

RONGEURS DU MIO-PLIOCÈNE DE LISSASFA (CASABLANCA, MAROC)

DENIS GERAADS

GERAADS D. 1998. Rongeurs du Mio-Pliocène de Lissasfa (Casablanca, Maroc). [Mio-Pliocene rodents from Lissasfa (Casablanca, Maroc)]. *GEObIOS*, **31**, 2: 229-245. Villeurbanne, le 30.04.1998.

Manuscrit déposé le 10.09.1996; accepté définitivement le 18.12.1996.

ABSTRACT - The new site of Lissasfa near Casablanca (Morocco) has yielded a rich rodent fauna, which includes: a new species of *Paraethomys* close to the Spanish ones; a *Mus* which could be the earliest in North-Africa; a new species of *Ruscinomys*, with little reduced third molars; a rare *Myocricetodon* similar to late Miocene Spanish forms; a new species of *Protatera*, also reminding of the Spanish Mio-Pliocene forms, but with a quite peculiar M1; a second gerbillid species, rare, which compares favourably with a poorly known form from the early Pliocene of Tunisia; *Irhoudia* sp.; *Atlantoxerus* sp., and the rare *Lophiomys*. This association is rather different from other faunas of similar age in North Africa, and this is a drawback against precise dating, but Lissasfa is most unlikely to be younger than the early Pliocene, thus demonstrating that the "Quaternary" sequence in Casablanca is much longer than previously believed.

KEY-WORDS: RODENTIA, MAMMALIA, MIO-PLIOCENE, MOROCCO, BIOCHRONOLOGY.

RÉSUMÉ - Le nouveau gisement de Lissasfa près de Casablanca (Maroc) a livré une abondante faune de rongeurs qui comprend: une nouvelle espèce de *Paraethomys* voisine des formes espagnoles; un *Mus* qui pourrait être le plus ancien d'Afrique du Nord; une nouvelle espèce de *Ruscinomys*, à troisièmes molaires très peu réduites; un *Myocricetodon* semblable à des formes du Miocène terminal d'Espagne; une nouvelle espèce de *Protatera*, qui rappelle aussi celles du Mio-Pliocène d'Espagne, mais avec une M1 très particulière; une deuxième espèce de gerbillidé, rare, rapprochée d'une forme mal connue du Pliocène inférieur de Tunisie; *Irhoudia* sp.; *Atlantoxerus* sp., et le rare *Lophiomys*. Cette association est assez originale par rapport aux autres faunes d'âge voisin du Maghreb, ce qui est évidemment un obstacle à une datation précise, mais un âge plus récent que la base du Pliocène est très peu vraisemblable, et le site de Lissasfa démontre que la séquence "Quaternaire" de Casablanca est beaucoup plus longue qu'on ne le pensait jusqu'ici.

MOTS-CLÉS: RODENTIA, MAMMALIA, MIO-PLIOCÈNE, MAROC, BIOCHRONOLOGIE.

INTRODUCTION

Le gisement de Lissasfa (LSF), situé dans la banlieue sud de Casablanca, à 12 km du rivage actuel, a été découvert en 1995 par D. Lefèvre et J.-P. Raynal dans le cadre du Programme "Casablanca" de l'Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine (INSAP) à Rabat. Comme beaucoup de gisements de cette région, il s'agit d'un remplissage de poche creusée dans un grès dunaire (qui contient lui-même quelques restes de vertébrés terrestres, encore insuffisants pour permettre de le dater avec précision), dans une carrière en exploitation. Les grands mammifères y sont rares (canidé indét., rhinocérotidé indét., *Gazella* sp.,

soricidé indét.), mais les rongeurs extrêmement abondants (environ 2 000 dents pour quelques dizaines de kg de sédiment traité). Cette faune, la plus riche connue en Afrique du Nord pour cette période, permet, malgré son originalité, de préciser l'âge de la base des formations littorales de Casablanca.

La terminologie dentaire est celle utilisée par Coiffait-Martin (1991). Les dents supérieures sont en capitales, les inférieures en minuscules. Après étude, le matériel sera conservé dans les collections de l'INSAP, Rabat.

ETUDE SYSTEMATIQUE

Famille MURIDAE Gray, 1821

Genre *Paraethomys* PETTER, 1968

Espèce-type - *P. filfilae* PETTER, 1968

Paraethomys lissasfensis nov. sp.
Fig. 12.1-3

Holotype - Maxillaire avec M1-M2; n° LSF-1, conservé à l'INSAP, Rabat.

Paratypes - nombreux fragments de maxillaires et de mandibules, plus de 800 dents isolées (v. dimensions, Fig.1-3).

Derivatio nominis - De Lissasfa, gisement-type.

Diagnose - *Paraethomys* d'assez petite taille. M1 avec éperon postérieur sur t3, liaison t6-t8 constante à la base, t9 et cP constants. M2 sans t9 ni cP, M3 avec liaison t4-t8. m1-m2 avec légère ébauche de crête longitudinale, m1 sans tma, mais avec tubercules cingulaires labiaux bien développés.

Description - M1: t1 est le plus souvent isolé de

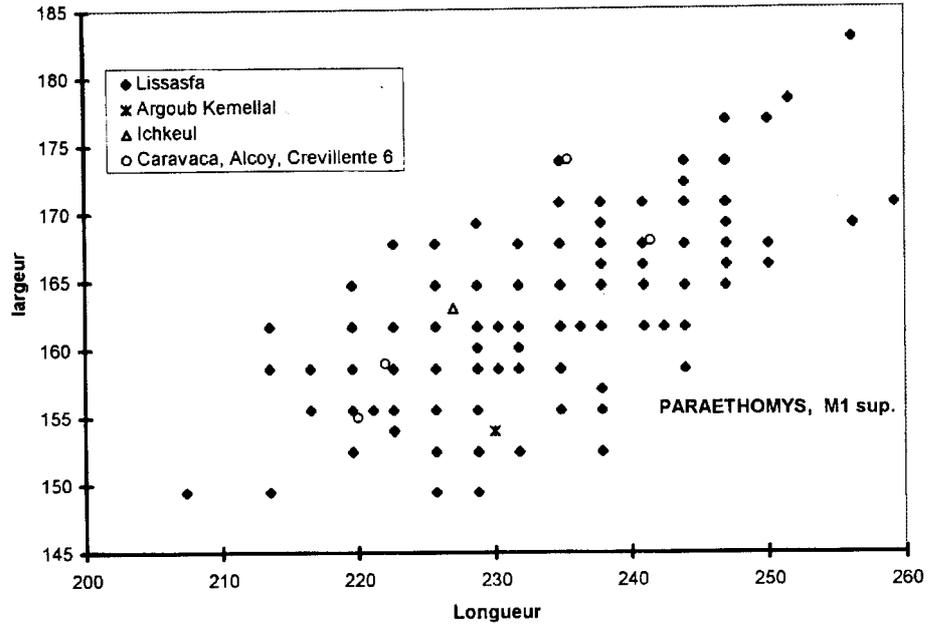


FIGURE 1 - Graphique Longueur x largeur des M1 supérieures de *Paraethomys*. Length x width plot of *Paraethomys* upper M1.

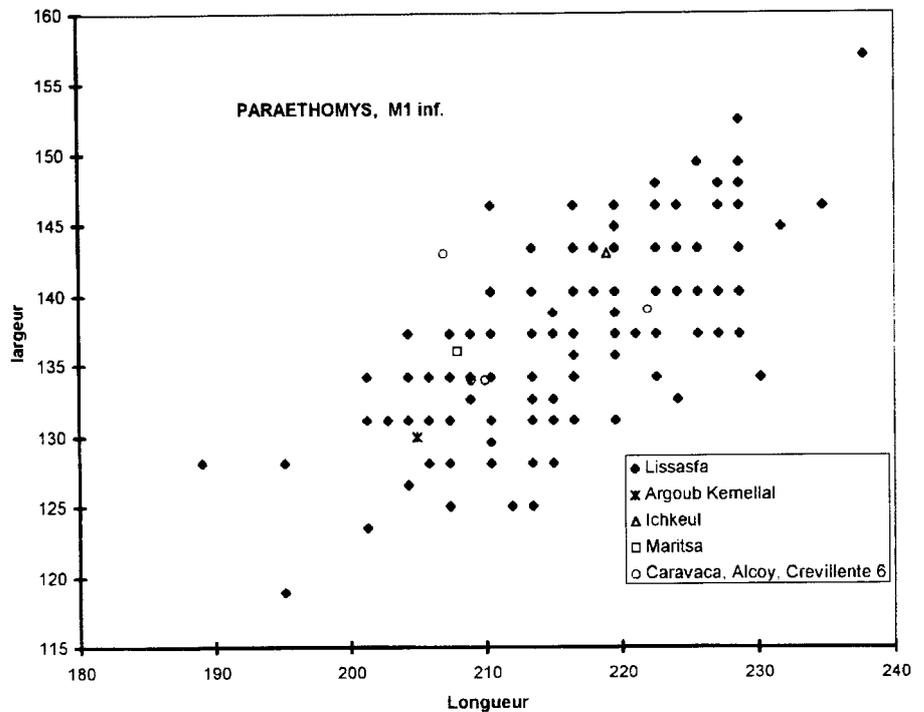


FIGURE 2 - Graphique Longueur x largeur des m1 inférieures de *Paraethomys*. Length x width plot of *Paraethomys* lower m1.

	LONGUEUR					LARGEUR				
	N	mini	maxi	moyenne	S	N	mini	maxi	moyenne	S
M1	145	2,07	2,59	2,35 ± 0,02	0,10	147	1,49	1,83	1,63 ± 0,01	0,06
M2	122	1,43	1,89	1,69 ± 0,02	0,09	119	1,40	1,68	1,57 ± 0,01	0,06
M3	108	1,07	1,43	1,24 ± 0,02	0,08	103	1,01	1,37	1,14 ± 0,01	0,06
m1	215	1,89	2,36	2,17 ± 0,01	0,08	207	1,19	1,57	1,37 ± 0,01	0,06
m2	139	1,27	1,74	1,55 ± 0,01	0,08	137	1,28	1,57	1,44 ± 0,01	0,06
m3	125	1,07	1,46	1,32 ± 0,01	0,07	127	1,13	1,37	1,23 ± 0,01	0,05

FIGURE 3 - Mensurations dentaires de *Paraethomys lissasfensis* nov. sp. Dental measurements of *Paraethomys lissasfensis* nov. sp.

t5, mais ces tubercules peuvent être réunis par une crête basse. Le décalage entre t1 et t3 est variable, mais parfois fort, même sur les dents peu usées (différence avec l'espèce décrite par Coiffait-Martin 1991 du Miocène terminal de Argoub Kemellal en Algérie). La vallée entre t2 et t3 est toujours profonde (différence avec *P. meini* d'Europe) et toujours dépourvue de tubercule cingulaire accessoire. Le t3 possède toujours un épéron postérieur, souvent lié à la base du t6. Le cingulum postérieur et le t9 sont constants. La liaison t6-t9 est également constante, et l'ensemble t4-t5-t6-t9-cP-t8 forme une crête continue, qui se ferme par une crête t4-t8 plus basse. Il existe une faible ébauche de quatrième racine.

M2: Le t1, beaucoup plus gros que le t3, peut être simple ou posséder une faible crête dirigée vers le t5. Le cP est toujours absent, et le t9 n'est que très rarement présent sous forme d'un faible renflement de la crête entre t6 et t8.

M3: Il n'y a pas de t3. Le t8 est relié plus précocement au t4 qu'au t6.

m1: Le cingulum antérieur n'est que très rarement présent sous forme d'une légère ébauche. Le cingulum labial, en revanche, est toujours bien développé; c1 et c3 sont toujours présents; c1 est souvent isolé de tA sur les dents peu usées. Le c4 est généralement présent sous forme d'un épaissement de la crête descendant du tE, mais il n'est pas rare qu'il s'individualise. La crête longitudinale est peu développée, et n'apparaît qu'en fin d'usure. Il existe toujours une très faible ébauche de troisième racine.

m2: Le c1 est variable, mais toujours présent, et le plus souvent bien développé. Il existe souvent une ébauche de crête longitudinale.

m3: Le tE est généralement absent ou limité à une faible ébauche. Il n'y a pas de liaison longitudinale.

Comparaisons - Plusieurs espèces de *Paraethomys* ont été décrites du Miocène terminal au Pléistocène en Afrique du Nord, mais les caractères et les dimensions de la forme de Lissasfa ne correspondent exactement à aucune d'entre elles. Pour les espèces d'âge présumé et de

dimensions voisins, *P. lissasfensis* nov. sp. se distingue de l'espèce décrite par Coiffait-Martin (1991) à Athmenia 1 par de nombreux caractères, dont l'absence de t9 sur M2, caractère qui suffit à distinguer radicalement les deux formes. *P. lissasfensis* nov. sp. semble plus proche de celle que le même auteur a décrite du Miocène supérieur d'Argoub Kemellal, mais il s'en distingue par:

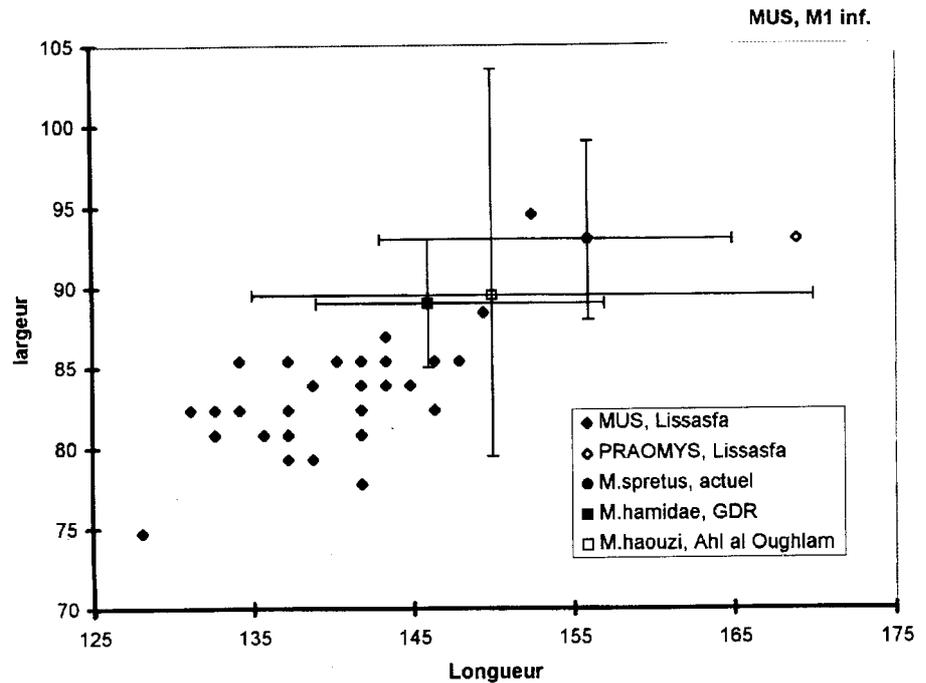
- la présence d'une ébauche de quatrième racine sur M1;
- l'ébauche de liaison entre t1 et t5 sur M1;
- le plus fort décalage entre t1 et t3, en moyenne, sur M1;
- la présence constante d'une liaison entre t4 et t8 sur M3;
- l'absence de tma sur m1.

Certains de ces caractères distinguent aussi *P. lissasfensis* de l'espèce du lac Ichkeul en Tunisie que Jaeger (1971a) avait décrite sous le nom de *P. anomalus* mais que Coiffait-Martin (1991) rapproche de celle d'Argoub Kemellal, et il s'y en ajoute d'autres, comme l'absence, à Ichkeul, de c3 sur m1, d'épéron postérieur sur le t3 de M1, et la présence non rare de t9 à la M2.

P. lissasfensis nov.sp. semble en revanche plus voisin, tant par ses dimensions que par sa morphologie, d'un groupe de populations plus nordiques, rapportées à *Paraethomys* sp. ou à *P. anomalus* DE BRUIJN, DAWSON & MEIN, connues à Maritsa dans le Pliocène inférieur de Rhodes, ainsi qu'à Caravaca et Alcoy dans le Mio-Pliocène d'Espagne (De Bruijn, Dawson & Mein 1970; De Bruijn 1974; Brandy 1979; Coiffait-Martin 1991) dont la première caractéristique est l'absence de t9 à la M2. La population de Maritsa diffère de celle de Lissasfa par l'absence de connection entre t4 et t8 à la M1, mais une crête basse existe en revanche à Caravaca (Brandy 1979). De même, c3 est absent sur les m1 de Maritsa, mais présent à Caravaca.

Il est peu probable que toutes ces populations méritent d'être distinguées spécifiquement, mais comme la population de Lissasfa présente le plus d'affinités avec celle de Caravaca, qui n'a jamais été nommée, il est préférable de proposer un nouveau nom spécifique pour la forme marocaine. Quoi

FIGURE 4 - Graphique Longueur x largeur des m1 inférieures de *Mus*. Length x width plot of *Mus* lower m1.



LONGUEUR						LARGEUR				
	N	mini	maxi	moyenne	S	N	mini	maxi	moyenne	S
M1	40	1,56	1,97	1,72 ± 0,03	0,09	40	0,91	1,16	1,03 ± 0,02	0,05
M2	20	0,98	1,16	1,06 ± 0,02	0,04	17	0,82	0,95	0,89 ± 0,02	0,04
M3	8	0,41	0,58	0,53 ± 0,04	0,05	8	0,59	0,69	0,63 ± 0,02	0,03
m1	41	1,28	1,52	1,40 ± 0,02	0,05	39	0,75	0,96	0,83 ± 0,01	0,03
m2	36	0,88	1,02	0,96 ± 0,01	0,03	30	0,76	0,88	0,81 ± 0,01	0,03
m3	14	0,58	0,67	0,63 ± 0,01	0,03	13	0,55	0,61	0,59 ± 0,01	0,02

FIGURE 5 - Mensurations dentaires de *Mus ique* nov. sp. Dental measurements of *Mus ique* nov. sp.

qu'il en soit d'une possible identité avec une forme espagnole, il n'est pas douteux que *P. lissasfensis* nov. sp. ressemble plus aux formes espagnoles qu'aux espèces nord-africaines contemporaines.

Genre *Mus* L.

Espèce-type - *M. musculus* L.

Mus ique nov. sp.
Fig. 12.4-8

Holotype - Mandibule avec m1-m2, n° LSF-2; conservée à l'INSAP, Rabat.

Paratypes - Environ 150 dents isolées.

Derivatio nominis - l'espèce est ainsi nommée en raison de ses caractères avancés pour son âge géologique (en avant la *Mus ique*).

Diagnose - *Mus* de très petite taille. M1 à tubercules simples, prélobe assez long, sans cingulum; M3 plus large que longue; m1 à prélobe modérément asymétrique, c3 très réduit; m2 à deux racines.

Description et comparaisons - M1: le prélobe est nettement plus long que chez *M. haouzi* du

Plio-Pléistocène du Maghreb (Jaeger 1975; Aneur 1988; Geraads 1995), mais moins que chez *M. musculus*. Il n'y a pas de cingulum antérieur, à la différence de *M. elegans* SEN du Pliocène d'Afghanistan. Le t3 est à peine en retrait du t2; les tubercules externes sont plus réduits que chez *M. petteri* JAEGER, 1976 du Pléistocène inférieur d'Ouldouai, et les crêtes longitudinales sont très réduites ou absentes sur tous les tubercules.

M2: cette dent diffère peu, par exemple, de celle de *M. elegans*. Le t3 est petit, et le t9 plus petit que sur M1.

M3: il existe une racine interne et deux racines externes fusionnées. La dent est très raccourcie. Son contour est à peu près triangulaire, le côté le plus court étant postéro-externe. La morphologie de cette dent est donc beaucoup plus dérivée que chez *M. haouzi*, qui succède à *M. ique* nov. sp. dans la même région.

m1: le prélobe est nettement asymétrique, mais moins que chez *M. musculus*. Les 4 tubercules antérieurs se réunissent en un même point, à la différence de *M. elegans* et de *M. hamidae*

GERAADS, du Pléistocène moyen du Maroc. Il n'y a pas de tma, et le cingulum labial se réduit en général à un faible c1.

m2 et m3 sont dépourvues de cingulum; m2 ne possède que deux racines, comme il est habituel chez *Mus*, mais à la différence de *M. hamidae* et de quelques autres espèces actuelles et fossiles, où cette dent en possède trois (Pocock 1987).

La très petite taille de cette nouvelle espèce (dimensions: Fig. 4-5) la distingue des formes plus récentes du Maghreb (je n'ai malheureusement pas pu la comparer au *Mus* du lac Ichkeul), mais se retrouve en revanche dans le Pliocène de Hadar en Ethiopie d'où Sabatier (1979) a décrit quelques dents. Plus inattendus, compte tenu de l'âge du gisement, sont les traits évolués de la dentition supérieure (prélobe de M1 allongé, et surtout compression antéro-postérieure de M3, bien plus marquée que chez *M. haouzi*), qui suffisent à écarter *Mus ique* nov.sp. de l'ascendance des formes nord-africaines plus récentes.

Genre *Praomys* THOMAS, 1915

Praomys sp.

Matériel - une M1 (Fig. 6a), une m1, quelques M2 (Fig. 6b) et m2.

Description et comparaisons - Dans l'ensemble, les dimensions de ces dents sont intermédiaires entre celles de *Mastomys minor* JAEGER, 1976, d'Olduvai bed I et de l'Omo B (Sabatier 1979), et celles de *M. cinereus* DENYS, 1987, de Laetoli.

M1 (2,10 x 1,34): c'est une dent très peu usée, mais fortement digérée. Le t1 est étiré vers l'arrière et bien comprimé; son apex est situé au même niveau que celui du t3; ce dernier est de taille réduite et séparé du t2, qui porte un cingulum antérieur, par un synclinal peu profond. Le t6 est nettement plus gros que le t3 et séparé par une profonde vallée du t5. Le t4 porte une crête postérieure qui rejoint la base du t8; celui-ci est situé au même niveau qu'un fort t9. Il n'y a pas de cingulum postérieur.

M2 (largeurs: de 1,13 à 1,17): le t1 est beaucoup plus gros que le t3, qui est pourtant toujours présent. Le t4 est situé au même niveau que le t6, mais porte une crête postérieure plus nette. Le t9 est petit.

m1 (1,69 X 0,93): cette dent incomplète (le tE manque) est assez petite et étroite. Les cingulums c1 et Z sont forts, et les chevrons plus fermés que chez *M. minor*; son rattachement à *Praomys* est incertain.

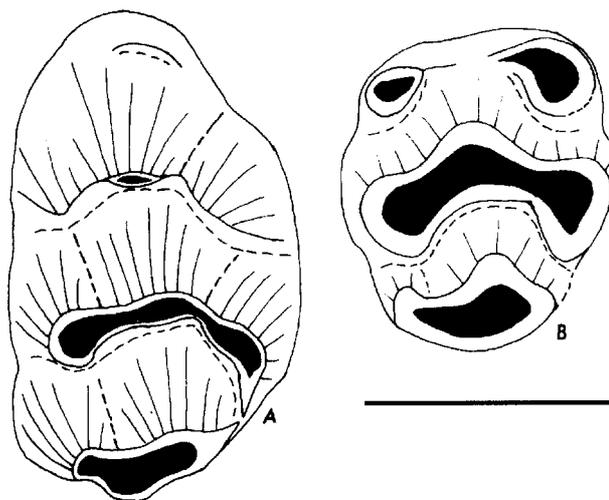


FIGURE 6 - *Praomys* sp., Lissasfa; A: M1 droite; B: M2 droite. Echelle = 1 mm. A: right M1; B: right M2. Scale = 1 mm.

m2 (1,40 X 1,17 et 1,34 X 1,16): le tE petit, lié au tC, se prolonge par un bourrelet postérieur. Le c1 est fort.

Cette espèce semble pouvoir être rattachée au groupe de *Praomys*, connu à partir de la fin du Pliocène au Maghreb, mais plus antérieurement en Afrique orientale (Sabatier 1979; Denys 1987) et australe (Pocock 1987). Au Mio-Pliocène, la diversification de ce groupe, très imparfaitement élucidée aujourd'hui, n'était encore qu'ébauchée, et ces quelques dents ne peuvent guère être rattachées à l'une ou l'autre de ses branches. Elles contribuent en tout cas à combler, en Afrique du Nord, la lacune existant entre les derniers *Progonomys* (s'il s'agit bien de ce genre) de Sahabi (Munthe 1987) et les *Praomys* du Plio-Pléistocène.

Famille CRICETIDAE Rochebrune, 1883

Genre *Lophiomys* MILNE-EDWARDS, 1877

Espèce-type - *Lophiomys imhausi* MILNE-EDWARDS, 1877.

Lophiomys maroccanus AGUILAR & MICHAUX, 1990

Matériel - 1 M1 (Fig. 7a), 1 M3 incomplète, 2 m1, 1 m2 (Fig. 7b).

Description - La M1 (5,67 x 3,68), peu usée, possède un antérocône fissuré mais sans disjonction des deux tubercules; il existe un faible postéroloph, et une très faible ébauche de mésolophe. Une M3 incomplète (longueur: 2,90) semble relativement grande mais le fait qu'elle ait certainement appartenu à un individu différent des autres dents interdit d'apprécier ses dimensions relatives. Sur m1 (5,16 x 3,22 et 5,35 x 3,45), le

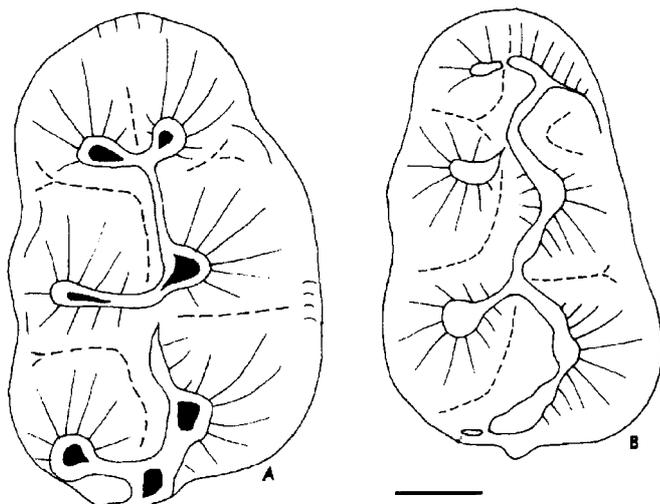


FIGURE 7 - *Lophiomys maroccanus*, Lissasfa; A: M1 droite; B: m1 droite. Echelle = 1 mm. A: right M1; B: right m1. Scale = 1 mm.

métaconide est relié par une faible crête à la crête longitudinale. Les tubercules cingulaires labiaux et l'antérolophide de m2 (3,80 x 3,55) sont réduits.

Comparaisons - Les Lophiomyinae, aujourd'hui restreints à une espèce d'Afrique Orientale, sont connus par quelques espèces fossiles de Méditerranée occidentale, toujours très rares dans chaque gisement. Ce sont:

- *Protolophiomys ibericus* AGUILAR & THALER, 1987, du Miocène supérieur de Salobreña (Espagne). La M1 n'a qu'un faible postérolophe; la M2 possède une ébauche de double liaison entre hypocône et métacône, et surtout, la partie postérieure de la série dentaire est réduite par rapport à l'antérieure (M2 plus étroite en arrière qu'en avant, M3 petite).

- *Lophiomys maroccanus* AGUILAR & MICHAUX, 1990, du Pliocène de Khémis (Maroc). Cette espèce possède un postérolophe sur M1 mais pas de double liaison sur M2. La M3, bien qu'incomplète sur le type, était certainement plus grande qu'à Salobreña, et la M2 est aussi large en arrière qu'en avant.

Ces deux espèces sont à peu près de la taille de celle de Lissasfa, mais les espèces du Pliocène d'Algérie décrites par Ameur (1988) à Amama 3 et par Coiffait-Martin (1991) à Athmenia sont plus petites (et peut-être identiques entre elles).

Hormis la taille, les différences dentaires entre tous ces taxons ne sont pas considérables. Le matériel de Lissasfa, où fait surtout défaut la M2, dent qui semble la plus caractéristique, est cependant si proche du type de *L. maroccanus* qu'on peut sans risque le rattacher à la même espèce. Il ne contribue guère à élucider la phylogénie de ce groupe, dont l'histoire biogéographique est remarquable: au Miocène supérieur il n'est connu qu'en Espagne, du Mio-Pliocène au Pliocène terminal il n'est connu qu'au Maghreb, ce qui suggérerait

plutôt une migration d'Espagne, avec traversée de Gibraltar au Miocène terminal, puis migration en Afrique Orientale (et en Israël) et extinction en Afrique du Nord au cours du Pléistocène. Néanmoins, le fait que la denture postérieure du *Lophiomys* espagnol soit plus réduite que celle de la forme marocaine montre que la phylogénie du genre est sans doute plus complexe.

Genre *Ruscinomys* DEPERET, 1890

Espèce-type - *Ruscinomys europaeus* DEPERET, 1890.

Ruscinomys africanus nov. sp.

Fig. 13.1-7

= ? Cricétidé indet. Cf *Ruscinomys*: Jaeger 1971.

= ? *Ruscinomys* cf *lasallei*, Coiffait-Martin 1991: 73.

Holotype - fragment de maxillaire avec M1 et M2; n° LSF-3, conservé à l'INSAP, Rabat.

Paratypes - Quelques fragments de maxillaires et de mandibules, environ 150 dents isolées.

Derivatio nominis - D'Afrique où aucune espèce de ce genre n'avait encore été nommée.

Diagnose - *Ruscinomys* de la taille de *Ruscinomys schaubi*. Dents modérément hypsodontes. M1 avec un fort éperon lingual sur l'antérocone. Fermeture du mésosinus sur M1 et M2 tardive. M3 peu réduite, avec deuxième lobe grand, possédant encore un mésosinus sur les dents peu usées. m1 avec antéroconide bien individualisé. m3 aussi longue que m2.

Cette forme n'avait encore été signalée en Afrique du Nord, sous le nom de *Ruscinomys*, qu'au lac

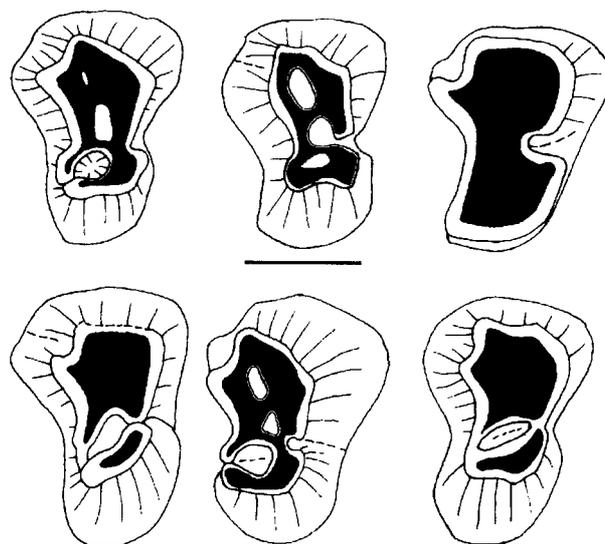


FIGURE 8 - *Ruscinomys africanus* nov. sp., Lissasfa. Six M3, représentées comme droites. Echelle = 1 mm. Six M3, shown as if from the right side. Scale = 1 mm.

FIGURE 9 - Graphique Longueur x largeur des molaires supérieures de *Ruscinomys*. Valeurs individuelles à Lissasfa, moyennes des M1, M2 et M3 pour les autres gisements. *Length x width plot of Ruscinomys upper molars. Individual measurements for Lissasfa, mean values of M1, M2 and M3 for the other sites.*

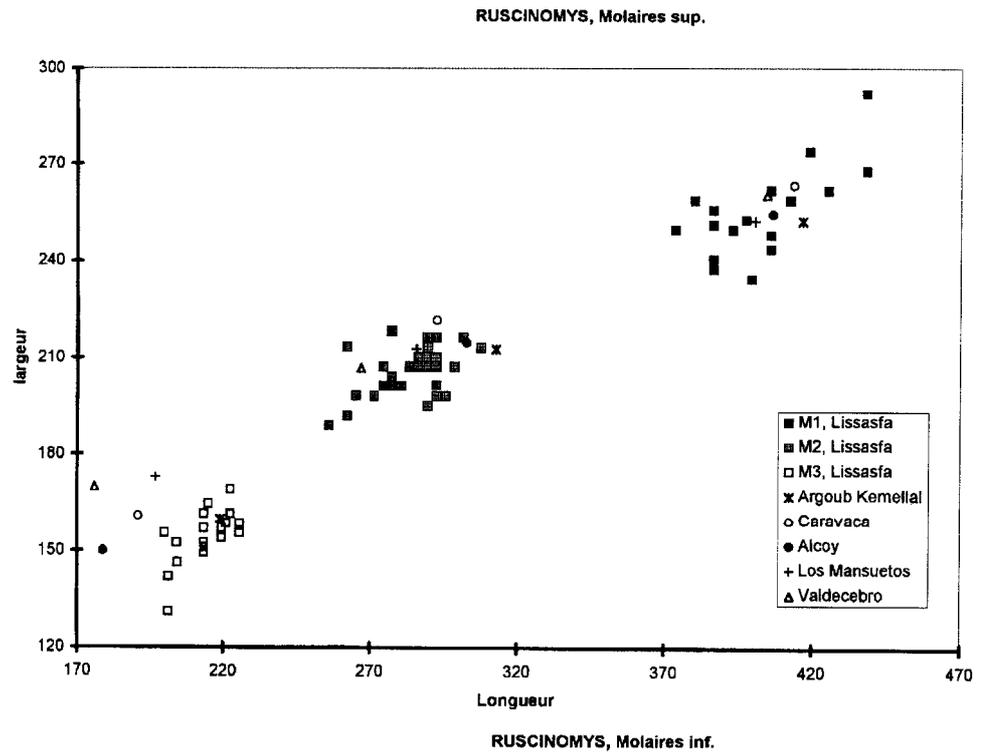
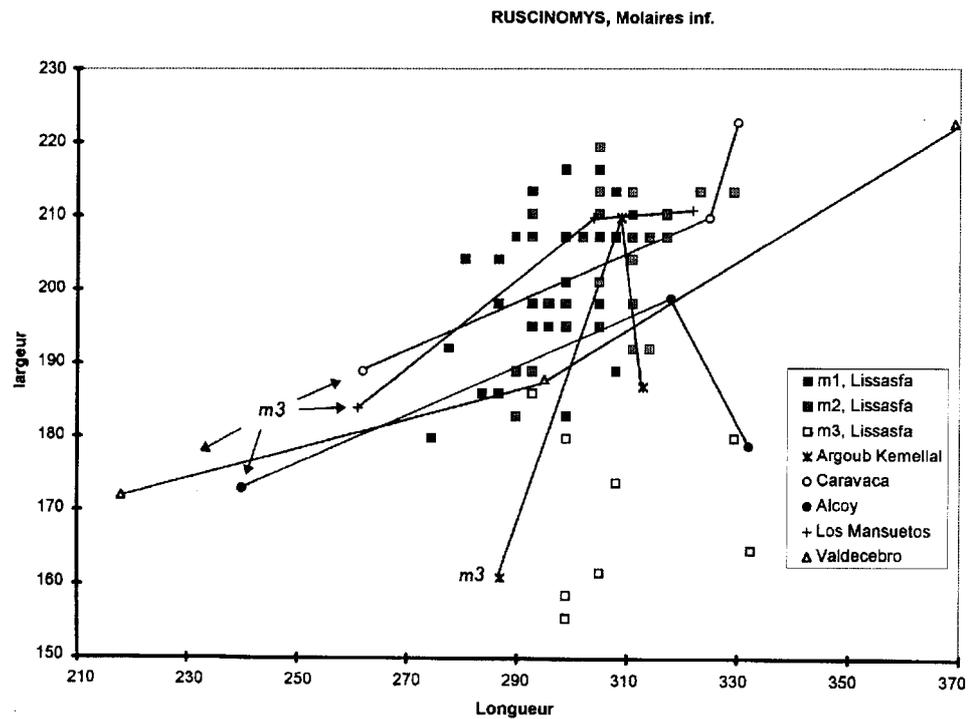


FIGURE 10 - Graphique Longueur x largeur des molaires inférieures de *Ruscinomys*. Valeurs individuelles à Lissasfa, moyennes des M1, M2 et M3 reliées par un trait pour les autres gisements. *Length x width plot of Ruscinomys lower molars. Individual measurements for Lissasfa, mean values of M1, M2 and M3 connected by a line for the other sites.*



Ichkeul (Jaeger 1971a), dans les calcaires du Saïs (Jaeger 1975) et dans le Turolien supérieur d'Argoub Kemellal 1 (Coiffait-Martin 1991).

Description - M1: L'antérocône est divisé par un sillon qui atteint la base de la couronne mais ne se prolonge pas sur la racine, à la différence de *R.*

europaeus. Dans 3 cas sur 15, il est parcouru par une petite arête supplémentaire, semblable à celle mentionnée par Coiffait-Martin (1991) à Argoub Kemellal. De plus, il existe toujours sur la face interne, un fort éperon dirigé lingualemment. Le mésosinus se ferme assez tard sur la face labiale,

	LONGUEUR					LARGEUR				
	N	mini	maxi	moyenne	S	N	mini	maxi	moyenne	S
M1	18	3,74	4,39	4,02 ± 0,08	0,18	21	2,35	2,93	2,57 ± 0,05	0,13
M2	30	2,56	3,08	2,84 ± 0,04	0,12	29	1,89	2,19	2,06 ± 0,03	0,08
M3	19	2,00	2,26	2,14 ± 0,04	0,08	21	1,31	1,69	1,54 ± 0,04	0,08
m1	31	2,74	3,11	2,97 ± 0,04	0,10	31	1,80	2,17	2,00 ± 0,04	0,10
m2	27	2,90	3,23	3,06 ± 0,04	0,10	25	1,83	2,20	2,03 ± 0,04	0,09
m3	9	2,93	3,32	3,10 ± 0,10	0,15	10	1,56	1,86	1,72 ± 0,06	0,10

FIGURE 11 - Mensurations dentaires de *Ruscinomys africanus* nov. sp. Dental measurements of *Ruscinomys africanus* nov. sp.

à peu près en même temps que l'antérosinus. L'hypsodontie est assez forte, mais moins que dans les formes pliocènes de *Ruscinomys*, ou que chez *R. lasallei* d'Alcoy (Adrover 1969): en vue latérale, les piliers sont rectilignes, comme à Argoub Kemellal (Coiffait-Martin 1991), et non incurvés. Cette dent possède 5 racines.

M2: Elle offre peu de caractères distinctifs; à la différence du genre *Byzantinia* DE BRULIN de Méditerranée orientale, l'antérophe n'est pas étendu transversalement. Le profil du bord distal, qui distingue selon Coiffait-Martin (1991) les formes d'Alcoy et de Caravaca, est ici quelque peu variable (parfois rectiligne, parfois un peu incurvé). Comme sur M1, il n'y a aucune ébauche de métasinus, ce qui distingue ces dents de celles des genres plus anciens du Maghreb, comme *Zramys* JAEGER. 4 racines.

M3. Cette dent se compose de deux lobes, dont le deuxième est moins large et moins haut, mais aussi long que le premier. Les dents peu usées comportent un antérosinus qui se subdivise rapidement, et un mésosinus, non confluent avec un sinus lingual peu profond (Fig. 8a-f). Parmi les *Ruscinomys*, seul celui d'Argoub Kemellal possède une M3 aussi grosse relativement aux molaires antérieures. Il existe une racine postérieure, tandis que les deux racines antérieures présentent un degré de fusion variable; sur 3 des 10 dents où elles sont conservées, elles sont complètement séparées.

Toutes les molaires inférieures possèdent un net mésolophide, qui rejoint le métaconide en formant un îlot éphémère.

m1. L'antéroconide est toujours bien individualisé (étranglé). 2 racines.

m2. Cette dent se distingue de m1 par l'absence d'étranglement de l'antéroconide, la moindre extension linguale du postérolophide, la moindre

largeur du deuxième lobe, et la présence apparemment constante de 3 racines.

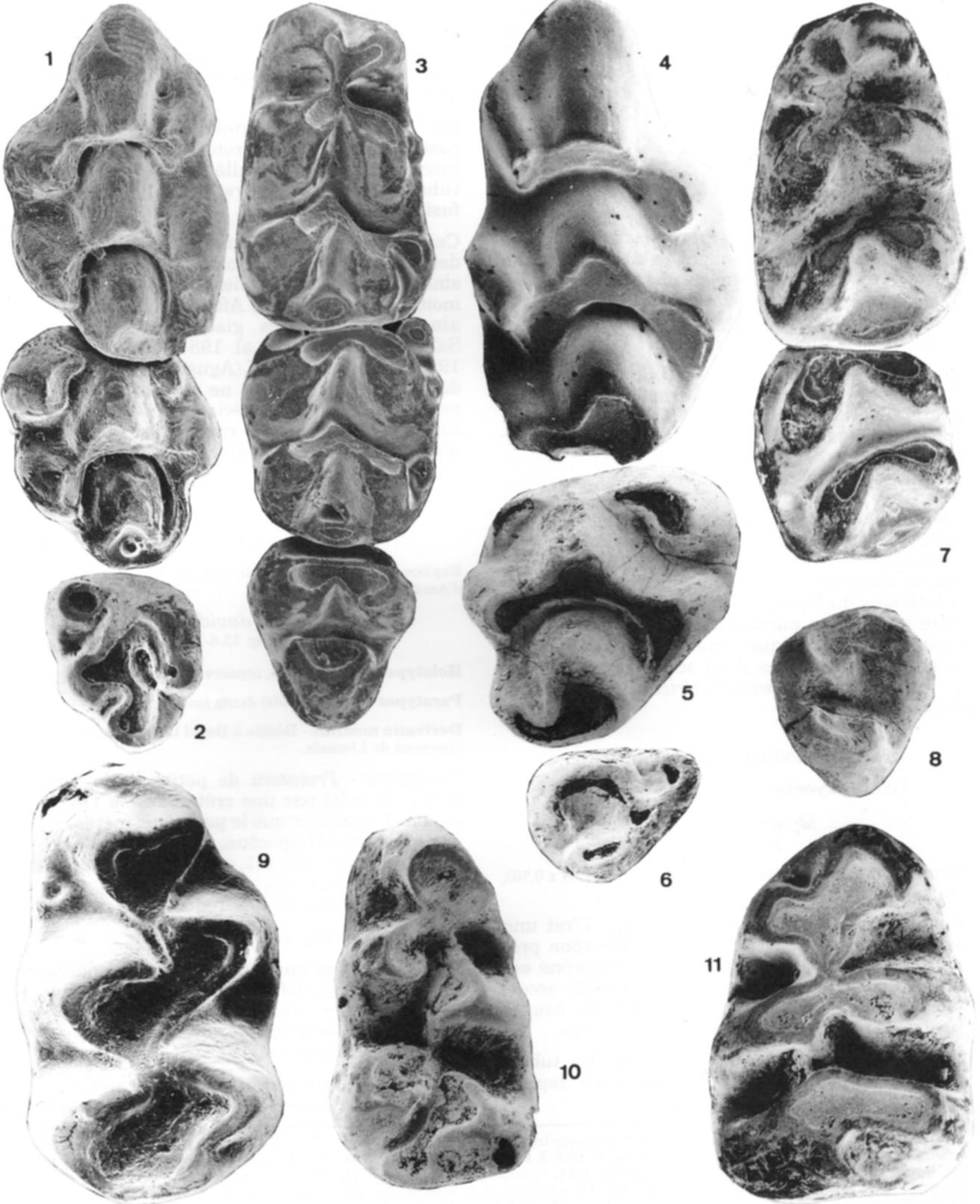
m3. Cette dent est si peu réduite qu'elle ne se distingue pas aisément de m2. Elle est en particulier aussi longue que m1 et m2. Elle ne possède cependant que deux racines, et surtout, la longueur du deuxième lobe diminue vers le sommet de la couronne. Seul le Cricetodontini d'Argoub Kemellal possède une m3 aussi peu réduite.

Les dimensions dentaires sont indiquées Fig. 9-11.

Comparaisons - Le Cricetodontiné de Lissasfa est surtout remarquable par la faible réduction de ses troisièmes molaires, bien moins avancée que dans toutes les formes européennes d'âge voisin, et même plus ancien. En revanche, la forme d'Argoub Kemellal semble bien partager la même caractéristique, et il est vraisemblable qu'elle doit être rattachée au même taxon.

La question de l'attribution générique de cette nouvelle espèce est délicate. Coiffait-Martin (1991) avait rattaché la forme d'Argoub Kemellal, presque certainement identique, à *Ruscinomys*, et l'avait rapprochée de celle d'Alcoy, *R. lasallei*. La grande taille des troisièmes molaires, tant supérieures qu'inférieures, et leur morphologie primitive (M3 avec antéro- et mésosinus sur les dents peu usées, m3 peu différente de m2) interdisent cependant cette identification, la forme d'Alcoy possédant des troisièmes molaires beaucoup plus réduites. De fait, toutes les espèces de *Ruscinomys* ont des M3 et m3 réduites, avec un deuxième lobe toujours nettement plus court que le premier. Il en est d'ailleurs de même chez *Hispanomys*, qui, bien que plus ancien, ne possède déjà parfois plus qu'un deuxième lobe de M3 en forme de simple lophe transversal, sans sinus. Seul peut-être *Pararuscinomys* AGUSTI, 1980 (MN8-MN9) possède encore des troisièmes molaires aussi grosses. A

FIGURE 12 - Echelle = 2 mm pour les Fig. 1-3 et 11, 1 mm pour les Fig. 4-10. Scale = 2 mm for Fig. 1-3 and 11, 1 mm for Fig. 4-10. 1-3. *Paraethomys lissasfensis* nov. sp. Fig. 1: maxillaire avec M1-M2 gauches, holotype, n° LSF-1; Fig. 2: M3 gauche; Fig. 3: série dentaire m1-m3 droites. 4-8. *Mus ique* nov. sp. Fig. 4: M1 droite; Fig. 5: M2 droite; Fig. 6: M3 droite; Fig. 7: m1-m2 gauches, holotype, n° LSF-2; Fig. 8: m3 gauche. 9-10. *Myocricetodon* sp. Fig. 9: M1 droite; Fig. 10: m1 droite. 11. Gerbillidé gen. et sp. indet., m1 gauche. 1-3. *Paraethomys lissasfensis* nov. sp., left maxilla with M1-M2, holotype, n° LSF-1; Fig. 2: left M3; Fig. 3: right lower tooth row m1-m3. 4-8. *Mus ique* nov. sp. Fig. 4: right M1; Fig. 5: right M2; Fig. 6: right M3; Fig. 7: left m1-m2, holotype, n° LSF-2; Fig. 8: left m3. 9-10. *Myocricetodon* sp. Fig. 9: right M1; Fig. 10: right m1. 11. Gerbillidé gen. et sp. indet., left m1.



moins d'admettre un fort ré-allongement des M3 et un re-développement de leur lobe postérieur, on ne peut donc que déduire que les similitudes que la forme nord-africaine présente avec *Ruscinomys* ont été acquises par parallélisme, à partir d'une forme possédant encore de grandes M3 et m3. En Afrique du Nord, le genre *Zramys*, dont une dizaine d'espèces ont été décrites (Jaeger 1977b; Aneur 1988; Coiffait-Martin 1991), de l'Astara-cien au Turolien, possède lui aussi des M3/m3 réduites, et souvent très réduites, et il se distingue de plus de la forme de Lissasfa et d'Argoub Kemellal par le dédoublement habituel de l'antéroconide de m1, spécialement chez les formes les plus récentes, et la constance du métasinus sur M1. On ne saurait donc y trouver l'ancêtre de la forme de Lissasfa.

En revanche, le genre *Byzantinia*, du Miocène moyen et supérieur de Méditerranée orientale (De Bruijn 1976; Sen & Ünay 1979; Ünay 1980; Sen 1991) ne possède jamais les caractères dérivés présents chez *Zramys*, et constituerait peut-être un ancêtre acceptable. Toutes les espèces connues sont plus brachyodontes, et l'antéroloph(id)e est très développé transversalement, mais on peut imaginer que ce caractère se soit atténué avec l'élévation de la couronne. La similitude des faunes de rongeurs entre la Méditerranée orientale et l'Afrique du Nord à la limite Mio-Pliocène rend cette phylogénie parfaitement concevable sur le plan biogéographique, mais en l'absence de formes intermédiaires, il est actuellement difficile de rattacher *Ruscinomys africanus* nov. sp. à *Byzantinia*.

Famille GERBILLIDAE Alston, 1876

Genre *Myocricetodon* LAVOCAT, 1952

Myocricetodon sp.

Fig. 12.9-10

Matériel - M1 (1,62 x 0,80); M2 (0,88 x 0,76); m1 (1,34 x 0,76); m2 (0,91 x 0,88).

Description et comparaisons - M1: C'est une dent étroite et de petite taille; l'antéroconide présente un début de dédoublement; l'hypocône est relié au paracône; il n'y a pas de tubercule accessoire lingual (morphotype X2Y3Z1 de Jaeger 1977a); la crête longitudinale est bien nette.

M2: le cingulum antérieur est faible; les tubercules sont parfaitement fusionnés en lophes transversaux.

m1: l'antéroconide se prolonge par une forte crête postéro-labiale, mais n'est pas dédoublé. Les couples de tubercules sont très alternes et la crête longitudinale est continue bien que la dent soit assez peu usée.

m2: le cingulum antéro-labial est fort; la crête postérieure issue du protoconide est forte, mais interrompue par la vallée transverse; les deux tubercules postérieurs sont complètement fusionnés.

Ces caractères distinguent ces dents de la plupart des espèces nord-africaines. Quelques formes voisines, toutes du Turolien supérieur, ont néanmoins été décrites à Afoud-5 (Benammi 1993) ainsi que dans les gisements espagnols de Salobreña (Aguilar & al. 1984), Pino Mojón (Sesé 1989) et Casablanca-M (Agustí 1990). Le matériel de l'espèce de Lissasfa ne permettant pas d'apprécier sa variation (spécialement celle de M1), il serait prématuré de la rapprocher plus spécialement de l'une ou de l'autre, mais il n'est pas douteux que ce soit avec ce groupe d'espèces qu'elle présente le plus d'affinités.

Genre *Protatera* JAEGER, 1977

Espèce-type - *P. algeriensis* JAEGER, 1977. Turolien moyen d'Amama 2.

Protatera davidi nov. sp.

Fig. 13.8-12

Holotype - M1; n° LSF-4, conservée à l'INSAP, Rabat.

Paratypes - Près de 1 000 dents isolées.

Derivatio nominis - Dédiée à David Lefèvre, co-inventeur du gisement de Lissasfa.

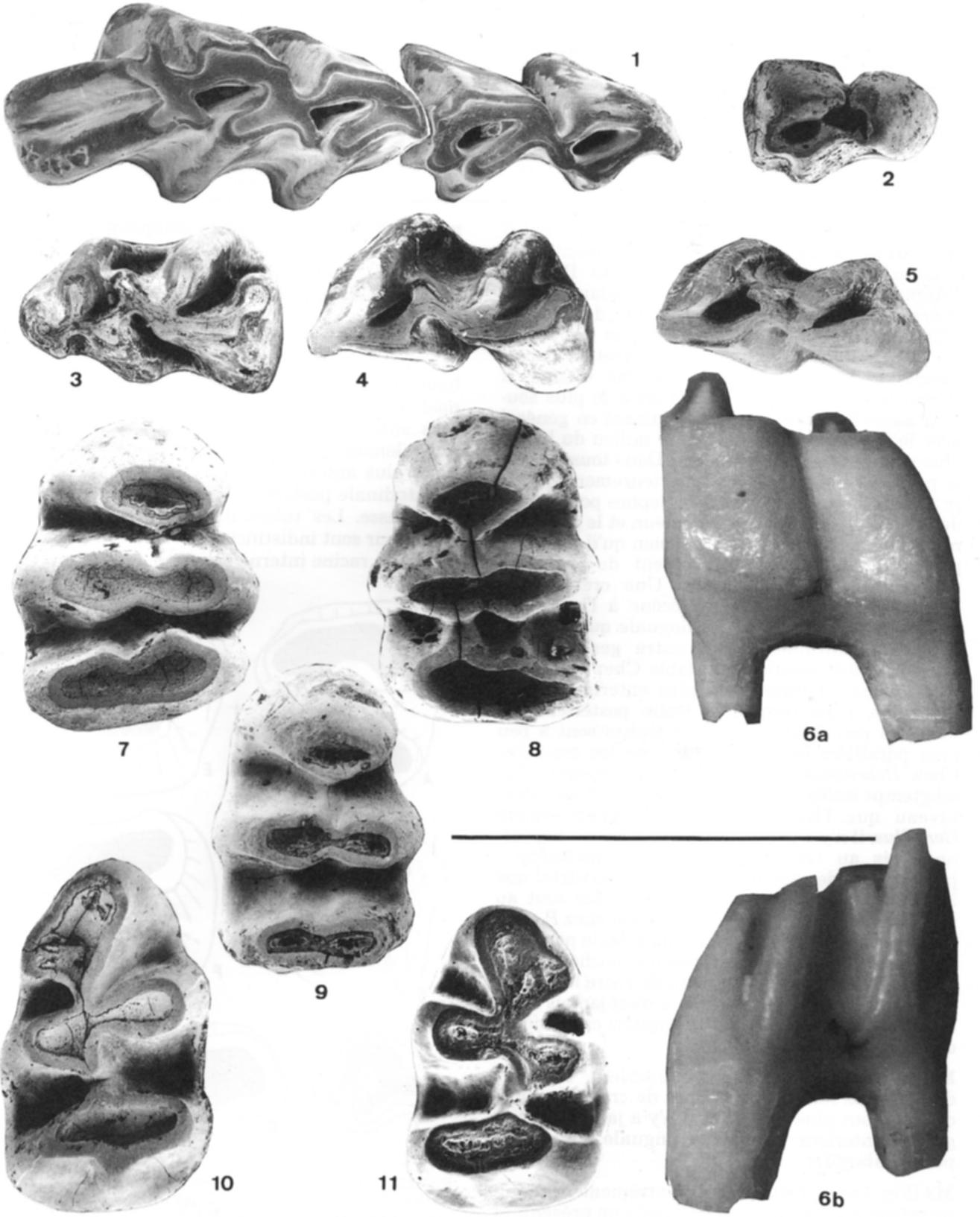
Diagnose - *Protatera* de petite taille. Sur M1, protocône relié par une crête basse à l'hypocône, et moins antérieur que le paracône; métacône plus postérieur que l'hypocône; racine linguale réduite. Sinus antérieur sur m1, crête longitudinale nette. Deuxièmes molaires sans cingulum antérieur. Troisièmes molaires très réduites.

Dimensions Fig. 14.

Description et comparaisons - De nombreuses incisives de Lissasfa comportent un sillon sur la face antérieure; comme elles ne peuvent appartenir qu'à *Protatera davidi* nov. sp., cette espèce est donc un gerbillidé vrai.

Sur M1, la face antérieure de l'antéroconide est convexe, et ce tubercule a un contour plutôt rhom-

FIGURE 13 - Echelle = 5 mm pour les Fig. 1-6, 3 mm pour les Fig. 7-11. Scale = 5 mm for Fig. 1-6, 3 mm for Fig. 7-11. 1-6. *Ruscinomys africanus* nov. sp. Fig. 1: M1-M2 droites, holotype, n° LSF-3; Fig. 2: M3 droite; Fig. 3: m1 gauche; Fig. 4: m2 gauche; Fig. 5: m3 gauche; Fig. 6: m3 gauche, A: vue labiale; B: vue linguale. 7-11. *Protatera davidi* nov. sp. Fig. 7: M1 droite, holotype, n° LSF-4; Fig. 8: M1 gauche; Fig. 9: M1 droite; Fig. 10: m1 gauche; Fig. 11: m1 droite. 1-6. *Ruscinomys africanus* nov. sp. Fig. 1: right M1-M2, holotype, n° LSF-3; Fig. 2: right M3; Fig. 3: left m1; Fig. 4: left m2; Fig. 5: left m3; Fig. 6: left m3, A: labial view; B: lingual view. 7-11. *Protatera davidi* nov. sp. Fig. 7: right M1, holotype, n° LSF-4; Fig. 8: left M1; Fig. 9: right M1; Fig. 10: left m1; Fig. 11: right m1.



	LONGUEUR					LARGEUR				
	N	mini	maxi	moyenne	S	N	mini	maxi	moyenne	S
M1	302	2,04	2,56	2,30 ± 0,01	0,08	288	1,40	1,69	1,59 ± 0,01	0,05
M2	151	1,22	1,49	1,36 ± 0,01	0,06	153	1,27	1,71	1,45 ± 0,01	0,06
M3	20	0,76	0,91	0,82 ± 0,02	0,04	20	0,85	1,04	0,92 ± 0,02	0,05
m1	269	2,10	2,53	2,31 ± 0,01	0,07	263	1,31	1,56	1,42 ± 0,01	0,05
m2	152	1,28	1,56	1,36 ± 0,01	0,05	142	1,27	1,54	1,42 ± 0,01	0,05
m3	28	0,73	0,93	0,82 ± 0,02	0,05	29	0,91	1,13	1,02 ± 0,02	0,05

FIGURE 14 - Mensurations dentaires de *Protatera davidi* nov. sp. Dental measurements of *Protatera davidi* nov. sp.

boïdal, à la différence de *P. algeriensis* chez qui il est très comprimé mésio-distalement, de *Abudhabia kabulensis* (SEN, 1983) du Pliocène d'Afghanistan chez qui il est triangulaire, et de *Debruijnimys* AGUSTI & CASTILLO, 1996, du Pliocène d'Espagne, où la face antérieure est un peu concave. Sur les dents peu usées, le sommet de l'antéroconide est nettement déjeté du côté lingual; il rejoint le lophe moyen par une crête le plus souvent assez haute, le contact se faisant en général avec le protocône, parfois vers le milieu du lophe, plus rarement avec le paracône. Dans tous les cas, le paracône est situé plus antérieurement que le protocône, de sorte que les deux lophes postérieurs de la dent divergent vers l'extérieur, et le paracône n'est jamais relié au métacône, bien qu'il existe en général une ébauche d'étirement de ces deux tubercules l'un vers l'autre. Une crête basse connecte en revanche le protocône à l'hypocône, mais elle est beaucoup plus linguale que chez les *Myocricetodontinae*. Aucun autre gerbillidé ne possède une disposition semblable. Chez *Taterillus*, le paracône est légèrement plus antérieur que le protocône, mais comme le lophe postérieur est aussi un peu oblique, les deux lophes sont à peu près parallèles et aucune crête ne les connecte. Chez *Debruijnimys*, les tubercules restent plus longtemps isolés et le métacône est situé au même niveau que l'hypocône. Dans le genre voisin *Gerbillus*, il n'y a pas de liaison protocône - hypocône, mais au contraire une liaison métacône - paracône, ce dernier étant souvent plus distal que le protocône. Quand ces deux tubercules sont au même niveau, comme c'est aussi le cas chez *P. algeriensis* et *A. kabulensis*, la liaison labiale paracône - métacône peut n'être qu'à peine ébauchée, moins nette même que la liaison linguale entre les tubercules internes, mais la différence n'est jamais aussi forte qu'à Lissasfa. La racine linguale est toujours de petite taille.

M2 (Fig. 15a-b): elles ressemblent à celles d'*Amama* 2, mais les ébauches de crêtes longitudinales sont plus nettes, et il n'y a jamais de cingulum antérieur. La racine linguale, petite, est parfois absente.

M3 (Fig. 15c-d): cette dent est extrêmement réduite; même les dents les moins usées ne présentent pas de lophe postérieur isolé. Une seule racine.

m1: L'antéroconide est étiré obliquement, comme dans les autres espèces de *Protatera*, *Debruijnimys* et *Abudhabia* et il se compose toujours de deux ou trois tubercules, moins bien individualisés que chez *P. algeriensis*. *Debruijnimys*, en revanche, semble dépourvu de sinus antérieur. Comme sur M1, ce premier lobe est relié par une crête assez haute (antérolophulide de Tong 1989) au lophe médian qu'il atteint le plus souvent au niveau du bras antérieur du protoconide, mais parfois plus lingualement. Le métaconide est toujours nettement plus antérieur que le protoconide. La crête longitudinale postérieure issue du protoconide est plus basse. Les tubercules constitutifs du lophe postérieur sont indistincts, même sur les dents peu usées. La racine interne est toujours petite.

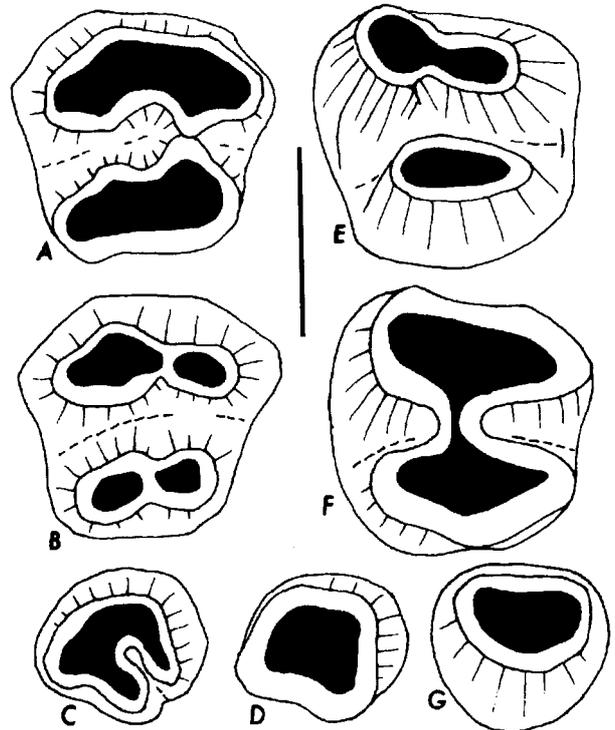


FIGURE 15 - *Protatera davidi* nov. sp., Lissasfa; A et B: M2 droites; C et D: M3 droites; E et F: m2 droites, G: m3 ?droite. A and B: right M2; C et D: right M3; E et F: right m2, G: ?right m3.

m2 (Fig. 15e-f): la couronne de cette dent présente les mêmes caractères que celle de M2.

m3 (Fig. 15g): cette dent ne comporte qu'un seul tubercule, simple, sans cingulum. Une racine.

Comparaisons - Les Gerbillidae du Mio-Pliocène appartiennent assurément, d'après leur morphologie dentaire, à plusieurs ensembles dont les limites sont encore floues et les relations phylétiques incertaines.

Abudhabia DE BRUIJN & WHYBROW, 1994, est bien différent de *P. davidi* par ses m1 complètement dépourvues de crêtes longitudinales et à fort cingulum postérieur, ses M1 à crêtes longitudinales absentes (*A. baynunensis* DE BRUIJN & WHYBROW) ou très faibles (*A. kabulensis* SEN) et à lophes parallèles.

La plupart des formes africaines et espagnoles du Mio-Pliocène ont été, soit laissées sans détermination générique, soit incluses dans *Protatera* JAEGER, 1977b et dans *Debruijnmys* AGUSTI & CASTILLO, 1996. La m1 possède toujours au moins une ébauche de crête longitudinale; il en est de même sur M1, sauf dans l'espèce-type de *Protatera*, *P. algeriensis* JAEGER, 1977b du Turolien moyen d'Amama 2, et de quelques autres gisements d'Algérie (Coiffait-Martin 1991). Dans cette espèce, les tubercules sont intimement soudés en lophes, transversaux sur M1, obliques sur m1. Une espèce sensiblement contemporaine, décrite par Jaeger sous le nom de *Myocricetodon ultimus*, mais qui pourrait être un vrai gerbillidé (De Bruijn & Whybrow 1994), possède en revanche une liaison protocône - antérocône et des tubercules beaucoup mieux individualisés, mieux même qu'à Lissasfa. Des M1 semblables ont été signalées par Benammi (1993) jusque dans le Pliocène inférieur, mais les m1 correspondantes restent inconnues.

En Espagne, des formes voisines ont été signalées à Gorafe-1 et Caravaca-1 (De Bruijn 1974), Alcoy (Brandy 197; Agustí 1991; Agustí & Castillo, 1996), Salobreña (Brandy 1979; Aguilar, Brandy & Thaler 1984), Casablanca-M (*Protatera almenarensis* AGUSTI, 1989), Ibiza (Agustí 1989), Asta Regia (Agustí & Castillo 1996), La Gloria 4 (Adrover & al., 1995a) et l'une d'elles semble également présente dans le bassin de Guadix-Baza à Bacochas-1 (Sesé 1989, pl. 1, fig. 8, sous le nom de *Myocricetodon* sp. 2). La plupart de ces formes ne sont encore que très incomplètement connues et/ou décrites; Agustí (1991) pensait qu'elles pouvaient dériver de *P. algeriensis*, mais comme même l'espèce la plus voisine de cette dernière, *P. almenarensis*, ne possède pas les spécialisations de la forme d'Amama-2 (fusion presque parfaite des lobes en lophes transversaux, disparition

presque totale des crêtes longitudinales et du cingulum postérieur de m1, élargissement de l'antérocône de M1), il est plus satisfaisant de les faire dériver de *M. ultimus*.

La forme la plus récente, de la fin du Pliocène inférieur d'Espagne, *Debruijnmys julii* AGUSTI & CASTILLO, 1996, se distingue de *P. davidi* nov. sp. par sa taille un peu supérieure, la forme de l'antérocône de M1, la position plus antérieure du métacône de cette dent, la simplicité de l'antérocône de m1, la moindre réduction de M3, et la faiblesse des crêtes longitudinales. Malgré la persistance de plusieurs caractères primitifs, *Debruijnmys* ressemble beaucoup à *Gerbillus*, et ne semble pas spécialement proche de *P. davidi* nov. sp.

Chez *P. almenarensis* de Casablanca-M, bien que les m1 soient encore primitives par leur lobe antérieur large et la faiblesse de la crête longitudinale, le décalage vers l'avant du paracône de M1, si remarquable à Lissasfa, est un peu ébauché. Comme à Lissasfa aussi, les M2 et m2 sont dépourvues de cingulum antérieur, et les M3/m3 très réduites (Agustí 1990). La similitude des M1 de *P. almenarensis* et de *P. davidi* nov. sp. semble plus significative que les différences portant sur m1, où *P. almenarensis* a seulement conservé l'état primitif.

Nos difficultés à élucider les relations phylétiques des gerbillidés du Mio-Pliocène, qui ne sont connus que par des dents, proviennent d'abord des incertitudes sur la polarité de la plupart des caractères observables (développement ou réduction des crêtes longitudinales, forme de l'antérocône de M1, position relative des tubercules), certainement très sujets à évolutions parallèles et réversions. La création récente de nouveaux taxons (*Abudhabia*, *P. almenarensis*, *Debruijnmys*), même si elle a le mérite de mettre en évidence la diversité que cache l'apparente monotonie de la morphologie dentaire, ne contribue malheureusement guère à clarifier le problème. Il se pourrait que *P. davidi* nov. sp. doive aussi être rapportée à un nouveau genre, dont la nomination me semble néanmoins prématurée.

Gerbillidae Gen. et sp. indet.,
aff. *Protatera almenarensis* AGUSTI, 1989

(= Gerbillidae Gen. et sp. indet. 1: Tong 1989 ?)

Matériel - 3 m1.

Description et comparaisons - Les dimensions de ces trois dents (dont deux sont mesurables: 2,73 x 1,77 et 2,65 x 1,83) sont voisines de celles de plusieurs espèces de Gerbillidae d'âge voisin d'Afrique du Nord et d'Espagne. Leurs caractères, constants

sur les trois spécimens, les distinguent cependant de la plupart d'entre elles. L'antéroconide, large et oblique comme celui de *Protatera*, est creusé d'un profond sinus antéro-labial. Une crête longitudinale assez haute, en position presque médiane, le relie au lophe moyen dont les tubercules sont incomplètement fusionnés. La crête longitudinale postérieure, bien ébauchée, est plus faible que l'antérieure. Trait remarquable pour un gerbillidé de cette époque, le métaconide est situé presque au même niveau que le protoconide, alors qu'il est nettement plus antérieur aussi bien chez *Protatera* (*P. algeriensis*, *P. almenarensis*, *P. davidi* nov. sp.) que chez *Abudhabia*, *Debruijnmys*, et même encore chez *Gerbillus bibersoni* d'Ahl al Oughlam (Geraads 1995). La seule exception est le "Gerbillidae gen. et sp. indet.1" décrit par Tong (1989) du Pliocène inférieur (?) de l'Ain Brimba en Tunisie, qui possède aussi, comme les dents de Lissasfa, un fort cingulum postérieur. Ce caractère mis à part, les trois m1 de Lissasfa sont très semblables à celles de *P. almenarensis* dont elles ont presque la taille, mais l'absence d'autres dents interdit de pousser bien loin la comparaison.

Famille CTENODACTYLIDAE Zittel, 1893

Genre *Irhoudia* JAEGER, 1971b

Espèce-type - *Irhoudia bohlini* JAEGER, 1971b.

Irhoudia sp.

Matériel - Une molaire supérieure (dimensions: 2,62 X 2,38), une dP4, une m2 (3,11 X 2,53).

Description et comparaisons - La molaire supérieure possède un protocône aplati sur la face linguale, à la différence de celle d'*Africanomys* (Jaeger 1971b), mais comme chez *Irhoudia*, seul cténodactylidé connu entre le Turolien et le Pléistocène inférieur au Maghreb. Selon Jaeger (1971b), l'espèce la plus récente de ce genre, *I. bohlini* du Pliocène final d'Irhoud Ocre, se distingue d'*I. robinsoni* du Turolien moyen d'Amama 2 par l'élévation plus marquée de la couronne de ses molaires, d'où il résulte une plus grande surface d'usure pour une hauteur donnée (Jaeger 1971b, fig. 7). La surface de l'agrandissement de la m2 de Lissasfa peut être estimée, suivant la méthode employée par Jaeger, à 11 cm², c'est-à-dire qu'elle est intermédiaire entre les valeurs des deux espèces précitées, ce qui n'est pas surprenant compte tenu de l'âge présumé de Lissasfa et confirme même dans une faible mesure le gradualisme de l'évolution de cette lignée. Le matériel est insuffisant pour préciser de laquelle des deux espèces de Jaeger celle de Lissasfa est la plus voisine, et je ne proposerai donc pas de détermination spécifique. La seule autre mention de ce

genre dans le Mio-Pliocène d'Afrique du Nord est due à Coiffait-Martin (1991) qui mentionne, sans malheureusement la décrire, *I. cf. robinsoni* à Argoub Kemellal.

Famille SCIURIDAE Gray, 1821

Genre *Atlantoxerus* MAJOR, 1893

Espèce-type - *Sciurus getulus* L.

Atlantoxerus sp.

Matériel - 3 dents isolées, M1 ou M2 (Fig. 16).

Description - De ces trois dents, l'une (dimensions: 2,41 x 3,15) est bien conservée mais très usée, les deux autres (2,7 x 3,38 et 2,65 x 3,3) moins usées mais très digérées. Un mésostyle semble avoir été présent sur deux des trois dents, au débouché de la vallée médiane. Sur les dents peu usées, le métaconule est faiblement lié au postérolophe.

Comparaisons - Plusieurs espèces d'*Atlantoxerus*, pour la plupart de tailles très voisines, ont été décrites dans le Mio-Pliocène du bassin méditerranéen. *A. rhodius* DE BRUIJN, DAWSON & MEIN, 1970 de Maritsa possède toujours un mésostyle sur M1-M2, qui est en revanche absent chez *A. adroveri* DE BRUIJN & MEIN, 1968 du Turolien moyen d'Espagne. Il est inconstant à Amama 3 en Algérie (Ameur 1988), mais l'espèce de ce gisement est un peu plus grande (dimensions moyennes de M1-M2: 2,68 x 3,32) et surtout, le métaconule n'est pas connecté au postérolophe. Quant à *A. margaritae* ADROVER & al., 1995b, du Pliocène inférieur d'Espagne, elle est surtout caractérisée par sa dentition inférieure, mais ses M1-M2 semblent peu différentes.

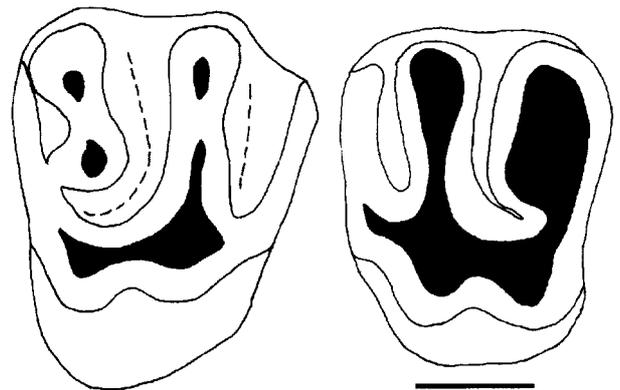


FIGURE 16 - *Atlantoxerus* sp., Lissasfa; A: M1 ou M2 droite; B: M1 ou M2 gauche. Echelle = 1 mm. A: right M1 or M2; B: left M1 or M2. Scale = 1 mm.

Dans la mesure où l'échantillon réduit permet d'en juger, l'*Atlantoxerus* de Lissasfa semble donc plus voisin de ceux d'Espagne et de Rhodes que de l'espèce fossile algérienne.

BIOCHRONOLOGIE

Les indications biochronologiques fournies par les rongeurs de Lissasfa peuvent être résumées comme suit:

- *Paraethomys lissasfensis* nov. sp. est voisine des formes du Miocène terminal du Maghreb, et surtout de celles d'Alcoy et de Caravaca;
- la présence de *Mus*, inconnu avant le Pliocène en Afrique du Nord, et les caractères évolués de *Mus ique* nov.sp. suggèrent plutôt un âge pliocène;
- *Myocricetodon*, en revanche, est inconnu après le Miocène, à l'exception d'une seule dent découverte dans le Pliocène basal de France (Aguilar et al. 1991);
- *Irhoudia*, *Atlantoxerus* et *Lophiomys* n'apportent pas d'indication, au niveau de précision souhaité;
- *Ruscinomys africanus* nov. sp. est presque certainement identique au *Cricetodontini* d'Argoub Kemellal, daté de 6 Ma par Coiffait-Martin (1991); une forme peut-être identique est présente au lac Ichkeul et dans les calcaires du Saïs;
- *Protatera davidi* nov. sp. semble n'avoir été retrouvée dans aucun autre gisement, mais son grade évolutif est semblable à, ou un peu plus avancé que, celui des *Protatera* de la limite Mio-Pliocène en Espagne;
- enfin, les trois m1 du grand gerbillidé évoquent celles de la forme indéterminée de l'Aïn Brimba et *P. almenarensis* du Miocène terminal d'Espagne.

La présence de *Mus* et d'un *Cricetodontini* hypsodonte montrent que Lissasfa ne saurait être très antérieur à la limite Mio-Pliocène mais *Myocricetodon* et les similitudes avec Argoub Kemellal montrent aussi qu'il ne saurait être beaucoup plus récent.

Il faut par ailleurs noter que manquent à Lissasfa *Golunda* qui caractérise, selon Coiffait-Martin (1991) le Pliocène moyen du Maghreb, mais aussi *Stephanomys*, *Apodemus* et *Cricetus*, immigrants à brève durée de vie dans cette région (Jaeger & al. 1987), qui ne sont présents qu'à Argoub Kemellal et ou à Aïn Guettara, gisement daté par Brandy & Jaeger (1980) de la limite Mio-Pliocène. L'originalité de plusieurs des espèces de Lissasfa interdit de replacer de manière univoque ce gisement dans une succession chronologique, telle que celle établie par Coiffait-Martin (1991) mais l'en-

semble des comparaisons parlent en faveur d'un âge voisin de la limite Mio-Pliocène.

Le gisement le plus voisin pourrait être celui du lac Ichkeul, auquel Arambourg avait attribué un âge "villafranchien", mais où aucune des espèces de grands mammifères, pour la plupart rares et mal conservés, n'indique formellement un âge postérieur à la limite Mio-Pliocène. Le giraffidé *Sivatherium*, par exemple (Geraads 1996) est nettement différent des formes du Pliocène supérieur, mais évoque en revanche celle de la base du Pliocène de Langebaanweg.

BIOGÉOGRAPHIE

Des espèces présentes à Lissasfa, une seule, *Irhoudia* sp., appartient à une lignée assurément déjà présente en Afrique du Nord à la fin du Miocène. Deux autres, *Atlantoxerus* sp. et le gerbillidé indét., sont trop mal connues pour que leur origine puisse être précisée. Le *Mus*, quelles que soient ses affinités précises, est sûrement d'origine orientale ou méridionale. Les autres taxons, *Paraethomys*, *Lophiomys*, *Protatera* et peut-être *Ruscinomys* et *Myocricetodon* sont étroitement apparentés à des formes espagnoles, impliquant la présence d'une communication N.-S. peu antérieure à la formation du gisement. Comme la faune de Lissasfa est très différente de celle d'Aïn Guettara, il ne s'agit certainement pas de la phase d'échange qui a amené plusieurs taxons espagnols dans ce dernier gisement; il faut donc imaginer une autre communication N.-S. On ne peut alors que constater que chaque découverte de gisement important (Aïn Guettara, Argoub Kemellal, Lissasfa) oblige à envisager un nouvel échange, ce qui revient à les multiplier au point de rendre vaine toute tentative de reconstitution paléobiogéographique précise de cette manière.

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 et m'ont confié l'étude du matériel de Lissasfa. Tous mes remerciements aussi à J.-J. Jaeger, J. Michaux, S. Sen et M. Tranier pour le prêt de matériel de comparaison, à H. De Bruijn pour ses précieuses remarques et informations, et au Prof. Y. Coppens, titulaire de la chaire de Paléanthropologie et Préhistoire du Collège de France, pour son soutien financier constant. Les photos MEB sont dues à C. Weber (Institut de Paléontologie du Muséum). Autorisation de publier n° 210/879 du 16.12.1996.

RÉFÉRENCES

- ADROVER R. 1969 - Los micromamíferos del Plioceno inferior de los lignitos de Alcoy. I. *Ruscinomys*. *Boletino de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geologia)*, 67: 245-272.

- ADROVER R., MEIN P. & MOISSENET E. 1995a - Roedores de la transición Mio-Plioceno de la región de Teruel. *Paleontología i Evolució*, 26-27 (1993): 47-84.
- ADROVER R., MEIN P. & MOISSENET E. 1995b - Los Sciuridae del Turolense superior, Ruscinense y Villanyense de la región de Teruel. *Paleontología i Evolució*, 26-27 (1993): 85-106.
- AGUILAR J.-P., BRANDY L.-D. & THALER L. 1984 - Les Rongeurs de Salobreña (Sud de l'Espagne) et le problème de la migration messinienne. *Paléobiologie continentale*, 14, (2): 3-17.
- AGUILAR J.-P. & THALER L. 1987 - *Protolophiomys ibericus* nov. gen., nov. sp. (Mammalia, Rodentia) du Miocène supérieur de Salobreña (Sud de l'Espagne). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 2, 304, (14): 859-862.
- AGUILAR J.-P. & MICHAUX J. 1990 - Un *Lophiomys* (Cricetidae, Rodentia) nouveau dans le Pliocène du Maroc; rapport avec les Lophiomyinae fossiles et actuels. *Paleontología i Evolució*, 23: 205-211.
- AGUILAR J.-P., MICHAUX J., BACHELET B., CALVET M. & FAILLAT J.-P. 1991 - Les nouvelles faunes de Rongeurs proches de la limite Mio-Pliocène en Roussillon. Implications biostratigraphiques et biogéographiques. *Palaeovertebrata*, 20, (4): 147-174.
- AGUSTÍ J. 1980 - La asociación de *Hispanomys* y *Cricetodon* (Rodentia, Mammalia) en el Mioceno superior del Vallès Penedès (Cataluña, España). *Acta Geologica Hispanica*, 15, (2): 51-60.
- AGUSTÍ J. 1989 - On the peculiar distribution of some muroid taxa in the Western Mediterranean. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 28, (2-3): 147-154.
- AGUSTÍ J. 1990 - The Miocene rodent succession in Eastern Spain: a zoogeographical appraisal: 375-404. In E.H. LINDSAY et al. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York.
- AGUSTÍ J. 1991 - Gerbillidés fossiles d'Europe occidentale: 177-182. In R.M. LE BERRE & L. LE GUELTE (eds), *Le Rongeur et l'espace*. Chabaud, Paris.
- AGUSTÍ J. & CASTILLO C. 1996 - Early Pliocene Rodents (Mammalia) from Asta Regia (Jerez basin, Southwestern Spain). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*.
- AMEUR-CHEHBEUR A. 1988 - Biochronologie des formations continentales du Néogène et du Quaternaire d'Algérie. Contribution des Micro-Mammifères. Thèse Université d'Oran, 2 vol., 434 p. (inédit).
- BENAMMI M. 1993 - Apport des micromammifères à la biochronologie du bassin des Ait Kandoula (Maroc). Mémoire de DEA, Université de Montpellier II, 52 p. (inédit).
- BRANDY L.D. 1979 - Etude de Rongeurs Muroïdes du Néogène supérieur et du Quaternaire d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Afghanistan. Evolution, biogéographie, corrélations. Thèse USTL, Montpellier, 190 p. (inédit).
- BRANDY L.D. & JAEGER J.-J. 1980 - Les échanges de faunes terrestres entre l'Europe et l'Afrique nord-occidentale au Messinien. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, D, 291: 465-468.
- COIFFAIT-MARTIN B. 1991 - Contribution des Rongeurs du Néogène d'Algérie à la biochronologie mammalienne d'Afrique nord-occidentale. Thèse Université de Nancy-I, 389 p. (inédit).
- DE BRUIJN H. 1974 - The Ruscinian rodent succession in Southern Spain and its implications for the biostratigraphic correlation of Europe and North Africa. *Senckenbergiana lethaea*, 55, (1-5): 435-443.
- DE BRUIJN H. 1976 - Vallesian and Turolian Rodents from Biotia, Attica and Rhodes (Greece). I. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 79, (5): 361-384.
- DE BRUIJN H., DAWSON M. & MEIN P. 1970 - Upper Pliocene Rodentia, Lagomorpha and Insectivora (Mammalia) from the isle of Rhodes (Greece). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 73, (5): 535-584.
- DE BRUIJN H. & WHYBROW P.J. 1994 - A late Miocene rodent fauna from the Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 97, (4): 407-422.
- DENYS C. 1987 - Fossil rodents (other than Pedetidae) from Laetoli. 6.1: 118-170. In M.D. LEAKEY & J.M. HARRIS (eds), *Laetoli, a Pliocene site in northern Tanzania*. Clarendon Press, Oxford.
- FREUDENTHAL M. 1970 - A new *Ruscinomys* (Mammalia, Rodentia) from the late Tertiary (Pikermian) of Samos, Greece. *American Museum Novitates*, 2402, 10 p.
- GERAADS D. 1994 - Rongeurs et Lagomorphes du Pléistocène moyen de la "Grotte des Rhinocéros", carrière Oulad Hamida I, à Casablanca, Maroc. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 191, (2): 147-172.
- GERAADS D. 1995 - Rongeurs et Insectivores (Mammalia) du Pliocène final de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 28, (1): 99-115.
- GERAADS D. 1996 - Le *Sivatherium* (Giraffidae, Mammalia) du Pliocène supérieur d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc), et l'évolution du genre en Afrique. *Paläontologisches Zeitschrift*.
- JAEGER J.-J. 1971a - Les Micromammifères du "Villafranchien" inférieur du lac Ichkeul (Tunisie): données stratigraphiques et biogéographiques nouvelles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, D, 273: 562-565.
- JAEGER J.-J. 1971b - Un Cténodactylidé (Mammalia, Rodentia) nouveau, *Irhoudia bohlini* n.g., nov.sp., du Pléistocène inférieur du Maroc. Rapports avec les formes actuelles et fossiles. *Notes du Service géologique du Maroc*, 31, (237): 113-140.
- JAEGER J.-J. 1976 - Les rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène inférieur d'Olduvai bed I (Tanzanie). 1ère partie: les Muridés. In R.J.G. SAVAGE & S.C. CORYNDON (eds), *Fossil Vertebrates of Africa*, 2: 58-120.
- JAEGER J.-J. 1977a - Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni Mellal. *Palaeovertebrata*, 7, (4): 91-125.
- JAEGER J.-J. 1977b - Les Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb. *Palaeovertebrata*, 8, (1), 166 p.
- JAEGER J.-J., COIFFAIT B., TONG H. & DENYS C. 1987 - Rodent extinctions following Messinian faunal

- exchanges between western Europe and northern Africa. *Mémoires de la Société géologique de France*, N.S., 150: 153-158.
- MONTENAT C. & DE BRUIJN H. 1976 - The Ruscinian rodent faunule from La Juliana (Murcia); its implication for the correlation of continental and marine biozones. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 79, (4): 245-255.
- MUNTHE J. 1987 - Small Mammal fossils from the Pliocene Sahabi formation of Libya. 12: 135-144. In N. BOAZ et al. (eds), *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi*.
- POCOCK T.N. 1987 - Plio-Pleistocene fossil mammalian microfauna of southern Africa. *Paleontologia Africana*, 26, (7): 69-91.
- RUIZ-BUSTOS A., SESÉ C., DABRIO C., PEÑA J.A. & PADIAL J. 1984 - Geología y fauna de micromamíferos del nuevo yacimiento del Plioceno inferior de Gorafe-A (Depresión de Guadix-Baza, Granada). *Estudios geológicos*, 40: 231-341.
- SABATIER M. 1979 - Les Rongeurs des sites à Hominidés de Hadar et de Melka Kunturé (Ethiopie). Thèse USTL, Montpellier, 122 p. (inédit).
- SEN S. 1983 - Rongeurs et Lagomorphes du gisement pliocène de Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan. *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle*, 5, C, 5, (1): 33-74.
- SEN S. 1991 - Stratigraphie, faunes de Mammifères et magnétostratigraphie du Néogène du Sinap Tepe, Province d'Ankara, Turquie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle*, 4, C, 12, (3-4): 243-277.
- SEN S. & ÜNAY E. 1979 - Sur quelques Cricetodontini (Rodentia) du Miocène moyen d'Anatolie. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 82, (3): 293-301.
- SESÉ C. 1989 - Micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la cuenca de Guadix-Baza (Granada). *Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario*, 11: 185-214.
- TONG H. 1986 - The Gerbillidae (Rodentia) from Tighenif (Pleistocene of Algeria) and their significance. *Modern Geology*, 10: 197-214.
- TONG H. 1989 - Origine et évolution des Gerbillidae (Mammalia, Rodentia) en Afrique du Nord. *Mémoires de la Société Géologique de France*, N.S., 155, 120 p.
- ÜNAY E. 1980 - The Cricetodontini (Rodentia) from the Bayraktepe section (Çanakkale, Turkey). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 83, (4): 399-418.
- VAN DE WEERD A. 1976 - Rodent faunas of the Mio-Pliocene continental sediments of the Teruel-Alfambra region, Spain. *Utrecht micropaleontological Bulletin, Special Publication*, 2, 217 p.

D. GERAADS
 UMR 152 du CNRS
 Musée de l'Homme
 Place du Trocadéro
 F-75116 Paris