pléistocènes. Les variables utilisées (présence / absence) sont les genres de carnivores, sauf trois qui sont divisés : *Canis* (gros et moyen), *Panthera* (taille *leo*, taille *pardus*, taille *serval*, taille *silvestris*) et *Vulpes* (taille *vulpes*, taille *pallida - rueppelli*) ; *Machairodus* et *Homotherium* sont en revanche réunis, ainsi que *Hyaena* et *Pliocrocuta*. Space 1-3 of the correspondence analysis on some localities, mainly Recent or Plio-Pleistocene. The variables used are the carnivore genera, except three of them which are divided : *Canis* (large and medium), *Panthera* (size of *leo*, size of *pardus*, size of *serval*, size of *silvestris*) and *Vulpes* (size of *vulpes*, size of *pallida - rueppelli*), on the contrary, *Machairodus* and *Homotherium* are united, as well as *Hyaena* and *Pliocrocuta*.



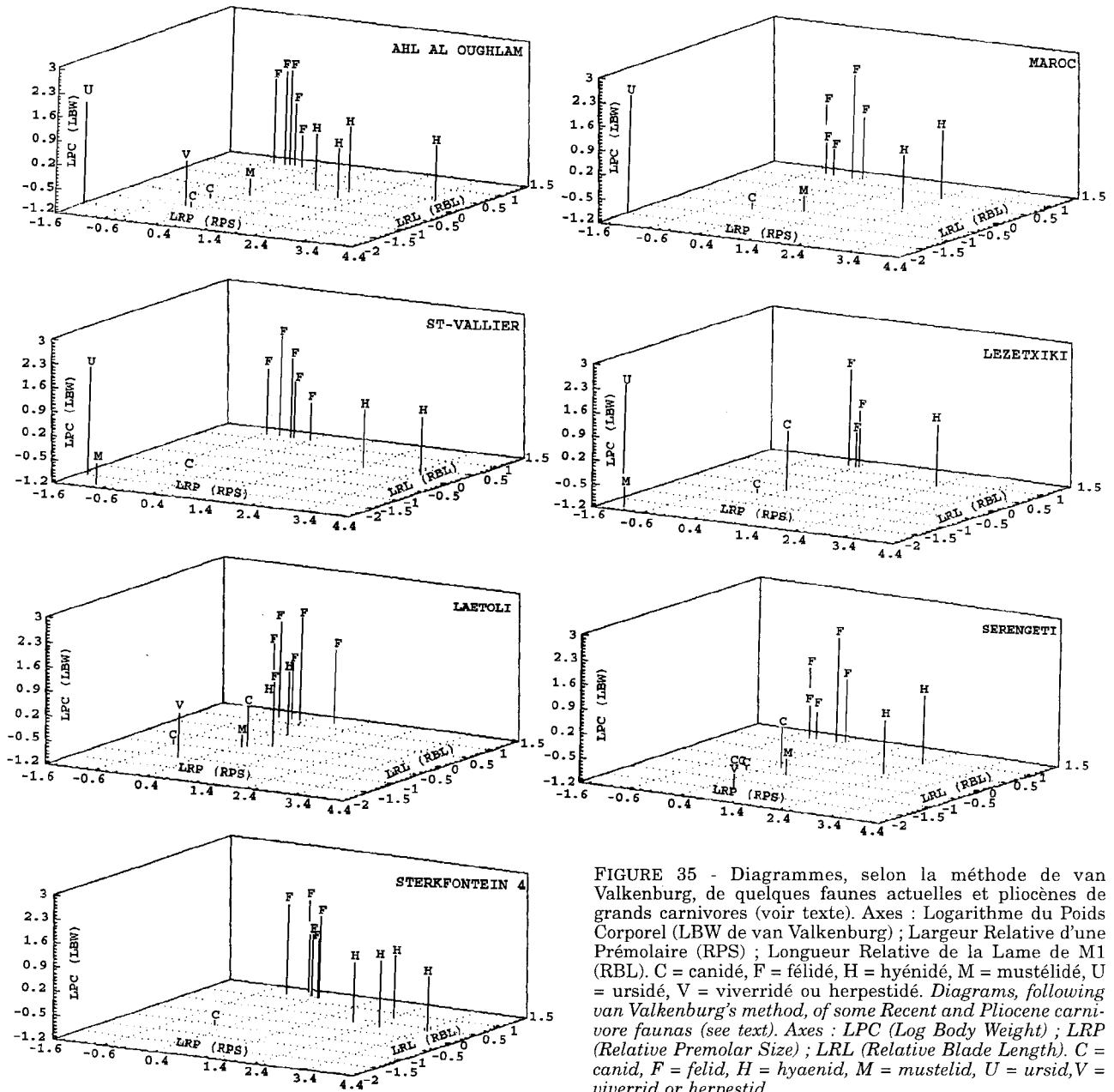


FIGURE 35 - Diagrammes, selon la méthode de van Valkenburg, de quelques faunes actuelles et pliocènes de grands carnivores (voir texte). Axes : Logarithme du Poids Corporel (LBW de van Valkenburg) ; Largeur Relative d'une Prémolaire (RPS) ; Longueur Relative de la Lame de M1 (RBL). C = canidé, F = félid, H = hyénid, M = mustélid, U = ursidé, V = viverridé ou herpestidé. *Diagrams, following van Valkenburg's method, of some Recent and Pliocene carnivore faunas (see text). Axes : LPC (Log Body Weight) ; LRP (Relative Premolar Size) ; LRL (Relative Blade Length). C = canid, F = felid, H = hyaenid, M = mustelid, U = ursid, V = viverrid or herpestid.*

ne seraient guère différents pour l'ensemble de la faune), ce rapport est d'environ 1 pour 2 dans le Serengeti (Petter & Howell 1985, fig. 1), alors qu'à Ahl al Oughlam il atteint presque 1, le nombre d'espèces d'herbivores de cette taille étant d'une quinzaine environ. On peut supposer qu'il en résulte une pression interspécifique plus forte nécessitant une diversification dans l'exploitation des niches.

Ces différences globales n'interdisent pas de chercher à expliquer plus ponctuellement les différences entre Ahl al Oughlam et le reste de

l'Afrique dont le gisement marocain est proche par sa composition taxinomique.

Les félidés sont suffisamment abondants pour que l'absence de *Dinofelis*, élément presque constant ailleurs, puisse être considérée comme réelle; la présence de plusieurs autres représentants de cette famille ne suffit pas à l'expliquer, car il coexiste souvent avec eux, et cette absence reste donc mystérieuse.

En revanche, la place du *Lycaon* et d'autres grands canidés, absents à Ahl al Oughlam, pourrait avoir

été occupée par *Chasmaporthetes* et *Acinonyx aicha*. Les petits canidés d'Ahl al Oughlam, *Nyctereutes* et *Vulpes*, ont des tuberculeuses plus développées que la plupart des autres espèces de ces genres; on peut supposer qu'ils tenaient la place occupée ailleurs par *Otocyon*, ou peut-être même *Meles*.

Remarquable aussi est l'absence des formes lutroïdes *Aonyx*, *Enhydriodon* et *Pseudocivetta*, qui suggère la rareté de points ou de cours d'eau à proximité, si ces animaux se nourrissaient bien, comme le pensaient Petter & Howell (1985) d'invertébrés aquatiques d'eau douce. Il faudrait alors supposer que la loutre piscivore d'Ahl al Oughlam était plutôt marine, comme l'est occasionnellement la loutre commune.

CONCLUSION

Malgré les remarquables travaux d'Arambourg, les derniers millions d'années de l'évolution des faunes en Afrique du Nord n'ont, sans doute, pas reçu toute l'attention qu'ils méritaient, l'Afrique méridionale, puis orientale, ayant, grâce aux hominidés découverts, davantage retenu l'intérêt des paléontologues "vertébristes".

Les gisements de Casablanca fouillés par l'INSAP et la MPPF, et celui d'Ahl al Oughlam en premier lieu, montrent, même si les hominidés en sont encore absents au Pliocène, que le Maghreb n'a pourtant rien à envier au reste du continent pour la diversité et l'intérêt de ses vertébrés fossiles: les carnivores d'Ahl al Oughlam en apportent un témoignage éclatant.

Remerciements - Je remercie J. Hassar Benslimane, Directrice de l'INSAP, F.Z. Sbihi-Alaoui, Directrice du Programme Casablanca, et J.-P. Raynal, Directeur de la MPPF, qui m'ont invité à participer à leurs recherches au Maroc; A.El Hajraoui, qui m'a autorisé à travailler au Musée Archéologique de Rabat; la chaire de Paléanthropologie et Préhistoire du Collège de France (Prof. Y. Coppens) pour son soutien financier constant; ainsi que F. Renoult et M. Tranier (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), A. Caurant [British Museum (Natural History)], M. Philippe (Musée Guimet, Lyon) qui m'ont permis d'accéder aux collections dont ils ont la responsabilité, et D. Visset, qui a réalisé les dessins dentaires. Je remercie enfin A. Argant et R. Ballésio pour leurs critiques constructives. Autorisation de publier n° 343 du 18/4/1995.

RÉFÉRENCES

- AGUIRRE E. & MORALES J. 1990 - Villafranchian faunal record of Spain. *Quartärpaläontologie*, 8: 7-11.
- ALCALA L., MORALES J. & SORIA D. 1987 - Sintesis y bioestratigrafía de los carnívoros pliocenos de las cuencas centrales españolas. *Geogaceta*, 2: 45-47.
- ALTUNA J. 1972 - Fauna de Mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipuzcoa. *Munibe*, 24 (1-4), 464 p.
- ARAMBOURG C. 1933 - Révision des Ours fossiles de l'Afrique du Nord. *Annales du Musée de Marseille*, 25 (2): 247-301.
- ARAMBOURG C. 1979 - Vertébrés villafranchiens de l'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles, Oiseaux). *Fondation Singer-Polignac*, Paris, 141 p.
- AULAGNIER S. 1992 - Zoogéographie des Mammifères du Maroc: de l'analyse spécifique à la typologie du peuplement à l'échelle régionale. Thèse EPHE, Montpellier, 235 p.
- AZZAROLI A., DE GIULI C., FICCARELLI G. & TORRE D. 1986 - Mammal succession of the Plio-Pleistocene of Italy. *Memorie della Società geologica italiana*, 31: 213-218.
- BALLESIO R. 1963 - Monographie d'un *Machairodus* du gisement villafranchien de Senèze: *Homotherium crenatidens* FABRINI. *Travaux du Laboratoire de Géologie, Lyon*, 9, 129 p.
- BARRY J.C. 1987 - Large Carnivores (Canidae, Hyaenidae, Felidae) from Laetoli. In M.D. LEAKEY & J.M. HARRIS (eds), *Laetoli, a Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon Press, Oxford: 235-258.
- BENEDEN P.J. van 1877 - Description des ossements fossiles des environs d'Anvers. *Annales du Musée royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 1, 1^{ère} partie, Pinnipèdes ou Amphithériens, 88 p., + atlas.
- BONIFAY M.F. 1971 - Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, n. sér., C, 21 (2): 43-377.
- BROOM R. 1948 - Some South-African Pliocene and Pleistocene Mammals. *Annals of the Transvaal Museum*, 21, 38 p.
- COOKE H.B.S. 1985 - *Ictonyx bolti*, a new mustelid from cave breccias at Bolt's farm, Sterkfontein area, South Africa. *South African Journal of Science*, 81: 618-619.
- CRUSAFONT M. & AGUIRRE E. 1971 - *Euryboas lunensis* et *Hyaena donnezani* associées, en Espagne, dans le gisement d'âge pliocène terminal de Layna (Soria). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, D, 273: 2476-2478.
- DEMERE T.A. 1994 - The family Odobenidae: a phylogenetic analysis of fossil and living taxa. In BERTA A. & DEMERE T.A., Contributions in Marine Mammal Palaeontology Honoring Frank C. Whitmore, Jr. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, 29: 99-123.
- DIETRICH W.O. 1942 - Alttestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. *Palaeontographica*, A, 94: 43-133.
- ERDBRINK D.P. BOSSCHA & VAN BREE P.J.H. 1986 - Fossil Odobenidae in some Dutch collections (Mammalia, Carnivora). *Beaufortia*, 36 (2): 13-33.
- ERDBRINK D.P. BOSSCHA & VAN BREE P.J.H. 1990 - Further observations on fossil and subfossil Odobenid material (Mammalia, Carnivora) from the North Sea. *Beaufortia*, 40 (5): 85-101.
- ESU D. & KOTSAKIS T. 1980 - *Ictitherium arkesilai* sp. nov. (Hyaenidae, Carnivora) del Terziario superiore di Sahabi (Cirenaica, Libia). *Rivista Italiana di Paleontologia*, 8-(1): 241-253.

- EWER R.F. 1954 - The fossil Carnivores of the Transvaal caves. The Hyaenidae of Kromdraai. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 124 (3): 565-585.
- EWER R.F. 1955a - The fossil Carnivores of the Transvaal caves. The Hyaenidae, other than *Lycyaena*, of Swartkrans and Sterkfontein. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 124 (4): 815-837.
- EWER R.F. 1955b - The fossil Carnivores of the Transvaal caves. The *Lycyaenas* of Sterkfontein and Swartkrans, together with some general considerations of the Transvaal fossil Hyaenids. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 124 (4): 839-857.
- EWER R.F. 1956a - The fossil Carnivores of the Transvaal caves: Felinae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 126 (1): 83-95.
- EWER R.F. 1956b - The fossil Carnivores of the Transvaal caves: Canidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 126 (1): 97-119.
- FEIBEL C.S., HARRIS J.M. & BROWN F.H. 1991 - Palaeoenvironmental context for the late Neogene of the Turkana basin. In HARRIS J.M. (ed.), *Koobi Fora research project, vol.3: the fossil Ungulates: Geology, fossil Artiodactyls and palaeoenvironments*: 321-370. Clarendon Press, Oxford.
- FICCARELLI G. 1984 - The Villafranchian cheetahs from Tuscany and remarks on the dispersal and evolution of the genus *Acinonyx*. *Palaeontographia Italica*, 73: 94-103.
- FICCARELLI G., TORRE D. & TURNER A. 1984 - First evidence for a species of raccoon dog, *Nyctereutes TEMMINCK*, 1838, in South-African plio-pleistocene deposits. *Bolletino della Societa Paleontologica Italiana*, 23 (1): 125-130.
- GALIANO H. & FRAILEY D. 1977 - *Chasmaporthetes kani*, new species from China, with remarks on phylogenetic relationships within the Hyaenidae (Mammalia, Carnivora). *American Museum Novitates*, 2632, 16 p.
- GELDER R.G.VAN 1978 - A review of Canid classification. *American Museum Novitates*, 2646, 10 p.
- GERAADS D. 1980 - Un nouveau Félidé (Fissipeda, Mammalia) du Pléistocène moyen du Maroc: *Lynx thomasi* nov. sp. *Geobios*, 13 (3): 441-444.
- GERAADS D. 1979 - Vertébrés du Miocène supérieur du Djebel Krechem el Artsouma (Tunisie centrale). Comparaisons biostratigraphiques. *Geobios*, 22 (6): 777-801.
- GERAADS D. 1993 - *Kolpochoerus phacochoeroides* (THOMAS, 1884) (Suidae, Mammalia) du Pliocène supérieur de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 26 (6): 731-743.
- GERAADS D. 1995 - Rongeurs et Insectivores (Mammalia) du Pliocène final de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 28 (1): 99-115.
- HALTENORTH T. & DILLER H. 1985 - *Mammifères d'Afrique et de Madagascar*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 397 p.
- HASSE G. 1910 - Les morsures du Pliocène poederlien à Anvers. *Bulletin de la Société belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie*, 23 (1909): 293-322.
- HEMMER H. 1964 - Studien an "*Panthera*" *schaubi* VIRET aus dem Villafranchien von Saint-Vallier (Drôme). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 122 (3): 324-336.
- HENDEY Q.B. 1974 - The late Cenozoic Carnivora of the South-Western Cape Province. *Annals of the South African Museum*, 63, 369 p.
- HENDEY Q.B. 1978a - Late Tertiary Hyaenidae from Langebaanweg, South Africa, and their relevance to the phylogeny of the family. *Annals of the South African Museum*, 76 (7): 265-297.
- HENDEY Q.B. 1978b - Late Tertiary Mustelidae (Mammalia, Carnivora) from Langebaanweg, South Africa. *Annals of the South African Museum*, 76 (10): 329-357.
- HERGE 1958 - *Coke en stock*. Casterman, Tournai. 62 p.
- HOWELL F.C. & PETTER G. 1976 - Carnivora from Omo group formations, Southern Ethiopia. In COPPENS Y., LEAKEY R.E.F. & ISAAC G.LI. (eds), *Earliest man and environments in the lake Rudolf basin*: 314-331.
- HOWELL F.C. & PETTER G. 1980 - Les lignées de *Pachyrocuta* et *Hyaena* (Hyaenidae, espèces plio-pleistocènes et actuelles). Leurs relations avec les Ictithères miocènes: *Palhyaena* et *Hyaenictitherium*. *Geobios*, 13 (4): 579-623.
- KOUFOS G. 1993 - Late Pliocene carnivores from western Macedonia (Greece). *Paläontologische Zeitschrift*, 67 (3-4): 357-376.
- KRETZOI M. & FEJFAR O. 1982 - Viverriden (Carnivora, Mammalia) im europäischen Altpleistozän. *Zeitschrift des geologischen Wissenschaften*, 10 (7): 979-995.
- KURTEN B. 1956 - The status and affinities of *Hyaena sinensis* OWEN and *Hyaena ultima* MATSUMOTO. *American Museum Novitates*, 1764: 1-48.
- KURTEN B. & WERBELIN L. 1988 - A review of the genus *Chasmaporthetes* HAY, 1921 (Carnivora, Hyaenidae). *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 8 (1): 46-66.
- MARTIN R. 1971 - Les affinités de *Nyctereutes megamas-toides* (POMEL) Canidé du gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme, France). *Palaeovertebrata*, 4 (2): 39-58.
- MAZZA P. & RUSTIONI M. 1992 - Morphometric revision of the Eurasian species *Ursus etruscus* CUVIER. *Palaeontographia Italica*, 79: 101-146.
- MICHEL P. 1988 - Un nouveau Mellivorinae (Carnivora, Mustelidae) du Pléistocène de Bouknadel (région de Rabat-Maroc) = *Mellivora carolae* nov. sp. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, II, 306: 935-938.
- MITCHELL E.D. 1961 - A new walrus from the Imperial Pliocene of Southern California: with notes on odo-benid and Otariid humeri. *Los Angeles County Museum Contributions in Science*, 44.
- PEI W.C. 1934 - On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. *Palaeontologia Sinica*, C, 8 (1), 166 p.
- PETTER G. 1963 - Etude de quelques Viverridés (Mammifères, Carnivores) du Pléistocène inférieur du Tanganyika (Afrique orientale). *Bulletin de la Société géologique de France*, 7^{ème} sér., 5: 265-274.
- PETTER G. 1973 - Carnivores pléistocènes du ravin d'Olduvai (Tanzanie). In L.S.B. LEAKEY, R.J.G. SAVAGE & S.C. CORYNDON (eds), *Fossil Vertebrates of Africa*, 3: 43-100.
- PETTER G. 1987 - Small Carnivores (Viverridae, Mustelidae, Canidae) from Laetoli. In M.D. LEAKEY &

- J.M. HARRIS (eds), *Laetoli, a Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon Press, Oxford: 194-234.
- PETTER G. & HOWELL F.C. 1976 - Origine et radiation du genre *Acinonyx* (Carnivora, Felidae) dans les formations pléistocènes d'Afrique, d'Europe et d'Asie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, D, 282: 843-845.
- PETTER G. & HOWELL F.C. 1977 - Diversification des Civettes (Carnivora, Viverridae) dans les gisements pléistocènes de l'Omo. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, D, 284: 283-286.
- PETTER G. & HOWELL F.C. 1985 - Diversité des Carnivores (Mammalia, Carnivora) dans les faunes du Pliocène moyen et supérieur d'Afrique orientale. Indications paléoécologiques. In *L'environnement des Hominiés au Plio-Pléistocène*. Fondation Singer-Polignac, Paris: 133-150.
- PETTER G. & HOWELL F.C. 1987 - *Machairodus africanus* ARAMBOURG, 1970 (Carnivora, Mammalia) du villafranchien d'Ain Brimba, Tunisie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 4e sér., 9: 97-119.
- PETTER G. & HOWELL F.C. 1988 - Nouveau Félidé machairodonte (Mammalia, Carnivora) de la faune pléistocène de l'Afar (Ethiopie): *Homotherium hadarensis* nov. sp. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, II, 306: 731-738.
- PETTER G. & HOWELL F.C. 1989 - Une nouvelle espèce du genre *Crocota* KAUP (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) dans la faune pliocène de Laetoli (Tanzanie): *Crocota dietrichi* nov. sp.; origine du genre. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 308: 1031-1038.
- PETTER G., PICKFORD M. & HOWELL F.C. 1991 - La loutre piscivore du Pliocène de Nyaburogo et de Nkondo (Ouganda, Afrique orientale): *Torolutra ougandensis* nov. gen., nov. sp. (Mammalia, Carnivora). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 2, 312: 949-955.
- QIU ZHIANXIANG 1980 - *Viverra peii*, a new species from the "Cap" travertine of Zhoukoudien. *Vertebrata Palasiatica*, 18 (4): 304-313.
- QIU ZHIANXIANG 1987 - Die Hyaeniden aus dem Ruscium und Villafranchium Chinas. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, 9, 110 p.
- RANDALL R.M. 1981 - Fossil Hyaenidae from the Makapansgat limeworks deposits, South Africa. *Palaeontologia Africana*, 24: 75-85.
- RAYNAL J.-P., TEXIER J.-P., GERAADS D. & SBIHI-ALAOUÏ F.Z. 1990 - Un nouveau gisement paléontologique plio-pléistocène en Afrique du Nord: Ahl al Oughlam (ancienne carrière Déprez) à Casablanca (Maroc). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, II, 310: 315-320.
- RAYNAL J.-P., GERAADS D., MAGOGA L., EL HAJRAOUI A., TEXIER J.-P., LEFÈVRE D., & SBIHI-ALAOUÏ F.Z. 1993 - La grotte des Rhinocéros (carrière Oulad Hamida 1, anciennement Thomas III, Casablanca), nouveau site acheuléen du Maroc atlantique. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, II, 316: 1477-1483.
- REPENNING C.A. & TEDFORD R. 1977 - Otarioid seals of the Neogene. *US Geological Survey, Professional Paper*, 992: 1-93.
- RUTTEN L. 1907 - On fossil Trichechids from Zealand and Belgium. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 10: 2-14
- SCHAUB S. 1939 - Was ist *Felis elata* BRAVARD ? *Eclogae geologicae Helvetiae*, 32: 187-193.
- SORIA D. & AGUIRRE E. 1976 - El Cánido de Layna: revisión de los Nyctereutes fósiles, 5: 83-116.
- SORIA D. & MORALES J. 1976 - Hallazgo de un Ursido en el yacimiento de Layna (Soria). *Trabajos sobre Neogeno Cuaternario*, 5: 129-140.
- SOTNIKOVA M.V. 1978. - Nouvelles dents de Mammifères carnivores du Pliocène supérieur et du Pléistocène inférieur du Nord-Est de l'URSS. *Bulleten Comissii po Izoutcheniou Tchertvertitchiogo Perioda*, 48: 22-30.
- SOTNIKOVA M.V. 1994 - Le genre *Chasmaporthetes* HAY, 1921 du Pliocène de Russie, d'Ukraine, de Mongolie et du Tadjikistan. In L.P. TATARINOV (ed.), *Paleotheriologie*. Nauka, Moscou [en russe].
- STROMER E. 1913 - Mitteilungen über Wirbeltierreste aus den Mittelpliocän des Natrontales (Ägypten). 2: Raubtiere. *Zeitschrift der deutschen geologische Gesellschaft*, A, 65: 362-372.
- STROMER E. 1920 - Mitteilungen über Wirbeltierreste aus den Mittelpliocän des Natrontales (Ägypten). 6: Nachtrag zu 2: Raubtiere. *Sitzungsberichte der bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*: 361-370.
- STROMER E. 1931 - Reste Süßwasser und Land bewohnender Wirbeltiere aus den Diamantfeldern Klein-Namaqualandes (Südwestafrika). *Sitzungsberichte der bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*: 17-47.
- TEDFORD R.H. & QIU ZHIANXIANG 1991 - Pliocene *Nyctereutes* (Carnivora: Canidae) from Yushe, Shanwi, with comments on Chinese fossil racoon-dogs. *Vertebrata Palasiatica*, 29 (3): 176-189.
- TEILHARD DE CHARDIN P. & PIVETEAU J. 1930 - Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, 19, 134 p.
- THENIUS E. 1948 - Fischotter und Bisamspitzmaus aus dem Altquartär von Hundsheim in Niederösterreich. *Sitzungsberichten der Öster. Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*, Abt. 1, 157 (6-10): 187-202.
- TOEREN M.J. 1952 - The fossil Hyaenas of the Makapansgat valley. *South African Journal of Science*, 48 (9): 293-300.
- TURNER A. 1983 - Biogeography of Miocene-Recent larger carnivores in Africa. *SASQUA International Symposium*, 1983: 499-506.
- TURNER A. 1984a - *Panthera crassidens* BROOM, 1948. The cat that never was ? *South African Journal of Science*, 80: 227-233.
- TURNER A. 1984b - The interpretation of variation in fossil specimens of spotted hyaena (*Crocota crocota* ERXLEBEN, 1777) from Sterkfontein valley sites (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 33 (27): 399-418.
- TURNER A. 1986 - Miscellaneous carnivore remains from Plio-Pleistocene deposits in the Sterkfontein valley (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (8): 203-226.

- TURNER A. 1987 - New fossil carnivore remains from the Sterkfontein hominid site (Mammalia: Carnivora). *Annals of the Transvaal Museum*, 34 (15): 319-347.
- TURNER A. 1990a - Late Neogene / lower Pleistocene Felidae of Africa: evolution and dispersal. *Quartärpaläontologie*, 8: 247-256.
- TURNER A. 1990b - The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa. *Geobios*, 23 (3): 349-368.
- VALKENBURG B. VAN, 1989 - Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. P. 410-435. In J.L. GITTLEMAN (ed.): *Carnivore behavior, ecology and evolution*, Cornell University Press, Ithaca.
- VALKENBURG B. VAN, GRADY F. & KURTEN B. 1990 - The Plio-Pleistocene cheetah-like cat *Miracinonyx inexpectatus* of North America. *Journal of Vertebrate Palaeontology*, 10 (4): 434-454.
- VANGENGEIM E.A., SOTNIKOVA M.V. & ALEXEEVA L.I. 1988 - [Biostratigraphie du Pliocène supérieur et du Pléistocène inférieur du Tadjikistan]. *Nauka*: 128 p. (en russe).
- VILLALTA COMELLA J.T. de 1952 - Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del Plioceno de Villaroya (Logroño). *Boletín del Instituto geológico y minero*, 54, 201 p.
- VIRET J. 1954 - Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 4, 200 p.
- WERDELIN L. 1983 - Morphological patterns in the skulls of cats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 19: 375-391.
- WERDELIN L. 1988 - Studies of fossil hyaenas: the genera *Thalassictis* Gervais ex Nordmann, *Palhyaena* Gervais, *Hyaenictitherium* Kretzoi, *Lycyaena* Hensel and *Palinhyaena* Qsiu, Huang & Guo. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 92: 311-265.
- WERDELIN L. & SOLOUNIAS N. 1991 - The Hyaenidae: taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata*, 30, 104 p.
- WERDELIN L., TURNER A. & SOLOUNIAS N. 1994 - Studies of fossil Hyaenids: the genera *Hyaenictis* Gaudry and *Chasmaporthetes* Hay, with a reconsideration of the Hyaenidae of Langebaanweg, South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 111: 197-217.
- WESSELMAN H.B. 1984 - The Omo micromammals. Systematics and palaeoecology of early man sites from Ethiopia. In Hecht M.K. & Szalay F.Z. (eds.), *Contributions to Vertebrate evolution*, New York.
- WILLEMSEN G.F. 1992 - A revision of the Pliocene and Quaternary Lutrinae from Europe. *Scripta Geologica*, 101, 115 p.
- ZDANSKY O. 1924 - Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Palaeontologia Sinica*, C, 2 (1), 149 p.

D. GERAADS

Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés
et Paléontologie Humaine
Université Paris VI
case 106, 4 pl. Jussieu
F-75252 Paris Cedex 05
et
UMR 152 du CNRS
Musée de l'Homme
Place du Trocadéro
F-75116 Paris