



LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

ADVERTIMENT. L'accés als continguts d'aquesta tesi doctoral i la seva utilització ha de respectar els drets de la persona autora. Pot ser utilitzada per a consulta o estudi personal, així com en activitats o materials d'investigació i docència en els termes establerts a l'art. 32 del Text Refós de la Llei de Propietat Intel·lectual (RDL 1/1996). Per altres utilitzacions es requereix l'autorització prèvia i expressa de la persona autora. En qualsevol cas, en la utilització dels seus continguts caldrà indicar de forma clara el nom i cognoms de la persona autora i el títol de la tesi doctoral. No s'autoritza la seva reproducció o altres formes d'explotació efectuades amb finalitats de lucre ni la seva comunicació pública des d'un lloc aliè al servei TDX. Tampoc s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant als continguts de la tesi com als seus resums i índexs.

ADVERTENCIA. El acceso a los contenidos de esta tesis doctoral y su utilización debe respetar los derechos de la persona autora. Puede ser utilizada para consulta o estudio personal, así como en actividades o materiales de investigación y docencia en los términos establecidos en el art. 32 del Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual (RDL 1/1996). Para otros usos se requiere la autorización previa y expresa de la persona autora. En cualquier caso, en la utilización de sus contenidos se deberá indicar de forma clara el nombre y apellidos de la persona autora y el título de la tesis doctoral. No se autoriza su reproducción u otras formas de explotación efectuadas con fines lucrativos ni su comunicación pública desde un sitio ajeno al servicio TDR. Tampoco se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al contenido de la tesis como a sus resúmenes e índices.

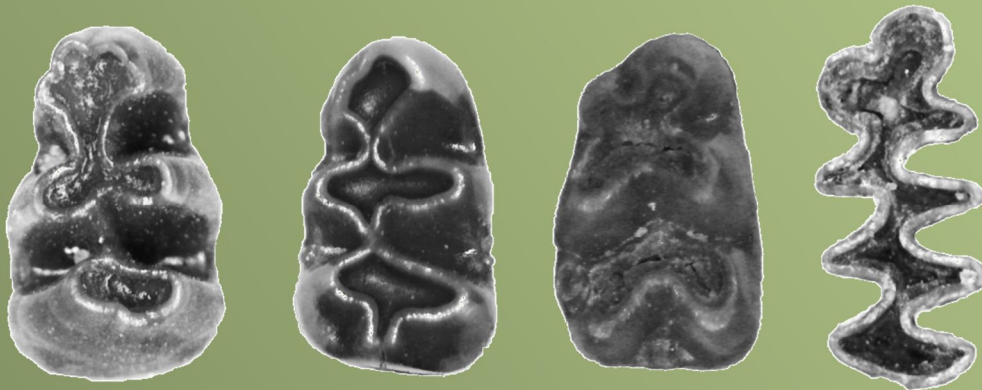
WARNING. Access to the contents of this doctoral thesis and its use must respect the rights of the author. It can be used for reference or private study, as well as research and learning activities or materials in the terms established by the 32nd article of the Spanish Consolidated Copyright Act (RDL 1/1996). Express and previous authorization of the author is required for any other uses. In any case, when using its content, full name of the author and title of the thesis must be clearly indicated. Reproduction or other forms of for profit use or public communication from outside TDX service is not allowed. Presentation of its content in a window or frame external to TDX (framing) is not authorized either. These rights affect both the content of the thesis and its abstracts and indexes.



**UNIVERSITAT
ROVIRA I VIRGILI**

**LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE
TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE,
TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE.**

**THÈSE DE DOCTORAT
NADIA SAIDANI**



Tarragona 2020-2023

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani



**UNIVERSITAT
ROVIRA i VIRGILI**

Departament d'Història i Història de l'Art

**LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS
DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE)
TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET
PALÉOÉCOLOGIE.**

THÈSE DE DOCTORAT

NADIA SAIDANI

DIRIGÉE PAR

Pr. JORDI AGUSTI

Pr. MOHAMED SAHNOUNI

Tarragona 2020-2023

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani



UNIVERSITAT
ROVIRA I VIRGILI

FAIG CONSTAR que aquest treball, titulat "**ELS MICROVERTEBRATS DEL JACIMENT HOMÍNIN DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÈRIA) TAXONOMIA, TAFONOMIA I PALEOECOLOGIA..**", que presenta **NADIA SAIDANI** per a l'obtenció del títol de Doctor, ha estat realitzat sota la meva direcció al Departament d'**Història i Història de l'Art** d'aquesta universitat.

HAGO CONSTAR que el presente trabajo, titulado "**LOS MICROVERTEBRADOS DEL YACIMIENTO HOMÍNINO DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ARGELIA) TAXONOMÍA, TAFONOMÍA Y PALEOECOLOGÍA.**", que presenta **NADIA SAIDANI** para la obtención del título de Doctor, ha sido realizado bajo mi dirección en el Departamento de **Historia e Historia del Arte** de esta universidad.

I STATE that the present study, entitled "**THE MICROVERTEBRATES FROM THE HOMININ SITE OF TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGERIA) TAXONOMY, TAPHONOMY AND PALEOECOLOGY.**", presented by **NADIA SAIDANI** for the award of the degree of Doctor, has been carried out under my supervision at the Department of **History and Art History** of this university.

TARRAGONA, 08/05/2023

El/s director/s de la tesi doctoral
El/los director/es de la tesis doctoral
Doctoral Thesis Supervisor/s

Pr. JORDI AGUSTI

Pr. MOHAMED SAHNOUNI

“Basically, I have been compelled by curiosity.”

[brainyquote.com](https://www.brainyquote.com)

Mary Leakey

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

REMERCIEMENTS

Cette thèse de doctorat a été financée par une bourse doctorale de la Fondation Leakey Franklin Mosher Baldwin, San Francisco, États-Unis, qui m'a permis de réaliser mon doctorat officiellement à l'Universitat de Rovira i Virgili (URV) Tarragona, Espagne. Les travaux de terrain (fouilles, échantillonnage, tamisage, tri) ont été pris en charge par le Centre National de Recherches Préhistoriques, Anthropologiques et Historiques (CNRPAH) d'Alger et son annexe de Tlemcen (CEA), Algérie. L'analyse des restes fossiles en laboratoire a été assurée par l'Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES). Je suis donc très reconnaissante envers ces institutions de recherche qui ont assuré le bon déroulement de cette thèse.

Tout d'abord, je suis très reconnaissante à mon directeur de thèse le professeur Jordi Agustí pour avoir supervisé et dirigé cette thèse avec beaucoup d'intérêt, pour ses encouragements, sa patience, ses conseils et ses réflexions qui ont permis d'orienter ce travail dans la bonne direction.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à mon directeur de thèse le Professeur Mohamed Sahnouni pour m'avoir confié l'étude de la microfaune de Tighennif, pour avoir encadré et dirigé cette thèse avec beaucoup d'intérêt, pour m'avoir aidé activement à chaque étape de ce projet. Pour ses conseils, ses réflexions et ses encouragements. Je lui adresse mes sincères remerciements.

Je remercie vivement tous les membres du jury pour avoir accepté de juger ce travail.

Je remercie énormément le Dr Hugues Alexandre Blain pour son aide dans l'identification des restes d'amphibiens et des reptiles, pour sa disponibilité lors de la révision du matériel fossile à l'IPHES, pour ses réflexions pertinentes, ses corrections et ses encouragements.

Je remercie également le Dr Juan Manuel López-García pour avoir vérifié l'identification des taxons d'insectivores, pour sa gentillesse et sa disponibilité à répondre à toutes questions, ainsi que pour ses conseils et ses encouragements.

J'exprime ma gratitude au directeur du CNRPAH d'Alger, le Professeur Slimane Hachi, pour m'avoir donné la chance de travailler dans les réserves paléontologiques du centre qui m'a permis d'être toujours proche des chercheurs et du matériel archéologique, ainsi que tout le soutien financier et logistique qui m'a été apporté.

Je remercie énormément le directeur du Musée du Bardo Monsieur Zohier Harichane, chercheur associé au CNRPAH, pour tout le soutien qu'il m'a apporté tant sur le terrain qu'en laboratoire en me libérant un espace de travail dans son bureau au CNRPAH, ainsi que pour tous ses conseils et encouragements.

Je remercie également le Dr Salah Abdelsadouk (MNHN) pour toutes les explications et remarques concernant le contexte sédimentologique lors des fouilles à Tighennif et à Ain Boucherit.

Je tiens à remercier le professeur Jan Van Der Made qui a eu la gentillesse de me fournir des photos de la grande faune et des mesures des dents des mustélicés.

Je tiens également à exprimer ma gratitude au ministère Algérien de la Culture et à son département du patrimoine culturel qui nous a délivré les autorisations nécessaires pour l'exportation des ossements microfauniques fossiles de Tighennif à l'étranger. Je profite de l'occasion pour remercier Monsieur Nabil Amokrane pour l'aide qu'il m'a apportée au cours de cette procédure.

Je remercie sincèrement ; le Professeur Robert Sala (Directeur de l'IPHES), le Dr Carlos Lorenzo (Coordinateur de l'enseignement à l'URV), l'équipe du département de gestion de l'IPHES Monsieur Bernat Sentis, Felix Torreblanca, Laura, Oscar, ainsi que tout le personnel pour m'avoir facilité de nombreuses démarches administratives liées à mon inscription à l'université et à mon installation à l'IPHES.

Je remercie également le directeur de recherche Dr Rodríguez Álvarez, Xosé Pedro, pour m'avoir donné accès à l'IPHES pendant la pandémie alors que l'accès était très limité pour les chercheurs, ce qui m'a permis d'avancer dans l'étude du matériel fossile.

Je tiens à remercier Dr Monica Fernandez Garcia et Ana Fagoaga pour leur accueil chaleureux au sein du laboratoire de la micropaléontologie (IPHES), et pour l'accès aisé aux spécimens comparatifs actuels et l'équipement logistique que ce laboratoire.

Je remercie également Dr Moncef Said Mtimet et Dr Ivan Rey Rodriguez pour m'avoir prêté leurs microscopes personnels (Dinolite) lorsque celui de l'IPHES est occupé, pour leur gentillesse et leurs encouragements.

Je remercie énormément Dr Emmanuelle Stoetzel pour m'avoir fourni tous les anciens ouvrages sur la microfaune d'Afrique du Nord, qui ne sont pas disponibles en ligne ou dans les bibliothèques, et d'avoir pris le temps et l'effort de les scanner malgré ses diverses occupations. Merci également pour tous les conseils et encouragements.

Je remercie énormément Dr Farid Kherbouche et Dr Souhila Merzoug pour m'avoir confié l'étude de la microfaune du gisement néolithique de Gueldaman GLD1 et des gisements capsien de Medjez I et Medjez II, qui m'ont été d'une grande utilité dans l'étude comparative de ce travail. Je les remercie également pour leurs conseils et leurs encouragements.

Je tiens à remercier tous les membres des fouilles archéologiques de Tighennif et d'Ain Boucherit pour leur gentillesse et leur bonne humeur, ainsi que pour leur aide sur le terrain, en particulier N. Mazouni, pour son aide très efficace dans l'échantillonnage, le tamisage et le tri des sédiments.

Je tiens à remercier énormément l'ensemble du personnel administratif du CNRPAH d'Alger et de Tlemcen CEA, collègues et amis ; R. Belambri, S. Idir, O. Mameri, S. Aouimer, M. Boulagroune, K. Boulaghraief, Y. Mouhoubi, R. Chelli, Fouad, N. Bouhamidi, S. Ben Sadok, N. Sehil, Abdo Rezak, M. Mameri, A. Bouray, A. Hamlat, N. Kandi, R. Benchernine, L. Sari, Y. Bouhraoua, A. Djelid ; M. Said Mtimet, A. Lamdjad et K. Larabi pour leurs encouragements.

Enfin, Je voudrais remercier sincèrement ma famille la plus chère ; mon mari qui a tout donné pour me soutenir dans la réalisation de mon rêve, pour le courage et la force qu'il m'a toujours transmis durant les moments les plus difficiles, ma chère petite fille qui a su s'adapter aux différentes situations et circonstances, ma chère maman pour tout ce qu'elle m'a appris « je doute que je serais arrivée là où je suis aujourd'hui sans tes conseils et tes prières », mes sœurs, mes frères et ma très chère petite nièce, et enfin, je dédie cette thèse à la mémoire de mon père.

Merci à toutes et à tous,

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

Table des matières

Résumé	07
Abstract	09
Resumen	11
Introduction générale	13
Chapitre 1 : Présentation du site	19
1.1 Localisation géographique	20
1.2 Contexte géologique	21
1.3 Historiques de recherches	22
1.3.1 Travaux des années 1885-1980.....	23
1.3.2 Fouilles à partir de 2013	25
1.4 Contexte stratigraphique.....	27
1.5 Les datations	28
1.6. Assemblage faunique	30
1.7 Industrie lithique	32
1.8. Archéozoologie et Taphonomie	34
Chapitre 2 : Matériel et Méthodes	38
2.1 Matériel	39
2.1.1 Echantillonnage du matériel fossile	39
2.2.2 Analyse en laboratoire	40
2.2 Méthodes	42
2.2.1 Identification taxonomique	42
2.2.1.1. Micromammifères	42
2.2.1.2 Herpétofaune	49
2.2.2 Analyse taphonomique	54
2.2.2 .1 Altérations produites par prédation	55
2.2.2.1.1 La représentation squelettique	55
2.2.2.1.2 Proportion des éléments squelettiques	57
2.2.2.1.3 La fragmentation	57
2.2.2.1.3.1 La fragmentation d'éléments postcrâniens	58
2.2.2.1.3.2 Fragmentation d'éléments crâniens	59
2.2.2.1.3.2.1. Les maxillaires	59
2.2.2.1.3.2.2 Les mandibules	60
2.2.2.1.3.2.3 Les dents	61
2.2.2.1.4 La digestion	62
2.2.2.1.5 Traces des carnivores (<i>tooth marks</i>)	65
2.2.2.1.6 Altérations avant l'enfouissement	66
2.2.2.1.6.1 Décomposition et désarticulation	66
2.2.2.1.6.2 La météorisation (<i>weathering</i>)	67
2.2.2.1.6.3 Le piétinement (<i>Tramplig</i>)	68
2.2.2.1.6.4 L'abrasion	68
2.2.2.1.6.4 Le transport hydrique	70

2.2.2.1.7 Altérations après l'enfouissement	71
2.2.2.1.7.1 Les racines des plantes	71
2.2.2.1.7.2 L'oxyde de manganèse	71
2.2.2.1.7.3 L'oxyde de fer	72
2.2.2.1.7.4 Les concrétions	72
2.2.2.1.7.5 La corrosion chimique	72
2.2.3 Analyse paléoécologique	73
2.2.3.1 Reconstitution paléoenvironnementale	73
2.2.3.1.1 Indice Taxonomique d'Habitat (ITH)	73
2.2.3.1.2 Ratio Gerbillinae/Murinae	74
2.2.3.1.3 L'indice de Shannon	74
2.2.3.1.4 L'indice de Simpson	74
2.2.3.2 Reconstitution paléoclimatique	75
2.2.3.2.1 Modèle bioclimatique	75
Chapitre 3 : Résultats et discussion	75
3.1 Résultats de l'étude systématique	81
3.1.1. La liste faunique	82
3.1.1.1 Les micromammifères	83
3.1.1.2 L'herpétofaune	151
3.2 Résultats de l'étude taphonomique	172
3.2.1. La représentation squelettique	172
3.2.2 Abondance relatives d'éléments squelettiques	173
3.2.3 Le ratio Postcrâniens/Crâniens (PC/C)	175
3.2.4 La fragmentation	176
3.2.5 La digestion	180
3.2.6 Traces des carnivores (tooth marks)	186
3.2.7 Identification du prédateur (S)	189
3.2.8 Modifications avant et après l'enfouissement	194
3.3 Résultats de l'étude Paléoécologique	199
3.3.1 Reconstitution du paléoclimat	200
3.3.1.1 Le modèle bioclimatique	200
3.3.1.1.1 Micromammifères	200
3.3.1.1.2 Macromammifères	206
3.3.1.1.3 Comparaison avec les données actuelles	209
3.3.2 Reconstitution du paléoenvironnement	210
3.3.2.1 Ratio Gerbillinae/Murinae (G/M)	210
3.3.2.2. Indice Taxonomique d'Habitat (ITH)	211
3.3.2.3 L'indice de Shannon et l'indice de Simpson	213
Conclusion et Perspectives.....	216
1 Conclusions	217
1.1 Taxonomie	217
1.2 Biochronologie	220
1.3 Taphonomie	222
1.4 Paléoécologie	224
1.5 Comparaison avec des sites Maghrébins d'âge voisin	226

2 Perspectives	227
2.1 Tighennif	227
2.2 Ain Boucherit	228
Références bibliographiques	231
Liste des figures	265
Liste des tableaux	276
Annexe	283

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

**Titre : Les Microvertébrés du site à hominidés de Tighennif (Ex, Ternifine, Algérie)
Taxonomie, Taphonomie et Paléoécologie.**

Résumé

L'objectif de cette thèse de doctorat est de mettre en évidence la paléobiodiversité des microvertébrés de Tighennif, leur mode d'accumulation et la reconstitution du paléoenvironnement et du paléoclimat dans lesquels les hominidés ont vécu durant le Pléistocène inférieur (MIS 28-36), utilisant une combinaison d'approches taxonomique, taphonomique et paléoécologique appliquées à des assemblages de petits mammifères et d'herpétofaune de 9107 éléments osseux. L'étude taxonomique a permis d'identifier 26 taxons dont 14 petits mammifères, 3 amphibiens et 8 reptiles. L'analyse taphonomique indique que les restes se sont accumulés *in situ* et que la cause principale d'accumulation est la prédation par la contribution de plusieurs prédateurs. Les altérations postdépositionnelles sont caractéristiques des gisements de plein air de contexte sédimentaire fluvio-lacustre. Les dépôts semblent faiblement perturbés et aucun transport hydrique de microvertébrés n'est détecté. Le paléoclimat déduit à partir des micromammifères et des grands mammifères montre des conditions globalement plus chaudes et plus humides qu'aujourd'hui, avec des températures annuelles moyennes constantes de 26° et des précipitations annuelles moyennes significatives dépassant 2500mm dans toutes les unités stratigraphiques. Le paléoenvironnement indique une mosaïque d'habitats ouverts et semi-ouverts avec des forêts clairsemées et des plans d'eau permanents à proximité du site, suggérant des conditions très favorables à la survie d'*Homo erectus* d'Afrique du Nord.

Mots-clés: Afrique du Nord, Algérie, Tighennif, Pléistocène inférieur, Microvertébrés, Taxonomie, Taphonomie, Paléoécologie.

**Title: The Microvertebrates from the hominin site of Tighennif (Ex, Ternifine, Algeria)
Taxonomy, Taphonomy and Paleoecology.**

Abstract

The aim of this PhD thesis is to highlight the paleobiodiversity of Tighennif microvertebrates, their mode of accumulation, and the reconstruction of the paleoenvironment and paleoclimate in which hominids lived during the early Pleistocene (MIS 28-36), using a combination of taxonomic, taphonomic, and paleoecological approaches applied to small mammal and herpetofaunal assemblages of 9107 bone elements. The taxonomic study identified 26 taxa including 14 small mammals, 3 amphibians and 8 reptiles. Taphonomic analysis indicates that the remains accumulated in situ and that the primary cause of accumulation was predation by the contribution of several predators. Postdepositional alterations are characteristic of open-air deposits of a fluviolacustrine sedimentary context. The deposits appear to be weakly disturbed and no water transportation of microvertebrates is detected. The paleoclimate inferred from micromammals and large mammals shows overall warmer and wetter conditions than today, with constant mean annual temperatures of 26° and significant mean annual precipitations exceeding 2500mm in all stratigraphic units. The paleoenvironment indicates a mosaic of open and semi-open habitats with sparse forests and permanent water bodies in the vicinity of the site, suggesting very favorable conditions for the survival of North African *Homo erectus*.

Keywords: North Africa, Algeria, Tighennif, Early Pleistocene, Microvertebrates, Taxonomy, Taphonomy, Paleoecology.

**Título: Los Microvertebrados del Yacimiento homínino de Tighennif (Ex, Ternifine, Argelia)
Taxonomía, Tafonomía y Paleoecología.**

Resumen

El objetivo de esta tesis doctoral es destacar la paleobiodiversidad de los microvertebrados de Tighennif, su modo de acumulación y la reconstrucción del paleoambiente y paleoclima en el que vivieron los homínidos durante el Pleistoceno inferior (MIS 28-36), utilizando una combinación de enfoques taxonómico, tafonómico y paleoecológico aplicadas a los conjuntos de pequeños mamíferos y herpetofauna de 9107 elementos óseos. El estudio taxonómico identificó 26 taxones incluyendo 14 pequeños mamíferos, 3 anfibios y 8 reptiles. El análisis tafonómico indica que los restos se acumularon *in situ* y que la principal causa de acumulación fue la depredación por diversos depredadores. Las alteraciones postdeposicionales son características de los depósitos al aire libre en un contexto sedimentario fluvio-lacustre. Los depósitos parecen poco perturbados y no se detecta transporte hídrico de los microvertebrados. El paleoclima deducido a partir de los micromamíferos y los grandes mamíferos muestra condiciones generales más cálidas y húmedas que las actuales, con temperaturas medias anuales constantes de 26° y precipitaciones medias anuales significativas superiores a 2500mm en todas las unidades estratigráficas. El paleoambiente indica un mosaico de hábitats abiertos y semiabiertos con bosques dispersos y masas de agua permanentes en las proximidades del yacimiento, lo que sugiera unas condiciones muy favorables para la supervivencia del *Homo erectus* norteafricano.

Palabras-clave: Norte de África, Argelia, Tighennif, Pleistoceno inferior, Microvertebrados, Taxonomía, Tafonomía, Paleoecología.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Introduction

Les études taxonomiques, taphonomiques et paléoécologiques des microvertébrés du Quaternaire font partie des disciplines qui contribuent de manière significative à la compréhension de l'évolution des espèces, à l'accumulation des dépôts fossilifères et à la reconstitution des paléoenvironnements et des paléoclimats. La période du Quaternaire est caractérisée par de nombreuses fluctuations climatiques qui ont eu un impact significatif sur l'environnement dans lequel les faunes et les hominidés ont évolué, ainsi que sur leurs mouvements au sein et hors d'Afrique (DeMenocal, 2004 ; Aouraghe, 2006 ; Stoetzel, 2009).

Au début du Pléistocène, la Méditerranée a connu un refroidissement qui a influencé de manière significative le climat de l'Afrique du Nord (Kowalski & Rzebik-Kowalska, 1991 ; Stoetzel, 2009) qui était tempéré et relativement frais, avec un environnement en mosaïque généralement ouvert, comme l'indique la faune du gisement Plio-Pléistocène d'Ahl Al Oughlam. La présence de taxons paléarctiques, endémiques et tropicaux dans ce site confirme les mouvements et les mélanges de faune intra-africains et eurasiatiques (Raynal et al., 1990 ; Geraads, 1995 ; Geraads et al., 1998 ; Bailon, 2000, 2009 ; Stoetzel, 2009). Les échanges eurasiatiques sont également attestés dans le gisement du Plio-Pléistocène d'Ain Boucherit supérieur (AB-Up 1,9Ma) et à El Kherba (1,7Ma) par la présence de l'ours brun *Ursus* sp. (Sahnouni et al., 2018 ; Duval, Sahnouni, Parés et al., 2021).

La persistance des migrations eurasiennes et intra-africaines au Pléistocène inférieur est indiquée par la présence de la musaraigne du genre *Episoriculus* dans le gisement d'Irhod Ocre (Kowalski & Rzebik-Kowalska, 1991 ; Bailon, 2009 ; Hossini, 2001) et par la présence des rongeurs *Ellobius* et *Arvicanthis* à Tighennif (Jaeger, 1975b ; Geraads, 1982 ; Stoetzel, 2013 ; ce travail). Ces échanges faunistiques ont eu lieu par plusieurs voies suivant les oscillations climatiques, depuis l'Europe vers l'Afrique du Nord via le détroit de Gibraltar et vice versa, depuis le Proche-Orient et de la côte atlantique via la côte méditerranéenne, et depuis l'Afrique subsaharienne via la vallée du Nil ou le Sahara (Aulagnier, 1992 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel, 2013).

Les petits mammifères, en particulier les rongeurs, ont des exigences environnementales et climatiques très spécifiques pour survivre. Leur petite taille et le territoire étroit que chaque communauté de rongeurs habite, ainsi que leurs distances de migration généralement courtes, leur évolution rapide, progressive et plus ou moins constante, leur accumulation en grandes quantités dans les gisements fossiles, font de ce groupe un très bon indicateur environnemental et climatique à l'échelle locale (Andrews, 1990 ; Andrews & Evans, 1983 ; Hernández Fernández, 2001 ; Agusti et al., 1987a ; Agusti et al., 2015a ; Denys, 1987 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel et al., 2011-2019 ; Fernandez-Jalvo et al., 2016 ; López-García et al., 2012, 2018 ; Blain et al., 2014, 2019 ; Piñero et al., 2016 ; Denys et al., 2018 ; Fernandez-García et al., 2020 ; Rey-Rodríguez et al., 2020 entre autres). L'herpétofaune peut également fournir des informations importantes car elle dépend fortement des conditions climatiques pour la régulation thermique, dans le cas des reptiles, et pour la reproduction et la respiration, dans le cas des amphibiens (Bailon & Rage, 1992 ; Stoetzel, 2009). Les deux groupes "micromammifères, herpétofaune" montrent une grande capacité d'adaptation à des habitats particuliers, de sorte que, face au changement climatique, ils peuvent être contraints de migrer vers d'autres milieux, ce qui explique pourquoi ils sont largement utilisés dans les reconstitutions paléoenvironnementales et paléoclimatiques (Hernández Fernández, 2001 ; Blain, 2005 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel et al., 2012).

L'intérêt pour la présence de restes de rongeurs dans les gisements pliocènes algériens a débuté au 19^{ème} siècle avec les travaux de Pomel, (1878, 1892, 1893-1898) ; Thomas, (1884) ; Pallary, (1892, 1934) ; Arambourg, (1931, 1949). Peu d'études ont été consacrées aux gisements quaternaires, hormis quelques mentions de rongeurs parmi les assemblages de grands mammifères, à l'exception de Petter (1968), Jaeger (1969), Jaeger et al. (1975), et Jaeger, (1988), qui s'intéressaient spécifiquement aux rongeurs. Les études ultérieures ont été fournies par Ameur-Chabbar et al. (1975) ; Ameur, (1976a, 1976b) ; Ameur-Chehbeur (1988) ; Tong, (1989) et Rzebik-Kowalska, (1988), qui sont considérés comme des ouvrages de référence pour toutes les subséquentes études sur les micromammifères fossiles d'Afrique du Nord.

Par la suite, d'autres études utilisant d'autres approches ont enrichi la littérature sur les microvertébrés algériens pléistocènes, holocènes et actuels, notamment Coiffait-Martin, (1991) Denys et al. (1984, 1987, 1996) Denys et Mahboubi (1992) ; Dauphin et al. (1994, 1999) ; Renaud et al. (1999) ; Lapparent de Broin, (2000), parmi d'autres. Des listes, comprenant quelques taxons de microvertébrés, ont également été données *in* Chaïd Saoudi, (2012) pour le gisement

holocène de Tin Hanakaten, et par Merzoug (2005) pour les gisements de Columnata et de Taza I. Depuis 2016, les études pluridisciplinaires sur les micromammifères et herpétofaune du quaternaire d'Algérie ont repris avec des travaux entamés dans la grotte néolithique de Gueldaman (GLD1) (Saidani et al., 2016), les gisements du Pléistocène supérieur-Holocène de Medjez I et II (Saidani et al., 2017), le gisement du Pléistocène moyen de Ben Kérat (Stoetzel et Pickford, 2022); les gisement de Tighennif et d'Ain Boucherit (Saidani, travaux en cours).

Malgré une vaste superficie géographique qui fait de l'Algérie le plus grands pays d'Afrique, les études écologiques, génétiques, distributions et diversités des mammifères actuels de ce pays sont rares et manque de précision. Parmi ces rares études nous citons les travaux de Kowalski et Rzebiak-Kowalska, (1991) ; Ahmim, (2019) et Meunier et al. (2020). Ces deux derniers ont mis à jour la liste des rongeurs d'Algérie avec un aperçu sur leurs distribution actuelle donnant un total de 32/ 31 espèces et 16 genres (Annexe1) contre 26 espèces connue auparavant dans les travaux de Kowalski et Rzebiak-Kowalska, (1991). Les études des pelotes de réjections de rapaces d'Algérie sont très rares où l'intérêt s'est porté essentiellement sur le régime alimentaire de ces prédateurs (Souttou et al., 2001-2008 ; Sekour et al., 2010ab ; Doumandji et al., 1997 ; Amroun et al., 2006 entre autres). Il y a trois études uniquement qui ont abordé l'aspect taphonomique (Denys & Mahboubi, 1992 ; Denys et al., 1996 et Sekour et al., 2005 ; Stoetzel, 2009). Il est à noter que Saidani (travail en cours) a commencé à constituer une collection de référence pour le CNRPAH à partir de la collecte de pelotes de réjection et de microvertébrés (rongeurs, lézards, serpents) trouvés morts dans la nature. Ces spécimens proviennent de différentes régions d'Algérie, dont Sétif, Tighennif et la Kabylie. Les pelotes de réjection sont nettoyés et les os sont triés anatomiquement mais pas encore inventoriés taxonomiquement. Ce matériel de référence est actuellement déposé dans les réserves du CNRPAH à Alger.

Plusieurs sites pléistocènes d'Algérie ont livré des listes intéressantes plus ou moins riches en restes de microvertébrés, notamment les gisements de Djebel Orouse dans les Monts d'Arzew près d'Oran, Oued Kremia, Aïn Rouina au sud-ouest d'Alger ; d'El Malah / Oued Melah à Ain Temouchent ; d'Aïn Mefta et Tadjera à l'ouest d'Oran (Jaeger, 1975a, 1988 ; Ameur, 1976b ; Rzebiak-Kowalska, 1988 ; Tong, 1989). Le gisement du Pléistocène inférieur d'Ain Hanech (1.8Ma) (Sahnouni et al., 1996 ; Sahnouni & de Heinzelin, 1998 ; Duval, Sahnouni, Parés et al., 2023) a livré des fragments d'incisives isolées (qui ont été collectées lors de notre échantillonnage en 2018)

attribuées à des rongeurs indet. D'autres gisements du Pléistocène supérieur tels que le site de Sidi Saïd (Betrouni, 2021) a livré des restes de microvertébrés riches et abondants qui n'ont jamais été étudiés et qui nécessitent des études modernes et pluridisciplinaires. La révision et l'étude des assemblages de ces gisements vont contribuer à compléter progressivement le registre fossile des microvertébrés algériens qui couvre une longue période chronologique allant du Plio-Pléistocène jusqu'à l'Holocène.

L'importance des microvertébrés fossiles étudiés dans ce travail est due au fait que : i) le gisement de Tighennif est paléontologiquement référentiel au Maghreb avec un registre fossile riche et varié de grands et petits vertébrés d'affinité tropicale, eurasiennne et endémique ; ii) le gisement a livré une industrie lithique acheuléenne associée à des restes d'*Homo erectus* ; et iii) un matériel fossile stratigraphiquement in situ dans un contexte sédimentaire fluvio-lacustre et un cadre chronologique absolu daté du Chron Matuyama.

Ce travail vise trois objectifs principaux: 1) Explorer la paléobiodiversité du site pléistocène inférieur de Tighennif à travers une étude systématique et une révision complète des petits mammifères, des amphibiens et des reptiles, 2) Contribuer à la connaissance du mode de formation du site de Tighennif grâce à une analyse taphonomique approfondie des microvertébrés et 3) Reconstituer le paléoclimat et le paléoenvironnement dans lesquels les hominidés de Tighennif ont vécu à travers une analyse paléoécologique des grands et micromammifères.

Cette thèse est organisée en trois chapitres principaux qui sont précédés d'une introduction générale. Le premier chapitre est consacré à la présentation du cadre géographique, géologique et historique du gisement de Tighennif. Le deuxième chapitre traite le matériel étudié et les différentes méthodes utilisées. Le troisième chapitre présente les résultats et discussion de l'étude taxonomique, taphonomique, paléoclimatique et paléoenvironnementale. Ces chapitres sont suivis d'une conclusion générale et perspectives d'avenir en présentant d'une part les problèmes non résolus dans cette thèse pour le gisement de Tighennif, et d'autre part en exposant les observations préliminaires des microvertébrés collectés lors du premier échantillonnage sur le gisement du début du Pléistocène inférieur d'Ain Boucherit.

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

CHAPITRE 1

PRÉSENTATION DU SITE

1. Localisation géographique

Le site à hominidés du Pléistocène inférieur de Tighennif (ex. Palikao, ex. Ternifine) est situé dans la wilaya de Mascara dans le Nord-Ouest d'Algérie (figure 1), plus précisément à l'Ouest de la ville de Tighennif à environ 20 km de Mascara à une altitude moyenne de 525 m au-dessus de niveau de la mer.

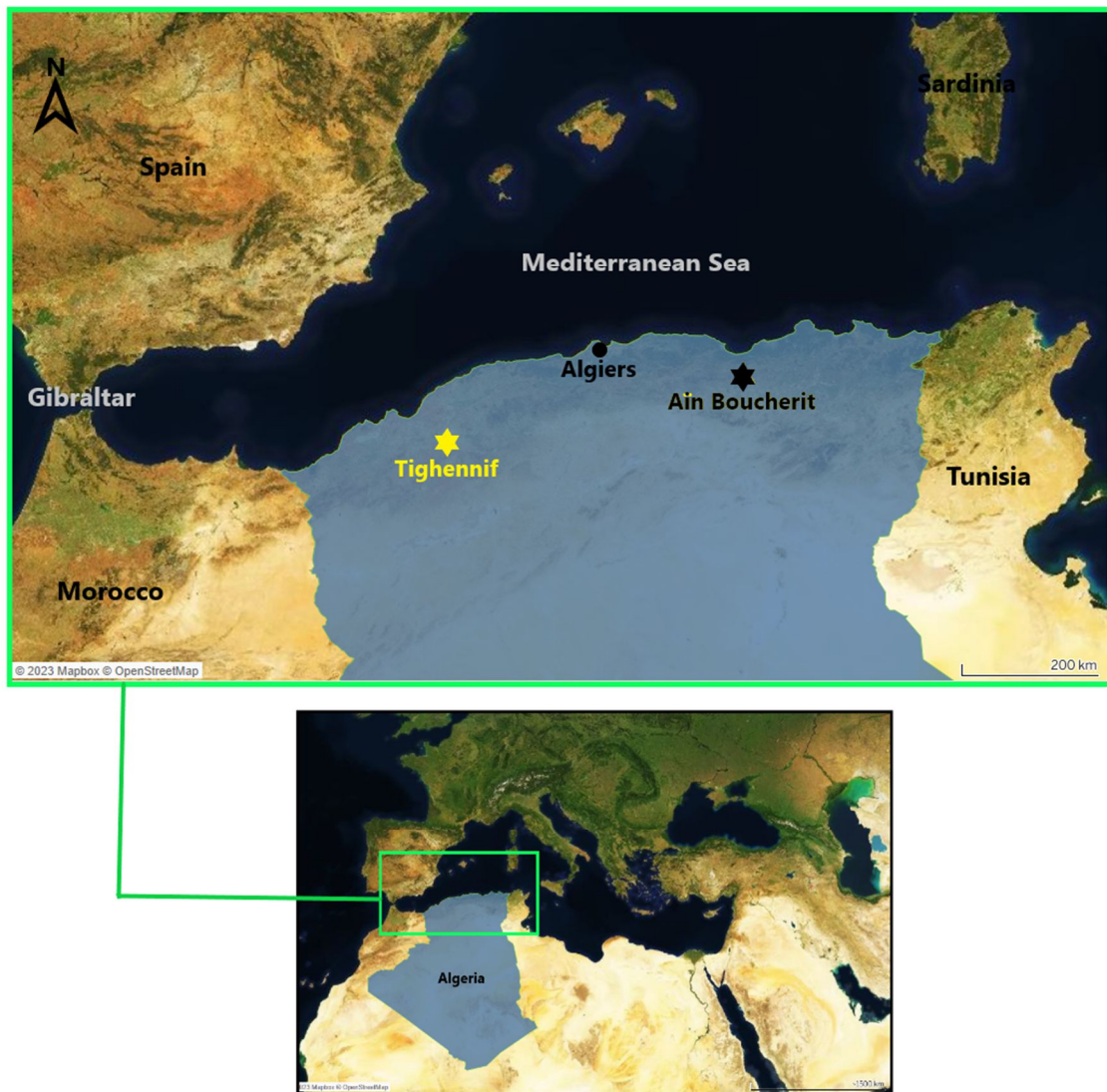


Figure 1: Localisation géographique du gisement de Tighennif (carte élaborée sur Tableau Software).

2. Contexte géologique

Le gisement de Tighennif fait partie de la plaine de Ghriss qui à son tour fait partie du bassin versant de Oued Fekan. C'est une cuvette d'effondrement à topographie plane surplombée par des reliefs de bordure élevés (Bekkoussa *et al.*, 2013, 2017). La plaine est limitée au nord par les monts de Béni Chougrane, au sud par les monts de Saida, à l'Ouest par les monts de Bouhanifia et à l'est par le plateau de Tirenifine (figure 2). Les études entreprises sur la région par Sourisseau (1974) ont permis d'identifier une succession stratigraphique qui se distingue de bas en haut (figure 2) comme suit : des dépôts d'âge Secondaire (Trias, Jurassique, Crétacé), d'âge Tertiaire (Eocène, Oligocène, Miocène, Pliocène), et d'âge Quaternaire dont les dépôts du site de Tighennif d'où est extraite la microfaune qui fait l'objet de ce travail. Durant le Quaternaire se sont constitués des calcaires lacustres surmontés par des argiles rouges dans les parties nord et ouest de la plaine. Une terrasse alluviale de sable accompagnée de graviers centimétriques envahi la région entre Tighennif et Maoussa. Ces formations quaternaires sont actuellement composées principalement de sables limoneux et argileux (Sourisseau, 1974 ; Bekkoussa *et al.*, 2013, 2017). Une nappe plio-quaternaire (variant en moyenne de -6 à -80 mètres de profondeur) s'étend sur toute la plaine (figures 2,3) a été identifiée. Elle est constituée d'alluvions, de calcaires blancs altérés poreux et fissurés, de sables de désagrégation, de grès et de calcaires lacustres. Cette nappe est alimentée par l'infiltration des eaux pluviales au travers de son impluvium (Sourisseau, 1972 ; Bekkoussa *et al.*, 2017).

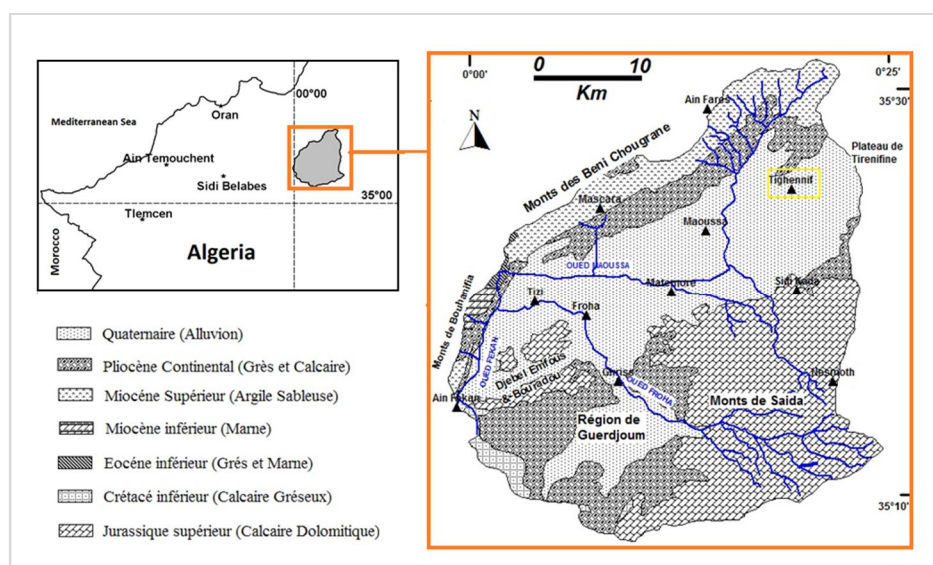


Figure 2: Carte géologique et réseau hydrographique du bassin de la plaine de Ghriss
(modifiée d'après Bekkoussa *et al.*, 2017).

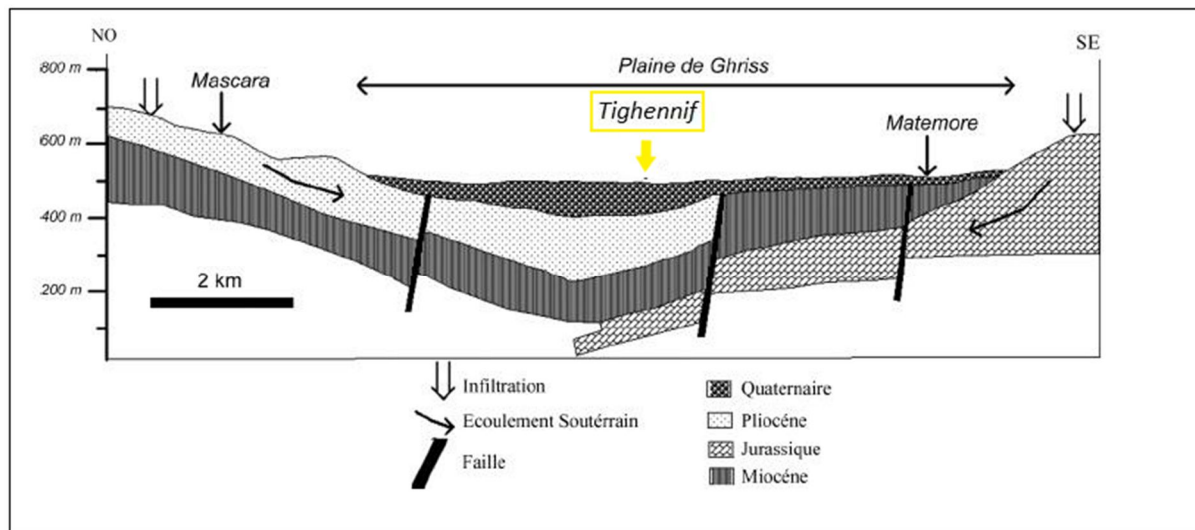


Figure 3 : Profil de la géologie de la plaine de Ghriss (Bekkoussa et al., 2013).

3. Historique des recherches

Le gisement de Tighennif a été découvert suite à la construction du village de Palikao en 1872. Les colons ont exploité la sablière située dans la plaine de Ghriss où ils ont découvert une énorme quantité d'ossements d'animaux accompagnés d'artefacts lithiques. Le site a fait l'objet d'une première mission paléontologique menée par Pomel (1885), suivie de plusieurs autres missions spontanées menées par différents chercheurs. La recherche n'est devenue systématique qu'à partir de l'année 2013 où une équipe pluridisciplinaire réétudie actuellement ce site clé du Pléistocène sous la direction du professeur Mohamed Sahnouni dans le cadre de la modernisation des études préhistoriques en Algérie. De ce fait, nous avons décidé de diviser la partie de l'historique des recherches en deux périodes : la période allant de 1885 jusqu'aux années 1980 et la période des recherches actuelles débuté en 2013.

3.1 Travaux des années 1885-1980

Le premier travail, mené dans le site fut par Pomel en 1885 et de Tommassini en 1886 (Arambourg & Hoffstetter, 1963), a rapporté la présence d'une industrie lithique caractérisée par des « haches chelléennes ». Ces résultats ont été annoncés en 1888 dans le cadre d'un congrès à la communauté scientifique (Arambourg & Hoffstetter, 1963). Le travail de Pallary (1905) confirme la présence de l'industrie lithique de type chelléenne. En 1928, ce même auteur annonce la grande découverte d'une canine du chat à dents de sabre *Homotherium*. Le professeur Arambourg s'intéressa au site et mena une mission paléontologique en 1931 (Arambourg & Hoffstetter, 1963). Lors de cette mission il creusa une tranchée dans la partie nord où il a pu recueillir une quantité importante des restes fauniques et a procédé à des repères stratigraphiques. De 1954 à 1956 Arambourg & Hoffstetter organisèrent trois grandes missions de fouilles paléontologiques où ils ont récolté une quantité considérable de restes archéologiques comprenant des restes fossiles d'animaux de macro et micro-vertébrés, des artefacts lithiques et des restes fossiles humains constitués de deux mandibules complètes, d'une héli-mandibule, d'un os pariétal et des dents isolées (Arambourg, 1954 ; 1955 ; 1956). Ils ont été baptisés sous le nom *Atlanthropus mauritanicus* (figure 4) par Arambourg & Hofstetter (1963), Le Gros Clark (1964) les assigna à *Homo erectus*.

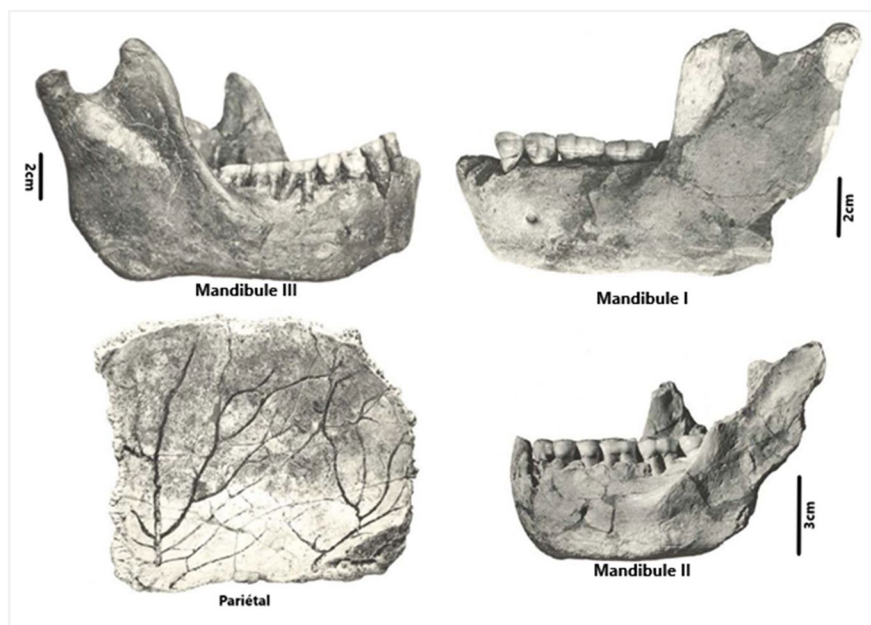


Figure 4 : Les restes des hominidés fossiles de Tighennif
(Modifié d'après Arambourg & Hoffstetter, 1963).

La découverte des restes d'hominidés à Tighennif est très importante car elle a une portée régionale et globale puisque ces hominidés sont les plus anciens jamais trouvés en Afrique du Nord. Vu leur importance dans les études de l'évolution de l'homme, ils ont fait l'objet de plusieurs études descriptives et comparatives par de nombreux paléoanthropologues qui concluent dans leur majorité que les hominidés de Tighennif se caractérisent par un mélange de traits majoritairement primitifs avec quelques caractères dérivés qui le distingue de différentes espèces notamment d'*Homo sapiens* ; *Homo erectus* d'Asie; *Homo ergaster* ; *Homo antecessor* ; d'*Homo Cepranensis* ; *Homo heidelbergensis*; d'*Homo erectus sensu lato* (Arambourg, 1954a-1955; Arambourg & Hoffstetter, 1963 ; Le Gros Clark, 1964 ; Hublin, 2001 ; Bermúdez de Castro et al., 2007 ; Zanolli et al., 2010,2013 ; entre autres.). L'interprétation la plus acceptée actuellement est que l'hominidé de Tighennif représente une variété géographique d'*Homo erectus* d'Afrique du Nord (Sahnouni & Derradji, 2007).

Depuis, les fouilles s'arrêtèrent jusqu' aux années 1982-1983 où une équipe Française dirigée par J.-J. Jaeger du Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie Humaine de l'Université Paris VI. Les travaux ont conclu à la mise à jour de la liste faunique et à un éclaircissement du contexte sédimentaire et la confirmation du schéma stratigraphique élaboré par Arambourg et Hoffstetter (1963) (Geraads et al., 1986). D'un point de vue chronologique, ils ont estimé l'âge du site à 0,7 Ma (Chron de Brunhes) en se basant sur une analyse paléomagnétique et biochronologique. Enfin, ils ont proposé une reconstitution paléo-environnementale basée sur les exigences écologiques de la faune trouvée qui fait du gisement un lac dans un milieu ouvert et aride avec des sources d'eau permanentes. Bien que le gisement soit archéologique, tous les travaux cités ci-dessus sont principalement paléontologiques négligeant totalement le caractère archéologique du site de Tighennif qui est l'accumulation des restes osseux fossiles en association avec des artefacts lithiques en relation avec le comportement des *Homo erectus*.

Les restes osseux et lithiques récoltés durant les anciens travaux de terrains à Tighennif ont fait l'objet de différentes publications (Pomel 1885 ; Pomel 1893 – 1897 ; Balout et al. (1967) ; Tommasini, 1883 ; Arambourg, 1955; Arambourg et Hoffstetter, 1963 ; Arambourg, 1979 ; Djemmali, 1985 ; Geraads, 1981 ; Geraads et al., 1986 ; Tong, 1986-1989; Jaeger, 1988 ; Denys et al, 1984, 1987; Geraads, 2016 ; Pickford, 2020 entre autres).

3.2 Travaux de terrain à partir de 2013

Les anciens travaux de terrain réalisés à Tighennif ne répondent pas aux normes modernes actuelles (Sahnouni et al., 2020). Par conséquent, depuis avril 2013, les travaux de terrain sur le site ont été relancés et dirigés par le Professeur Mohamed Sahnouni dans le but de répondre à de nombreuses questions concernant ce gisement archéologique clé du Paléolithique inférieur nord-africain y compris, l'âge précis des dépôts, la nature de l'association des restes osseux (fauniques et humains) avec l'industrie lithique mode 2, le mode d'accumulation et les processus contribuant à leur formation, la reconstitution des paléoenvironnements à l'aide de nouvelles méthodes et enfin l'exploration de la technologie et des activités de subsistance en relation avec la paléoécologie. Les fouilles archéologiques systématiques sont menées dans un cadre multidisciplinaire intégrant des études géologiques, stratigraphiques, sédimentologiques, géochronologiques, paléontologiques, taphonomiques et archéozoologiques (Sahnouni et al., 2020).

Des extensions de fouilles (figures 5,6) ont été effectuées suite aux résultats des travaux de terrain préliminaires de 2013, en tenant compte de l'emplacement des anciennes fouilles (figure 5). Deux localités ont été sélectionnées pour des fouilles à long terme en raison de leur potentiel d'ossements fossiles associés à l'industrie lithique acheuléenne. Ces localités sont appelées locus A et locus D et sont situées respectivement dans les marges nord et sud du site. Les fouilles sont étendues principalement dans le Locus A (fouilles 2014-2019) en raison de la facilité d'accès pour l'expansion horizontale (figure 5.6), Cependant, Les études stratigraphiques et chronologiques ont été conduites dans les deux Locus. C'est pour cela que la majeure partie du matériel archéologique provient du Locus A. Selon Arambourg et Hoffsteter (1963), les vestiges archéologiques ont été complètement perturbés par le processus de la remontée des eaux artésiennes. En revanche, l'étude stratigraphique et taphonomique indique que les sédiments ont été accumulés principalement par des processus fluvio-lacustres et les restes de la grande faune se sont accumulés *in situ* sans perturbations majeures (Sahnouni, travaux non publiées ; Chelli, 2018).

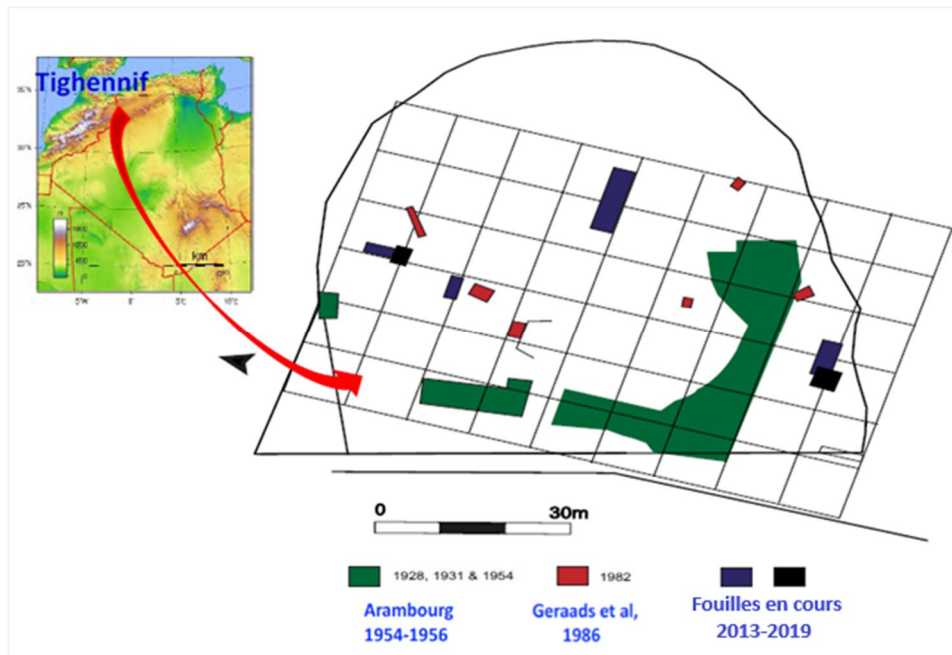


Figure 5: Localisation des travaux de terrain anciens et actuels conduits dans le site de Tighennif (d'après Sahnouni, travaux non publiés).



Figure 6: Différentes vue des fouilles de Tighennif.

5. Contexte stratigraphique

La révision de la stratigraphie du site est également essentielle pour comprendre la formation des différents niveaux et le mode d'accumulation des restes fossiles et artefacts lithiques. Cette tâche est réalisée par le stratigraphe-sédimentologue Salah Abdessadok (MNHN) et le géologue-sédimentologue Alfredo Pérez-González (CENIEH). Ce dernier auteur élabore une séquence stratigraphique synthétique pour chaque locus avec une corrélation entre les dépôts des deux locus (figure 7).

A la base du profil stratigraphique des locus A et D (figure 7) se trouve un dépôt possiblement tertiaire (T), une couche stérile composée d'argile jaune pâle/jaune rougeâtre avec des nodules de carbonate de calcium (de nature lacustre). Suit des dépôts quaternaires qui commencent avec l'unité stratigraphique 1 dans le locus A qui est composé à sa base des sables fins et nodules clastiques, suivi de sables grossiers lamellaires au milieu, et se termine par un dépôt lacustre (overbank) composé de lignes d'oxydation, du sable et de l'argile. Cette unité stratigraphique (US1) est riche en restes fossiles osseux et lithiques. L'unité stratigraphique 2 est composée de sables fins et très fins avec des nodules de carbonate de calcium. Des restes osseux et lithiques ont été répertoriés dans cette US. L'unité stratigraphique 3 se compose d'une zone d'oxydation à la base, ensuite d'une superposition parallèle des sables fins et très fins. L'unité stratigraphique 4 est composée de grès fluvial. Les restes osseux et lithiques dans cette dernière unité stratigraphique sont très rare voir absents. La corrélation entre les deux séquences stratigraphiques des deux locus (figure 7) est très intéressante et en même temps compliquée où on peut distinguer que l'US1 de locus A est absente dans le locus D et l'US0 de locus D est absente dans le locus A, ce phénomène peut être la cause de variations sédimentaires latérales (d'après Sahnouni, pers. comm).

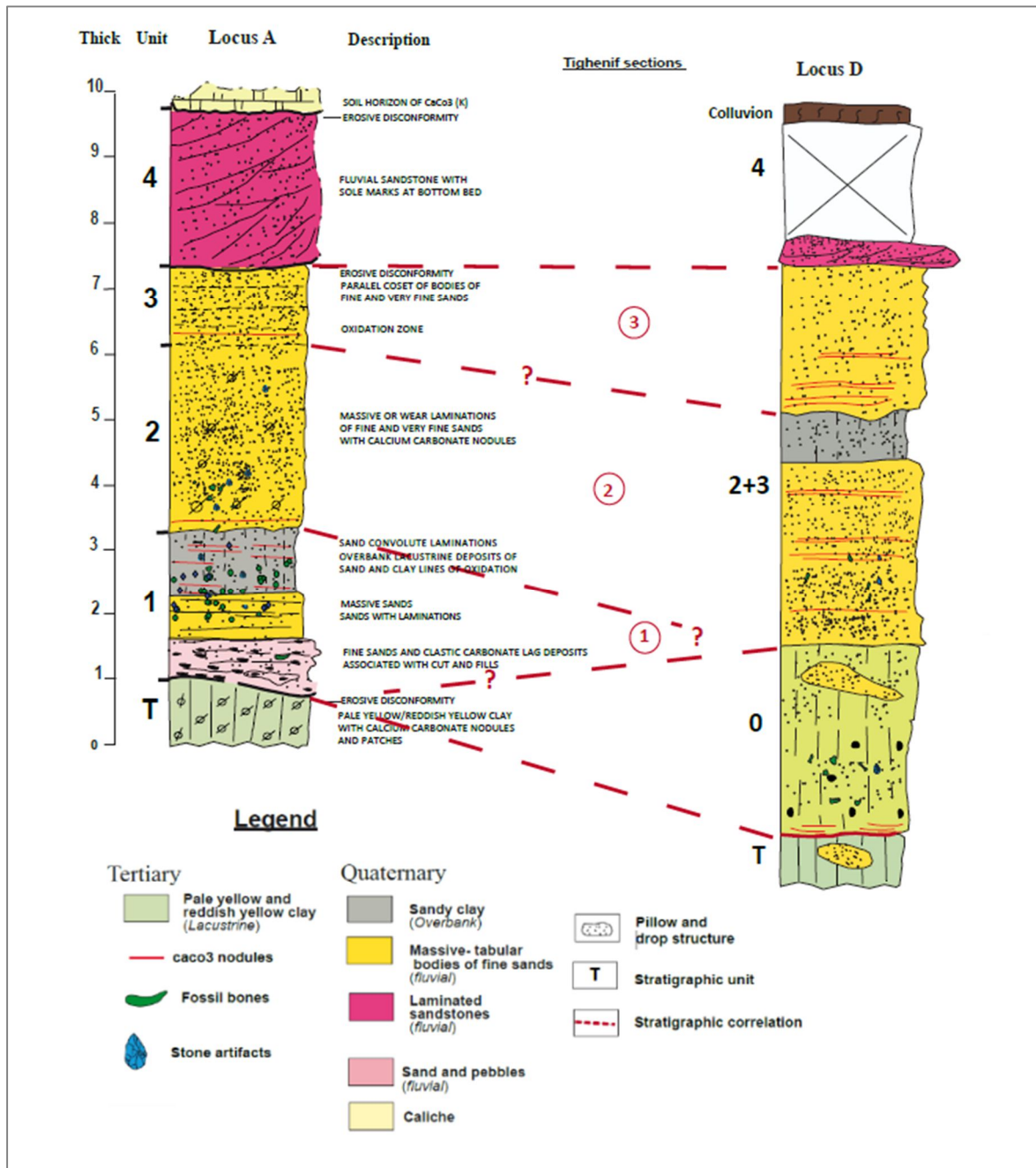


Figure 7: Profils stratigraphiques des locus A et D de Tighennif et leur corrélation latérale (d'après Pérez-González et al., travail en cours).

4. L'âge du site

L'un des principaux objectifs de ces nouveaux travaux entrepris à Tighennif est la datation précise du site, qui a toujours été un problème à résoudre puisque l'âge estimé par Geraads et al. (1986) n'est pas fiable voire douteux car il est basé sur une étude

paléomagnétique de seulement quatre échantillons de la couche d'argile versicolore (équivalente au dépôt tertiaire de la nouvelle stratigraphie) stérile située au-dessous de la couche de sable fossilifère et séparée d'elle par une discordance érosive (voir figure 7). Selon J.M. Parès (in Sahnouni et al., 2020), la procédure de l'étude paléomagnétique décrite par Geraads et al. (1986) est insuffisante car le champ de démagnétisation thermique a été utilisé à une basse température (350C°) ; par conséquent, toute information provenant d'autres minéraux (tels que la magnétite et l'hématite autour de 578C° et 675C° respectivement) au-dessus de cette température est perdue. C'est pourquoi les études chronologiques nouvelles portent non seulement sur le dépôt d'argile versicolore mais aussi sur les dépôts sableux et fossilifères la surmontant atteignant une épaisseur de 8 mètres (figure 7.8). Les nouvelles études comprennent des analyses magnétostratigraphiques et de datations numériques par les techniques de résonance paramagnétique électronique (RPE ou ESR) de l'émail des dents d'herbivores et des grains de sable blanchis et luminescence stimulée optiquement (OSL) dans le but de déterminer les polarités paléomagnétiques des dépôts successifs et, par conséquent, leurs âges relatifs et aussi leur âge absolu (Sahnouni et al., 2020). Les résultats préliminaires révèlent l'apparition de directions d'aimantation inversées qui sont compatibles avec une chronologie du Pléistocène inférieur pour les sédiments. Les résultats RPE et OSL indiquent une cohérence avec l'âge de Matuyama. Tandis que, toutes les dents fossiles prélevées pour datation de combinaison Series Uranium et ESR présentent, malheureusement, des traces de lixiviation de l'uranium, ce qui empêche toute datation ESR ultérieure. Cependant, la datation ESR des grains de quartz optiquement blanchis indique une faible radioactivité des sédiments (entre 150 et 300 $\mu\text{Gy/a}$), ce qui est généralement considéré comme une condition pour garantir des résultats de datation ESR réussis (Sahnouni, travaux non publiés).

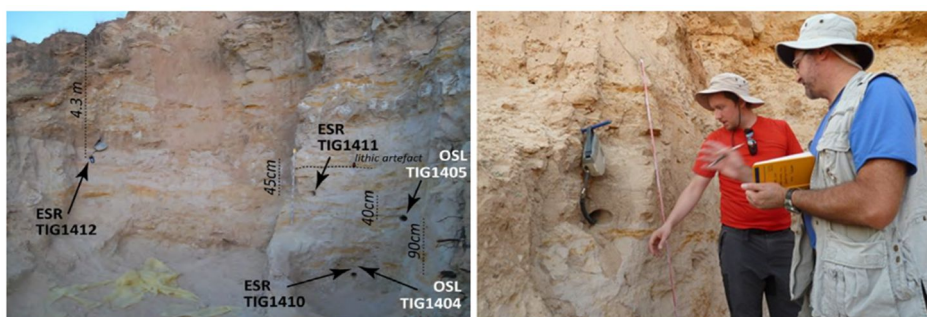


Figure 8: Prélèvement de sédiments à Tighennif pour l'analyse magnétostratigraphique et chronologie absolue par les techniques ESR et OSL. Sur la photo les géochronologues J.M Parès, et M. Duval évaluant les dépôts sableux pour leur prélèvements (d'après Sahnouni, 2018 ; travaux non publiés).

6. Assemblage faunique

Depuis 2013 les études systématiques des restes fossiles de la grande faune de Tighennif (figure 9) sont reprises par le professeur Jan. Van der Made qui a mis à jour la liste faunique suivante.

Carnivora

Canidae

Vulpes cf. rueppelli

Lupulella mohibi

Lycaon magnus

Mustelidae

Mellivora capensis

Poecilictis cf. Lybica

Enhydriactis hoffstetteri

Ursidae

Ursus sp.

Hyaenidae

Hyaena hyaena

Crocuta crocuta

Felidae

Homotherium sp.

Felis silvestris

Lynx/Caracal/Serval

Panthera leo

Primates

Cercopithecidae

Theropithecus oswaldi

Hominidae

Homo erectus mauritanicus

Proboscidea

Elephantidae

Loxodonta atlantica

Artiodactyla

Suidae

Metridiochoerus compactus

Metridiochoerus modestus

Hippopotamidae

Hippopotamus sirensis

Camelidae

Camelus thomasi

Girafidae

Giraffa pomeli

Bovidae

Taurotragus algericus

"Bos?" *bubaloides*

Gazella dracula

Gazella sp.

Kobus sp.

Oryx cf. gazella

Hippotragus cf. gigas

Parmularius ambiguus

Connochaetes taurinus prognus

Caprini gen & sp indet

Perissodactyla

Equidae

Equus mauritanicus

Equus melkiensis

Rhinocerotidae

Ceratotherium mauritanicum

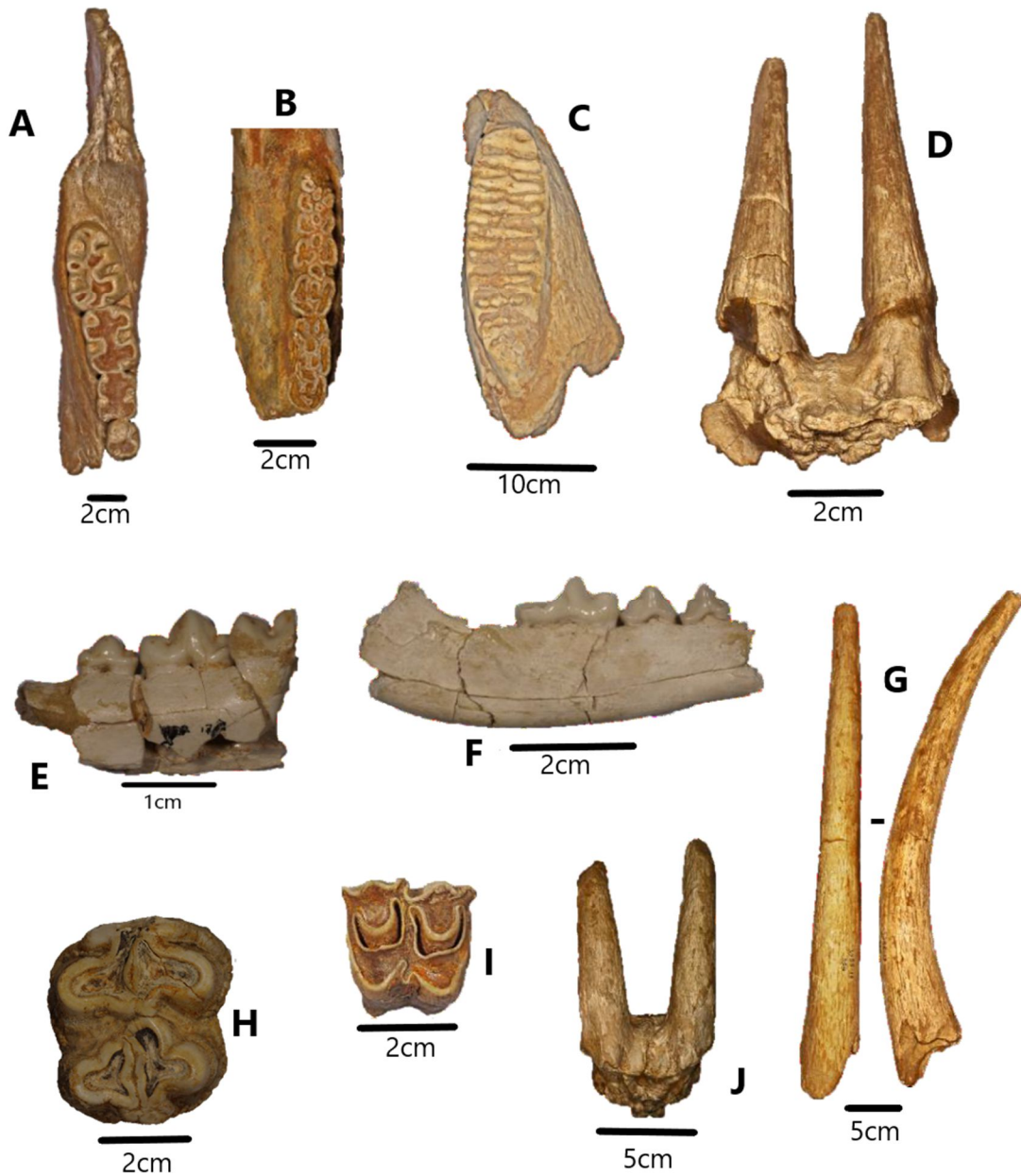


Figure 9: Exemples de restes macrofauniques recueillis à Tighennif A= *Theropithecus oswaldi* (TER1703). B= *Metridiochoerus* (Tigh15AQ27). C= *Loxodonta atlántica* (Tigh14AR2516). D= *Gazella dracula* (MNHN19547137). E= *Panthera leo* (MNHNTer2173). F= *Lupulella mohibi* (MNHN Ter2058). G= *Hippotragus cf. gigas* (MNHN 195513359). H= *Hippopotamus sirensis*. I= *Bos? Bubaloides* (M12s). J= *Gazella* sp. (MNHN 19547282). (D'après Jan. Van der Made, travaux en cours).

Dans le cadre d'une étude phylogénétique, les équidés de Tighennif (figure 10) ont été également révisés par Boulaghraief (2019) qui a pu confirmer l'existence de trois espèces d'équidés : *Equus mauritanicus* Pomel, 1888, *Equus cf. melkiensis* Eisenmann, 2006 et *Equus cf. grevyi* Oustalet, 1882.



Figure 10 : Exemples de restes fossiles d'équidés de Tighennif. R= Rangée dentaire d'*Equus mauritanicus* en vue occlusale. S= Rangée dentaire d'*Equus cf. melkiensis* en vue occlusale (D'après Boulaghraief, 2019).

7.1 Industrie lithique

Les nouvelles fouilles entreprises à Tighennif depuis 2013 ont mis en évidence un assemblage lithique associé aux restes fauniques. D'après Sahnouni (travaux en cours) l'analyse des pièces montre que les artefacts sont frais avec la présence de quelques pièces en grès friable, présence de nucléus et des éléments de débitages. Les artefacts ne représentent pas d'orientation préférentielle indiquant des positions stables sans réarrangement significatif. D'un point de vue technologique, le registre lithique de Tighennif est typiquement de la tradition acheuléenne. L'assemblage est caractérisé (figure 11) par la présence de nucléus, éclats, pièces retouchées, fragments divers, galets bruts, d'artefacts de grand format (LCT), et percuteurs. Les artefacts de grand format (LCT) sont majoritairement en grès et quelques pièces en calcaire, fait sur grands éclats issus de grands nucléus, incluant les bifaces, les hachereaux, les grands racloirs, les grands éclats. Les petits éclats sont nombreux et presque dépourvue de cortex sur la face dorsale avec des enlèvements unidirectionnelle, entrecroisés et bidirectionnelle. Les pièces retouchées comprennent des denticulés, des racloires, des encoches et enfin des grattoirs. La catégorie des fragments inclut les fragments d'éclats, fragments de nucléus et les fragments irréguliers.

Les pièces lithiques recueillies à Tighennif et analysées par Pr Sahnouni renvoient clairement à la tradition acheuléenne, (figure 11) et présentent toutes les caractéristiques technologiques et typologiques d'une intense activité de production d'outils en place comme le montre l'homogénéité de l'assemblage lithique, la présence de débris de taille (<20 mm) en grande quantité, l'état physique frais de l'industrie, la position stable des pièces lithiques (absence d'orientation préférentielle et de pendage prononcé). Toutes ces caractéristiques indiquent que les hominidés de Tighennif produisaient des outils fonctionnels appropriés à la transformation de la viande.

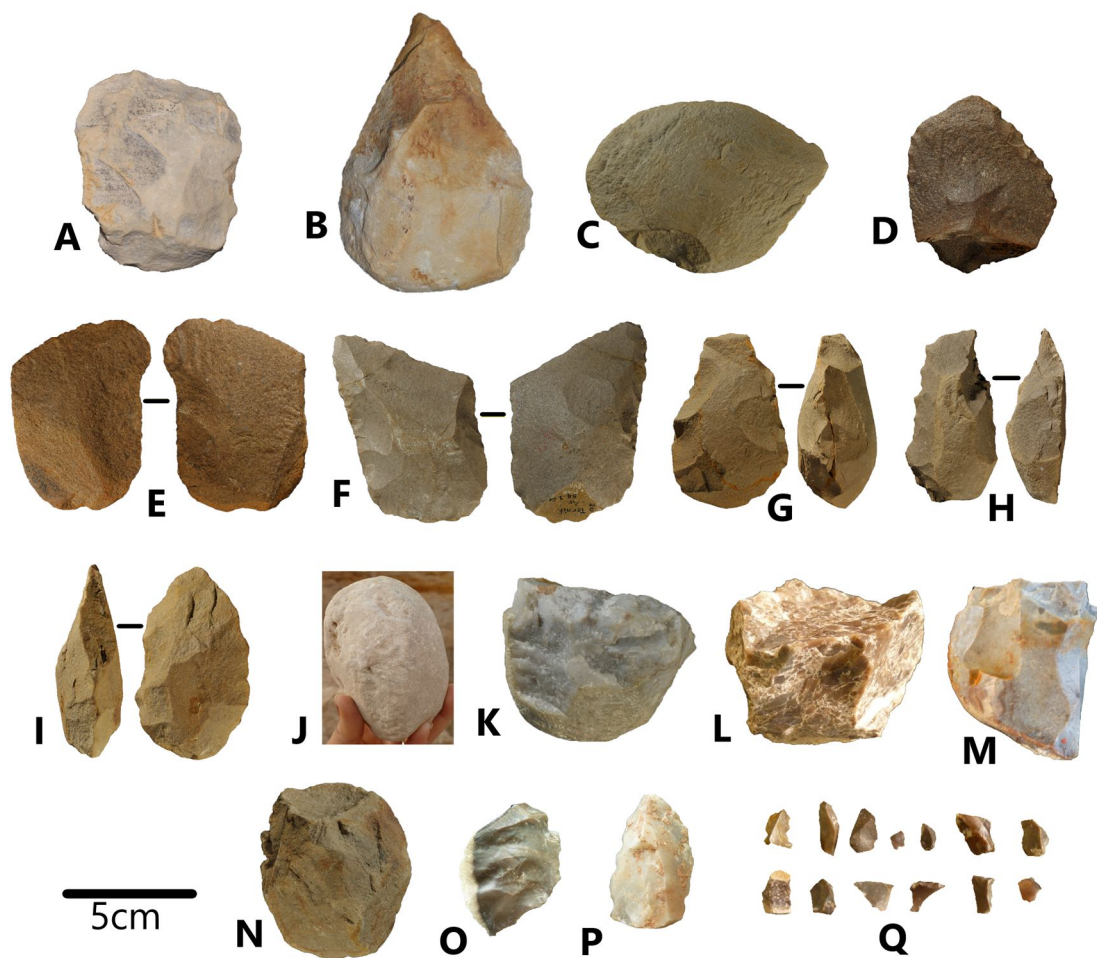


Figure 11: Exemples de l'industrie lithique acheuléenne recueillie à Tighennif. A-D = Grand éclats et éclats retouchés. E= hachereau. F= hachereau sur éclat kombewa. I-K= Bifaces. J= percuteur. K-N= Nucleus. O= éclat en silex. P= denticulé en silex. Q= Petits débris. Echelle= 5cm. (D'après Sahnouni, travaux en cours).

8. Archéozoologie et Taphonomie de la grande faune

L'analyse archéozoologique et Taphonomique des restes fossiles de la grande faune de Tighennif a été conduite par Chelli (2018) dans le cadre d'une thèse de doctorat. L'assemblage analysé est constitué de 1252 pièces osseuses, provenant des fouilles du locus A et D, identifiables anatomiquement et taxonomiquement. La majorité des restes identifiés appartient à la faune de grande taille dont le postcrânién est dominant. L'assemblage se compose de treize familles dominées par les équidés suivis des bovidés, les hippopotamidés, les éléphantidés, les rhinocerotidés, les camélidés et les giraffidés. Les carnivores sont moins fréquents et sont représentés par les canidés, des félidés et des hyénidés. Les primates sont faiblement représentés.

L'étude archéozoologique de cet assemblage a permis d'identifier plusieurs marques de découpes confirmant l'activité de boucherie exercée par les hominidés de Tighennif (figure 13.A) Toutes les traces de découpes identifiées correspondent à des incisions obliques, transversales, et parfois longitudinales. Ces incisions ont été trouvées majoritairement sur les restes d'équidés, suivies par celles sur les ossements d'éléphant, des rhinocéros, d'hippopotames et des bovidés respectivement, suggérant la consommation d'un gibier de grande taille disposant d'une quantité de viande considérable (Chelli, 2018). A côté des traces de découpes, des traces de percussions intentionnelles (figure 13.B) ont été identifiées sur un nombre important de restes osseux d'animaux notamment de grande taille et de taille moyenne. Ces traces sont représentées par des stigmates de percussion sur les éléments fracturés, des éclats et des chutes (cônes). Les traces de percussions sont les résultats de la fracturation anthropique afin d'extraire la moelle médullaire comme matière alimentaire nutritive (Chelli, 2018).

D'après Chelli (2018), l'action anthropique très fréquente indique que l'homme de Tighennif avait un accès primaire au gibier obtenu par la chasse et/ou le charonnage. Cet accès est étayé par les évidences d'activités de subsistance notamment, les traces de découpes, la fracturation d'os pour exploiter la moelle médullaire, l'utilisation de la matière dure animale et l'industrie lithique associée aux restes fauniques. Toutes ces activités suggèrent un degré élevé de control de l'écosystème par l'*Homo erectus* de Tighennif.

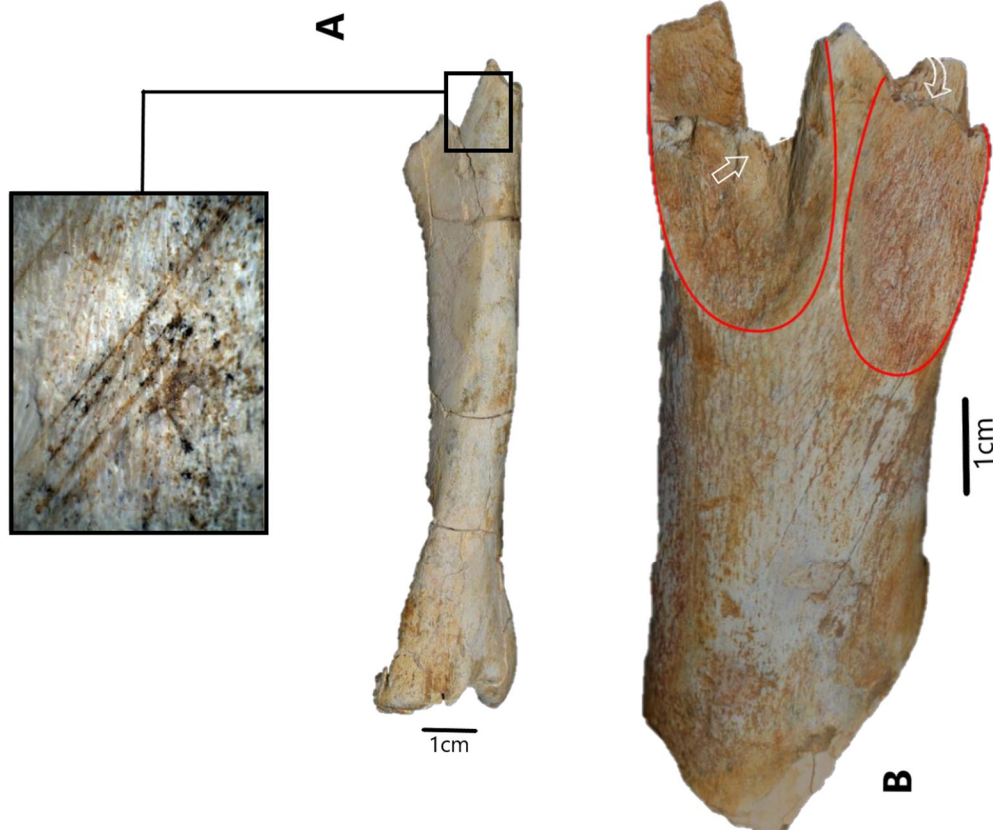


Figure 12: A=Exemple de plusieurs incisions regroupées (décharnement) sur la face latérale d'un tibia gauche d'*Equus* sp. B= Exemple de stigmates de percussion, point d'impact ainsi que des enlèvements intentionnels sur une diaphyse d'un os long (modifié d'après Chelli, 2018).

A côté des modifications anthropiques, des modifications causées par l'action des carnivores ont été documentés sur les restes fossiles analysés, représentés par des morsures, des dépressions et des rainures majoritairement sur les os d'herbivores. D'après Chelli (2018), les modifications causées par les carnivores sont faibles par rapport aux modifications anthropiques ce qui indique un accès secondaire des carnivores aux carcasses d'animaux abandonnés par les hominidés. L'analyse des modifications post-depositionnelles de l'assemblage de la grande faune a montré une bonne conservation des restes osseux, avec des altérations caractéristiques des gisements de plein air en contexte fluviolacustre. L'action de l'eau (énergie faible à modérée) n'a pas causé de perturbations majeures ni d'orientation préférentielle des pièces osseuses dans les deux locus.

Les activités anthropiques à Tighennif ne se limitaient pas à l'industrie lithique mais également à la fabrication d'outils sur matière dure d'origine animale (Denys et al., 1984 ; Geraads et al., 1986 ; Chelli, 2018 ; Sahnouni et al, travaux en cours). Cette pratique a été signalée dans différents sites notamment à Olduvai Gorge (Leakey et Rose, 1994), à Konso (Echassoux, 2012), à Swartkrans en Afrique du Sud (Backwell et d'Errico, 2005). A Tighennif, d'après Sahnouni et al., (travaux en cours) une canine d'hippopotame en ivoire a été taillée (figure 12.J) dans l'objectif probable de fabriquer des artefacts a bords tranchants, tel que un éclat avec bulbe de percussion (figure 12.H). Une autre canine inférieure du même taxon présente un négatif d'enlèvement d'éclat. De plus, dans la même unité stratigraphique, plusieurs fragments en ivoire d'hippopotame (figure 12.I) ont été recueillis, probablement, ils font partie des déchets de débitage de ces canines exploitées pour fabriquer des outils. Cette pratique d'exploitation de la matière première dure animale permet des constatations pertinentes concernant l'évolution cognitive des hominidés de Tighennif.

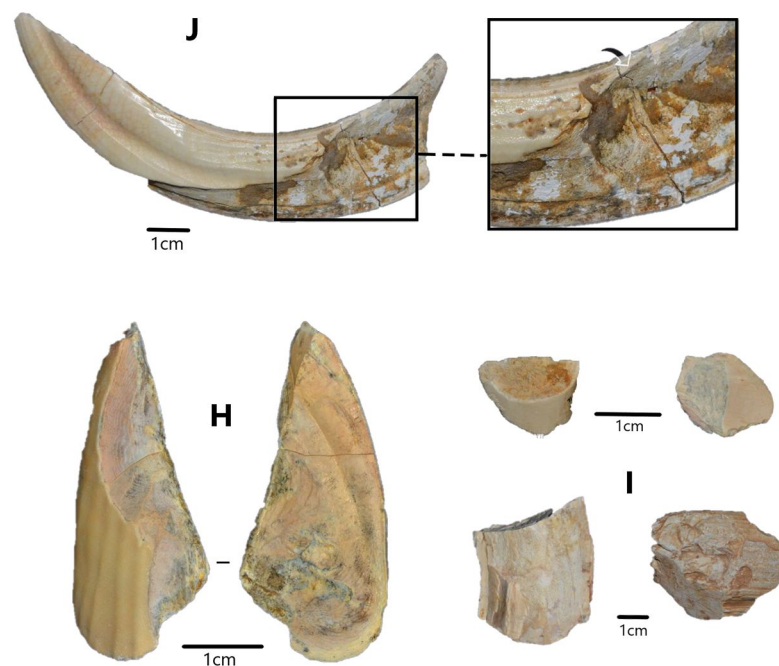


Figure 13 : Exemples d'artefacts sur restes osseux. J= canine inférieure gauche d'*Hippopotamus sirensis*, le zoom montre un négatif d'éclat débité. H= éclat sur une canine/incisive d'*Hippopotamus sirensis*, montrant le bulbe et les négatifs d'enlèvements. I= Fragments de débitage d'ivoire canines/incisives d'*Hippopotamus sirensis* (D'après Sahnouni travaux en cours, modifié).

CHAPITRE 2

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 Matériel

2.1.1 Echantillonnage du matériel fossile

Tous les restes fossiles de microvertébrés étudiés dans ce travail ont été collectés lors des campagnes de fouilles de 2017 et 2018 dans le cadre des nouvelles recherches archéologiques du CNRPAH conduites sous la direction du Professeur M. Sahnouni dans le gisement à hominidés de Tighennif. L'assemblage d'échantillons fossiles de Tighennif est constitué de molaires, d'incisives et d'os postcrâniens de micromammifères, d'amphibiens, reptiles et d'oiseaux, recueillis dans les locus A et D. La plupart des échantillons sont prélevés directement dans les unités stratigraphiques du locus D et le reste dans les dépôts sédimentaires fouillés du locus A. La concentration d'ossements dans les unités stratigraphiques des deux locus est différente dont l'US2 du locus D est la plus riche, c'est la raison pour laquelle un sur-échantillonnage dans cette US a été effectué afin d'obtenir une quantité suffisante de fossiles. Le matériel fossile total de ce travail est de 9107 éléments osseux crâniens et postcrâniens dont 555 spécimens dans le locus A (510 micromammifères, 30 herpétofaune, 15 oiseaux indet) et 8552 dans le locus D (7984 micromammifères, 410 herpétofaune, 158 oiseaux indet).

Nombre de sacs : 1 sac=25kg	Tighennif	Locus	Unités stratigraphiques	concentration en ossements
10	2017	D	US3	pauvre
30	2017	D	US2	riche
11	2017	D	US0	modérément riche
15	2018	A	Entre la brèche et le niveau de fouille	stérile en microfaune
14	2018	A	US3	très pauvre
17	2018	A	US2	très pauvre
08	2018	A	US1	pauvre

Une fois les sédiments collectés, ils sont transférés dans un espace équipé pour le lavage et le tamisage. Le tamisage à l'eau a été réalisé au laboratoire de paléontologie du CNRPAH (CEA, Tlemcen, Algérie) à l'aide de trois tamis superposés de taille de maille décroissante (5 mm, 2 mm et 0,5 mm). Les sédiments de la maille supérieure (5mm) ont été triés sur place après séchage, tandis que les sédiments des mailles inférieures ont été mis dans des sacs après séchage puis étiquetés et transportés au CNRPAH d'Alger pour le tri. Le tri des sédiments a été

effectué à la main à l'aide de pinces à l'œil nu, bien qu'une loupe binoculaire ait parfois été nécessaire (figure 14).

Les restes fossiles récupérés ont été stockés dans des sacs de type mini-grip, étiquetés avec des données précises sur la localisation du site (année, unités stratigraphiques, carré, ou zone de récupération et profondeur). Ensuite, au laboratoire, les échantillons sont placés dans des petites boîtes, bien emballés, puis exportés à l'IPHES -Tarragone pour leurs études avec une autorisation officielle du Ministère algérien de la Culture.



Figure 14 : Processus de l'échantillonnage. A= Extraction des sédiments dans le locus D, directement de la coupe stratigraphique. B= station aménagée pour le tamisage au CEA, Tlemcen. C= Tamisage à l'eau des sédiments. D= séchage des sédiments. E= Triage des sédiments.

2.2.2 Analyse en laboratoire

L'analyse des micromammifères de Tighennif a été réalisée sous la direction du professeur Jordi Agusti au laboratoire de l'Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES). L'identification des restes d'amphibiens et de reptiles a été guidée et vérifiée par le docteur H.A Blain (IPHES). Les techniques utilisées pour réaliser cette étude sont basées sur l'observation microscopique (figure15) et la comparaison avec des atlas squelettiques trouvés dans la littérature, des collections de référence conservées au laboratoire de micropaléontologie de l'IPHES ainsi qu'un matériel de comparaison personnel.



Figure 15: Identification et analyse de la microfaune de Tighennif : en haut, observation et séparation des parties anatomiques sous la loupe binoculaire ; en bas, prise de photos et mesures des molaires à l'aide du logiciel Dino Capture 2.0.

2.2 Méthodes

2.2.1 Identifications taxonomiques

2.2.1.1. Micromammifères

La nomenclature, la description et la détermination des molaires des Gerbilinae sont d'après Tong (1986 ; 1989 ; figures 16, 17,18), Michaux (1971, figure 19) pour les Murinae. En ce qui concerne les Cricitidae nous avons suivi la méthode de Rabeder (1981, figure 20) pour les termes et les plis sinueux (limites émail-dentine) et celle de Tesakov (2004, figure 20) pour les mesures. La nomenclature suivie des Erinaceidae est d'après Mein & Martín Suárez (1993, figure 21) et celle des Soricidae est d'après Reumer (1984, figure 22) et Poitevin (1984) en plus des clés de déterminations et d'autres ouvrages importants que nous avons cités systématiquement dans le texte. En ce qui concerne les lagomorphes (figures 23-24) nous sommes basés principalement sur la méthode de López-Martínez, (1989) et López-Martínez et al., (2017). Pour la répartition géographique actuelle des micromammifères et hépétofaune en Algérie nous avons consulté le site web : La liste rouge des espèces menacées de l'UICN ; <http://www.iucnredlist.org/>.

Les abréviations des nomenclatures utilisées sont les suivantes: m1, m2, et m3 pour les molaires inférieures ; M 1 et M2 pour les molaires supérieures; G = gauche ; D = droite ; NR = nombre de restes identifiés ; NMI = Nombre Minimum d'Individus ; N = nombre de spécimens mesurés ; moy = moyenne ; min= minimum ; max= maximum, L = longueur maximale en vue occlusale; l = largeur maximale en vue occlusale. Toutes les mesures des dents de tous les groupes sont exprimées en millimètres (mm). Mandibule : H (m2) = hauteur du corps mandibulaire sous la m2 en vue linguale. Condyle articulaire : HC = hauteur maximale du condyle en vue postérieure; LFS = longueur de la facette supérieure en vue postérieure ; LFI = longueur de la facette inférieure en vue postérieure. Incisive supérieure : L = longueur maximale en vue labiale (sans la racine) ; LT = longueur du talon en vue labiale ; H = hauteur du talon en vue labiale. M1 et M2 : LB = longueur maximale du côté labial en vue occlusale ; LE = longueur au niveau de l'émargination médiale ; LL = longueur maximale du talon côté lingual en vue occlusale ; IA = largeur antérieure maximale en vue occlusale ; IP = largeur postérieure maximale en vue occlusale. HH-indice= la racine carrée de la somme des hauteurs au carré des voies dentinaires de l'hypoconide et de l'hypoconulide des molaires inférieures ($HH = \sqrt{Hsd^2} + \sqrt{Hsld^2}$) ; PA-indice=la racine carrée de la somme des hauteurs au carré des voies dentinaires du protocône et de l'antéroconide des molaires supérieures ($PA = \sqrt{Prs^2} + \sqrt{As^2}$) ; ASD= antérosinuid, HSD = hyposinuid, HSLD= hyposinulid, DS= distosinus, AS= anterosinus, ASL= antérosinulus, PRS= protosinus. SE= standard erreur, σ = écart type, CV= Coefficient de Variation.

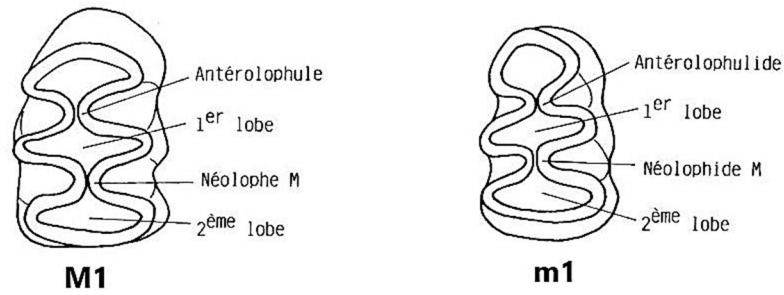


Figure 16: Nomenclature dentaire des Gerbillinae avec un Néolophe et Néolophide **M** (M=médiane); à gauche une première molaire supérieur gauche, à droite une première molaire inférieure gauche (d'après Tong, 1989).



Figure 17: les molaires supérieures et inférieures de *Mascaramys medius* avec le nombre et la position des racines (modifié d'après Tong, 1986).

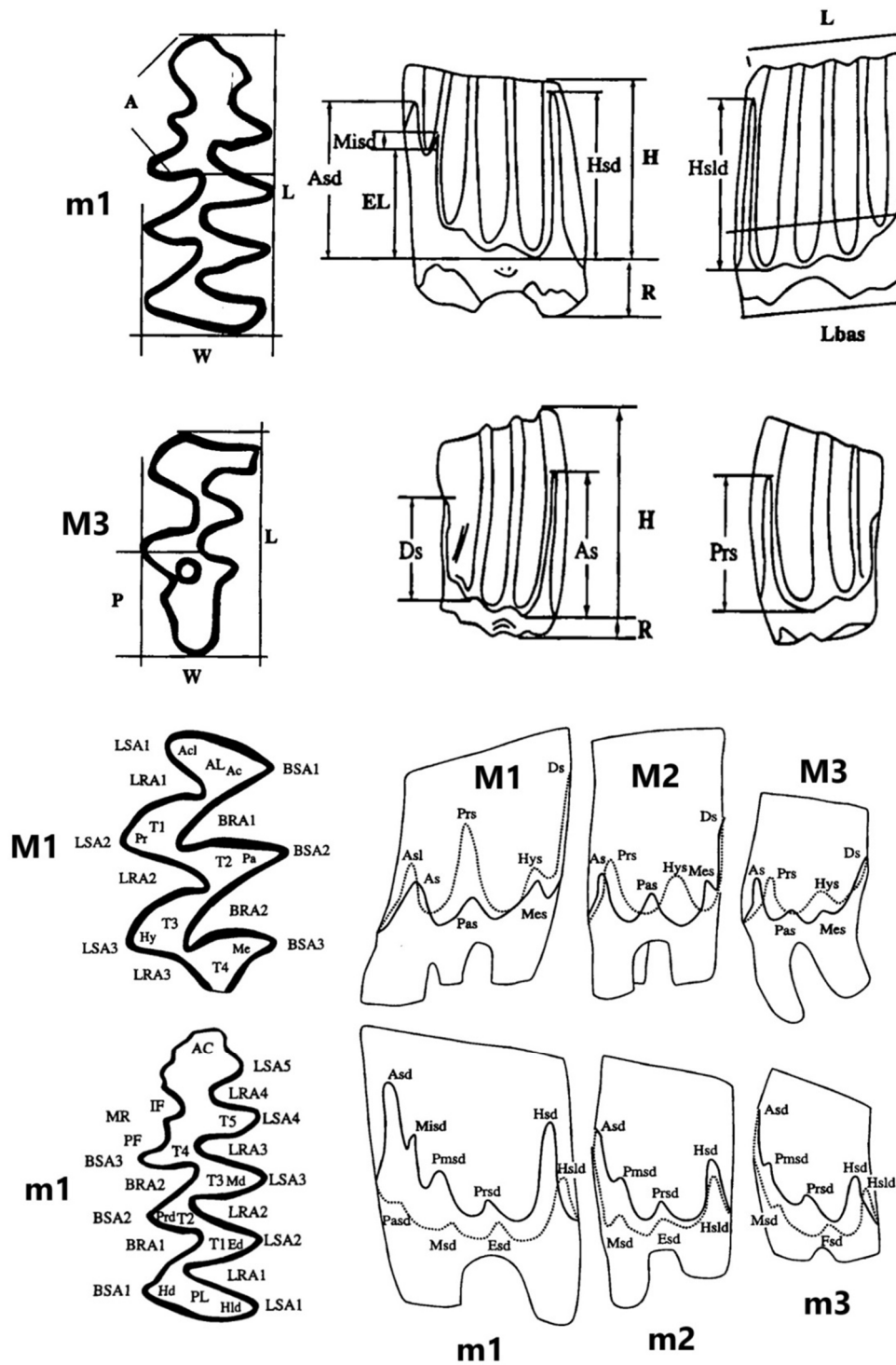


Figure 20: Nomenclature des campagnols. Les mesures sont d'après Tesakov (2004), la terminologie (plis qui sépare l'émail de la dentine) est d'après Rabeder (1981).

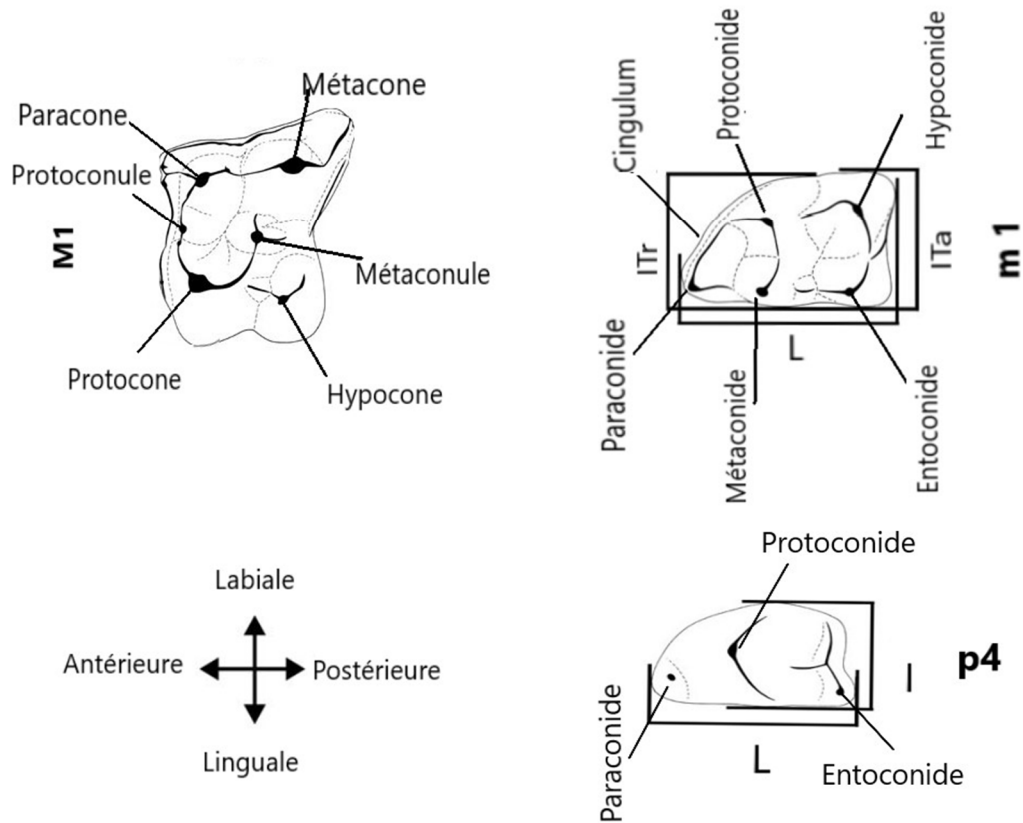


Figure 21 : Nomenclature dentaire des Erinaceidae ; en haut à droite la première molaire inférieure; à gauche la première molaire supérieure ; en bas la quatrième prémolaire inférieure en vue occlusale. (modifié d’après Klietmann et al., 2014). La terminologie et mesures des dents des Erinaceidae sont selon Mein & Martín Suárez (1993). Les dessins sont modifiés de Klietmann et al. (2014).

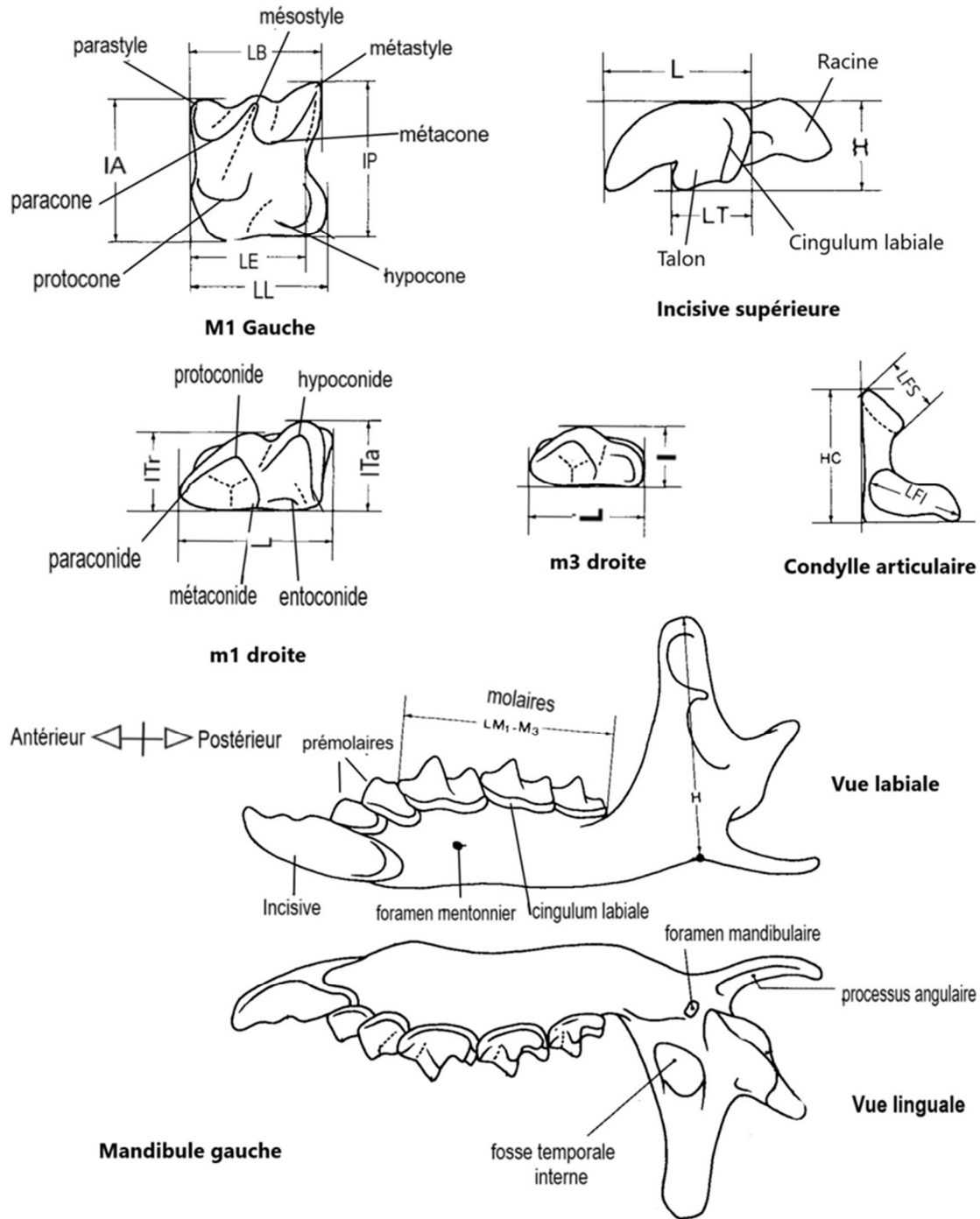


Figure 22: Nomenclature des Soricidae (modifiée d'après Reumer, 1984).

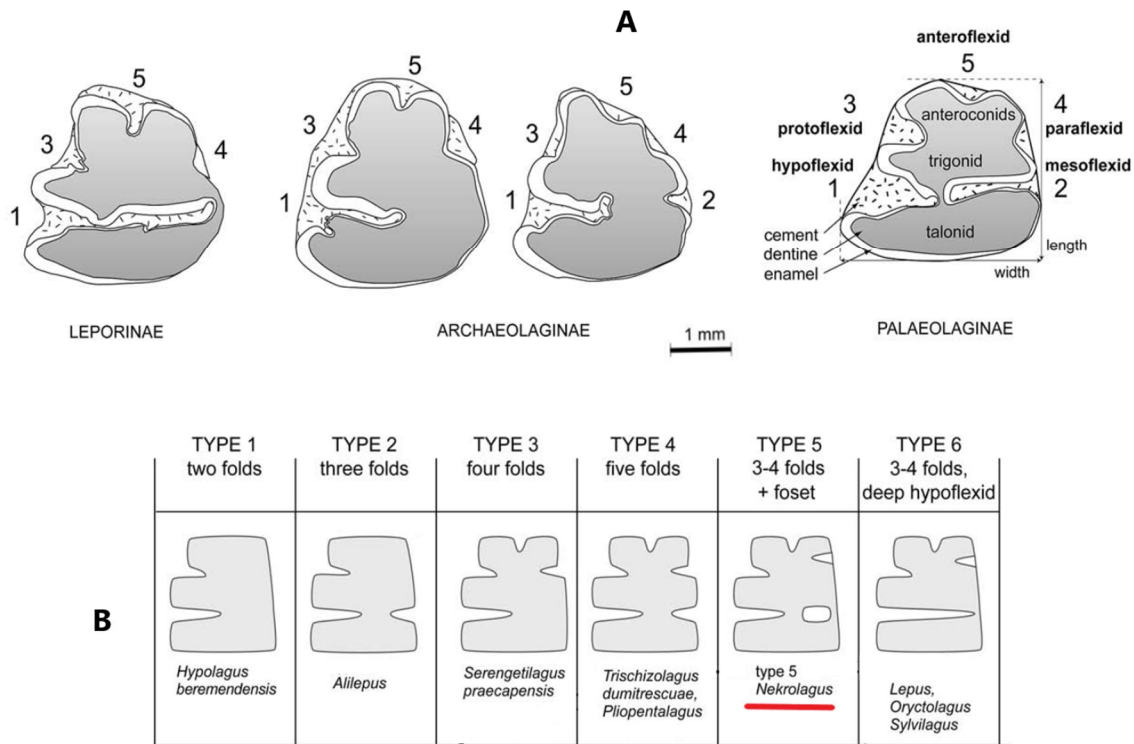


Figure 23: A = Nomenclature dentaire et formes des p3 dans les trois sous-familles de Leporidae ; Palaeolaginae, Archaeolaginae et Leporinae. B = Graphique montrant les formes schématiques des p3 de certaines espèces de léporidés, enregistrés tout au long de la transition Mio-Pliocène (Modifié d'après López-Martínez *et al.*, 2007).

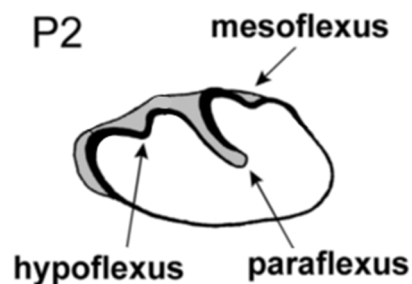


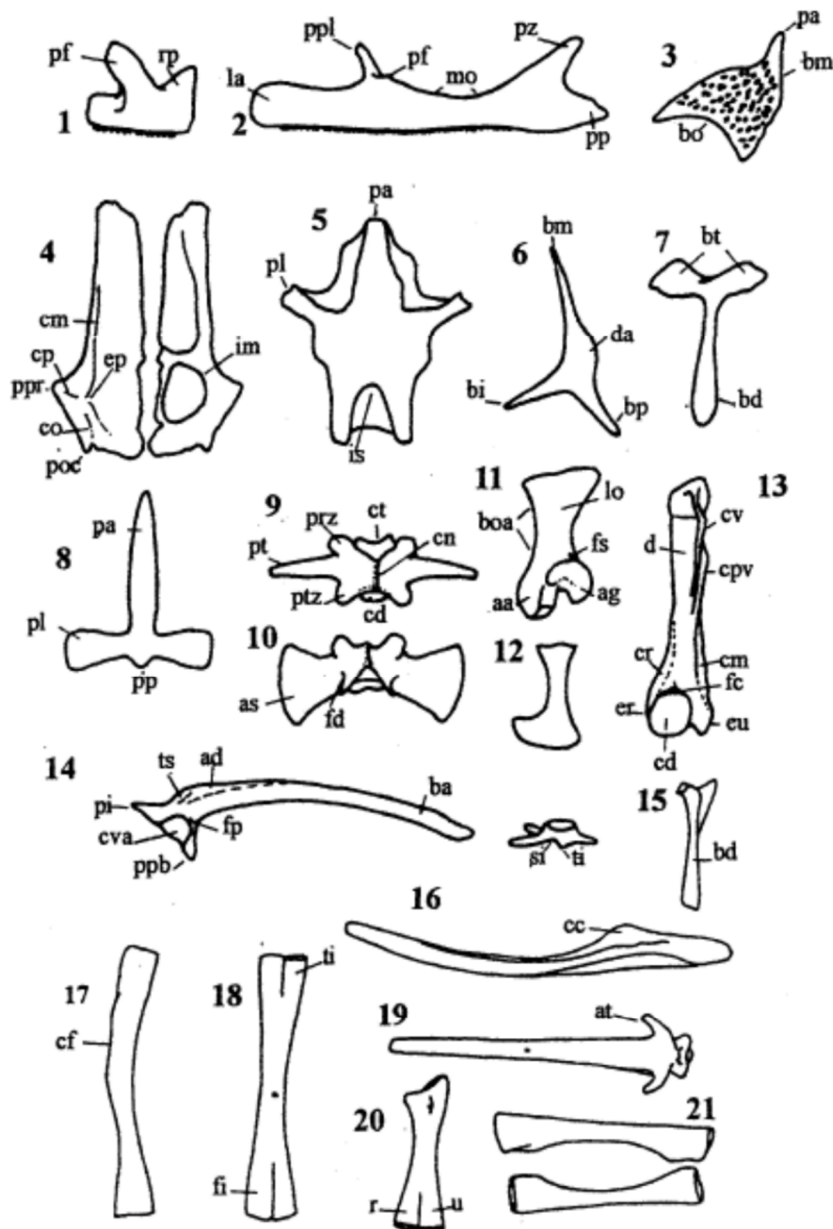
Figure 24: Terminologie, morphologie, et position des structures de l'émail dentaire des P2 de léporidés (modifiées d'après Stanislav Cermak *et al.*, 2015).

2.2.1.2 Herpétofaune

La nomenclature et la diagnose externe de restes de l'herpétofaune ainsi que les déterminations et les descriptions ostéologiques sont basées sur les clefs de détermination et les travaux de Bons & Geniez (1996), Schleich *et al.*, (1996), Frost (2009), Uetz & Hallermann (2010), Rage (1984), Bailon (1999 et 2000), Bailon & Aouraghe (2002), Bailon & Hossini (1990), Schleich *et al.*, (1996), Blain (2005) et Hossini (2000, 2001). D'autres ouvrages nous ont aussi été d'une grande utilité dans l'utilisation de la nomenclature que nous avons cités au fur et à mesure de leur mention dans le texte.

Pour une comparaison directe des caractères propres à ces groupes, nous avons pu consulter des spécimens actuels provenant de la collection de comparaison du laboratoire de micropaléontologie de Instituto Catalán de Paleología Humana y Evolución Social (IPHES) à Tarragona et des spécimens actuels, que nous avons récolté nous-même depuis 2016 dans différentes régions nord d'Algérie dans le but de construire une collection de comparaison pour le laboratoire paléontologie de CNRPAH d'Alger. De plus, nous avons effectué des comparaisons avec des dessins du Dr Blain réalisés lors de missions d'étude dans différents musées et en particulier à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Bruxelles, Belgique). Après l'identification préliminaire du matériel fossile, une révision des identifications a été faite à l'IPHES avec Dr Blain.

Pour la distribution géographique actuelle des amphibiens et squamates de l'Algérie nous avons consulté le site web : The IUCN redList of threatened species;
<http://www.iucnredlist.org/>



Nomenclature ostéologique des principaux éléments squelettiques d'anoures 1 : Prémaxillaire : pf = processus frontal ; rp = région palatine. 2 : Maxillaire : la = lame antérieure ; mo = marge orbitaire ; pf = processus frontal ; pp = processus postérieur ; ppl = processus palatin ; pz = processus zygomatique. 3 : Nasal : bm = bord médial ; bo = bord orbitaire ; pa = processus antérieur. 4 : Frontopariétal : co = crête occipitale ; cm = crête médiale ; cp = crête pariétale ; ep = éminence pariétale ; im = impression endocrânienne de la région mésencéphalique ; poc = processus occipital ; ppr = processus prootique. 5 : Sphénoïde : is = *incisura semielliptica* ; pa = processus antérieur ; pl = processus latéral. 6 : Ptérygoïde : bi = branche interne ; bm = branche maxillaire ; bp = branche postérieure ; da = dilatation alaire. 7 : Squamosal : bd = branche descendante ; bt = branche transverse. 8 : Parasphénoïde : pa = processus antérieur ; pl = processus latéral ; pp = processus postérieur. 9 : vertèbre dorsale : cd = condyle ; cn = crête neurale ; ct = cotyle ; prz = prézygapophyse ; pt = processus transverse ; ptz = postzygapophyse. 10 : Vertèbre sacrée : as = apophyse sacrée ; fd = fosse dorsale. 11 : Scapula : aa = apophyse acromiale ; ag = apophyse glénoïde ; boa = bord antérieur ; fs = fosse supraglénoïdale ; lo = lame osseuse. 12 : Coracoïde. 13 : Humérus : cd = condyle ; cm = crête mésiale ; cpv = crête paraventrals ; cr = crête radiale ; cv = crête ventrale ; d = diaphyse ; er = épicondyle radial ; eu = épicondyle ulnaire ; fc = fosse cubitale. 14 : Ilium : ad = aile dorsale ; ba = branche antérieure ; cva = cavité acétabulaire ; fp = fosse préacétabulaire ; pi = processus ischien ; ppb = processus pubien ; si = sillon interiliaque ; ti = tubercule interiliaque ; ts = tubérosité supérieure. 15 : Clavicule : bd = branche descendante. 16 : Angulaire s.l. : cc = crête coronoïde. 17 : Fémur : cf = crête fémorale. 18 : Tibio-fibula : fi = fibula et ti = tibia. 19 : Urostyle : at = apophyse transverse. 20 : Radio-ulna : r = radio et u = ulna. 21 : Os du tarse. (Bailon, 1999).

Figure 25: Nomenclature des anoures (d'après Bailon, 1999).

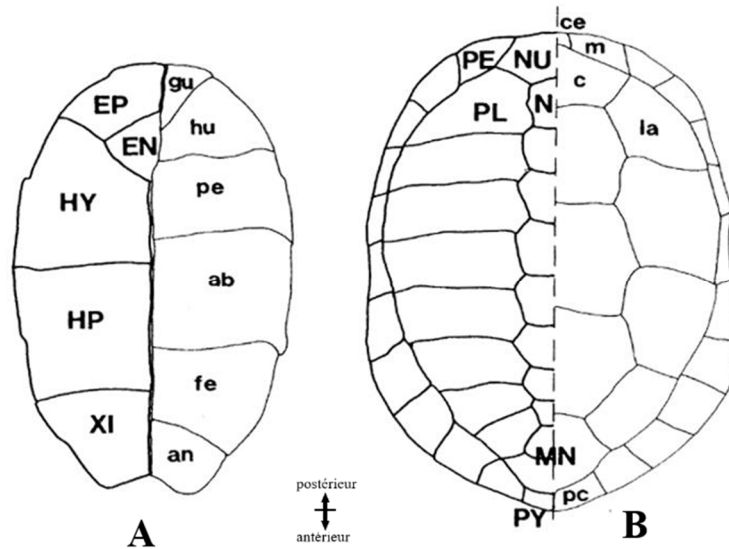


Figure 26: Nomenclature des plaques de chéloniens : en lettres majuscules les parties osseuses, en lettres minuscules les parties cornées : A = plastron ; EP=épiplastron, EN=entoplastron, HY=hyoplastron, HP=hypoplastron, XI=xiphiplastron, gu=gulare, hu=humérale, pe=pectorale, ab=abdominale, fe= fémorale, an=anale. B= carapace ; NU=nuchale, N=neurale, PE=périphérique, PL=pleurale, MN=métaneurale, PY=pygale, ce=cervicale, c=centrale, la=latérale, pc=postcentrale, m=marginale. (d'après Schleich et al., 1996).

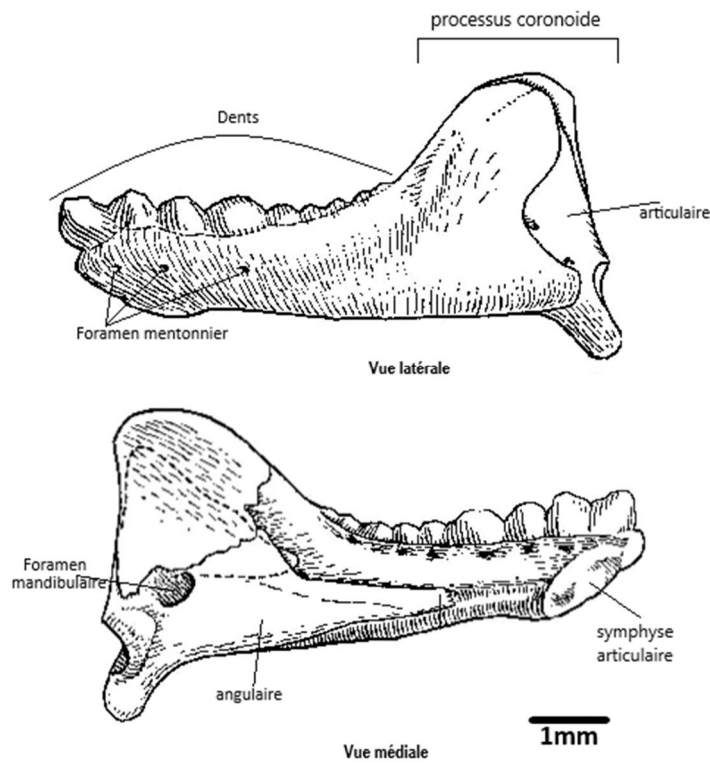


Figure 27: Dentaire de *Trogonophis wiegmanni* (modifié d'après Gans & Montero, 2008).

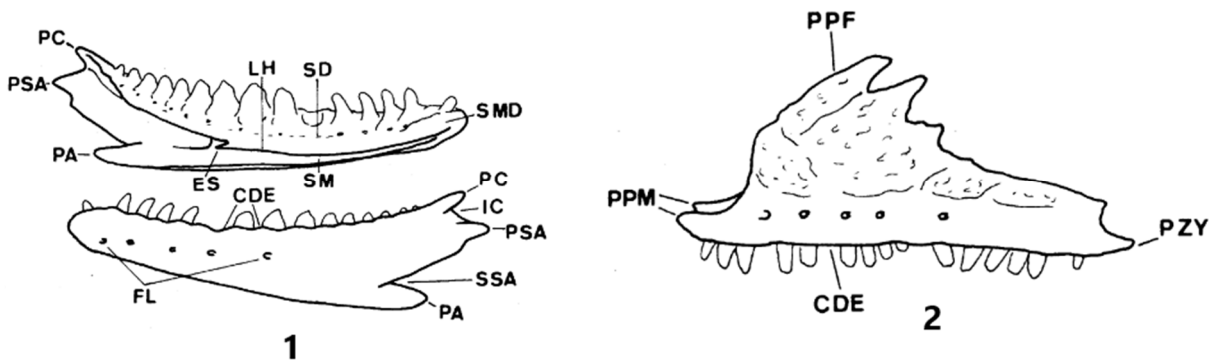


Figure 28: Nomenclature ostéologique dentaire et maxillaire de sauriens : **1**= dentaire gauche, CDE= crête dentaire, ES= épine spléniale, FL= foramens labiaux, IC= incisure coronoïde, LH= lame horizontale, PA= processus angulaire, PC= processus coronoïde, PSA= processus supra-angulaire, SD= sillon dentaire, SM= sillon/canal de Meckel, SMD= symphyse mandibulaire, SSA= sinus supra-angulaire. **2** = maxillaire, CDE=crête dentaire, PPF=processus préfrontal, PPM=processus prémaxillaire, PZY=processus zygomatique (d'après Bailon 1991 ; Schleich et al., 1996).

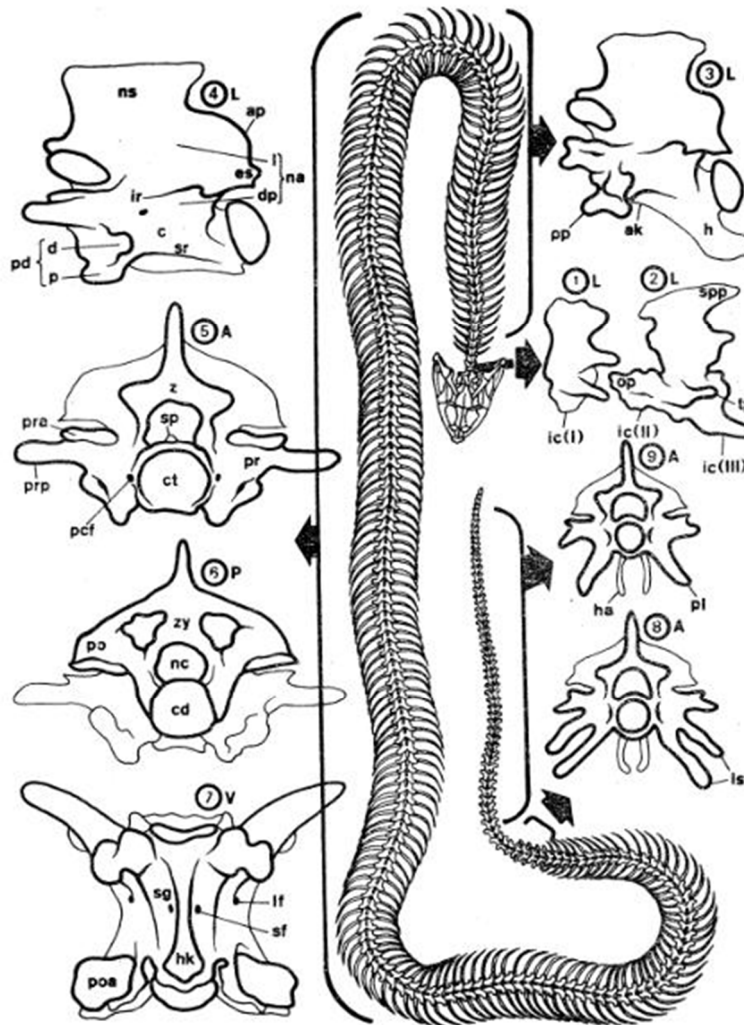


Figure 29 : Nomenclature ostéologique de serpents : 1 = atlas, ic (I)=intercentrum I ; 2 = axis, ic (II), ic (III)=intercentrum II et III, op=processus odontoïde, spp=processus spinal, tp=processus transverse de l'atlas (pleurapophyse) ; 3 = vertèbre cervicale, ak=déclinaison antérieure, h=hypapophyse,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

2.2.2 Analyse taphonomique

La taphonomie est une discipline scientifique qui étudie les lois de l'enfouissement et les différents phénomènes agissant sur les restes fossiles post-mortem, dans le but d'interpréter et de reconstituer les événements passés (Efremov, 1940). Pour conduire une étude taphonomique des petits vertébrés, on peut distinguer deux grandes étapes de fossilisation de ces restes osseux. La première étape est la phase de prédation et la deuxième étape est la phase de l'enfouissement (Laroulandie et al, 2011). Les collections comparatives " restes osseux actuels provenant de pelotes de rapaces et/ou de fèces de petits carnivores " aident énormément à comprendre les différentes altérations et modifications observées sur les assemblages fossiles (Andrews, 1990 ; Denys et al, 1995, 1997).

Selon Andrews, (1990), Lyman (1994) les événements qui peuvent causer la mort de petits vertébrés dans un site donné sont variés et peuvent être naturels ou prédation. Dans le cas d'une mort naturelle de ces petits animaux, la quantité de restes osseux est faible mais les éléments du squelette sont généralement intacts et connectés (Andrews, 1990 ; Stoetzel, 2009). Dans le cas d'une mort par prédation, les restes osseux sont considérables et très abondants mais souvent fragmentés et/ou altérés (Andrews, 1990 ; Denys, 1985). L'étude de ces restes osseux peut nous aider à identifier le prédateur accumulateur, son régime alimentaire, ses habitudes de chasse, etc. Toutes ces données nous aideront à construire une interprétation du paysage et de l'environnement du passé au sein et autour d'un gisement où sont récoltés les restes fossiles.

Les petits vertébrés déposés sur le sol soit par mort naturelle soit par prédation subissent des modifications de surface importantes. Après leur enfouissement dans le sol, ces restes subiront d'autres modifications plus importantes et durables telles que la corrosion chimique, l'oxydation etc. L'étude de ces altérations, associée à des travaux expérimentaux, peut nous aider à reconstituer l'histoire taphonomique et les processus responsables de l'accumulation d'un assemblage osseux dans un gisement donné (Voorhies, 1974 ; Dodson & Wexlar, 1979 ; Denys, 1985 ; Denys et al., 1987 ; Fernandez-Jalvo & Andrews, 1992 ; Lyman, 1994 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel et al., 2011).

2.2.2.1 Altérations produites par prédation

Pour l'analyse et la description de ces altérations, nous nous sommes principalement basés sur les études et travaux expérimentaux de plusieurs auteurs notamment Voorhies (1969, 1974), Dodson and Wexlar (1979), Andrews and Evans (1983), Andrews (1990), Denys (1986), Denys et al. (1987), Fernandez-Jalvo and Andrews (1992), Fernández-Jalvo (1992, 1995, 1996; 1999), Dauphin et al. (2003), Stoetzel (2009), Stoetzel et al. (2011), Fernández-Jalvo et al. (2016), ainsi que d'autres auteurs d'ouvrages cités systématiquement dans le texte.

2.2.2.1.1 La représentation squelettique

Les trois groupes de prédateurs (rapaces nocturnes, rapaces diurnes et petits mammifères carnivores) sont biologiquement et comportementalement différents, de sorte que les restes crâniens et postcrâniens de leurs proies sont représentés différemment. Par conséquent, l'analyse de la représentation squelettique (tableau1 ; figure 30) de ces restes nous donne des informations importantes sur le consommateur le plus probable. L'un des indices les plus utilisés pour calculer le pourcentage de représentation squelettique est la formule suivante de Dodson et Wexlar (1979) :

$$PR = [F_{obs} / (F_{th} * NMI)] * 100$$

PR = Pourcentage de Représentation de chaque élément squelettique.

F_{obs} Fréquence observée = nombre de chaque élément squelettique présent.

F_{th} Fréquence théorique = nombre théorique de chaque élément squelettique dans un individu.

NMI = Nombre Minimum d'Individus, calculé à partir de l'élément osseux le plus abondant.

	Prédateurs	Catégories
70-80%	<i>Tyto alba, Asio Otus, Asio flammeus, Nyctea scandiaca, Bubo lacteus</i>	1
60-70%	<i>Bubo bubo, Bubo africanus</i>	2
30-60%	<i>Strix aluco, Athene noctua</i>	3
20-40%	<i>Falco tinnunculus, Falco peregrinus</i>	4
≤20%	Carnivores	5

Tableau 1 : Classement des prédateurs dans les différentes catégories selon la gamme moyenne de la représentation d'éléments squelettiques (d'après Andrews, 1990, Fernández-Jalvo, 1992 ; résumé par Bennàsar, 2010).

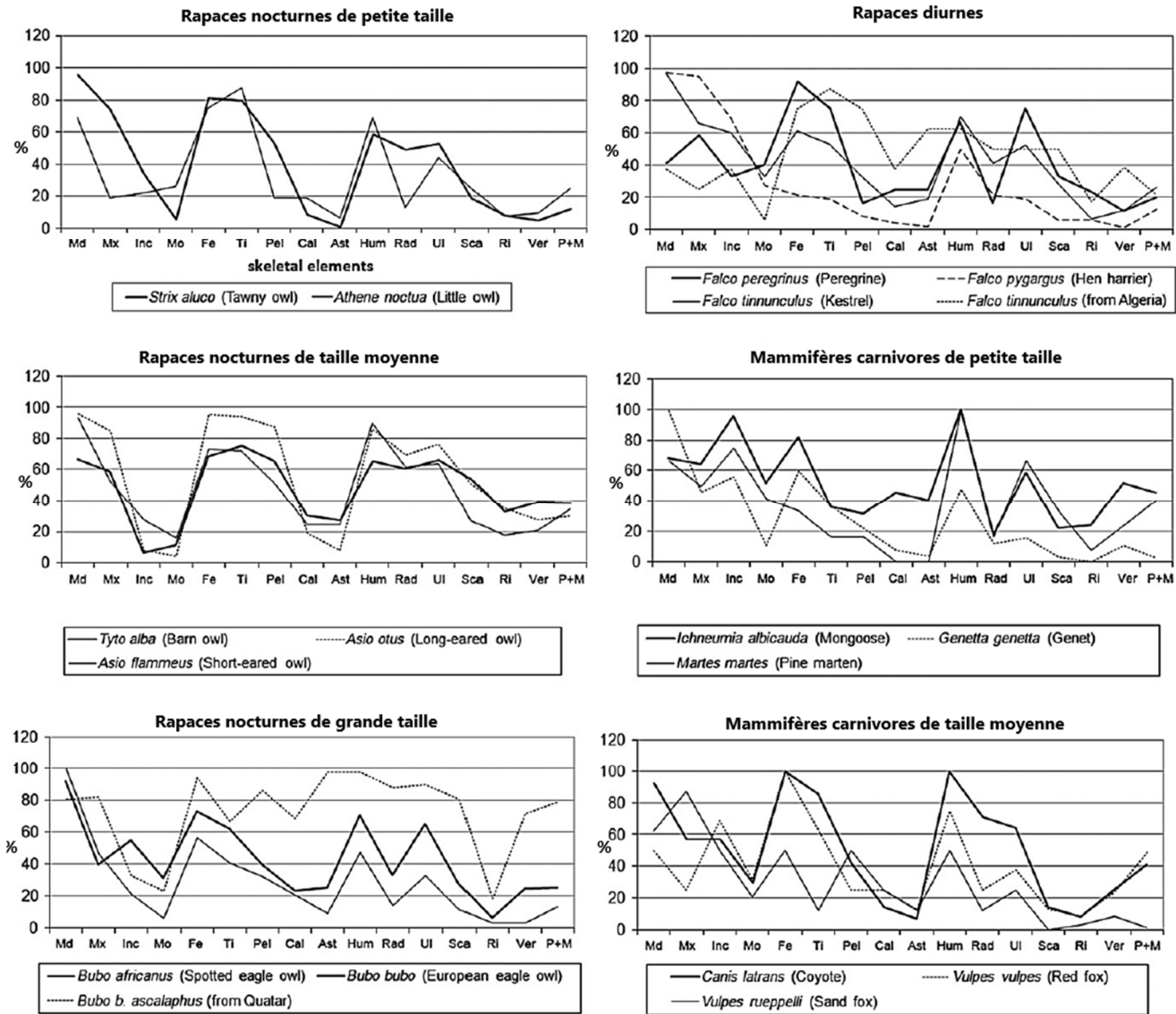


Figure 30 : Profils des pourcentages de la représentation anatomique des éléments squelettiques des petits mammifères de différents prédateurs (d’après Andrews, 1990 et Denys & Mahboubi, 1992 ; modifié de Stoetzel *et al.*, 2011).

Les rapaces nocturnes sont actifs la nuit et au crépuscule mais certaines espèces sont actives aussi durant la journée comme le cas d’*Athen noctua* (Andrews, 1990). Les rapaces de type grand-duc sont caractérisés par un degré de fragmentation généralement faible (car ils avalent leurs proies entières sauf quand la proie est plus grande que leurs propre taille) et par un degré de digestion majoritairement modéré mais parfois fort ou extrême selon le degré de la faim et l’âge de l’individu (Andrews, 1990 ; Stoetzel *et al.*, 2011). Dans le cas d’*Athen noctua* et *strix alcuno* le degré de la fragmentation est important et les grades de digestions sont majoritairement fort.

Les rapaces diurnes sont actifs pendant la journée et au crépuscule, ils se caractérisent par un degré intense de fragmentation (car ils décapitent les proies en amas et évitent de les avaler en une seule fois, sauf s'il s'agit de très petites proies), par un degré de digestion fort à extrême (Andrews, 1990) et par un profil de représentation faible (figure 30).

Les petits mammifères carnivores tels que les canidés et les mustélidés sont généralement des prédateurs nocturnes. Ils se caractérisent par un degré intense de fragmentation (car ils mâchent la proie avant de l'ingérer), par un degré généralement extrême de digestion (Andrews & Evans, 1983 ; Andrews, 1990), et par un profil de représentation faible (figure 30).

2.2.2.1.2 Proportion des éléments squelettiques

Il existe plusieurs indices pour calculer les proportions entre les éléments du squelette, qui permettent de tirer des conclusions sur la représentation préférentielle de certains éléments postcrâniens par rapport aux éléments crâniens (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo, 1992 ; Fernandez-Jalvo et Andrews, 1992). Dans ce travail, nous avons choisi l'indice PC/C selon la formule suivante d'Andrews (1990) :

$$PC/C = ([\text{humérus} + \text{radius} + \text{ulna} + \text{fémur} + \text{tibia}] * 16 / [\text{crâne} + \text{maxillaire} + \text{mandibule} + \text{molaires isolées}] * 10) * 100.$$

2.2.2.1.3 La fragmentation

L'analyse de la fragmentation des os crâniens et postcrâniens de petits mammifères peut fournir des informations sur le prédateur accumulateur (Andrews, 1983), car les trois groupes de prédateurs "rapaces nocturnes, rapaces diurnes et petits mammifères carnivores" ont des techniques de chasse et d'ingestion différentes. Les rapaces nocturnes picorent le crâne de leur proie avant de l'ingérer en entier, tandis que les rapaces diurnes décomposent leur proie en morceaux avant de la manger, évitant ainsi de consommer de gros fragments de nourriture. Les petits carnivores utilisent la mastication et mâchent leurs proies, ce qui entraîne un degré élevé de fragmentation (Andrews, 1983). Selon Fernández-Jalvo, (1992) l'analyse de la fragmentation ne doit pas se limiter à l'action des prédateurs mais prendre en compte d'autres paramètres tels que l'âge de l'individu, la morphologie de l'os lui-même, la digestion etc.

2.2.2.1.2.1 La fragmentation d'éléments postcrâniens

Pour l'analyse de la fragmentation des éléments postcrâniens (tableau 2,3 ; figure 31) nous n'avons pris en compte que les os longs tels que l'humérus, le radius, le cubitus, le fémur et le tibia. Grâce à cette analyse, nous essayons de nous rapprocher de l'état fragmentaire réel de l'assemblage fossile afin d'identifier le prédateur probable selon Fernández-Jalvo (1992).

Os longs Complet	Prédateurs	Catégories
90-100%	<i>Tyto alba, Asio otus, Asio flammeus, Bubo lacteus, Strix nebulosa</i>	1
90-80%	<i>Nyctea scandiaca, Bubo bubo</i>	2
40-70%	<i>Strix aluco, Bubo africanus</i>	3
40%	<i>Athene noctua, Falco tinnunculus, Circus cyaneus, Ichneumia albicauda, Genetta genetta, Otocyon megalotis</i>	4
< 30%	<i>Canis latrans, Vulpes vulpes, Alopex lagopus, Martes martes</i>	5

Tableau 2 : Classement des prédateurs de petits mammifères dans les différentes catégories selon le pourcentage d'éléments postcrâniens complets (d'après Fernández-Jalvo, 1992 ; résumé par Bennàsar, 2010).

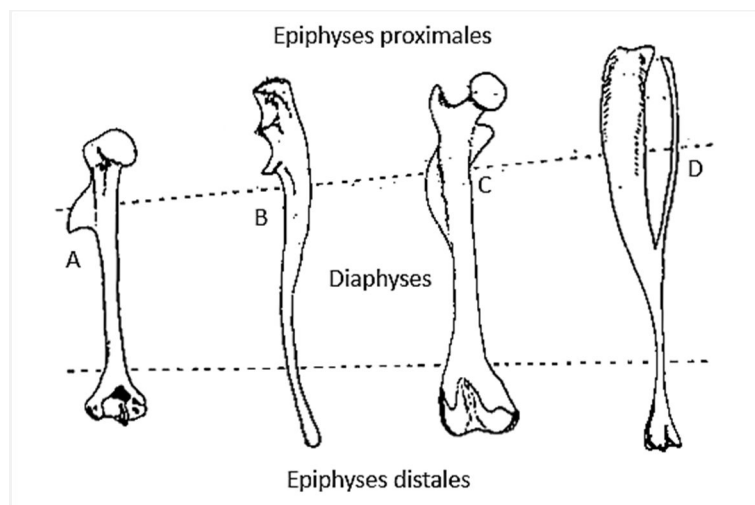


Figure 31: Types de fragmentation sur les os longs, A=humérus, B=ulna, C= fémur, D= tibia (modifié d'après Andrews, 1990).

	Rapaces nocturnes		Rapaces diurnes		Petits carnivores	
Type de FRG	<i>B. africanus</i>	<i>A. noctua</i>	<i>F. tinnunculus</i>	<i>C. cyaneus</i>	<i>G. genetta</i>	<i>M. martes</i>
Complet	66,5%	44,7%	31,9%	31%	39%	6,3%
Epiph. prox.	12,8%	26,5%	33,4%	27,4%	34,3%	59,2%
Diaphyse	11,3%	19,7%	21,1%	23,1%	11,5%	8%
Epiph. dist.	9,5%	9,1%	13,6%	18,5%	15,3%	12,7%

Tableau 3: Pourcentage de fragmentation des éléments postcrâniens (os longs) pour chaque prédateur. Abréviations : FRG=Fragmentation, Epiph. Prox= épiphyse proximale, Epiph. Dist= épiphyse distale (modifié d'après d'Andrews, 1990).

2.2.2.1.3.2 Fragmentation d'éléments crâniens

Les restes de la voûte crânienne sont généralement des éléments fragiles et ne résistent pas à l'action des prédateurs, notamment les rapaces diurnes et les petits mammifères carnivores, qui sont des prédateurs très agressifs lors de l'ingestion et de la digestion des proies. De plus, ces éléments crâniens vont subir d'importantes modifications post-dépôt ce qui rend leur présence très rare dans les assemblages fossiles.

2.2.2.1.3.2.1. Les maxillaires

Andrews (1990) et Fernández-Jalvo (1992) ont classé le degré de fragmentation du maxillaire en quatre types de fragmentation ; le type "a" représente le maxillaire entier qui conserve encore le processus maxillaire et le squamosal. Type "b" lorsque le maxillaire est en bon état mais que l'arcade zygomatique est manquante. Type "c" lorsque le maxillaire perd les parois osseuses externes, laissant les molaires encore présentes. Type "d" lorsque les molaires sont déjà perdues et qu'il ne reste plus que les os du palais (tableau 4 ; figure 32).

Type	Fragmentation	Prédateurs	Catégories
b	30-50%	<i>Athene noctua, Falco tinnunculus et Circus cyaneus</i>	2
c	70-80%	Viverridés	3
d	+80%	carnivores.	4

Tableau 4: Classement des différents prédateurs dans les différentes catégories selon les types de fragmentations en maxillaires (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992 ; Bennàsar, 2010).

2.2.2.1.3.2.2 Les mandibules

La fragmentation des mandibules est également classée par Andrews (1990) et Fernández-Jalvo (1992) en différents types selon les prédateurs : Les mandibules "complètes" qui sont souvent très rares dans les assemblages fossiles. Les types "a" et "b" représentent des mandibules qui ont perdu l'apophyse coronoïde avec la branche montante, puis la branche ascendante respectivement. Dans le type "c", la fragmentation atteint la symphyse et la partie postérieure de la mandibule est perdue. Dans le type "d", le degré de fragmentation est plus avancé, ce qui favorise la perte des incisives et des molaires (tableau 5 ; figure 32).

Mandibule complète	Prédateurs	Catégories
70-90%	<i>Tito alba, Asio otus, Bubo lacteus y Strix nebulosa</i>	1
15-40%	<i>Asio flammeus, Nyctea scandiaca, Bubo bubo y Strix aluco</i>	2
2-10%	<i>Falco tinnunculus, Circus cyaneus y Bubo africanus</i>	3
0%	<i>Athene noctua, Genetta genetta, Ichneumia albicauda, Vulpes vulpes, Alopex lagopus, Martes martes, Otocyon megalotis y Canis latrans.</i>	4

Tableau 5 : Classification des prédateurs dans les différentes catégories en fonction du pourcentage de mandibules complètes (d'après Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo, 1992 ; Bennàsar, 2010).

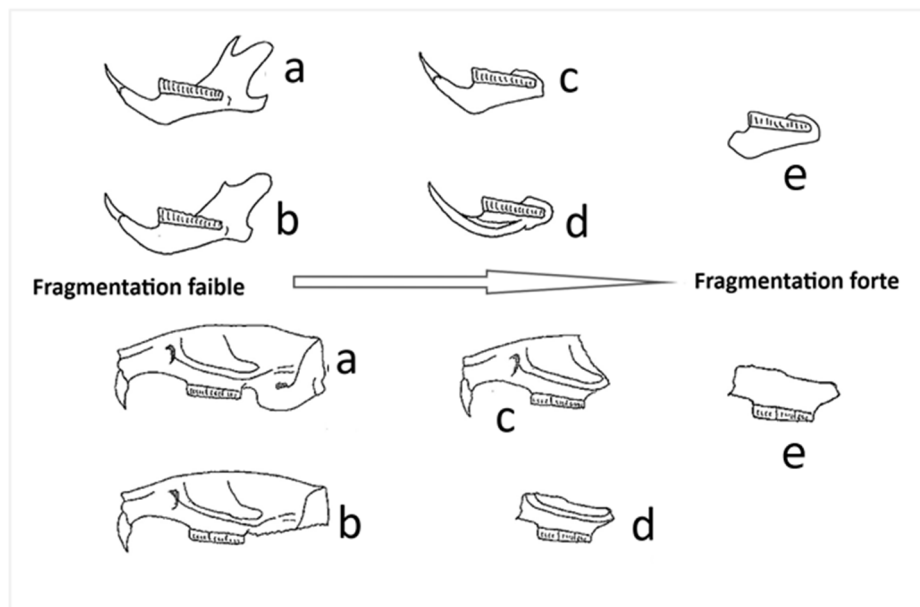


Figure 32: Types de fragmentation de la mandibule en haut et du maxillaire en bas (modifié d'après Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo et al., 2016,).

2.2.2.1.3.2.3 Les dents

Plusieurs agents modificateurs peuvent être à l'origine de la fragmentation des dents, soit biologique comme dans le cas des prédateurs, soit naturel comme dans le cas du transport hydrique. Selon Andrews (1990), les dents en place sont plus résistantes à l'attaque des sucs gastriques que les dents isolées. Par conséquent, l'analyse de la fragmentation des molaires et des incisives peut nous aider à estimer les prédateurs à l'aide du travail expérimental d'Andrews (1990) et de Fernández-Jalvo (1992) qui ont classé les prédateurs en différentes catégories en fonction du pourcentage de dents in situ et de dents isolées (tableau6).

Molaires		Incisives		Prédateurs	Catégories
in situ	isolées	in situ	isolées		
0%	0%	0%	0%	<i>Tyto alba, Nyctea scandiaca, Asio otus, Strix nebulosa</i>	1
0-2%	0-20%	0-5%	10-20%	<i>Asio flammeus, Bubo africanus, Bubo lacteus, Athene noctua</i>	2
1-5%	1-5%	0-10%	0-10%	<i>Bubo bubo, Strix aluco</i>	3
3-10%	10-15%	0-10%	10-20%	<i>Falco tinnunculus, Circus cyaneus</i>	4
+10%	+20%	+20%	+30%	Carnivores	5

Tableau 6 : Classement des prédateurs dans les différentes catégories selon la fragmentation des dents (d'après Andrews, 1990 et Fernández-Jalvo 1992, résumé par Bennàsar, 2010).

2.2.2.1.4 La digestion

Les restes de microvertébrés fossiles ou actuels sont généralement le résultat de l'intervention de divers prédateurs, notamment des rapaces nocturnes, des rapaces diurnes et des petits mammifères carnivores (Mayhew, 1977 ; Denys, 1985 ; Andrews, 1990). Ces prédateurs ne digèrent pas les dents, les os, les cheveux etc. Les restes non digérés sont régurgités sous forme de boulettes de rejet pour les rapaces ou sous forme de fèces comme dans le cas des carnivores. Les altérations laissées par ces prédateurs sur la surface osseuse sont très caractéristiques et ne peuvent être confondues avec d'autres altérations comme la corrosion ou l'abrasion (Fernández-Jalvo 1992 ; Fernández-Jalvo et al., 2002).

L'attaque des sucs gastriques varie selon le type de prédateur, le moment de la chasse et l'âge du prédateur. Chez les juvéniles, par exemple, le degré d'acidité est très élevé par rapport aux adultes (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo et al., 2002). De plus, lorsque le prédateur reste longtemps sans manger, son système digestif produit une forte acidité. Toutes ces variables ainsi que le temps que la proie, restée dans l'estomac du prédateur, peuvent produire un effet agressif sur les restes osseux et dentaires (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo 1992 ; Fernández-Jalvo et al., 2002). Selon ces derniers auteurs, les dents ingérées dans leurs alvéoles résistent beaucoup mieux que les dents isolées car elles sont protégées par la mandibule ou par le maxillaire.

Les traces de digestion sur les incisives se retrouvent généralement sur la partie buccale. Quant aux molaires, cela dépend du type et de la morphologie de la dent, chez les campagnols, la digestion se fait sur les angles saillants tandis que chez les muridés, la digestion se situe sur les cuspides et la dentine (figure 33). Les insectivores montrent une grande résistance aux attaques gastriques par rapport aux autres taxons. Concernant les éléments postcrâniens (figure 33), la digestion se fait sous forme de corrosion sur les épiphyses et se propage aux diaphyses selon le degré et l'intensité de l'atteinte gastrique (Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo 1992 ; Stoetzel, 2009).

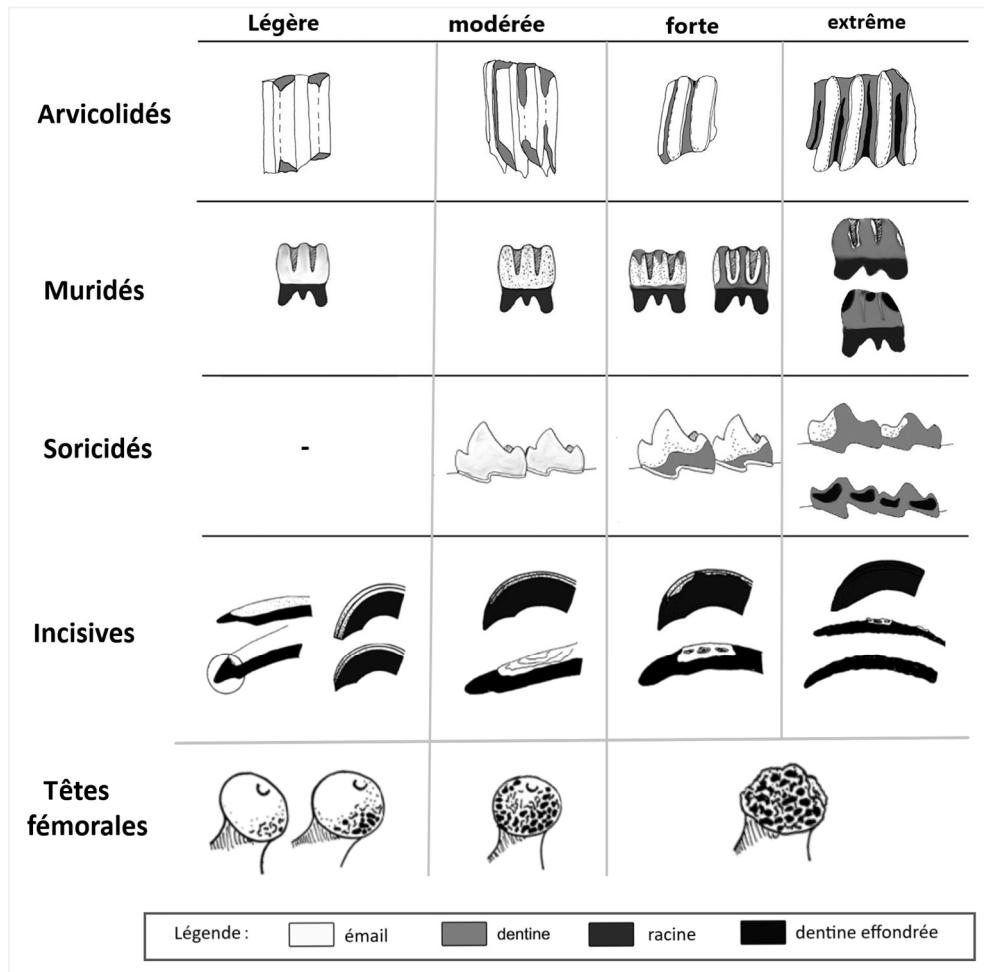


Figure 33: Les degrés de digestion (léger, modéré, fort et extrême) sur les molaires, les incisives et les têtes fémorales des micromammifères (modifié d'après Stoetzel, 2009 et Fernández-Jalvo et al., 2016).

Fernández-Jalvo et al., (2016) ont résumé plusieurs travaux anciens sur la digestion des molaires et incisives des arvicolidés, des muridés et des soricidés en se basant sur des taxons actuels des mêmes pelotes. Selon ces auteurs, les molaires réagissent différemment à l'attaque des sucs gastriques selon la morphologie et l'épaisseur de l'émail dentaire. Chez les arvicolidés, par exemple la disparition de l'émail s'observe déjà avec une digestion légère, tandis que chez les muridés l'émail ne disparaît qu'à partir du stade de digestion forte. Les muridés présentent des dents sans brillance lorsqu'ils sont légèrement digérées, une surface piquée lorsqu'ils sont modérément digérées. Les dents des soricidés montrent une grande résistance à l'attaque des sucs gastriques et ne présentent aucun signe de digestion jusqu'au degré fort (figure 33).

Matériel et Méthodes

Catégories Prédateurs	Digestion %	1 ^{er} molaire digérée	Molaires digérées <i>in situ</i>	Incisives digérées	Incisives digérées <i>in situ</i>
Catégorie 1	<u>Minimale ou absente</u> Molaires ≤ 2% Incisives 5-13%	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Bubo lacteus</i>	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Bubo lacteus</i>	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i>	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio flammeus</i>
Catégorie 2	<u>Légère</u> : Molaires 0-5% Incisives 10-30% <u>Modérée</u> : Molaires 4-6% Incisives 20-30%	<i>Nyctea scandiaca</i> , <i>Bubo africanus</i> , <i>Strix nebulosa</i>	<i>Nyctea scandiaca</i> <i>Bubo africanus</i> , <i>Strix nebulosa</i>	<i>Asio otus</i> , <i>Nyctea scandiaca</i> <i>Strix nebulosa</i> , <i>Bubo lacteus</i>	<i>Asio otus</i> , <i>Bubo lacteus</i> , <i>Nyctea scandiaca</i> <i>Strix nebulosa</i>
Catégorie 3	<u>Forte</u> : Molaires 11-22% Incisives 50-70%	<i>Bubo bubo</i>	<i>Bubo bubo</i> , <i>Strix aluco</i>	<i>Strix aluco</i> , <i>Bubo africanus</i> , <i>Bubo bubo</i> , <i>Athene noctua</i>	<i>Bubo africanus</i> , <i>Bubo bubo</i> , <i>Strix aluco</i> , <i>Athene noctua</i>
Catégorie 4	<u>Forte : plus intense</u> Molaires : 50-70% Incisives : 60-80%	<i>Strix aluco</i> , <i>Athene noctua</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Falco tinnunculus</i> , <i>F. peregrinus</i>	<i>Athene noctua</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Falco tinnunculus</i> , <i>F. peregrinus</i>	<i>Falco tinnunculus</i> , <i>F. peregrinus</i>	<i>Falco tinnunculus</i> , <i>F. peregrinus</i>
Catégorie 5	<u>Extrême</u> : Molaires : 50-100% Incisives : 100%	<i>Buteo buteo</i> , <i>Milvus milvus</i>	<i>Buteo buteo</i> , <i>Milvus milvus</i>	<i>Buteo buteo</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Milvus milvus</i>	<i>Buteo buteo</i> , <i>Circus cyaneus</i> , <i>Milvus milvus</i>
Remarques : les mammifères carnivores (compris l'homme) sont généralement inclus dans la catégorie 5 avec une digestion extrême (≥50%). Les viverridés et les mustélidés sont aussi inclus dans la catégorie 5 avec une digestion extrême mais à faible pourcentage (~ 20%). Quelques canidés qui montrent une digestion forte sont aussi inclus dans la catégorie 5. Les félidés sont clairement classés dans la catégorie 5.					

Tableau 7: Résumé des degrés de digestion des restes des micromammifères retrouvés dans des pelotes de rejections de rapaces (d'après Andrews, 1990 ; Demirel et al., 2011 ; résumé par Fernández-Jalvo et al., 2016).

Concernant la digestion sur les éléments postcrâniens, c'est le pourcentage d'éléments digérés qui est pris en considération et non pas le degré de digestion. Le type de prédateur est estimé à partir du nombre d'éléments digérés par rapport aux éléments non digérés. Selon Andrews (1990), les rapaces nocturnes représentent un faible pourcentage d'éléments postcrâniens digérés (entre 6% à 50 %) avec une digestion généralement légère à modérée. Les rapaces diurnes représentent entre 60% à 100 % d'éléments postcrâniens digérés avec généralement un degré fort à extrême. Les petits mammifères carnivores montrent une digestion extrême sur tous les éléments postcrâniens (100%).

2.2.2.1.5 Traces des carnivores (*tooth marks*)

Les traces de dents de petits mammifères carnivores sur les restes fossiles de micromammifères ou d'herpétofaune sont très rarement observées dans les assemblages fossiles et modernes. En revanche, sur les restes de macrofaune, ces traces sont très fréquentes et identifiées par plusieurs chercheurs (Binford, 1981 ; Shipman, 1981) qui ont classé les traces de dents de carnivores selon la morphologie de l'empreinte laissée sur l'os (rainures, morsures, dépressions, empreintes). Les rainures sont des stries causées par la pression des molaires sur la surface osseuse et se trouvent généralement sur les diaphyses. Les morsures sont des traces à fond irrégulier avec longueur et largeur variable causées par la pression des molaires. Les dépressions sont des traces de forme circulaire ou ovale causées par les cuspidés des molaires. Les empreintes sont plusieurs traces laissées par une même dent ou par une série dentaire sur la surface corticale. Andrews & Fernández-Jalvo (1997) ont développé une méthodologie pour classer ces altérations en considérant à la fois l'élément squelettique, le type de trace (rainures, dépression...), sa localisation (épiphyse, diaphyse) et ses dimensions (longueur et largeur).

Ils ont ainsi classé ces altérations en huit catégories ou types (figure 34). Type A : dépressions situées sur les diaphyses et jamais sur les surfaces articulaires. Type B : morsures localisées sur les diaphyses et jamais sur les surfaces articulaires. Type C : morsures sur les épiphyses et les surfaces articulaires. Type D : morsures sur les bords des fractures en spirale. Type E : morsures sur les bords des fractures transversales. Type F : morsures sur les bords des fractures longitudinales. Type G : empreintes formées par la même dent ou par une série dentaire. Type H : morsures sur les extrémités intactes. Cette typologie permet d'extraire des données importantes qui aident grandement à identifier le prédateur (s).

Selon Haynes (1983b), différents prédateurs peuvent produire des altérations similaires. Par conséquent, plusieurs paramètres doivent être pris en compte lors de la détermination de ces altérations, notamment le type de prédateur et ses habitudes. Le nombre de prédateurs qui sont intervenus sur un même os et enfin, le type, la taille et l'âge de la proie. Selon Andrés et al. (2012), les petits et les grands carnivores peuvent être statistiquement discriminés en utilisant les dimensions (longueur minimale et maximale avec largeur minimale et maximale) de chaque trace dentaire. Cette discrimination se voit bien sur les traces faites sur les diaphyses que sur les traces faites sur les surfaces spongieuses.

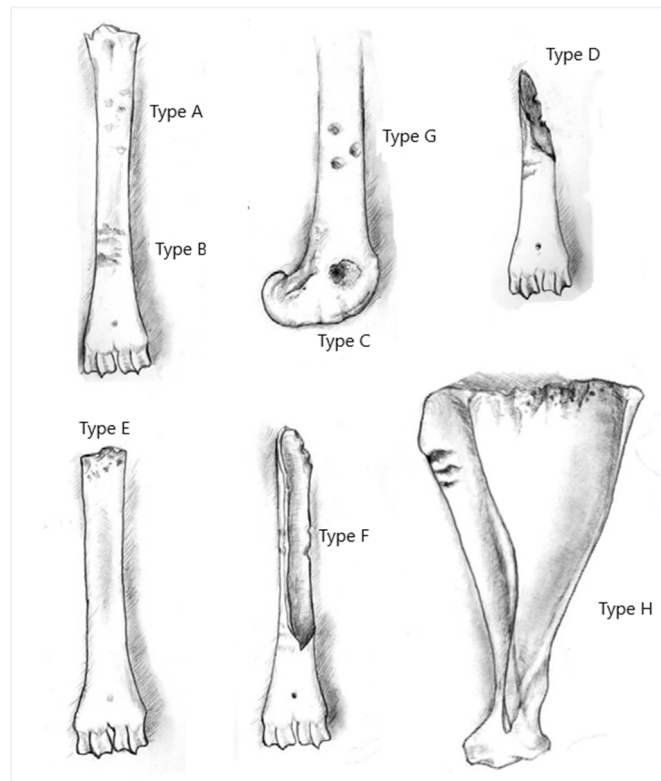


Figure 34 : Typologie des traces de carnivores d'après Andrews & Fernández-Jalvo, 1997 in Cáceres, 2002, modifié).

2.2.2.1.6 Altérations avant l'enfouissement

Ce groupe d'altérations concerne les modifications survenues entre la période d'accumulation et la période d'enfouissement des restes. Il couvre une période plus ou moins longue au cours de laquelle les restes ont subi une série d'agents taphonomiques différents qui ont la capacité de modifier la surface osseuse des restes, et parfois de les détruire complètement.

2.2.2.1.6.1 Décomposition et désarticulation

La décomposition est un phénomène biologique qui se produit rapidement après la mort de l'individu (Allison & Briggs, 1991), sauf dans les environnements très arides ou froids. Les matières organiques telles que les muscles, la peau et les organes sont attaquées par des bactéries, des champignons et des insectes qui provoquent la dégradation des os et la désarticulation du squelette (Hill, 1979).

Dans le cas des restes de microfaune, très peu de travaux expérimentaux ont été réalisés sur la décomposition des pelotes de réjection (Fernández-Jalvo et Andrews, 2003). L'une des rares expériences réalisées par Andrews (1990) a porté sur des pelotes de réjection de chouettes. Cet auteur a assuré que le temps de décomposition des pelotes de réjection dans des conditions naturelles exposées à des agents météorologiques est d'environ 10 mois (Andrews, 1990). La désarticulation du squelette peut également se produire par des agents mécaniques directs liés à des prédateurs incluant des rapaces diurnes et des petits carnivores (Andrews, 1990).

2.2.2.1.6.2 La météorisation (*weathering*)

Cette altération est le résultat d'une action physico-chimique sur la surface de l'os (Behrensmeyer, 1978). Cependant, Andrews (1990) a défini ce processus comme étant le résultat d'agents météorologiques physiques uniquement, notamment le soleil, le vent et la pluie, avec des changements de température. Cette altération se caractérise par la présence de fissures profondes et/ou superficielles, parallèlement à des exfoliations partielles et/ou générales sur la surface corticale de l'os ou de la dentine (Behrensmeyer, 1978 ; Andrews, 1990 ; Fernández Jalvo et al., 2002). Les travaux expérimentaux de Behrensmeyer (1978) sur la macrofaune ont reconnu 5 stades d'altération variant entre 0 et 15 ans en fonction de l'intensité de la météorisation sur l'os. Les travaux expérimentaux d'Andrews (1990) complétés par Fernández Jalvo (1992) sur la microfaune (tableau 8) ont défini 4 stades entre 0 et 5+ ans en fonction du degré de modification. La différence entre les résultats de l'expérimentation sur les restes de macrofaune et de microfaune pourrait être due à la taille des taxons, à la densité des os, aux caractéristiques du sol, ainsi qu'aux conditions climatiques dans lesquelles le travail expérimental a été réalisé (Cáceres, 2002).

Stades de <i>weathering</i> sur les restes micromammifères		
Stades	Années	Modifications
0	0-2	Aucune modification
1	1-5	Les os présentent des fissures parallèles à la structure fibreuse. Les dents semblent ébréchées et la dentine fissurée.
2	3-5+	Les os présentent une fissuration étendue, mais avec peu d'exfoliation. Les dents s'ébrèchent et se fissurent, tendant à perdre la couronne.
3-4	4-5+	les os et les dents montrent des fissures profondes.

Tableau 8: Résultats de l'expérimentation d'Andrews (1990), complétée par Fernández Jalvo (1992) sur les différents stades de la météorisation sur restes de petits mammifères.

2.2.2.1.6.3 Le piétinement (*Trampling*)

Le piétinement est un processus mécanique causé par la pression exercée par les animaux et/ou les hominidés sur les os exposés ou semi-enterrés. Plusieurs travaux expérimentaux ont été réalisés sur des restes fauniques afin de mieux comprendre comment les restes osseux réagissent à cette altération mécanique (Behrensmeyer et al., 1986 ; Andrews, 1990 ; Fernández Jalvo, 1992 ; Blasco et al., 2008 ; Dominguez et al., 2012 entre autres). Toutes ces études s'accordent pour confirmer que les altérations produites par le piétinement se caractérisent par des stries superficielles, isolées ou groupées, de longueur variable, de largeur avec une section en " U " ou plate. Selon Lyman (1994), ces stries ont une distribution aléatoire sans orientation ni localisation, et se distinguent facilement des " cut-marks " qui sont des stries allongées, profondes, généralement droites, étroites, de longueur et de largeur variables avec une section en " V " (Shipman & Rose, 1983b ; Domíngue et al., 2017). Il convient de noter que des marques de découpe ont été observées sur des restes de petits mammifères dans le gisement du Pléistocène inférieur d'Olduvai (Fernández Jalvo et al, 1999) et dans le gisement de Sima del Elefante (Huguet, 2007).

2.2.2.1.6.4 L'abrasion

L'abrasion est une modification physique réalisée par différents agents tels que l'action de l'eau, du vent ou du piétinement (Fernández-Jalvo & Andrews, 2003). Cette modification se caractérise par la présence d'un arrondissement des bords et d'un polissage de la surface de l'os accompagné de stries microscopiques. Ce mécanisme pourra accumuler ou disperser les restes osseux à différentes distances (Lyman, 1994). En général, l'action hydrique est le phénomène le plus connu, particulièrement dans les gisements de plein air (Shipman, 1981 ; Andrews, 1990 ; Lyman, 1994 ; Cáceres, 2002 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 2003). Plusieurs travaux expérimentaux ont été consacrés au transport hydrique à l'aide d'échantillons de micromammifères. Ces travaux ont montré que l'arrondissement et le polissage des os dépendent également du type de sédiment, par exemple : les os sont arrondis et polis dans un sédiment à sable grossier, tandis qu'ils sont arrondis mais sans polissage dans un sédiment à base de limon ou de sable fin (Fernández-Jalvo & Andrews, 2003).

Contrairement aux macromammifères, les micromammifères ont fait l'objet de peu d'expériences. Quelques chercheurs ont mené des expériences similaires à celles menées sur la macrofaune (Korth 1979 ; Andrews & Fernández-Jalvo 1992 ; Fernández-Jalvo & Andrews, 2003). Les éléments squelettiques présentent des fragmentations, polissages et arrondissements des bords dans un courant d'eau chargé de grains de quartz, tandis que les éléments squelettiques qui ont été placés dans un courant d'eau chargé de sédiments fins, n'ont pas ou ont peu souffert de l'arrondissement, du polissage ou de fractures (Andrews et Fernández-Jalvo, 1992). D'après Shipman & Rose (1983a), il ne faut pas oublier que dans toutes ces expériences les conditions appliquées sont constantes, c'est-à-dire que les particules de sédiment impactent en permanence les éléments squelettiques, ce qui n'est pas le cas dans la nature. Selon Cáceres (1995, 1996, 2002), l'impact de cette altération sur l'os n'est pas homogène, où l'arrondissement présente des degrés de modifications et une distribution différente de celle du polissage. Par conséquent, elle a établi des degrés de modification caractéristiques d'abrasion de l'eau sur les restes de macromammifères (tableau 9).

Arrondissement		Polissage	
Stades	Modifications	Stades	Modifications
R0	Bords anguleux sans arrondissement.	P0	Une surface mate.
R1	L'arrondissement des bords se voit au niveau microscopique.	P1	Le polissage se voit au niveau microscopique.
R2	L'arrondissement affecte des zones déterminées en vue macroscopique.	P2	En vue microscopique, l'os présente des zones polies, des bords et une surface brillante.
R3	L'arrondissement affecte tout l'os en provoquant la perte de la morphologie originale de l'élément.	P3	La surface et les bords sont complètement polis et brillant.

Tableau 9: Relation entre les stades d'arrondissement et de polissage d'après (Cáceres 1996, 2002 ; Cáceres *et al.*, 2012). Les degrés de l'arrondissement et polissage sont numérotés de 0 à 3. 0= Absent, 1= Faible, 2= intermédiaire, 3 = extrême.

2.2.2.1.6.4 Le transport hydrique

L'eau est un agent géologique/climatique qui joue un rôle très important dans les gisements de plein air. Il peut provoquer une accumulation, une dispersion ou une redistribution des éléments osseux en fonction de leurs tailles, formes et densités (Voorhies, 1969 ; Behrensmeyer, 1975; Korth, 1979; Denys, 1985 ; Fernandez-Jalvo & Andrews, 1992 ; Lyman, 1994 ; Fernández-Jalvo et Andrews, 1992, 2003).

Selon Dodson (1973) les ossements des microvertébrés peuvent être transportés et dispersés plus rapidement par l'action de l'eau par rapport à la grande faune, notamment lorsqu'il s'agit de pelotes de rejection humides (Fernández-Jalvo et Andrews, 1992). Plusieurs chercheurs se sont intéressés au transport hydrique des ossements, notamment Voorhies (1969) qui a établi trois groupes de dispersion (appelés les groupes de Voorhies) avec les squelettes de moutons et de coyotes. Plus tard, Dodson (1973) et Korth (1979) ont appliqué cette méthode à plusieurs squelettes de microvertébrés (tableau 10).

Les ossements ne sont pas transportés de la même manière et ils réagissent au flux d'eau selon leurs tailles, leurs formes et leurs densités mais aussi selon la vitesse, la nature et le type de courant (Coard, 1999). Le groupe 1 et 1/2 comprend les éléments squelettiques à faible densité qui se sont transportés immédiatement par flottaison comme les côtes et les vertèbres. Le groupe 2 et 2/3 comprend les éléments squelettiques qui sont transportés progressivement comme les os longs. Le groupe 3 comprend les éléments squelettiques à forte densité qui se sont transportés en derniers comme les mandibules (tableau 10).

	Dodson (1973) (Souris, Grenouilles, Crapauds)	Korth (1979) (Plusieurs taxons de microvertébrés)
Groupe 1	Vertèbres, maxillaire	Côtes
Groupe 1/2	Pelvis, vertèbres	Atlas, radius, ulna et pelvis
Groupe 2	Crâne, tibia, fémur et humérus	Calcanéum, scapula, astragale, humérus, fémur molaires et maxillaire
Groupe 2/3	Calcanéum, radius et ulna	Petites molaires
Groupe 3	Mandibule	Mandibule et tibia

Tableau 10: Transport hydrique d'éléments squelettiques désarticulés des microvertébrés d'après Dodson, (1973) et Korth (1979) (résumé par Stojanowski, 2002).

2.2.2.1.7 Altérations après l'enfouissement

La période allant de l'enfouissement à la découverte des fossiles couvre un large éventail de périodes où les restes souffrent d'une série d'agents taphonomiques d'origine diagénétique qui modifient physiquement et chimiquement la surface et la structure de ces restes (Denys et coll., 1996b).

2.2.2.1.7.1 Les racines des plantes

Les racines des plantes jouent un rôle important dans la modification de la surface des restes osseux particulièrement une fois qu'ils sont enterrés (Behrensmeyer, 1978; Fernandez Jalvo et al., 2002). La dissolution chimique est causée par la libération d'acides associés à la croissance et à la décomposition des plantes et des champignons (Behrensmeyer, 1978 ; Morlan, 1980). Généralement, cette altération est caractérisée par des perforations, des rainures, des vermiculations ramifiées avec une section irrégulière en forme de U de longueur, de largeur et de profondeur variables. L'augmentation de l'attaque des racines dépend de la profondeur de l'enfouissement et du climat (Behrensmeyer, 1978; Fernandez Jalvo et coll., 2002; Andrews, 1990,1996).

2.2.2.1.7.2 L'oxyde de manganèse

Cette altération chimique se manifeste par une pigmentation noire isolée, dispersée ou généralisée sur la surface osseuse. Plusieurs chercheurs ont étudié cette altération (Dorn et Oberlander, 1981; Courty et coll., 1989) et mené des recherches dans différents environnements (désertiques et marins). Ils ont conclu que cette pigmentation est produite par l'action bactérienne dans les environnements humides avec un pH proche de la neutralité ou tendance à la basicité. Ces bactéries, pour se nourrir, métabolisent les minéraux présents dans les argiles et l'os reste précipitant sur la surface des taches d'oxyde de manganèse qui sont visibles à l'œil nu mais qui nécessitent une analyse microscopique afin qu'ils ne soient pas confondus avec les taches causées par le feu (Cáceres, 2002).

2.2.2.1.7.3 L'oxyde de fer

L'une des premières choses que l'on peut observer lors d'une fouille archéologique est le changement de couleur du sédiment. La couleur est un critère qui indique l'état de l'humidité du sol et la présence d'étranglement en eau (Schwertmann, 1989). À mesure que le niveau d'eau augmente et que l'eau stagne, l'oxygène diminue et le fer passe de son état oxydé à son état réduit, ce qui entraîne une altération sous forme de dépôt de surface brun ou jaune rougeâtre (Schwertmann, 1989).

2.2.2.1.7.4 Les concrétions

Selon Fernandez-Lopez (2000), l'altération de concrétions se manifeste par l'ajout de nouveaux minéraux aux espaces vides et aux pores entre les particules, qui les rempliront et entraîneront un durcissement partiel ou complet de la surface osseuse. Selon Courty et al. (1989), cette altération est très courante et peut se former relativement rapidement dans des environnements plus ou moins clos à condition que les restes ne passent pas d'un environnement humide à un environnement sec.

2.2.2.1.7.5 La corrosion chimique

La corrosion est un processus chimique non organique qui affecte les restes osseux dans un sédiment à pH acide (Chaplin, 1971; Lyman, 1994). Cette altération est caractérisée par des petites perforations de forme ovale, isolées ou généralisées qui donnent un aspect ondulé de profondeur variable à la surface osseuse (Bromage, 1984). Cependant, des travaux expérimentaux ont été menés par Fernández-Jalvo, et al. (2002) sur cette modification afin d'observer la réaction des dents avec des composés chimiques acides et basiques à une température constante de 25 °C et avec un léger mouvement. Ils ont conclu que les sols au pH très acide affectent la surface de l'émail sous forme de petites perforations arrondies, tandis que les sols au pH basique affectent la dentine sous forme de desquamation et de stries laissant l'émail intact.

2.2.3 Analyse paléoécologique

2.2.3.1 La reconstitution paléoenvironnementale

En raison de leur petite taille et de leur grande diversité taxonomique, les rongeurs reflètent les environnements locaux car ils sont très sensibles aux changements climatiques, ce qui fait qu'ils sont considérés comme l'un des proxys les plus fiables pour reconstituer l'environnement et le climat du passé dans lequel ils vivaient (Avery, 1987; Hernández Fernández, 2001 ; Hernández Fernández et al., 2007; López-García et al., 2010-2017; Royer et al., 2020; Piñero et al., 2016 ; Fernández-García et al., 2016-2020; Stoetzel et al., 2017-2019, Rey-Rodríguez et al.,2020).

De nombreuses études sont menées sur les microvertébrés fossiles afin de reconstituer les caractéristiques environnementales on se basant sur des méthodes qualitatives et quantitatives (Andrews, 1990 ; Chaline, 1973 ; Denys et al, 1997; Fernandez-Jalvo *et al.*, 1998 ; Blain, 2005 ; Blain *et al.*, 2008; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel *et al.*,2011 ; López-García *et al.*, 2011 ; Fernández-García et al., 2016-2020 ; Rey-Rodríguez et al.,2020).

Pour les méthodes qualitatives qui se basent sur la présence/absence des taxons, nous avons choisi la méthode 'écologie des espèces'. C'est une méthode qui se base sur la tendance écologique des espèces fossiles en comparaison avec les exigences écologiques de leurs représentants actuels. Pour les méthodes quantitatives qui se basent sur la quantification des variations du spectre faunique au cours du temps, nous avons choisi l'Indice Taxonomique d'Habitat (ITH), le ratio Gerbillinae/Murinae, l'Indice de Shannon et l'Indice de Simpson. Pour la reconstitution des paléotempératures et paléoprécipitations nous avons choisi la méthode du 'modèle bioclimatique' qui est une méthode qualitative et quantitative à la fois.

2.2.3.1.1 Indice Taxonomique d'Habitat (ITH)

Cet indice a été développé par Andrews (1990) et Andrews & Ivans (1983), il est obtenu à partir de la combinaison des informations écologiques de toutes les espèces présentes dans un assemblage. La valeur maximale donnée pour chaque espèce est égale à 1 sur les différents types d'habitats selon ses préférences écologiques. Plus tard, Stoetzel et al. (2007; 2011) et Stoetzel (2009) l'ont adapté à la région nord-africaine, en particulier au Maroc, en tenant compte des caractéristiques de la région. Cinq biotopes majeurs ont été définis et subdivisés en

quatorze types d'habitats. Cet indice est également appliqué aux microvertébrés holocènes de la grotte Gueldaman GLD1 dans le nord de l'Algérie (Saidani et al., 2016).

2.2.3.1.2 Ratio Gerbillinae/Murinae

Le rapport Gerbillinae/Murinae est un bon indice écologique qui donne une image sur l'ouverture du milieu considérant que les Gerbillinae sont des indicatrices d'environnements ouverts alors que les Murinae sont des indicateurs d'environnements fermés. Cela signifie que lorsque les Gerbillinae sont dominantes et les Murinae minoritaires, l'environnement est ouvert et vice versa (Fernandez-Jalvo et al., 1998; Denys, 1999; Stoetzel, 2009; Stoetzel et al., 2011, 2018). Ce ratio peut être calculé sur le nombre de restes (NR), le nombre minimum d'individus (NMI) et le nombre de genres (NG) pour chaque niveau.

2.2.3.1.3 L'indice de Shannon

L'indice de Shannon-Weaver H' ; c'est un indice très utilisé qui permet d'estimer la diversité ou la richesse spécifique d'une communauté fossile ou actuelle. La valeur de l'indice est minimale (=0) quand une seule espèce est représentée ou quand la majorité des individus appartient à une espèce dominante. Quand tous les individus sont répartis d'une façon égale entre toutes les espèces, la valeur de l'indice est maximale. Cet indice est calculé suivant cette formule

$$H' = - \sum_{i=1}^S (ni/N) \times \log.(ni/N)$$

S = nombre total d'espèces, ni = nombre d'individus d'une espèce donnée,
 N = nombre total d'individus de toutes les espèces de l'échantillon.

2.2.3.1.4 L'indice de Simpson

L'indice de Simpson permet de mesurer la diversité d'un milieu en calculant la probabilité que deux individus sélectionnés au hasard appartiennent à la même espèce. Cet indice nous permet de quantifier l'égalité des communautés, et augmente lorsque la diversité spécifique d'une communauté augmente. D'après Simpson (1949), les résultats seront toujours compris entre 0 et 1. La diversité est minimale quand la valeur de l'indice est égale à 1, et est

maximale quand la diversité est égale à 0. Les résultats sont plus proches de 0 lorsqu'une espèce est dominante sur le reste de la communauté. Lorsque les taxons sont plus équitablement représentés les résultats sont plus proches de 1.

$$H' = \frac{1}{S} \ln \left(1 - \sum_{i=1}^S \left(\frac{n_i}{N} \right)^2 \right)$$

S = nombre total d'espèces, n_i = nombre d'individus d'une espèce donnée, N = nombre total d'individus de toutes les espèces de l'échantillon.

2.2.3.2 La reconstitution paléoclimatique

2.2.3.2.1 Modèle bioclimatique

Les études paléoclimatiques contribuent significativement à la compréhension de l'histoire biogéographique de nombreux groupes d'animaux (Andrews et al., 1979 ; Andrews, 1995). L'analyse bioclimatique développée par Hernández Fernández, (2001) nous donne à la fois des reconstitutions climatiques qualitatives et quantitatives en prenant en considération des communautés entières de mammifères, ce qui donne une valeur égale à toutes les espèces en tant qu'indicateurs climatiques liés à leur exigence écologique. Royer et al (2020) ont complété cette approche en utilisant les insectivores combinés aux rongeurs. D'après ces auteurs, le modèle bioclimatique est basé sur l'attribution de différentes espèces de petits mammifères à dix zones climatiques différentes (tableau 11 ; figure 35) en se basant sur la typologie climatique développée par Walter (1970). Ce dernier a établi pour chaque espèce un indice de restriction climatique qui se calcule selon cette formule ($IRCi=1/n$) où 'i' est la zone climatique habitée par l'espèce et 'n' est le nombre de zones climatiques habitées par l'espèce (tableau 12). A partir de l'indice de restriction climatique de chaque espèce, il est possible de calculer leur représentation dans une localité spécifique de chacun des dix climats existants, appelée Composant Bioclimatique qui se calcule selon cette formule ($BCi=(\sum RCi)100/S$), où 'S' représente le nombre d'espèces. D'après Hernández Fernández (2001) et Hernández Fernández et al. (2007), il est possible mathématiquement d'estimer la paléotempérature (MAT), la paléo-précipitation (MAP) à partir des Composants Bioclimatiques (BC) par la moyenne de la régression linéaire multiple (tableau 12).

	Climat	Type de végétation
I	Équatoriale	Forêt tropicale humide avec des pluies d'été.
II	Tropicale avec pluies saisonnières	Bois tropicale
II/III	Transition tropical semi-aride	Savane
III	subtropical aride	Désert
IV	Subtropical avec des pluies hivernales et sécheresse estivale	Forêt sclérophylle – maquis
V	Chaud-tempéré	Forêt sempervirente tempérée
VI	Forêt tempérée typique	Forêt à feuilles caduques
VII	Aride-tempéré	Steppe à désert froid
VIII	Forêt tempérée froide (boréale)	Forêt boréale (taïga)
IX	Polaire	Toundra

Tableau 11: Typologie climatique en relation avec le type de végétation du monde (d'après Walter, 1970).

I - Le climat équatorial : Ce climat présente une température annuelle moyenne entre 25-27 °C. Les précipitations sont très importantes dépassant les 100mm par mois. La végétation correspond à la forêt tropicale, avec une grande richesse d'arbres géants.

II - Climat tropical avec saison de pluie estivale: Ce climat présente une variation annuelle de température. Les précipitations maximales se produisent en été. Les arbres géants disparaissent et le couvert herbacé de la forêt apparaît.

II/III - Climat de transition semi-aride : La variation de température est notable. Les précipitations maximales sont saisonnières. La saison sèche hivernale est très longue. Ces conditions climatiques provoquent l'apparition de savanes.

III - Climat subtropical sec : Les températures subissent de grands changements entre la nuit et le jour. Les précipitations sont extrêmement faibles et très irrégulières. Dans cette zone climatique, des déserts chauds apparaissent avec une couverture végétale très dispersée.

IV - Climat de transition avec des pluies hivernales (Méditerranéen) : Ce climat ne présente pas de vraie saison froide mais des gelées occasionnelles. Une sécheresse estivale est marquée. La végétation est de type forêt sclérophylle formé par des espèces adaptée pour résister à la sécheresse estivale.

V - climat tempéré chaud : Ce climat ne présente pas d'hiver important mais il présente une humidité ambiante élevée, surtout en été avec des forêts sempervirentes subtropicales parfois caduques.

VI - Climat tempéré typique : Les hivers sont froids mais pas très longs. Les étés sont frais. Les précipitations sont importantes toute au long de l'année. La forêt est verte en été et perd ses feuilles pendant la saison froide. La couche herbacée ne se développe qu'au printemps.

VII - Climat tempéré aride : un climat continentale avec de grands contrastes de température entre l'hiver et l'été. Les précipitations sont. La végétation est dominée par des espèces herbacées, générant de grandes étendues de prairie ou de steppe, où la saison de croissance est le printemps. Dans les régions extrêmement arides, des déserts froids apparaissent.

VIII - Climat boréal ou tempéré froid : Les étés sont frais et le froid hivernal dure six mois. Les précipitations sont suffisantes tout au long de l'année. Le type de végétation est la taïga, une forêt de conifères avec peu d'espèces d'arbres.

IX - Climat arctique : Les températures sont très basses et les étés très courts. Les précipitations sont faibles mais suffisantes. La formation végétale dominante est la toundra tandis que l'herbacée est rare.

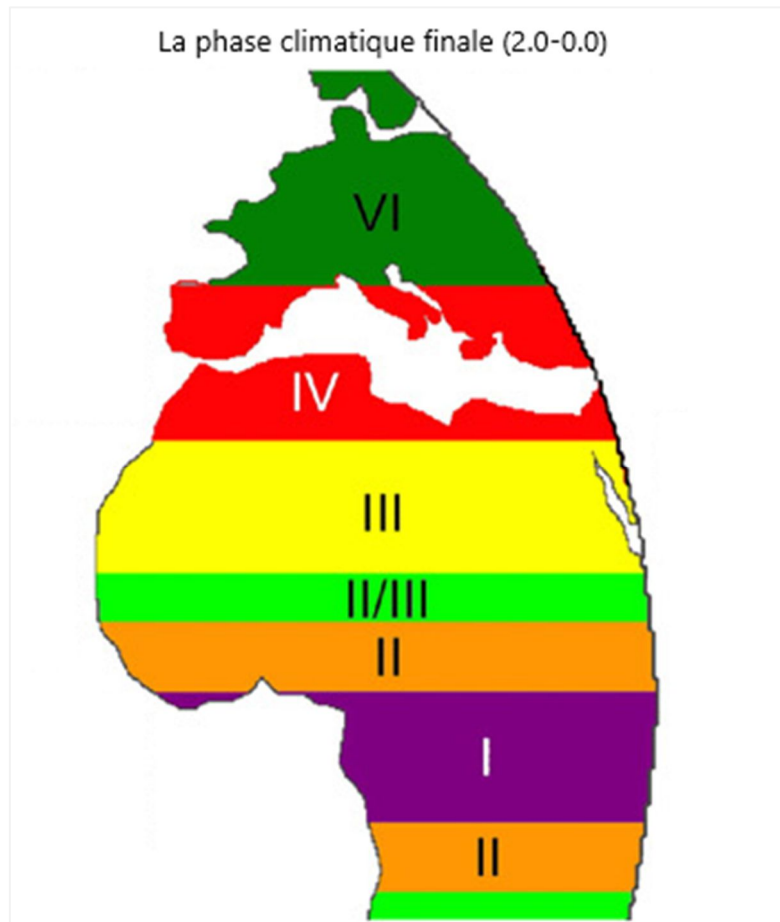


Figure 35: Répartition latitudinale des biomes en Europe occidentale et en Afrique au cours du Villafranchien final-Pléistocène (modifié d'après Hernández Fernández *et al.*, 2007).

Généralement, il est admis que la plupart des restes de micromammifères, tant dans les grottes qu'en milieux ouverts, proviennent de la concentration de pelotes de rapaces (Mayhew, 1976). Les processus taphonomiques peuvent modifier les registres fossiles de micromammifères de différentes manières, ce qui pourrait entraîner une grande différence entre les espèces identifiées dans un gisement et celles existant réellement à un moment donné dans ce gisement (Andrews, 1996). Cependant, l'étude des régimes alimentaires de ces rapaces en relation avec les proies disponibles permettra de discerner l'incidence de ces processus sur le spectre des espèces présentes dans une concentration fossile par rapport à la communauté d'origine (Andrews, 1990). Bien que, les inférences paléoclimatiques, qui peuvent être faites à partir de l'analyse bioclimatique, ne puissent être modifiées par l'intervention des facteurs taphonomiques liés aux prédateurs que dans des cas très limités et facilement détectables.

Pour étudier dans quelle mesure le climat est lié à la caractérisation bioclimatique des faunes de macro et micromammifères nous avons appliqué l'analyse de la régression linéaire multiple (tableau 12) afin de pouvoir estimer la température moyenne annuelle en C°, la température moyenne du mois le plus chaud, la température moyenne du mois le plus froid, la moyenne des précipitations annuelles en mm, et la durée de l'aridité annuelle en mois.

Paramètres climatiques	B	aII	aII/III	aIII	aIV	aV	aVI	aVII	aVIII	aIX	ES
Température moyenne (MAT) en C°	26.686	0.024	-0.029	-0.024	-0.074	-0.12	-0.135	-0.217	-0.217	-0.386	3.637
Température du mois le plus chaud en C°	26.219	0.07	0.021	0.02	0.031	-0.212	-0.113	-0.037	-0.037	-0.287	4.754
Température du mois le plus froid en C°	27.538	-0.033	-0.096	-0.08	-0.175	-0.032	-0.141	-0.418	-0.418	-0.465	5.081
Précipitation annuelle (MAP) en mm	2978.195	-21.237	-27.563	-33.05	-32.648	-6.678	-5.076	-28.40	-28.40	-25.980	470.615
Durée d'aridité (en mois)	-1.064	0.043	0.141	0.189	0.110	-0.027	-0.027	0.053	0.006	0.014	1.306

Tableau 12: Les régressions linéaires multiples du spectre bioclimatique. aII-aIX= pentes des différentes composantes bioclimatiques. b= intercepter. ES= Erreur Standard (D'après Hernandez Fernandez, 2001 ; Hernandez Fernandez & Pelaez-Campomanes, 2003).

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

CHAPITRE 3

RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1 Résultats de l'étude systématique

3.1.1. La liste faunique

- Micromammifères
 - Rodentia
 - Muridae
 - Mascaramys medius*
 - Gerbillus major*
 - Gerbillus cingulatus*
 - Meriones maximus*
 - Meriones maghrebianus*
 - Arvicanthis arambourgi*
 - Paraethomys tighennifae*
 - Praomys eghrisae*
 - Cricetidae
 - Ellobius africanus*
 - Erinaceomorpha
 - Erinaceidae
 - Atelerix* sp.
 - Soricomorpha
 - Soricidae
 - Crocidura* cf. *darelbeidae* / *maghrebiana*
 - Crocidura* cf. *whitakeri*
 - chiroptera indet
 - Lagomorpha
 - Leporidae
 - Trischizolagus* sp.
- Amphibiens
 - Anura
 - Alytidae
 - Discoglossus* sp.
 - Bufonidae
 - Bufonidae indet.
 - Ranidae
 - Pelophylax* sp.
- Chéloniens
 - Geoemydidae
 - cf. *Mauremys*
- Squamates
 - Amphisbaenia
 - Trogonophidae
 - Trogonophis* sp.
- Sauria
 - Lacertidae
 - Acanthodactylus* sp.
 - Lacertidae indet.
- Serpentes
 - Colubridae
 - Malpolon* sp.
 - Psammophis* sp.
 - Spalerosophis* sp.
 - Viperidae
 - Echis* sp.
- Oiseaux indet

3.1.1.1 Les micromammifères

3.1.1.1.1 Les rongeurs

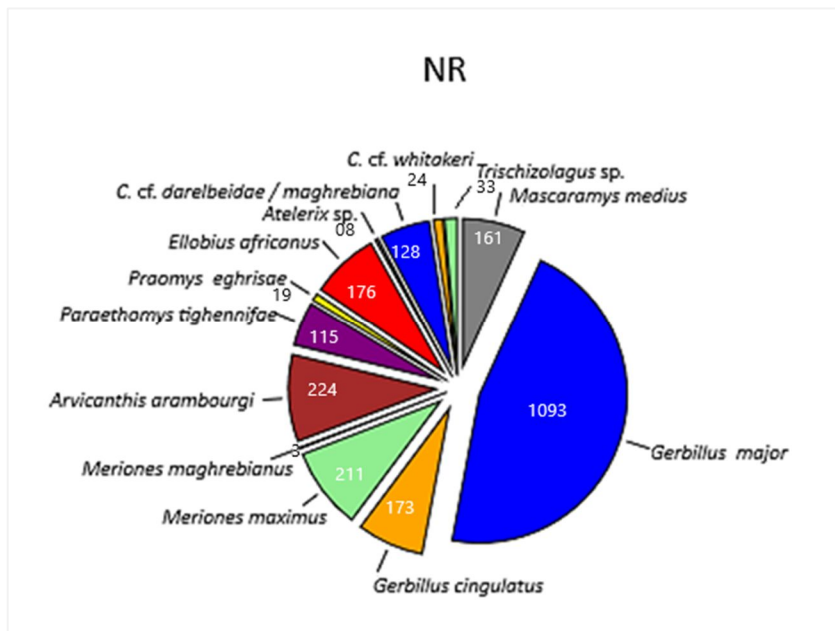


Figure 36: Proportion relative des taxons micromammifères fossiles du locus A+D de Tighennif (molaires uniquement) en Nombre de Restes (NR).

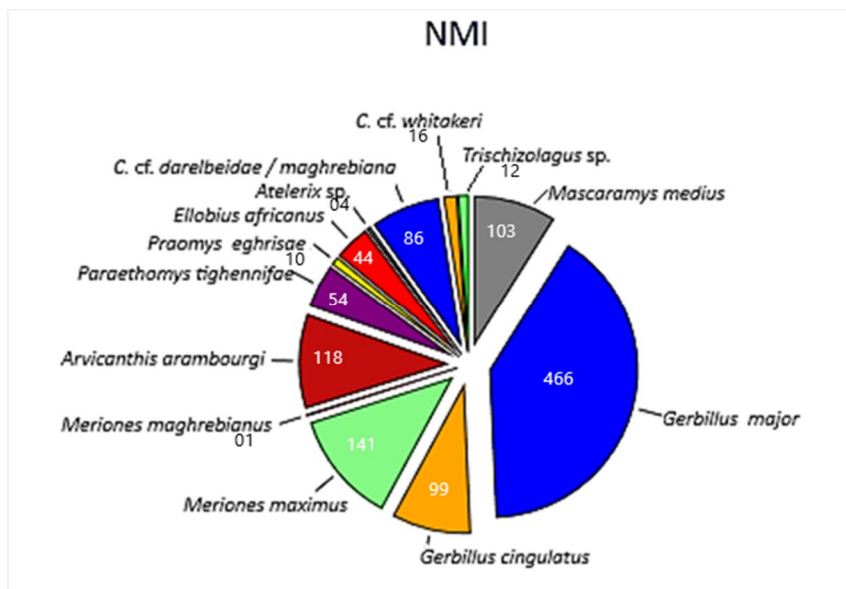


Figure 37: Proportion relative des taxons micromammifères fossiles du locus A+D de Tighennif (molaires uniquement) en Nombre Minimum d'Individus (NMI).

Classe MAMMALIA Linnaeus, 1758
Ordre RODENTIA Bowdich, 1821
Famille MURIDAE Illiger, 1811
Sous-Famille GERBILLINAE Gray, 1825
Genre *Mascaramys*, Tong 1986
Mascaramys medius, Tong 1986

Le genre *Mascaramys* (du nom de la ville de Mascara, Algérie) a été découvert au Maghreb pour la première fois dans le gisement Pléistocène inférieur de Tighennif avec *Mascaramys medius* Tong, 1986 ; puis au Pléistocène inférieur d'El Melah avec *Mascaramys* sp. Tong, 1986. Mais son existence chronologique au Maghreb remonte à la fin du Pliocène du gisement d'Ain Brimba (Tunisie) avec *Mascaramys brimbaensis* n.sp., et de Jebel Orouse (Algerie) avec *Mascaramys* sp. (Main & Pickford, 1992).

Morphologiquement, *Mascaramys* est de taille intermédiaire entre les genres *Meriones* et *Psammomys*. Selon Tong (1986), il est caractérisé par: i) des crêtes longitudinales plus médianes que chez *Meriones* ; ii) des lobes moins épais que chez *Psammomys* ; iii) une forme simple de l'antéroconide sur les premières molaires inférieures ; iv) la présence d'un antérolophule, antérolophulide, entolophe et ectolophide assez bien développés ; v) la forte réduction de la troisième molaire supérieure avec un lobe unique qui permet de le distinguer des genres *Tatera* et *Protatera* (Tong, 1986). Toujours selon Tong (1989), *Mascaramys* et *Meriones* sont phylogénétiquement frères et probablement se sont séparés dans les zones sahariennes. Les molaires de *Mascaramys brimbaensis* n.sp portent des caractères primitifs (tels qu'une M3 possédant deux lobes et un vestige de cingulum antérieur sur certaines m2) qui ont permis selon Tong (1989) de considérer cette espèce comme le possible ancêtre de *Mascaramys medius* de Tighennif.

Matériel : les restes de *Mascaramys* trouvés à Tighennif sont considérables y compris 2 fragments de mandibules gauches, 3 fragments de maxillaires gauches, des molaires isolées complètes et des fragments de molaires dans le locus D. l'US3 de ce locus a livrée 22 molaires isolées, 13 M1 (10 droites et 3 gauches), 9 m1 (5 droites et 4 gauches). L'US2 du même locus a livrée 139 molaires isolées, 59 M1 (27 droites et 32 gauches), 11 M2 (5 droites et 6 gauches), 47 m1 (17 droites et 30 gauches), 9 m2 (4 droites et 5 gauches), 8 m3 (4 droites et 4 gauches). L'US1 du locus A a livrée 19 molaires isolées, 9 M1 (3 droites et 5 gauches) et 11 m1 (7 droites et 4 gauches).

M 1	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
US3	13	2,78	2,57	2,92	0,10	1,97	1,80	1,96	0,06
US2	59	2,79	2,54	2,99	0,09	1,96	1,83	2,10	0,05
US1	9	2,80	2,78	2,94	0,10	1,97	1,86	2,03	0,05
Tong1986	30	2,76	2,60	2,93	0,08	1,99	1,86	2,13	0,08
M 2	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
US2	11	1,60	1,52	1,72	0,09	1,74	1,64	1,82	0,07
Tong 1986	28	1,58	1,43	1,71	0,07	1,74	1,63	1,84	0,06
M 3	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
US2	5	0,99	0,85	1,10	0,07	1,24	1,12	1,27	0,07
Tong 1986	20	0,97	0,85	1,08	0,06	1,22	1,13	1,31	0,06
m 1	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
US3	9	2,66	2,61	2,73	0,08	1,75	1,75	1,81	0,05
US2	47	2,64	2,42	2,77	0,09	1,77	1,66	1,90	0,06
US1	11	2,67	2,67	2,77	0,09	1,79	1,77	1,85	0,07
Tong 1986	22	2,70	2,45	2,85	0,11	1,84	1,66	1,99	0,09
m 2	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
US2	9	1,56	1,52	1,62	0,09	1,72	1,63	1,80	0,09
Tong 1986	21	1,65	1,50	1,79	0,07	1,81	1,70	1,93	0,06
m 3	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
US2	8	1,25	0,93	1,43	0,08	1,35	1,30	1,49	0,07
Tong 1986	27	1,23	0,91	1,48	0,18	1,33	1,21	1,48	0,06

Tableau 13: Mesures en (mm) des molaires de *Mascaramys medius* recueillis dans les Locus A et D de Tighennif, en comparaison avec les molaires étudiées par Tong (1986).

Description, mensurations et comparaison (voir tableaux 13,14 ; figures 38,39)

La M1: Les tubercules de la première molaire supérieure sont disposés en trois lobes transversaux complètement fusionés. L'antérocône est large et légèrement plus bas que les autres lobes. Les premier et deuxième lobes sont parallèles à l'antérocône, et l'antérolophule est presque aussi haut que l'antérocône. L'antérolophe est au même niveau médial que le néolophe M. Le sinus postérolabial est peu tracé sur le bord postérieur de la plupart des dents observées mais bien marqué sur certaines molaires. Trois à cinq racines sont présentes.

La M2 : Cette dent est composée de deux lobes transversaux de contour triangulaire, le lobe antérieur est nettement plus large que le lobe postérieur, les deux sont reliés l'un à l'autre par une crête longitudinale médiane.

La M3 : Cette dent présente un seul lobe de forme plus ou moins arrondie, et un très faible sinus sur le bord postérieur de la face linguale est observé sur les dents non usées.

La m1 : Sur les premières molaires inférieures, l'antéroconide est large et présente un ou plusieurs sinus antérieurs peu profonds sur les dents non usées. L'antérolophulide relie l'antéroconide au premier lobe et est aussi haut que ce dernier. Le protoconide et le métaconide sont fusionnés en un seul lobe mais restent distincts. Le néolophe M relie le protoconide au lobe postérieur, lui-même formé de l'hypoconide et de l'entoconide. Trois ou quatre racines sont présentes.

La m2 : Les deuxièmes molaires inférieures sont formées de deux lobes. Le lobe antérieur étant légèrement plus large et plus haut que le second lobe. Deux ou trois racines sont présentes.

La m3 : Ces dents sont formées d'un seul lobe, allongé transversalement et de forme ovale ou subovale, une seule racine massive est présente et sur certaines dents deux racines presque fusionnées, l'une antérieure et l'autre postérieure.

Malheureusement, aucune première molaire supérieure ni inférieure fossile complète n'a été trouvée dans d'autres sites pliocènes ou pléistocènes du Maghreb avec lesquels il aurait été très intéressant de comparer les premières molaires supérieures et inférieures de Tighennif. Ainsi, nous avons comparé les deuxièmes et troisièmes molaires supérieures et inférieures du genre *Mascaramys* trouvées dans les sites pliocènes et pléistocènes du Maghreb (tableau 14 ; figure 38).

Espèces	Gisements	Données	N	Molaires	L moy	σ	I moy	σ
<i>Mascaramys brimbaensis</i> n.sp.	Pliocène moyen /supérieur Ain Brimba Tunisie.	Tong ,1989	03	M2	1,45	0,04	1,57	0,04
			01	M3	0,88	-	1,1	-
			04	m2	1,51	0,06	1,48	0,03
			03	m3	1,02	0,08	1,06	0,08
<i>Mascaramys</i> sp.	Pliocène sup, Jebel Orousse, Algérie.	Tong ,1989	02	M2	1,49	0,05	1,55	0,03
<i>Mascaramys</i> sp.	Pléistocène inf, El Melah Algérie.	Tong ,1989	01	M2	1,70	-	1,82	-
			01	M3	0,84	-	1,08	-
			01	m2	1,93	-	1,78	-
			01	m3	0,97	-	1,25	-
<i>Mascaramys medius</i>	Pléistocène inf Tighennif Algérie.	Tong, 1986	28	M2	1,58	0,07	1,74	0,06
			20	M3	0,97	0,06	1,22	0,06
			21	m2	1,65	0,07	1,81	0,06
			27	m3	1,23	0,18	1,33	0,06
<i>Mascaramys medius</i>	Pléistocène inf - Tighennif Algérie.	Ce travail	11	M2	1,60	0,09	1,74	0,07
			05	M3	0,99	0,07	1,24	0,07
			09	m2	1,56	0,09	1,72	0,09
			08	m3	1,25	0,08	1,35	0,07

Tableau 14 : Les longueurs et largeurs moyennes des deuxième et troisième molaires supérieures et inférieures du genre *Mascaramys* du Pliocène et du Pléistocène de l'Afrique du Nord.

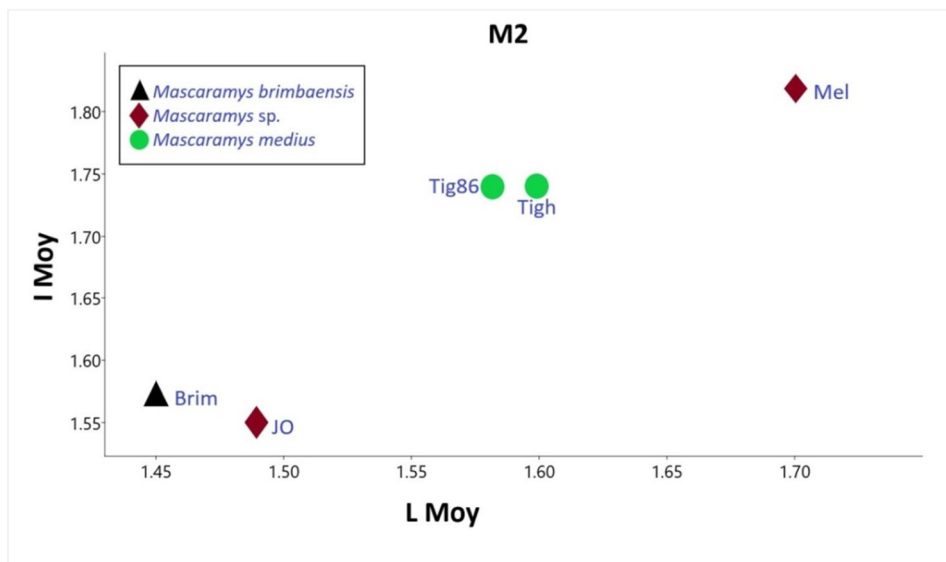


Figure 38: Remplacement des M2 de *Mascaramys medius* de Tighennif au sein des M2 du genre *Mascaramys* trouvés dans des gisements Pliocènes et Pléistocènes du Maghreb. Abréviations: Tigh= Tighennif, Tig86= travaux de Tong, 1986, Mel= El Melah, JO= Jebel Orousse, Brim=Ain Brimba.

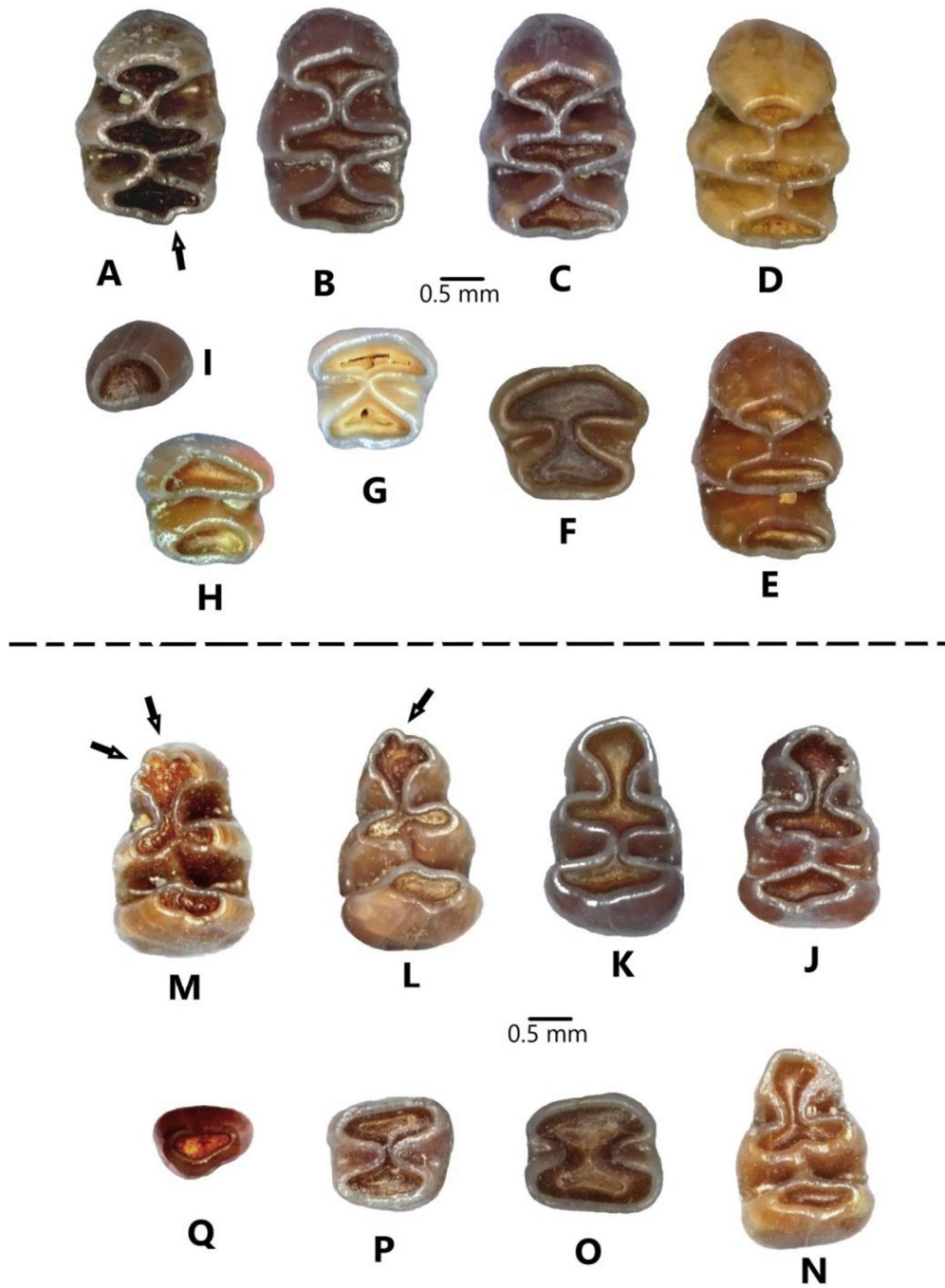


Figure 39: Exemples de molaires supérieures et inférieures isolées de *Mascaramys medius* de Tighennif en vue occlusale. A= M1G avec un cingulum postérieur modérément marqué ; B-E= M1 gauches ; F-G= M2 gauches ; H=M2 droite non usée ; I= M3 ; J-K= m1 droites ; L-N=m1 gauches avec un vestige de cingulum postérieur et de cingulum antérieur (Plis) bien marqué sur L-M ; O-P= m2 droites usées ; Q= m3 droite.

Genre *Gerbillus* Desmarest, 1804

***Gerbillus major* Tong, 1986**

Le genre *gerbillus* est actuellement représenté en Algérie par les espèces suivantes : i) *Gerbillus simoni* Lataste, 1881 qui se trouve dans toutes les régions des Haut-Plateaux; ii) *Gerbillus campestris* Loche, 1867 qui occupe tout le territoire Algérien ; iii) *Gerbillus gerbillus* Olivier, 1801 cette espèce est largement repondue dans tout le Sahara et limité à l'Atlas saharien vers le Nord ; iv) *Gerbillus henleyi* De Winton, 1903 se trouve à Oued Souf, Djelfa jusqu'à Béchar ; *Gerbillus amoenus* Blanford, 1875 habite tout le Sahara jusqu'à l'Atlas Saharien ; v) *Gerbillus pyramidum* Geoffroy, 1825 largement distribuée dans le Sahara et les Hauts-Plateaux ; vi) *Gerbillus tarabuli* Thomas, 1903 (ou *Gerbillus riggenbachi*) se trouve dans tout le Sahara ; et vii) *Gerbillus latastei* Thomas & Troussart, 1903 cette espèce a été siglée entre Laghouat et Djelfa (Ahmim et al., 2019).

Le genre *Gerbillus* est connu en Algérie depuis le pliocène inférieur avec *Gerbillus* sp., recueilli dans le gisement de Bel Hacel 2 (Ameur 1976a; Ameur-Chehbeur, 1988), puis au pléistocène inférieur de Djebel Orousse avec *Gerbillus* sp. (Ameur 1976a; Ameur-Chehbeur, 1988) ; de gisement de Oued Kremia avec *Gerbillus* cf. *abdallahi* (Tong, 1989) ; d'El Malah avec *Gerbillus* cf. *abdallahi* et *Gerbillus campestris* (Tong, 1989) et de Tighennif avec *Gerbillus major* et *Gerbillus cingulatus* (Tong, 1986). Plus tard, au pléistocène moyen du gisement d'Aïn Mefta avec *Gerbillus* cf. *campestris* (Tong, 1989), de Tadjera avec *Gerbillus* sp. (Jaeger, 1975a) ; de Ben Kérat avec *Gerbillus* cf. *grandis* (Stoetzel & Pickford, 2022) et enfin à l'Holocène du gisement de Gueldaman GLD1 avec *Dipodillus* cf. *campestris* (Saidani et al., 2016).

Gerbillus major (*Gerbillus* sp. in Jaeger, 1969) nommée 'major' pour sa présence majoritaire à Tighennif. Selon Tong, (1989) l'espèce la plus proche de *Gerbillus major* est bien *Gerbillus campestris* Le Vaillant, (1857) mais elle est légèrement plus grande et se distingue de cette dernière par des caractères plus primitifs tels que le faible déplacement médiale du protocône par rapport au paracône sur les premières molaires supérieures, le faible développement des crêtes longitudinales, et les premières molaires inférieures portent un vestige de cingulum postérieur.

Matériel : Le nombre total de restes de *Gerbillus major* à Tighennif est de 1093 molaires isolées et en place se répartissant comme suit : Locus D : l'US3 a livrée 113 molaires isolées dont 22 M1 (8 droites et 14 gauches), 9 M2 (3 droites et 6 gauches), 1 M3 droite et 26 m1 (12 droites et 14 gauches), 13 m2 (4 droites et 9 gauches), 15 m3 (2 droites et 13 gauches), 27 fragments de molaires. L'US2 a livrée 630 molaires isolées et en place, 17 fragments de maxillaires (8 droites et 9 gauches), 7 maxillaires avec M1 en place, 3 avec M1M2, 4 avec M2, 3 avec M2M3, 280 molaires supérieures isolées entre 160 M1 (82 droites et 78 gauches), 81 M2 (46 droites et 35 gauches), 39 M3 (9 droites et 30 gauches), 6 mandibules droites (4 avec m1 et 2 avec m1 et m2 en place), 326 molaires isolées dont 172 m1 (97 droites et 75 gauches), 102 m2 (66 droites + 36 gauches) 52 m3 (27 droites et 25 gauches). L'US0 a livrée 291 molaires avec 1 fragment de maxillaire gauche avec M1 et 3 fragments de mandibules droites avec m1 et 99 M1 (39 droites et 60 gauches), 37 M2 (13 droites et 24 gauches) 16 M3 (7 droites et 9 gauches), 93 m1 (24 droites et 69 gauches), 29 m2 (8 droites et 21 gauches), 13 m3 (5 droites et 8 gauches). Concernant le locus A l'US1 a livrée 39 molaires isolées dont 27 M1 (10 droites et 17 gauches), 12 m1 (5 droites et 7 gauches).

US3	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M1	22	2,39	2,20	2,69	0,15	1,63	1,47	1,83	0,11
M2	9	1,35	1,34	1,57	0,09	1,43	1,27	1,60	0,08
M3	01	L= 0,85mm				l= 0,95mm			
m1	26	2,27	2,11	2,49	0,09	1,44	1,33	1,53	0,06
m2	13	1,51	1,33	1,61	0,09	1,38	1,20	1,57	0,09
m3	15	0,80	0,58	1,12	0,07	0,97	0,75	1,11	0,07

Tableau 15: Mesures (mm) des molaires de *Gerbillus major* recueillies dans l'unité stratigraphique 3 (US3) du Locus D.

US2	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M1	157	2,32	2,08	2,67	0,09	1,59	1,32	1,73	0,06
M2	73	1,35	1,30	1,53	0,07	1,43	1,20	1,59	0,06
M3	31	0,71	0,65	0,81	0,06	0,91	0,81	1,01	0,05
m1	137	2,27	2,05	2,58	0,10	1,41	1,26	1,58	0,06
m2	91	1,50	1,35	1,56	0,07	1,36	1,15	1,51	0,09
m3	47	0,78	0,57	1,02	0,08	0,95	0,73	1,15	0,06

Tableau 16: Mesures (mm) des molaires de *Gerbillus major* recueillies dans l'unité stratigraphique 2 (US2) du Locus D.

US0	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M1	72	2,34	2,09	2,70	0,12	1,59	1,41	1,76	0,07
M2	34	1,35	1,32	1,55	0,07	1,43	1,22	1,57	0,06
M3	11	0,72	0,63	0,85	0,07	0,92	0,83	1,05	0,05
m1	85	2,24	2,09	2,45	0,09	1,41	1,29	1,56	0,06
m2	25	1,51	1,30	1,51	0,09	1,35	1,10	1,49	0,09
m3	13	0,80	0,58	1,05	0,07	0,94	0,70	1,09	0,05

Tableau 17: Mesures (mm) des molaires de *Gerbillus major* recueillies dans l'unité stratigraphique 0 (US0) de Locus D.

US1	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M1	12	2,35	2,23	2,51	0,10	1,57	1,47	1,66	0,06
m1	01	L = 2,25 mm		l = 1,48mm					

Tableau 18: Mesures (mm) des molaires de *Gerbillus major* recueillies dans l'unité stratigraphique 1 (US1) du Locus A.

Description, mensurations et comparaison (tableaux 15-20 ; figures 40,41)

La M1 : Sur les premières molaires supérieures non usées, l'antérocone est plus ou moins large et légèrement plus bas que les autres tubercules. L'antérolophule qui relie l'antérocone au protocône est légèrement plus bas que l'antérocone. Le protocône est décalé mésialement par rapport au paracône. Le métacône et l'hypocône forment un lobe transversal. Le néolophe L qui relie le paracône au métacône a une hauteur égale aux deux tiers environ. L'antérosinus est profond. Le sinus postérieur est faiblement marqué. Trois racines sont présentes : une grande antérieure, une postérieure et une linguale plus petite.

La M2 : les deuxième molaires supérieures sont formées de deux lobes transversaux. Le paracône a un cingulum antérieur relativement faible avec une pointe fermée et orientée vers la face linguale. Le métacône et l'hypocône sont séparés par un sinus antérieur et un sinus postérieur. Le sinus postérieur est profond et légèrement déplacé vers la face labiale. La hauteur du néolophe L représente environ les deux tiers de celle des tubercules. Trois racines sont présentes.

La M3 : les troisièmes molaires supérieures sont formées d'un seul lobe, plus ou moins ovale. La paroi postéro-labiale présente un sinus, visible même sur les dents usées. Une seule racine courbée vers l'arrière est présente.

La m1 : Sur les premières molaires inférieures, l'antéroconide est grand et relié au protoconide par l'antérolophulide. Sur sept molaires, l'antéroconide présente un sinus mésio-labial bien marqué, tandis que les autres molaires présentent un faible pli. Le protoconide et le métaconide sont fusionnés en un lobe transversal. Le néolophe L atteint environ la moitié de la hauteur des tubercules sur les dents non usées. L'entoconide et l'hypoconide sont complètement fusionnés en un lobe. Il n'y a pas de cingulum postérieur proéminent, mais plutôt des cuspides/renflements à mi-hauteur de la paroi postérieure de la plupart des molaires. Deux racines sont présentes, l'une antérieure et l'autre postérieure.

La m2 : Sur les deuxièmes molaires inférieures, les tubercules forment deux lobes transversaux orientés antérolabialement. Sur les dents non usées, le premier lobe est plus large et plus haut que le second. Le néolophe L est plus bas que le second lobe. Deux racines sont présentes.

La m3 : Les troisièmes molaires inférieures sont très réduites, de contour ovale qui donne à l'aplatissement, sa largeur est nettement supérieure à sa longueur. Une seule racine est présente.

Résultats Taxonomie

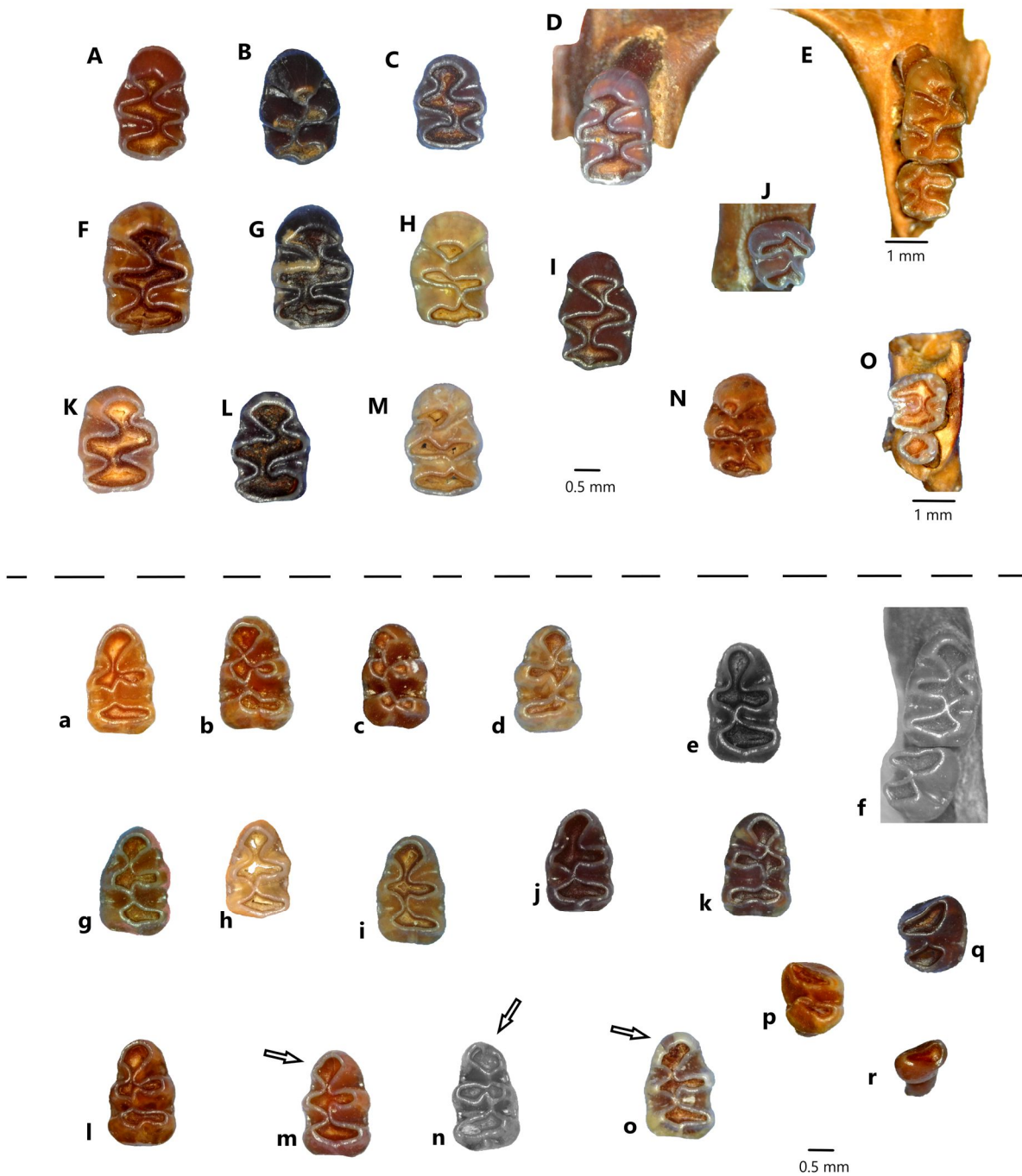


Figure 40: Exemples de molaires supérieures et inférieures isolées et en place de *Gerbillus major* des différentes unités stratigraphiques du locus A et locus D en vue occlusale : A-O = molaires supérieures (A: M1 gauche, B :M1 droite, C-D M1 gauches, E: M1+M2 droites, F-G: M1 droites, H: M1 gauche, I: M1 droite, J: M2 droite, K-L M1 droites, M-N : M1 gauches, O: M2+M3 droites). A-r = molaires inférieures (a-c: m1 gauches, d : m1 droite, e: m1 gauche, f : m1+m2 droites, g-j : m1 gauches, k ; m1 droite, l-m: m1 gauches, n: m1 droite, o : m1 gauche, p: m2 gauche, q: m2 droite, r: m3).

Résultats Taxonomie

Espèces	Gisements	Données	N	L moy	σ	l moy	σ
<i>Gerbillus campestris</i>	Fossiles-El Melah (Pl. inf. Algérie)	Tong, 1989	07	2.15	0.12	1.50	0.07
<i>Gerbillus campestris</i>	Fossiles-Thomas 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	21	2.10	0.10	1.42	0.09
<i>Gerbillus campestris</i>	Fossiles-Irhoud Néanderthal (Pl. moy/sup. Maroc)	Tong, 1989	01	2.10	/	1.41	/
<i>Gerbillus cf. campestris</i>	Fossiles-Sidi Abderrahmane 2 (Pl. moy/sup. Maroc)	Tong, 1989	06	2.31	0.10	1.60	0.09
<i>Gerbillus cf. campestris</i>	Fossiles-Sidi Abderrahmane 1 (Pl. moy/sup. Maroc)	Tong, 1989	05	2.26	0.11	1.56	0.07
<i>Gerbillus minutus</i>	Fossiles-Irhoud Ocre (Pl. inf. Maroc)	Tong, 1989	99	1.88	0.10	1.25	0.06
<i>Gerbillus minutus</i>	Fossiles-Sidi Abdallah (Pl. inf/moy. Maroc)	Tong, 1989	01	1.76	/	1.30	/
<i>Gerbillus ochrae</i>	Fossiles-Irhoud Ocre (Pl. inf. Maroc)	Tong, 1989	05	2.24	0.12	1.52	0.09
<i>Gerbillus cf abdallahi</i>	Oued Kremia (Pl. inf. Algérie)	Tong, 1989	03	2.36	0.11	1.71	0.07
<i>Gerbillus major</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Tong, 1986 (niveau 6)	57	2,37	0,07	1,69	0,07
<i>Gerbillus major</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US3	22	2,39	0,11	1.63	0,11
<i>Gerbillus major</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US2	157	2,32	0,09	1.59	0,06
<i>Gerbillus major</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US0	72	2,34	0,12	1.59	0,07

Tableau 19 : Mesures (mm) des premières molaires supérieures du genre *Gerbillus* de petite et moyenne taille, provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb en comparaison avec *Gerbillus major*.

Espèces	Gisements	Données	N	L moy	σ	l moy	σ
<i>Gerbillus. campestris</i>	Fossiles-El Melah (Pl. inf. Algérie)	Tong, 1989	04	2.15	0.09	1.39	0.07
<i>Gerbillus campestris</i>	Fossiles-Thomas 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	30	2.08	0.10	1.31	0.07
<i>Gerbillus campestris</i>	Fossiles-Irhoud Néanderthal (Pl. moy/sup. Maroc)	Tong, 1989	06	2.08	0.13	1.30	0.06
<i>Gerbillus cf. campestris</i>	Fossiles-Sidi Abderrahmane 2 (Pl. moy/sup. Maroc)	Tong, 1989	06	2.25	0.10	1.42	0.11
<i>Gerbillus cf. campestris</i>	Fossiles-Sidi Abderrahmane 1 (Pl. moy/sup. Maroc)	Tong, 1989	10	2.22	0.09	1.42	0.07
<i>Gerbillus minutus</i>	Fossiles-Irhoud Ocre (Pl. inf. Maroc)	Tong, 1989	124	1.86	0.08	1.13	0.06
<i>Gerbillus minutus</i>	Fossiles-Sidi Abdallah (Pl. inf/moy. Maroc)	Tong, 1989	03	1.85	0.10	1.14	0.04
<i>Gerbillus ochrae</i>	Fossiles-Irhoud Ocre (Pl. inf. Maroc)	Tong, 1989	08	2.31	0.08	1.46	0.08
<i>Gerbillus cf abdallahi</i>	Oued Kremia (Pl. inf. Algérie)	Tong, 1989	03	2.43	0.01	1.48	0.02
<i>Gerbillus major</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Tong, 1986	86	2.35	0,10	1.50	0.07
<i>Gerbillus major</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US3	26	2.27	0.09	1.44	0.06
<i>Gerbillus major</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US2	137	2.27	0.10	1.41	0.06
<i>Gerbillus major</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US0	85	2.24	0.09	1.35	0.09

Tableau 20 : Mesures (mm) des premières molaires inférieures du genre *Gerbillus* de petite et moyenne taille, provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb en comparaison avec *Gerbillus major*.

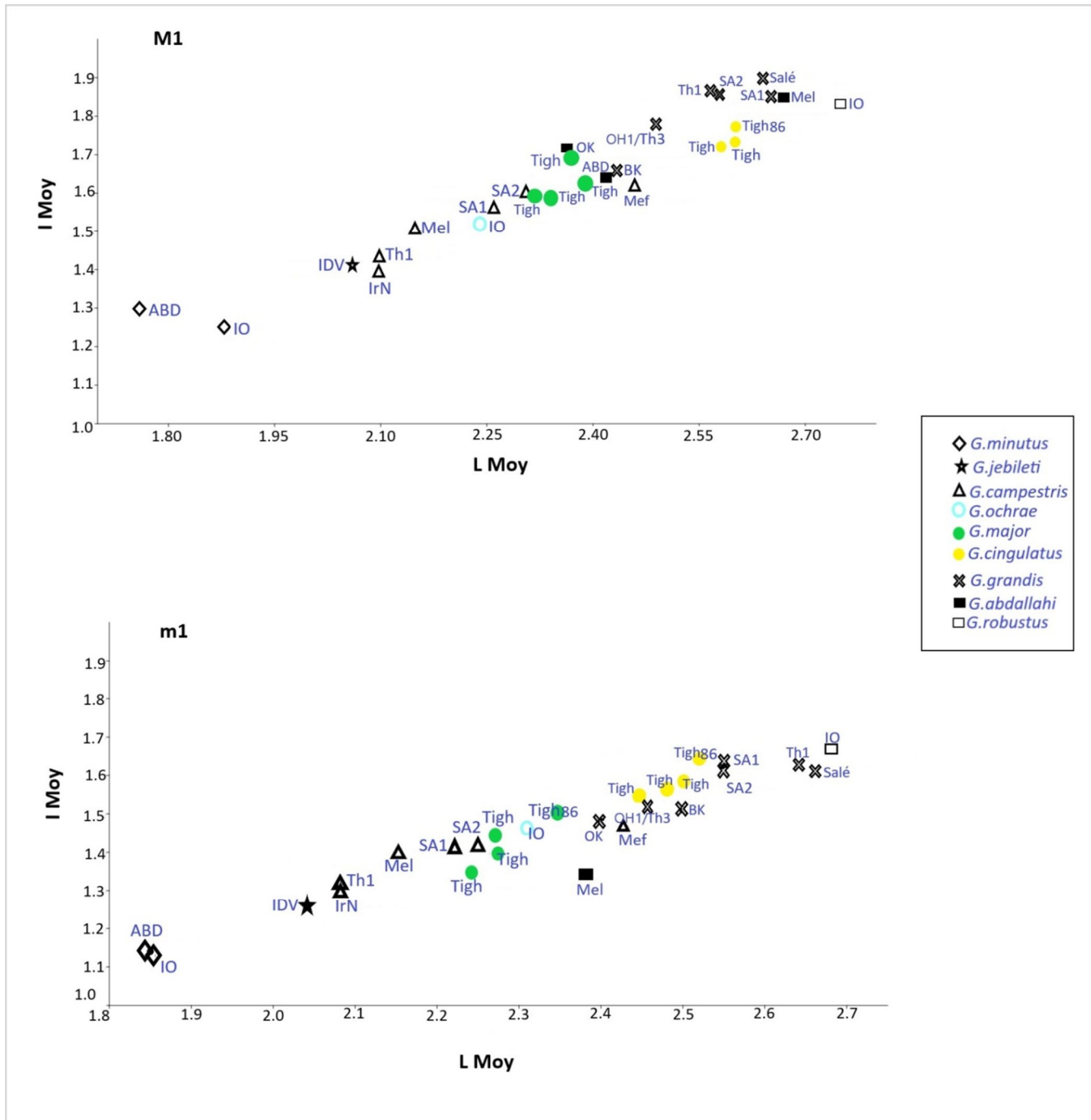


Figure 41 : Les premières molaires supérieures et inférieures de *Gerbillus major* et *Gerbillus cingulatus* de Tighennif étudiées dans ce travail + les dents étudiées par Tong 1986 (mentionné comme ; Tigh86) au sein des différentes espèces du genre *Gerbillus* décrites dans différents sites pléistocènes du Maghreb. Abréviations : Abd = Sidi Abdallah ; IO = Irhoud Ocre ; IDV = Irhoud Derbala Virage IrN = Irhoud Neandertal ; OH1/Th1 = Oulad Hamida 1Thomas1 ; Th3= Thomas3 ; Mel= El Melah ; Mef = Aïn Mefta ; SA1 = Sidi Abderrahmane 1 ; SA2 = Sidi Abderrahmane 2 ; BK= Ben Kérat ; Ok ; Oued Kremia ; Salé = Salé ; Tigh = Tighennif.

***Gerbillus cingulatus*, Tong 1986**

Gerbillus cingulatus n'est décrit dans aucun autre gisement autre que celui de Tighennif (Tong, 1986 ; 1989). Les molaires de cette espèce sont très semblables à celles de *Gerbillus major* mais légèrement plus grandes et caractérisées par un cingulum fort et significativement marqué sur la partie postérieure des première et deuxième molaires inférieures, ainsi que par des crêtes longitudinales plus élevées que chez *Gerbillus major* (Tong, 1986).

Matériel : le nombre de restes total de *Gerbillus cingulatus* dans les deux locus de Tighennif est de 173 molaires Se repartissant comme suit : l'US3 du locus D a livrée 1 M1 droite et 12 m1 (5 droites et 7 gauches). US2 a livrée 18 M1 (16 droites et 2 gauches), 13 M2 (11 droites et 2 gauches), 7 M3 (5 droites et 2 gauches), 39 m1 (18 droites et 21 gauches), 24 m2 (18 droites et 6 gauches), 11 m3 (3 droites et 8 gauches). Dans l'US1 du locus A a livrée 6 M1 gauches (3 droites et 3 gauches), 10 m1 (8 droites et 2 gauches), 5 m2 (2 droites et 3 gauches), 3 m3 gauches.

US2	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M1	18	2,58	2,50	2,73	0,07	1,72	1,61	1,83	0,06
M2	13	1,48	1,40	1,63	0,07	1,55	1,40	1,65	0,06
M3	07	0,87	0,77	0,97	0,07	1,08	1,01	1,10	0,05
m1	39	2,45	2,32	2,60	0,07	1,54	1,42	1,68	0,05
m2	24	1,53	1,42	1,68	0,09	1,46	1,36	1,61	0,09
m3	11	0,91	0,89	1,05	0,07	1,11	1,07	1,23	0,05

Tableau 21 : Mesures (mm) des molaires de *Gerbillus cingulatus* de l'unité stratigraphique 2 du Locus D.

US3	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M1	01	L=2,58mm				l=1,63mm			
m1	12	2,50	2,35	2,68	0,11	1,58	1,49	1,71	0,10

Tableau 22 : Mesures (mm) des molaires de *Gerbillus cingulatus* de l'unité stratigraphique 3 du Locus D.

US1	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M1	06	2,60	2,57	2,69	0,07	1,73	1,70	1,74	0,07
m1	10	2,48	2,31	2,61	0,10	1,56	1,43	1,68	0,09
m2	05	1,56	1,50	1,65	0,09	1,48	1,40	1,66	0,09
m3	03	0,92	0,87	1,02	0,07	1,09	1,06	1,14	0,05

Tableau 23 : Mesures (mm) des molaires de *Gerbillus cingulatus* de l'unité stratigraphique 1 du Locus A.

Description, mensurations et comparaison (tableaux 21-25 ; figure 42)

Les molaires de *Gerbillus cingulatus* sont morphologiquement très proches de celles de *Gerbillus major* au point que Jaeger (1969) n'a pas pu les séparer sur une base morphologique ou biométrique. Plus tard, Tong (1986) a étudié le matériel et a noté que *Gerbillus cingulatus* est caractérisé par un mélange de caractères, comprenant des caractères primitifs avec un fort cingulum postérieur sur les molaires inférieures et un cingulum antérieur sur les deuxièmes molaires supérieures et des caractères dérivés tels que des crêtes longitudinales plus élevées avec un déplacement médian du protocône par rapport au paracône sur les premières molaires supérieures.

La M1 : Les premières molaires supérieures de *Gerbillus cingulatus* ressemblent beaucoup à la M1 de *Gerbillus major* sauf que le déplacement du protocône par rapport au paracône semble plus marqué et que les crêtes longitudinales sont plus hautes que chez *Gerbillus major*. Trois à quatre racines sont présentes.

La M2 : Les deuxièmes molaires supérieures de *Gerbillus cingulatus* diffèrent des deuxièmes molaires supérieures de *Gerbillus major* par un cingulum antérieur très fort dirigé vers l'avant, et une extrémité antérieure arrondie est ouverte avec l'usure. Par contre, sur les M2 supérieures de *Gerbillus major* le cingulum antérieur est moins fort et se termine en forme de pointe. Le cingulum postérieur est bien profond sur les M2 de *Gerbillus cingulatus* contrairement à *Gerbillus major* où il est légèrement marqué même sur les dents non usées.

Résultats Taxonomie

La M3 : Les troisièmes molaires supérieures de *Gerbillus cingulatus* et de *Gerbillus major* sont morphologiquement identiques sauf que chez *Gerbillus cingulatus* la dent est plus grande, et de ce fait, seules les dimensions peuvent les séparer. **La m1** : Les premières molaires inférieures de *Gerbillus cingulatus* sont beaucoup plus grandes que *Gerbillus major*, l'antéroconide apparaît plus large ; des sinus/plis antérieurs sont observés sur la partie labiale de la plupart des molaires mais ce sinus est profond sur quelques molaires. Le cingulum postérieur est très fort et toujours présent. Deux racines sont présentes. **La m2** : Les deuxièmes molaires inférieures sont comme celles de *Gerbillus major* avec un premier lobe plus haut que le deuxième lobe sur les dents non usées. Cependant, elles se distinguent des m2 de *Gerbillus major* par un cingulum postérieur de forme losangique qui se trouve sur le deuxième lobe. **La m3** : Les troisièmes molaires inférieures de cette espèce sont morphologiquement identiques à celles de *Gerbillus major*, bien qu'elles soient légèrement plus grandes.

Espèces	Origine	Données	N	L moy	σ	l moy	σ
<i>Gerbillus. cf abdallahi</i>	El Melah (Pl. inf. Algérie)	Tong, 1989	03	2.66	0.24	1.85	0.22
<i>Gerbillus. cf abdallahi</i>	Fossiles-Oued Kremia (Pl. inf. Algérie)	Tong, 1989	03	2.36	0.11	1.71	0.07
<i>Gerbillus abdallahi</i>	Sidi Abdallah (Pl. inf/moy. Maroc)	Tong, 1989	02	2.42	0.01	1.64	0.06
<i>Gerbillus robustus</i>	Fossiles-Irhoud Ocre (Pl. inf. Maroc)	Tong, 1989	05	2.73	0.12	1,84	0.06
<i>Gerbillus cf. campestris</i>	Fossiles-Aïn Mefta (Pl. moy. Algérie)	Tong, 1989	40	2.46	0.12	1.62	0.07
<i>Gerbillus grandis</i>	Fossiles-Thomas 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	24	2.57	0.10	1.86	0.05
<i>Gerbillus grandis</i>	Salé (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	17	2.64	0.12	1.90	0.11
<i>Gerbillus grandis</i>	Thomas 3 = Oulad Hamida 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	03	2.49	0.06	1.78	0.06
<i>Gerbillus grandis</i>	Sidi Abderrahmane 1 (Pl. moy.-sup. Maroc)	Tong, 1989	07	2.67	0.07	1.85	0.14
<i>Gerbillus grandis</i>	Sidi Abderrahmane 2 (Pl. moy.-sup. Maroc)	Tong, 1989	09	2.58	0.08	1.85	0.11
<i>Gerbillus cf grandis</i>	Ben kerat (fin pl moy, Algérie)	Stoetzel & Pikford, 2022	03	2,43	0,14	1,66	0,03
<i>Gerbillus cingulatus</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Tong, 1986 (Niveau 6)	09	2,60	0,07	1,77	0,08
<i>Gerbillus cingulatus</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US2	18	2,58	0,07	1,72	0,06
<i>Gerbillus cingulatus</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US1	06	2,60	007	1,73	0,07

Tableau 24 : Mensurations (mm) des premières molaires supérieures du genre *Gerbillus* de grande taille provenant de différents sites Pléistocène du Maghreb en comparaison avec *Gerbillus cingulatus*.

Espèces	Origine	Données	N	L moy	σ	l moy	σ
<i>Gerbillus cf abdallahi</i>	Fossiles-Oued Kremia (Pl. inf. Algérie)	Tong, 1989	03	2.43	0.01	1.48	0.02
<i>Gerbillus cf abdallahi</i>	Fossiles-El Melah (Pl. inf. Algérie)	Tong, 1989	02	2.38	0.06	1.34	0.02
<i>Gerbillus cf. campestris</i>	Fossiles-Aïn Mefta (Pl. moy. Algérie)	Tong, 1989	61	2.40	0.11	1.48	0.06
<i>Gerbillus grandis</i>	Fossiles-Thomas 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	25	2.64	0.10	1.63	0.09
<i>Gerbillus robustus</i>	Fossiles-Irhoud Ocre (Pl. inf. Maroc)	Tong, 1989	07	2.68	0.12	1.67	0.13
<i>Gerbillus grandis</i>	Fossiles-Salé (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	28	2.66	0.09	1.61	0.08
<i>Gerbillus grandis</i>	Fossiles-Thomas 3 = Oulad Hamida 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	04	2.46	0.04	1.53	0.03
<i>Gerbillus grandis</i>	Fossiles-Sidi Abderrahmane 1 (Pl. moy.-sup. Maroc)	Tong, 1989	05	2.55	0.11	1.64	0.09
<i>Gerbillus grandis</i>	Fossiles-Sidi Abderrahmane 2 (Pl. moy.-sup. Maroc)	Tong, 1989	12	2.55	0.11	1.62	0.07
<i>Gerbillus cf grandis</i>	Ben kerat (fin pl moy, Algérie)	Stoetzel & Pikford, 2022	02	2,50	-	1,51	-
<i>Gerbillus cingulatus</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Tong, 1986 (Niveau 6)	19	2,52	0,10	1,64	0,09
<i>Gerbillus cingulatus</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US2	39	2,45	0,07	1,54	0,05
<i>Gerbillus cingulatus</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US3	12	2,50	0,11	1,58	0,10
<i>Gerbillus cingulatus</i>	Tighennif (pl,inf, Algérie)	Ce travail US1	10	2,48	0,10	1,56	0,09

Tableau 25 : Mesures (mm) effectuées sur les premières molaires inférieures du genre *Gerbillus* de grande taille provenant de différents sites Pléistocène du Maghreb en comparaison avec *Gerbillus cingulatus*.

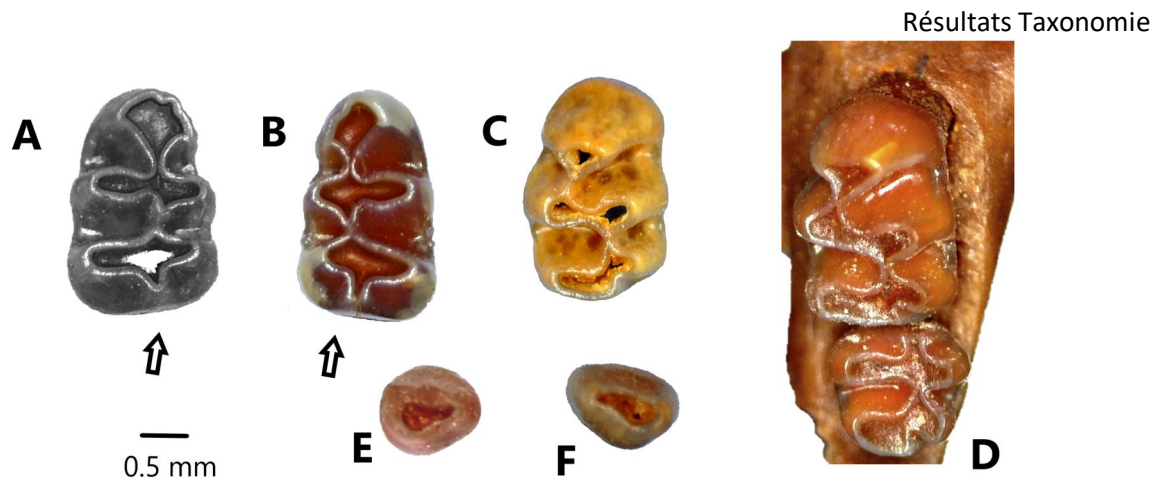


Figure 42: Exemples de molaires supérieures et inférieures de *Gerbillus cingulatus* en vue occlusale: A= m1 inférieure droite isolée B= m1 inférieure gauche isolée. C=M1 supérieure gauche isolée ; D= M1+M2 supérieures gauches en place. E-F=m3 inférieures isolées.

Genre *Meriones* Illiger, 1811

***Meriones* cff. *shawii* in Jaeger, 1969**

***Meriones maximus* Tong, 1986**

Les mérionnes sont de grandes gerbilles avec des molaires caractérisées par des couronnes élevées, des crêtes longitudinales alignées et bien développées (Tong, 1986, 1989). Actuellement les mérionnes occupent presque tout le territoire algérien, représentées par ; *Meriones crassus* Sundevall, 1842 une espèce qui occupe tout le Sahara. *Meriones libycus* Lichtenstein, 1823 qui se trouve dans toute la zone saharienne et le sud des Hauts-Plateaux. *Meriones shawi* Duvernoy, 1842 qui habite les zones côtières jusqu'aux Hauts-Plateaux.

Le genre *Meriones* Illiger, 1811 apparaît au Maghreb au Pléistocène inférieur à Tighennif (Tong, 1986 ; 1989), à Thomas-unité L (Geraads, 2010 ; Geraads *et al.*, 2010), ensuite dans d'autres gisements du Pléistocène moyen tels que les sites de Thomas 1, Thomas 3 et Salé (Geraads, 2010 ; Geraads *et al.*, 2010). Durant le Pléistocène supérieur et l'Holocène, les groupes de *Meriones shawii* Duvernoy, 1842 et *Meriones grandis* Cabrera, 1907 dominent les assemblages fossiles (Stoetzel, 2009 ; 2013), tandis que, *Meriones libycus* Lichtenstein, 1823 et *Meriones crassus* Sundevall, 1842 sont rares dans les gisements archéologiques (Stoetzel *et al.*, 2017 ; Stoetzel & Pickford, 2022). L'espèce fossile *Meriones maximus* nommée '*maximus*' pour sa grande taille est connue pour la première fois dans le gisement de Tighennif. Selon

Tong (1989), cette espèce correspond probablement à un immigrant asiatique puisqu'elle apparaît en même temps que le genre *Ellobius*. En revanche, Kowalski et Rzebik-Kowalska, (1991) considère que *Meriones* est un taxon endémique originaire de la ceinture sud de l'Afrique du Nord (Aulagnier, 1992 ; Stoetzel, 2009).

La morphologie dentaire des différentes populations de *Meriones* est très homogène, de sorte qu'elles ne peuvent être discriminées que par une analyse morphométrique (Tong, 1989; Stoetzel *et al*, 2017). Du point de vue de la taille, *Meriones maximus* représente la plus grande forme, tandis que *Meriones libycus* et *Meriones crassus* sont les plus petites (Stoetzel, 2009; Stoetzel *et al.*, 2017; Stoetzel & Pickford, 2022).

Matériel : *Meriones maximus* est présente dans les deux locus de Tighennif avec un nombre de restes de 211 molaires dont 3 M1 gauche, 3 M2 gauche, et 2 M1 droite dans le Locus D. l'US3 de ce locus a livrée 2 molaires qui ont été mesurées (M1 gauche L=4,07mm I =2,62mm et m1 droite L=3,73mm I=2,50mm). L'US2 a livrée 1 maxillaire avec 1 M1 en place, 31 M1 (17 droites et 14 à gauche), 19 m2 (9 droites et 10 gauches), 17 m3 (5 droites et 12 gauches), 32 m1 (10 droites et 22 gauches), 6 M1 gauche fragmentées, 7 M2 (3 gauches et 2 droites) très digérées et 2 M1 droites fragmentées, 1 M1 gauche (L=3,71 mm ; I=2,49 mm). L'US0 a livrée 15 premières molaires supérieures M1 (9 droites et 6 gauches), 15 m1 (8 droites et 7 gauches), 21 M2 gauches, 12 m2 (5 droites et 7 gauches), 6 M3 (4 droites et 2 gauches), 2 m3 droites. Concernant l'US1 du locus A, 16 molaires isolées ont été recueillies dont 9 M1 (3 droites et 6 gauches), 3 m1 (2 droites et 1 gauche), 3 m2 (2 droites et 1 gauche), 1 m3 gauche.

US2	N	L moy	L min	L max	σ	I moy	I min	I max	σ
M1	15	3,83	3,62	4,19	0,21	2,62	2,57	2,78	0,11
M2	08	2,25	2,18	2,28	0,10	2,36	2,28	2,60	0,09
M3	13	1,32	1,14	1,45	0,10	1,42	1,37	1,60	0,09
m1	14	3,80	3,55	4,01	0,17	2,50	2,40	2,60	0,07
m2	08	2,68	2,37	2,71	0,20	2,54	2,45	2,63	0,10
m3	06	1,92	1,45	2,25	0,30	1,79	1,50	1,90	0,12

Tableau 26: Mesures (mm) effectuées sur les molaires supérieures et inférieures de *Meriones maximus* trouvées dans l'unité stratigraphique 2 (US2) du locus D.

US0	N	L moy	L min	L max	σ	I moy	I min	I max	σ
M1	13	3,84	3,52	4,12	0,18	2,66	2,46	2,82	0,10
M2	03	2,27	2,12	2,39	0,15	2,38	2,28	2,80	0,09
M3	03	1,34	1,24	1,48	0,10	1,42	1,37	1,58	0,12
m1	11	3,79	3,61	3,91	0,10	2,49	2,35	2,60	0,07
m2	04	2,70	2,37	2,81	0,26	2,52	2,41	2,63	0,11
M3	01	L= 1,90				I=1,79			

Tableau 27 : Mesures (mm) des molaires supérieures et inférieures de *Meriones maximus* trouvées dans l'unité stratigraphique 2 (US2) du locus D.

US1	N	L moy	L min	L max	σ	I moy	I min	I max	σ
M1	05	3,86	3,64	4,22	0,29	2,53	2,46	2,72	0,27
m1	01	L=3,80				I=2,52			
m2	01	L=2,37				I=2,53			
m3	01	L= 2,18				I=1,94			

Tableau 28 : Mesures (mm) es molaires supérieures et inférieures de *Meriones maximus* trouvées dans l'unité stratigraphique 1 (US1) du locus A.

Description, mensurations et comparaison (tableaux 26-30 ; figures 43-45)

La M1 : Sur les premières molaires supérieures, les tubercules sont complètement fusionnés en trois lobes de forme losangique. L'antérocone est large. L'antérophe est déplacé lingualement par rapport à l'entophe médian. La première paire de sinus est opposée, alors que le deuxième sinus lingual est légèrement déplacé médialement par rapport au sinus labial. Trois à quatre racines sont présentes.

La M2 : Les deuxièmes molaires supérieures sont composées de deux lobes, le lobe antérieur est légèrement plus large que le lobe postérieur, le néophe M est médian. Deux racines sont présentes.

La M3 : les troisièmes molaires supérieures sont composées de deux lobes, le premier lobe est nettement plus large que le deuxième, sur quelque spécimens le deuxième lobe est très réduit qu'il n'est représenté que par un allongement postérieur du premier lobe (figure 45). Deux racines sont fusionnées en une seule racine massive.

La m1 : les premières molaires inférieures ont des lobes triangulaires reliés par des crêtes longitudinales labiales. Sur la plupart des spécimens analysés dans ce travail, l'antéroconide présente un sinus labial bien visible. Deux à trois racines sont présentes.

Résultats Taxonomie

La m2 : les deuxièmes molaires inférieures possèdent deux lobes, le néolophid M est légèrement déplacé du côté labial. Sur certains spécimens un léger cingulum postérieur est présent. Deux racines sont présentes.

La m3 : les troisièmes molaires inférieures ont un lobe ovale transversal unique avec une seule racine robuste.

Espèces	Origine	Données	N	L moy	L min	L max	σ	I moy	I min	I max	σ
<i>Meriones maximus</i>	Tighennif (Pl,inf, moy, Algérie)	Tong, 1986 (Niveau 3)	06	3,85	3,63	4,23	0,20	2,67	2,49	2,80	0,11
<i>Meriones maximus</i>	Fossiles-Thomas 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	10	4,14	3,89	4,59	0,21	2,70	2,50	3,11	0,17
<i>Meriones maximus</i>	Fossiles-Thomas 3 = Oulad Hamida 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	03	4,11	4,00	4,14	0,10	2,67	2,62	2,78	0,09
<i>Meriones maximus</i>	Fossiles-Salé (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	03	4,57	4,45	4,72	0,14	2,87	2,75	3,08	0,18
<i>Meriones maximus</i>	Tighennif (Pl,inf, Algérie)	Ce travail US2	15	3,83	3,62	4,19	0,21	2,62	2,57	2,78	0,11
<i>Meriones maximus</i>	Tighennif (Pl,inf, Algérie)	Ce travail US2	13	3,84	3,52	4,12	0,18	2,66	2,46	2,82	0,10
<i>Meriones maximus</i>	Tighennif (Pl,inf, Algérie)	Ce travail US1	05	3,86	3,64	4,22	0,29	2,53	2,46	2,72	0,27

Tableau 29: Mesures (mm) des premières molaires supérieures de *Meriones maximus* trouvées dans différents gisements pléistocènes du Maghreb.

Espèces	Origine	Données	N	L moy	L min	L max	σ	I moy	I min	I max	σ
<i>Meriones maximus</i>	Tighennif (Pl,inf Algérie)	Tong, 1986	12	3,82	3,51	4,16	0,16	2,51	2,25	2,71	0,17
<i>Meriones maximus</i>	Thomas 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	01	4,06	-	-	-	2,50	-	-	-
<i>Meriones maximus</i>	Oulad Hamida 1 /Thomas 3 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	06	3,78	3,62	3,94	0,13	2,48	2,26	2,66	0,14
<i>Meriones maximus</i>	Oulad Hamida 1 /Thomas 3 (Pl. moy. Maroc)	Geraads, 1994	41	3,69	3,35	4,00	0,16	2,37	2,19	2,58	0,10
<i>Meriones maximus</i>	Salé (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	11	4,18	3,72	4,60	0,26	2,58	2,30	2,83	0,15
<i>Meriones maximus</i>	Tighennif (Pl,inf Algérie)	Ce travail US2	14	3,80	3,55	4,01	0,17	2,50	2,40	2,60	0,07
<i>Meriones maximus</i>	Tighennif (Pl,inf Algérie)	Ce travail US2	11	3,79	3,61	3,91	0,10	2,49	2,35	2,60	0,07
<i>Meriones maximus</i>	Tighennif (Pl,inf Algérie)	Ce travail US1	01	3,80	-	-	-	2,52	-	-	-

Tableau 30: Mesures (mm) des premières molaires inférieures de *Meriones maximus* trouvées dans différents gisements Pléistocènes du Maghreb.

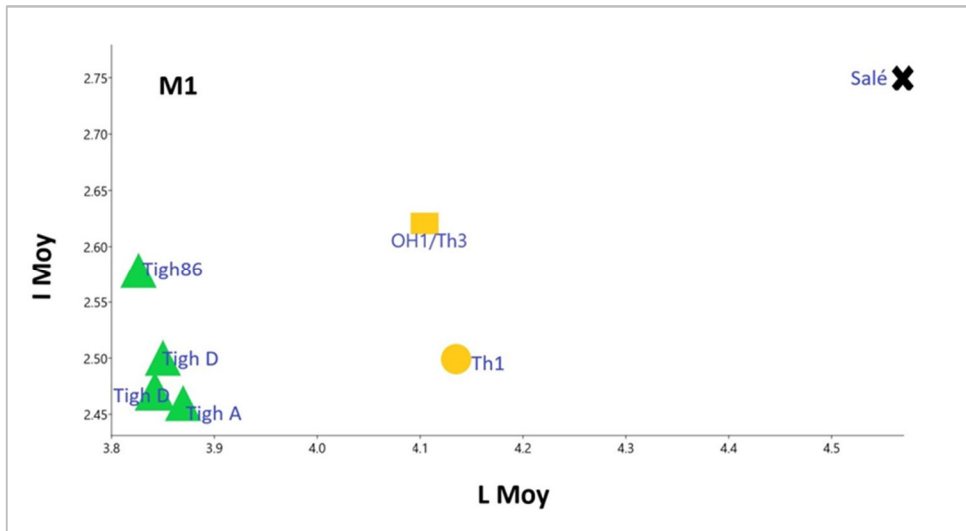


Figure 43: Les premières molaires supérieures de *Meriones maximus* de Tighennif (locus A et locus D) au sein de *Meriones maximus* de différents sites Pléistocènes du Maghreb.

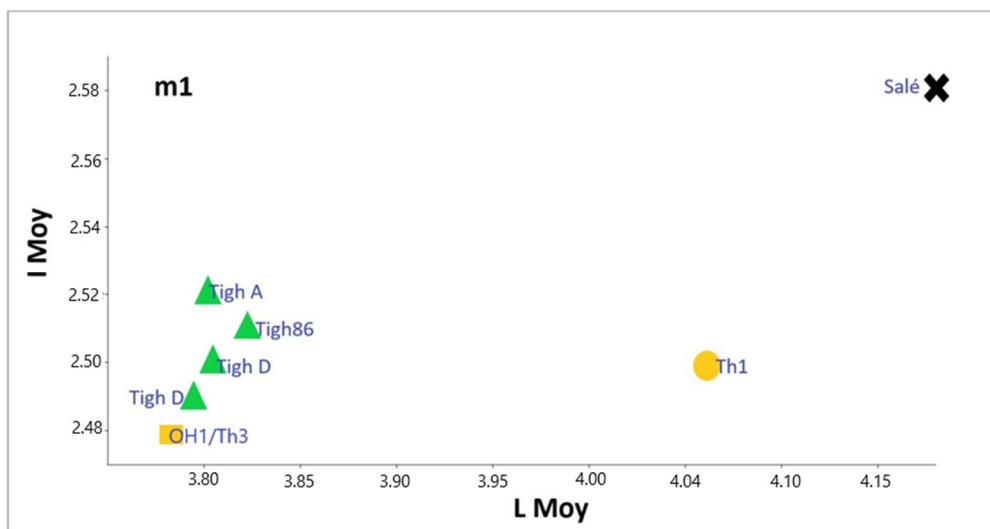


Figure 44: Les premières molaires inférieures de *Meriones maximus* de Tighennif (locus A et locus D) au sein de *Meriones maximus* de différents sites Pléistocènes du Maghreb.

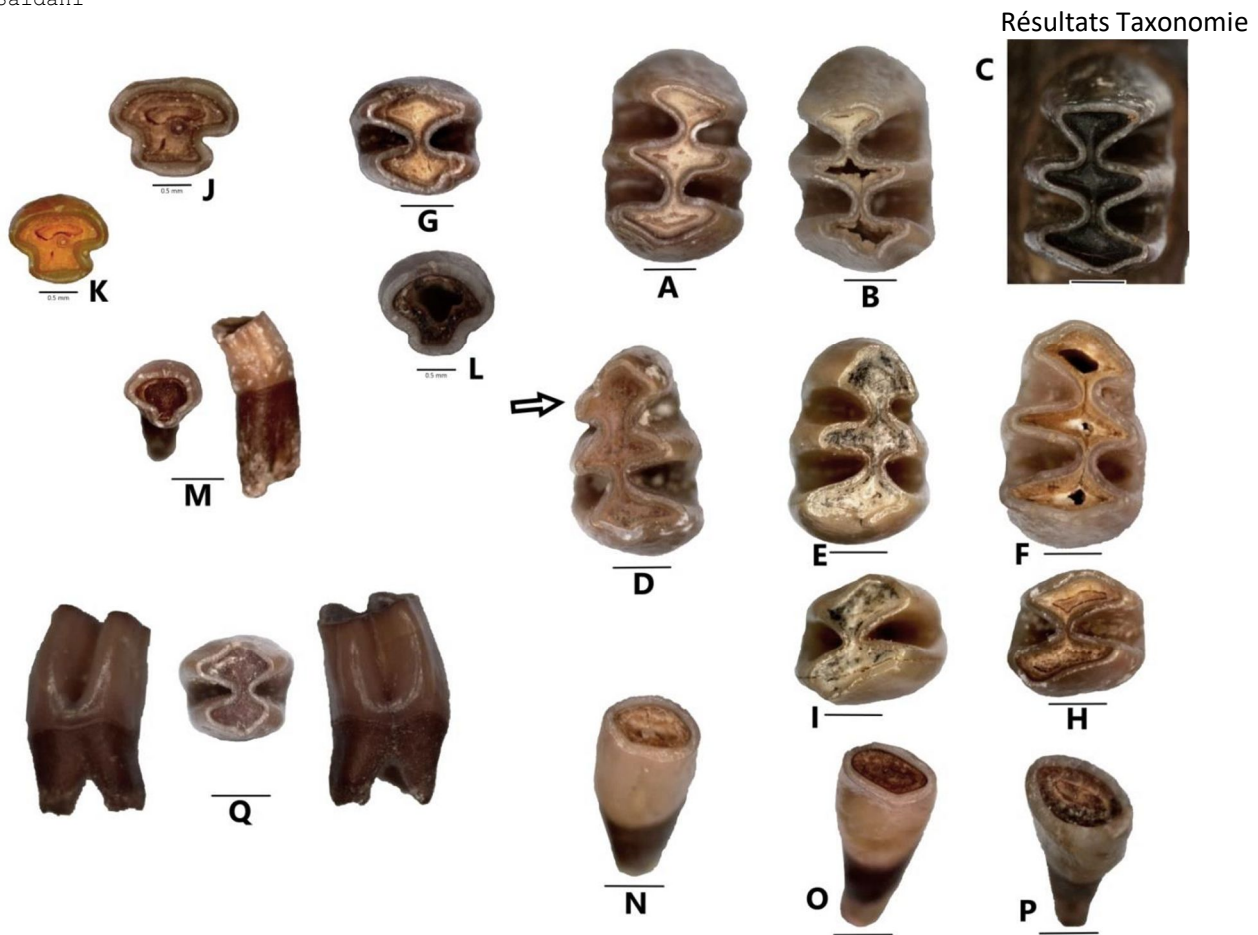


Figure 45: Exemples de molaires supérieures et inférieures de *Meriones maximus* de Tighennif en vue occlusale (A-P), A= M1 droite; B-C M1 gauche; D=m1 gauche; E-F= m1 droites; G=M2 gauche; H-I= m2 droites; J-L= M3 face occlusale; M = M3 face occlusale et latérale; N-P= m3 face vertical-latérale; et de *Meriones maghrebianus* (Q) = M2 gauche en vue occlusale au milieu, labiale à gauche et linguale à droite. Echelle 1mm sauf pour J, K, L = 0.5 mm.

***Meriones maghrebianus* Tong, 1989 (*Meriones* sp., in Tong, 1986)**

La plus ancienne apparition de *Meriones maghrebianus* est connue dans le gisement d'El Melah du Pléistocène inférieur d'Algérie (Tong, 1989) puis dans d'autres gisements tels que Tighennif, Cariere Thomas1, Salé, Irhoud Derbala Virage et Sidi Abderrahmane 1-2 (Tong, 1989). Plus tard, dans le gisement de Thomas3 (actuellement Oulad Hamida 1) avec *Meriones maghrebianus hamidae* Geraads, 1994. Cette espèce est morphologiquement identique à *Meriones maghrebianus* mais de plus petites dimensions (Geraads, 1994). *Meriones maghrebianus* a disparue à la fin du Pléistocène moyen et a été remplacée par *Meriones shawii* qui perdure jusqu'à l'actuel (Tong, 1989).

Les molaires de *Meriones maghrebianus* et *Meriones shawii* sont morphologiquement très proches et il est difficile de les distinguer (Stoetzel, 2017). Afin de les séparer, Tong (1989) a calculé le rapport entre la longueur de la première molaire supérieure et la longueur de la première molaire inférieure et a conclu que la valeur de ce rapport est plus faible chez *Meriones maghrebianus* que chez les *Meriones shawii* moderne. Malheureusement, ce critère de distinction n'a pas pu être calculé pour Tighennif, car aucune m1 inférieure de *Meriones maghrebianus* n'a été trouvée ni par Tong, ni dans ce travail. De plus, Stoetzel (2009) a calculé ce rapport pour différentes populations actuelles et fossiles de *meriones*, et selon elle, ce critère semble peu discriminant.

Selon Tong (1989), *Meriones maghrebianus* montre une augmentation de la taille des molaires au cours du temps et que les plus petites molaires sont celles des gisements de Tighennif et d'El Melah. Cette augmentation de taille est également remarquable sur les deuxièmes molaires supérieures étudiées dans ce travail. Il faut cependant prendre cette remarque avec prudence car le nombre de molaires trouvées à El Melah et à Tighennif est très faible.

Ce qui est remarquable et intéressant à noter est que *Meriones maghrebianus* est faiblement présente lorsque elle est associée à *Meriones maximus*, puis elle devient beaucoup plus abondante après la disparition de *Meriones maximus* (figure 46) plus particulièrement dans les localités types (Tighennif pour *Meriones maximus* et d'Irhoud Derbala Virage pour *Meriones maghrebianus*).

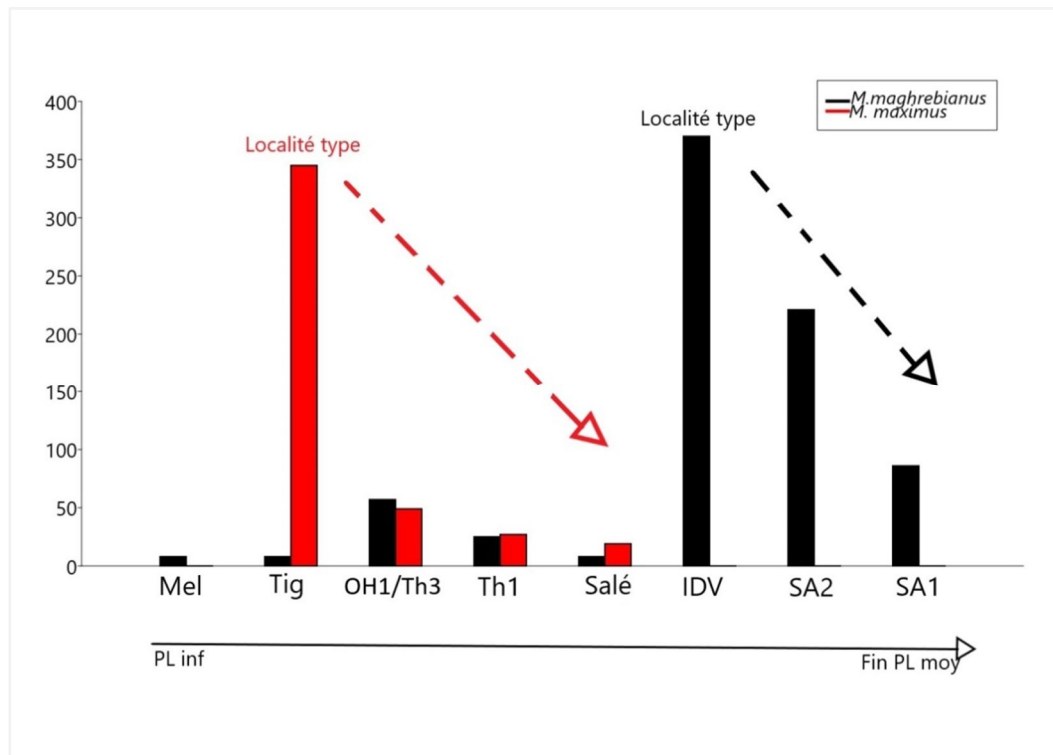


Figure 46: Association de *Meriones maximus* avec *Meriones maghrebianus* dans les sites Pléistocènes du Maghreb. Les données pour Tighennif (ce travail et Tong, 1986), pour OH1/Th3 (Tong, 1989 et Geraads, 1994), pour le reste des gisements (Tong, 1989).

Matériel: *Meriones maghrebianus* est très rare à Tighennif avec un nombre de reste de 8 molaires uniquement (Tong, 1986 = 5 molaires et ce travail = 3 molaires). Une seule deuxième molaire supérieure complète (figure 45, Q) et 2 fragments de deuxièmes molaires inférieures (m2) ont été trouvées dans l'unité stratigraphique (US2) du locus D.

Description, mesures et comparaison (tableaux 31, 32 ; figures 45-47)

La seule deuxième molaire supérieure complète trouvée dans ce travail (M2) montre une forme identique à celle décrite par Tong (1986) mais légèrement plus grande (figure 45 ; tableau 32). Cette dent est formée par deux lobes, le premier lobe est plus large que le second. Le Néoloppe M est légèrement décalé du côté labial. Deux racines sont présentes, une antérieure et une postérieure.

Espèces	Origine	Données	N	L moy	I moy
<i>Meriones maghrebianus</i>	Tighennif (Pl,inf Algérie)	Tong,1986	01	2.64	1.62
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-Irhoud Derbala Virage (Pl. moy. Maroc)	Tong,1989	110	3.46	2.18
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-El Melah (Pl. inf. Algérie)	Tong,1989	03	3.12	1.94
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-Thomas 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong,1989	07	3.21	1.99
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-Salé (Pl. moy. Maroc)	Tong,1989	03	3.28	2.07
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-Sidi Abderrahmane 2 (Pl. moy.-sup. Maroc)	Tong,1989	56	3.65	2.27
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-Sidi Abderrahmane 1 (Pl. moy.-sup. Maroc)	Tong, 1989	14	3.56	2.29
<i>Meriones shawii</i>	Fossiles-Irhoud Néanderthal (Pl. moy.-sup. Maroc)	Tong, 1989	06	3.30	2.08
<i>Meriones shawii</i>	Fossiles-Aïn Mefta (Pl. moy. Algérie)	Tong, 1989	03	3.29	2.14
<i>Meriones shawii</i>	Fossiles-El Harhoura 1 (Pl. sup. Maroc)	Aouraghe & Abbassi, 2002	05	2.99	2.07
<i>Meriones cf. shawii</i>	Fossiles-El Harhoura 2 (Pl. sup. Maroc)	Stoetzel ,2009	551	3,39	2,02
<i>Meriones shawii</i>	Actuelles	Tong, 1989	-	3.45	2.24

Tableau 31: Mesures (mm) des premières molaires supérieures de *Meriones maghrebianus* provenant des différents sites Pléistocènes du Maghreb.

Espèces	Origine	Données	N	L moy	I moy
<i>Meriones maghrebianus</i>	Tighennif (Pl,inf Algérie)	Ce travail (US2)	01	1.75	1.80
<i>Meriones maghrebianus</i>	Tighennif (Pl,inf Algérie)	Tong, 1986	01	1.66	1.74
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-Irhoud Derbala Virage (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	76	1.78	1.97
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-El Melah (Pl. inf. Algérie)	Tong, 1989	01	1.59	1.74
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-Thomas 1 (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	04	1.61	1.63
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-Salé (Pl. moy. Maroc)	Tong, 1989	01	1.79	1.92
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-Sidi Abderrahmane 1 (Pl. moy.-sup. Maroc)	Tong, 1989	25	1.82	2.03
<i>Meriones maghrebianus</i>	Fossiles-Sidi Abderrahmane 2 (Pl. moy.-sup. Maroc)	Tong, 1989	50	1.83	2.08
<i>Meriones shawii</i>	Fossiles-Irhoud Néanderthal (Pl. moy.-sup. Maroc)	Tong, 1989	08	1.63	1.87
<i>Meriones shawii</i>	Fossiles-Aïn Mefta (Pl. moy. Algérie)	Tong, 1989	15	1.89	1.99

Tableau 32: Mesures (mm) des deuxièmes molaires supérieures (M2) de *Meriones maghrebianus* provenant des différents sites Pléistocènes du Maghreb.

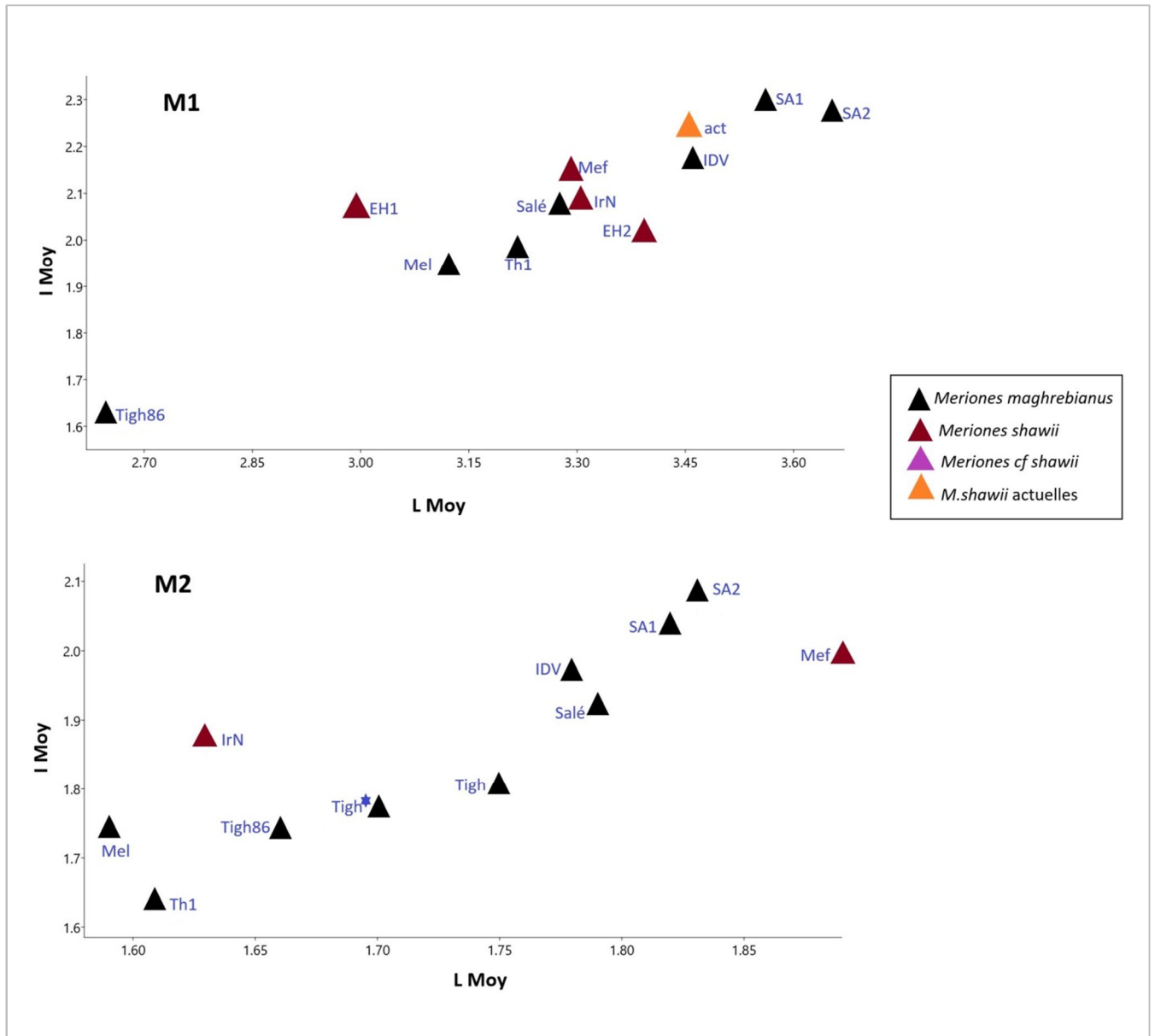


Figure 47: Les premières molaires supérieures (M1) et des deuxièmes molaires supérieures (M2) de *Meriones maghrebianus* de Tighennif au sein de *Meriones maghrebianus*, et de *Meriones shawii* fossiles et actuelles provenant des différents sites Pléistocènes du Maghreb (Tigh*) = la moyenne de la M2 étudiée par Tong, (1986) et la M2 étudiée dans ce travail.

Sous-Famille MURINAE Illiger, 1811
Genre *Arvicanthis* Lesson, 1842
***Arvicanthis arambourgi*, Jaeger, 1975**

La plus ancienne occurrence du genre *Arvicanthis* en Afrique du Nord provient du Miocène supérieur du gisement d'Aït Kandoula au Maroc avec *Arvicanthis afoudensis* et *Arvicanthis* cf. *primaevus* (Mahboubi, 2014). Ce genre fut également décrit au Pléistocène inférieur d'Olduvai Bed-I avec *Arvicanthis primaevus* (Jaeger, 1976) ; et Bed-II avec *Arvicanthis* cf. *niloticus* (Denys, 1987b) dans le lac de Natron. Au Pléistocène moyen-supérieur de la Palestine avec *Arvicanthis ectos* (Tchernov, 1968). Durant le Pléistocène du Maghreb, ce genre est représenté au Pléistocène inférieur de Jebel Rerras avec *Arvicanthis* sp. (Mein & Pickford, 1992) ; de Tighennif avec *Arvicanthis arambourgi* (Jaeger, 1976) ; au Pléistocène moyen de Tadjera avec *Arvicanthis arambourgi*, de Irhoud Derbala Virage et de Aïn Mefta avec *Arvicanthis niloticus*, ensuite au Pléistocène supérieur de Ez Zarka et Chrafate avec *Arvicanthis niloticus* (Jaeger, 1975ab, 1976).

Actuellement *Arvicanthis* est absent du Maghreb, il est présent en Egypte (le long de la Vallée du Nil), au sud de la péninsule arabique, en Afrique sub-saharienne (de l'Ouest à l'Est depuis le Sénégal jusqu'à en Ethiopie et s'étend vers le sud jusqu'à la Zambie). Il faut noter que des études récentes moléculaires suggèrent la possible présence actuelle de ce genre dans le sud de l'Algérie par un nouveau taxon qui n'a pas encore un nom disponible (*Arvicanthis niloticus* C2-C4 ; Brydja et al., 2019), mais ces études ne sont pas encore confirmées par des analyses morphométriques. D'après Ahmim (2019), la dernière mention historique de la présence d'*Arvicanthis niloticus* en Algérie (Hoggar) remonte à 1941 avec les spécimens capturés par H. Lhote (1939-1941). Ce genre est considéré comme éteint par Kowalchi et Rezebik-Kowalska (1991) mais est présent dans la liste des rongeurs d'Algérie actualisée par Meunier et al. (2020). Au cours du Quaternaire, ce genre a fait plusieurs incursions au Maghreb (Stoetzel, 2017). Sa persistance dans cette région pourrait se faire dans des milieux plus favorables tels que les Ouasis, les steppes et les Oueds (Dobigny et al. 2001). Afin de reconstituer les mouvements sud-nord de ce rongeur qui se sont produits lors des phases humides, Stoetzel (communication personnelle) mène une analyse morphométrie géométrique et microure des molaires d'*Arvicanthis* du Maghreb y compris *Arvicanthis arambourgi* de Tighennif des anciennes fouilles.

Matériel : Deux cent quatre-vingt quatre (284) molaires d'*Arvicanthis arambourgi* sont étudiées dans ce travail. Le locus D a livré une bonne quantité de molaires dont l'US0 avec 12 molaires, 2 molaires complètes représentées par 1 deuxième molaire supérieure gauche M2 (L=2,15mm ; l= 2,11mm) et 1 troisième molaire inférieure droite (L=1,95mm ; l=1,74mm). L'US2 a livrée 2 mandibules gauches (une avec m1 et m2 et l'autre avec m2 et m3), un seul maxillaire gauche abimé (avec M1 et M2), 247 molaires isolées dont 54 M1 (32 gauches et 22 droites), 38 M2 (19 gauches et 19 droites), 54 M3 (42 gauches et 12 droites), et 25 m1 (19 gauches et 6 droites), 34 m2 (13 gauches et 21 droites), 42 m3 (13 gauches et 26 droites). L'US3 a livrée 13 molaires dont une m1 gauche (L=2,75mm ; l=1,79mm), une m2 gauche (L=2,06mm ; l=1,98mm), une m3 droite (L= 2,08mm ; l= 1,72mm), une M2 gauche (L=2,18mm ; l=2,13mm), une M3 gauche (L=1,97mm ; l=1,73mm), 8 fragments de molaires. Dans l'US3 du locus A, l'US3 a livrée 3 molaires dont une seule m1 gauche (L= 2,63 mm ; l= 1,70mm), une seule m2 gauche (L=1,97mm ; l= 1,85mm), un fragment de m1 gauche. L'US1 a livré 13 molaires dont une seule M1 gauche et quatre m1 (deux gauches et deux droites), huit m2 (quatre droites et quatre gauches), une seule M3 gauches.

US2	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M 1	45	3,00	2,74	3,29	0,10	2,20	2,05	2,39	0,07
M 2	35	2,49	1,69	2,40	0,14	2,18	2,03	2,21	0,13
M 3	17	1,87	1,74	2,07	0,09	1,76	1,67	1,90	0,06
m 1	28	2,70	2,56	2,92	0,08	1,87	1,66	1,95	0,07
m 2	40	2,03	1,85	2,41	0,10	1,95	1,71	2,30	0,09
m 3	16	2,00	1,81	2,36	0,16	1,85	1,69	2,19	0,14

Tableau 33: Les longueurs et largeurs (mm) des molaires inférieures et supérieures d'*Arvicanthis arambourgi* du locus D.

US1	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M 1	1	L = 3,07mm l = 2,19mm							
M 3	1	L=1,92mm l= 1,77mm							
m 1	4	2,70	2,59	2,90	0,11	1,87	1,71	1,88	0,06
m 2	8	2,02	1,94	2,17	0,10	1,92	1,85	2,04	0,08

Tableau 34: Les longueurs et largeurs (mm) des molaires inférieures et supérieures d'*Arvicanthis arambourgi* du locus A.

Description, mensurations et comparaison (tableaux 33-36 ; figures 48-50)

Arvicanthis arambourgi de Tighennif se distingue d'*Arvicanthis primaevus* et d'*Arvicanthis ectos* par une taille plus grande et par l'absence de cingulum postérieur sur les molaires supérieures, et d'*Arvicanthis niloticus* par des caractères plus primitifs tels que ; un t9 moins réduit sur les molaires supérieures, le cingulum postérieur moins réduit sur les molaires inférieures, la basse connexion qui relie entre le tD et le tF sur les m1 et enfin la radication plus simple des M2 (Jaeger, 1975).

Les M1 : La plupart des premières molaires supérieures observées portent une surface occlusale constituée de trois lobes non reliés entre eux (reliés sur quelques échantillons). Les tubercules centraux sont larges, le t1 et le t4 sont légèrement décalés vers l'arrière légèrement fusionnés au t2 et t5. Le t3 est au même niveau que le t2. Le t8 est gros. Le t9 est quelquefois moins réduit, il est disposé davantage à proximité du t6. Un cingulum postérieur est observé sur deux molaires. Cinq racines sont présentes une racine antérieure, deux racines linguales et deux racines labiales.

Les M2 : La M2 supérieure a les mêmes caractéristiques que la M1 supérieure, son contour correspond à celui d'un triangle isocèle, la muraille antérieure est peu oblique. Le t1 est volumineux, le t3 est réduit. Le t4, le t5 et le t6 sont séparés par des vallées bien développées. Le t9 est sous forme d'ébauche d'émail dentaire disposée entre le t8 et le t6. Le cingulum postérieur est absent. Cinq racines sont présentes et rarement 6 racines.

Les M3 : Le contour général de la dent est sub-triangulaire. Le t1 est gros et isolé par rapport au t3 qui est très réduit et parfois vestigial. Le t4, t5 et t6 présente la forme d'un accent dissymétrique. Ces molaires présentent deux formes de lobe postérieur, un lobe à tubercule unique et un lobe à tubercule incomplètement séparé et étroit. Six racines sont présentes. **Les m1 :** Ces molaires sont constituées de deux tubercules séparés par des vallées transverses plus ou moins profondes. Le tma est absent. Sur quelques molaires la partie antérieure du tD est reliée à la partie postérieure du tF par une crête qui barre la vallée qui sépare le prélobe du lobe formé par le tD et le tF, mais cette crête est absente sur la quelques molaires. Le c1 est bien visible il est relié au tA avec l'usure. Le cingulum postérieur est présent sur la plupart des molaires, très réduit ou absent sur d'autres. Cinq racines sont présentes dont deux postérieures, une antérieure, deux petites racines une linguale et une labiale.

Espèces	Origine	Données	N	L moy	L min	L max	σ	I moy	I min	I max	σ
<i>Arvicanthis primaevus</i>	FLK1, Olduvai Bed I	Jaeger, 1976	01	2.32	-	-	-	1.97	-	-	-
<i>Arvicanthis niloticus</i>	Olduvai upper Bed II	Jaeger, 1979	01	2.75	-	-	-	1.97	-	-	-
<i>Arvicanthis cf niloticus</i>	Lac de l'Ouest Natron	Denys, 1987-1987b	06	2.39	2.24	2.53	-	1.76	1.66	1.81	-
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	Tighenif Pl.inf,Algérie	Jaeger, 1975	40	3,01	2,77	3,20	0,09	2,21	2,08	2,36	0,05
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	Tighenif Pl.inf, Algérie	Ce travail US2 Locus D	46	3,00	2,74	3,29	0,10	2,18	2,05	2,39	0,07
<i>Arvicanthis niloticus</i>	Irh. Derb. Vir. (Pl. moy. Maroc).	Jaeger, 1975	12 13	3,19	3,12	3,28	0,05	2,32	2,28	2,39	0,03
<i>Arvicanthis niloticus</i>	Actuel MNHP	Denys, 1987	10	2.77	-	-	-	2.02	-	-	-

Tableau 35 : Mensurations (mm) des premières molaires supérieures d'*Arvicanthis* provenant de différents sites Pléistocène du Maghreb et de la Tanzanie.

Espèce	Origine	Données	N	L moy	L min	L max	σ	I moy	I min	I max	σ
<i>Arvicanthis primaevus</i>	FLK1, Olduvai Bed I .Pl inf Tanzanie.	Jaeger, 1976	04	2.24	2.15	2.31	-	1.54	1.47	1.62	-
<i>Arvicanthis niloticus</i>	Olduvai upper Bed II. Pl inf Tanzanie.	Jaeger, 1979	02	2.71	2.66	2.76	-	1.79	1.48	2.11	-
<i>Arvicanthis cf. niloticus</i>	Lac de l'Ouest Natron. Pl inf Tanzanie.	Denys, 1987,1987 b	04	2.28	2.25	2.34	-	1.50	1.49	1.51	-
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	Tighenif Pl.inf Algérie.	Jaeger, 1975	36	2,76	2,56	2,95	0,11	1,89	1,69	2,01	0,08
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	Tighenif, Pl inf Algérie.	Ce travail US2 Locus D	28	2,74	2,56	2,92	0,09	1,87	1,66	1,95	0,07
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	Tighenif, Pl.inf Algérie.	Ce travail US1 Locus A	06	2,76	2,59	2,90	0,11	1,88	1,71	1,88	0,08
<i>Arvicanthis niloticus</i>	Irh. Derb. Vir. Pl. moy,Maroc.	Jaeger, 1975	10	2,81	2,73	2,87	0,04	2	1,88	2,12	0,07
<i>Arvicanthis niloticus</i>	Actuel MNHP	Denys, 1987	10	2.39	-	-	-	1.65	-	-	-

Tableau 36 : Mesures (mm) des premières molaires supérieures d'*Arvicanthis* provenant de différents sites Pléistocène du Maghreb et de la Tanzanie

Les m2 : les deux chevrons sont inclinés vers l'avant, ils sont séparés par une vallée transversale profonde. Le tE est bien visible et isolé sur toutes les molaires étudiés, il ne se fusionne pas au tC même avec l'usure. Le c1 est absent, Le cingulum postérieur est présent et bien développé sur presque toutes les dents observées. Cinq racines sont présentes.

Les m3 : le tE est minuscule, les deux chevrons sont séparés par une vallée transversale. Les tubercules antérieurs sont au même niveau et de même taille. Ils sont majoritairement trois racines et rarement quatre.

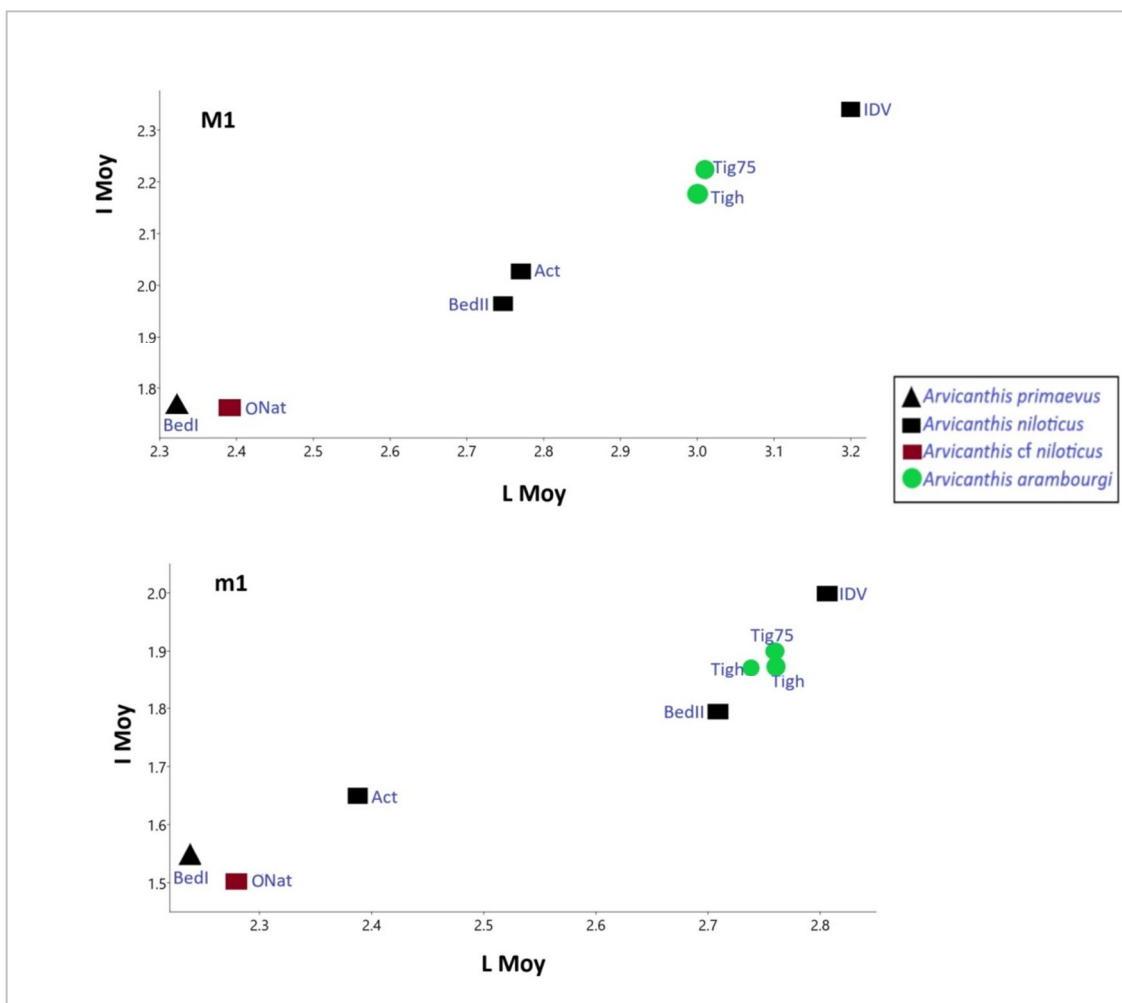


Figure 48: Les premières molaires supérieures et inférieures d'*Arvicanthis* de Tighennif au sein des *Arvicanthis* fossiles et actuels du Maghreb et de la Tanzanie. Abréviations : BedI= Olduvai BedI, BedII= Olduvai BedII, WNat= Ouest Natron.

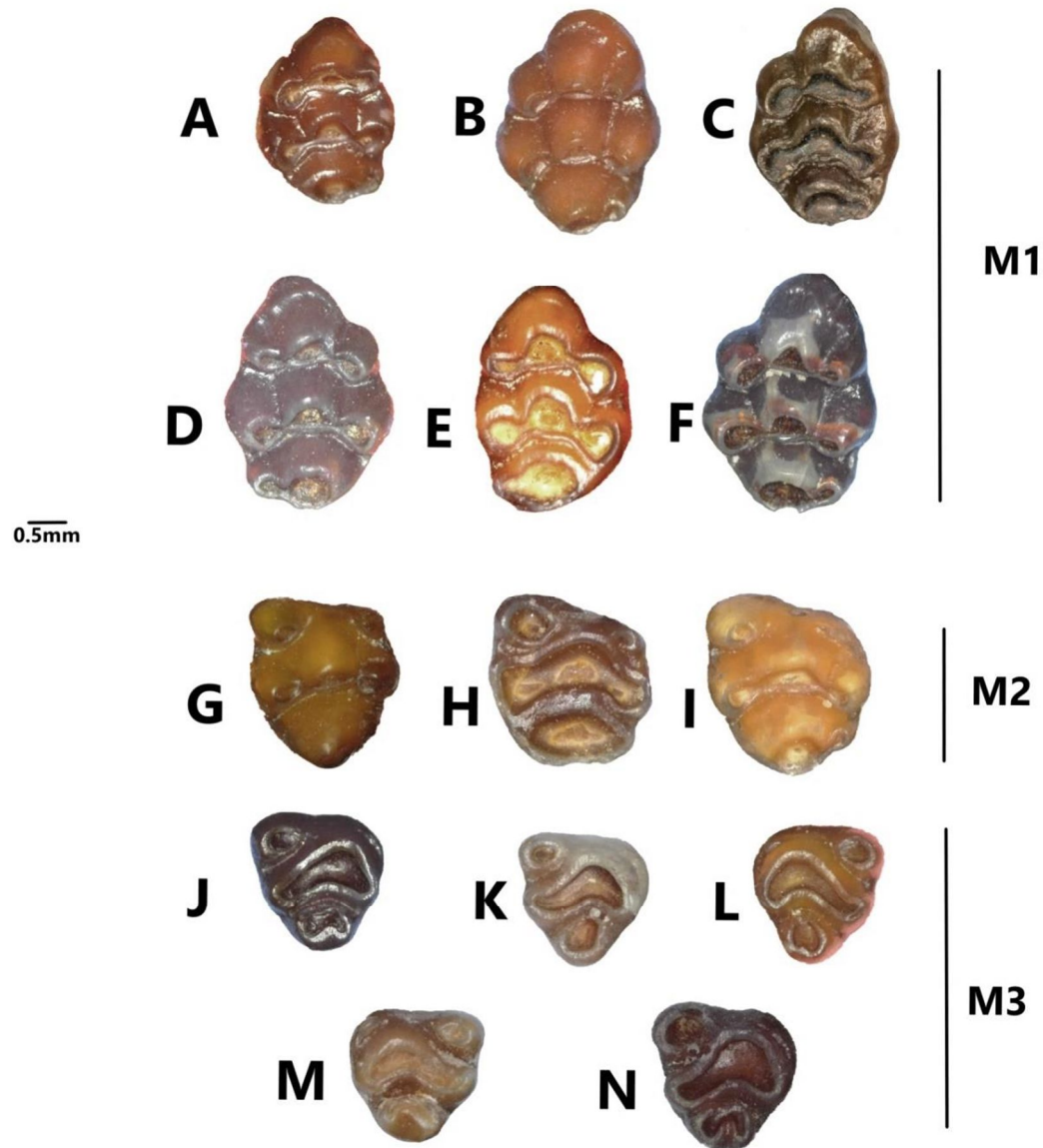


Figure 49: Exemples de molaires supérieures d'*Arvicanthis arambourgi* en vue occlusale trouvées dans les deux locus de Tighennif : A-C =M1 gauches, D-E= M1 droites, F= M1 gauche, G-I= M2 gauches, J-K=M3 gauches, L-M=M3 droite, N=M3 gauche. Echelle =0.5mm.

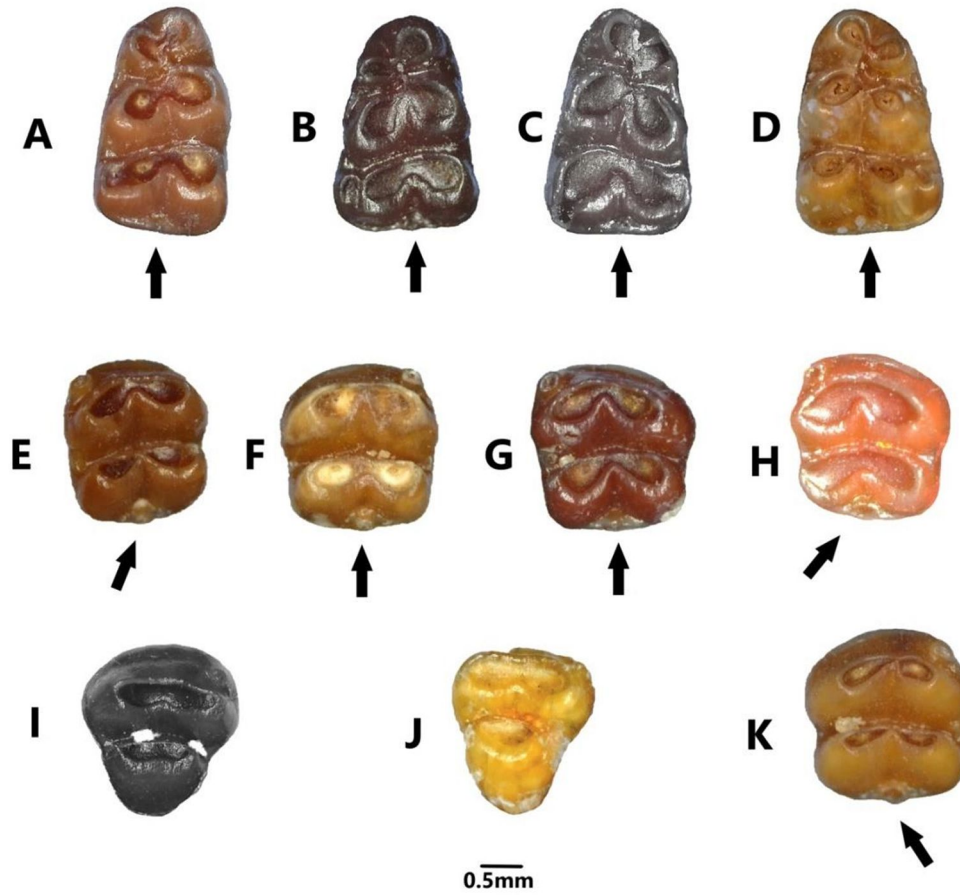


Figure 50 : Exemples de molaires inférieures d'*Arvicanthis arambourgi* de Tighennif en vue occlusale : A-B= m1 gauches, C-D=m1 droites, E=m2 gauche, F= m2 droite, G-H= m2 gauches, I-J= m3 droites, K= m2 droite. Echelle=0.5mm.

Genre *Paraethomys* Petter, 1968

***Paraethomys tighennifae*, Jaeger 1975**

Le genre *Paraethomys* a fait son apparition au Maghreb dès le Miocène supérieur et s'est maintenu jusqu'au début du Pléistocène supérieur. Au cours de cette présence étendue dans le temps, ce genre a connu une évolution marquée par l'augmentation de la taille, l'évolution progressive de la stéphanodontie, la disparition du cingulum postérieur sur les premières molaires inférieures et la réduction/disparition du t9 sur les premières molaires supérieures (Jaeger, 1975; Aneur 1976b ; Aneur-Chehbeur 1988 ; Coiffait-Martin 1991 ; Geraads 1994, 1995, 1998, 2002, 2016a ; Renaud et al. 1999 ; Stoetzel, 2013 ; Stoetzel & Pickford, 2022). Le genre *Paraethomys* a montré une extension géographique considérable couvrant l'ensemble du littoral sud méditerranéen notamment le Pliocène supérieur de Rhodes en Grèce, le Miocène supérieur de Turquie, le Pliocène supérieur du sud de l'Espagne (Jaeger, 1975). Plusieurs espèces sont décrites du Pléistocène inférieur, moyen et début de Pléistocène supérieur dans différents gisements du Maghreb y compris *Paraethomys anomalus* Jaeger, 1975, *Paraethomys chikeri* Jaeger, 1975, *Paraethomys rbiae* Jaeger, 1975, *Paraethomys mellahe*, Jaeger, 1975, *Paraethomys tighennifae* Jaeger, 1975, *Paraethomys darelbeidae* Jaeger, 1975, *Paraethomys filfilae* Petter, 1968, *Paraethomys ras* Jaeger, 1975 ; *Paraethomys rbiae* Mtimet, 2021; *Paraethomys geraadsi n. sp.*, Stoetzel et Pickford, 2022.

Matériel : *Paraethomys tighennifae* est présent dans les deux locus de Tighennif avec un nombre de restes de 215 molaires isolées et en place. Dans l'US2 du locus D ; 24 premières molaires supérieures (13 droites et 11 gauches), 15 premières molaires inférieures (9 gauches et 7 droites), 12 deuxièmes molaires inférieures (9 gauches et 3 droites), 15 deuxièmes molaires supérieures (11 droites et 4 gauches), 7 troisièmes molaires inférieures (4 droites et 3 gauches), 18 troisièmes molaires supérieures (10 gauches et 8 droites), 1 rangée dentaire inférieure gauche (longueur = 6,11 mm). Dans l'US0 ; 2 première molaires inférieures droites (L=2.77mm, I=1.90mm ; L=2.92mm, I=1.90mm), 1M1 gauche (L=3.42mm, I= 2.42mm), 1m3 droite (L=1.84mm, I=1.72mm) et 6 molaires fragmentées. Dans US3 du locus A ; 5 premières molaires inférieures (3 droites et 2 gauches), 1m2 droite et 1m3 gauche.

Description, mensurations et comparaison (tableaux 37-39 ; figures 51,52)

Les M1 : Les premières molaires supérieures de *Paraethomys tighennifae* sont de taille moyenne avec un contour amygdalyforme. Le t1 et le t4 sont massifs et de forme pyramidale, faiblement décalés vers l'arrière par rapport aux tubercules centraux qui sont larges et fortement inclinés postérieurement. Le t3 est réduit et séparé de t2 par une vallée très large, le t6 très incliné distalement. Une liaison entre t6-t8. Le t9 est très réduit et souvent absent, aucune trace de cingulum postérieur. **Les M2 :** Les tubercules des deuxièmes molaires supérieures sont inclinés vers l'arrière. Le t1 est gros et porte parfois une petite crête stéphanodonte qui le relie au t5. Le t3 est nettement plus petit que le t1, parfois il porte une crête stéphanodonte. Le t4 est disposé en arrière par rapport au t5. Le t8 est relié au t6. Le t9 est complètement disparu. Le cingulum postérieur est absent. **Les M3 :** le t1 des troisièmes molaires supérieures est de contour ovale, il est fort et isolé de t5, mais parfois il est relié à ce dernier par une petite crête stéphanodonte. Le t3 est absent. Le t4-t5 et t6 formes une crête irrégulière. **Les m1:** le tma est absent sur toutes les premières molaires inférieures observées dans ce travail. Le tE et le tF sont alterne. Le tC et le tD sont moins alternes à cause de décalage de tC. Le C1 est toujours présent et relié au tA avec l'usure. Le C3 est présent. Sur les dents usées, une crête longitudinale importante et profonde qui relie le chevron postérieur de la dent au chevron antérieur est observée. Le cingulum postérieur est minuscule mais présent sur toutes les dents examinées. **Les m2 :** les deuxièmes molaires inférieures ont une forme carrée. Le tE est bien présent. Le c3 est réduit à un bourrelet bien visible. Le cingulum postérieur est toujours présent est bien visible. Le c1 est réduit mais bien clair. La crête longitudinale est bien développée. **Les m3 :** le tE est absent sur les troisièmes molaires inférieures. Les deux tubercules tC et tD formes le lobe antérieur et son fusionnés par une crête transversale. Un seul tubercul forme le lobe postérieur, il est étroit et relié au lobe antérieur par une crête longitudinale bien visible. Deux à trois racines sont présentes.

US2	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
M 1	24	3,41	3,11	3,71	0,13	2,43	2,17	2,58	0,08
M 2	15	2,57	2,39	2,71	0,09	2,38	2,23	2,52	0,08
M 3	18	1,75	1,54	1,94	0,08	1,61	1,45	1,76	0,07
m 1	15	2,97	2,76	3,08	0,09	2,02	1,82	2,07	0,08
m 2	11	2,25	2,19	2,29	0,05	1,97	1,90	2,11	0,07
m 3	07	1,98	1,81	2,08	0,09	1,73	1,69	1,80	0,07

Tableau 37 : Mesures de longueur et largeur (mm) des molaires supérieures et inférieures de *Paraethomys tighennifae* du locus D.

US2	N	L moy	L min	L max	σ	l moy	l min	l max	σ
m 1	05	2,98	2,76	3,08	0,11	2,04	1,82	2,07	0,08
m 2	01	L= 2,27mm		l=1,98mm					
m3	01	L=2.08mm		l=1.80mm					

Tableau 38 : Mesures de longueur et largeur (mm) des molaires supérieures et inférieures de *Paraethomys tighenifae* du locus A.

Espèces	Origine	Données	M 1			m 1		
			N	L moy	l moy	N	L moy	l moy
<i>Paraethomys chikeri</i>	Irhoud Ocre (Pl. inf. Maroc).	Jaeger, 1975	03	2.77	1.98	2	2.35	1.64
<i>Paraethomys chikeri</i>	Bulla Regia (Pl. inf. Tunisie).	Jaeger, 1975	08	2.53	1.87	7	2.45	1.59
<i>Paraethomys rbiae</i>	Sidi Abdallah (Pl.inf-moy. Maroc).	Jaeger, 1975	03	3.28	2.29	8	2.78	1.88
<i>Par. tighenifae</i>	Tighennif (Pl.inf-Algérie).	Jaeger, 1975	76	3.43	2.43	81	2.98	2.045
<i>Par. tighenifae</i>	Thomas (Pl. moy. Maroc).	Jaeger, 1975	17	3.33	2.38	22	2.91	2.01
<i>Par.tighenifae</i>	Irh.Derb.Vir. (Pl.moy. Maroc).	Jaeger, 1975	73	3.45	2.43	60	3.03	2.08
<i>Par. darelbeidae</i>	Tadjera (Pl. moy. Algérie).	Jaeger, 1975	30	3.72	2.71	20	3.21	2.265
<i>Par. darelbeidae</i>	Aïn Mefta (Pl. moy. Algérie).	Jaeger, 1975	15-16	3.88	2.71	16-15	3.35	2.3
<i>Par. darelbeidae</i>	Salé (Pl. moy. Maroc).	Jaeger, 1975	9-10	3.67	2.59	15-13	3.06	2.18
<i>Par.darelbeidae</i>	Sidi Abderr. 2 (Pl. moy.-sup. Maroc).	Jaeger, 1975	13	3.71	2.68	7	3.235	2.27
<i>Par.darelbeidae</i>	Sidi Abderr. 1 (Pl. moy.-sup. Maroc)	Jaeger, 1975	14-15	3.81	2.66	18-19	3.205	2.21
<i>Paraethomys ras</i>	Irhoud Néand (Pl. moy.-sup. Maroc)	Jaeger, 1975	19	3.3	2.315	33-35	2.87	1.99
<i>Par. geraadsi n. sp</i>	Ben Kérat Oued Zenati (fin Pl. moy .Algérie)	Stoetzel & Pickford, 2022	10	4,11	2,95	13	3,69	2,42
<i>Par.tighenifae</i>	Tighenif (Pl.inf-Algérie).	Ce travail (Locus D)	24	3,41	2,43	15	2,97	2,02
<i>Par. tighenifae</i>	Tighenif (Pl.inf-Algérie).	Ce travail (Locus A)	-	-	-	05	2,98	2,04

Tableau 39: Longueurs et largeurs moyenne (mm) des premières molaires supérieures et inférieures fossiles du genre *Paraethomys* provenant de différents sites Pléistocènes du Maghreb.

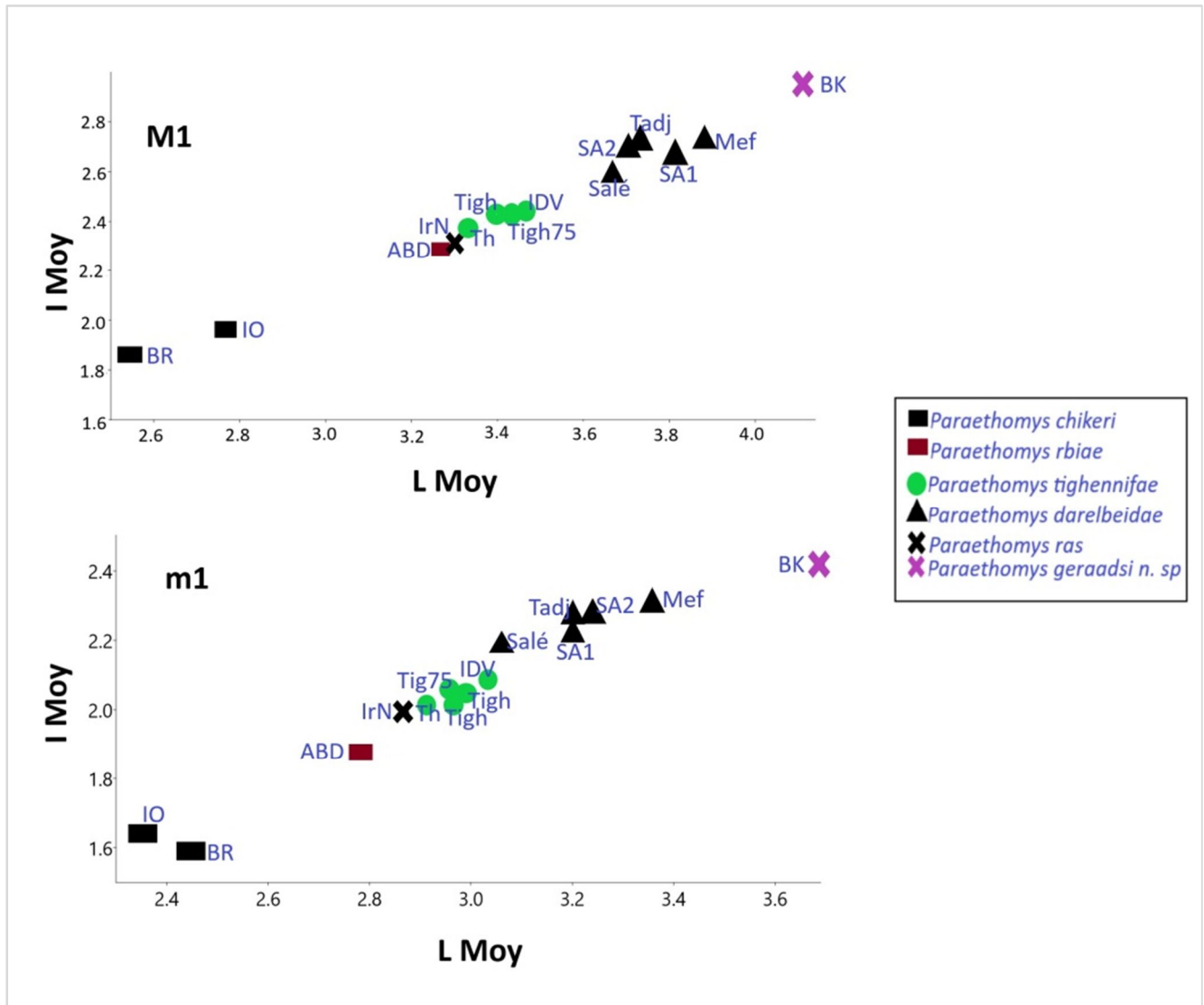


Figure 51 : Les premières molaires supérieures et inférieures de *Paraethomys tighennifae* au sein des espèces fossiles du genre *Paraethomys* provenant de différents sites Pléistocène du Maghreb.

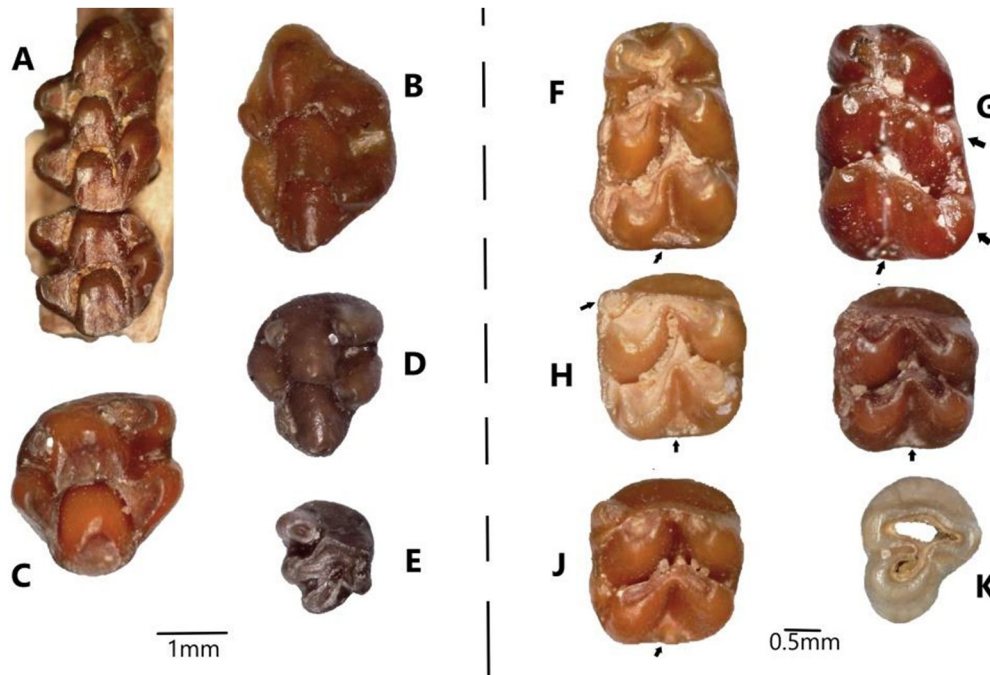


Figure 52: Exemple de molaires des premières molaires supérieures et inférieures de *Paraethomys tighennifae* en vue occlusale: A= M1+M2 gauches en place ; B=M1 droite; C=M2 droite ; D=M2 droite ; E= M3 gauche ; F= m1 gauche ; G= m1 droite ; H= m2 gauche ; I=m2 gauche ; J= m2 gauche ; K=m3 droite.

Genre *Praomys* Thomas, 1915

Praomys eghrisae Jaeger, 1975

Le genre *Praomys*, d'affinité africaine, est apparu en Afrique du Nord dès la fin du Miocène, s'est fortement diversifié et puis a disparu vers la fin du Pléistocène supérieur (Jaeger, 1975 ; Stoetzel 2013, Stoetzel & Pickford, 2022). Plusieurs espèces ont été décrites par Jaeger et d'autres auteurs dans différents sites Pléistocènes du Maghreb. Du Pliocène au Pléistocène inférieur avec *Praomys skouri* Jaeger, 1975 ; *Praomys abdallahi* Jaeger, 1975 ; *Praomys eghrisae* Jaeger, 1975. Au Pleistocène moyen avec *Praomys pomeli* Jaeger, 1975 ; *Praomys darelbeidae* Geraads, 1994 ; *Praomys* sp. López-García in Martínez-Navarro et al., 2014 et Mtimet, 2021. Enfin, vers la fin du Pléistocène supérieur avec *Praomys* cf *pomeli*, Stoetzel et Pickford, 2022. Bien que la morphologie dentaire soit très proche entre les espèces, il existe des différences de taille marquées (tableau 41).

Matériel : Dix neuf (19) molaires de *Praomys eghrisae* ont été trouvées dans l'unité stratigraphique US2 et US0 du locus D. Une M1 gauche isolée et 2 M2 droites (une isolée, une en place), 7 m1 gauches, 3 m1 droites isolées, une m2 droites isolée, 5 molaires non mesurées (fortement digérées).

Description, mensurations et comparaison (tableaux 40,41 ; figures 53,54)

La M1 : C'est une dent isolée très peu usée. Le t1 est séparé de t2 et t3 par une vallée profonde. Le t3 est très réduit et faiblement décalé distalement par rapport au t2. Le t4 est nettement plus gros que le t1. Le t9 est réduit et situé au même niveau que le t8.

La M2 : Cette dent a un gros t1. Le t3 est réduit mais toujours présent et parfaitement visible. Le t9 est proche du t6 mais son aucune liaison.

La m1 : Les premières molaires inférieures portent quatre cuspides antérieures inégales dont le (tE) est le plus petit en vue occlusale. Le tma est sous forme d'un bombement d'émail. Le cingulum postérieur est toujours présent, il est bas et étiré labio-lingualement. Le c1 est très proche et souvent lié au tA avec l'usure. Le c4 s'est transformé en un bourrelet d'émail.

La m2 : Cette dent est un peu longue que large. Le cingulum postérieur est bien visible. Le c1 est présent.

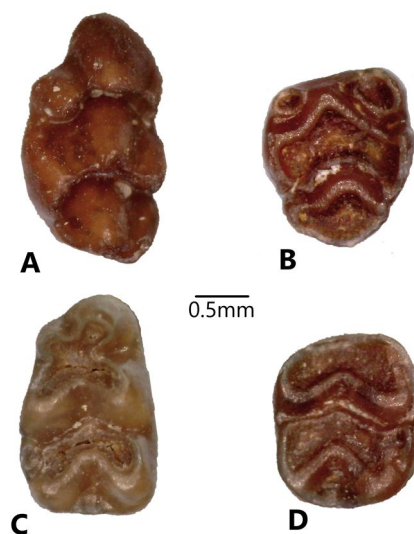


Figure 53 : Exemples de molaires supérieures et inférieures de *Praomys eghrisae* en vue occlusale: A = M1 gauche ; B = M2 droite ; C= m1 gauche ; et D = m2 droite.

<i>Pr. eghrisae</i>	N	L moy	L min	L max	σ	I moy	I min	I max	σ
M 1	01	L= 2,60 mm			I=1,50 mm				
M 2	02	1,81	1,79	1,83	0,028	1,50	1,50	1,51	0,007
m 1	10	2,19	2,08	2,29	0,077	1,38	1,33	1,42	0,030
m 2	01	L= 1,67 mm			I= 1,42 mm				

Tableau 40: Mesures des longueurs et des largeurs (en mm) des molaires supérieures et inférieures de *Praomys eghrisae*.

Espèce	Origine	Données	N	L moy	I moy
<i>Praomys skouri</i>	Irhoud Ocre (Pl. inf. Maroc)	Jaeger, 1975	23	1,90	1,21
<i>Praomys darelbeidae</i>	Grotte des Rhinocéros, carrière Oulad Hamida 1, Thomas 3, Casablanca, (Pl. moy Maroc).	Geraads, 1994	05	2,12	1,29
<i>Praomys abdallahi</i>	Sidi Abdallah (Pl. inf.-moy. Maroc)	Jaeger, 1975	15	2,17	1,38
<i>Praomys eghrisae</i>	Tighennif (Pl. inf. Algérie)	Jaeger, 1975	09	2,215	1,405
<i>Praomys pomeli</i>	Tadjera (Pl. moy. Algérie)	Jaeger, 1975	01	2,43	1,56
<i>Praomys pomeli</i>	Aïn Mefta (Pl. moy. Algérie)	Jaeger, 1975	05	2,39	1,475
<i>Praomys cf pomeli</i>	Ben Kerat Oued Zenati (fin Pl.moy.Algérie)	Stoetzel & Pickford, 2022	01	2,00	1,63
<i>Praomys eghrisae</i>	Tighennif (Pl. Inf. Algérie)	Ce travail	10	2,19	1,38

Tableau 41: Moyenne de la longueur et largeur des premières molaires inférieures de *Praomys* provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb.

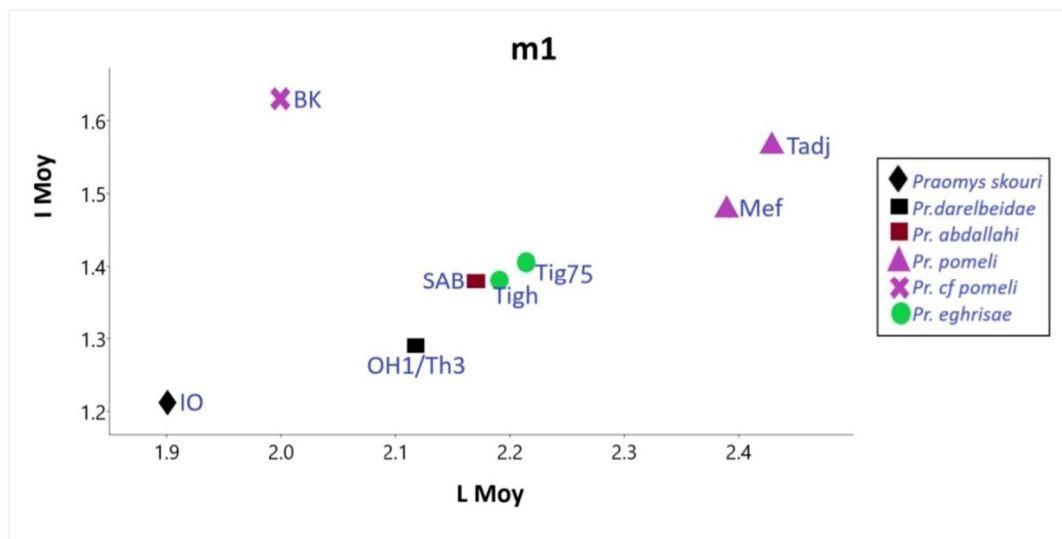


Figure 54 : Remplacement des premières molaires inférieures de *Praomys eghrisae* au sein des autres espèces fossiles du genre provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb.

Famille CRICETIDAE Fisher, 1817
Sous-Famille ARVICOLINAE Gray, 1821
Genre *Ellobius* Fischer, 1814
Ellobius africanus Jaeger, 1988

Le Campagnol à taupe *Ellobius* est un rongeur fouisseur qui est apparu pour la première fois au Pliocène supérieur de Kazakhstan, en Asie centrale et au Nord du Caucase (Tesakov, 2004). Il s'est ensuite répandu en Asie occidentale, en Europe du Sud-Est et en Afrique du Nord au début du Pléistocène (Topachevsky & Rekovets, 1982 ; Tutkova, 1989 ; Stoetzel, 2013). Son arrivé au Proche-Orient et en Afrique du Nord a été associée à la combinaison d'un climat chaud et de l'expansion des paysages à steppes ouvertes (Tesakove, 2008). Ce genre est décrit dans le Pléistocène moyen du gisement de Hummal en Syrie central avec *Ellobius* sp. (Maul et al., 2015b). Vers la fin du Pléistocène moyen d'Umm-Qatafa et du Pléistocène supérieur de la grotte de Tabun avec *Ellobius lutescens pedorychus* (Chernov, 1968). Vers la fin du Pléistocène moyen de la grotte d'Azokh en Iran avec *Ellobius lutescens* (Parfitt, 2016 ; Rey-Rodríguez, 2021).

L'évolution de ce genre au Maghreb est devenue endémique à partir du Pléistocène inférieur jusqu'à la fin du Pléistocène moyen, période durant laquelle plusieurs espèces se sont succédées (*Ellobius africanus* Jaeger, 1988 ; *Ellobius atlanticus* Jaeger, 1988 ; *Ellobius barbarus* Pomel, 1892 ; *Ellobius zimae* Jaeger, 1988 et *Ellobius cf. barbarus* Stoetzel & pickford, 2022). L'extinction du genre *Ellobius* de la région du Maghreb à la fin du Pléistocène moyen serait associée, selon Jaeger (1988), aux changements environnementaux liés au climat, ou encore à une possible compétition avec les gerbilles (d'après Geraads *in* Tesakove, 2016). Actuellement, le genre *Ellobius* est représenté par plusieurs espèces y compris *Ellobius talpinus* en Iran, Kazakhstan; Turkménistan; Ouzbékistan, Ukraine ; *Ellobius lutescens* en Arménie, Azerbaïdjan, Géorgie, Iran et Turquie ; *Ellobius fuscocapillus* en Afghanistan, Iran, Pakistan et Turkménistan ; *Ellobius alaicus* en Kirghizistan ; et enfin *Ellobius tancrei* en Chine, Kazakhstan, Mongolie, Turkménistan et Ouzbékistan.

Dun point de vue biostratigraphique, les campagnols sont couramment utilisés en raison de leur évolution rapide et de leur abondance dans les gisements fossiles. Ainsi, le genre *Ellobius* représente un point de repère biostratigraphique crucial pour le Maghreb où la première apparition d'*Ellobius* dans cette région est estimée au moins au milieu du Pléistocène inférieur (Tesakov & Geraads, 2009).

Matériel : 173 molaires d'*Ellobius africanus* ont été recueillies et elles sont toutes isolées. Dans l'US3 du locus D = 18 molaires: une seule m1 droite (L =3, 41mm - l =1,44mm), une seule m1 gauche (L=X - l=1,55mm), une seule m3 gauche (L=1,89mm - l=1,23mm), 15 fragments de molaires. US2 = 131 molaires dont 29 m1 (18 droites, 11 gauches), 20 m2 (11 droites et 9 gauches), 12 m3 (7 gauches et 5 droites), 14 M1 (3 gauches et 11 droites), 21 M2 (8 droites et 13 gauches), 7 M3 (3 droites et 5 gauches), 28 fragments de molaires. US0= 15 molaires : 3 m1 droites (L moy=3, 31mm ; l moy=1, 49mm), 2 m2 droites (L moy 2,14mm ; l moy 1,40mm), 2 m3 droites (L moy = 1,65mm ; l moy= 1,16mm), une seule M1 droites (L=2,76mm ; l=1,78mm), une seule M2 droites (L=2,61mm ; l=1,48mm), 6 fragments de m1. Dans l'US1 du locus A = 12 molaires: une seule m1 gauches (L =3,50mm ; l=1,63mm), une seule M1 droites (L=2,61mm ; l=1,63mm), une seule M2 droites (L=2,49mm- l=1,51mm) et 9 fragments de molaires.

Description, mesures et comparaison (tableaux 42-49 ; figures 55-58)

Les M1 : Ces dents sont nettement petites que les premières molaires inférieures. En vue occlusale, le lobe antérieur LA présente une légère dissymétrie, les LRA1 et LRA2 sont largement ouverts, quasi symétriques mais inégaux, le premier étant plus grand que le second. Le BRA1 et BRA2 sont égales mais dissymétriques. Les extrémités des angles rentrants sont disposées en alternance. Les triangles 1 et 2 sont légèrement alternes dont le triangle 2 étant en retrait du premier triangle. De même pour le triangle 4 par rapport au triangle 3. Le lobe postérieur PL a une forme triangulaire à base large et séparé des triangles 3 et 4 par une petite dépression. En vue latérale, l'Anterosinulus ASL est nettement plus haut que le Protosinus PRS. Cette dent possède 3 racines, une antérieure oblique, une postérieure verticale et une racine linguale réduite.

Les M2 : Ces dents se distinguent par des parois postérieures et antérieures verticales. En vue occlusale, elles présentent des angles rentrants linguaux 1 et 2 inégaux. L'ARL1 est généralement peu profond et symétrique, contrairement à l'ARL2 qui est profond, large et asymétrique. Les triangles 1 et 2 sont complètement alternés, de même que les triangles 3 et 4. En vue latérale, l'Anterosinus AS est nettement plus haut que le Protosinus PRS. Deux racines verticales postérieures et antérieures sont présentes.

Les M3 : Ces dents sont composées de deux parties, une partie antérieure large avec un LRA1 complètement disparu qui donne un AC confondu avec un T1 et T2 est très réduits. Le BRA1 est vestigiale et une partie postérieure avec un T3 et T4 légèrement alternés et un PL au contour arrondi. Ces deux parties sont séparées par un isthme d'émail étroit. Deux racines verticales antérieure et postérieure sont présentes.

Les m1 : Ces dents présentent un AC caractéristique, il est large, complexe et présente des plis d'émail sur la face labiale. Les LRA1, LRA2 et LRA3 sont très faiblement rétroversées et égales entre elles. LRA1 et LRA2 sont égales. Les angles rentrants labiaux et linguaux sont disposés alternativement. Les triangles sont également alternés et confluent. Les isthmes deviennent plus étroits d'avant en arrière. La paroi antérieure présente un renflement convexe vers l'avant dans sa partie supérieure. Deux racines postérieure et antérieure sont présentes.

Les m2 : Ces dents sont moins longues que les m1. Le T1 et T2 sont presque opposées. Le T3 et T4 sont moins alternés que sur les m1. Les deux isthmes d'émail sont étroits. Deux racines antérieure et postérieure sont présentes avec la même courbure observée sur les m1.

Les m3 : La face occlusale de ces dents est presque identique à celle des m2 mais est plus petite. Le T1 et T2 sont alternés et bien séparés. Deux racines bien séparées sont présentes, une antérieure et autre postérieure. Cette dernière est plus forte et plus courbée.

US2	N (m1)	moy	SE	min	max	σ	CV
Longueur	24	3,34	0,0292	3,10	3,69	0,14	4,28
Largeur	24	1,50	0,0193	1,38	1,68	0,09	6,29
L_ANTR	29	1,46	0,0144	1,34	1,63	0,07	5,30
ASD	12	1,31	0,0546	1,00	1,67	0,18	14,36
HSLD	12	1,41	0,0329	1,28	1,58	0,11	8,09
HSD	12	1,49	0,0411	1,20	1,69	0,14	9,54
HH-index	12	2,05					

Tableau 42: Mesures et indices de la m1 d'*Ellobius africanus* de Tighennif de US2 du Locus D.

US2	N (m2)	moy	SE	Min	Max	σ	CV
Longueur	20	2,18	0,0255	1,97	2,46	0,11	5,23
Largeur	20	1,36	0,0234	1,22	1,6	0,10	7,66
ASD	10	1,15	0,0465	0,98	1,43	0,15	12,78
HSD	10	1,10	0,0354	0,97	1,35	0,11	10,19
HSLD	10	0,79	0,0482	0,60	1,01	0,15	19,37
HH-Indice	10	1,35					

Tableau 43: Mesures et indices des m2 d'*Ellobius africanus* du Locus D.

US2	N (m3)	Moy	SE	min	max	σ	CV
Longueur	12	1,69	0,0308	1,47	1,85	0,11	6,33
Largeur	12	1,13	0,0219	0,98	1,25	0,08	6,70
ASD	05	1,05	0,0433	0,90	1,15	0,10	9,20
HSD	05	0,28	0,0304	0,22	0,35	0,07	24,65
HSLD	05	0,29	0,0361	0,18	0,40	0,08	28,25
HH-Indice	05	0,40					

Tableau 44: Mesures et indices des m3 d'*Ellobius africanus* du locus D.

US2	N (M1)	moy	SE	Min	max	σ	CV
Longueur	14	2,87	0,0169	2,77	3,01	0,06	2,20
Largeur	14	1,73	0,0204	1,61	1,86	0,08	4,41
DS	4	1,55	0,1448	1,12	1,72	0,29	18,65
AS	4	1,34	0,0610	1,16	1,43	0,12	9,10
ASL	4	1,17	0,0893	0,95	1,38	0,18	15,30
PSR	4	0,78	0,0744	0,67	0,99	0,15	19,21
PA-index	4	1,55					

Tableau 45: Mesures et indices des M1 d'*Ellobius africanus* du locus D.

US2	N (M2)	Moy	SE	min	max	σ	CV
Longueur	21	2,41	0,0207	2,26	2,57	0,09	3,94
Largeur	21	1,46	0,0159	1,33	1,55	0,07	4,99
DS	7	1,21	0,0742	0,93	1,52	0,20	16,29
AS	7	1,13	0,0462	0,90	1,31	0,12	10,84
PRS	7	0,67	0,0689	0,50	0,98	0,18	27,31
PA-Indice	7	1,31					

Tableau 46 : Mesures et indices des d'*Ellobius africanus* du locus D.

US2	N (M3)	moy	SE	min	max	σ	CV
Longueur	7	1,86	0,0322	1,71	1,97	0,09	4,57
Largeur	7	1,28	0,0208	1,18	1,36	0,06	4,31
DS	3	0,84	0,1335	0,70	1,11	0,23	27,41
AS	3	0,77	0,0769	0,66	0,92	0,13	17,22
PRS	3	0,99	0,1184	0,75	1,11	0,21	20,78
PA-Indice	3	1,25					

Tableau 47: Mesures et indices des d'*Ellobius africanus* du locus D.

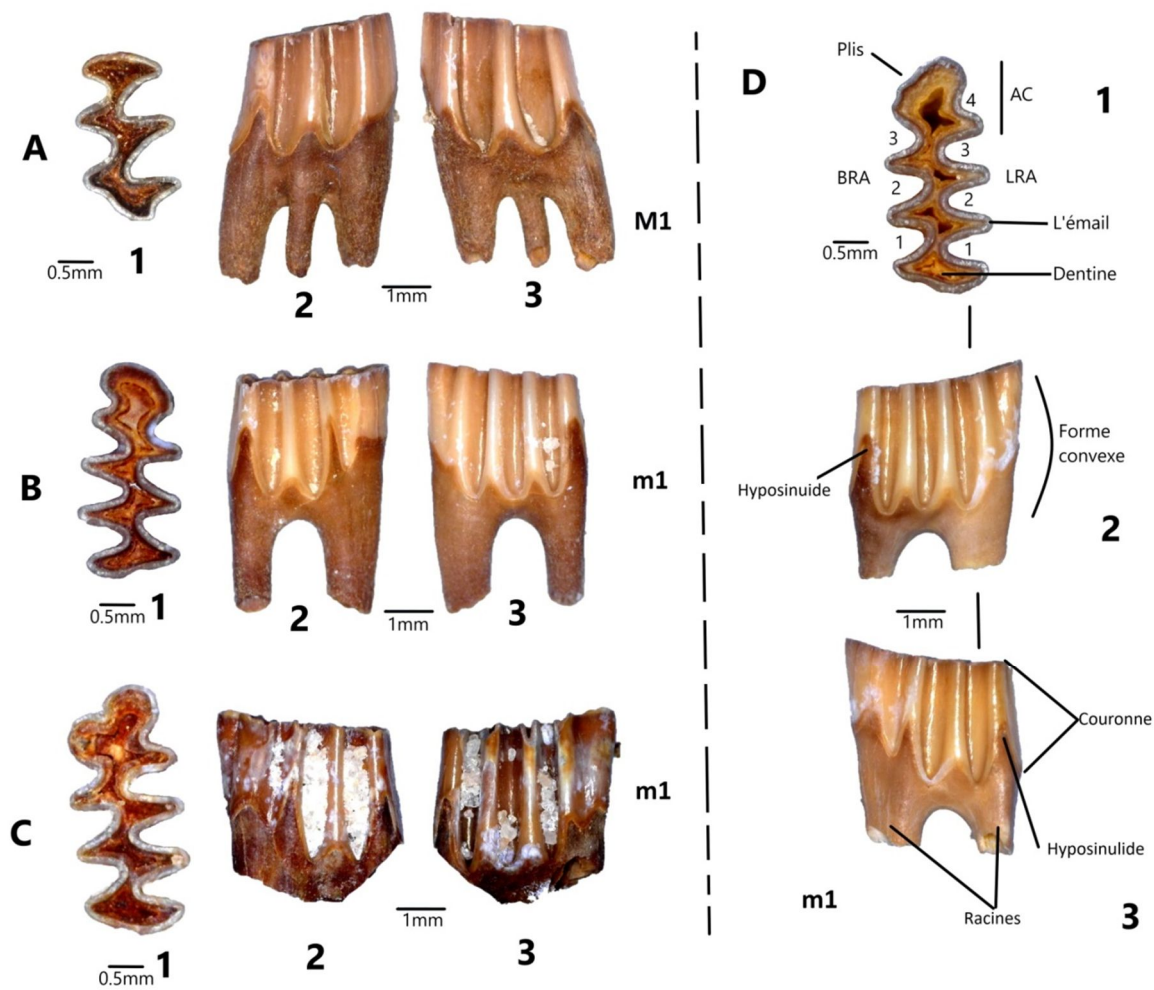


Figure 55: Exemples des premières molaires supérieures et inférieures d'*Ellobius africanus* de Tighennif: A=M1 gauche (1= vue occlusale, 2= vue labiale, 3= vue linguale). B= m1 droite (1= Vue occlusale, 2 = vue labiale, 3= vue linguale). C= m1 gauche (1= vue occlusale, 2= vue labiale, 3= vue linguale). D= m1 gauche (1= vue occlusale, 2= vue linguale, 3=vue labiale montrant les principales caractéristiques d'*Ellobius africanus* de Tighennif).

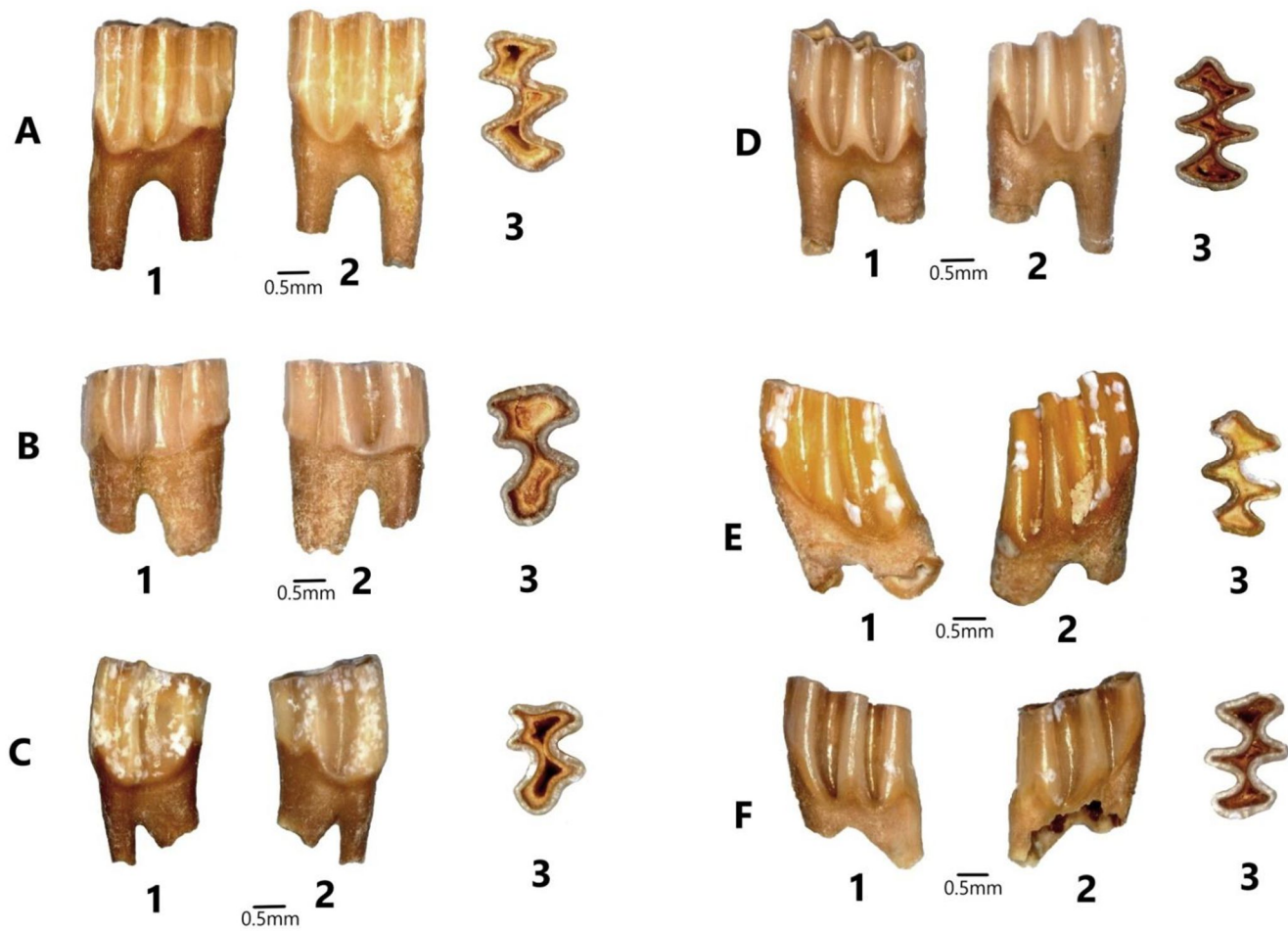


Figure 56 : Exemples de deuxièmes et troisièmes molaires supérieures et inférieures d'*Ellobius africanus* de Tighennif: A= M2 droite (1= vue labiale ; 2 vue linguale ; 3= vue occlusale). B= M3 droite (1= vue labiale ; 2=vue linguale ; 3= vue occlusale). C= M3 droite (1= vue labiale ; 2= vue linguale ; 3= vue occlusale). D= m2 gauche (1= vue labiale ; 2= vue linguale ; 3= vue occlusale). E= m3 gauche (1= vue labiale ; 2= vue linguale ; 3= vue occlusale) F= m3 droite (1= vue linguale ; 2= vue labiale ; 3=vue occlusale).

Espèces	Origine	Données	M 1			m 1		
			N	L moy	I moy	N	L moy	I moy
<i>Ellobius africanus</i>	Fossiles Tighennif (Pl.inf. Algérie)	Jaeger, 1988	40	2,85	1,38	43	3,35	1,30
<i>Ellobius africanus</i>	Fossiles Tighennif (Pl.inf. Algérie)	Ce travail (US2)	14	2,87	1,73	29	3,34	1,50
<i>Ellobius atlanticus</i>	Fossiles Thomas (Pl. moy. Maroc)	Jaeger, 1988	32-33	3,04	1,50	27	3,45	1,43
<i>Ellobius zimae</i>	Fossiles-Irh. Derb. Vir. (Pl. moy. Maroc)	Jaeger, 1988	33-32	2,92	1,68	36-35	3,60	1,62
<i>Ellobius barbarus</i>	Fossiles Tadjera (Pl. moy. Algérie)	Jaeger, 1988	3	3,23	1,63	5-4	3,80	1,57
<i>Ellobius barbarus</i>	Fossiles-Aïn Mefta (Pl. moy. Algérie)	Jaeger, 1988	14	3,29	1,67	32	3,64	1,55
<i>Ellobius barbarus</i>	Fossiles-Salé (Pl. moy. Maroc)	Jaeger, 1988	3-4	3,23	1,48	3-4	3,95	1,62
<i>Ellobius barbarus</i>	Fossiles Sidi Abderr. 1 (Pl. moy.-sup. Maroc)	Jaeger, 1988	4	3,36	1,61	2-4	3,57	1,60
<i>Ellobius cf barbarus</i>	Ben Kérat Oued Zenati (fin Pl. moy. Algérie)	Stoetzel & Pickford, 2022	10	4,11	2,95	13	3,92	1,77
<i>Ellobius tarchancutensis</i>	Fossiles de Sarkel (PL. inf Rostov, Russie).	Tesakov, 2008	2-4	3,02	1,58	3-6	3,32	1,42
<i>Ellobius(Bramus) pomeli sp.n</i>	Fossiles de Krasar (Base PL. moy, Armenia)	Tesakov, 2016	-	-	-	1	2,80	1,35
<i>Ellobius fuscocapillus lutescens</i>	Actuels, Iran	Jaeger, 1988	28	2,77	1,39	28	3,21	1,35
<i>Ellobius fuscocapillus</i>	Actuels (MHN : Muséum d'Histoire Naturelle de Londres).	Rodríguez I.R et al., 2020	-	-	-	5	3,45	1,45

Tableau 48: *Ellobius africanus* comparé aux différentes espèces fossiles et actuelles du genre, d'Afrique du Nord et de l'Eurasie.

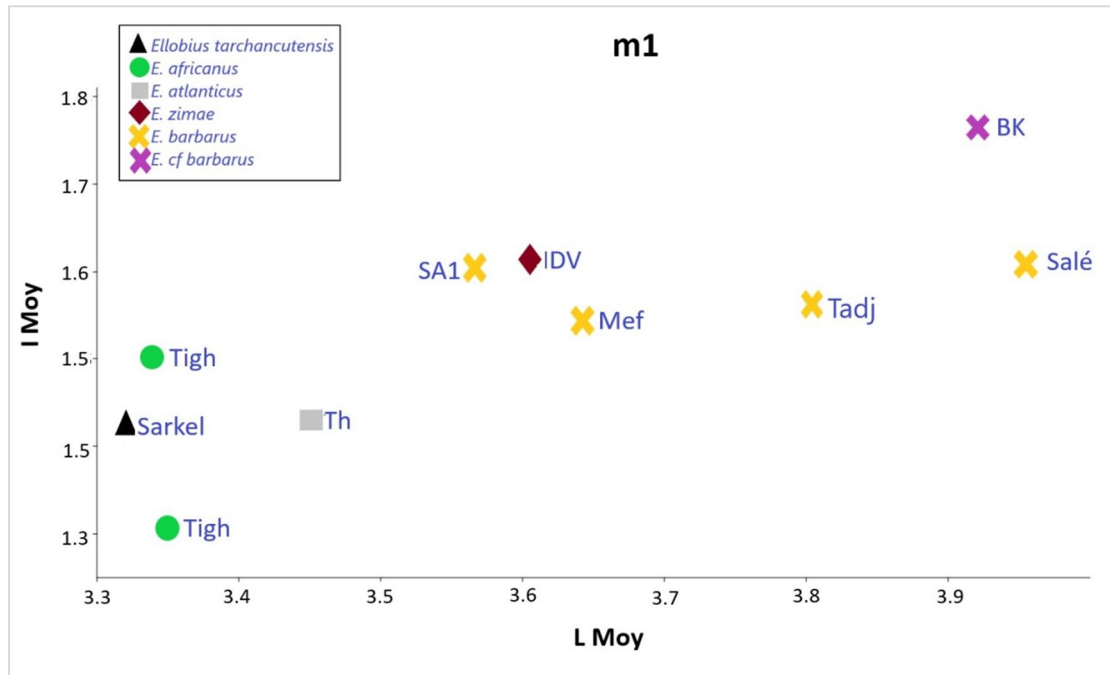


Figure 57: Les premières molaires inférieures d'*Ellobius africanus* comparées aux premières molaires inférieures du genre *Ellobius* fossiles d'Afrique du Nord et de l'Eurasie.

Parmi toutes ces espèces nord-africaines *Ellobius africanus* de Tighennif est la plus petite avec des molaires très proches des formes eurasiatiques, notamment d'*Ellobius tarchancutensis*. Les molaires de ces deux espèces partagent une morphologie presque identique (Tesakov & Geraads, 2009).

Espèces	Origines	Données	Indices Hypsodontie (HH) de la m1
<i>Ellobius tarchancutensis</i>	Fossiles de Tarkhankut (=Tarchancut) PL inf , péninsule de Crimée sud-est d'Europe.	Tesakov, 2008	1,35 1,50 1,80
<i>Ellobius tarchancutensis</i>	Fossiles de Sarkel (PL. inf Rostov, Russie).	Tesakov, 2008	1,37 - 1,98 -2,02 2,19
<i>Ellobius africanus</i>	Fossiles Tighennif (PL.inf- Algérie)	Ce travail US2	2,05
<i>Ellobius pomeli sp.n</i>	Fossiles de Krasar (Base PL.moy , Armenia)	Tesakov, 2016	3,23
<i>Ellobius lutescens</i>	Actuels Armenia	Thomas, 1897	4,00
<i>Ellobius fuscocapillus</i>	Actuels Afghanistan	Blyth, 1842	4,00

Tableau 49: Indices d'hypsodontie (mm) des différentes espèces fossiles et actuelles du genre *Ellobius*.

Le genre *Ellobius* est le seul représentant de la famille Cricetidae au Maghreb. Ce taxon était auparavant considéré comme un fossile marqueur du Pléistocène moyen et devenu un élément biostratigraphique « faunes à *Ellobius* » qui caractérise cette période (Jaeger, 1970 ; Stoetzel, 2009). Cependant, les nouvelles données chronologiques font remonter le gisement de Tighennif au Pléistocène inférieur, met fin à cette théorie. Par ailleurs, les résultats de l'étude des molaires d'*Ellobius africanus* comparées aux espèces du Pléistocène inférieur, du début du Pléistocène moyen et actuelles montrent qu'*Ellobius africanus* est plus étroitement apparenté aux populations eurasiatiques du Pléistocène inférieur (figure 58). Nos résultats sont également en accord avec les chronologies des lignées phylétiques du genre *Ellobius* (Bramus), qui place *Ellobius* d'Afrique du Nord dans la lignée d'*Ellobius tarchancutensis* de la fin du Pléistocène inférieur de l'Europe de l'Est, de l'Asie de l'Ouest et d'Afrique du Nord selon Tesakove, (2016).

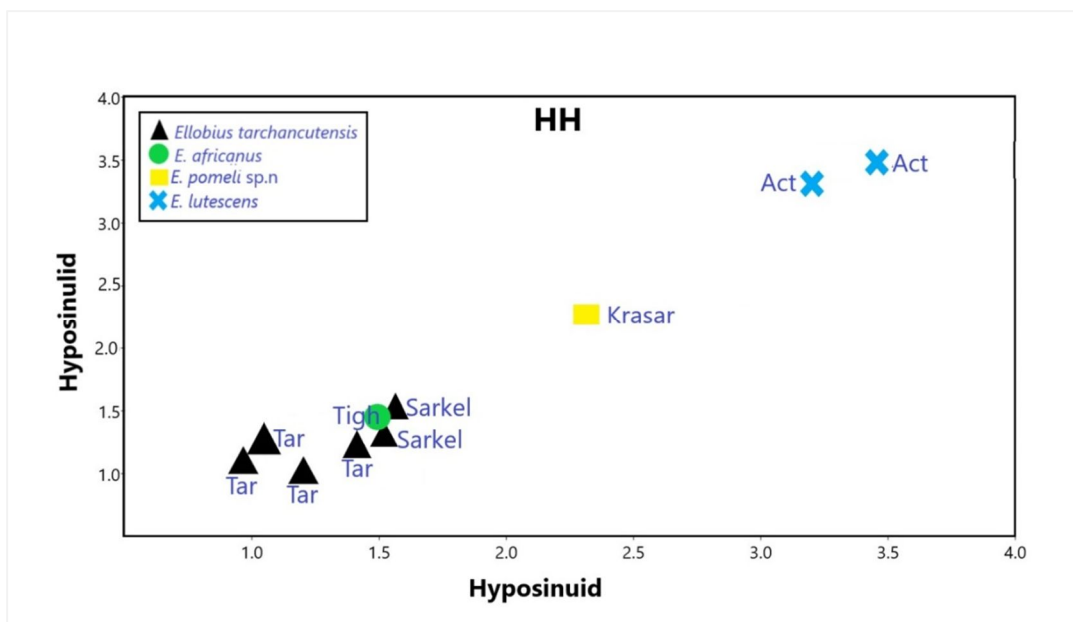


Figure 58: Diagramme d'hypsodontie des premières molaires inférieures d'*Ellobius africanus* comparées aux formes eurasiatiques du Pléistocène inférieur avec *Ellobius tarchancutensis* (Tarkhankut et Sarkel), du début du Pléistocène moyen avec *Ellobius pomeli sp.n.* (Krasar) et de l'actuels avec *Ellobius lutescens*. Hyposinuide=hauteur labial postérieure, Hyposinulide = hauteur lingual postérieure.

3.1.1.1.2 Les insectivores

Ordre EULIPOTYPHLA Waddell, 1999
Famille ERINACEIDAE Fischer, 1814
Sous-Famille ERINACEINAE Fischer, 1814
Genre *Atelerix* Pomel, 1848
***Atelerix* sp.**

Le genre *Atelerix*, qui faisait autrefois partie du genre *Erinaceus*, est apparu en Afrique du Nord au Plio-Pléistocène dans le gisement d'Ahl al Oughlam (Geraads, 1995). Puis, au Pléistocène moyen du gisement d'Irhoud Neanderthal avec *Erinaceus* sp. Le représentant actuel de ce genre, *Atelerix algirus* Lereboullet, 1842, n'est connu à l'état fossile qu'au Pléistocène supérieur et à l'Holocène où il est devenu très commun (Stoetzel, 2009). A Tighennif, Geraads *et al.*, (1986) ont cité une seule mandibule édentée attribuée à la famille Erinaceidae.

Actuellement, le hérisson en Afrique du Nord est représenté par deux espèces : le hérisson d'Algérie avec *Atelerix algirus* connu également comme le hérisson d'Afrique du Nord qui se trouve en Algérie, Maroc, Tunisie, la Lybie, la côte méditerranéenne Espagnole, les Baléares, les-iles Canaries et Maltes (Best, 2018). La seconde espèce est le hérisson de l'Ethiopie avec *Paraechinus aethiopicus* Ehrenberg, 1832 qui fréquente les zones désertiques particulièrement le sud de la péninsule Arabique, la Syrie, l'Irak, le Moyen-Orient, le Soudan, la Somalie, l'Égypte, le Sénégal et le désert du Maghreb (Hutterer, 2016; Best, 2018). L'actuel *Atelerix algirus* se distingue d'*Erinaceus europaeus* (le hérisson européen) par certaines caractéristiques morphologiques dentaires. Selon Geraads (1995), Morales & Rofes (2007) et Aulagnier *et al.* (2008) les premières molaires inférieures (m1) chez *Atelerix* ont un paralophide antérieur plus court, un cingulum labiale bien marqué et irrégulier, les racines sont plus minces et bien séparées, la p4 présente en vue labiale un paraconide à côté du protoconide et la troisième incisive supérieure possède deux racines. Chez *Erinaceus europaeus*, le paralophide des m1 est long, le cingulum est épais et régulière, les racines postérieures sont robustes, La p4 présente en vue labiale un paraconide bien séparé et beaucoup plus bas que le protoconide.

Matériel : Très peu de matériel fossile d'hérisson a été recueilli à Tighennif et tous les restes sont des dents isolées. Dans US2 du locus D ; un fragment (un talon) d'une première molaire supérieure droite, dans l'US0 ; une seule m2 gauche, une seule m3 droit, une seule p4 et 4 fragments de dents trop abîmées qui portent une seule racine chacune (deux ressemblent à des canines et les deux autres à des incisives) n'ont pas été pris en compte dans ce travail.

Mesures	N	L	LTr	ITr	Ita
m2	1	5,20	2,81	3,52	3,41
m2 *	1	4,70	2,77	3,13	2,97
m3	1	2,55	l=2,21	-	-
p4	1	4,64	l=3,23	-	-

Tableau 50: mesures (mm) effectuées sur les dents supérieures et inférieures d'*Atelerix* sp. de Tighennif Locus D. (m2*= les mesures effectuées sur l'*Atelerix* sp. d'Ahl al Oughlam, d'après Geraads, 1995). Abréviations : L = longueur maximale ; l= largeur maximale ; LTr = Longueur de Trigonide ; ITr = largeur de Trigonide ; Ita = largeur de Talonide ; N= Nombre de spécimens mesurés.

Description, mesures et comparaison (tableaux 50 ; figures 59,60)

La M1 : Un seul fragment abîmé d'une première molaire supérieure droite est recueilli. Il s'agit d'un talon dont la longueur est égale à 4,33mm Vs longueur = 4,45 mm de talon de la M1 de d'Ahl al Oughlam. Sur cette dent, le protocône est la cuspide principale, l'hypocône et le métaconule sont bien développés, une partie du métaconule est bien visible, le cingulum antérieur est continu jusqu'à presque la base du protocône. Toutes ces caractéristiques rappellent la M1 d'Ahl al Oughlam.

La p4 : La quatrième prémolaire inférieure (figure 59), en vue occlusale, a un contour sub-triangulaire incliné lingualemment. Le trigonide est large avec des cuspides pointues où le protoconide est la plus haute et dominante cuspide qui est relié au métaconide par une épaisse crête. Le métaconide est petit et beaucoup plus bas mais reste distinct. En vue labiale, le paraconide est également grand mais moins haut que le protoconide. En vue occlusale, le paraconide et le protoconide sont projetés vers l'avant comme chez l'actuel *Atelerix algirus*.

L'entoconide est petit, il forme avec l'hypoconide un talonide très bas est court par rapport au trigonide. La racine antérieure est cassée, la racine postérieure est massive. Chez *Erinaceus*, le talonide est plus court, les cuspides sont moins pointues, le paraconide est beaucoup plus bas que le protoconide et le métaconide n'est pas distinct (Morales & Rofes, 2007).



Figure 59: La quatrième prémolaire inférieure d'*Atelerix* sp. de Tighennif : A) vue labiale à droite, vue linguale à gauche. B) vue postérieure horizontale. C) vue occlusale verticale. Echelle 1mm.

La m2 : Cette molaire est sans racines et à peine usée, la largeur de talonide et de trigonide est presque égale. La face linguale de trigonide est légèrement convexe à la position du métaconide. Le cingulum labiale est continu autour de protoconide mais sans atteindre la base de l'hypoconide. Le cingulum postérieur se termine à la base de l'hypoconide formant une crête oblique (figure 60). Les caractéristiques morphologiques de cette molaire sont les mêmes que celles décrites par Geraads, (1995) à d'Ahl al Oughlam, sauf que cette dernière est plus petite.

La m3 : Cette dent porte une seule racine massive, le talonide est complètement disparu, le trigonide est court et formé de deux cuspides qui sont à la même hauteur (le protoconide et le métaconide) tandis que, le paraconide est bas. Le cingulum labial est bien marqué et atteint la base de protoconide (figure 60).

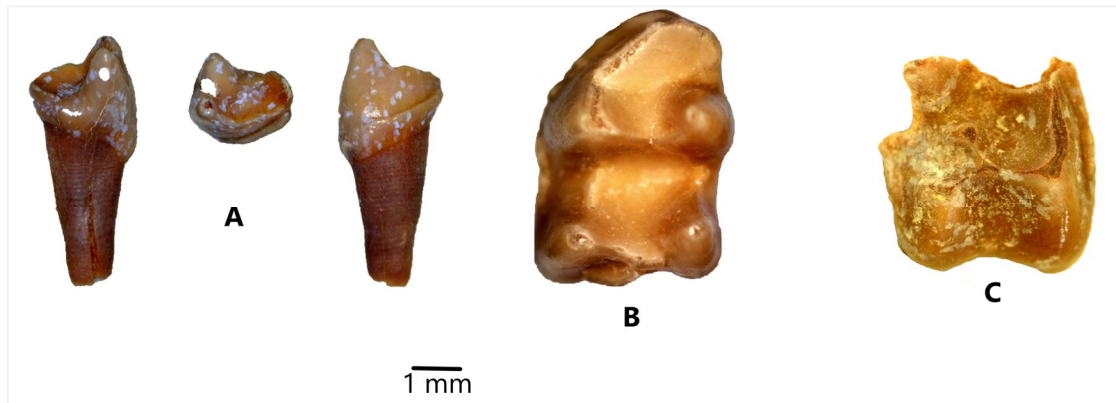


Figure 60: Les molaires d'*Atelerix* sp. de Tighennif : A) la troisième molaire inférieure m3 droite en vue linguale, occlusale et labiale, B) la deuxième molaire inférieure m2 gauche en vue occlusale, C) le talon de la première molaire supérieure M1 droite en vue occlusale.

Sur la base des caractéristiques morphologiques observées sur les dents étudiées dans ce travail, qui montrent que les spécimens de Tighennif appartiennent au groupe des hérissons africains (*Atelerix*), nous attribuons pour l'instant ce matériel à *Atelerix* sp. L'absence et la rareté de restes fossiles spécifiquement identifiés dans d'autres gisements du Pléistocène inférieur et/ou moyen avec lesquels comparer le matériel de Tighennif, ainsi que l'histoire presque inconnue des hérissons nord-africains, nous empêchent d'assigner ce matériel à une espèce.

Famille SORICIDAE Fischer, 1814
Sous-Famille CROCIDURINAE Milne-Edwards, 1872
Genre *Crocidura* Wagler, 1832
Crocidura* cf. *darelbeidae* / *maghrebiana Stoetzel & Pickford, 2022

Le genre *Crocidura* est caractérisé par des dents entièrement blanches, il existe actuellement quatre espèces de ce genre en Algérie : 1) *Crocidura russula* Hermann, 1780 qui habite la zone nord jusqu'à la limite nord du Sahara, 2) *Crocidura cossyrensis* Contoli, 1989 se trouve dans la partie côtière orientale de l'Algérie, 3) *Crocidura whiteri* de Winton, 1897 habite la partie nord du Sahara jusqu'aux Aurès, la limite nord des hauts plateaux à l'ouest jusqu'à la côte, et 4) *Crocidura pachyura* Kuster, 1835 habite l'extrême zone nord-est.

La première apparition du genre *Crocidura* au Maghreb date du Pléistocène inférieur et se poursuit jusqu'à nos jours. Ce genre est représenté au Pléistocène inférieur et moyen respectivement par *Crocidura jaegeri* Rzebik-Kowalska, 1988, *Crocidura abdallahi* Vergilino 1999, *Crocidura darelbeidae* Geraads, 1993, *Crocidura russula* Hermann, 1780, *Crocidura thomasi* Vergilino 1999, *Crocidura maghrebiana* Hutterer, 1991, *Crocidura marocana* Rzebik-Kowalska, 1988, *Crocidura tadjerensis* Vergilino, 1999, *Crocidura viaria* Geoffroy Saint-Hilaire, 1834, *Crocidura tarfayensis* Vesmanis & Vesmanis, 1980, *Crocidura whiteri* de Winton, 1897 et enfin *Crocidura darelbeidae/maghrebiana* et *Crocidura* cf. *whiteri* Stoetzel & Pickford, 2022. Le Pléistocène supérieur et l'Holocène sont représentés par des espèces fossiles ayant une forme proche de l'actuelle *Crocidura russula* ; *Crocidura whiteri* ; *Crocidura viaria* ; et *Crocidura tarfayensis* (Mein & Pickford 1992, Amani & Geraads 1998, Raynal et al. 2008, Ouahbi et al. 2003, Stoetzel 2009, Cornette et al. 2015), dont seules les deux premières sont actuellement présentes en Algérie.

Stoetzel & Pickford (2022) ont uni les deux espèces en une seule espèce appelée *Crocidura darelbeidae/maghrebiana* en tenant compte de l'opinion de différents auteurs notamment Butler (1998), Vergilino (1999), et Geraads (2016b) qui considèrent *Crocidura maghrebiana* Hutterer, 1991 comme synonyme de *Crocidura darelbeidae* Geraads, 1993.

Le genre *Crocidura* (*Crocidura* sp. 1 et sp. 2) a été mentionné à Tighennif par Denys et al. (1987) mais le matériel n'a pas été étudié. Dans ce travail, les restes fossiles ont d'abord été séparés selon la taille et deux espèces semblaient être présentes à première vue (une grande et une petite).

Cependant, la séparation entre les espèces du genre *Crocidura* n'est pas du tout aisée, surtout lorsqu'il s'agit de dents isolées et l'absence de dents très caractéristiques comme la P4, la U3 et la M3. Cela ne nous a pas empêché de faire une comparaison avec les M1 et M2 supérieures, les molaires inférieures, la forme de la facette du condyle articulaire en vue postérieure et la hauteur de la mandibule sous le m2 en vue linguale. La terminologie utilisée pour la description et les mesures (mandibules, dents isolées et dents en place) des restes fossiles du genre *crocidura* de Tighennif est basée principalement sur les travaux de Reumer (1984) et de Rzebik-Kowalska (1988a).

Matériel : La plupart des restes de musaraignes de Tighennif ont été trouvés dans le locus D. Malheureusement, aucun maxillaire complet n'a été conservé dans aucune des unités stratigraphiques étudiées sachant que les dents supérieures en place aident énormément à l'identification précise des espèces de musaraignes. Les fragments de mandibules présentant des vides alvéolaires ainsi que les dents trop abîmées et fragmentées ont été comptés (NR) mais écartés des mesures. Dans l'US3 du locus D ; 3 m1 droits, 2 m1 gauches, 3 m2 droits, 1 m3 droit, 5 fragments de m2 endommagés et isolés, 10 fragments de mandibules (4 gauches et 6 droites) sans dents en place. US2 ; 11 m1 gauche, 18 m1 droite, 12 m2 droite, 6 m2 gauche, 3 m3 gauche, 6 m3 droite, 1 M1 droite en place, 1 M2 droite isolée, 26 fragments de mandibules sans dents (11 gauches et 15 droites). US0 ; 1 m1 gauche, 2 m1 droits, 2 m2 gauches, 2 m2 droits, 10 fragments de mandibules sans dents (4 gauches et 6 droites). Locus A : US1 ; 1 m1 droit, 1 m2 gauche, 4 fragments de mandibules (très peu de restes trouvés dans ce niveau et sont trop fragmentés et abîmés).

US3	N	L moy	Min	Max	σ	l moy	min	Max	σ
m1	01	1,64	-	-	-	1,13	-	-	-
m2	02	1,60	1,58	1,62	0,02	1,06	1,02	1,10	0,05
m3	01	1,27	-	-	-	0,68	-	-	-
H (m2)	01	1,71	-	-	-	-	-	-	-
US0	N	L moy	Min	Max	σ	l moy	min	Max	σ
m1	02	1,62	1,58	1,66	0,05	1,13	1,12	1,15	0,01
m2	02	1,61	1,61	1,62	0,00	1,02	1,02	1,03	0,00
H (m2)	02	1,56	1,56	1,57	0,00	-	-	-	-

Tableau 51 : Mesures (mm) des dents inférieures (cingulum inclus) de *Crocidura* cf. *dareibeidae/maghrebiana* du locus D.

Résultats Taxonomie

US2	Moy	Min	Max	σ
m1	(N 15)			
L	1,63	1,55	1,68	0,03
I	1,15	1,10	1,23	0,04
m2	(N 11)			
L	1,61	1,56	1,67	0,03
I	1,05	1,01	1,11	0,03
m3	(N 6)			
L	1,25	1,19	1,30	0,04
I	0,76	0,68	0,81	0,05
Incisives sup	(N 3)			
L	2,11	2,05	2,17	0,08
LT	1,02	0,96	1,08	0,08
H	1,50	1,50	1,51	0,00
M1	(N 1)			
LB	1,55	-	-	-
LE	1,15	-	-	-
LL	1,55	-	-	-
IA	1,87	-	-	-
IP	2,34	-	-	-
M2	(N 1)			
LB	1,33	-	-	-
LE	1,02	-	-	-
LL	1,40	-	-	-
IA	2,00	-	-	-
IP	2,11	-	-	-

Tableau 52: Mesures (mm) des dents inférieures (cingulum inclus), supérieures (LB = cingulum postérieure non inclus) de *Crocidura cf. darelbeidae/maghrebiana* du locus D. (N)=nombre de spécimens mesurés.

US2	N	moy	Min	max	σ
H (m2)	17	1,60	1,48	1,75	0,07
Condyle	1				
HC		1,63	-	-	-
LFS		0,72	-	-	-
LFI		1,47	-	-	-
H (Ramus)	7	4,54	4,27	4,84	0,18
H (Hauteur condyle)	4	5,46	5,31	5,75	0,19

Tableau 53: Mesures (mm) effectuées sur le corps mandibulaire de *Crocidura cf. darelbeidae/maghrebiana* du locus D.

Description, mensurations et comparaison (tableaux 51-54 ; figure 61)

Parmi toutes les espèces citées ci-dessus, *Crocidura marocana* et *Crocidura whitakeri* sont les plus petites en taille, elles peuvent donc être écartées de la comparaison. *Crocidura jaegeri* est également éloignée car selon Butler (1998) et Vergilino (1999) in Stoetzel & Pickford, (2022) cette espèce appartiendrait au genre *Suncus* Ehrenberg, 1832. La musaraigne de taille moyenne *Crocidura tarfayensis* se distingue également des autres espèces par une m3 longue, un talonide large (qui porte un hypoconide et un entoconide en forme de crête/cuspide), et un cingulum antérieur bien développé (Rzebik-Kowalska, 1988). En ce qui concerne *Crocidura russula*, cette espèce est caractérisée par des molaires supérieures (M1et M2) carrées et étroites (exemple de Ain Mefta Pléistocène moyen, Algérie ; Rzebik-Kowalska, 1988). C'est pourquoi les grandes formes *Crocidura darelbeidae/maghrebiana* et *Crocidura viaria* sont conservées à titre de comparaison. La majorité des mandibules de Tighennif sont grandes avec de grandes molaires mais leur moyenne reste inférieure à celles du Pléistocène moyen de *Crocidura darelbeidae* de Oulad Hamida 1 Grotte des Rhinocéros, Thomas 3 (Geraads, 1993), de *Crocidura cf. viaria* d'Irhoud Derbala Virage (Rzebik-Kowalska, 1988), de *Crocidura viaria* de Jebel Ressay niveaux 2 et 3 (Mein & Pickford, 1992) et de *Crocidura darelbeidae/maghrebiana* de Ben Kérat (Stoetzel & Pickford, 2022).

Les molaires supérieures (M1etM2) de Tighennif sont grandes, l'hypocône est bien développé, les bras du paracône et du métacône forment un mésostyle fermé et simple qui atteint le bord de la partie labiale, le talon de la M2 est un peu réduit par rapport à la M1. Tous ces critères avec les dimensions (tableaux 51,52) les éloignent de *Crocidura cf. viaria* et les rapprochent de *Crocidura darelbeidae/maghrebiana*.

Les incisives supérieures de Tighennif sont également proches de celles de *Crocidura darelbeidae/maghrebiana* avec un cingulum labial bien marqué dans la partie postérieure de la dent alors que ce cingulum est beaucoup moins marqué chez les formes actuelles. Les molaires inférieures de la musaraigne de Tighennif présentent un cingulum labial épais, modérément ondulé et présent sur toute la longueur des molaires, mais le cingulum lingual est incomplet. La m3 a un talonide simple et réduit et n'a pas d'entoconide. Les m1 et m2 ont un talonide fermé postéro-lingualement. Ces caractéristiques rapprochent les spécimens de Tighennif de *Crocidura darelbeidae/maghrebiana* plutôt que de *Crocidura viaria*.

Le condyle articulaire des mandibules de Tighennif " en vue postérieure " a une forme de " L ", la partie interne de la facette inférieure est assez longue et incurvée vers le bas (comme chez *Crocidura darelbeidae/maghrebiana*), alors que cette facette est courte et transversale chez les formes modernes (Hutterer 1986 ; Geraads 1993, 2016b ; Stoetzel & Pickford, 2022). Par ailleurs, la moyenne des mesures de H (m2) = (1,60mm pour Tighennif Vs 1,90 mm pour Irhoud Derbala Virage) éloigne encore plus les mandibules de Tighennif de celles de *Crocidura* cf. *viaria* d'Irhoud Derbala Virage du Pléistocène. Il en est de même pour la moyenne des mesures de l'ascendant ramus qui rapproche les spécimens de Tighennif de *Crocidura darelbeidae/maghrebiana* plutôt que de *Crocidura* cf. *viaria* (tableau 53).

Tous les critères molaires et mandibulaires des spécimens de Tighennif rappellent ceux de *Crocidura darelbeidae/maghrebiana* sauf que les mensurations sont légèrement inférieures. Par conséquent, nous avons préliminairement attribué le matériel de Tighennif à *Crocidura* cf. *darelbeidae/maghrebiana*, une attribution qui sera confirmée dans les prochaines études avec beaucoup plus de matériel fossile.

Résultats Taxonomie

Espèces	<i>C. cf. darelbeidae/maghrebiana</i> (Tighennif. Locus D. ce travail)				<i>Crocidura cf. varia</i> (IDV.Maroc. Rzebik-Kowalska 1988b)				<i>C. darelbeidae/maghrebiana</i> (OH1.Maroc. Geraads, 1993)				<i>C. cf. darelbeidae/maghrebiana</i> (Ben Kérat. Algérie. Stoetzel & Pickford, 2022)			
	N	Moy	min	max	N	moy	Min	max	N	moy	min	max	N	moy	min	max
m1	15				30				12-22				05			
L		1,63	1,55	1,68		1,65	1,52	1,77		1,64	1,46	1,74		1,61	1,57	1,70
I		1,15	1,10	1,23		1,28	1,19	1,38	14-20	1,34	1,22	1,49		1,17	1,13	1,23
m2	11				27								03			
L		1,61	1,56	1,67		1,54	1,35	1,64		1,56	1,46	1,68		1,64	1,56	1,68
I		1,05	1,01	1,11		1,11	1,02	1,18	12	1,19	1,10	1,28		1,05	0,99	1,07
m3																
L	06	1,25	1,19	1,30	14	1,32	1,21	1,41		-	-	-		1,33	-	-
I		0,76	0,68	0,81		0,74	0,70	0,79		0,78	0,70	0,82	01	0,74	-	-
Mandibules H (m2)	17	1,60	1,48	1,75	31	1,90	1,70	2,26	-	-	-	-	05	1,71	1,42	1,95
Condyles	01		-	-		-	-	-					01			
HC		1,63	-	-		-	-	-	18	1,61	1,46	1,77		1,82	-	-
LFS		0,72	-	-		-	-	-	-	-	-	-		0,89	-	-
LFI		1,47	-	-		-	-	-	16	1,47	1,40	1,59		1,53	-	-
H (Ramus)	07	4,54	4,27	4,84	15	5,40	5,05	5,72	17	4,77	4,26	5,10	-	-	-	-
H(Hauteur condyle)	04	5,46	5,31	5,75					21	5,72	5,42	6,26	-	-	-	-
Incisives sup	03				-	-	-	-					01			
L		2,11	2,05	2,17	-	-	-	-	25	158	143	171		213	-	-
LT		1,02	0,96	1,08	-	-	-	-	-	-	-	-		109	-	-
H		1,50	1,50	1,51	-	-	-	-	11	220	208	244		146	-	-
M1	01				18								01			
LB		1,55	-	-		-	-	-	01	1,89	-	-		1,42	-	-
LE		1,15	-	-		1,27	1,19	1,37		-	-	-		1,14	-	-
LL		1,55	-	-		-	-	-		-	-	-		1,57	-	-
IA		1,87	-	-		-	-	-		2,13	-	-		1,85	-	-
IP		2,34	-	-		2,50	2,39	2,61		-	-	-		1,95	-	-
M2	01				08				01				-			
LB		1,33	-	-		-	-	-		1,49	-	-		-	-	-
LE		1,02	-	-		1,19	1,11	1,26		-	-	-		-	-	-
LL		1,40	-	-		-	-	-		-	-	-		-	-	-
IA		2,00	-	-		-	-	-		2,35	-	-		-	-	-
IP		2,11	-	-		2,25	2,10	2,41		-	-	-		-	-	-

Tableau 54 : Mesures (mm) effectuées sur les restes fossiles crano-dentaires des espèces du genre *Crocidura* de grande taille, provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb.

***Crocidura cf. whitakeri* de Winton, 1897**

La musaraigne de whitaker *Crocidura whitakeri* est une espèce endémique du Maghreb, apparue au Pléistocène moyen dans le gisement d'Ain Mefta au nord-ouest de l'Algérie (Rzebik-Kowalska, 1988), vers la fin du Pléistocène moyen dans le gisement de Ben Kérat en Algérie (Stoetzel & Pickford, 2022) et dans plusieurs sites du Pléistocène supérieur et de l'Holocène au Maghreb, notamment les gisements de Chrafate et d'Ez Zarka dans le Rif septentrional du Maroc (Ouahbi et al. 2003 ; Stoetzel, 2009), d'El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009 ; Stoetzel et al., 2010, 2011) au Maroc atlantique, de Guenfouda au Maroc oriental (Aouraghe et al., 2010 ; Lopez-García et al., 2013), et de Gueldaman GLD1 en Algérie (Saidani et al., 2016). La plupart des études réalisées pour identifier *Crocidura whitakeri* étaient basées sur des critères craniodentaires de restes fossiles et de restes osseux provenant de pelotes de réjection de rapaces (Aulagnier et al., 1999 ; Stoetzel, 2009). En revanche, cette espèce est quasiment inconnue d'un point de vue génétique et aucune séquence d'ADN de référence n'est disponible à ce jour (Nicolas et al., 2015).

Matériel : Dand l'US2 du locus D : une seule M1 gauche isolée, 8 molaires inférieures en place (6 gauches et 2 droites), 15 fragments de mandibules édentées (9 gauches et 6 droites) sont recueillis. Malheureusement, aucun maxillaire ou dents supérieures en place n'ont été découverts.

Description, mensurations et comparaison (tableau 55-57 ; figure 61)

Crocidura whitakeri étant une petite musaraigne, les grandes (*Crocidura darelbeidae/maghrebiana* et *Crocidura viaria*) et moyennes (*Crocidura russula*, *Crocidura abdallahi*, *Crocidura tadjerensi*) sont toutes exclues de la comparaison ainsi que l'actuelle *Crocidura lusitania* Dollman, 1915 connue sous le nom de musaraigne de Mauritanie, pour sa très petite taille et sa répartition géographique qui n'existe pas actuellement en Algérie. Nous gardons pour comparaison *Crocidura whitakeri*, *Crocidura marocana*, *Crocidura tarfayensis* et *Crocidura thomasi*. Selon Stoetzel & Pickford (2022), cette dernière espèce est encore discutée en raison de critères d'identification très difficiles. *Crocidura tarfayensis*, comme mentionné ci-dessus, se distingue des autres espèces par une m3 longue (longueur du talonid=0,35mm pour Tighennif Vs 0,72mm pour *Crocidura cf. tarfayensis* de OH1 ; Geraads, 1993) et très caractéristique qui porte deux cuspidés (hypoconide et un entoconide) contrairement au m3 de Tighennif qui montre un talonide réduit et qui n'a pas d'entoconide.

Bien que la M1 de Tighennif soit très similaire aux M1 de *Crocidura tarfayensis*, mais la m3 est un critère suffisant pour exclure *Crocidura tarfayensis* de la comparaison. Les formes fossiles de *Crocidura marocana* ont été décrites pour la première fois dans le gisement d'Irhoud Derbala Virage du pléistocène moyen au Maroc (Rzebik-Kowalska, 1988b). Les M1 et M2 de cette espèce sont plus larges et plus carrées que celles *Crocidura whitakeri*.

<i>Crocidura cf. whitakeri</i>	N	Moy	min	max	σ
m1	2				
L		1,28	1,28	1,29	0,00
I		0,90	0,88	0,98	0,03
m2	3				
L		1,23	1,20	1,26	0,03
I		0,82	0,81	0,84	0,01
m3	3				
L		0,96	0,95	0,97	0,01
I		0,57	0,57	0,58	0,00
Mandibule H (m2)	2	1,05	1,02	1,09	0,04
M1	1				
LB		1,57	-	-	-
LE		1,03	-	-	-
LL		1,30	-	-	-
IA		1,77	-	-	-
IP		2,15	-	-	-

Tableau 55: Mesures (mm) des molaires inférieures, supérieures et les mandibules de *Crocidura cf. whitakeri* du locus D.

La première molaire supérieure de Tighennif est de petite taille, de forme mince avec une partie postérieure concave. Les molaires inférieures sont petites, la m3 présente un talonid réduit et n'a pas d'entoconid. La longueur approximative de la rangée dentaire m1-m3 est de 3,18 mm vs 3,76 mm pour *Crocidura marocana*. La hauteur des mandibules en dessous de la m2 est faible (H m2 =1,05mm pour Tighennif vs H m2 =1,54mm pour *Crocidura marocana*) mais très proche de *Crocidura cf. whitakeri* de Ben Kerat (H m2=0,98mm ; Stoetzel & Pickford, 2022). Par conséquent, sur la base des critères cités dans ce texte, de la taille de l'actuelle *Crocidura whitakeri* (tableau57) ainsi que de sa distribution géographique actuelle, nous attribuons préliminairement ce matériel à *Crocidura cf. whitakeri* avec la perspective d'échantillonner plus de matériel fossile de Tighennif pour confirmer cette identification.

Résultats Taxonomie

Espèces Mesures	<i>Crocidura cf. whitakeri</i> (Tighennif. Locus D. ce travail)				<i>Crocidura marocana</i> (IDV.Maroc. Rzebik-Kowalska 1988b)				<i>Crocidura cf. tarfayensis</i> (OH1.Maroc. Geraads, 1993)				<i>Crocidura cf. whitakeri</i> (Ben Kérat. Algérie. Stoetzel & Pickford, 2022)			
	N	moy	min	max	N	moy	min	Max	N	moy	min	Max	N	moy	min	max
m1	02				33-32				08-09							
L		1,28	1,28	1,29		1,39	1,25	1,50		1,22	1,16	1,28	-	-	-	-
I		0,90	0,88	0,98		1,04	0,95	1,11		0,95	0,91	1,04	-	-	-	-
m2	03				32								-	-	-	-
L		1,23	1,20	1,26		1,30	1,18	1,37	07-09	1,17	1,10	1,25	-	-	-	-
I		0,82	0,81	0,84		0,92	0,84	1,00		0,87	0,82	0,91	-	-	-	-
m3													-	-	-	-
L	03	0,96	0,95	0,97	21	1,16	1,09	1,26	10	-	-	-	-	-	-	-
I		0,57	0,57	0,58		0,63	0,59	0,69		0,62	0,58	0,64	-	-	-	-
Mandibules H (m2)	02	1,05	1,02	1,09	39	1,54	1,30	1,74	-	-	-	-	01	0,98	-	-
M1	01				17-18				01				03			
LB		1,57	-	-		-	-	-		1,89	-	-		1,38	1,30	1,45
LE		1,03	-	-		0,98	0,92	1,05		-	-	-		1,05	0,98	1,16
LL		1,30	-	-		-	-	-		-	-	-		1,31	1,15	1,41
IA		1,77	-	-		-	-	-		2,13	-	-		1,56	1,46	1,62
IP		2,15	-	-		2,15	2,03	2,29		-	-	-		1,92	1,75	2,05

Tableau 56: Mesures (mm) effectuées sur les restes fossiles craniodentaires des espèces du genre *Crocidura* de petite taille, provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb.

Espèces Mesures	<i>Crocidura cf. whitakeri</i> Tighennif. Locus D (ce travail)		<i>Crocidura whitakeri</i> Actuel Algérie (Rzebik-Kowalska, 1988b)	
	N	min-max	N	min-max
M1	01		72	
LE		1,03		0,86-1,03
IP		2,15		1,95-2,52
m1	02			
L		1,28-1,29	47	1,26-1,44
I		0,88-0,98	50	0,96-1,19
L m1-m3	02	3,18-3,19	50	3,41-3,91

Tableau 57: Comparaison entre *Crocidura cf. whitakeri* fossile de Tighennif et *Crocidura whitakeri* actuelle d'Algérie étudiée par Rzebik-Kowalska (1988b).

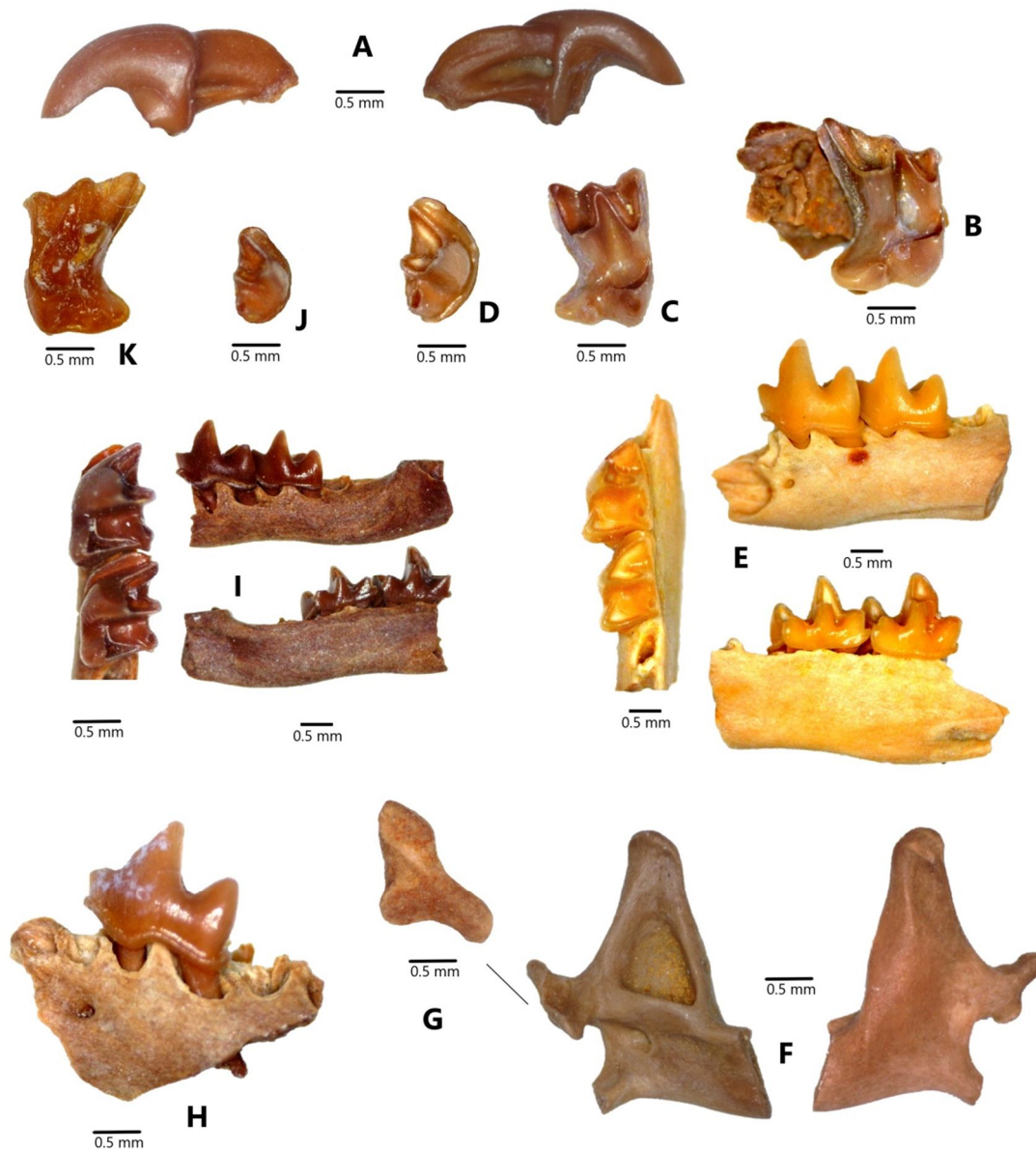


Figure 61: Exemples de restes de *Crocidura* de Tighennif A-H = *Crocidura* cf. *darelbeidae/maghebiana* ; A= incisive supérieure gauche en vue labiale et linguale ; B=M1 droite en place et en vue occlusale ; C= M2 droite en vue occlusale ; D= m3 droite en vue occlusale ; E= fragment de mandibule gauche en vue labiale, linguale et occlusale avec m1+m2 en place ; F= fragment de mandibule gauche ; G= condyle articulaire en vue postérieure ; H= m1 gauche en place qui montre bien le cingulum labiale et la position du foramen mentonnier. I-K= *Crocidura* cf. *whitakeri* de Tighennif ; I= fragment de mandibule gauche avec m1+m2 en place en vue labiale, linguale et occlusale ; J= m3 droite en vue occlusale ; K= M1 gauche en vue occlusale.

3.1.1.1.3 Les lagomorphes

Ordre LAGOMORPHA Brandt, 1855
Famille LEPORIDAE Gray, 1821
Sous Famille PALAEOLAGINAE Dice, 1929
Genre *Trischizolagus*, Radulesco & Samson, 1967
***Trischizolagus* sp.**

Trischizolagus est un genre éteint de la sous-famille Palaeolaginae Dawson, 1958. Représenté au Pliocène de l'Eurasie (Roumanie, Chine) par l'espèce type *Trischizolagus dumitrescuae* Radulesco & Samson, 1967. Par *Trischizolagus maritsae* de Bruijn, Dawson & Mein, 1970 en Afganistahn, Espagne et en Chine. Au Plio-Pléistocène du Maghreb par *Trischizolagus meridionalis* n. sp., Sen et Geraads, 2023 à Ahl al Oughlam. Au Pléistocène moyen par *Trischizolagus raynali* Geraads, 1994 de la grotte du Rhinocéros. Geraads a d'abord attribué cette dernière espèce au genre *Serengentilagus* Dietrich, 1941 sur la base de sa provenance géographique africaine (Geraads, 1994). Plus tard, Averianov & Tesakov (1997) l'ont attribué au genre eurasiatique *Trischizolagus*, en se basant sur la morphologie de la p3 qui est de type *Nekrolagus*, une forme que l'on trouve fréquemment chez *Trischizolagus*, et très rarement chez *Serengentilagus* (López-Martínez et al., 2007). L'attribution d'Averianov & Tesakov (1997) a été confirmée plus tard par López-Martínez et al., (2007) puis reconue recement par Geraads (Sen & Geraads, 2023).

La présence des lagomorphes à Tighennif a été mentionnée par Jaeger (1969) comme Leporidae indet ; cf. *Serengentilagus* ; Ochotonidae, *Ochotona* ? Mais le matériel n'a pas été systématiquement étudié.

Matériel : Les Léporidés sont présent dans les deux locus par des dents isolées, des incisives isolées et quelques fragments de mandibules. L'US0 du locus D a livrée une P2 supérieure gauche. US2 ; 2 molaires inférieure isolées, 1 p3 droite usée, 1 p3 gauche fragmentée, 2 molaires supérieures isolées. US3 ; 1 molaire supérieure, 1 fragment de mandibule gauche identée, 1 fragment de mandibule avec p4, m1, m2 en place. Locus A : US1 ; 1 fragment de p3 droite, 3 fragments d'incisives, 2 p3 gauches, 2 p3 droites, 3 fragments (trigonid) de p3. 2 P2 droites, 2 m1/m2 isolées, 1 fragment de M1 isolée.

Description, mensurations et comparaison (tableau58 ; figure62)

La P2 : Les prémolaires supérieures observées portent trois plis obliques, orientés postéro-labialement et remplis de ciment ; hypoflexus, paraflexus et mésolflexus dont le paraflexus est le plus profond et le mésolflexus le plus superficiel. Les mesures de la P2 la plus complète de Tighennif (L=1,64mm ; l=3,11mm) se situe dans la fourchette des mesures de *Trischizolagus meridionalis* n. sp., d'Ahl al Oughlam (Lmin= 1,22mm Lmax=1,87mm ; lmin= 2,44mm. lmax=3,81mm), alors que le gisement de la grotte de Rhniceros n'a pas livré de reste de P2.

Les P3/P4/M1/M2: La troisième prémolaire supérieure présente un lobe antérieur nettement plus étroit que le lobe postérieur. L'hypoflexus est profond, atteignant presque la moitié de la largeur de la dent. L'émail de la paroi antérieure est fortement ondulé et nettement plus épais que celui de la paroi postérieure. La paroi antérieure de l'hypoflexus présente environ cinq ondulations bien marquées et irrégulières, alors que celles de la paroi postérieure sont peu marquées. L'épaisseur de l'émail entourant la couronne est nettement distincte, plus épaisse à l'avant et plus fine à l'arrière. La P4, la M1 et la M2 montrent des lobes antérieurs et postérieurs à largeur équivalente. Tandis que, le lobe antérieur de la M1 (L=2,07mm l= 4,12mm) est légèrement plus étroit que le lobe postérieur. Les trois dents montrent un émail de la paroi antérieure de l'hypoflexus épais et ondulé alors que celui de la paroi postérieure est mince, faiblement ondulé ou non ondulé.

Les p4-m1-m2 : Les dents inférieures présentent la morphologie habituelle des léporidés, avec deux colonnes cylindriques reliées par un pont de ciment étroit du côté lingual (figure 62). Le lobe postérieur est nettement plus étroit que le lobe antérieur.

La p3 : Les troisièmes prémolaires inférieures sont des dents structurales clés dans la taxonomie et la phylogénie des lagomorphes (López-Martínez et al., 2007). La face occlusale des p3 de Tighennif s'inscrit parfaitement dans la sous-famille des Palaeolaginae de type 5 (figure 62). Elles sont de forme sub-triangulaire avec deux lobes, un lobe antérieur (le trigonide) et un lobe postérieur (le talonide), le lobe antérieur est deux fois plus long que le lobe postérieur, le protoflexide est proéminent et plus fort que le paraflexide qui est variable, l'antéflexide est étroit, peu profond et parfois profond. L'hypoflexide est le plus profond et atteint presque la moitié de la largeur de la dent.

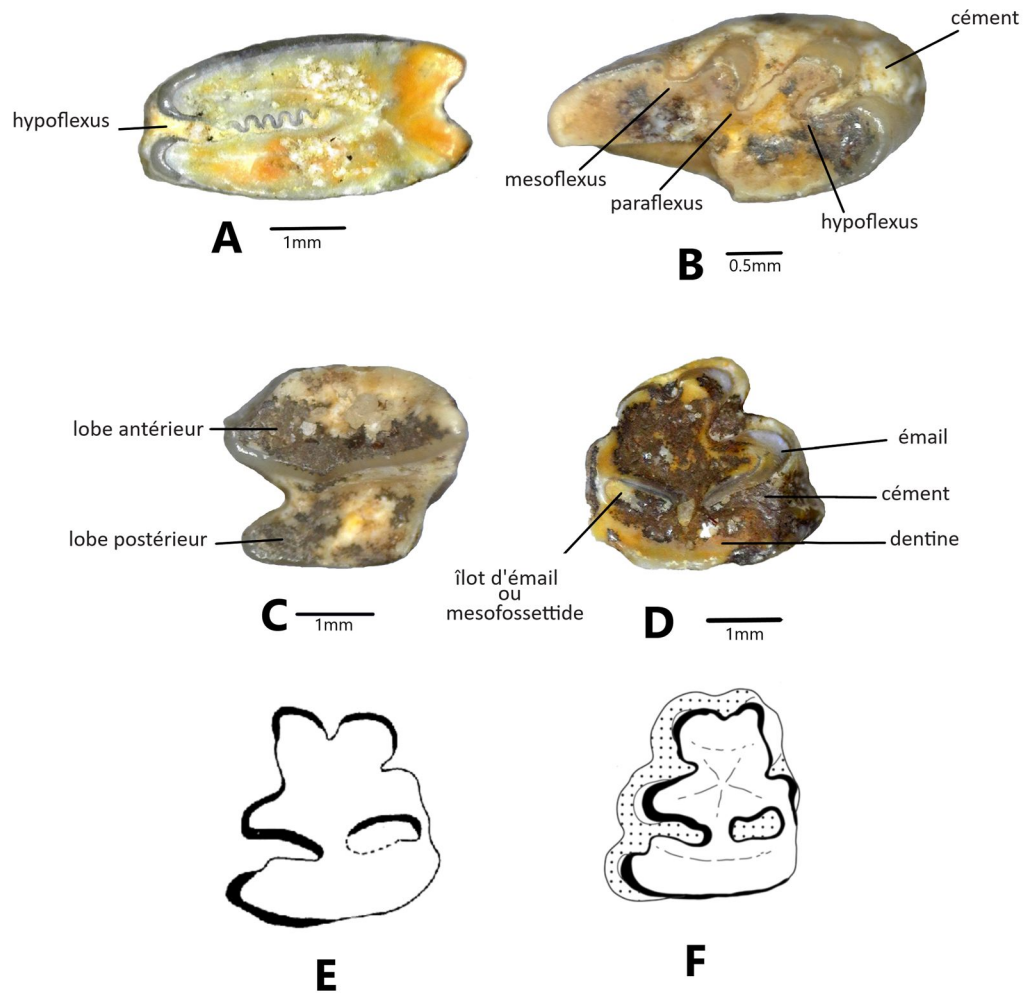
Le mésoplexide est absent et remplacé par un constant îlot d'émail (mésosfossetide) de forme elliptique. Les deux lobes sont reliés par un pont de dentine. Les sinus sont tous remplis de ciment à extension variable. En vue occlusale, les dents présentent des parties d'émail plus épaisses que d'autres (au niveau de la paroi postérieure de protoplexid, la paroi antéropostérieure de l'ypoplexide, et la paroi antérieure du mésosfossetide).

Morphologiquement, les léporidés de Tighennif se rapprochent de l'espèce *Trischizolagus maritsae* (Pliocène de Grèce) par un mésoplexid absent, ou sous forme d'un mésosfossetid. Les p3 de Tighennif s'éloignent de l'espèce type *Trischizolagus dumitrescuae* (Pliocène inférieur de Roumanie) par la persistante présence d'un mésosfossetid. Les p3 de Tighennif partagent de proches similitudes morphologiques avec *Trischizolagus raynali* (Pléistocène moyen du Maroc) notamment, la disparition complète de mésoplexid qui est constamment remplacé par un mésosfossetid (cette caractéristique se trouve également chez les léporidés d'Ahl al Oughlam) et elles se différencient par la présence de ciment où les p3 de Tighennif montrent une extension variable du ciment comme dans les formes archaïques du genre. Quant aux dimensions (tableau 58), les p3 de Tighennif sont plus grandes par rapport aux p3 de la grotte des Rhinocéros, et se rapprochent morphologiquement et métriquement des p3 de *Trischizolagus meridionalis* n. sp. d'Ahl al Oughlam.

Espèces	Gisements	N	L moy	L min	L max	I moy	I min	I max
<i>Trischizolagus raynali</i>	Grotte des Rhinocéros (Geraads, 1994)	04	2,62	2,44	2,90	2,54	2,41	2,74
<i>Trischizolagus</i> sp.	Tighennif Locus A (ce travail)	06	2,91	2,65	3,09	2,74	2,60	2,98
<i>Trischizolagus meridionalis</i> n. sp.	Ahl al Oughlam (Sen & Geraads, 2023)	28	2,92	2,53	3,22	2,92	2,53	3,22

Tableau 58 : Comparaison entre longueur et largeur moyenne (mm) des p3 de *Trischizolagus* de Tighennif, d'Ahl al Oughlam et de la grotte des Rhinocéros.

En conclusion, le faible matériel étudié dans ce travail avec la rareté des gisements maghrébins d'âge proche ayant livré ce genre de léporidés, nous a empêchés d'aller plus loin dans la détermination. Par conséquent, nous avons préféré attribuer provisoirement les spécimens de Tighennif à *Trischizolagus* sp. dans le but d'échantillonner plus de matériel fossile afin que l'identification au niveau de l'espèce soit plus précise et plus fiable.



Figures 62: Exemples de molaires supérieures et inférieures isolées de *Trischizolagus* sp. de Tighennif en vue occlusale : A= M2 gauche, B= P2 droite, C= molaire inférieur p4 ou m1/m2 gauche, D= p3 droite, E= p3 gauche, en comparaison avec les p3 des gisements de la Grotte des Rhinocéros E= *Trischizolagus raynali* Geraads, 1994 et d'Ahl al Oughlam F= *Trischizolagus meridionalis* n. sp. Sen & Geraads, 2023.

3.1.1.2 Herpétofaune

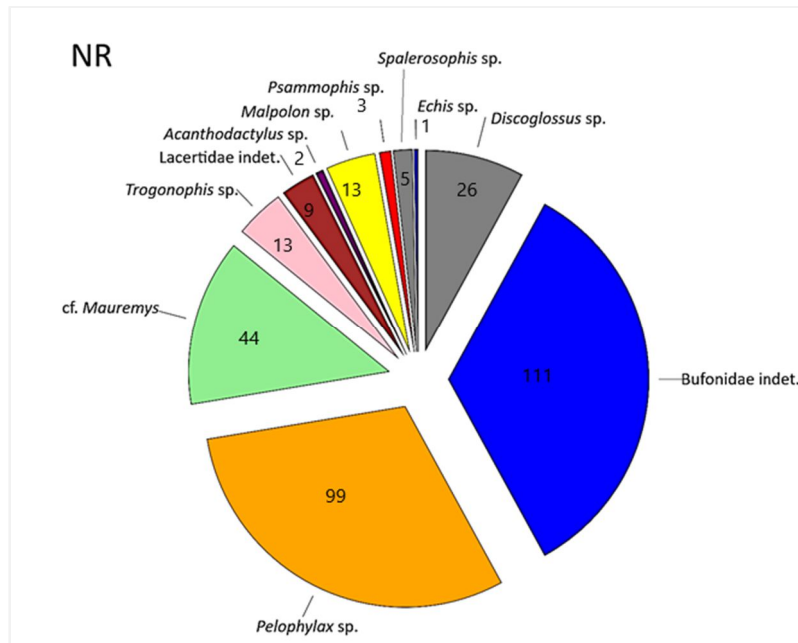


Figure 63: Proportion relative des taxons d’amphibiens et reptiles de Tighennif en Nombre de Restes (NR).

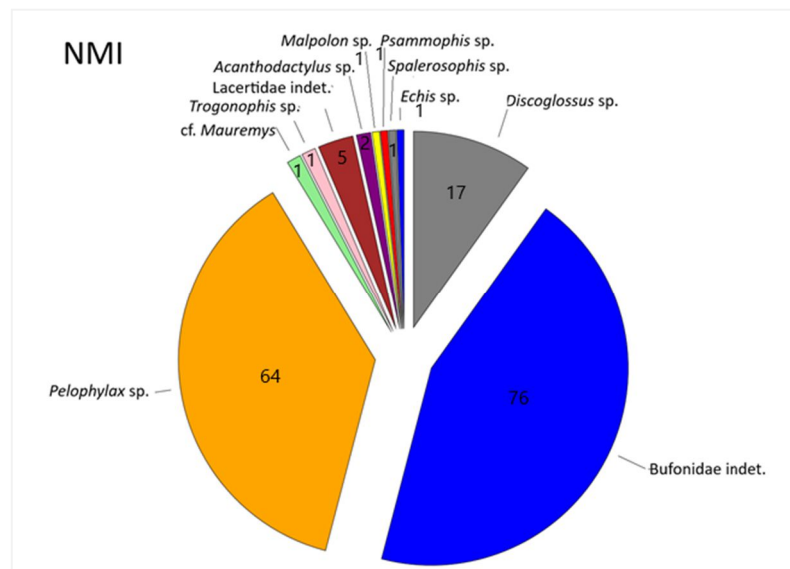


Figure 64: Proportion relative des taxons d’amphibiens et reptiles de Tighennif en Nombre Minimum d’Individus (NMI).

3.1.1.2.1 Les amphibiens

Classe AMPHIBIA Linné, 1758

Ordre ANURA Rafinesque, 1815

Famille ALYTIDAE Fitzinger, 1843

Genre *Discoglossus* Otth, 1837

***Discoglossus* sp.**

Actuellement le genre *Discoglossus* est représenté au Maghreb par deux espèces *Discoglossus pictus* Otth, 1837 endémique à l'Algérie et à la Tunisie et *Discoglossus scovazzi* Camerano, 1878 endémique au Maroc (Fromhage et al., 2004). A l'état fossile les restes de *Discoglossus* sont présents au Maghreb dès la base du Pléistocène moyen de gisement de Wadi Sarrat avec *Discoglossus pictus* (Blain in Martínez-Navarro et al., 2014 ; Said-Mtimet, 2021), au Pléistocène moyen d'Oulad Hamida 1 avec *Discoglossus* sp. (Hossini 2000, 2001), au Pléistocène supérieur de Doukkala 2 avec *Discoglossus* cf. *pictus*, El Harhoura 2 avec *Discoglossus scovazzi* (Ould Sabar & Michel 1996 ; Bailon in Stoetzel et al., 2008 ; Stoetzel, 2009), à l'Holocène de site de Guenfouda avec *Discoglossus pictus* et Gueldaman GLD1 avec *Discoglossus pictus/scovazzi* (Aouraghe et al., 2009 ; Saidani et al., 2016).

Matériel: les restes fossiles de *Discoglossus* sp. sont présents avec de faibles proportions et uniquement dans le Locus D. L'US3 a livré 1 ilion gauche, 2 humérus (1 gauche et 1 droit), 2 radio-ulna gauches. L'US2 a livré 2 humérus droits, 3 ilions (2 gauches et 1 droit), 2 radio-ulna droits, 3 tibio-fibula gauches, 4 urostyles fragmentés. L'US0 a livré 3 ilions (2 gauches et 1 droit), 4 radio-ulna (2 gauches et 2 droits).

Description: nous avons attribué les spécimens de Tighennif à *Discoglossus* sp., suivant les caractéristiques ostéologiques générales de *Discoglossus* décrites par Rage, (1974), Bailon (1999), Hossini (2000) et Blain (2005). L'ilion chez *Discoglossus* est très caractéristique, il possède une aile dorsale relativement basse, incurvée médialement et prolongée postérieurement par la tubérosité supérieure. Le processus ischien constitue une pointe postéro-dorsale longue, et le processus pubien est réduite et peu visible en vue latérale. Une fosse supraacétabulaire peu profonde est présente. En vue postérieure, la surface de la jonction ischio-pubienne possède un tubercule et un sillon inter-iliaque. Le bord dorsal du processus ischien est relativement ouvert.

L'humérus chez *Discoglossus* présente une diaphyse droite en vue ventrale et un condyle sphérique bien ossifié et décalé vers l'extérieur par rapport à l'axe diaphysaire. Le radio-ulna présente une partie médiane relativement gracile avec une forme évasé des parties distales. Le tibiofibula de *Discoglossus* est relativement allongé et mince avec un axe longitudinal légèrement incurvé. L'urostyle se caractérise par la présence de deux cotyles circulaires et d'une paire d'apophyses transverses plus ou moins cylindriques. La crête dorsale est très réduite et présente, en vue dorsale, un sillon central long et étroit.

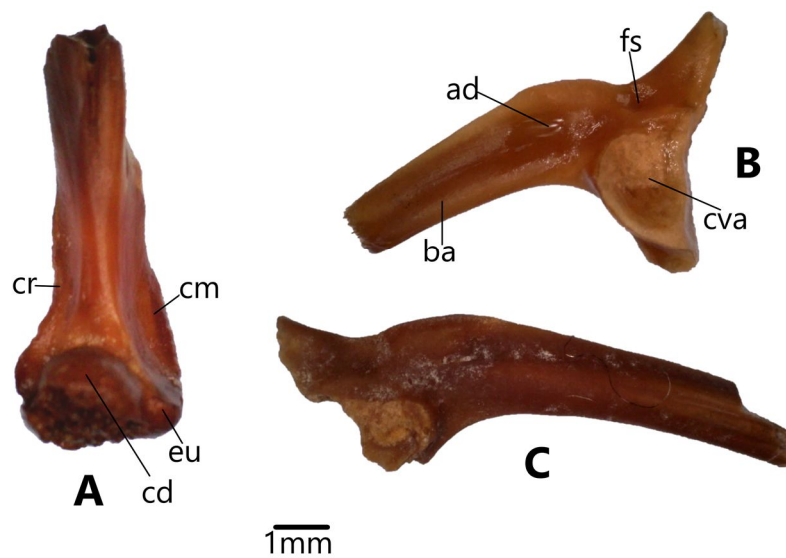


Figure 65: Exemples d'éléments squelettiques de *Discoglossus* sp. de Tighennif : A= humérus droit en vue ventrale, B= ilion gauche, C= ilion droit. Abréviations : ad= aile dorsale; ba= branche antérieure; cd= condyle; cm= crête mésiale ; cr= crête radiale ; cv= crête ventrale ; cva= cavité acétabulaire ; eu= epicondyle ulnaire ; fs= fosse supracétabulaire. Echelle=1mm.

Famille BUFONIDAE Gray, 1825

Bufonidae indet.

La famille des Bufonidés en Algérie est représentée actuellement par cinq espèces *Sclerophrys mauritanica* Schlegel, 1841 appelé aussi Crapaud de Mauritanie, *Bufo spinosus* Linnaeus, 1758 le Crapaud épineux, *Barbarophryn brongersmai* le Crapaud de Brongersma (frontière Algéro-Marocaine), *Sclerophrys xeros* TandyTandyKeith&Duff-MacKay, 1976 le crapaud subdésertique qui est présent dans le Hoggar, et enfin *Bufotes boulengeri* Lataste, 1879 le Crapaud vert d'Afrique du nord. A l'état fossile, la famille Bufonidae est présente au Maghreb dès le Miocène moyen dans le gisement de Beni Mellal, avec probablement *Sclerophrys regularis* anciennement *Bufo regularis* (Vergnaud-Grazzini, 1966). Au Pliocène au gisement d'Ahl al Oughlam avec « *Bufo viridis* » actuellement dénommé *Bufotes boulengeri* (Bailon, 2000) au Pléistocène inférieur avec *Bufo cf. regularis* (Hossini, 2001). A la base du Pléistocène moyen de gisement de Wadi Sarrat avec *Bufo bufo* (Blain in Martínez-Navarro *et al.*, 2014) reidentifié comme *Bufo mauritanicus* (Said-Mtimet, 2021) actuellement *Sclerophrys mauritanica*. Au Pléistocène moyen et holocène avec *Sclerophrys mauritanica* anciennement *Bufo mauritanicus* des gisements de Oulad Hamida 1 (Hossini, 2002), de Doukkala 2 (Ould Sabar & Michel 1996), de El Harhoura 2 (Bailon in Stoetzel *et al.*, 2008 ; Stoetzel, 2009) et enfin de Guenfouda (Aouraghe *et al.* 2009). Au Pléistocène supérieur avec *Bufo gr. B. bufo* des gisements de El Harhoura1 ; Doukkala 1 et Doukkala 2 (Bailon & Aouraghe 2002 ; Ould Sabar & Michel 1996).

Matériel : les restes fossiles de la famille Bufonidae sont présents dans presque toutes les unités stratigraphiques du locus D : l'US2 a livrée 4 humérus droits, 14 ilions (6 droits et 8 gauches), 8 radio-ulna (2 droits et 5 gauches), 3 tibio-fibula gauches, 3 urostyles, une seule vertèbre dorsale, 2 vertèbres sacrées, 3 humérus gauches, 8 ilions (3 gauches et 5 droits), 11 radio-ulna (5 droits et 6 gauches), 3 scapulas (2 droites et 1 gauche), 10 tibio-fibula (5 gauches et 5 droits), 4 urostyles, 2 vertèbres dorsales. L'US0 a livrée 4 angulaires gauches, 7 humérus gauches, 6 ilions (3 gauches et 3 droits), 3 radio-ulna gauches, 3 scapulas (1 gauche et 2 droites), 6 tibio-fibula gauches, 3 urostyles, 3 vertèbres dorsales. Locus A : l'US2 a livrée 1 urostyle, 2 humérus gauches et une vertèbre dorsale.

Description : La détermination spécifique des taxons attribués à Bufonidae indet repose sur la morphologie d'éléments postcrâniens. Les restes fossiles de Tighennif représentent les caractéristique générales du genre *Bufo* : Les vertèbres dorsales sont caractérisées par un arc neural plus au moins court portant deux prézygapophyses, deux postzygapophyses, et deux apophyses transverses, ces dernières sont dirigées vers l'avant sur la deuxième vertèbre, vers le bas sur la troisième, vers l'arrière sur la quatrième, et sur les vertèbres dorsales postérieures sont plus réduites. L'urostyle chez *Bufo* est dépourvu d'apophyses transverses. L'humérus chez *Bufo* présente une morphologie qui varie selon l'espèce et le sexe mais en général l'extrémité distale présente un gros condyle huméral peu ossifié et déplacé latéralement par rapport à l'axe diaphysaire avec un épicondyle distal développé. L'Ilion chez le genre *Bufo* est l'un des éléments osseux les plus caractéristiques car ne possède pas d'aile dorsale (présentes chez les grenouilles et les discoglosses). Les tibiofibula chez *Bufo* sont robustes et relativement allongés.

Chez *Bufo* la scapula est généralement robuste, très légèrement plus haute que large et l'apophyse glénoïde est bien séparée de l'apophyse acromiale en vue dorsale. L'absence d'un matériel plus caractéristique ainsi que la morphologie générale qui est trop semblable chez les différentes espèces du genre *Bufo* ne permet pas une détermination plus poussée dans ce travail, mais permet toutefois d'éliminer *B. gr. Bufo* du Pléistocène supérieur, l'actuel *B. brongersmai* et *S. regularis* du Miocène.

Résultats Taxonomie

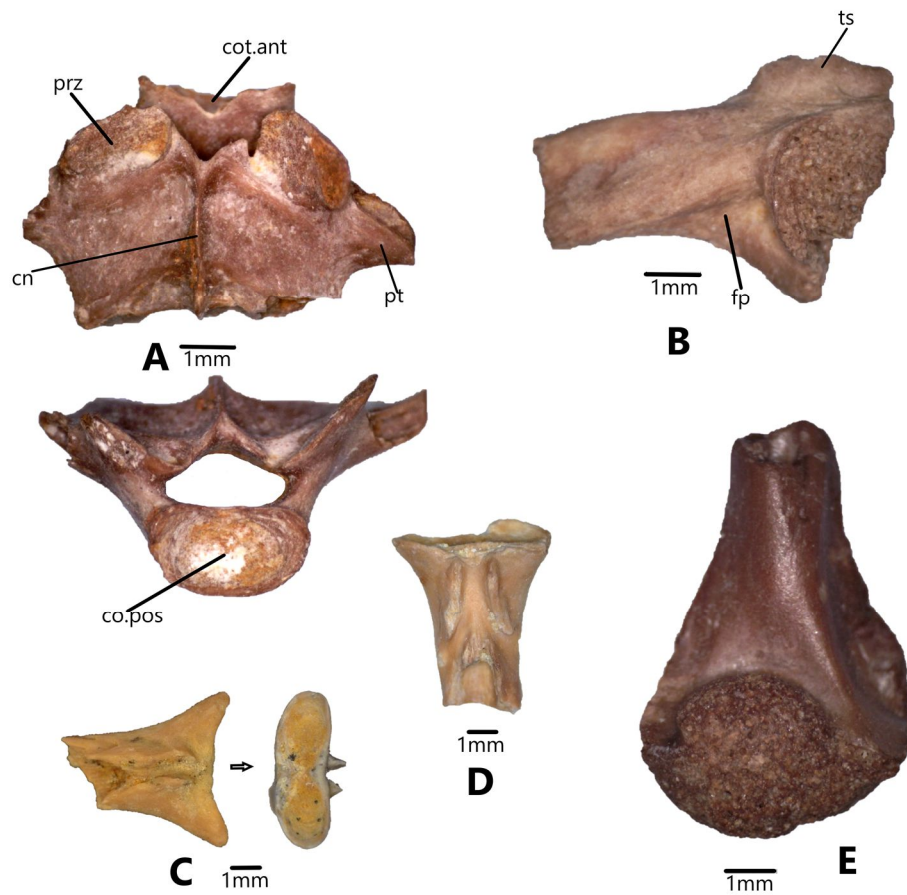


Figure 66: Exemples d'éléments squelettiques fossiles de Bufonidae indet de Tighennif : A= vertèbre dorsale en vue dorsale et postérieure, B= ilion gauche en vue latérale, C-D= urostyles, E=humérus droit. Abréviations : cn= crête neurale ; co.pos= condyle postérieur ; cot.ant.= cotyle antérieur ; prz= prézygapophyse ; pt= processus transverse ; fp= fosse précétabulaire, ts= tubérosité supérieure.

Famille Ranidae Rafinesque, 1814

***Pelophylax* Fitzinger, 1843**

***Pelophylax* sp.**

Le genre *Pelophylax* a été créé par Fitzinger pour rassembler les grenouilles vertes d'Europe qu'il avait distinguée des grenouilles rousses du genre *Rana* Linnaeus, 1758. Les études phylogénétiques confirment la théorie de Fitzinger et placent les grenouilles rousses européennes dans le genre *Rana* et les grenouilles vertes dans le genre *Pelophylax* (Frost *et al.*, 2009). Le genre *Pelophylax* est actuellement représenté en Algérie par une seule espèce *Pelophylax saharicus* Boulenger, 1913 (anciennement *Rana ridibunda* puis *Rana saharica*) appelée aussi la grenouille verte d'Afrique du nord, l'amphibien le plus commun d'Afrique du nord qui s'étend du Maroc à l'Égypte et du littoral aux zones désertiques.

A l'état fossile, la famille Ranidae a été mentionnée au Maghreb dès le Miocène moyen dans le gisement de Beni Mellal avec le genre *Rana*, puis au Pléistocène inférieur-moyen de gisement de Sidi Abdallah avec *Rana* sp, au Pléistocène moyen de site d'Oulad Hamida 1 avec *Rana* sp, au gisement de Doukkala 2 avec *Rana ridibunda*, à l'holocène de Guenfouda avec *Rana* sp. et à El Harhoura2 avec *Rana/Pelophylax* ? (Vergnaud-Grazzini, 1966 ; Bons & Geniez., 1996 ; Hossini, 2001 ; Hossini, 2002 ; Aouraghe *et al.*, 2009 ; Bailon *in* Stoetzel *et al.*, 2008 ; Stoetzel, 2009). Toutes ces mentions au genre *Rana* sont bien évidemment antérieures à la séparation de *Pelophylax* avec *Rana*. Une récente identification de ce genre remonte à la base du Pléistocène moyen dans le gisement de Wadi Sarrat en Tunisie avec *Pelophylax saharicus* (Said-Mtimet, 2021).

Matériel : Les restes fossiles de *Pelophylax* sp. sont présents uniquement dans le locus D par des proportions différentes dans toutes les unités stratigraphiques. L'US3 a livré 2 ilions droits, 1 angulaire droit, 1 humérus droit, 1 tibio-fibula droit, 1 radio-ulna droit. L'US2 a livré 3 angulaires (1 gauche et 2 droits), 1 fémur gauche, 15 humérus (8 droits et 7 gauches), 2 ilions gauches, 2 radio-ulna gauches, 4 vertèbres dorsales, 9 radio-ulna (4 droits et 5 gauches), 1 ilion gauche, 2 tibio-fibula gauches, 3 angulaires (2 gauches et 1 droit). L'US0 a livré 2 angulaires droits, 1 frontal, 7 humérus (3 gauches et 4 droits), 7 ilions (2 gauches et 5 droits), 15 radio-ulna (4 droits et 11 gauches), 10 tibio-fibula (5 droits et 5 gauche), 3 urostyles, 6 vertèbres dorsales.

Description : nous avons attribué les spécimens de Tighennif à *Pelophylax* sp., (anciennement *Rana* sp.) suivant les caractéristiques ostéologiques générales des ranidés décrites par Sanchiz 1977, Bailon & Hossini (1990), Hossini (2001) Bailon (1991 et 1999) et Blain (2005).

L'humérus a une diaphyse droite assez robuste rappelant plus généralement celle du groupe des grenouilles vertes. Le condyle est sphérique, bien ossifié et situé dans l'axe diaphysaire. L'épicondyle ulnaire est bien développé. L'angulaire a un processus coronoïde proéminent ayant une surface dorsale concave. L'ilion: tous les ilions trouvés à Tighennif sont incomplets mais possèdent les caractéristiques générales qu'on observe chez les ranidés tels que la présence d'une aile dorsale sur la branche antérieure, d'un processus ischien relativement court et l'absence d'un sillon inter-iliaque sur la partie interne de l'os, contrairement aux discoglossidés. La scapula chez les ranidés est nettement plus haute que large et se caractérise par une apophyse glénoïde partiellement cachée par l'apophyse acromiale. La vertèbre sacrée chez les ranidés est caractérisée par la présence de deux fortes apophyses sacrées cylindriques et le centrum possède un condyle antérieur et deux condyles postérieurs. Le fémur chez les ranidés est un os particulièrement long, sigmoïde et gracile et qui ne porte pas de crête fémorale. Le radio-ulna a une morphologie générale qui permet une attribution au niveau du genre ainsi qu'un col robuste. Le tibio-fibula chez les ranidés présente un allongement relatif très important et un sillon longitudinal relativement court dans la partie distale et proximale, la diaphyse médiale est robuste au niveau du foramen nutritium.

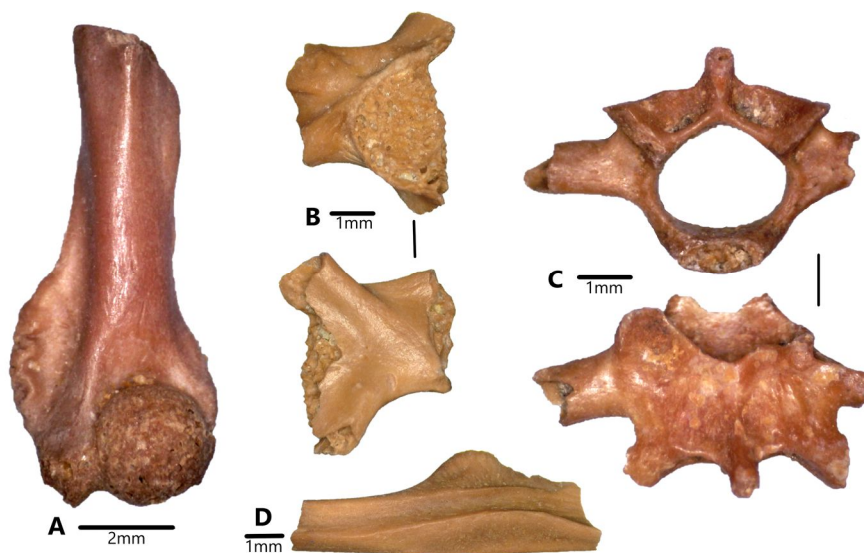


Figure 67: Exemples d'éléments squelettiques fossiles de *Pelophylax* sp. de Tighennif : A= humérus gauche de mâle, B= ilion gauche en vue ventrale et dorsale, C= vertèbre dorsale en vue postérieure en haut et dorsale en bas, D= angulaire en vue dorsale.

3.1.1.2.2 Les reptiles

Classe REPTILIA McCartney, 1802
Ordre CHELONII Brongniart, 1800
Famille GEOEMYDIDAE Theobald, 1868
cf. *Mauremys* Gray, 1869

Le genre *Mauremys* est présent au Maghreb dès le Miocène des gisements de Bou Hanifia 1 et Bou Hanifia 2 en Algérie ; au Pliocène de Hamada Damous et d'Ichkeul en Tunisie; au Plio-Pléistocène des gisements d'Aïn Boucherit et de Mansourah ; au Pleistocène inférieur de Tighennif (Lapparent de Broin, 2000). Puis au Pléistocène supérieur des sites de Doukkala 2, et de El Harhoura 2 au Maroc (Michel, 1990 ; Stoetzel, 2009). Ensuite, *Mauremys* devient très commun durant l'Holocène où se retrouve dans plusieurs gisements Maghrébins (Lapparent de Broin, 2000 ; Stoetzel, 2009 ; Aouraghe *et al.*, 2010). L'espèce *Mauremys leprosa* est le seul représentant actuel de ce genre qui est largement distribué en Afrique du Nord et à travers le détroit de Gibraltar jusqu'à la péninsule ibérique et le sud de la France.

Matériel et description : les restes de tortue sont présents dans les deux locus de Tighennif: avec 43 fragments de carapace et de plastron, 1 fragment proximal de fémur gauche, 1 diaphyse d'un humérus dans l'US2. Avec 31 fragments de carapace et de plastron dans l'US0. Avec 14 fragments de carapace et de plastron dans l'US2 du locus A. Tous les fragments de plaque sont relativement peu épais et les sillons entre les écailles est peu marqués, de plus la morphologie de la partie proximale de fémur qui est séparé par une échancrure médiale le rapproche plus du genre *Mauremys* que de *Testudo*, de ce fait, le caractère fragmentaire des restes de chéloniens nous a empêché toute détermination plus précise. Par conséquent, nous attribuons préliminairement ces restes à cf. *Mauremys*.

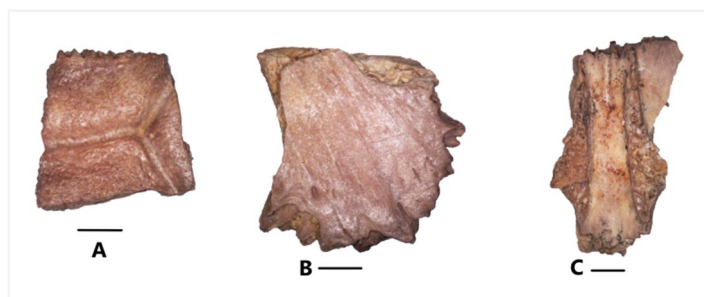


Figure 68 : Les restes osseuse de Cf. *Mauremys* de Tighennif: A= carapace en vue dorsale, B= plastron en vue ventrale, C= plaque neurale en vue ventrale. Echelle 2mm.

Ordre SQUAMATA Opper, 1811
Sous-Ordre AMPHISBAENIA Gray, 1844
Famille TROGONOPHIDAE Gray, 1844
Genre *Trogonophis* Gray, 1865
***Trogonophis* sp.**

Les amphibènes sont un groupe de reptiles squamates fouisseurs. La famille des Trogonophidae comprend quatre genres *Trogonophis*, *Agamodon*, *Pachycalamus* et *Diplometopon* qui sont répartis en Afrique et en Asie (Gans, 1978). Au Maghreb le seul représentant actuel du genre *Trogonophis* est l'espèce endémique *Trogonophis wiegmanni* qui comprend deux sous espèces *Trogonophis wiegmanni elegans* qui se limite à la région atlantique et *Trogonophis wiegmanni wiegmanni* qui se répartie depuis le moyen atlas du Maroc jusqu'à l'ouest de la Tunisie (Bons & Geniez, 1996). Actuellement, *Trogonophis wiegmanni* est présent dans tout le nord Algérien dans les forêts et zones arbustives tempérées, ainsi que dans les zones cultivées. C'est une espèce très discrète qui se déplace très rarement en plein jour (Bons, 1967a). A l'état fossile, le genre *Trogonophis* est apparu au Maghreb au Plio-Pléistocène du gisement d'Ahl al Oughlam représenté par l'espèce *Trogonophis darelbeidae* (Bailon, 2000). Plus tard, dans plusieurs gisements du Pléistocène supérieur et de l'Holocène notamment d'El Harhoura 2 avec l'espèce actuelle *Trogonophis wiegmanni* (Stoetzel, 2009), au gisement de Guenfouda (Aouraghe *et al.*, 2009) et au gisement de Gueldaman GLD1 (Saidani *et al.*, 2016).

Matériel: Un seul dentaire droit et douze vertèbres troncales trouvées dans l'US0 de locus D.

Description et comparaison : Le dentaire: l'unique dentaire trouvé à Tighennif porte huit dents acrodontes séparées les unes des autres. La première dent est de forme cylindrique inclinée vers l'avant en dépassant l'extrémité antérieure de l'os, tandis que les autres dents sont verticales, unicuspidées avec une base plus au moins bombée en vue médiale, et juste en dessous s'ouvrent les forams dentaires qui se disposent sur un sillon profond et bien visible. Le canal de Meckel se disparaît en avant vers la limite postérieure de la deuxième dent. La symphyse articulaire est développée, et le foramen mandibulaire est large. Le processus coronoïde plus incliné postérieurement.

Le dentaire de Tighennif se distingue de l'espèce fossile *Trogonophis darelbeidae* (Bailon & Aouraghe, 2000) par la présence d'une insertion du muscle adducteur sur le processus coracoïde formant une excroissance sphérique qui se prolonge par une faible crête et par la présence de sept dents. *Trogonophis* de Tighennif se distingue aussi de représentant actuel par quelque caractères archaïques tels qu'un processus coronoïde plus incliné postérieurement, une symphyse articulaire développée et un foramen mandibulaire plus large. Ce qui est remarquable aussi est que les populations *Trogonophis* de Maroc fossiles et actuelles portent (*Trogonophis darelbeidae*, *Trogonophis wiegmanni*) des dents très serrées les unes contre les autres, contrairement aux populations Algérienne fossiles et actuelles les dents sont beaucoup moins serrées (figure 69).

Par conséquent, *Trogonophis* de Tighennif garde quelque caractères archaïques et en même temps développe des caractères dérivés de ce fait nous attribuons ce matériel à *Trogonophis* sp. dans la perspective de récolter plus de matériel fossile afin d'aller plus loin dans l'identification.

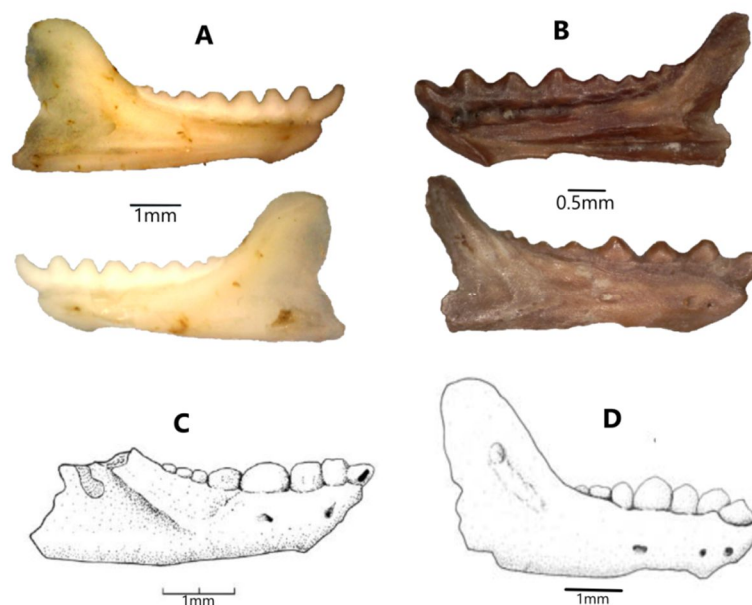


Figure 69: Exemples de dentaires de *Trogonophis* fossiles et actuels trouvées dans différents sites de Maghreb: A = dentaire gauche actuel en vue latérale et médiale (région de Tighennif), B= dentaire droit fossile de Tighennif en vue latérale et médiale, C= dentaire droit fossile de El Harhoura2 (d'après Stoetzel, 2009) en vue latérale, D= dentaire droit fossile d'Ahl al Oughlam (d'après Bailon, 2000) en vue latérale.

Sous-Ordre LACERTILIA Owen, 1842

Famille LACERTIDAE Oppel, 1811

Lacertidae indet.

La famille des Lacertidae est représentée actuellement par seize espèces qui occupent presque tous le territoire Algérien. A l'état fossile cette famille a été signalée dans de nombreux sites maghrébins du Miocène à l'Holocène (Bailon, 2000 ; Stoetzel, 2009, Saidani et al., 2016). Une grande uniformité morphologique existe dans cette famille ce qui pose un problème d'identification et jusqu'à présent seul le genre *Acanthodactylus* a été déterminé à l'état fossile (Bailon, 2000 ; Stoetzel, 2009).

Matériel, description et comparaison: Les neuf dentaires trouvés à Tighennif sont tous incomplets ce qui nous a empêchés d'observer des caractères d'identification clés (par exemple la forme de la lame horizontale) ce qui a rendu les déterminations plus difficiles. Locus D : US3= 2 dentaires (1 gauche 1 droit), US2=2 dentaires (1 gauche et 1 droit), US0=3 dentaires (2 gauches et 1 droit). Locus A : US2= 2 dentaires (1 gauche et 1 droit). Les dentaires trouvés à Tighennif sont morphologiquement caractéristiques des lacertidés (figure 70), les dents sont modérément serrées les unes contre les autres, elles sont isodontes, cylindriques et bicuspidées, le canal de Meckel est largement ouvert sur toute sa longueur. Cependant, à cause de la grande ressemblance morphologique existante au sein des différents représentants de la famille de lacertidae ainsi que l'absence d'un matériel fossile plus abondant, complet et mieux conservé une détermination plus poussée de notre matériel ne peut pas être faite ici.

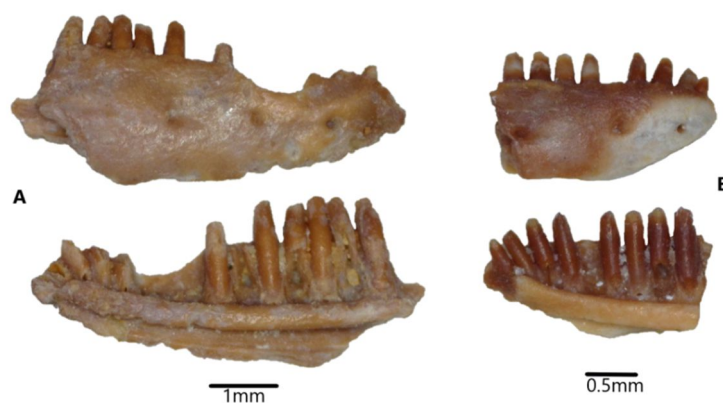


Figure 70: Exemples de restes de Lacertidae indet de Tighennif : A-B= fragment de dentaires droits montrant la forme des dents et l'ouverture du canal de Meckel.

***Acanthodactylus* sp. Wiegmann, 1834**

Le genre *Acanthodactylus*, lézards à doigts frangés, comprend des lézards diurnes de taille moyenne taxonomiquement très diversifié comprenant environ quarante-quatre espèces à travers le monde (Arnold, 1983 ; Tamar et al., 2016). Selon une étude phylogénétique récente, *Acanthodactylus* devrait être divisé en trois clades et en dix groupes d'espèces différentes (Harris & Arnold, 2000 ; Tamar et al., 2016). Ce genre est généralement distribué en Afrique du Nord, en Asie du Sud-Ouest et dans la péninsule ibérique (Tamar et al., 2016). Le genre comprend des lézards qui se sont adaptés pour vivre dans de nombreux environnements écologiques, y compris les écosystèmes arides, les forêts ouvertes, les broussailles, la savane et les zones sablonneuses (Arnold, 1983 ; Tamar et al., 2016). A l'état fossile le genre *Acanthodactylus* a été décrit en Afrique du Nord dès le Plio-Pléistocène au gisement de d'Ahl al Oughlam (Bailon, 2000), puis au Pléistocène supérieur et à l'Holocène de El Harhoura 2 (Stoetzel, 2009), au gisement capsien de MedjezII (Sétif, Algérie ; Saidani travaux en cours), ce qui fait d'*Acanthodactylus* le seul genre déterminé de la famille des Lacertidae jusqu'à présent.

Matériel et description: deux frontaux uniquement sont trouvés dans l'US2 du locus D. Les deux ossements crâniens de Lacertidae trouvés à Tighennif présentent des caractéristiques du genre *Acanthodactylus*, qui est la fusion complète des os frontaux entre eux, les bords latéraux sont de forme concave et la partie médiale est nettement rétrécie (figure 71).

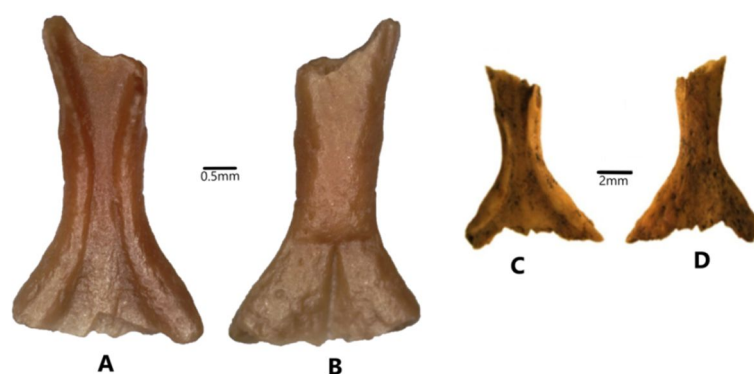


Figure 71 : Restes osseux (frontaux) d'*Acanthodactylus* de Tighennif en face interne (A) et face externe (B) en comparaison avec *Acanthodactylus* de MedjezII en face interne (C) et face externe (D).

Sous-Ordre SERPENTES Linné, 1758
Famille COLUBRIDAE Opper, 1811
Sous-Famille COLUBRINAE Opper, 1811
Genre *Malpolon* Fitzinger, 1826
***Malpolon* sp.**

Actuellement le genre *Malpolon* est représenté en Algérie par la couleuvre de Montpellier *Malpolon monspessulanus* Hermann, 1804 qui est répandue dans tout le pays. D'un point de vue génétique (Carranza *et al.*, 2006) deux clades se distinguent au sein de cette espèce: un clade occidental représenté par *M. m. monspessulanus* (Nord-Ouest Algérien), et un clade oriental composé de *M. m. insignitus* (Algérie orientale).

A l'état fossile le genre *Malpolon* au Maghreb a été décrit dès le Plio-Pléistocène dans le gisement d'Ahl al Oughlam avec *Malpolon* sp. (Bailon 2000), puis aux gisements de El Harhoura 1 (Pléistocène supérieur, Bailon & Aouraghe 2002), de Guenfouda (Holocène, Aouraghe *et al.* 2009), de El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur-Holocène, Stoetzel, 2009) et de Gueldaman GLD1 (Holocène, Saidani *et al.*, 2016) avec et l'espèce *Malpolon monspessulanus*, ensuite dans le gisement de Ben Kérat fin du pléistocène moyen, avec cf. *Malpolon* sp. (Stoetzel & Pickford, 2022).

Matériel : La plupart des vertèbres attribuées au genre *Malpolon* ont été trouvées dans le locus D : L'US0 a livré 3 vertèbres, l'US2 a livré 7 vertèbres. L'US2 de Locus A a livré 3 vertèbres.

Description et comparaison: les vertèbres dorsales des Colubrinés se caractérisent par l'absence d'hypapophyses ce qui permet de les distinguer facilement des Vipéridés et des Natricinés (Blain, 2005). Les vertèbres de Tighennif (figure 72) sont de grande taille (longueur du centrum CL atteint 7,01mm ; et la largeur du centrum NAW atteint 6,09mm), elles sont plus longues que larges, elles n'ont pas d'hypapophyses. En vue ventrale: le centrum est long, la carène hémale est longue est bien visible. Les processus pré-zygapophysaires sont longs et se terminent en pointe. En vue postérieure, les bords de l'arc neural sont droits. Les pré-postzygapophyses sont de forme sub-ovale. Les cotyles et les condyles sont petits par rapport à la taille des vertèbres. La faible quantité et l'état fragmentaire du matériel fossile nous a empêché d'aller plus loin dans l'identification, de ce fait, nous attribuons ce matériel au niveau du genre seulement.

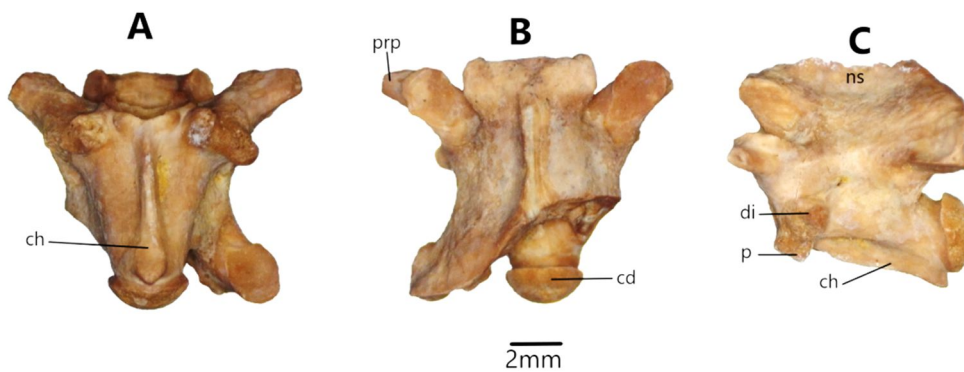


Figure 72: Vertèbre troncale de *Malpolon sp* de Tighennif: A= en vue ventrale, B= en vue dorsale, C= en vue latérale. Abréviations : ch= carène hémale, prp= processus paradiapophysaire cd=condyle, di= diapophyse p= parapophyse ns= épine neurale.

Genre *Psammophis* Boie, 1825

Psammophis sp.

Le genre *Psammophis* comprend plusieurs espèces dont la plupart sont d'origine africaine, mais certaines se trouvent au Moyen-Orient et en Asie (Bons & Géniez, 1996). Ce genre est représenté actuellement en Algérie par deux espèces *Psammophis schokari* Forskal, 1775, ayant une distribution saharo-sindienne, est bien présente en Afrique du Nord y compris une grande partie du territoire Algérien, en revanche l'actuelle *Psammophis aegyptius* Marx, 1958 se trouve uniquement dans la région extrême Sud-Est Algérien.

A l'état fossile, le genre *Psammophis* été mentionné au Maghreb dès le Miocène moyen dans le gisement de Beni Mellal au Maroc (Hoffstetter, 1961 ; Rage, 1976) mais cette mention n'été que provisoire et n'a pas été confirmé à ce jour. Depuis, aucune mention fossile de ce genre été documenté dans d'autre gisements Maghrébins. En revanche, une découverte récente en Espagne dans le gisement de Salobreña Andalusia (MN13) vers la fin de Miocène confirme la première présence du genre *Psammophis* en Europe avec l'espèce *Psammophis odysseus* (Georgalis & Szyndlar, 2022). La suggestion d'un événement de dispersion directe du Nord-Ouest de l'Afrique (En prenant en compte la mention de Beni Mellal au Maroc) vers la péninsule ibérique à la fin du Miocène durant la crise de salinité messénienne est très probable (Georgalis & Szyndlar, 2022).

Matériel : Trois vertèbres attribuées au genre *Psammophis* trouvées dans l'US2 de Locus D.

Description : les vertèbres sont de petite taille (CL=2,48mm ; NAW=1,48mm), plus au moins longues et graciles (figure 73). En vue ventrale : la carène hémale est proéminente, large avec une extrémité pointue (forme Oblancéolé) dans la partie distale, l'arc neural est modérément vouté, l'épine neurale est plus au moins basse (fragmenté du coté antéro-dorsale).

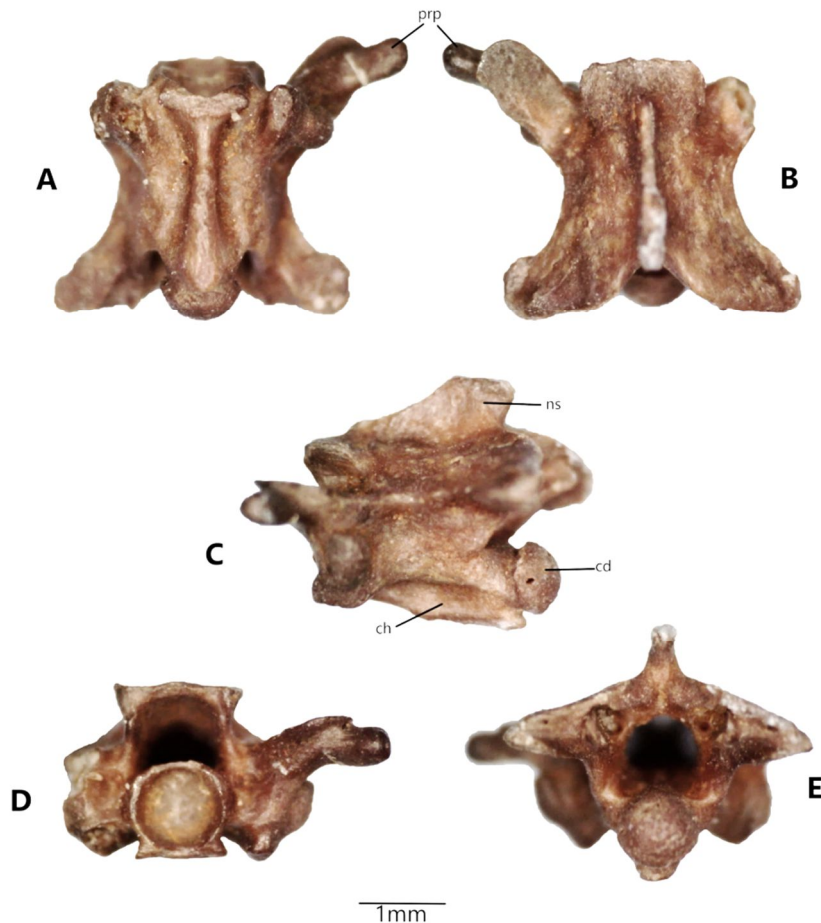


Figure 73 : Vertèbre antérieure de *Psammophis sp* de Tighennif : A= en vue ventrale, B= en vue dorsale, c= en vue latérale, D= antérieure, E= en vue postérieure. Echelle=1mm.

Genre *Spalerosophis* Jan, 1865

***Spalerosophis* sp.**

Le genre *Spalerosophis* est représenté actuellement en Algérie par deux espèces : *Spalerosophis diadema* Schlegel, 1837 appelée aussi la couleuvre diadème qui est une espèce saharo-sindienne elle fréquente les zones arides, pierreuses ou rocailleuses (Marx, 1969). *Spalerosophis dolichospilus* Werner, 1923 ou la couleuvre diadème du Maghreb est une espèce saharienne qui se trouve dans les zones arides et semi-arides ainsi que les terrains sablonneux des Oueds (Bons and Geniez, 1996). A l'état fossile ce genre n'a jamais été décrit au Maghreb pour les période anciennes à l'exception de sa mention dans le gisement pléistocène supérieur-holocène d'El Harhoura2 (Bailon *in* Stoetzel et al., 2008).

Matériel: Une vertèbre cervicale et quatre vertèbres troncales trouvées dans l'US2 de Locus D.

Description: La vertèbre cervicale a un centrum moins long (CL=2,90mm ; NAW=2,34mm) que celui des vertèbres troncales, l'arc neural est plus voûté. L'épine neurale est plus épaisse, avec une partie dorsale épaissie (parfois aplatie). Les deux parties des paradiapophyses sont bien développées. Le diapophyse est projeté de côté; le parapophyse est projeté vers l'avant. L'hypapophyse est massif avec bout arrondi et apparue plus large qu'a sa base en vue latérale.

La vertèbre troncale (CL=2mm ; NAW=1,44mm) en vue ventrale la carène hémale est bien visible, un peu aplatie vers sa fin ou se termine par une petite crête. En vue latérale l'épine neurale est très basse, l'arc neural est moins vouté, les paradiapophyses sont bien développées, la carène hémale se voit à peine.

Le manque d'informations bibliographiques sur le genre *Spalerosophis* ainsi que son quasi absence dans des gisements pléistocènes du Maghreb nous a empêchés d'aller plus loin dans l'identification, de ce fait, nous attribuons préliminairement les vertèbres de Tighennif à *Spalerosophis* sp.

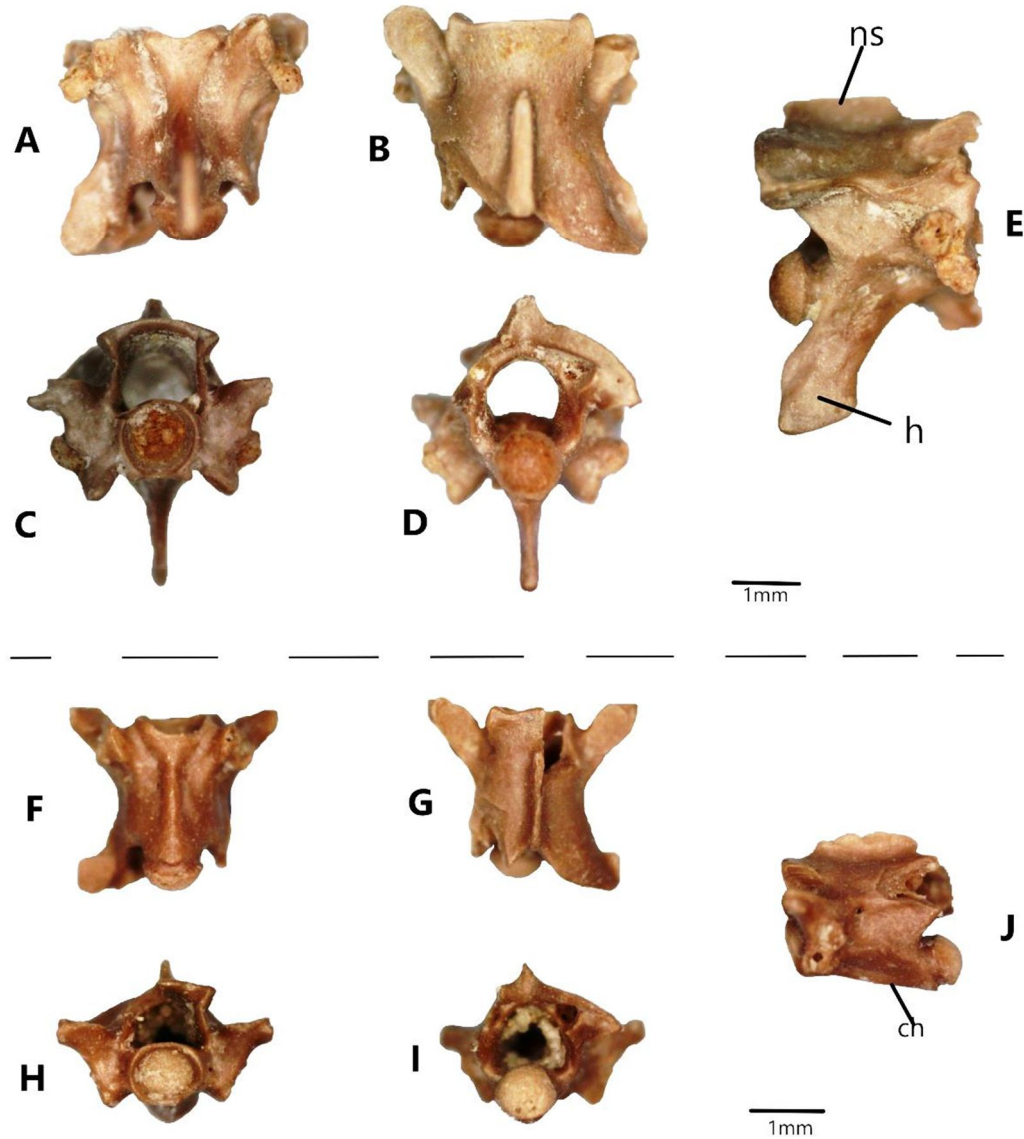


Figure 74: vertèbres de *Spalerosophis* sp de Tighennif : A-E= vertèbre cervicale en vue ventrale, dorsale, antérieure, postérieure, latérale respectivement. F-J= vertèbre troncale en vue ventrale, dorsale, antérieure, postérieure et latérale respectivement.

Famille VIPERIDAE Opper, 1811**Genre *Echis*** Merrem, 1820***Echis* sp.**

La famille des Viperidae est représentée actuellement en Algérie par les espèces suivantes *Cerastes cerastes* Linnaeus, 1758, *Cerastes vipera* Linnaeus 1758, *Macrovipera lebetina* Linnaeus, 1758, *Daboia mauritanica* Duméril & Bibron, 1848, *Daboia deserti* Anderson, 1892, *Echis leucogaster* Roman 1972, *Vipera latastei* Boscá, 1878. Entre autres toutes ces espèces l'Echide à ventre blanc *Echis leucogaster* n'est présente que d'une façon marginale dans toute la région méditerranéenne et elle est déjà classée dans la liste rouge des espèces les plus menacées par IUCN. Les Viperidae décrits à l'état fossile au Maghreb sont *Vipera maghrebiana* au Miocène de gisement de Beni Mellal, *Bitis* et *Macrovipera* au Plio-Pléistocène de Ahl al Oughlam, *Cerastes/Vipera* au Pléistocène inférieur de gisement d'Irhoud Ocre, l'espèce actuelle *Daboia/Macrovipera mauritanica* au Pléistocène supérieur et l'Holocène des gisements de El Harhoura1 et El Harhoura2 (Rage, 1976 ; Bailon, 2000 ; Bailon, 2009 ; Bailon & Aouraghe, 2002 ; Bailon *in* Stoetzel et al., 2008 ; Stoetzel, 2009).

Matériel et description: un seul supraoccipital trouvé dans l'US2 de Locus D. L'os supraoccipital est bien préservé, en vue dorsale les crêtes occipitales sont bien développées, la crête sagittale est longue est droite, les deux foramens supraoccipitaux sont bien visibles, en vue ventrale les deux foramens sont larges est profonds (à droite se trouve le foramen pour la branche maxillaire du nerf trijumeau, à gauche se trouve le foramen pour la branche mandibulaire du nerf trijumeau). L'attribution de ce spécimen au genre *Echis* sp. est basée sur la comparaison avec des spécimens actuelles étudiés par le Dr Blain (collections muséologique IRSNB, Bruxelles, dessins).

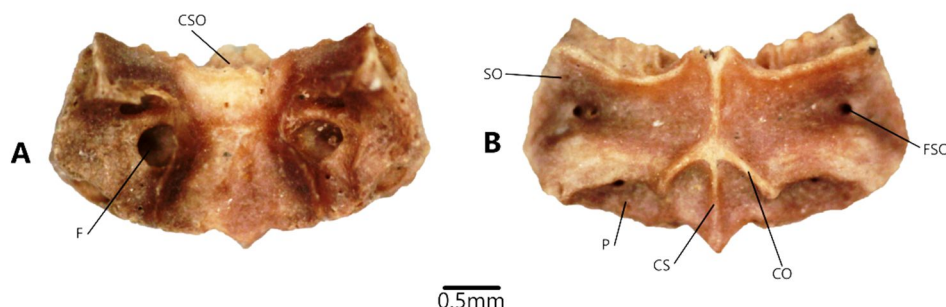


Figure 75: le supraoccipital de *Echis* sp de Tighennif : A= en vue ventrale (F=foramen, CSO=crête supraoccipital. B= en vue dorsale (SO= supraoccipital, P= postérieure, CS= crête sagittale, Crête occipital, FSO= foramen supraoccipital (nomenclature traduite d'après Szyndlar, 1984).

Serpentes indéterminés

Matériel : un nombre total de 62 vertèbres (8 vertèbres troncales fragmentées et 54 vertèbres caudales) ont été récoltés des unités stratigraphiques du locus D et l'US2 du locus A. Quelques vertèbres sont relativement bien conservées rappellent celles de *Natrix* (présence d'hypapophyses et un arc neural convexe en vue postérieure). La première apparition de genre *Natrix* au Maghreb remonte à la base de Pléistocène moyen au gisement de Wadi Sarrat avec *Natrix maura* (Blain in Martínez-Navarro *et al.*, 2014 ; Said-Mtimet, 2021), puis au Pléistocène supérieur avec *Natrix natrix* à Doukkala 2 (Bailon & Aouraghe, 2002 ; Bailon, 2009) et avec *Natrix maura* à El Harhoura 2 (Bailon in Stoetzel *et al.*, 2008 ; Stoetzel, 2009) puis à l'Holocène, avec *Natrix maura* à Guenfouda (Aouraghe *et al.* 2009). D'autres vertèbres rappellent celles de *Telescopus* et *Cerastes*. Tous ces éléments n'ont malheureusement pas pu faire l'objet d'une détermination spécifique dans le cadre de ce travail en raison de leur caractère trop fragmentaire.

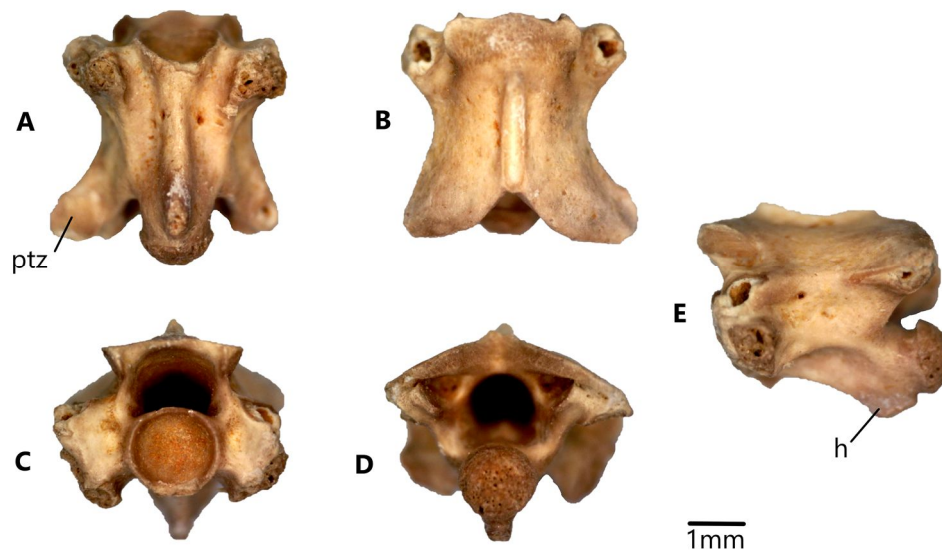


Figure 76 : vertèbre dorsale de cf. *Natrix* de Tigehnnif. A= en vue ventrale, B= en vue dorsale, C= en vue antérieure, D= en vue postérieure, E= en vue latérale. Abréviations : h= hypapophyse, ptz=postzygapophyse.

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

3.2 Résultats de l'analyse taphonomique

3.2.1. La représentation squelettique

Pour l'analyse de la représentation squelettique liée à l'identification du prédateur responsable de l'accumulation de restes fossiles, nous n'avons considéré que les micromammifères (rongeurs et insectivores) du locus D dont le nombre total est de 7972 spécimens (tableau 59), identifiables anatomiquement et taxonomiquement. Alors que les restes du locus A ont été comptés mais exclus de cette analyse (représentation squelettique) en raison de la faible quantité du matériel fossile particulièrement le postcrânien.

Eléments	Locus D			Locus A		
	US3	US2	US0	US3	US2	US1
Crâne	0	0	0	0	0	0
Maxillaire	3	73	17	1	2	9
Mandibule	10	89	33	2	7	11
Molaire	222	1607	419	5	52	135
Incisive	249	2142	1095	12	77	102
Scapula	4	41	10	1	1	1
Humérus	33	114	44	2	2	2
Radius	26	75	31	0	0	0
Ulna	5	55	11	0	2	1
Fémur	26	329	105	2	3	8
Tibia	9	185	55	1	2	4
Vertèbre	48	713	120	6	11	20
Astragale	13	176	48	3	3	5
Calcanéum	8	130	29	3	2	4
Phalange	7	44	15	0	0	0
Côte	0	3	0	0	0	0
Pelvis	0	1	0	0	0	0
Total NR	663	5277	2032	38	164	302
Total NMI	48	82	64	11	16	19

Tableau 59 : Totalité du matériel crânien et postcrânien des micromammifères présent dans les deux locus de Tighennif en nombre de restes et en nombre minimum d'individus.

3.2.2 Abondance relatives d'éléments squelettiques

La moyenne du pourcentage de la représentation squelettique est faible dans les trois unités stratigraphiques de locus D avec 34,85% pour l'US3, 25,39% pour l'US2 et 29,03% pour l'US0 (tableau 60; figure 77). Ces pourcentages rentrent parfaitement dans la gamme de 20% à 40% qui représente la catégorie 4 suivant la classification d'Andrews (1990). Dans cette catégorie ce trouvent les rapaces diurnes *Falco tinnunculus* et *Falco peregrinus* (tableau 1). Les éléments les plus représentés dans toutes les unités stratigraphiques sont les ossements longs, les incisives, les astragales, les calcanéums, les mandibules, les maxillaires et les scapulas. Cependant, les molaires sont les moins représentées. Quant aux vertèbres, les côtes, les phalanges et les pelvis ils sont minoritaires. Les restes du crâne sont complètement absents dans les trois unités stratigraphiques de ce locus.

Eléments	Locus D		
	US3	US2	US0
Crâne	0,00	0,00	0,00
Maxillaire	22,62	23,05	20,91
Mandibule	37,7	28,1	40,6
Molaire	27,90	13,35	14,31
Incisive	62,59	44,12	49,89
Scapula	30,16	19,42	24,6
Humérus	62,21	54	54,13
Radius	49,01	35,53	38,13
Ulna	37,7	26,05	27,06
Fémur	65,35	44,53	51,67
Tibia	67,87	58,42	67,66
Vertèbre	13,4	7,74	10,93
Astragale	49,01	27,79	39,37
Calcaneum	30,16	20,52	23,78
Phalange	1,95	1,54	1,36
Côte	0,00	1,12	0,00
Pelvis	0,00	0,94	0,00
Moyenne %	34,85	25,39	29,03

Tableau 60 : Proportion de la représentation anatomique d'éléments crâniens et postcrâniens dans le locus D de Tighennif.

Résultats Taphonomie

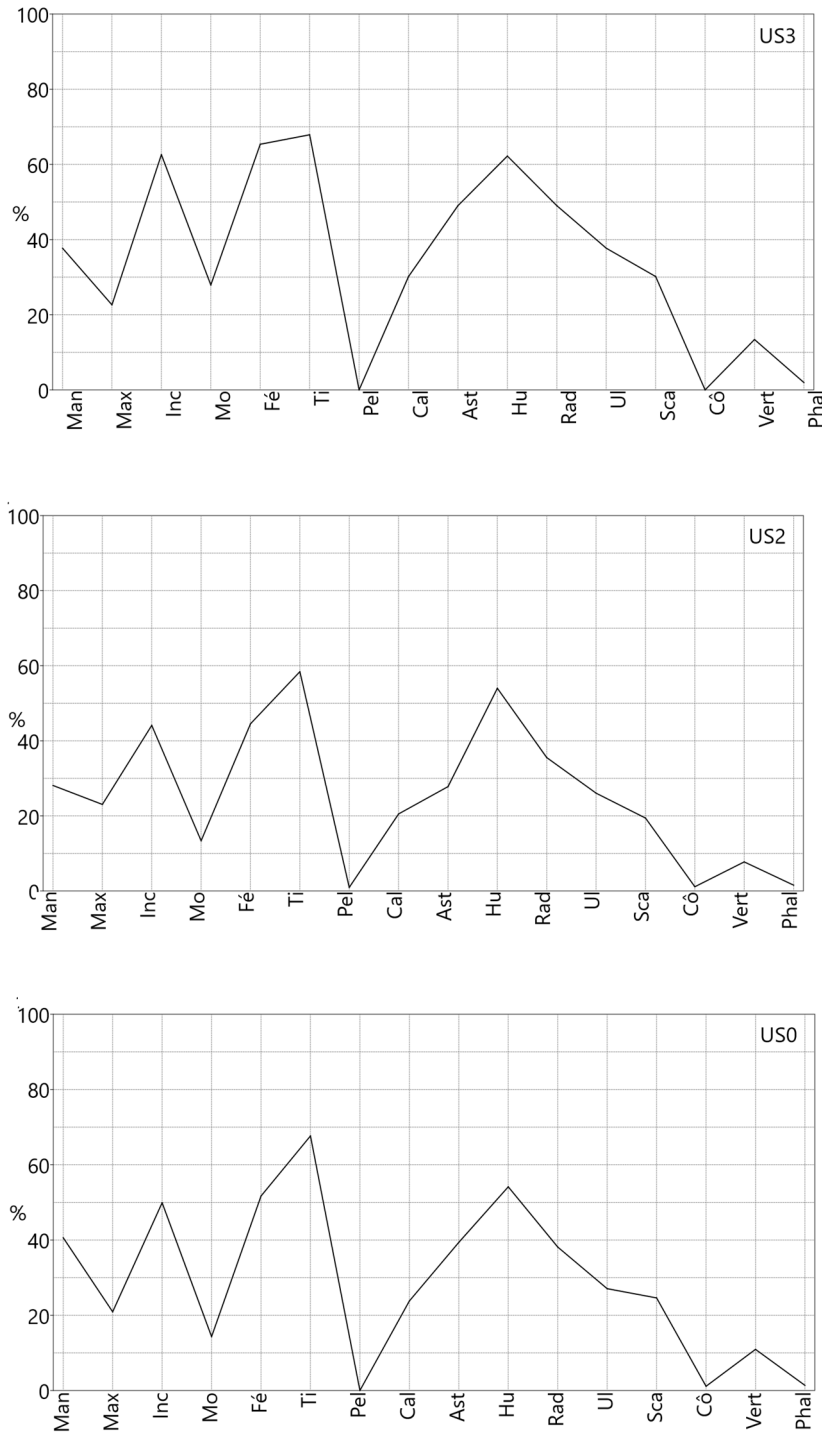


Figure 77: Profils de la représentation anatomique des éléments crâniens et postcrâniens des micromammifères dans chaque unité stratigraphique du locus D de Tighennif. Man= Mandibules, Max= Maxillaires, Inc= Incisives, Mo= Molaires, Fé= Fémurs, Ti= Tibia, Pel= Pelvis, Cal= Calcanéums, Ast= Astragales, Hu= Humérus, Rad= Radius, Ul=Ulna, Sca= Scapula, Co= Côtes, Vert= Vertèbres, Phal= Phalanges.

3.2.3 Le ratio Postcrâniens/Crâniens (PC/C)

Généralement, le nombre d'éléments postcrâniens est proche du nombre d'éléments crâniens dans la pluparts des restes laissés par les différents prédateurs (Andrews, 1990). Chez les rapaces nocturnes la représentation du postcrâniens et crâniens est similaire. Chez les rapaces diurnes le postcrâniens est légèrement plus représenté que le crâniens. Chez les petits mammifères carnivores le postcrâniens est très dominant (Andrews, 1990). A Tighennif, le ratio postcrâniens/crâniens est faible dans toutes les unités stratigraphiques du locus D en comparaison avec le ratio postcrâniens/crâniens des rapaces nocturnes (Andrews, 1990 ; Stöetzel et al., 2011). De plus, la bonne représentation des dents isolées, fémurs, tibias, humérus, ulnas, calcanéums et astragales se rapproche des résultats obtenus pour les rapaces diurnes et les petits mammifères carnivores (Andrews, 1990; Stöetzel et al., 2011).

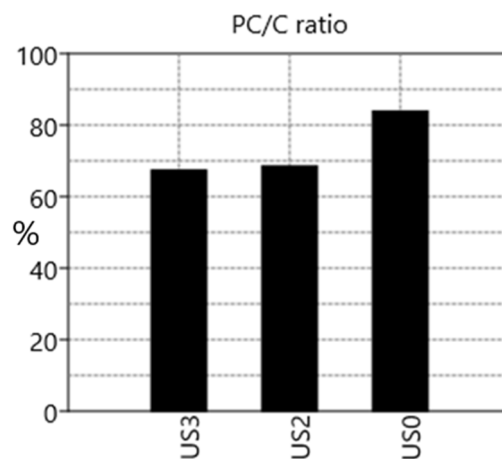


Figure 78: Représentation des proportions de l'indices postcrâniens/crâniens des micromammifères pour chaque unité stratigraphique du locus D de Tighennif.

3.2.4 La fragmentation Dans cette analyse, nous avons examiné les restes des deux locus pour voir s'il y a des différences ou des similitudes dans le degré ou le type de fragmentation malgré la faible quantité des restes dans le locus A.

3.2.4.1 La fragmentation d'éléments postcrâniens

Comme mentionné ci-dessus, les trois groupes de prédateurs (rapaces nocturnes, rapaces diurnes et petits mammifères carnivores) ont des techniques de chasse et d'ingestion différentes (Andrews, 1990). Les rapaces nocturnes picorent le crâne de leur proie avant de l'ingérer dans son intégralité. Les rapaces diurnes décomposent leurs proies en morceaux avant de les manger, évitant de consommer de grandes portions de nourriture ; tandis que les petits mammifères carnivores mâchent leurs proies, ce qui produit des éléments très fragmentés (Andrews et Nesbit Evans, 1983; Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992; Stoetzel et al., 2011). Selon ses derniers auteurs, les rapaces nocturnes produisent un fort pourcentage d'os complet à l'exception d'*Athene noctua* qui est très destructrice mais avec peu d'épiphyses distales.

A Tighennif, les éléments postcrâniens semblent complètement fragmentés, aucun os long complet n'a été trouvé dans toutes les unités stratigraphiques (figure 79). Les types de fragmentation les plus courants sont les épiphyses proximales suivies des épiphyses distales, et enfin les diaphyses avec des proportions très proches d'un type à l'autre. Les types de fragmentation détectés sur notre matériel sont semblables à ceux identifiés par Fernández-Jalvo (1992) sur les rapaces diurnes *Falco tinnunculus* et *Circus cyaneus*, et le petit mammifère carnivore *Martes martes* (tableau 3).

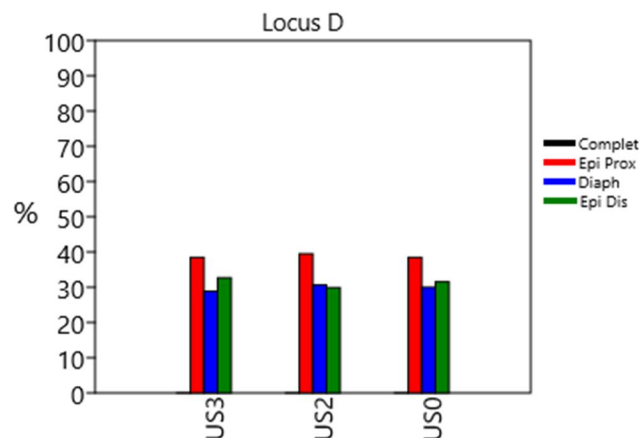


Figure 79 : Types de fragmentation d'éléments postcrâniens dans les trois unités stratigraphiques du locus D.

3.2.4.2 La fragmentation d'éléments crâniens

3.2.4.2.1 Le crâne comme mentionné ci-dessus, dans toutes les unités stratigraphiques des deux locus de Tighennif, les restes des crânes sont totalement absents (0%) ce qui suggère un prédateur du type rapace diurne ou un petit carnivore selon la classification d'Andrews (1990).

3.2.4.2.2 Les maxillaires

La fragmentation maxillaire est forte dans toutes les unités stratigraphiques du locus D, aucun maxillaire complet n'a été trouvé. L'arc zygomatique est présent mais isolé (47 arcs zygomatiques ont été répertoriés dans l'US2 et 11 dans l'US0 du locus D (figure 81). Le type de fragmentation le plus courant est le type 'd', suivi de type 'e' avec des proportions différentes d'une unité stratigraphique à une autre. La présence d'arcs zygomatiques indique le type 'c', sachant que cet os est très sensible aux modifications postdépositionnelles (Fernández-Jalvo et al., 2016). Par conséquent, le pourcentage et le type de fragmentation des maxillaires ainsi que le pourcentage d'arcs zygomatiques présents conduisent à penser à un prédateur des catégories 2-3 et 3-4 (tableau 4) suivant les classifications d'Andrews (1990) et Fernández-Jalvo (1992).

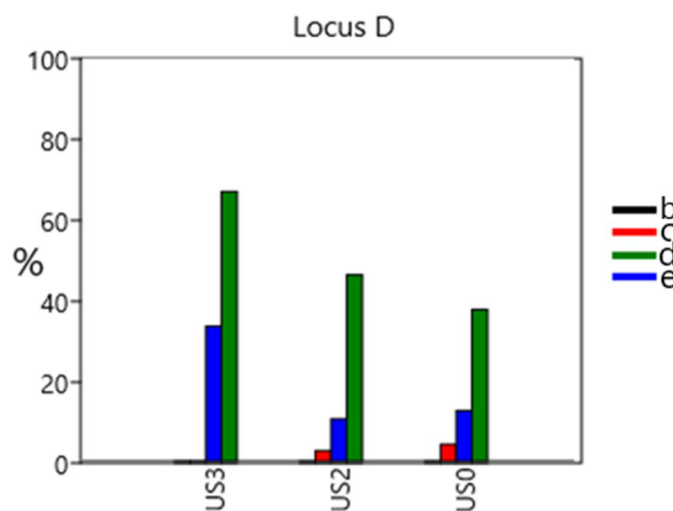


Figure 80: Type de fragmentation des maxillaires dans les trois US du locus D.

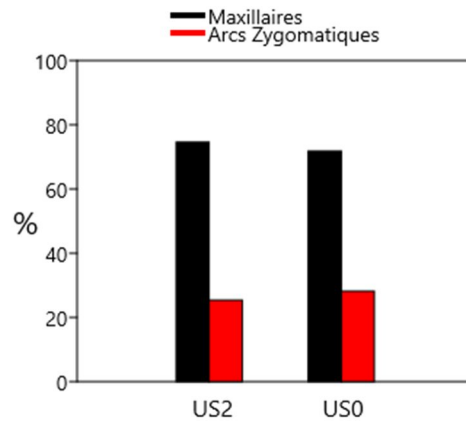


Figure 81 : Totalité (en NR) des maxillaires vs arcs zygomatiques isolés trouvés dans le locus D.

3.2.4.2.3 Les mandibules

La fragmentation des mandibules est classée par Andrews (1990) et Fernández-Jalvo (1992) en différents types selon les prédateurs : le type 'a' représente les mandibules complètes qui sont souvent très rares dans les assemblages fossiles. Le type 'b' représente les mandibules qui ont perdu le processus coronoïde avec l'angle. Le type 'c' représente les mandibules qui ont perdu la branche montante. Dans le type 'd', la fracture atteint la symphyse et la partie postérieure de la mandibule est perdue. Le type 'e' représente le dernier degré de fragmentation très avancée (Andrews, 1990).

A Tighennif aucune mandibule complète n'a été trouvée. Le type de fragmentation le plus courant est le type 'c' dans US2 et US0, suivi du type 'd' puis du type 'e' alors que le type 'b' est très minoritaire. L'US3 est dominée par le type 'd' suivi du type 'e'. Selon le pourcentage de fragmentation (0% mandibule complète) ainsi que les types de fragmentation les plus fréquents, le prédateur le plus probable serait de catégorie 3-4 qui comprend les rapaces diurnes ainsi que les petits mammifères carnivores suivant la classification d'Andrews (1990) et de Fernández-Jalvo (1992).

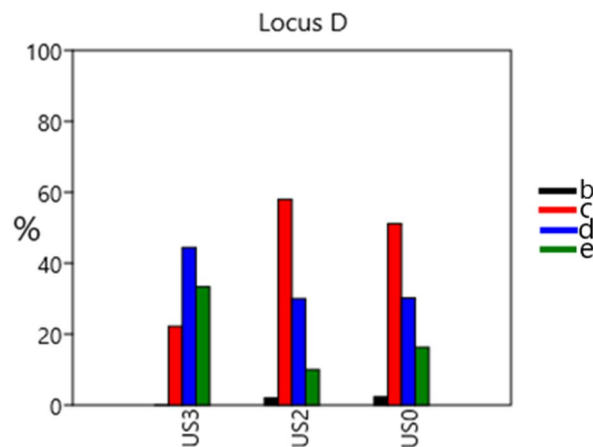


Figure 82: Types de fragmentations des mandibules dans les trois US du Locus D.

3.2.4.2.4 Les molaires et les incisives

Le tableau 61 et la figure 83 montrent que presque toutes les molaires et les incisives sont isolées, tandis que les dents en place sont très peu présentes. Le pourcentage de fragmentation des incisives est élevé dans tout le locus D (figure 84), contrairement aux molaires qui sont moins fragmentées et cela peut être dû à la morphologie des incisives contrairement aux molaires qui résistent mieux. Par conséquent, la forte fragmentation des dents indique un rapace diurne ou un petit carnivore selon la classification d'Andrews (1990) et Fernández-Jalvo (1992).

Locus D	US3	US2	US0
Molaires <i>in situ</i>	5	66	8
%	2,3	4,28	1,94
Molaires isolées	217	1541	411
%	97,7	95,72	98,06
Incisives <i>in situ</i>	2	4	1
%	0,8	0,18	0,09
Incisives Isolées	247	2138	1094
%	99,2	99,82	99,91

Tableau 61 : Molaires et incisives isolées et en place dans les différentes US du locus D (les valeurs en pourcentage sont par rapport au nombre total de molaires et/ou d'incisives).

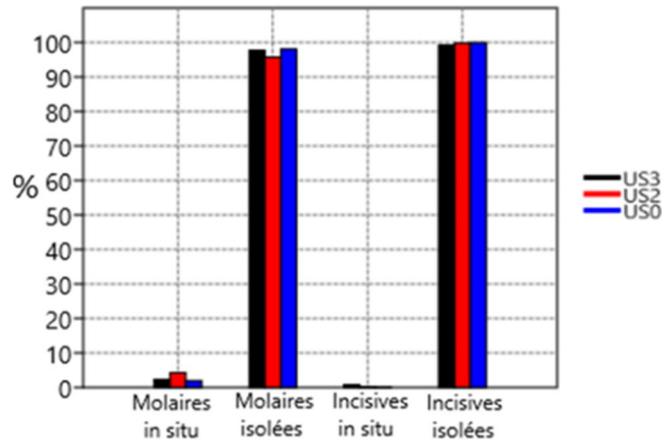


Figure 83 : Les incisives et molaires isolées et *in situ* dans les trois US du Locus D.

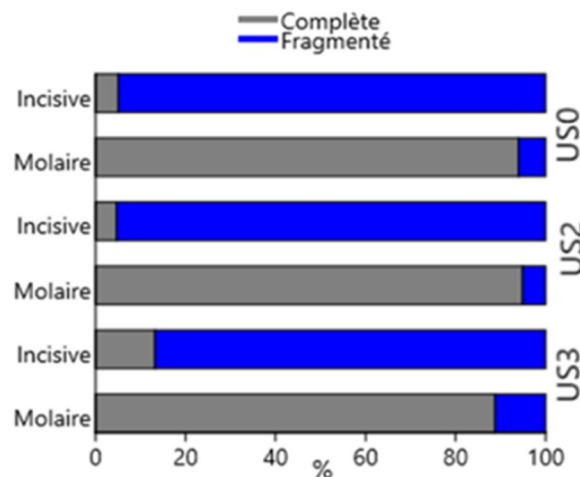


Figure 84 : Les degrés de la fragmentation des molaires et incisives dans les trois US du Locus D.

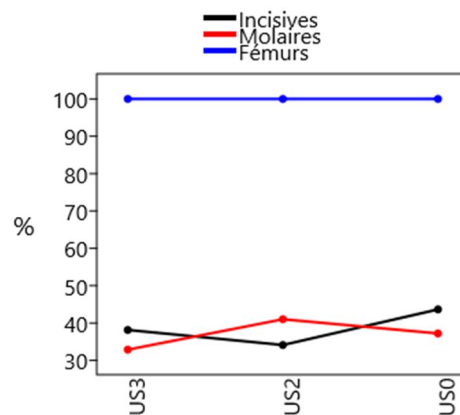
3.2.5 La digestion

Selon Fernández-Jalvo et al (2016), les fossiles considérés pour une étude fiable de la digestion doivent être au nombre d'au moins 100 pièces pour chaque élément anatomique afin d'estimer le prédateur responsable de l'accumulation de ces restes. Par conséquent, nous excluons le locus A de cette analyse en raison de la pauvreté des restes notamment les fémurs. Dans toutes les unités stratigraphiques de locus D, le pourcentage des d'incisives et molaires digérées atteint 43 % et 41% respectivement (tableau 62 ; figure 85). En ce qui concerne le postcrânien, toutes les têtes fémorales observées dans toutes les US portent des traces de digestion (100%) avec une dominance de degré fort à extrême (tableau 62 ; figure 85).

Résultats Taphonomie

	US0			US2			US3		
	Incisives	Molaires	Têtes fémorales	Incisives	Molaires	Têtes fémorales	Incisives	Molaires	Têtes fémorales
Absente	56,35	62,79	0	65,87	58,98	0	61,85	67,12	0
Légère	1,10	0,91	5,98	0,65	1,36	8,23	2,01	1,35	3,85
Modérée	13,42	2,36	17,95	12,00	2,78	16,46	8,84	5,41	15,38
Forte	26,58	29,40	51,28	20,21	33,83	43,21	22,09	22,07	57,69
Extrême	2,56	4,54	24,79	1,26	3,05	32,10	5,22	4,05	23,08
Total Digérées %	43,65	37,21	100	34,13	41,02	100	38,15	32,88	100
Total Digérées	478	205	117	731	605	243	95	73	26
Total éléments	1095	551	117	2142	1475	243	249	222	26

Tableau 62: Totalité du matériel (molaires + incisives + têtes fémorales) digéré et non digéré avec les degrés de digestion observés dans toutes les unités stratigraphiques du locus D.



Figures 85: Pourcentages de la digestion sur incisives, molaires et têtes fémorales.

Le degré de digestion observé (en respectant le matériel total digéré dans chaque unité stratigraphique séparément) sur les incisives, les molaires et les têtes fémorales n'est pas très différent d'une unité stratigraphique à l'autre. Le degré le plus marqué sur les incisives dans l'US0 est le degré fort suivi par le degré modéré puis de degré léger et degré extrême respectant le total des incisives digérées. Quant aux molaires, elles sont principalement représentées dans les US0 par le degré fort avec une faible proportion de degré extrême (figure 86) tandis que, très peu de molaires sont légèrement et modérément digérées. Les fémurs sont complètement digérés avec un degré fort et extrême tandis que les digestions de degré modéré et léger sont faiblement observées.

Le degré qui se manifeste le plus dans l'US2 sur les incisives est toujours le degré fort suivi du degré modéré avec un faible pourcentage de degré léger et extrême. Quant aux molaires, elles

sont représentées majoritairement par le degré fort suivi de degré extrême, et des petites proportions des degrés légers et modérés (figure 86). Les fémurs sont complètement digérés avec un degré principalement fort suivi par le degré extrême puis modéré, tandis que la digestion légère est minoritaire. Les pourcentages et les degrés de digestion dans l'US3 sont très semblables aux autres US. Les incisives montrent un degré fort suivi d'un degré modéré, les degrés légers et extrêmes sont faibles. La majorité des molaires sont fortement digérées suivies d'un degré modéré, le degré extrême est faible et enfin le degré léger est rare. Tous les fémurs sont digérés avec le degré fort majoritaire suivi du degré extrême et modéré. Il est à noter que le degré léger est très faiblement représenté (tableau 62 ; figures 85, 86).

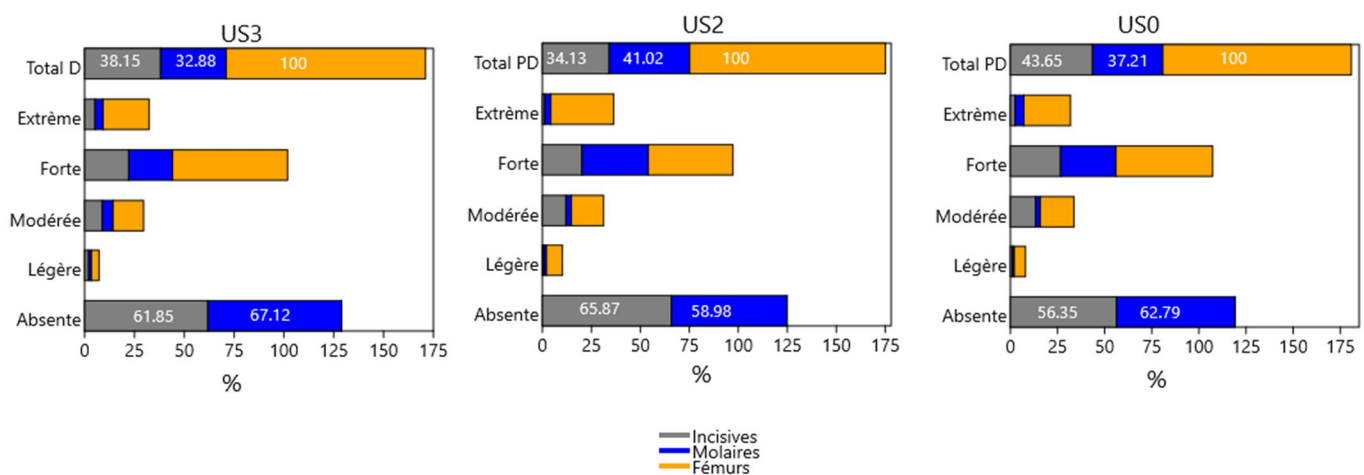


Figure 86: les degrés de digestion observés sur les incisives, molaires et têtes fémorales dans les trois unités stratigraphiques du locus D.

Pour conclure, on peut résumer les degrés de digestion comme suite : digestion forte suivi de modérée pour les incisives, digestion forte pour les molaires, digestion forte à extrême pour les fémurs. Ainsi, les pourcentages des dents digérées avec les degrés de digestion les plus fréquentes, suggèrent l'intervention d'un prédateur de catégorie intermédiaire 3-4 pour les incisives, catégorie intermédiaire 3-4 pour les molaires suivant les classifications d'Andrews (1990), Stœtzl (2009) et Stœtzl et al (2011) pour les gerbilles et la révision de Fernández-Jalvo et al (2016). De l'autre côté, le pourcentage et le degré de digestion sur les fémurs suggèrent l'intervention d'un prédateur de catégorie 3 d'après la classification d'Andrews (1990) ; Stœtzl (2009).

Résultats Taphonomie

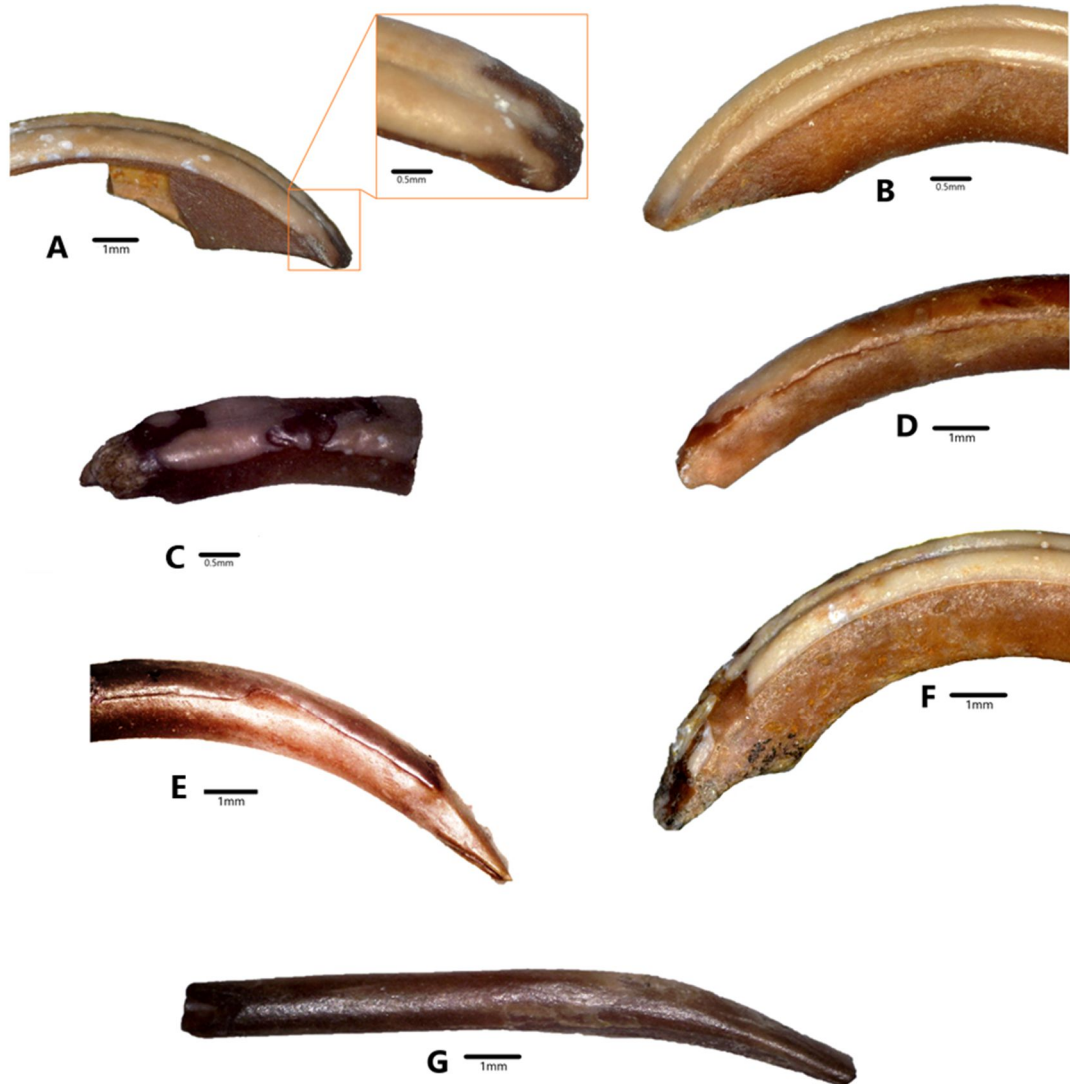


Figure 87: Exemples de digestion sur les incisives du locus D: A= digestion légère sur une incisive supérieure. B= digestion modéré sur une incisive supérieure. C= digestion forte sur une incisive inférieure fragmentée. D= digestion légère sur incisive inférieure. E= digestion forte sur une incisive inférieure. F= digestion forte sur une incisive supérieure. G= digestion extrême sur une incisive inférieure.

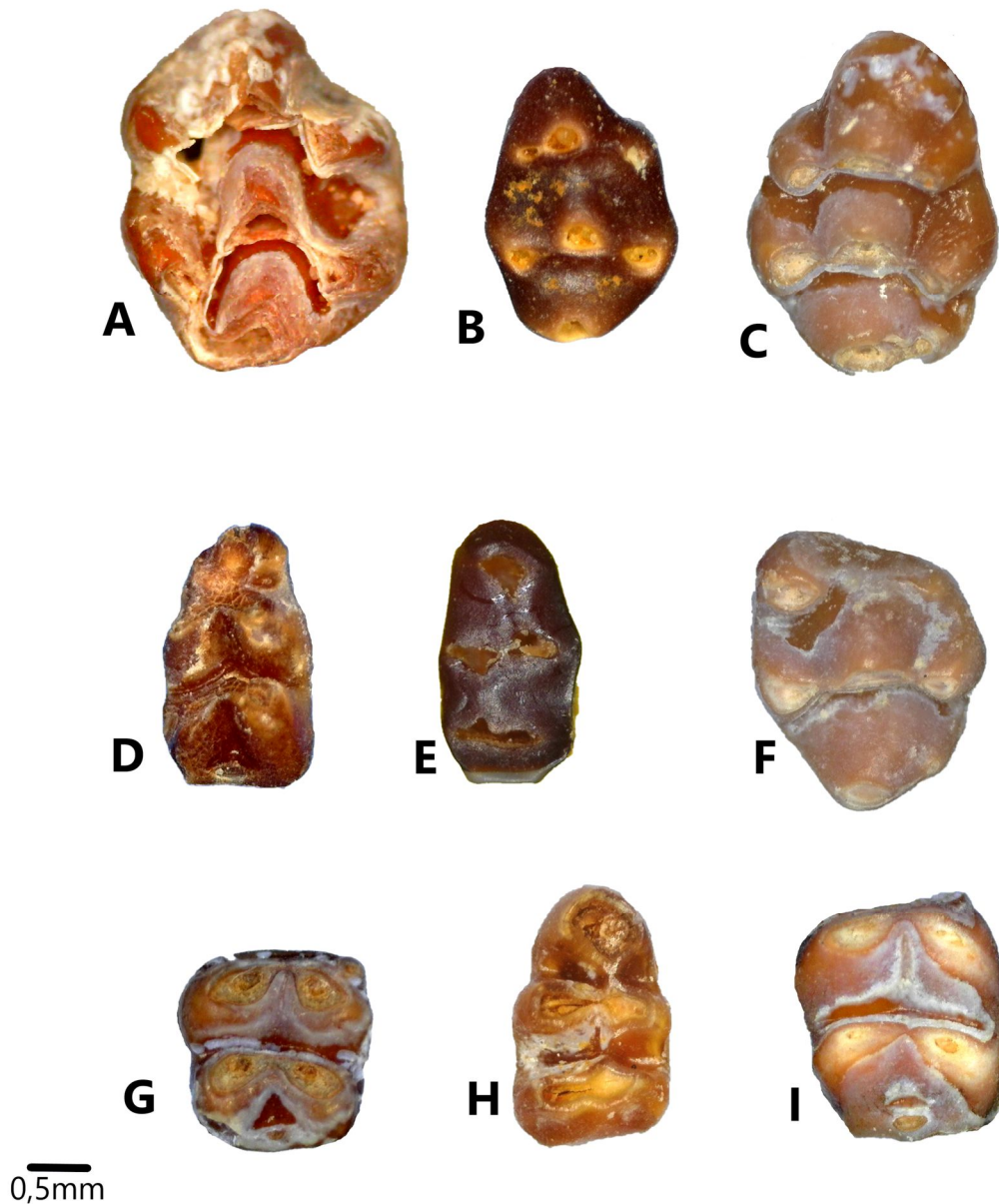


Figure 88 : Degrés de digestion sur les molaires des muridés : A= Digestion forte sur une première molaire supérieure de *Paraethomys*. B= Digestion extrême sur une première molaire supérieure de *Arvicanthis*. C= digestion forte sur une première molaire supérieure d'*Arvicanthis*. D= digestion forte sur une première molaire inférieure de *Praomys*. E = digestion extrême sur une première molaire supérieure de *Gerbillus*. F= digestion forte sur une deuxième molaire supérieure d'*Arvicanthis*. G= digestion forte sur une deuxième molaire inférieure d'*Arvicanthis*. H= digestion forte sur une première molaire inférieure de *Gerbillus*. I= digestion extrême sur une deuxième molaire inférieure d'*Arvicanthis*. Echelle 0.5mm

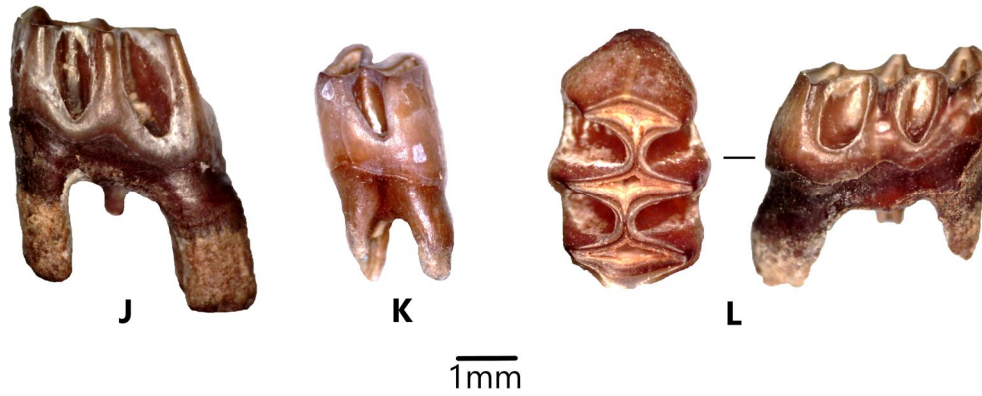


Figure 89: Digestion sur les molaires de *Meriones*. J= digestion forte sur une première molaire supérieure en vue latérale. K= digestion forte sur une deuxième molaire supérieure en vue latérale. L= digestion extrême sur une première molaire supérieure en vue occlusale et latérale. Echelle 1mm.

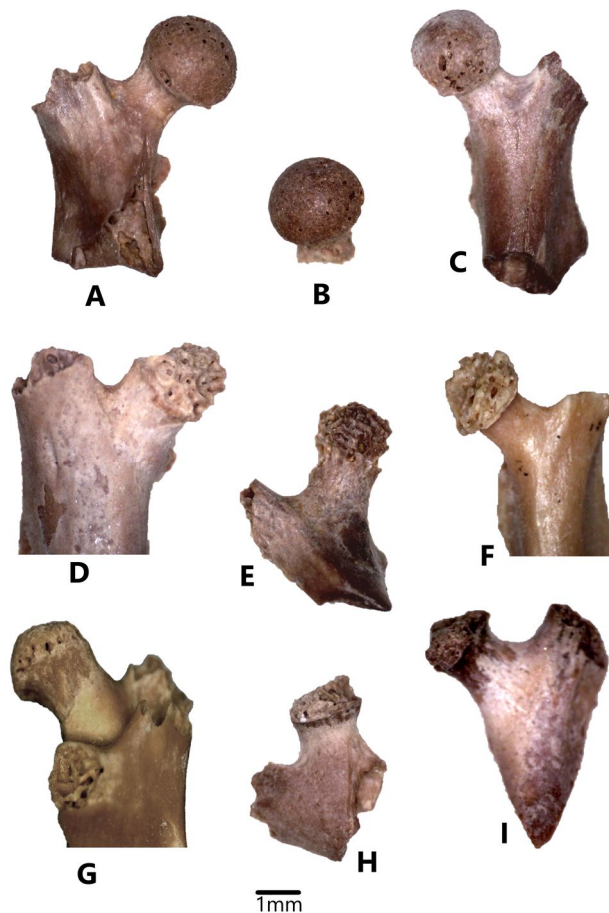


Figure 90: Exemples des degrés de digestion observés sur les têtes fémorales. A-B= digestion légère. C= digestion modérée. F-G= digestion forte. D-E et H-I= digestion extrême. Echelle 1mm.

3.2.6 Traces des carnivores (*tooth marks*)

Outre les traces des sucs gastriques, des traces physiques de petits mammifères carnivores ont été identifiées sur certains os de micromammifères et d'amphibiens dans l'US2 du locus D (figure 92). Ce sont des traces causées par la pression des molaires qui ont écrasé la surface osseuse formant des dépressions (*Pits*).

Dans tous les cas observés dans ce travail, le tissu cortical reste enfoncé à l'intérieur de la dépression. Certaines dépressions sont ovales (figure 92) et d'autres sont circulaires avec des bords bien définis. On les trouve sur les diaphyses et les épiphyses. Suivant la typologie proposée par Andrews y Fernández-Jalvo (1997), les dépressions observées sur notre matériel sont classées dans les types A et G (figure 34). De plus, la petite taille des restes étudiés (microfaune) et les mesures des dépressions observées (tableaux 63,64) indiquent l'intervention d'un petit mammifère carnivore de la taille des mustélidés.

Dépressions	N	Moy	95 % CI Inf	95 % CI sup	min	Max	σ
Longueur corticale	5	0.75	0.54	0.95	0.47	1.07	0.26
Largeur corticale	5	0.88	0.63	1.14	0.59	1.26	0.32
longueur spongieuse	5	0.67	0.54	0.78	0.56	0.88	0.15
Largeur spongieuse	5	0.87	0.67	1.06	0.61	1.24	0.25

Tableau 63: Mesures (en mm) des dépressions observées sur les restes de micromammifères de Tighennif. N= Nombre. 95 % CI Inf = intervalles de confiance inférieur à 95%. 95 % CI Sup = intervalles de confiance supérieur à 95%. N = nombre d'échantillon. moy = moyenne. min = minimum. max = maximum. σ = écart type.

Dépressions	Ce travail (US2)	Chelli (2018)	Andrés et al. (2012)		
			Renard	Chien	Loup
Longueur corticale	0.75	6	0.99	1.36	1.8
Largeur corticale	0.88	4	1.54	1.77	2.49
Longueur spongieuse	0.67	14	1.88	1.9	2.7
Largeur spongieuse	0.87	6	2.56	2.4	3.61

Tableau 64: Longueur et largeur moyennes (mm) des dépressions faites par les carnivores sur les restes des micromammifères de Tighennif par rapport à celles identifiées par Chelli (2018) sur les restes de macromammifères de Tighennif et à celles des travaux expérimentaux d'Andrés et al. (2012).

Selon plusieurs auteurs, les morsures laissées par les carnivores sont un critère très important qui peut nous aider à estimer la taille et le type de prédateur (Domínguez & Piqueras, 2003c) à condition que leur nombre soit considérable pour avoir des résultats significatifs (Andrés et al., 2012). Le nombre de dépressions identifiées dans ce travail n'est pas important pour l'analyse statistique. Néanmoins il demeure valable pour une comparaison approximative. Compte tenu de la petite taille de nos échantillons (microfaune), nous excluons de cette analyse les grands carnivores en particulier les hyènes et les lions qui ne sont pas habitués à manger des micromammifères (données d'Andrés et al., 2012).

En revanche, le loup, le renard et le chien sont considérés à des fins de comparaison. Chelli (2018) a identifié quelques dépressions sur certains os de macromammifères de Tighennif que nous avons ajoutées à notre analyse comparative. Andrés et al., (2012) ont mesuré les variables en considérant les longueurs séparément des largeurs, c'est-à-dire les longueurs calculées et illustrées dans un graphique distinct et les largeurs calculées et illustrées dans un autre graphique. D'autre part, dans ce travail, nous avons considéré pour chaque variable (chaque dépression) sa longueur et sa largeur en même temps (nous avons fait de même pour les variables extraites des travaux d'Andrés et al., 2012 et les variables extraites de Chelli, 2018) pour estimer le diamètre réel de chaque dépression.

Les résultats de cette analyse (figure 91) montrent que les dépressions trouvées sur les macromammifères (B) sont les plus importantes et indiquent qu'elles sont le produit d'un grand carnivore qui pourrait être la hyène ou le félin ; et ces deux carnivores sont présents dans l'assemblage fossile de Tighennif (Geraads, 2016; van der Made, travaux en cours). D'autre part, les dépressions trouvées sur l'os microfaunique (A) sont les plus petites et beaucoup plus éloignées des dépressions faites par le renard, le loup et le chien, indiquant un plus petit carnivore comme les viverridae (qui n'existent pas dans l'assemblage fossile de Tighennif) et les mustélidés qui sont représentés dans l'assemblage fossile de Tighennif par trois espèces *Mellivora capensis*, *Poecilictis cf. Lybica* et *Enhydriactis hoffstetteri* (Geraads, 2016; van der Made, travaux en cours). *Enhydriactis hoffstetteri* est une espèce éteinte, tandis que les deux autres espèces sont présentes actuellement en Algérie.

Résultats Taphonomie

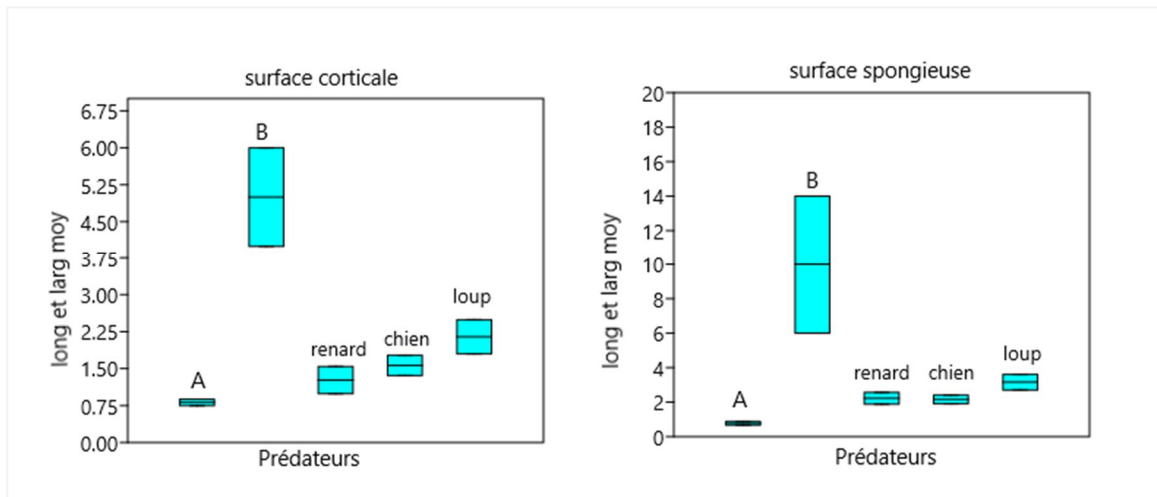


Figure 91 : Box plot et intervalles de confiance à 95% de la longueur et largeur moyenne (en mm) des dépressions produites par les carnivores sur l'os cortical et l'os spongieux. A= micromammifères. B= macromammifères d'après Chelli (2018). Le renard, le loup et le chien = d'après d'Andrés *et al.* (2012).

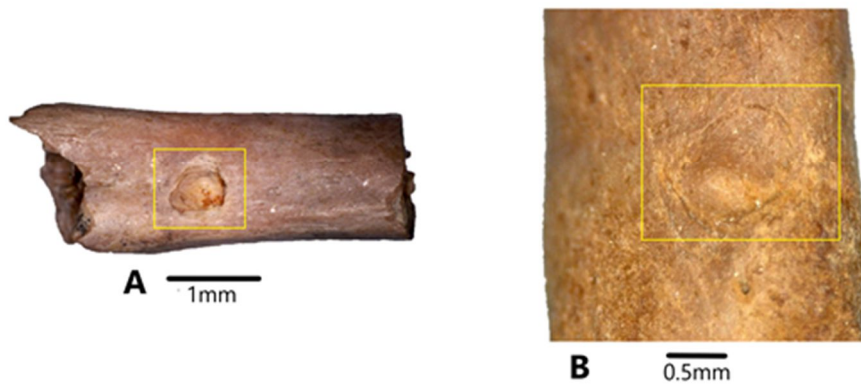


Figure 92 : Exemples des dépressions (*Pits ; tooth marks*) trouvées sur les restes microfauniques de Tighennif. A= tibiofibula d'un amphibien. B= diaphyse d'un os long d'un rongeur.

3.2.7 Identification du prédateur (S)

La digestion est la première preuve de l'intervention des prédateurs (Andrews, 1990) où trois groupes de prédateurs peuvent être distingués : les rapaces nocturnes, les rapaces diurnes et les petits mammifères carnivores (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo et al., 2016). Chaque groupe se distingue par un comportement spécifique, sélectif ou opportuniste de chasse et de consommation, un degré d'acidité gastrique, etc. L'analyse des degrés et des pourcentages de digestion sur les incisives et les molaires est souvent le paramètre le plus pris en compte par les robinettistes pour estimer le prédateur, car d'autres paramètres tels que la représentation squelettique, la fragmentation, etc., peuvent être biaisés par d'autres agents post-dépôtionnels (Denys et coll., 1987; Fernández-Jalvo, 1992; Stoetzel et al., 2011; Fernández-Jalvo et coll., 2016). Dans le cas de notre assemblage, à la suite des révisions de Fernández-Jalvo et al. (2016), le pourcentage et le degré de digestion sur les incisives indiquent l'intervention d'un prédateur intermédiaire 3-4. Le pourcentage et le degré de digestion sur les molaires indiquent un prédateur intermédiaire 3-4 alors que, le pourcentage et le degré de digestion sur les têtes fémorales indique l'intervention d'un prédateur de catégorie 3. L'analyse des traces de carnivores « *tooth marks* » détectées sur certains os microfauniques, suggère un carnivore de la famille des Mustelidea. Comme il a été mentionné précédemment, l'abondance relative, la digestion, la fragmentation et la représentation anatomique indiquent un prédateur intermédiaire de catégorie 3-4. Dans ces deux catégories se trouvent les prédateurs suivants ; *Bubo ascalaphus*, *Strix aluco*, *Athene noctua*, *Circus cyaneus*, *Falco tinnunculus*, *Falco peregrinus*, *Genetta genetta*, *Ichneumia albicauda*, *Vulpes vulpes*, *Alopex lagopus*, *Martes martes*, *Otocyon megalotis* y *Canis latrans*. Rajoutant à cette liste les canidés et mustélidés fossiles de Tighennif ; *Vulpes* cf. *rueppelli*, *Lupulella mohibi*, *Lycaon magnus* *Mellivora capensis*, *Poecilictis* cf. *Lybica*, *Enhydrictis hoffstetteri*. Les canidés sont représentés actuellement en Algérie par *Vulpes vulpes*, *Vulpes rueppelli*, *Canis anthus*, *Fennecus zerda*, *Lycaon pictus*. Les mustélidés par *Ictonyx libycus*, *Mustela nivalis*, *Lutra lutra*, *Mellivora capensis*, *Mustela putorius furo*. Compte tenu de la présence fossile et de la présence actuelle de ces deux familles à Tighennif, nous gardons pour comparaison seulement *Vulpes rueppelli*, *Poecilictis Lybica* et *Mellivora capensis*. Quant aux rapaces mentionnés, ils existent tous encore actuellement en Algérie.

Le profil de représentation anatomique obtenu pour notre matériel est très différent de celui obtenu pour *Vulpes rueppelli* (Andrews, 1990; Denys et Mahboubi, 1992; Stoetzel et al., 2011). Chez cette espèce le tibia, la scapula, le radius et l'astragale sont sous représentés, alors que le maxillaire est bien représenté ce qui est complètement à l'opposé de notre matériel. De plus, le genre *vulpes* est classé dans la catégorie 5 où le degré de digestion le plus fréquent est le degré extrême de 100 % sur les incisives et de 50% à 100 % sur les molaires (Andrews, 1990; Fernandez Jalvo et al., 2016). Par conséquent, nous écartons *Vulpes rueppelli* de la liste des prédateurs les plus probables. Il reste ainsi à considérer les mustélidés *Poecilictis cf Lybica* et *Mellivora capensis* à titre de comparaison.

Les résultats de l'analyse du degré de fragmentation, degré de digestion combiné avec l'activité et le régime alimentaire de chaque rapace, nous permettent d'exclure le *Falco peregrinus* de la comparaison pour plusieurs raisons. Tout d'abord, le profil de la représentation anatomique montre que les maxillaires sont mieux représentés que les mandibules, les fémurs plus que les tibias, les molaires plus que les incisives, les ulnas plus que les humérus. De plus, ce rapace se nourrit exclusivement d'oiseaux (Bayle, 1981) ce qui implique que les restes d'oiseaux devraient être beaucoup plus abondants, alors que notre assemblage est dominé par des micromammifères.

Le grand-duc ascalaphe *Bubo ascalaphus* est un rapace nocturne/crépusculaire dont l'alimentation est très variée, allant de la petite, la moyenne à la grande taille (Sekour et al., 2010a; Stoetzel et al., 2011). Son profil de représentation anatomique est très fort où tous les éléments squelettiques sont bien représentés avec un grand nombre d'os complets. Le pourcentage et l'intensité de la digestion ne dépassent pas la catégorie 3 (tableau 7, figure 30).

La chouette hulotte *Strix aluco* est un rapace nocturne sédentaire de petite taille au régime alimentaire très varié composé de micromammifères, d'oiseaux et d'insectes (Doumandji et al., 1997). Son profil de représentation anatomique est différent de notre matériel avec la quasi-absence d'astragales, la très faible proportion des calcanéums, ainsi que la très bonne proportion de maxillaires et mandibules (figure 30). Le pourcentage et le degré de digestion sont classés dans les catégories 3 et 4 (tableau 7).

La chouette chevêche *Athene noctua* est un rapace de petite taille nocturne/diurne, dont le régime alimentaire repose principalement sur les insectivores, des micromammifères de très petite taille, des oiseaux de petite taille et occasionnellement des amphibiens et des reptiles (Sekour et

al., 2010a ; Stoetzel et al.,2011). Son profil de la représentation anatomique (figure 30) est proche de notre matériel dans la faible représentation des maxillaires par rapport aux mandibules, mais diffère dans la faible représentation des incisives par rapport aux molaires et des astragales par rapport aux calcanéums. Quant au pourcentage et degré de la digestion, ce rapace appartient aux catégories 3 et 4 (tableau 7).

Le busard cendré *Circus pygargus* est un rapace diurne de taille moyenne avec un régime alimentaire opportuniste composé des proies les plus abondantes dans son environnement telles que des lagomorphes, des petits rongeurs, des petits oiseaux, des insectes, des amphibiens et des reptiles (Arroyo, 1997 ; 1998). Le profil de représentation anatomique de ce rapace (figure 30) est très différent de notre matériel avec la surreprésentation des maxillaires et mandibules et la très faible représentation des éléments postcrâniens y compris les calcanéums et les astragales qui sont bien présents dans notre matériel. Ce rapace est classé dans les catégories 4 et 5 pour son pourcentage élevé du matériel digéré ayant un degré de digestion fort à extrême (tableau 7).

Le faucon crécerelle *Falco tinnunculus* est un rapace de petite taille diurne/crépusculaire avec un régime alimentaire très varié et adaptable selon les saisons composé d'insectes, petits oiseaux, petits rongeurs particulièrement les gerbilles, des insectivores, occasionnellement des amphibiens, des reptiles et des chiroptères (Souttou et al., 2006, 2007, 2008 ; Stoetzel et al.,2011). Le profil de représentation anatomique de notre matériel est proche de celui du *Falco tinnunculus* algérien étudié par Denys et Mahboubi (1992) dans la région de Tighennif. Cette ressemblance se voit dans la faible représentation des mandibules, maxillaires et molaires (figure 30). Contrairement à l'étude du *Falco tinnunculus* menée par Andrews (1990), les mandibules, maxillaires et molaires sont bien représentés. Quant aux éléments postcrâniens, le profil de la représentation anatomique de notre matériel est proche de celui étudié par Andrews (1990) plus que de celui étudié par Denys et Mahboubi (1992) ; cela est peut-être dû au nombre faible des pelotes de rejections (4 pelotes) étudiées par ces auteurs. En termes de pourcentage et de degré de digestion, ce rapace est classé dans les catégories 3 et 4 (tableau7) avec une digestion forte à extrême.

Mellivora capensis est un prédateur crépusculaire et nocturne au régime alimentaire très varié, composé de petits mammifères, d'oiseaux, de reptiles, de poissons, d'œufs, de fruits, etc., (Stoetzel et al., 2011). Aucune donnée taphonomique n'est à ce jour disponible sur ce mustélidé (ni sur le profil de représentation anatomique, ni sur les degrés et pourcentages d'éléments digérés, etc.).

Poecilictis lybica, qui est un petit mustélide strictement nocturne, se rencontre dans tout le territoire nord-africain, dans les steppes sahariennes avec une préférence pour les milieux plus ou moins sablonneux. Il est considéré comme un bon chasseur de rongeurs qu'il capture dans leurs terriers grâce à son corps allongé, mais se nourrit également d'oiseaux, d'œufs, de reptiles et d'insectes. Aucune donnée taphonomique n'est disponible sur ce petit mustélide.

Dans l'US3, le pourcentage et le degré de digestion les plus fréquents correspondent à un prédateur de catégorie intermédiaire 3-4. De plus, le profil de représentation est proche de celui obtenu par Denys et Mahboubi, (1992), Andrews (1990) pour *Falco tinnunculus*. Ce profil est éloigné du profil obtenu pour *Circus pygargus*. La dominance de *Gerbillus* et la bonne présence d'*Arvicanthis* (rongeur diurne) renforce l'intervention de *Falco tinnunculus* comme principal prédateur de l'accumulation dans cette unité stratigraphique. La présence de *Meriones* dans cette US, qui est un rongeur trop grand pour être chassé par un falco crécerelle selon Stoetzel et al., (2011), par des molaires fortement digérées indique l'intervention d'un petit mammifère carnivore nocturne ce qui renforce l'hypothèse d'un mélange de plusieurs prédateurs.

Dans l'US2, le pourcentage et le degré de digestion les plus fréquents suggèrent un prédateur de catégorie 3-4. Le profil de représentation n'est pas très différent de celui de l'US3 avec toujours une bonne représentation des dents isolées, des tibias, des fémurs, des calcanéums et des astragales. La présence des Mériennes qui ne peuvent être chassées par le *Falco tinnunculus*, renforce l'intervention d'un autre prédateur. Par conséquent, l'explication la plus probable est la présence d'un "mélange" de prédateurs, dont le *Falco tinnunculus* est le principal accumulateur avec une intervention occasionnelle d'un prédateur nocturne du type petit mammifère carnivore en raison de la présence de marques de dents « *tooth marks* » sur certains éléments osseux soutenus par un degré fort de digestion sur les molaires des Mériennes.

Dans l'US0, le pourcentage et le degré de digestion les plus fréquents sont également compatibles avec un prédateur de catégorie 3-4. Le profil de représentation est proche de celui des unités stratigraphiques précédentes et est cohérent avec les profils obtenus pour les rapaces diurnes et certains petits mammifères carnivores (Andrew, 1990 ; Stoezel et al. 2011). Les proies majoritaires dans cette US sont toujours de petits tailles '*Gerbillus*' avec la présence *Arvicanthis* (rongeur diurne), renforce l'intervention de *Falco tinnunculus* comme principal accumulateur.

Ainsi, les degrés de digestion observés sur les dents et les têtes fémorales combinés avec les autres paramètres (profils de représentation, l'abondance relative, types et degrés de fragmentation observés sur les éléments crâniens et postcrâniens) indique que les restes fossiles microfauniques de Tighennif sont probablement issus d'un mélange de différents prédateurs dont le rapace diurne *Falco tinnunculus* est le principal accumulateur. Suivi par un prédateur nocturne qui est probablement *Poecilictis cf. lybica* (car le diamètre des dépressions observées est proche des mesures des dents d'un petit mustélide que de *Mellivora capensis* qui est un mustélide robuste ; les mesures des dents des Mustélidés sont d'après Van Der Made, travail en cours ; Geraads, 2016). De plus, les proportions de digestion modérée sur les incisives (figure 86) ne sont pas négligeables, indiquant la présence d'un rapace nocturne du type grand-duc représenté par *Bubo ascalaphus* en Afrique du Nord.

	US3	US2	US0
Représentation %	Catégorie 4	Catégorie 4	Catégorie 4
Digestion Incisives	Catégorie 3-4	Catégorie 3-4	Catégorie 3-4
Digestion Molaires	Intermédiaire 3-4	Intermédiaire 3-4	Intermédiaire 3-4
Têtes fémorales	Catégorie 3	Catégorie 3	Catégorie 3
Taille de la proie	Majoritairement petite <i>Gerbillus</i>	Majoritairement petite <i>Gerbillus</i>	Majoritairement petite <i>Gerbillus</i>
Activité de la proie (S)	Crépusculaire Diurne (<i>Arvicanthis</i>)	Crépusculaire, Diurne (<i>Arvicanthis</i>)	Crépusculaire Diurne (<i>Arvicanthis</i>)
Traces de carnivores	Absentes	Occasionnelles	Absentes
Prédateur (S)	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Falco tinnunculus</i>	<i>Falco tinnunculus</i>
Probable	<i>Poecilictis cf. lybica</i> <i>Bubo ascalaphus</i> ?	<i>Poecilictis cf. lybica</i> <i>Bubo ascalaphus</i> ?	<i>Poecilictis cf. lybica</i> <i>Bubo ascalaphus</i> ?
Activité des prédateurs	Diurne / Crépusculaire Nocturne Nocturne/ Crépusculaire	Diurne / Crépusculaire Nocturne Nocturne/ Crépusculaire	Diurne / Crépusculaire Nocturne Nocturne/ Crépusculaire
Régime alimentaire des prédateurs probables	Opportunistes	Opportunistes	Opportunistes








Figure 93: Les trois prédateurs potentiellement responsables des accumulations selon les altérations observées sur les restes des micromammifères de Tighennif.

3.2.8 Modifications avant et après l'enfouissement

Les altérations d'origine postdépositionnelle reconnues sur les surfaces osseuses des restes microfauniques du locus D et du locus A sont homogènes et présentes sur les surfaces des éléments crâniens et postcrâniens. A première vue, les restes du locus D peuvent être distingués des restes du locus A sur la base de la pigmentation. La coloration des échantillons du locus D est brune à brun foncé et parfois rougeâtre, tandis que la coloration des échantillons du locus A est jaune clair à jaune orangé. Comme le montre la figure 94, les trois unités stratigraphiques du locus D présentent presque les mêmes altérations avec des pourcentages qui varient en fonction de la quantité du matériel. On peut distinguer deux groupes d'altérations: les altérations prédépositionnelles qui se produisent avant l'enfouissement, comme le piétinement, la météorisation et l'abrasion. Les altérations postdépositionnelles qui se produisent après l'enfouissement, comme les racines de végétation, l'oxydation, la corrosion chimique et les craquelures entre autres.

Nombre de restes (NR)	US3	US2	US0	US1	Pourcentages (%)	US3	US2	US0	US1
Craquelure	08	169	15	47	Craquelure	3,76	6,71	2,30	5,40
Pression du Sédiment	09	60	25	49	Pression du Sédiment	4,23	2,38	3,84	5,63
Desquamation	10	109	13	45	Desquamation	4,69	4,33	02,0	5,17
Oxyde de manganèse	07	396	58	205	Oxyde de Manganèse	3,29	15,73	8,91	23,54
Oxyde de fer	13	145	48	50	Oxyde de Fer	6,10	5,76	7,37	5,74
Corrosion chimique	22	514	175	25	Corrosion Chimique	10,33	20,42	26,88	2,87
Racine de plantes	83	659	119	96	Racine de plantes	38,97	26,18	18,28	11,02
Abrasion	01	16	02	163	Abrasion	0,47	0,64	0,31	18,71
Piétinement	23	70	62	42	Piétinement	10,80	2,78	9,52	4,82
Météorisation	33	313	92	116	Météorisation	15,49	12,44	14,13	13,32
Concrétion	04	66	42	33	Concrétion	1,88	2,62	6,45	3,79
Total	213	2517	651	871	Total %	100	100	100	100

Tableau 65: Totalité des éléments osseux qui portent des altérations antérieures et postérieures au dépôt dans les trois unités stratigraphiques du locus D et l'US1 du locus A.

Résultats Taphonomie

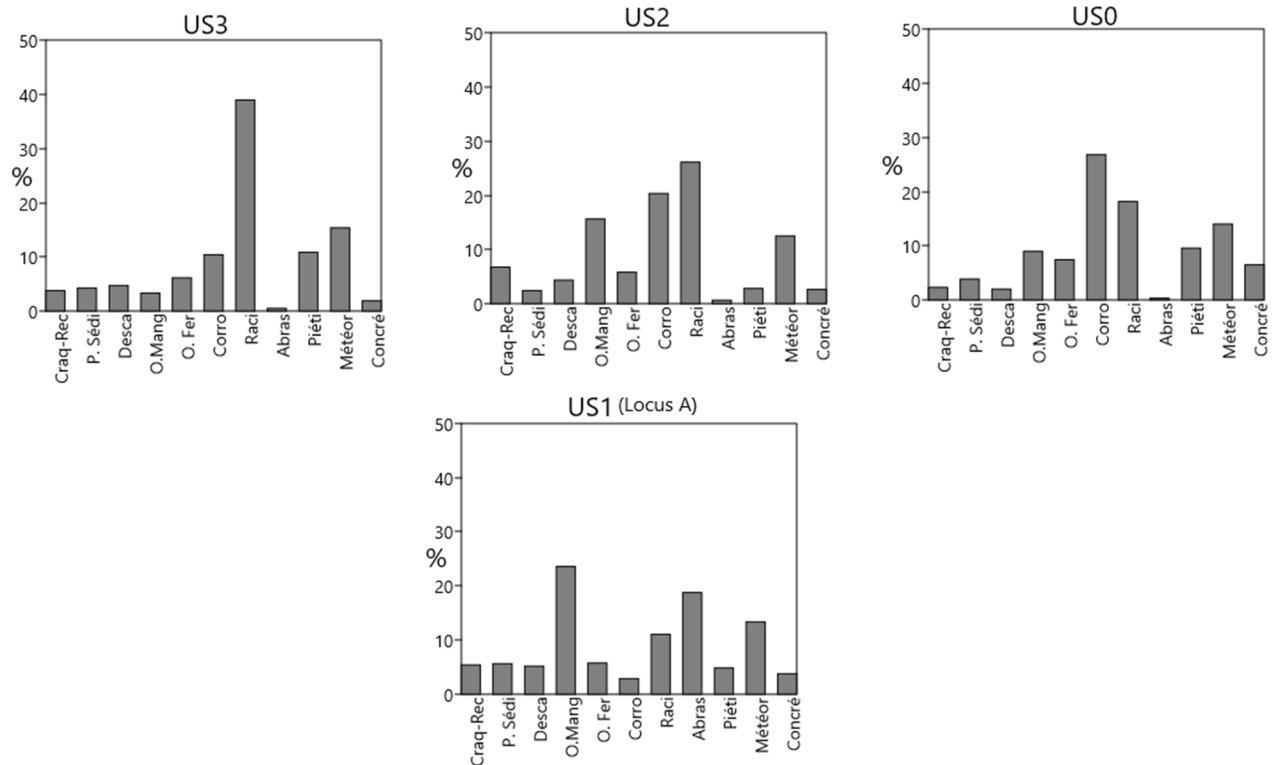


Figure 94: Représentation graphique des différentes altérations taphonomiques observées sur le matériel fossile de locus D et locus A de Tighennif.

La précipitation d'oxyde de manganèse est présente dans toutes les unités stratigraphiques étudiées (entre 5-15% dans le locus D et 25% dans le locus A). Les restes étudiés présentent des taches noires à la surface des os, qui sont surtout dispersées dans le cas du locus D et concentrées dans le cas du locus A. Ces taches noires sont également observées sur les bords de fracture des os longs, ce qui indique que la fracture a précédé le dépôt de manganèse, et donc la fragmentation a précédé le dépôt d'os. La précipitation d'oxyde de fer, représentée par une couleur jaune-orangé à rougeâtre (figure 95), n'est pas élevée, ne dépassant pas 10% dans toutes les unités stratigraphiques étudiées.

La desquamation de la surface osseuse est faiblement présente sur les vestiges des deux locus, ne dépassant pas 5% dans toutes les unités stratigraphiques. Elles affectent indistinctement tous les éléments du squelette. Cette altération se présente sous la forme de petites indentations très fines et peu profondes sur la surface des os. Les fissures causées par la pression des sédiments sont faibles et ne dépassent pas 5% dans les deux locus stratigraphiques.

Des concrétions sont faiblement détectées sur les restes observés dans les deux locus, n'atteignant pas 10%. Il s'agit de concrétions blanches probablement liées à la précipitation de carbonate de calcium, particulièrement dans le locus A. Ces concrétions sont rarement généralisées, que ce soit en surface ou à l'intérieur des diaphyses.

La corrosion chimique est observée sur l'ensemble du matériel étudié dans les trois US du locus D. Cette altération est présente sur tous les éléments anatomiques mais principalement sur les incisives (80%) suivies des molaires (40%). Son intensité est variable mais elle est très forte sur l'émail des incisives et des molaires, où l'émail dentaire est très affecté et disparaît dans la plupart des cas (figure 95). La corrosion chimique observée sur notre matériel a fortement attaqué l'émail dentaire avant la dentine, indiquant que le pH du sol est acide (voir chapitre 2).

L'abrasion est reconnue sur le matériel du locus A où cette altération atteint 20%. Par contre, elle est presque absente dans toutes les unités stratigraphiques du locus D. Les éléments qui portent cette altération montrent un polissage de la surface avec un arrondissement des bords, mais sans perdre l'aspect anatomique original de l'os. Le matériel analysé dans le locus D est classé dans les stades d'altération R1 et P1 alors que les autres stades n'ont pas été observés. Concernant les ossements du locus A, les stades observés sont représentés en pourcentage sur un nombre total de 63 éléments altérés (tableau 66).

%	P0	P1	P2	P3
R0	0,00	0,00	0,00	0,00
R1	26,38	44,17	3,68	0,00
R2	13,50	11,04	0,00	0,00
R3	0,00	0,61	0,00	0,61

Tableau 66: Pourcentage d'éléments arrondis (R) et polis (P) observés dans le locus A.

Les traces de racines végétales ont été observées dans toutes les unités stratigraphiques étudiées (tableau 65, figure 94). Dans le locus D, les traces de racines sont abondantes variant entre 20% et 40%. Elles deviennent moins abondantes dans le locus A, mais cela peut être dû à la faible quantité du matériel collecté dans ce locus. La présence des traces des racines indique que l'environnement était favorable au développement de la végétation dans le site de Tighennif.

La météorisation (*Weathering*) est observée sur les restes osseux des deux locus sous forme de fissures parallèles peu profondes et n'atteint pas 20 % dans toutes les unités stratigraphiques. En comparaison avec les travaux expérimentaux d'Andrews (1990) et de Fernández Jalvo (1992), les restes fossiles de Tighennif sont classés dans le stade de modification "1", qui correspond à une exposition à l'air libre de 1 à 5 ans avant leur enfouissement (tableau 8), ce qui suggèrent que l'enfouissement a été relativement rapide.

Le piétinement est observé sur les ossements des deux locus stratigraphiques avec des proportions différentes mais ne dépassant pas 15% au maximum. Cette altération est présente sous la forme de rainures verticales et/ou horizontales fines et superficielles avec une section en 'U' ou plate. La présence de cette altération indique que le matériel a été exposé en surface ou qu'il a été semi-enterré avant d'être complètement enfoui (Behrensmeyer, 1986 ; Domínguez et al., 2017).

L'analyse du transport hydrique montre que tous les groupes de *voorhies* sont présents ce qui indique que les restes fossiles microfauniques du locus D n'ont pas été transportés ou triés par l'action de l'eau. Concernant le locus A, certains éléments anatomiques sont absents (les groupes de *Voorhies* 1 et 1/2) comme les côtes et les os du bassin indiquant que les restes de ce locus ont subi un transport hydrique de faible énergie car les éléments absents sont des éléments osseux de faible densité qui auraient été transportés immédiatement par flottaison.

Les craquelures récentes sont des altérations mécaniques causées lors de la fouille, le tamisage, le séchage et le tri du matériel fossile. Ce sont des dégâts inévitables car les ossements microfauniques sont fragiles et ne peuvent résister à de telles altérations.

En guise de conclusion, on peut dire que les altérations pré-postdépôtionnelles observées sur le matériel microfaunique de Tighennif sont homogènes dans l'ensemble, à l'exception de l'abrasion qui est bien présente dans le locus A et presque absente du locus D. C'est l'inverse pour la corrosion chimique qui est faiblement présente dans le locus A mais assez abondante dans le locus D.

Résultats Taphonomie

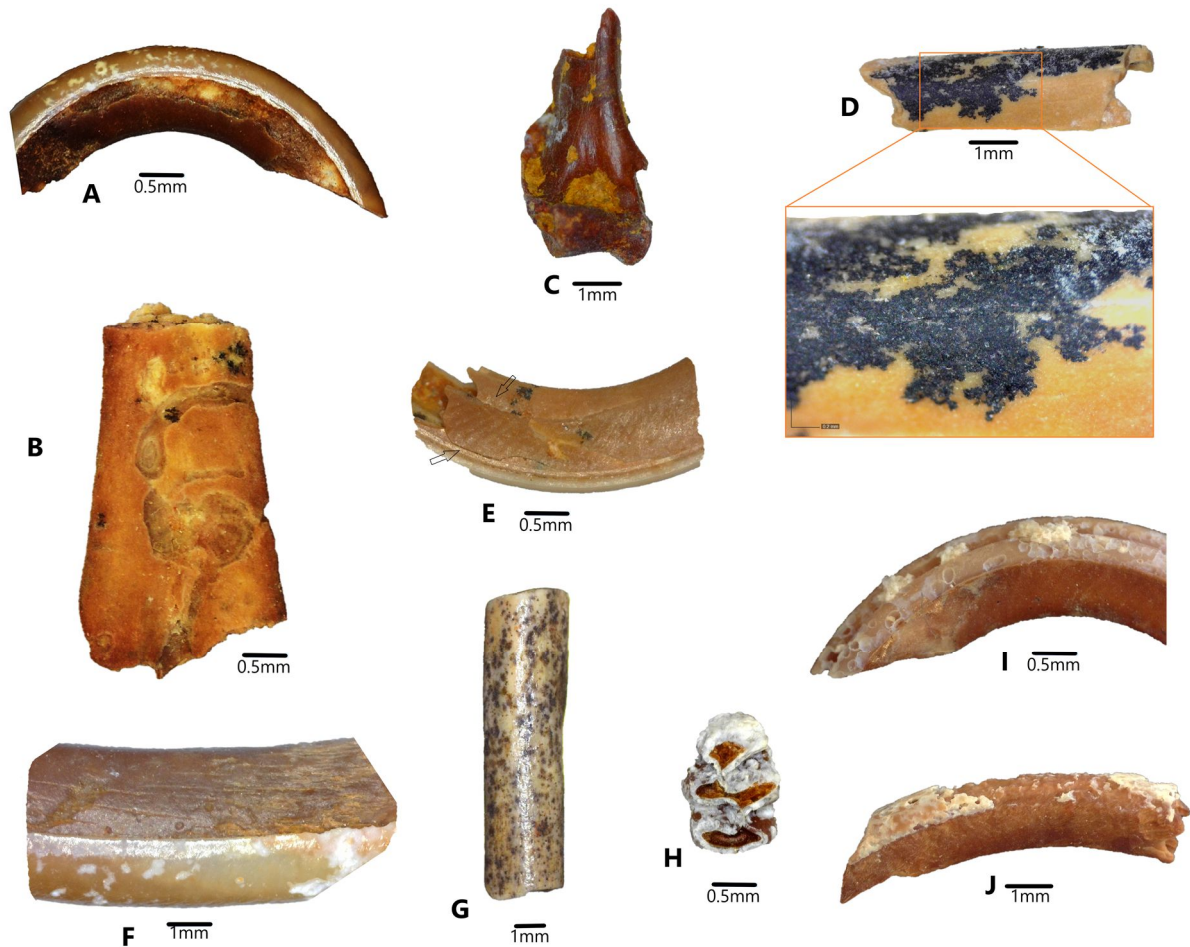


Figure 95: Exemples d'altérations taphonomiques observées sur le matériel microfaunique fossile de Tighennif : A= trace de racines sur une incisive supérieure de rongeur ; B= trace de racines sur le tibiofibula d'un amphibien ; C= trace d'oxyde de fer sur un humérus de rongeur ; D= trace d'oxyde de manganèse sur un fragment d'os long ; E= pression du sédiment et craquelures récentes sur un fragment d'une incisive de rongeur ; F= traces de météorisation (*weathering*) sur une incisive de rongeur ; G= trace d'abrasion sur une diaphyse d'os long ; H= trace de la corrosion chimique sur une molaire supérieure de *Gerbillus* ; et I-J= trace de corrosion chimique sur une incisive supérieure et une incisive inférieure de rongeur.

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

3.3.1 Reconstitution du paléoclimat

3.3.1.1 Le modèle bioclimatique

3.3.1.1.1 Micromammifères

Nous présentons ici la première reconstitution paléoclimatique des gisements pléistocènes algériens en général et du gisement de Tighennif en particulier, basée sur le modèle bioclimatique (BM). Le principal critère utilisé pour déterminer le type d'habitat d'une espèce existante est basé sur l'actualisme, alors que l'habitat d'un taxon éteint est basé sur différents critères, notamment ses relations phylogénétiques avec les espèces existantes (Hernández Fernández, 2001). Sur la base de ce critère, nous avons attribué les taxons éteints de Tighennif, qui n'ont pas de représentants actuels, à des taxons phylogénétiquement apparentés (par exemple, *Mascaramys* et *Meriones* sont de clade frères, séparés au Sahara d'après Tong (1986 ; 1989).

Espèces de Tighennif	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	Taxons comparatifs
<i>Mascaramys medius</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	<i>M. shawi</i>
<i>Gerbillus major</i>	-	-	-	0,5	0,5	-	-	-	-	-	<i>G. campestris</i>
<i>Gerbillus cingulatus</i>	-	-	-	0,5	0,5	-	-	-	-	-	<i>G. campestris</i>
<i>Meriones maximus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	<i>M. shawi</i>
<i>Meriones maghrebianus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	<i>M. shawi</i>
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	-	0,5	0,5	-	-	-	-	-	-	-	<i>A. niloticus</i>
<i>Paraethomys tighennifae</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>P. anomalus</i>
<i>Praomys eghrisae</i>	0,5	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	<i>Pr. jacksoni</i>
<i>Ellobius africanus</i>	-	-	-	0,333	0,333	-	-	0,333	-	-	<i>E. fuscocapillus</i>
<i>Crocidura cf. darelbeidae / maghrebiana</i>	0.333	0.333	0.333	-	-	-	-	-	-	-	<i>C. viaria</i>
<i>Crocidura cf. whitakeri</i>	-	-	-	-	0,5	-	-	0,5	-	-	<i>C. whitakeri</i>

Tableau 67: Valeurs attribués aux rongeurs et insectivores fossiles de Tighennif pour le modèle bioclimatique, les données comparatives sont d'après Hernández Fernández (2001) ; Hernández Fernández *et al.* (2007) actualisé par Royer *et al.* (2020).

Selon Hernández Fernández (2001), le nombre de zones climatiques habitées par une espèce est déterminé par la proportion de son aire de répartition géographique. Lorsque 15 % ou plus de l'aire de répartition d'une espèce se trouve dans une zone climatique, l'espèce est considérée comme occupant cette zone. Lorsque l'aire de répartition est de 50 %, l'espèce est considérée comme occupant une zone climatique spécifique. Les insectivores et les rongeurs sont les taxons qui donnent les meilleurs résultats prédictifs avec 97,3% pour les insectivores et 94% pour les rongeurs selon le même auteur.

Résultats Paléoécologie

US0 (Rongeurs)	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Gerbillus major</i>	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Meriones maximus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paraethomys tighennifae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Praomys eghrisae</i>	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ellobius africanus</i>	0	0	0	0,333	0,333	0	0	0,333	0	0
Σ CRI	1,5	1	0,5	0,833	1,833	0	0	0,333	0	0
BC	25	16,67	8,33	13,88	30,55	0	0	5,55	0	0

US0 (Rongeurs +Insectivores)	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Gerbillus major</i>	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Meriones maximus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paraethomys tighennifae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Praomys eghrisae</i>	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ellobius africanus</i>	0	0	0	0,333	0,333	0	0	0,333	0	0
<i>Crocidura cf. darelbeidae / maghrebiana</i>	0,333	0,333	0,333	0	0	0	0	0	0	0
Σ CRI	1,83	1,33	0,83	0,83	1,83	0	0	0,33	0	0
BC	26,19	19,04	11,9	11,9	26,19	0	0	4,76	0	0

US2 (Rongeurs)	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Mascaramys medius</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gerbillus major</i>	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Gerbillus cingulatus</i>	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Meriones maximus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Meriones maghrebianus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paraethomys tighennifae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Praomys eghrisae</i>	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ellobius africanus</i>	0	0	0	0,333	0,333	0	0	0,333	0	0
Σ CRI	1,5	1	0,5	1,333	4,333	0	0	0,333	0	0
BC	16,67	11,11	5,56	14,81	48,14	0	0	3,7	0	0

Résultats Paléoécologie

US2 (Rongeurs +Insectivores)	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Mascaramys medius</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gerbillus major</i>	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Gerbillus cingulatus</i>	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Meriones maximus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Meriones maghrebianus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paraethomys tighennifae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Praomys eghrisae</i>	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ellobius africanus</i>	0	0	0	0,333	0,333	0	0	0,333	0	0
<i>Crocidura cf. darelbeidae / maghrebiana</i>	0,333	0,333	0,333	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crocidura cf. whitakeri</i>	0	0	0	0	0,5	0	0	0,5	0	0
Σ CRI	1,83	1,33	0,83	1,33	4,83	0	0	0,83	0	0
BC	16,66	12,12	7,57	12,12	43,94	0	0	7,57	0	0

US3 (Rongeurs)	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Mascaramys medius</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gerbillus major</i>	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Gerbillus cingulatus</i>	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Meriones maximus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ellobius africanus</i>	0	0	0	0,333	0,333	0	0	0,333	0	0
Σ CRI	0	0,5	0,5	1,333	3,333	0	0	0,333	0	0
BC	0	8,33	8,33	22,22	55,55	0	0	5,55	0	0

US3 (Rongeurs +Insectivores)	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Mascaramys medius</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Gerbillus major</i>	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Gerbillus cingulatus</i>	0	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0
<i>Meriones maximus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ellobius africanus</i>	0	0	0	0,333	0,333	0	0	0,333	0	0
<i>Crocidura cf. darelbeidae / maghrebiana</i>	0,333	0,333	0,333	0	0	0	0	0	0	0
Σ CRI	0,333	0,833	0,833	1,333	3,333	0	0	0,333	0	0
BC	4,76	11,9	11,9	19,04	47,61	0	0	4,76	0	0

Tableau 68: valeurs et résultats des spectres bioclimatiques obtenus pour les trois unités stratigraphiques du locus D. CRI= l'indice de restriction climatique BC= Composantes Bioclimatiques.

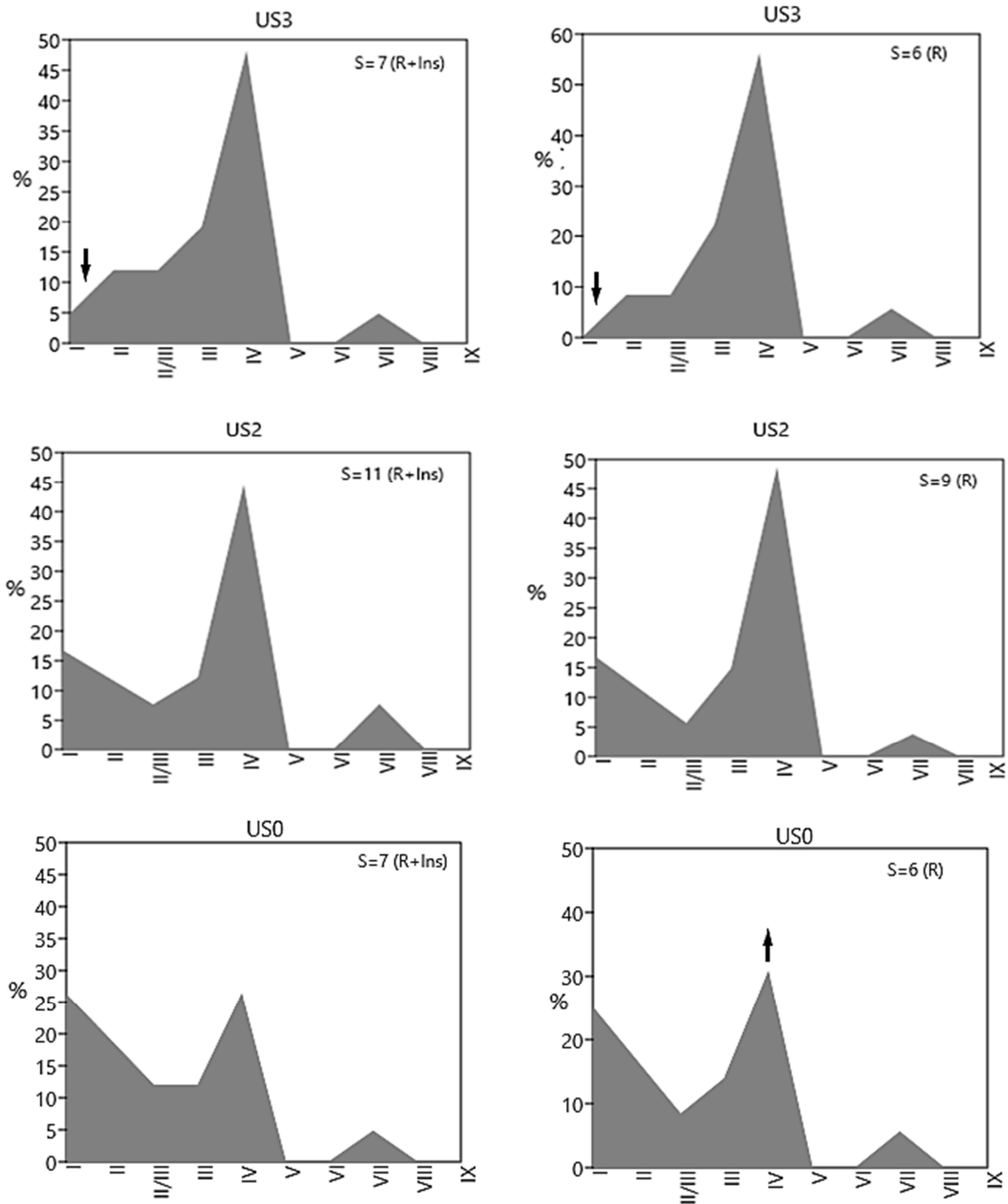


Figure 96 : Représentation graphique des spectres bioclimatiques obtenus pour les trois unités stratigraphiques du locus D. S= nombre d'espèces. R= Rongeurs. Ins= Insectivores.

Les spectres bioclimatiques (figure 96) obtenus pour les micromammifères des trois unités stratigraphiques ne montrent pas de grande différence entre les rongeurs et les (insectivores + rongeurs). L'analyse de ces spectres bioclimatiques montre que les zones habitées par les micromammifères de l'US0 varient entre un climat tropical humide (zones climatiques I, II) et un climat de transition avec des pluies hivernales (méditerranéen ; zone climatique IV). Les deux climats représentent 25% en se basant sur l'analyse des Rongeurs avec Insectivores, mais quand on élimine les insectivores, c'est le climat méditerranéen qui domine avec 30%. Dans l'US2, le climat méditerranéen (zone climatique IV) est dominant avec plus de 45% alors que le reste des zones climatiques ne dépasse pas les 15%. Remontant dans la stratigraphie vers l'US3, le pourcentage du climat méditerranéen (zone IV) est très dominant dépassant les 50% et le climat subtropical sec (zone III) atteint 25%. Ce résultat est en accord avec la dernière phase climatique en Afrique du Nord (voir chapitre 2) qui a apparu vers 2 millions d'années, dominée par un climat méditerranéen (zone IV) et un climat subtropical aride (zone III) (Hernández Fernández et al., 2007). Par conséquent, le locus D de Tighennif montre un climat de transition d'un climat tropical humide (US0 et US2) à un climat méditerranéen et subtropical aride (US3).

Unités	Zones climatiques occupées	Climat	Végétations
US0	I - II + IV	Tropical + Subtropical avec des pluies hivernales et sécheresse estivale	Bois tropical + Forêt sclérophylle /maquis
US2	IV	Subtropical avec des pluies hivernales et sécheresse estivale	Pas de Bois tropical Forêt sclérophylle /maquis
US3	IV + III	Subtropical avec des pluies hivernales et sécheresse estivale + subtropical aride	Forêt sclérophylle /maquis + Désert

Le tableau 69 montre que les températures moyennes annuelles sont constantes à 26°C dans toutes les unités stratigraphiques. La durée de l'aridité est comprise entre 0 et 0,5 mois par an dans l'US0. Elle augmente dans l'US2 pour atteindre 0,8 mois et jusqu'à 1 mois par an. Dans l'US3, la durée de l'aridité atteint 1,4 mois par an. Cette augmentation de la durée de l'aridité est concordante avec la diminution des précipitations dans cette US (fig. 97).

US3 Micromammifères (R+Ins)	Température moyenne	Température du mois le plus chaud	Température du mois le plus froid	Précipitation annuelle	Durée d'aridité (en mois)
Moyenne	26°C	27°C	25°C	2398mm	0,9
Erreur standard	0,661	0,262	1,438	256,969	0,957
US3 Micromammifères (R)	Température moyenne	Température du mois le plus chaud	Température du mois le plus froid	Précipitation annuelle	Durée d'aridité (en mois)
Moyenne	26°C	27°C	25°C	2356mm	1,4
Erreur standard	0,768	0,324	1,769	316,236	1,164
US2 Micromammifères (R+Ins)	Température moyenne	Température du mois le plus chaud	Température du mois le plus froid	Précipitation annuelle	Durée d'aridité (en mois)
Moyenne	26°C	27°C	25°C	2488mm	1
Erreur standard	0,645	0,227	1,353	239,008	0,824
US2 Micromammifères (R)	Température moyenne	Température du mois le plus chaud	Température du mois le plus froid	Précipitation annuelle	Durée d'aridité (en mois)
Moyenne	26°C	27°C	25°C	2467mm	0,8
Erreur standard	0,682	0,403	1,519	273,36	0,962
US0 Micromammifères (R+Ins)	Température moyenne	Température du mois le plus chaud	Température du mois le plus froid	Précipitation annuelle	Durée d'aridité (en mois)
Moyenne	26°C	27°C	26°C	2575mm	0,5
Erreur standard	0,403	0,263	0,717	123,718	0,474
US0 Micromammifères (R)	Température moyenne	Température du mois le plus chaud	Température du mois le plus froid	Précipitation annuelle	Durée d'aridité (en mois)
Moyenne	26°C	27°C	25°C	2539mm	0
Erreur standard	0,46	0,254	0,878	148,731	0,677

Tableau 69: Estimation des paléo-températures et des paléo-précipitations obtenues pour les trois unités stratigraphiques de locus D à partir des micromammifères.

Dans l'ensemble, les précipitations estimées pour le locus D (US0) sont en accord avec le type de climat prédit, qui est un climat de transition tropical à méditerranéen. Les précipitations dans US2 et US3 corroborent le type de climat reconstitué qui est un climat méditerranéen avec des pluies hivernales (zone climatique IV). En conclusion, les précipitations estimées sont élevées soit dans le climat tropical/subtropical avec des pluies hivernales et une sécheresse estivale (US0-US2) ou dans le climat subtropical aride (US3).

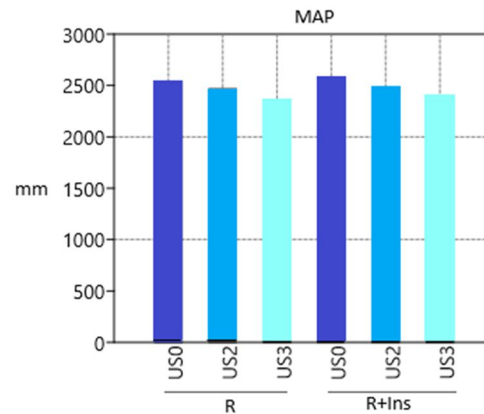


Figure 97: Moyenne des précipitations annuelles (MAP) dans les trois unités stratigraphiques du locus D. R= Rongeurs, Ins= Insectivores.

3.3.1.1.2 Macromammifères

Le modèle bioclimatique est également appliqué aux Macromammifères (tableau70; fig.98) afin de comparer les deux groupes de faunes (micro et macromammifères) et de voir lequel d'entre eux pourrait nous donner la meilleure capacité de prédiction. Selon Hernández Fernández (2001), les carnivores sont les meilleurs taxons avec 86% de discrimination, tandis que les proboscidiens ont la capacité prédictive la plus faible, inférieure à 40%. Les raisons pour lesquelles la plupart des taxons de macro-mammifères ont une capacité de discrimination inférieure à celle des insectivores et des rongeurs, pourraient être : i) qu'ils contiennent peu d'espèces, en particulier les proboscidiens, ii) que leurs espèces ont des aires de répartition géographique étendues et que leur capacité de prédiction est inférieure à 40 %, et iii) qu'ils occupent de nombreuses zones climatiques, comme le cas des carnivores (D'après Hernández Fernández, 2001).

Espèces de Tighennif	I	II	II/III	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Vulpes cf. rueppelli</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Lupulella mohibi</i>	0,25	0,25	0,25	0,25	0	0	0	0	0	0
<i>Lycaon magnus</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mellivora capensis</i>	0,167	0,167	0,167	0,167	0,167	0,167	0	0	0	0
<i>Poecilictis cf. Lybica</i>	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0
<i>Enhydriactis hoffstetteri</i>	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0
<i>Ursus sp.</i>	0	0	0	0	0,25	0	0,25	0,25	0,25	0
<i>Hyaena hyaena</i>	0	2,5	2,5	2,5	2,5	0	0	0	0	0
<i>Crocota crocuta</i>	0	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0	0	0	0
<i>Felis silvestris</i>	0	0,143	0,143	0,143	0,143	0,143	0,143	0,143	0	0
<i>Lynx/Caracal/Serval</i>	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,5	0
<i>Panthera leo</i>	0	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0	0	0	0
<i>Loxodonta atlantica</i>	0,167	0,167	0,167	0,167	0,167	0,167	0	0	0	0
<i>Metridiochoerus compactus</i>	0	0,25	0,25	0,25	0	0,25	0	0	0	0
<i>Metridiochoerus modestus</i>	0	0,25	0,25	0,25	0	0,25	0	0	0	0
<i>Hippopotamus sirenensis</i>	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0	0	0	0
<i>Camelus thomasi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Giraffa pomeli</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Taurotragus algericus</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
"Bos" <i>bubaloides</i>	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gazella dracula</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gazella sp.</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Kobus sp.</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oryx cf. gazella</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hippotragus cf. gigas</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parmularius ambiguus</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Connochaetes taurinus prognu</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Equus mauritanicus</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Equus melkiensis (Equus aff. tabeti?)</i>	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ceratotherium mauritanicum</i>	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	0	0
Σ CRI	2,284	11,827	10,827	6,827	3,827	1,577	0,393	1,893	0,75	0
BC	7,37	38,15	34,93	22,02	12,35	5,09	1,27	6,11	2,42	0,00

Tableau 70 : Valeurs attribués aux macromammifères fossiles de Tighennif, (exceptées les espèces *Homo erectus* et *Homotherium* sp.) pour le modèle bioclimatique, les données comparatives sont d'après Hernández Fernández (2001).

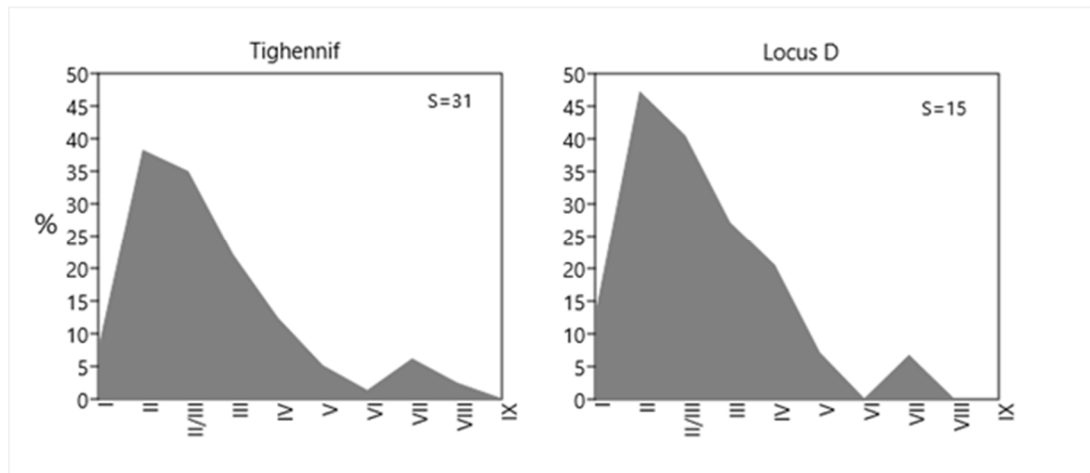


Figure 98: Représentation graphique des spectres bioclimatiques obtenus pour les macro-mammifères de Tighennif (exceptées les espèces *Homo erectus* et *Homotherium* sp.) S= nombre d'espèces. Tighennif= toute la liste faunique des deux locus (d'après van der Made, travaux en cours) ; Locus D (US0) = matériel identifié par Chelli, (2018).

Unités	Zones climatiques occupées	Climat	Végétations
Stratigraphiques			
US0	II + I/II + III	Tropical + Transition tropical semi-aride + subtropical aride + Méditerranéen	Bois tropicale + Savane + Désert + Forêt sclérophylle /maquis
Tighennif	II + I/II + III	Tropical + Transition tropical semi-aride + subtropical aride	Bois tropicale + Savane + Désert

La figure (98) présente les spectres bioclimatiques des macro-mammifères obtenus à partir de l'analyse de la liste faunique complète du locus D (US0). Les zones climatiques les plus représentées sont la zone II et la zone II/III qui interprètent respectivement le climat tropical à saison des pluies estivales et un climat de transition semi-aride. La zone III qui représente le climat subtropical sec est également bien représentée avec 25%. Alors que la zone IV qui représente un climat de transition avec des pluies hivernales (méditerranéen) est à 20% dans l'US0 du locus D. On note que, les composants bioclimatiques (BC) les plus élevés correspondent à la zone climatique II, la zone climatique II/III est également bien représentée (figure 98).

Selon Hernández Fernández (2001), dans les localités de la zone climatique tropicale avec des pluies estivales, la zone climatique II est dominante mais la zone climatique II/III présente également des valeurs élevées, ce qui pourrait être dû au fait qu'il existe une forte relation entre les faunes du biome de la forêt tropicale et celles du biome de la savane. De plus, les spectres bioclimatiques obtenus pour les macromammifères dominés par un climat tropical avec une saison des pluies d'été (II) suivie d'un climat de transition semi-aride (II/III) sont en accord avec les précipitations et les températures estimées.

Les températures sont constantes dans les deux groupes de faune étudiés, la température moyenne annuelle est de 26°C, la température moyenne du mois le plus chaud est de 27°C et la température moyenne annuelle du mois le plus froid est de 25°C. Les précipitations estimées à partir des macromammifères ne sont pas très différentes de celles obtenues à partir des micromammifères (tableau.71).

Macro-mammifères (liste complète)	Température annuelle	Température du mois le plus chaud	Température du mois le plus froid	Précipitation annuelle	Durée d'aridité (en mois)
Moyenne	26°C	27°C	26°C	2580mm	0,5
Erreur standard	0,215	0,302	0,395	136,428	0,7
Macro-mammifères (USO)	Température annuelle	Température du mois le plus chaud	Température du mois le plus froid	Précipitation annuelle	Durée d'aridité (en mois)
Moyenne	26°C	27°C	25°C	2441mm	1
Erreur standard	0,302	0,448	0,539	186,081	0,911

Tableau 71 : Paléotempératures et paléoprécipitations inférées à partir des macromammifères fossiles de Tighennif.

En conclusion, la reconstruction paléoclimatique obtenue pour le gisement de Tighennif à partir des macromammifères montre un climat de transition tropical chaud et humide (zone II-II/III) avec une pluviométrie annuelle moyenne élevée.

3.3.1.1.3 Comparaison avec les données actuelles

Selon Köppen et Geiger (1991 - 2021), le climat actuel de Tighennif est classé BSk, c'est-à-dire un climat de steppe semi-aride, sec et froid. Ce type de climat se caractérise par une température moyenne annuelle inférieure à 18 °C et une évaporation annuelle supérieure aux précipitations annuelles. Pour une comparaison plus large, nous avons choisi

la Côte d'Ivoire comme un pays africain le plus proche de l'Algérie avec un climat tropical. La comparaison montre que les résultats paléoclimatiques obtenus pour Tighennif sont très proches des données climatiques actuelles de la Côte d'Ivoire que des données actuelles de Tighennif. Ainsi, le climat de Tighennif était chaud et humide avec de fortes précipitations, contrairement au climat actuel où il devient froid et semi-aride avec de faibles précipitations.

Paramètres climatiques	Macromammifères fossiles	Micromammifères fossiles	Côte d'ivoire actuel	Tighennif actuel
Température moyenne annuelle	26°C	26°C	25.9°C	17.2°C
Température moyenne du mois le plus chaud	27°C	27°C	27.2°C	27.5°C
Température moyenne du mois le plus froid	25°C	25°C	24.1°C	8.4°C
Précipitation moyenne annuelle	2441mm à 2580mm	2356mm à 2575mm	1441mm	423 mm

Tableau 72 : Paleotemperatures obtenues à partir des spécimens fossiles de Tighennif en comparaison avec les valeurs climatiques actuelles de Tighennif et de la Côte d'ivoire (données actuelles d'après climate-data.org).

3.3.2 Reconstitution du paléoenvironnement

3.3.2.1 Ratio Gerbillinae/Murinae (G/M)

Le rapport Gerbillinae/Murinae est calculé pour les trois unités stratigraphiques du locus D. L'analyse de ce rapport montre que les profils du nombre de restes (NR) et du nombre minimum d'individu (NMI) sont similaires dans toutes les US sauf dans l'US3 où le NR est légèrement supérieur au NMI (figure 99). Les valeurs les plus fortes du NR et du NMI sont dans l'US0 et les plus faibles trouvées dans l'US2. Le profil en nombre du genre dans le locus D montre une faible valeur dans l'US0 avec une augmentation progressive pour atteindre la forte valeur dans l'US3. Par conséquent, le rapport G/M (figure 99) montre un milieu moins ouvert dans l'US0 qui devient progressivement ouvert dans l'US2 et l'US3.

Ratio G/M	US0	US2	US3
NR	17,05	2,74	7,92
NMI	15,38	2,58	6
NG	0,67	1,67	4

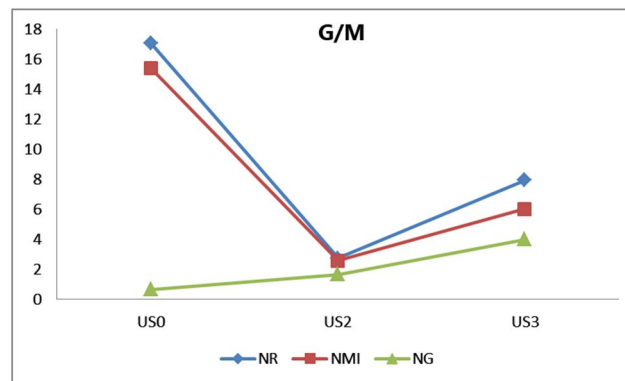


Figure 99: Représentation du rapport G/M pour les trois unités stratigraphiques du locus D en nombre de restes (NR), en nombre minimum d'individus (NMI) et en nombre de genres (NG).

3.3.2.2. Indice Taxonomique d'Habitat (ITH)

Il est à noter que l'Indice Taxonomique d'Habitat est appliqué pour la première fois pour la reconstitution du paléoenvironnement du gisement de Tighennif. Les taxons déterminés au niveau de la famille ou du genre n'ont pas été pris en compte, car au sein de chaque famille ou genre les espèces présentent des exigences écologiques importantes qui peuvent influencer nos résultats.

Espèces	Forêts	Buissons	Prairies	Steppes	Zones humide	Rocailleux	Désertiques
<i>Mascaramys medius</i>	0,04	0,30	0,33	0,33	-	-	-
<i>Gerbillus major</i>	0,05	0,30	0,30	0,30	-	0,05	-
<i>Gerbillus cingulatus</i>	0,05	0,30	0,30	0,30	-	0,05	-
<i>Meriones maximus</i>	0,04	0,30	0,33	0,33	-	-	-
<i>Meriones maghrebianus</i>	0,04	0,30	0,33	0,33	-	-	-
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	-	0,30	0,50	0,10	0,10	-	-
<i>Paraethomys tighennifae</i>	0,33	0,33	0,10	0,10	0,15	-	-
<i>Praomys eghrisae</i>	0,25	0,25	0,20	0,15	0,15	-	-
<i>Ellobius africanus</i>	-	-	0,33	0,33	-	-	0,33
<i>Crociodura cf. darelbeidae / maghrebiana</i>	0,30	0,50	0,05	0,05	0,10	-	-
<i>Crociodura cf. whitakeri</i>	0,20	0,30	0,20	0,20	0,05	0,05	-

Tableau 73: Proposition des valeurs de l'Indice Taxonomique d'Habitat des micromammifères fossiles des trois unités stratigraphiques du locus D de Tighennif.

L'Indice Taxonomiques d'Habitat (figure 100) montre un paysage en mosaïque dans les trois unités stratigraphiques, avec une bonne présence de zones ouvertes (steppes et prairies) suivie des zones semi-ouvertes (zones buissonnantes) avec la présence de forêts ponctuelles. Dans l'US0 les forêts constitue 27,37%, cette proportion commence à diminuer dans l'US2 avec 23,93% et continue à descendre pour atteindre 20,45% dans l'US3. Les forêts semi-ouverts (buissons) représentent 33% et 34% dans l'US2 et l'US0 respectivement et augmentent légèrement dans l'US3 avec 35%. Le même constat s'observe pour les prairies qui représentent 23% et 33% dans l'US2 et l'US0 respectivement puis augmente dans l'US3 avec 35,47%. Les steppes constituent 25% dans l'US0 puis augmente à 27% dans l'US2 jusqu'à quasi 30% dans l'US3. Quant aux zones humides, elles exhibent une diminution légère d'une US à l'autre avec 13% dans l'US0, 12% dans l'US2 et 10% dans l'US3. Contrairement aux zones arides (biotopes désertiques) qui sont stables dans toutes les US avec 33%.

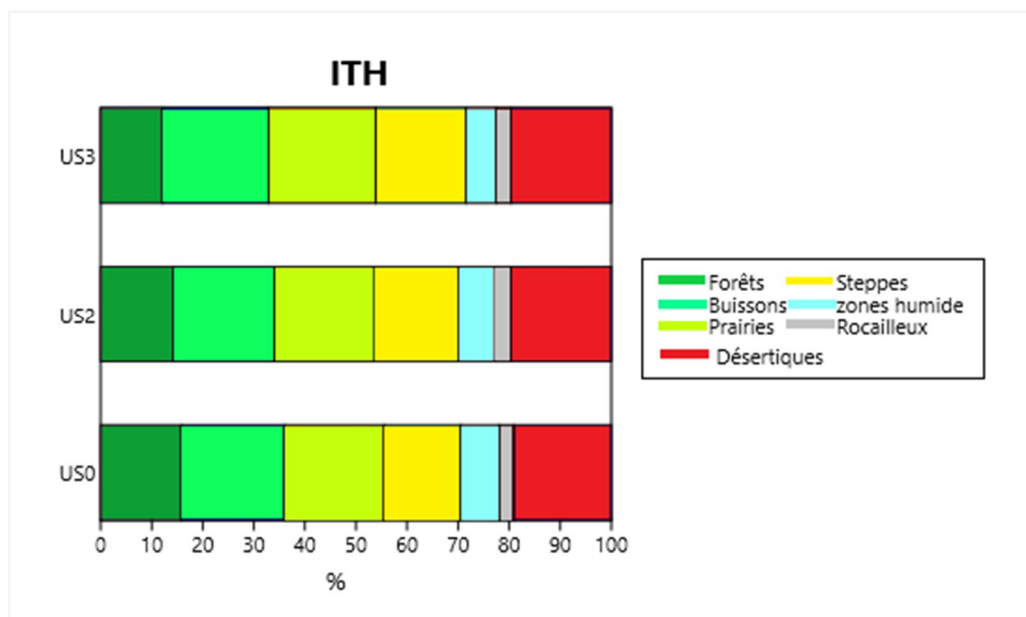


Figure 100: Représentation des résultats de l'Indice Taxonomique d'Habitat pour les trois unités stratigraphiques du locus D de Tighennif inféré des micromammifères.

Les forêts et les buissons sont soutenus par la présence de taxons tropicaux tels que *Paraeothomys*, *Praomys* et *Arvicanthis*. Les milieux ouverts sont soutenus par la présence de taxons saharo-méditerranéens, notamment *Mascaramys*, *Meriones*, *Gerbillus* et *Crocidura*. Les zones humides sont attestées par la présence d'amphibiens notamment *Discoglossus* qui

se trouve toujours à proximité des points d'eau avec pas moins de 45% d'humidité dans l'air et une végétation relativement dense (Stoetzel, 2009).

Du côté de la macrofaune, les zones boisées (milieux fermés) sont indiqués par la présence des espèces *Metridiochoerus modestus* et *Ursus sp.* Les milieux ouverts (steppes, prairies) sont soutenus par la présence de Bovidae, de *Loxodonta*, d'*Hippopotamus* et de *Ceratotherium*, qui sont des animaux caractéristiques du climat tropical. Les buissons sont soutenus par la présence d'*Equus*. Les biotopes désertiques sont indiqués par la présence de gazelles, Alcelaphine et *Camelus*. Les étendues d'eau permanente sont affirmées par la présence d'hippopotames *Hippopotamus sirensis*. Ainsi, l'environnement de Tighennif était, dans l'ensemble, une mosaïque de milieux ouverts (savanes) et semi-ouverts (buissons) avec des forêts ponctuelles à proximité. Par ailleurs, les résultats obtenus par l'étude biogéochimique des isotopes ^{13}C et ^{18}O conduite sur l'émail des dents des herbivores de Tighennif, montre un régime alimentaire presque exclusif de plantes de type C_3 , indiquant un milieu ouvert (prairie) avec des forêts ponctuelles (Bocherens et al., 1996), ce qui est en accord avec les résultats de l'indice taxonomique de l'habitat obtenus dans ce travail.

3.3.2.3 L'indice de Shannon et l'indice de Simpson

Les indices de diversité de Shannon et de Simpson sont calculés pour les trois unités stratigraphiques du locus D ainsi que pour l'US1 du locus A (Tableau74 ; figure 101).

Indices	US0	US2	US3	US1
Total S	7	11	7	8
Total NMI	316	884	142	111
Simpson_1-D	0,4753	0,7764	0,707	0,8441
Shannon_H	0,9648	1,866	1,555	1,944

Tableau 74: Indice de Shannon et Simpson pour les deux locus de Tighennif.

L'indice de Shannon calculé pour le locus D montre une faune diversifiée dans l'ensemble. Cependant, lorsqu'on compare les valeurs des unités stratigraphiques, l'US0 s'avère la moins diversifiée. En ce qui concerne le locus A, cet indice est élevé. D'après Andrews (1990) le nombre d'espèces augmente avec le nombre de restes étudiés. Ceci explique la diversité importante dans l'US2 et l'US3 par rapport à l'US0 où l'échantillonnage

est limité et le nombre d'espèces doit donc être inférieur. Selon Denys et al. (1996), le prédateur responsable des accumulations suggère généralement une réduction du nombre de proies par rapport à la diversité réelle dans l'environnement, et il est possible que la diversité plus élevée soit due à un mélange de proies de différents prédateurs. Cette observation corrobore bien les résultats taphonomiques obtenus dans ce travail où le mélange de proies est observé.

Selon Myers et al. (2000), la diversité est importante lorsque les précipitations et la végétation sont considérables, donc les unités stratigraphiques de Tighennif se sont accumulées dans des conditions favorables à la diversité ce qui est montré par les résultats paléoclimatiques obtenus dans ce travail. L'indice de diversité de Simpson montre que les résultats sont plus proches de 1 ; ce qui indique que les espèces sont équitablement représentées dans toutes les unités stratigraphiques, et donc il ne semble pas qu'il y a une dominance d'une espèce donnée dans aucune des unités stratigraphiques étudiées.

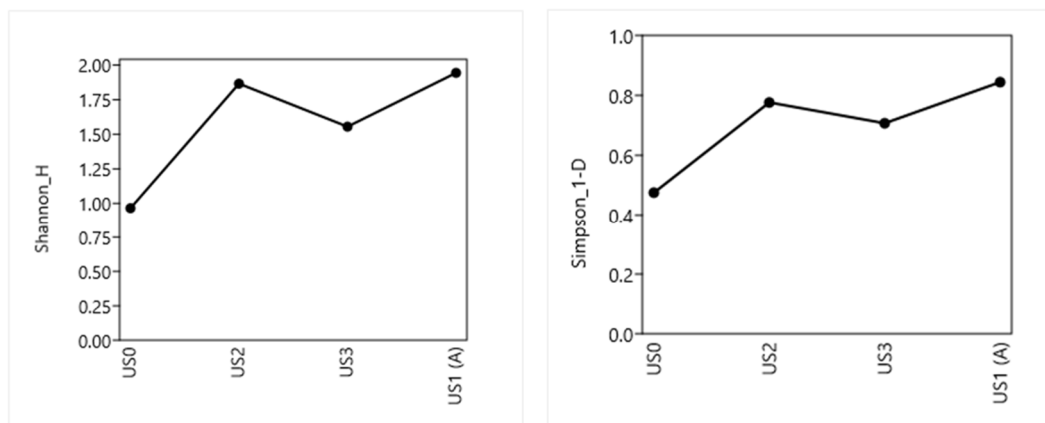


Figure 101 : Représentation de l'indice de Shannon et l'indice de Simpson pour les trois unités stratigraphiques du locus D et l'US1 du locus A.

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Dans cette partie, nous résumons les résultats obtenus de l'étude systématique, de l'analyse taphonomique et de la reconstitution paléoclimatique pour chaque unité stratigraphique des locus A et D du site de Tighennif.

1. Conclusions

1.1 Taxonomie

L'étude systématique de l'assemblage microfaunique de Tighennif a permis d'identifier 26 taxons (tableau75) dominés par les rongeurs. Le groupe des rongeurs est lui-même largement dominé par la sous-famille des Gerbillinae (figures 36,37), dont près de la moitié du matériel (en NR et NMI) de ce groupe est dominé par le genre *Gerbillus* (*Gerbillus major* ; *Gerbillus cingulatus*) dans toutes les unités stratigraphiques des deux locus. L'autre moitié du matériel de cette sous-famille est représentée par le genre *Meriones* (*Meriones maximus* et très rarement *Meriones maghrebianus*) et le genre *Mascaramys* (représenté par *Mascaramys medius*) avec des proportions très proches (figures 36,37).

Taxons	US3	US2	US0	US2	US1	Représentant actuel
<i>Mascaramys medius</i>	X	X			X	Non
<i>Gerbillus major</i>	X	X	X	X	X	Oui
<i>Gerbillus cingulatus</i>	X	X			X	Non
<i>Meriones maximus</i>	X	X	X		X	Non
<i>Meriones maghrebianus</i>		X				Oui
<i>Arvicanthis arambourgi</i>	X	X	X	X	X	Oui
<i>Paraethomys tighennifae</i>		X	X	X		Non
<i>Praomys eghrisae</i>		X	X			Non
<i>Ellobius africanus</i>	X	X	X		X	Non
<i>Atelerix sp.</i>		X	X			Oui
<i>Crociodura cf. darelbeidae / maghrebiana</i>	X	X	X		X	Oui
<i>Crociodura cf. whitakeri</i>		X				Oui
Chiroptera indet*.	X	X				Oui
<i>Trischizolagus sp.</i>	X	X	X		X	Non
<i>Discoglossus sp.</i>	X	X	X			Oui
Bufoindae indet.		X	X	X		Oui
<i>Pelophylax sp.</i>	X	X	X			Oui
cf. <i>Mauremys</i>		X	X	X		Oui
<i>Trogonophis sp.</i>			X			Oui
<i>Acanthodactylus sp.</i>		X				Oui
Lacertidae indet.	X	X	X	X		Oui
<i>Malpolon sp.</i>		X	X	X		Oui
<i>Psammophis sp.</i>		X				Oui
<i>Spalerosophis sp.</i>		X				Oui
<i>Echis sp.</i>		X				Oui
Aves indet*.	X	X	X	X		Oui

Tableau75 : Présence indiquée par (X) des taxons microfauniques fossiles identifiés dans les unités stratigraphiques des deux locus de Tighennif ainsi que leur représentant actuel en Algérie. En bleu= espèces étudiées et/ou mentionnées par (Jaeger et al., 1975 ; Jaeger, 1988; Tong, 1986,1989 ; in Denys et al., 1987). En vert= espèces mentionnées et étudiées pour la première fois dans ce travail. (*)=Taxons comptés mais pas étudiés dans ce travail.

La sous famille Murinae vient en deuxième position pour représenter les Muridae de Tighennif. En nombre de restes et en nombre minimum d'individus, c'est *Arvicanthis arambourgi* qui domine ce groupe (figures 36,37). Ce rongeur diurne est présent dans toutes les unités stratigraphiques étudiées suivi par *Paraethomys tighennifae* et enfin par *Praomys eghrisae* qui est présent avec très peu de molaires dans l'US2 et l'US0 du locus D. La sous-famille Arvicolinae vient en dernière position, représentée uniquement par une seule espèce *Ellobius africanus*. Les figures 36 et 37 montrent que le nombre de restes d'*Ellobius africanus* est deux fois plus élevé que le nombre minimum d'individus, et ceci est dû au comptage des fragments de molaires (l'émail séparé de la dentine). Les insectivores sont représentés par deux familles, la famille des Erinaceidae et la famille des Soricidae (figures 36,37). Cette dernière, la plus abondante, est dominée par *Crocidura cf. darelbeidae/maghrebiana* présente dans les trois US du locus D et dans l'US1 du locus A. Alors que *Crocidura cf. whitakeri* est faiblement présente et uniquement dans l'US2 du locus D (tableau.75). Il faut noter que des restes de chauves-souris ont été observés dans le locus D (tableau.75) représentés par un fragment de deuxième molaire inférieure et quelques fragments d'humérus, l'absence de molaires complètes ainsi que l'état fragmentaire des humérus a rendu la détermination difficile. Par conséquent, les restes n'ont été que comptés dans ce travail. Les Leporidae de Tighennif sont représentés par la sous-famille des Palaeolaginae avec un seul genre *Trischizolagus*, présent dans les trois US du locus D et dans l'US1 du locus A.

Du point de vue de la diversité, c'est l'US2 du locus D qui montre une diversité spécifique avec cinq espèces de Gerbillinae ; *Mascaramys medius*, *Gerbillus major*, *Gerbillus cingulatus*, *Meriones maximus* et *Meriones maghrebianus*. Trois espèces de Murinae ; *Arvicanthis arambourgi*, *Paraethomys tighennifae*, *Praomys eghrisae* une seule espèce Arvicolinae ; *Ellobius africanus*. Un seul Erinaceidae ; *Atelerix* sp. Deux Soricidae *Crocidura cf. darelbeidae / maghrebiana*, *Crocidura cf. whitakeri*. Chiroptera indet., et un seul léporidé *Trischizolagus* sp. (tableau75). L'US0 de de locus D représente la même composition taxonomique mais avec l'absence de *Mascaramys*, *Gerbillus cingulatus*, *Meriones maghrebianus*, Chiroptera indet et de *Crocidura cf. whitakeri*. Quant à L'US3 du même locus, *Mascaramys* est présent, *Meriones maghrebianus*, *Paraethomys tighennifae*, *Praomys eghrisae*, *Atelerix* sp. *Crocidura cf. whitakeri* sont absents. De ce fait, les taxons qui persistent le long de la séquence stratigraphique du locus D sont *Gerbillus major*, *Meriones maximus*, *Arvicanthis arambourgi*, *Ellobius africanus* et *Trischizolagus* sp.

Quant à l'herpétofaune, un nombre total de 440 éléments osseux ont été étudiés et 11 taxons ont été identifiés (tableau75). Les amphibiens sont dominés, en NR et en NMI, par la famille Bufonidae, suivie de la famille Ranidae et enfin de la famille Alytidae (figures 63,64). Les Bufonidae indéterminés sont présents dans US2 et US0 du locus D et dans US2 du locus A ; et il est de même pour *Pelophylax* sp. En revanche, *Discoglossus* sp. est absent du locus A. Les reptiles sont représentés par huit taxons ; cf. *Mauremys*, *Trogonophis* sp., *Acanthodactylus* sp., Lacertidae indet, *Malpolon* sp., *Psammophis* sp., *Spalerosophis* sp., *Echis* sp., dominés (en NMI) par les Lacertidae (Lacertidae indet ; *Acanthodactylus* sp.) alors que le reste des taxons montrent des proportions très similaires (figures 63,64). L'US2 du locus D est la plus riche en espèces avec presque tous les taxons de reptiles présents à l'exception de l'amphisbène *Trogonophis* sp. et du saurien *Acanthodactylus* sp. L'US0 présente également plusieurs taxons de reptiles à l'exception des trois taxons de serpents *Psammophis* sp. *Spalerosophis* sp. et *Echis* sp. (tableau75). Les restes herpétofauniques de Tighennif sont morphologiquement proches des spécimens fossiles trouvés dans différents gisements nord-africains notamment d'Ahl al Oughlam (Bailon 2000), Oulad Hamida¹ (Hossini 2001), El Harhoura² (Stoetzel 2009), et Gueldaman GLD1 (Saidani et al. 2016) parmi d'autres. L'identification est limitée au genre pour tous les taxons d'amphibiens et de reptiles de Tighennif en raison de l'absence de squelettes de comparaison et de descriptions ostéologiques dans la littérature des taxons nord-africains.

Cent-soixante-treize (173) restes d'oiseaux sont présents dans toutes les unités stratigraphiques du locus D et dans l'US2 du locus A, mais à cause de plusieurs problèmes (manque du temps, absence de collections de comparaisons et de descriptions ostéologiques dans la littérature des restes d'oiseaux fossiles ou actuels en Afrique du Nord) l'identification de ces restes n'a pas pu être effectuée dans le cadre de ce travail. Toutefois, il faut noter que tous les éléments squelettiques sont présents y compris les humérus, coracoïde, becs, os du tarse, os du carpe, phalanges. De plus, la plupart des ossements montrent des traces de digestion de fort degré.

La richesse et la diversité (tableau75) des petits mammifères, des amphibiens et des reptiles révélés par l'US2 peuvent s'expliquer par le surcroît de l'échantillonnage dans cette US par rapport aux autres unités stratigraphiques où l'échantillonnage était prévu, mais malheureusement, la pandémie (covid19) nous a empêchés pendant deux années successives et le reste de l'échantillonnage n'a pas été effectué.

1.2 Biochronologie

D'un point de vue biochronologique, *Ellobius africanus* est l'espèce la plus significative des micromammifères de Tighennif. Ce rongeur eurasiatique, arrivé et installé puis s'est développé indépendamment en Afrique du Nord, a toujours été considéré comme une espèce caractéristique du Pléistocène moyen (Jaeger, 1975b ; Geraads, 1982 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel, 2013).

Plusieurs "biozones" ont été identifiées par Stoetzel, (2013) reliant les événements fauniques aux changements climatiques et géologiques dans plus de 130 sites paléontologiques et archéologiques nord-africains de la fin du Cénozoïque. C'est les deux biozones 7 (Pléistocène inférieur ~3Ma – 800ka) et 8 (Pléistocène moyen ~800-130ka) qui nous intéressent le plus. Ces biozones ont été comparées aux biochronologies espagnoles suite aux travaux d'Agustí *et al*, (2001) et Cuenca-Bescós *et al*, (2010).

En se basant sur l'estimation d'âge de Geraads *et al*. (1986) ainsi que sur l'apparition d'*Ellobius africanus*, Stoetzel (2013) a placé l'assemblage des micromammifères de Tighennif dans la Biozone 8, qui correspond au Pléistocène moyen et au FU5 de la biochronologie espagnole (figure 102). Mais, suite aux nouveaux résultats obtenus dans ce travail de l'étude des molaires d'*Ellobius africanus* (chapitre3) ainsi qu'aux nouvelles datations (entre 1Ma à ~1.2 Ma ; Sahnouni communication personnelle ; Sahnouni *et al*., 2018) qui font remonter considérablement dans le temps le gisement de Tighennif au Pléistocène inférieur, l'assemblage micromammifères de Tighennif devrait être replacé dans la biozonation 7 (~3 Ma – 800 ka). Cette biozone est caractérisée par la diversification des Murinae, Gerbillinae, Soricomorpha et Chiroptera, FAD d'*Arvicanthis*, *Jaculus*, *Erinaceus/Atelerix*, *Crocidura*, Macroscelidae, LAD de *Irhoudia*, et divisée d'après Stoetzel, (2013) en deux sous-biozones sur la base des associations fauniques. La sous-biozone (7a), avec *Paraethomys chikeri* - *Praomys skouri* - *Mascaramys brimbaensis* - *Gerbillus bibersoni* – *Atlantoxerus getulus* - *Jaculus* - *Elephantulus* - *Erinaceus/Atelerix* - *Crocidura jaegeri* - *Suncus barbarus*. La sous-biozone (7b), avec *Paraethomys rbiae/mellahe* - *Praomys abdallahi* - *Arvicanthis* - *Meriones* - *Gerbillus campestris* - *Sylvisorex*.

1.3 Taphonomie

L'étude taphonomique des restes de micromammifères de Tighennif a permis d'interpréter la formation de chacune des unités stratigraphiques étudiées à travers les mécanismes de modifications qui se sont produits avant et après l'enfouissement des fossiles.

L'analyse taphonomique relative à l'identification du prédateur responsable de l'accumulation des restes de microvertébrés de Tighennif (figures 93,103), a permis de confirmer que les restes se sont accumulés *in situ* par l'intervention de différents prédateurs (un mélange). Le rapace diurne *Falco tinnunculus* est l'accumulateur principal d'après les résultats obtenus du profil de la représentation anatomique, du degré et du pourcentage de la digestion, du degré de la fragmentation, de la taille de la proie majoritaire *Gerbillus major*, et de la présence considérable d'un rongeur diurne *Arvicanthis*. Les Gerbilidés représente le groupe de rongeurs le plus abondant dans la communauté biologique durant le Pléistocène inférieur d'Afrique du Nord, ce qui rend logique que ces taxons soient abondants dans le régime alimentaire des prédateurs identifiés dans ce travail qui sont des prédateurs opportunistes

Le petit mustélidé *Poecilictis cf. lybica*, strictement nocturne, est le second prédateur détecté par la présence occasionnelle de traces de dents (dépressions) sur quelque ossements de rongeurs de la taille d'une Mérione. Ce rongeur est trop grand pour être chassé par un *Falco tinnunculus*. Cependant, comme il n'existe pas d'études taphonomiques sur les mustélidés d'Afrique du Nord avec lesquelles la comparaison soit faite, il est difficile de dire si ce petit carnivore est un accumulateur secondaire, ou, s'il a contribué avec des proportions similaires à celles du *Falco tinnunculus*.

Le troisième prédateur probable est un rapace nocturne type *Bubo (Bubo ascalaphus)* qui est détecté par la présence de digestion modérée sur une quantité non négligeable d'incisives (figure 86). Ce degré de digestion ne peut être fait par un *Falco tinnunculus* ou un petit carnivore sachant que les deux produisent des degrés de digestion forts et extrêmes. Nous considérons donc, que la contribution de ce rapace nocturne dans l'accumulation des restes de Tighennif est minoritaire étant donné le pourcentage de restes modérément digérés.

Les altérations postdépositionnelles détectées sur le matériel fossile microfaunique étudié dans ce travail (figures 94, 95, 103), indiquent une bonne conservation des fossiles dans l'ensemble, un enfouissement rapide et *in situ* des restes osseux, absence de perturbations majeures. Parmi les altérations observées sur les microvertébrés, on note l'abrasion de certaines pièces du locus A. Cette altération a également été observée sur les restes de la grande faune du même locus ; et selon Chelli, (2018) cette altération est liée à l'activité de l'eau et mise en évidence par l'arrondissement ou le polissage des surfaces des ossements fossiles. Le contexte sédimentaire responsable de cette altération semble avoir été majoritairement les sables fins. Aucune modification associée à un déplacement des fossiles n'a été observée, même si la présence de quelques sillons de racines végétales abrasées montre qu'un écoulement d'eau à un moment donné a pu réarranger localement certains fossiles sans les déplacer.

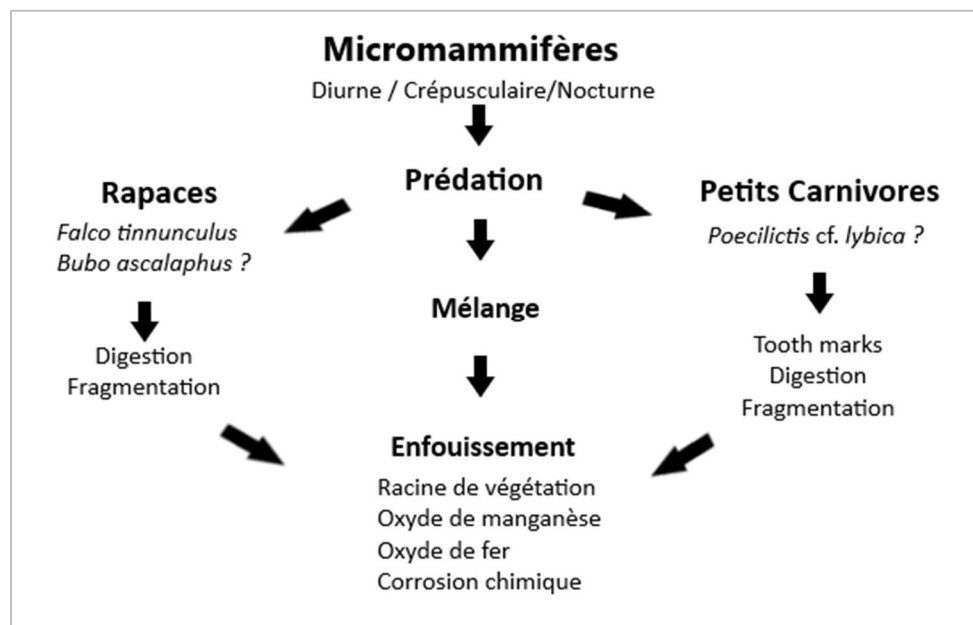


Figure 103 : Schéma taphonomique simplifiée expliquant la formation/accumulation de l'assemblage de petits mammifères fossiles de Tighennif.

1.4 Paléoécologie

Les espèces microfaune et de la grande faune identifiées à Tighennif indiquent plus ou moins les mêmes exigences écologiques. Les zones humides et les étendues d'eau sont attestées par la présence d'amphibiens notamment *Mauremys* et *Discoglossus* et *Hippopotamus* qui se trouve toujours à proximité des points d'eau permanent. Les forêts et les buissons sont soutenus par la présence de taxons tropicaux tels que *Paraeothomys*, *Praomys*, *Arvicanthis* *Metridiochoerus modestus*, *Ursus* sp., qui nécessitent un couvert végétal plus ou moins dense. Les milieux ouverts sont soutenus par la présence de *Mascaramys*, *Meriones*, *Gerbillus*, *Ellobius* et des équidés *Equus mauritanicus* et *Equus melkiensis*. Les biotopes désertiques sont soutenus par la présence de *Crocidura* cf. *whitakeri*, et de *Camelus*.

De plus, les résultats obtenus de l'Indice Taxonomique d'Habitat (figure 100) sont en accord avec les exigences écologiques des grands et petits mammifères de Tighennif indiquant un environnement en mosaïque entre des milieux ouverts et semi-ouverts avec des forêts ponctuelles à proximité du site. Les milieux ouverts sont également confirmés par le ratio Gerbilinae/Murinae (figure 99) qui suggère un milieu légèrement moins ouvert dans l'US0 qui devient progressivement ouvert dans l'US2 et l'US3.

Les prédateurs identifiés permettent également des approximations paléoenvironnementales sachant qu'ils montrent tous des préférences pour les milieux ouverts et semi-ouverts et aucun prédateur n'a de préférence pour la chasse dans les forêts denses. La similitude des habitats observés dans les trois unités stratigraphiques (figure 100) indique l'absence de changements significatifs dans le paysage lors du dépôt de remplissage pléistocène inférieur de Tighennif.

L'analyse des spectres bioclimatiques (figures 96,98) montre que les zones habitées par les micromammifères varient entre un climat tropical humide (zones climatiques I, II), un climat de transition avec des pluies hivernales (méditerranéen; zone climatique IV) et un climat méditerranéen et subtropical aride (US3). Les températures moyennes annuelles sont constantes à 26°C dans toutes les unités stratigraphiques et la durée de l'aridité est comprise entre 0 mois à 1,4 mois par année d'une unité stratigraphique à l'autre (tableau69). Les précipitations annuelles moyennes sont considérables dans les trois unités stratigraphiques y comprises entre 2356mm à 2575mm (figure 97).

L'analyse du spectre bioclimatique de la grande faune (figure 98 ; tableau 71) montre une dominance d'un climat de transition tropical chaud et humide (zone II-II/III) avec une pluviométrie annuelle moyenne considérable entre 2441mm à 2580mm. Les températures moyennes annuelles sont constantes également à 26°C.

La comparaison des résultats paléoclimatiques obtenus pour le site de Tighennif avec les données climatiques actuelles de la région du site et les données climatiques actuelles d'un climat tropical africain (tableau 72), a montré que nos résultats sont très proches des données climatiques actuelles d'un climat tropical africain que des données climatiques actuelles d'un climat subtropical aride de la région de Tighennif.

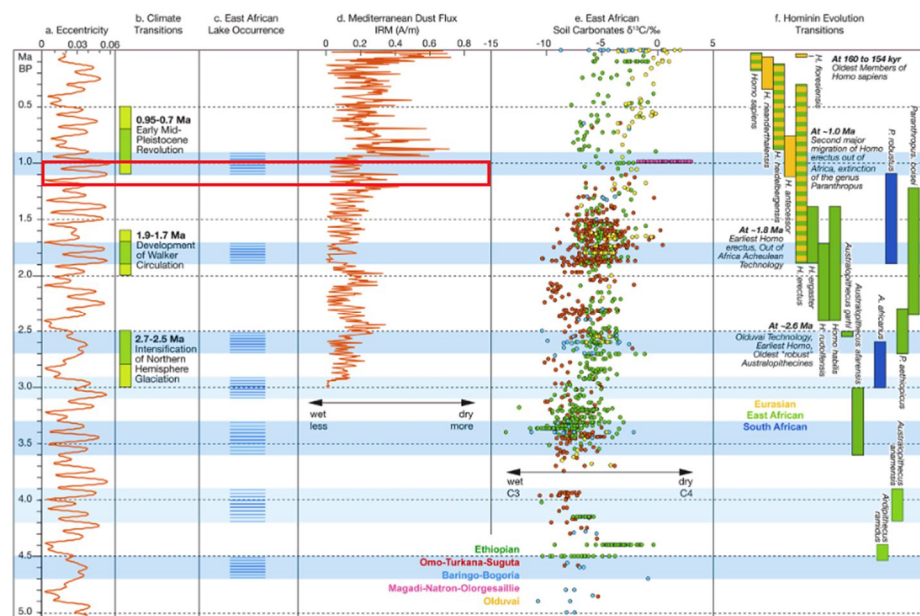


Figure 104 : Comparaison des variations d'excentricité Berger et Loutre, 1991 ; présence de lacs en Afrique de l'Est Trauth et al., 2005, 2007, Shultz et Maslin, 2013 ; avec flux de poussière méditerranéenne Larrasoana et al., 2003 ; carbonate de sol les isotopes du carbone Levin, 2013 ; avec la transition évolutive des hominidés Shultz et al., 2012 (modifié d'après Maslin et al., 2014).

En conclusion, les résultats obtenus de l'analyse paléoenvironnementale et paléoclimatique indiquent un environnement en mosaïque entre des milieux ouverts et semi-ouverts avec des forêts ponctuelles et des étendus d'eau permanents à proximité du site. Le climat était chaud et humide avec des précipitations importantes. Les résultats obtenus dans ce travail sont en accord avec le climat établi par les différentes analyses chimiques (figure 104) pendant la dernière phase du Pléistocène inférieur (entre 1Ma et 1,2Ma), qui indique un climat chaud et humide.

1.5 Comparaison avec des sites Maghrébins d'âge voisin

Parmi les gisements pléistocènes inférieurs algériens les plus proches chronologiquement de Tighennif (1Ma à ~1.2Ma correspondant aux Stades Isotopiques Marins compris entre MIS 28-36) nous citons le site du Pléistocène inférieur-moyen d'El Melah qui a livré une liste micromammifère composée de huit taxons *Paraethomys mellahe*, *Praomys eghrisae*, *Mus haouzi*, *Gerbillus cf. abdallahi*, *Gerbillus campestris*, *Meriones maghrebianus*, *Mascaramys sp.* *Crocidura cf. russula* (Ameur-Chehbeur, 1988; Tong, 1989). Du côté marocain, le gisement du Pléistocène inférieur (~1,2 Ma) de la Carrière Thomas - unité L a livré une liste micromammifère pauvre composée de cinq taxons *Paraethomys cf. mellahe* ; *Praomys sp.* *Gerbillus* (2spp.) *Meriones maximus* ; *Crocidura cf. darelbeidae* (Geraads, 2010 ; Geraads et al., 2010). Le gisement de Sidi Abdallah du Pléistocène inférieur (un peu plus récent que Thomas-L) a livré une liste microfaunique riche composée de 20 taxons : *Atlantoxerus aff. jetulus*, *Paraethomys rbiae*, *Praomys abdallahi*, *Mus cf. haouzi*, *Gerbillus abdallahi*, *Gerbillus minutus*, *Jaculus sp.*, *Irhoudia bohlini*, 6 taxons de chiroptères, deux taxons d'amphibiens, 4 taxons de reptiles (Jaeger, 1975a; Tong, 1989; Hossini, 2002; Bailon, 2009). Du coté tunisien, le gisement du Pléistocène inférieur de Jebel Ressas 5, 6, 8 a livré une liste microfaunique riche composé de 20 taxons ; *Paraethomys cf. rbiae*, *Praomys abdallahi*, *Mus haouzi*, *Arvicanthis sp.*, *Gerbillus campestris?*, *Gerbillus abdallahi*, *Gerbillus robustus?*, *Episoriculus maghrebiensis*, *Crocidura cf. jaegeri*, *Crocidura cf. russula*, et 5 chiroptères (Mein & Pickford, 1992).

Les genres *Paraethomys*, *Praomys* et *Gerbillus* sont présents dans tous les gisements cités plus haut. Le genre *Meriones* est absent de Jebel Ressas 5, 6, 8 et de Sidi Abdallah. Le genre *Arvicanthis* est présent uniquement à Jebel Ressas 5, 6, 8 et à Tighennif. Le genre *Mus* est absent des gisements de Tighennif et de Thomas-L. Le genre *Mascaramys* est présent uniquement à Tighennif et à El Melah. Le genre *Crocidura* est présent dans tous les sites cités ci-dessus. Parmi tous ces gisements, Tighennif est le plus diversifié avec 26 taxons (appelés pour dépasser ce nombre). Les sites cités ici reflètent tous un environnement en mosaïque, globalement ouvert (*Gerbillus*, *Meriones*, *Ellobius*), des milieux fermés (*Mus*), des milieux semi-ouverts (*Arvicanthis*, *Paraethomys*, *Praomys*). La présence de taxons eurasiatiques (*Ellobius*), endémiques (*Meriones*) et africains tropicaux (*Arvicanthis*) confirme les mouvements dans et hors d'Afrique des faunes durant cette période du Pléistocène inférieur.

2. Les perspectives

Les trois axes (taxonomie, taphonomie, paléoécologie) étudiés dans ce travail ont permis d'obtenir de nouveaux résultats et d'ouvrir de nouvelles perspectives notamment l'étude d'assemblages microfauniques issus d'autres gisements afin de compléter le registre fossile du Pléistocène d'Algérie.

2.1 Tighennif

- A la suite de ce travail, il est nécessaire de poursuivre l'échantillonnage du matériel fossile dans les deux locus, en particulier, dans les unités stratigraphiques qui ont été insuffisamment échantillonnées.
- Compléter l'identification taxonomique des spécimens identifiés au niveau de la famille et/ou du genre, y compris les restes d'amphibiens et de reptiles.
- Étendre l'étude à d'autres ordres notamment les chiroptères et les oiseaux.
- Mettre en place des référentiels taxonomiques par la réalisation de campagnes de captures de petits mammifères, d'amphibiens et de reptiles.
- Enrichir les données néotaphonomiques de la région du Maghreb par la collecte et l'analyse de pelotes de réjection de rapaces et d'excréments de petits carnivores afin de comprendre le rôle des différents prédateurs dans l'accumulation des restes microfauniques.
- Renforcer les résultats paléoclimatiques obtenus dans ce travail en utilisant d'autres méthodes comme par exemple l'étude des isotopes de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$) sur l'émail des dents de rongeurs fossiles.
- valider les résultats et les interprétations obtenus pour Tighennif en généralisant ce type d'approche pluridisciplinaire à d'autres gisements algériens, maghrébins et africains du Pléistocène inférieur.
- Publier en détail les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse, sachant qu'une version abrégée des résultats sera publiée dans Sahnouni et al (en préparation).

2.2 Ain Boucherit

Le gisement archéo-paléontologique Plio-Pléistocène d'Ain Boucherit (figure 105) situé dans la wilaya de Sétif au nord-est de l'Algérie a livré de nombreux restes fossiles de grands mammifères portant des traces de boucherie associés à une industrie lithique de type Oldowayen, daté de 2,44 Ma pour Ain Boucherit inférieur (AB-Lw) et de 1,92 Ma pour Ain Boucherit supérieur (AB-Up) (Sahnouni et al., 2018 ; Duval, Sahnouni, Pares et al., 2021).

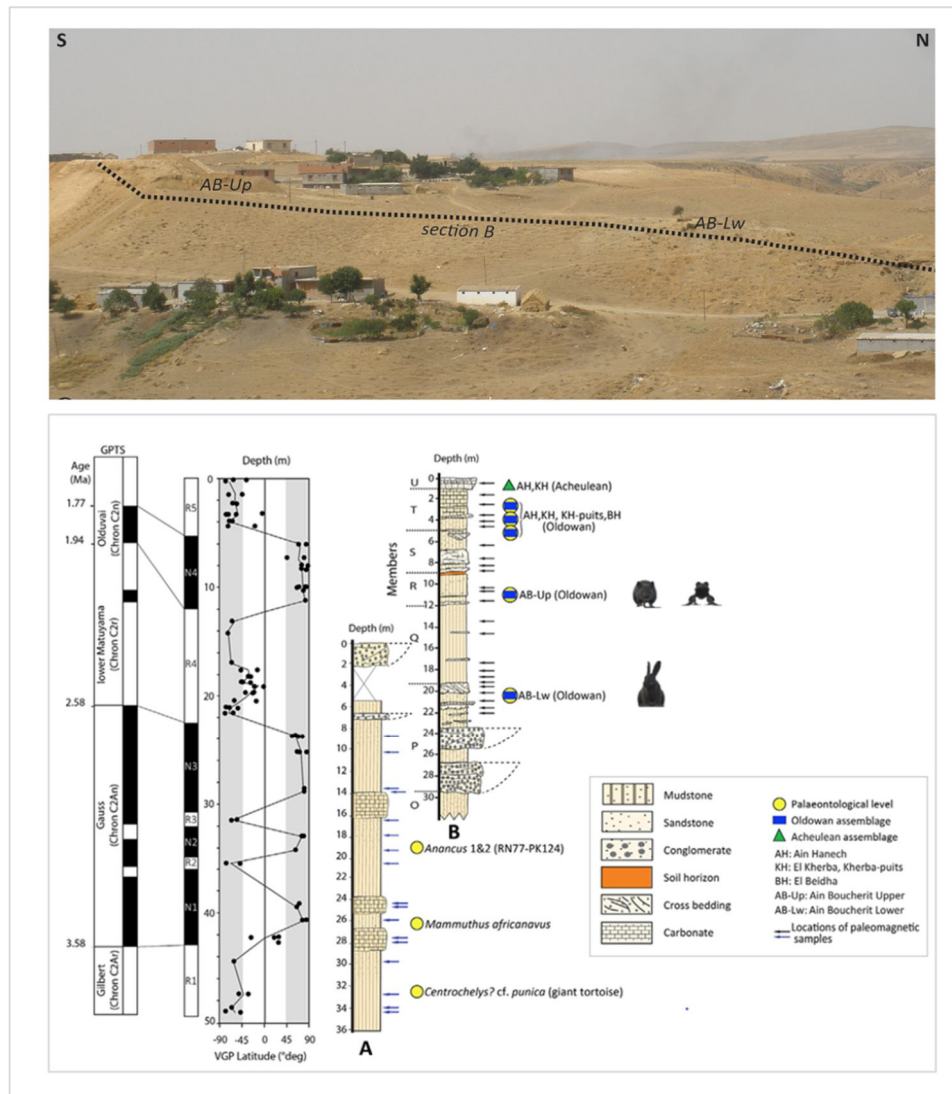


Figure105: Vue d'ensemble de la séquence stratigraphique de tous les niveaux archéopaléontologiques de la région de l'Oued Boucherit avec le positionnement des restes microfauniques trouvés (modifiée d'après Sahnouni et al., 2018 ; Duval, Sahnouni, Pares et al., 2021).

Lors de la campagne de fouille de 2018 dirigée par le Professeur Mohamed Sahnouni dans le gisement d'Ain Boucherit, un échantillonnage systématique dans toute la séquence stratigraphique d'Oued Boucherit (un sac de 25 kg pour chaque niveau) a été effectué, suivi d'un tamisage à l'eau (avec les mêmes tamis utilisés pour Tighennif) et d'un tri à l'annexe de CNRPAH de Tlemcen. Des restes de microvertébrés ont été identifiés de façon préliminaire dans AB inférieur (AB-Lw) avec la présence de molaires de lagomorphes Cf. *Prolagus* (figure 106D) et dans Ain Boucherit supérieur (AB-Up) avec la présence de Muridae par une troisième molaire inférieure du genre *Paraethomys* (figure 106C) ainsi que des incisives isolées de rongeurs indet (figure 106A,B). AB supérieur a également livré des restes d'amphibiens attribués à Bufonidae indet (figure 106 E et F). Les restes microfauniques d'Ain Boucherit sont de haut intérêt par le cadre chronologique absolu qui les recouvre. Pour cela, il est essentiel de continuer l'échantillonnage pour atteindre une quantité importante du matériel fossile afin d'aller d'approfondir l'identification des taxons cités ici et d'en déterminer d'autres, ce qui permettrait également d'entreprendre des analyses paléoécologiques et taphonomiques.

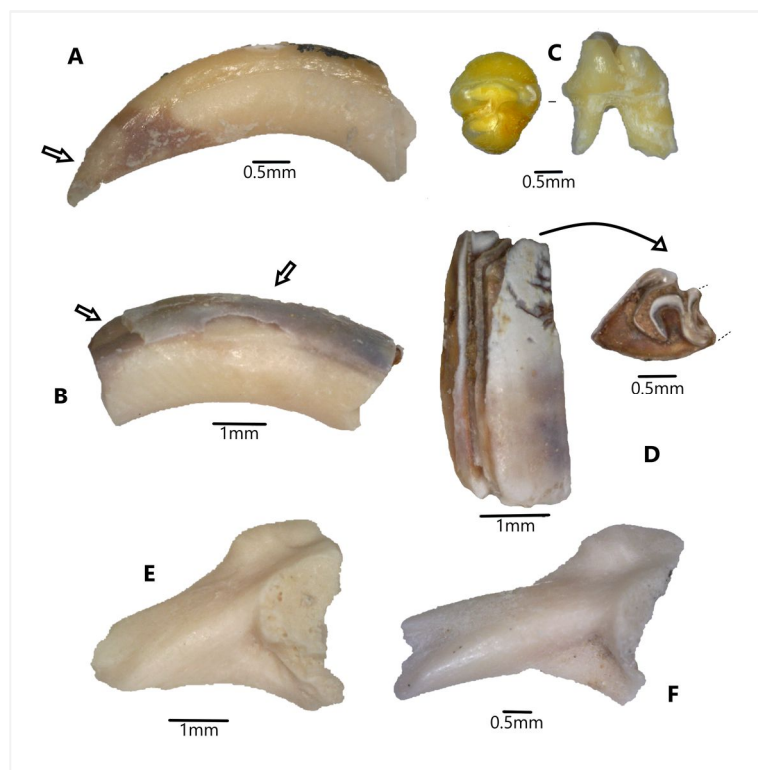


Figure 106 : Les microvertébrés fossiles de Ain Boucherit : A et B= incisives isolées de rongeurs présentant des traces de digestions. C= m3 inférieure gauche du genre *Paraethomys*, en vue occlusale et latérale (mesures : L=1,96mm ; l=1,72mm). D= P2 supérieure droite fragmentée de cf. *Prolagus* Pomel, 1853. E et F= Bufonidae indet.

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

Références bibliographiques

- Agustí, J., Moyà Solà, S. Y Pons Moyà, J. (1987a). La sucesión de Mamíferos en el Pleistoceno inferior de Europa: proposición de una nueva escala bioestratigráfica. *Paleontologia i Evolució, Mem. Esp.* 1, 287-295.
- Agustí, J., Lozano-Fernández, I., Oms, O., Piñero, P., Furió, M., Blain, H.-A., López-García, J.M. Y Martínez-Navarro, B. (2015a). Early to Middle Pleistocene rodent biostratigraphy of the Guadix-Baza Basin (SE Spain). *Quaternary International* 389, 139-147.
- Agustí, J., Cabrera, L., Garcés, M., Krijgsman, W., Oms, O., Parés, J.M., (2001). A calibrated mammal scale for the Neogene of Western Europe. State of the art. *Earth-Science Reviews* 52, 247-260.
- Ahmim, M., (2019). Les Mammifères sauvages d'Algérie. Répartition et Biologie de la Conservation. *Les Éditions du Net*, 978-2312068961.hal-02375326.
- Allison, P. A., y Briggs, D. E. G., (1991). Taphonomy of nonmineralized tissues. En: Taphonomy: Releasing the data locked in the fossil record (P. A. Allison y D. E. G. Briggs, Eds.). *Plenum Press*, 9: 25-70.
- Amani F., & Geraads D., (1998). Le Gisement Moustérien Du Djebel Irhoud, Maroc: Précisions Sur La Faune Et La Paléoécologie. *Bulletin D'archéologie Marocaine*, 18 : 11-18.
- Ameur R., (1976b). Données nouvelles sur les rongeurs d'âge Pléistocène moyen du gisement d'Aïn Meftah (Willaya de Tlemcen). *Bulletin de la Société d'histoire naturelle d'Afrique du Nord*, 67(1-2) : 133-140.

- Ameur-Chabbar, R., Balloge, P.A., Gonord, H. & Michaux, J. (1975). Faune villafranchienne et tectonique néogène dans les monts d'Arzew (littoral oranais). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série D*, 280 : 1055-1058.
- Ameur-Chehbeur, A., (1988). *Biochronologie des formations continentales du Néogène et du Quaternaire de l'Algérie. Contribution des micromammifères*. Thèse de Doctorat, Université d'Oran, 2 vol., 434 p.
- Amroun, M., Giraudoux, P. & Delattre, P. (2006). A comparative study of the diets of two sympatric carnivores: the golden jackal (*Canis aureus*) and the common genet (*Genetta genetta*) in Kabylia, Algeria. *Mammalia*, 70 (1-4) : 247-254.
- Andrés, M., Gidna, A.O., Yravedra, J., Domínguez- Rodrigo, M., (2012). A study of dimensional differences of tooth marks (*pits and scores*) on bones modified by small and large carnivores, *Archaeological Anthropological Science* 4: 209-219.
- Andrews P., & Cook J., (1985). Natural modifications to bones in a temperate setting. *Man*, 20 : 675 -691.
- Andrews P., (1990). Olws, caves and fossils. Predation, preservation and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK. *Natural History Museum Publications, London*, 231 pp.
- Andrews P., (1995). Experiments in taphonomy. *Journal of Archaeological Science*, 22: 147-153.
- Andrews, P., & Evans, E. M., (1983). Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9 (3): 289-307.
- Andrews, P., & Fernandez-Jalvo, Y., (1997). Surface modifications of the Sima de los Huesos fossil humans. *Journal of Human Evolution*, 33 (2-3): 191-217.

- Aouraghe H., Agusti, J., Ouchaou B., Bailon S., Lopez-Garcia J.M., Haddoumi H., El Hammouti K., Oujaa A. & Bougariane B. (2010). The Holocene vertebrate fauna from Guenfouda site, eastern Morocco. *Historical Biology*, 22(1): 320-326.
- Aouraghe, H. (2006). Histoire du peuplement paléolithique de l'Afrique du Nord et dynamique des interactions entre l'homme et son environnement. *Comptes Rendus Palevol*, 5(1-2) : 237-242.
- Aouraghe H., Ouchaou B., Bailon S., Haddoumi H. & El Hammouti K. (2009). Les Faunes Quaternaires de Guenfouda (Maroc Oriental). Poster présenté lors du *premier congrès International sur la Paléontologie des Vertébrés du Nord de L'Afrique (Navep 1)*, 25-27 Mai 2009, Marrakech.
- Arambourg, C., (1954a). L'atlanthrope de Ternifine, un chaînon complémentaire de l'ascendance humaine fabriquant des bifaces chelléens. *Nature* 3235: 401-404.
- Arambourg, C., (1954b). L'hominien Fossile de Ternifine (Algérie). *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences* 239: 893-895.
- Arambourg, C., (1955a). A recent discovery in human paleontology: *Atlantropus* of Ternifine (Algeria). *American Journal of Physical Anthropology*, vol. 13: 191-202.
- Arambourg, C., (1955b). Le gisement de Ternifine et l'*Atlantropus*. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 52(1-2): 90-95.
- Arambourg, C., (1956a). Une IIIème mandibule d'*Atlantropus* découverte à Ternifine. *Quaternaria*, Vol. 3 : 1-4.
- Arambourg, C., (1956b). Les fouilles du gisement de Ternifine et l'*Atlantropus* (1954-1956). *Congres Préhistoriques de France, Poitiers-Angoulême*.

- Arambourg, C., (1957). Les Fouilles du Gisement de Ternifine et l'*Atlanthropus*. *Congrès Préhistorique de France*. *Compte Rendu* 15: 171-177.
- Arambourg, C., (1958). Les Artisans des Industries Acheuléennes. *Bulletin de la Société Préhistorique de l'Ariège* 13: 1-2.
- Arambourg, C., and Hoffsteter, R., (1963). Le gisement de Ternifine. *Memoire de I.P.H.* n 32, Paris.
- Arnold, E., (1983). Osteology, genitalia and the relationships of *acanthodactylus* (reptilia: lacertidae). *Bulletin of the British museum (natural history)*, 44, 291–339.
- Arroyo, B.E., (1997). Diet of Montagu's Harrier *Circus pygargus* in central Spain: analysis of temporal and geographical variation. *Ibis* 139:664–672.
- Arroyo, B.E., (1998). Effect of diet on the reproductive success of Montagu's Harriers *Circus pygargus*. *Ibis* 140:690–693.
- Aulagnier S. (1992). *Zoogéographie des Mammifères du Maroc : de l'analyse spécifique à la typologie de peuplement à l'échelle régionale*. Thèse d'Etat, Université Montpellier2, 236p.
- Aulagnier S., Thévenot M., Gourves J. (1999). Régime alimentaire de la Chouette Effraie, *Tyto alba*, dans les plaines et reliefs du Maroc Nord-Atlantique. *Alauda*, 67(4): 271-351.
- Aulagnier, S., Cuzin, F., Thévenot, M. (2017). Mammifères sauvages du Maroc: Peuplement, répartition, ecologie. *Société Française pour l'étude et la protection des mammifères*, Paris, 340 Pp.
- Aulagnier, S., Haffner, P., Mitchell-, Aj., Moutou, F., Zima, J. (2008). Guide des Mammifères d'Europe, D'Afrique du Nord et du Moyen-Orient. *Delachaux et Niestlé*, Paris, 271 Pp.

- Averianov, A., & Tesakov, A. S. (1997). Evolutionary trends in Mio-Pliocene Leporinae, based on *Trischizolagus* (Mammalia, Lagomorpha). *Paläontologische Zeitschrift*, 71, 145-153.
- Avery D.M. (1982). Micromammals as paleoenvironmental indicators and an interpretation of the late Quaternary in the Southern Cape Province. *Annals of the South African Museum*, 85 : 183–374.
- Backwell, L.R., and d’Errico, F., (2005). The origin of bone tool technology and the identification of early hominid cultural traditions. In: d’Errico, F., Backwell, L.R. (Eds.), from tools to symbols from early hominids to modern humans. Wits University Press, 238-275.
- Bailon S. & Aouraghe H. (2002). Amphibiens, Chéloniens et Squamates du Pléistocène Supérieur D’el Harhoura I (Témara, Maroc). *Geodiversitas*, 24(4) : 821-830.
- Bailon S. & Rage J.C. (1992). Amphibiens et reptiles du Quaternaire. Relations avec l’homme. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 160 : 95-100.
- Bailon S. (1991). *Amphibiens et reptiles du pliocène et du Quaternaire de France et d’Espagne : mise en place et évolution des faunes*. Thèse de Doctorat, Université Paris 7, 499 p.
- Bailon S. (1999). Différenciation ostéologique des anoures (*amphibia, anura*) de France. *Fiches d’ostéologie animale pour l’archéologie, série c : varia, cnrs, apdca, antibes*.
- Bailon S. (2000). Amphibiens et Reptiles du Pliocène terminal D’ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geodiversitas*, 22(4) : 539-558.
- Bailon S. (2009). *Les Squamates (Lacertilia - Serpentes) du Néogène et du Quaternaire du Maroc*. Communication présentée lors du Premier Congrès International sur la Paléontologie des Vertébrés du Nord de l’Afrique (NAVEP 1), 25-27 mai 2009, Marrakech.

- Balout, L., Biberson, P., Tixier, J. (1963): L'acheuléen de Ternifine (Algérie), gisement de l'Atlantrophe. *L'Anthropologie*, 71, 3-4, pp. 217-238.
- Bayle, P. (1981) Quelques données sur le régime alimentaire du faucon pèlerin (*Falco peregrinus*) dans le massif vosgien. *Ciconia* 5:51–56.
- Behrensmeyer A.K. (1988). Vertebrate preservation in fluvial channels, *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 63 : 183-199.
- Behrensmeyer, A. K.; Gordon, K. D. y Yanagi, G. T. (1986). Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo cut marks. *Nature*, 319: 768-771.
- Behrensmeyer, A.K. (1975). The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages of Lake Rudolf , Kenya, *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* , 146 : 473-578.
- Behrensmeyer, A.K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4 (2): 150-162.
- Bekkoussa, B., Bekkoussa, S., Taupin, J.D., Patris, N., & Azzaz, H. (2017). Cartographie De L'indice De Qualité Des Eaux Souterraines De La Plaine De Ghriss, Nord-Ouest Algerien. *Hammamet le 2, 3 et 4 Octobre 2017: Eau–Société–Climat'2017 (ECHAP-2017)*.
- Bekkoussa, B., Jourde, H., Batiot-Guilhe, C., Meddi, M., Khaldi, A., Azzaz, H. (2013). Origine de la salinité et des principaux éléments majeurs des eaux de la nappe phréatique de la plaine de Ghriss, Nord-Ouest algérien. *Hydrological Sciences Journal*: 58 (5), 1-17.
- Bennàsar, M. (2010). *Tafonomía de micromamíferos del Pleistoceno Inferior de la Sierra de Atapuerca (Burgos): Sima del Elefante y Gran Dolina*. Tesis doctoral. Universitat Rovira i Virgili (Tarragona). 645 p.

- Bermúdez de Castro, J. M., Martín-Torres, M., Gómez-Robles, A., Prado, L., Sarmiento, S. (2007): Comparative analysis of the Gran Dolina-TD6 (Spain) and Tighennif (Algeria) hominin mandibles. *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 19, pp. 149-167.
- Best, Tl. (2018) Family Erinaceidae (Hedgehogs and Gymnures). In: Wilson De, Mittermeier Ra (Eds) Handbook of the mammals of the world. *Lynx Edicions*, Barcelona, 288–331.
- Betrouni, M. (2021). Le gisement préhistorique de sidi saïd ,Tipasa, Algérie, du temps vide au temps plein. *hal-03102641*.
- Bienvenido, M,N., Karoui-Yaakoub, N., Oms, O., Amri, L., López-García, J,M., Zerai, K., Blain, H,A., Saïd Mtimet, M., Espigares, M,P., Ben Haj Ali, N., Ros-Montoya, S., Boughdiri, M., Agustí, J., Khayati-Ammar, H., Maalaoui, H., Maahmoudi, Om El Khir., Sala, R., Othmani, A., Hawas, H., Gómez-Merino, G., Àlex Solè, Carbonell, E., Palmqvist, P. (2014). The early Middle Pleistocene archeopaleontological site of Wadi Sarrat (Tunisia) and the earliest record of *Bos primigenius*. *Quaternary Science Reviews* 90 37-46.
- Binford, L. R. (1981). Bones. Ancient men and modern myths. *Academic Press, New York*, 320 pp.
- Blain, H.A. (2005). *Contribution de la Paléoherpétofaune (Amphibia & Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène Supérieur au Pléistocène Moyen d'Espagne*. Thèse De Doctorat, Institut De Paléontologie Humaine, Muséum National D'histoire Naturelle, Paris, 402 P.
- Blain, H.A., Agustí, J., Lordkipanidze, D., Rook, L., & Delfino, M., (2014). Paleoclimatic and paleoenvironmental context of the Early Pleistocene hominins from Dmanisi (Georgia, Lesser Caucasus) inferred from the herpetofaunal assemblage: *Quaternary Science Reviews*, v. 105, p. 136–150.

- Blain, H.-A., Bailon, S., Cuenca-Bescos, G., (2008). The Early Middle Pleistocene palaeoenvironmental change based on the squamate reptile and amphibian proxies at the Gran Dolina site, Atapuerca, Spain. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 261,177e192.
- Blain, H.A., Fagoaga, A., Ruiz-Sánchez, F.J., Bisbal-Chinesta B.A., & Delfino, M. (2019). Latest Villafranchian climate and landscape reconstructions at Pirro Nord (southern Italy). *Geology*, 47(9), 829–832.
- Blasco, R., Rosell, J., Fernandez Peris, J., Caceres, I. y Verges, J. M. (2008). A new element of trampling: an experimental application on the Level XII faunal record of Bolomor Cave (Valencia, Spain). *Journal of Archaeological Science*, 35 (6): 1605-1618.
- Bocherens, H., Koch, P.L., Mariotti, A., Geraads, D. and Jaeger, J.J. (1996). Isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{18}O) of mammalian enamel from African Pleistocene hominid sites. *Palaios*, Vol. 11: 306-318.
- Bons, J. & Geniez, P. (1996). Amphibiens et reptiles du Maroc (Sahara occidental y compris). *Associación Herpetológica Española, Barcelona*, 319 P.
- Bons, J. (1967a) : *Recherche sur la biogéographie et la biologie des amphibiens et reptiles du Maroc*. Thèse Etat Doc. Sci. Montpellier : 321 P.
- Boulaghraief, K. (2019). *The phylogenetic relationship of the North and East African Pleistocene horses (Genus Equus)- Biogeography and the relevance for human dispersal across the Sahara*. Doctoral thesis. Università degli Studi di Ferrara, Italia.
- Bryja, J., Colangelo, P., Lavrenchenko, L.A., Meheretu, Y., Umbera, R., Bryjova, A., Verheyen, E., Leirs, H. & Castiglia, R. (2019). Diversity and evolution of African grass rats (muridae: *Arvicanthis*) from radiation in east Africa to repeated colonization of northwestern and southeastern savannas. *Journal of zoological systematics and evolutionary research*, 57 (4).

- Butler, P.M. (1998). Fossil history of shrews in Africa, *in* wojcik j.m. & wolsan m. (eds), *evolution of shrews, mammal research institute, polish academy of sciences, Bialowieza*, Pp. 121-132.
- Cáceres, I. (1995). *Estudio tafonómico de los procesos de formación del nivel i del abric romaní (Capellades, Barcelona): La influencia de la actividad antrópica*. Tesis de Licenciatura, Universita Rovira i Virgili, Tarragona.
- Cáceres, I. (1996). Secuencia de los procesos y mecanismos de alteración de la asociación fósil de macromamíferos del nivel I del Abric Romaní (Capellades, Barcelona). En: II Reunión de Tafonomía y Fosilización, Zaragoza (G. Meléndez, M. F. Blasco-Sancho e I. Pérez, Ed.), *Institución Fernando el Católico: 73 -78*.
- Cáceres, I. (2002). *Tafonomía de yacimientos antrópicos en Karst. Complejo Galería (Sierra de Atapuerca, Burgos), Vanguard Cave (Gibraltar) y Abric Romaní (Capellades, Barcelona)*. Tesis Doctoral, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.
- Cáceres, I., Kandi, N., Sahnouni, M., Harichane, Z., van der Made, J. (2015). Taphonomy of the Early Pleistocene fossil assemblages from Ain Boucherit (Ain Hanech, Algeria). En *Proceedings of the II Meeting of African Prehistory. Actas de las II Jornadas de Prehistoria Africana*. Burgos 15-16 April, 2015. CENIEH.
- Chaid Saoudi, Y. (2012). Contribution à la connaissance des faunes préhistoriques d'Algérie. *Ikosim1. A.A.S.P.P.A.* pp.7-23.
- Chaplin, R.E. (1971). The study of animal bones from archaeological sites. *Seminar Press, London*, 170.
- Chelli-Cheheb, R. (2018). *Les vertébrés fossiles des sites paléolithiques inférieurs: Pirro Nord 13 (Mode I, Italie) et Tighennif (Acheuléen, Algérie). Etude taphonomique et archéozoologique*. Thèse de Doctorat. Università degli Studi di Ferrara, Italia.

- Coard, R. (1999). One bone, two bones, wet bones, dry bones: transport potentials under experimental conditions. *Journal of Archaeological Science* 26: 1369-1375.
- Coiffait-Martin, B. (1991). *Contribution des rongeurs du Néogène d'Algérie à la biochronologie mammalienne d'Afrique Nord-Occidentale*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Nancy 1, 389 p.
- Cornette R., Stoetzel E., Herrel A., Moulin S., Hutterer R., Nespoulet R., El Hajraoui M.A., Denys C. & Baylac M. (2015). Shrews of the genus *Crocidura* from el Harhoura 2 (Témara, Morocco): the contribution of broken specimens to the understanding of late Pleistocene-Holocene palaeoenvironments in North Africa. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 436 : 1-8.
- Courty, M.A., Goldberg, P. & MacPhail, R. (1989). Soils and micromorphology in archaeology. *Cambridge University Press, Cambridge*, 364 pp.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., López-García, J.M., Blain, H.A., De Marfá, R.J., Galindo-Pellicena, M.A., Lluç Bennàsar-Serra, M., Melero-Rubio, M., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., (2010). Biochronology of Spanish Quaternary small vertebrate faunas. *Quaternary International* 212, 109-119.
- Dauphin, Y., Andrews, P.J., Denys, C., Fernandez-Jalvo, Y., Williams, C.T., (2003). Digestion and bone modification in a modern pellet assemblage of Olduvai gorge, Tanzania. *J. Taphon.* 1 (4), 209e232.
- Dauphin, Y., Kowalski, K. & Denys, C. (1994). Assemblage data and bone and teeth modifications as an aid to paleoenvironmental interpretations of the open-air Pleistocene site of Tighenif (Algeria). *Quaternary Research*, 42(3): 340-349.
- Dawson, M. (1958). Late Tertiary Leporidae of North America. *University of Kansas Paleontological Contributions*, 6, 1-75.

- DeMenocal, P. (2004). African climate change and faunal evolution during the Plio-Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters*, 220: 3-24.
- Demirel, A., Andrews, P., Yalçinkaya, I., Ersoy, A., (2011). The taphonomy and palaeoenvironmental implications of the small mammals from Karain Cave, Turkey. *J. Archaeol. Sci.* 38, 3048e3059.
- Denys, C. (1987b). Micromammals from the West Natron Pleistocene deposits (Tanzania). Biostratigraphy and paleoecology. Les micromammifères des dépôts pléistocènes de l'Ouest du lac Natron (Tanzanie). Biostratigraphie et paléoécologie. *Sciences Géologiques, bulletins et mémoires* 40-1-2 pp. 185-201 Strasbourg.
- Denys, C. & Mahboubi, M. (1992). Altérations structurales et chimiques des éléments squelettiques de pelotes de régurgitation d'un rapace diurne. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série A*, 14(1): 229-249.
- Denys, C. & Patou-Mathis, M. (2014). Manuel de Taphonomie. collection archéologiques. édition errance P228. Diagenetical changes in Pleistocene small mammal bones from Olduvai Bed I. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126 (1-2): 121-134.
- Denys, C. (1985). Paleoenvironmental and paleobiogeographical significance of the fossil rodent assemblages of Laetoli (Pliocene, Tanzania). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 52: 77- 97.
- Denys, C., Dauphin Y. & Fernandez-Jalvo, Y. (1997). Apports biostratigraphiques et paléoécologiques de l'étude taphonomique des assemblages de micromammifères. Bilan et perspectives. *Geobios*, 20 : 197-206.
- Denys, c., dauphin y., rzebik-kowalska, b. & kowalski, k. (1996). Taphonomic study of algerian owl pellet assemblages and differential preservation of some rodents: palaeontological implications. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 39(1): 103-116.

- Denys, C., Geraads, D., Hublin, J. J.M, y Tong, H. (1987). Méthode d'étude taphonomique des microvertébrés, Application au site Pléistocène de Tighenif (Ternifine, Algérie). *Archaeozoologia*, 1: 53-82.
- Denys, C., Patou, M., and Djemmali, N. (1984). Tighennif (Ternifine, Algérie). Premiers résultats concernant l'origine de l'accumulation du matériel osseux de ce gisement pléistocène. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* Vol. 299 : 481–86.
- Denys, C., Sanchez, V. & Fernandez-Jalvo, Y. (1995). Prédation et fossilisation des micromammifères. Présentation d'un des apports d'une discipline récente: la Taphonomie. *Arvicola*, 7(1) : 7–13.
- Denys, C., Stoetzel, E., Andrews, P., Bailon, S., Rihane, A., Huchet, J.B., Fernandez- Jalvo, Y., Laroulandie, V., (2018). Taphonomy of Small Predators multi-taxa accumulations: palaeoecological implications. *Hist. Biol.* 30 (6), 868–881.
- Denys, C., Williams C.T., Dauphin, Y., Andrews, P. & Fernández-Jalvo, Y. (1996b). Diagenetical changes in Pleistocene small mammal bones from Olduvai Bed I. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126 (1-2): 121-134.
- Dice, L. R. (1929). The phylogeny of the Leporidae, with description of a new genus. *journal of mammalogy*, 10, 340-344.
- Djemali, N. (1985). L'industrie lithique acheuléenne du gisement de Tighennif (Ternifine), Algérie. *Université Paris VI*: 184.
- Dodson, P. (1973). The significance of small bones in paleoecological interpretation. University of Wyoming *Contributions to Geology*, 12: 15-19.

- Domínguez-Rodrigo, M., and Martínez-Navarro, B. (2012). Taphonomic analysis of the early Pleistocene (2.4 Ma) faunal assemblage from A.L. 894 (Hadar, Ethiopia). *Journal of Human Evolution* 62 : 315–327.
- Domínguez-Rodrigo, M., and Piqueras, A. (2003c). The use of tooth pits to identify carnivore taxa in tooth-marked archaeofaunas and their relevance to reconstruct hominid carcass processing behaviours. *Journal of Archaeological Science* 30: 1385–1391.
- Dorn, R. I. & Oberlander, T. M. (1981). Microbial origin of desert varnish. *Science*, 213: 1245-124.
- Doumandji, S., Doumandji-Mitiche, B. & Cisse, O. (1997). Régime alimentaire de la chouette hulotte *Strix aluco* Linné, 1758 (Aves, Strigidae) en milieu suburbain près d'Alger. *Annales de l'Institut National Agronomique El Harrach*, 18(1-2) : 1-8.
- Duval, M., Sahnouni, M., Parés, J.M., Made, J,V,D., Abdessadok, S., Harichane, Z., Chelli Cheheb, R., Boulaghaif, K., Pérez-González, A. (2021). The Plio-Pleistocene sequence of Oued Boucherit (Algeria): A unique chronologically-constrained archaeological and palaeontological record in North Africa. *Quaternary Science Reviews* 271.107116.
- Echassoux, A. (2012). Comportements de subsistance et modifications osseuses à l'aube de l'Acheuléen à Konso, Éthiopie. *L'anthropologie* 116: 291–320.
- Èermák, S., Angelone, C., & Sinitza V.M. (2015). New Late Miocene *Alilepus* (Lagomorpha, Mammalia) from Eastern Europe – a new light on the evolution of the earliest old world Leporinae. *Bulletin of Geosciences* 90(2):431-451.
- Efremov, I.A. (1940). Taphonomy: a new branch of Paleontology. *Pan-American Geologist*, 74: 81-93.

- Fernández-García, M., López-García, J. M., & Lorenzo, C. (2016). Palaeoecological implications of rodents as proxies for the Late Pleistocene-Holocene environmental and climatic changes in northeastern Iberia. *Comptes Rendus Palevol*, 15(6), 707-719.
- Fernández-García, M., López-García, J. M., Royer, A., Lécuyer, C., Allué, E., Burjachs, F. Carbonell, E. (2020). Combined palaeoecological methods using small-mammal assemblages to decipher environmental context of a long-term Neanderthal settlement in northeastern Iberia. *Quaternary Science Reviews*, 228, 106072.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Sevilla, P. & Requejo, V. (2014). Digestion versus abrasion features in rodent bones. *Lethaia* (47) 3.
- Fernández-Jalvo, Y., Viseras, C. & Soria, J.M. (1996). Pliocene-Pleistocene continental infilling of the Granada and Guadix basins (Betic Cordillera, Spain): the influence of allocyclical and autocyclical processes on the resultant stratigraphical organization. In: Friend, P.F., Dabrio, C.J. (Eds.), Tertiary Basins of Spain: the Stratigraphic Record of Crustal Kinematics. *Cambridge University Press, Cambridge*, pp. 366-371.
- Fernández-Jalvo, Y. & Andrews, P. (1992). Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *Journal of Archaeological Science*, 19: 407-428.
- Fernández-Jalvo, Y. & Andrews, P. (2003). Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *Journal of Taphonomy*, 1 (3): 147-163.
- Fernández-Jalvo, Y. (1992). *Tafonomía de microvertebrados del complejo kárstico de Atapuerca (Burgos)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Facultad de Ciencias Geológicas, Departamento de Paleontología, 1-545.
- Fernández-Jalvo, Y. (1995). Small mammals taphonomy at La Trinchera de Atapuerca (Burgos, Spain). A remarkable example of taphonomic criteria used for stratigraphic correlations and palaeoenvironment interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 114: 167-195.

- Fernández-Jalvo, Y. (1999). Tafonomía de micromamíferos del yacimiento Galería de atapuerca (Burgos). En: Atapuerca: Ocupaciones humanas y paleoecología del yacimiento de Galería (E. Carbonell, A. Rosas y J. C. Díez, Eds.), *Junta de Castilla y León*, 7: 245-264.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., Denys, C., Sesé, C., Stoetzel, E., Marin-Monfort, D., Pesquero, D. (2016). Taphonomy for taxonomists: Implications of predation in small mammal studies. *Quaternary Science Reviews* 139, 138–157.
- Fernández-Jalvo, Y., Denys, C., Andrews, P., Williams, T., Dauphin, Y. y Humphrey, L. (1998) Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-I (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution*, 34: 137-172.
- Fernández-Jalvo, y., Sánchez-Chillón, B., Andrews, P., Fernández López, S. Alcalá Martínez, L. (2002). Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition. *Archaeometry*, 44 (3): 353-361.
- Fernández-López, S. (2000). Temas de Tafonomía. *Universidad Complutense de Madrid*, Madrid, 167 pp.
- Fromhage, L., Vences, M. & Veitha, M. (2004). Testing alternative vicariance scenarios in Western Mediterranean discoglossid frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 308–322.
- Frost, D.R. (2009). Amphibian species of the world: an online reference. Version 5.3 (12 February, 2009). Electronic database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/> *American museum of natural history, New York, USA*.
- Gans, C & Montero, R. (2008). An Atlas of Amphisbaenian skull anatomy; *society for the study of amphibians and reptiles*; 21; 2008; 621-738.

- Gans, C. (1978). The Characteristics and affinities of the Amphisbaenia. *Trans. Zool. Soc. London* 34, 347–416.
- Georgios, L.G & Szyndlar, Z. (2022). First occurrence of *Psammophis* (serpentes) from Europe witnesses another messinian herpetofaunal dispersal from Africa – biogeographic implications and a discussion of the vertebral morphology of psammophiid snakes. *The Anatomical Record Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 305(11):3263–3282.
- Geraads, D. (1982). Paléobiogéographie de l’Afrique du Nord depuis le Miocène Terminal, d’après les grands Mammifères. *Geobios*, mémoire spécial n°6 : 473-481.
- Geraads, D. (1993). Middle Pleistocene *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) from Oulad Hamida I, Morocco, and their phylogenetic relationships. *Proceedings Of The Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen* 96 (3) : 281-294.
- Geraads, D. (1994). Rongeurs et lagomorphes du Pléistocène Moyen de La “Grotte des Rhinocéros”, Carrière Oulad Hamida I, Casablanca, Maroc. *Neues Jahrbuch Geologie Und Paläontologie Abhandlungen*, 191, 147-172.
- Geraads, D. (1995). Rongeurs et Insectivores (Mammalia) du Pliocene final de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 28(1): 99-115.
- Geraads, D. (1998). Rongeurs du Mio-Pliocène de Lissasfa (Casablanca, Maroc). *Geobios* 31 (2) : 229-245.
- Geraads, D. (2002). Plio-Pleistocene mammalian biostratigraphy of Atlantic Morocco. *Quaternaire* 13 (1) : 43-53.

- Geraads, D. (2009). Mole voles (*Ellobiusini*, Arvicolinae) as markers of Early Pleistocene Eurasian African biotic connections // The Quaternary of southern Spain: a bridge between Africa and the Alpine domain. Orce. 2009 *annual meeting SEQS*. Abstract volume. Tarragona: Universitat Rovira i Virgili. P.52–53.
- Geraads, D. (2010). Biochronologie Mammalienne du Quaternaire du Maroc Atlantique, dans son cadre régional. *L'anthropologie*, 114: 324–340.
- Geraads, D. (2016). Pleistocene Carnivora (Mammalia) from Tighennif (Ternifine), Algeria. *Geobios*. Volume 49, Issue 6, November–December 2016, Pages 445-458.
- Geraads, D. (2016b). La faune de vertébrés du Pléistocène Moyen de la Grotte des Rhinocéros, Casablanca, Maroc : 5 – Insectivores, In Raynal J.P. & Mohib A (Eds), *Préhistoire De Casablanca. 1 – La Grotte Des Rhinocéros (Fouilles 1991 Et 1996)*, Villes Et Sites Archéologiques du Maroc, Vol. Vi, Rabat, Pp. 105-110.
- Geraads, D., Hublin J.-J., Jaeger J.-J., Tong H., Sen S. & Toubeau P. (1986). The Pleistocene hominid site of Ternifine, Algeria: New results on the environment, age and human industries. *Quaternary Research*, 25: 380-386.
- Geraads, D., Raynal, J.P. & Sbihi-Alaoui, F.Z. (2010). Mammalian faunas from the Pliocene and Pleistocene of Casablanca (Morocco). *Historical Biology*, 22 (1–3) : 275–285.
- Harris, D.J., & Arnold, E.N. (2000). Elucidation of the relationships of spiny footed lizards, *Acanthodactylus* spp. (Reptilia: Lacertidae) using mitochondrial DNA sequence, with comments on their biogeography and evolution. *journal of zoology*, 252, 351–362.
- Haynes, G. (1983b). A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones. *Paleobiology* 9(2): 164-172.

- Hernández Fernández, M., Álvarez Sierra, M.Á., Peláez-Campomanes, P., (2007). Bioclimatic analysis of rodent palaeofaunas reveals severe climatic changes in Southwestern Europe during the Plio-Pleistocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 251, 500–526.
- Hernández Fernández, M.,(2001). Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. *Global Ecology and Biogeography* 10, 189–204.
- Hill, A.P. (1979). Butchery and natural disarticulation: an investigatory technique. *American Antiquity*, 48: 102-114.
- Hoffstetter, R. (1961). Squamates. In le gisement de vertébrés Miocènes de Beni Mellal (Maroc). *notes et mémoires du service géologique du maroc*, 155: 103.
- Hossini (2000). Un nouveau discoglossidé (Amphibia, Anura) dans le Miocène Supérieur du gisement Marocain « Oued Zra ». *Comptes Rendus De L'académie Des. Sciences, Paris, Sciences De La Terre Et Des Planètes*, 331 : 621-626.
- Hossini (2001). Les Anoures (Amphibiens) Du Pléistocène Inférieur (« Villafranchien ») Du Jebel Irhoud (Carrière « Ocre »), Maroc. *Annales De Paléontologie*, 87(2): 79-97.
- Hossini (2002). *La faune d'anoures Marocaines du Miocène au Pléistocène et ses rapports avec celle de la même époque au sud-ouest Européen : hypothèses sur l'origine des anoures au Maroc*. Thèse D'état, Université Moulay Ismail, Meknes, Maroc, 243 P.
- Hublin, J.J., (2001). Northwestern Africa Middle Pleistocene hominids and their bearing on the emergente of Homo sapiens. In: Barham, L., Robson-Brown, K. (Eds.), Human Roots. Africa and Asia in the Middle Pleistocene. *CHERUB. Western Academic and Specialist Press Ltd*, Bristol: 99-121.

- Huguet, R. (2007). *Primeras ocupaciones humanas en la Península Ibérica: Paleoeconomía en la Sierra de Atapuerca (Burgos) y la Cuenca de Guadix-Baza (Granada) durante el Pleistoceno Inferior*, Tesis doctoral. Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili.
- Hutterer, R. (1991). Variation and evolution of the Sicilian Shrew: Taxonomic conclusions and description of a possibly related species from the Pleistocene of Morocco (Mammalia: Soricidae). *Bonner Zoologische Beiträge* 42 (3–4) : 241–251.
- Hutterer, R. (2005). Order Erinaceomorpha. In: Wilson De, Reeder Dm (Eds) Mammals species of the world. A Taxonomical and Geographical reference. 3rd Edn. *The John Hopkins University Press, Baltimore*, 212–219.
- Hutterer, R. (2016). *Paraechinus Aethiopicus*. The IUCN Red List of threatened species (2016). E.T40606a22326233. <https://doi.org/10.2305/iucn.uk.2016-2.rlts.T40606a22326233>.
- Jaeger J.J., Martinez N.L., Michaux J. & Thaler L. (1977). Les faunes de micromammifères du Néogène supérieur de la Méditerranée occidentale. Biochronologie, corrélations avec les formations marines et échanges intercontinentaux. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 19(3) : 501-506.
- Jaeger J.J., Michaux, J. & David, B. (1973). Biochronologie du Miocène moyen et supérieur continental du Maghreb. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série D.*, 177 : 2477-2480.
- Jaeger, J.J. & Martin J. (1971). Découverte au Maroc des premiers micromammifères du Pontien d'Afrique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série D*, 272 : 2155-2158.
- Jaeger, J.J. (1969). Les Rongeurs du Pléistocène Moyen de Ternifine (Algérie). *Comptes rendus de l'académie des sciences, Paris, Série D.*, 273 : 562-565.

- Jaeger, J.J. (1970). Découverte au Jebel Irhoud des premières faunes de rongeurs du Pléistocène inférieur et moyen du Maroc. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 270 : 920-923.
- Jaeger, J.J. (1971). Les micromammifères du « Villafranchien » inférieur du lac Ichkeul (Tunisie) : données stratigraphiques et biogéographiques nouvelles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, Série D, 273 : 562-565.
- Jaeger, J.J. (1975a). *Evolution des Rongeurs du Miocène à l'actuel en Afrique Nord occidentale*. Thèse Doctorat, Université de Montpellier 2, France (3 Volumes).
- Jaeger, J.J. (1975b). Les faunes de mammifères et les hominidés fossiles du Pléistocène Moyen du Maghreb. In : Etude de certains milieux du Maroc et de leur Evolution récente, II. *Travaux de la R.C.P.*, 249, p. 265-290.
- Jaeger, J.J. (1976). Les Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène inférieur d'Olduvai Bed I (Tanzanie) : Les Murides. In: Savage, R.J.G., Coryndon, S.J., (Eds) fossil vertebrates of Africa. *Academic press*, London, Pp. 57-120.
- Jaeger, J.J. (1977a). Les rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb. *Palaeovertebrata*, 8(1) : 1-166.
- Jaeger, J.J. (1977b). Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni-Mellal. *Palaeovertebrata*, 7(4) : 91-132.
- Jaeger, J.J. (1988). Origine et évolution du genre *Ellobius* (Mammalia, Rodentia) en Afrique nord-occidentale. *Folia Quaternaria*, 57 : 3-50.
- 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*, 150 : 153-158.

- Klietmann, J., Nagel, D., Rummel, M., Hoek Ostende, L.W., Van Den (2014). Amphiperatherium and Erinaceidae of Petersbuch 28. *Bulletin of Geosciences* 89(1), Czech Geological Survey, Prague. Issn 1214-1119.
- Kowalski, K. & Rzebik-Kowalska, B. (1991). *Mammals of Algeria*. Pologne, *Ossolineum*, 371 Pp.
- Lapparent De Broin F. (2000). African Chelonians from the Jurassic to the present: Phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontologia Africana*, 36: 43-82.
- Laroulandie, V., Mallye, J.B. & Denys, C. (Eds) (2011). Taphonomie des Petits vertébrés : Référentiels et transferts aux fossiles. Actes de la Table ronde du RTP taphonomie, Talence 20-21 octobre 2009. Oxford : Archeopress, British Archaeological Research *International Series* 2269. 194p.
- Le Gros Clark, W.E., (1964). The fossil evidence for human evolution: an introduction to the study of palaeoanthropology, 2nd ed. *University of Chicago Press*, Chicago, 201.
- Leakey, M., and Roe, D.A. (eds). (1994). Olduvai Gorge. Vol. 5. Excavations in Beds III, IV, and the Masek Beds 1968–1971. *Cambridge, UK, Cambridge University Press*.
- López Martínez, N., Likius, A., Mackaye, H.T., Vignaud, P. & Brunet, M. (2007). A new Lagomorph from the late Miocene of Chad (Central Africa). *Revista Española de Paleontología* 22, 1–20.
- Lopez-García, J.M., Agustí, J., Aouraghe, H., (2013). The small mammals from the Holocene site of Guenfouda (Jerada, Eastern Morocco): Chronological and Paleoecological Implications. *Hist. Biol.* 25 (1), 51–57.
- López-García, J.M., Blain, H.-A., Cuenca-Bescós, G., Alonso, C., Alonso, S., Vaquero, M., (2011). Small vertebrates (Amphibia, Squamata, Mammalia) from the late Pleistocene-Holocene of the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain). *Geobios* 44, 253–269.

- López-García, J.M., Blain, H.A., Cuenca-Bescós, G., Ruiz-Zapata, M.B., Dorado-Valiño, M., Gil-García, M.J., Valdeolillos, A., Ortega, A.I., Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., de Castro, J.M.B., Carbonell, E., (2010). Palaeoenvironmental and palaeoclimatic reconstruction of the Latest Pleistocene of El Portalón Site, Sierra de Atapuerca, northwestern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 453–464.
- Lopez-García, J.M., Blain, H.A., Sanz, M., Daura, J., (2012). A coastal reservoir of terrestrial resources for neanderthal populations in north-eastern Iberia: palaeoenvironmental data inferred from the small-vertebrate assemblage of Cova del Gegant, Sitges, Barcelona. *J. Quat. Sci.* 27, 105e113.
- López-Martínez, N. (1989). *Revisión sistemática y bioestratigráfica de los lagomorpha (mammalia) del terciario y cuaternario inferior de España*. Ph.D. Univ. Madrid, 1977; memorias museo paleontología de la universidad de Zaragoza, 3, 1-342.
- Lyman, R.L. (1994). Vertebrate Taphonomy. Cambridge University Press, *Cambridge*, 524 pp.
- Mahboubi, S. (2014) *Les Rongeurs Du Miocène Supérieur Et Terminal d'Afrique Nord-Occidentale : Biochronologie, Magnétostratigraphie, Biogéographie Et Paléoenvironnements*. Thèse de Doctorat Terre Solide Et Enveloppes Superficielles. Poitiers Université De Poitiers.
- Marx, H. (1969): *In* Bons, J., Geniez, Ph. (1996): Amphibiens et Reptiles du Maroc (Sahara Occidental compris). *Atlas Biogéographique*. Barcelona, Asociación Herpetológica Española, Barcelona.
- Maslin, M.A., Brierley, C.M., Milner, A.M., Shultz, S., Trauth, M.H., Wilson, K.E. (2014). East African climate pulses and early human evolution. *Quaternary Science Reviews* 101: 1-17.

- Mathieu Duval., Mohamed Sahnouni., Josep M. Parés., Jian-xin Zhao., Rainer Grün., Salah Abdessadok., Alfredo Pérez-González., Abdelkader Derradji., Zoheir Harichane., Nacim Mazouni., Kamel Boulaghraief., Razika Chelli Cheheb., Jan van der Made. (2023). on the age of Ain Hanech Oldowan locality (Algeria): First numerical dating results. *Journal of Human Evolution* Volume 180, 103371.
- Maul, L.C., Smith, K.T., Shenbrot, G., Bruch, A.A., Wegmüller, F., Le Tensorer, J.M., (2015b). Microvertebrates from unit G/layer 17 of the archaeological site of Hummal (El Kowm, Central Syria): Preliminary results. *Anthropologie* (France).
- Mayhew, D.F. (1977). Avian predators as accumulators of fossil mammal material. *Boreas*, 6: 25-31.
- Medig, M., Hadjouis, D., Sahnouni, M., Derradji, A. & Sala, R., (2005). Les grottes paléolithiques de Taza. *Archéologia*, 425, 64-69.
- Mein, P. & Martín Suárez, E. (1993). *Galerix Iberica* Sp. Nov. (Erinaceidae, Insectivora, Mammalia) from the late Miocene and early Pliocene of the Iberian Peninsula. *Geobios* 26(6): 723-730.
- Mein, P. & Pickford, M. (1992). Gisements Karstiques Pléistocènes Au Djebel Rerras, Tunisie. *Comptes rendus de l'académie des sciences de Paris, Serie Ii 315* : 247-253.
- Merzoug, S., (2005). *Comportements de subsistance des Ibéromaurusiens d'après l'analyse archéozoologique des mammifères des sites de Tamar Hat, Taza 1 et Columnata (Algérie)*. Thèse de Doctorat. Museum national d'Histoire naturelle, Paris, France.
- Meunier, M., Stoetzel, E., Souttou, K., Sekour, M., Moussa, H., Boukhemza, M., Doumandji, S., Denys, C. (2020). Mise à jour de la liste des rongeurs d'Algérie, biogéographie et implications paléoécologiques. *Bull. Soc. zool. Fr.*145(4) : 413-474.

- Michaux, J. (1971). Muridae (Rodentia) Néogènes d'Europe Sub-occidentale. Évolution et rapport avec les formes actuelles. *Paleobiologie Continentale*, Montpellier 2, 1–67.
- Michel, P. (1990). *Contribution à l'étude paléontologique des vertébrés fossiles du quaternaire marocain à partir de sites du Maroc atlantique, central et oriental*. Thèse De Doctorat, Institut De Paléontologie Humaine, Muséum National D'histoire Naturelle, Paris, 2 Volumes, 1152 P.
- Nicolas, V., Jacquet, F., Stoetzel, E., Lalis, A., Delapre, A., El Brini, H., Mataame, A., Rihane, A., Liefried, S., Ouarour, A & Denys, C. (2015). Identification Moléculaire et Histoire Phylogéographique et Démographique des Musaraignes du Maroc Septentrional. *Travaux de L'institut Scientifique, Série Générale*, 2015, N° 8, 141-150.
- Ouahbi, Y., Aberkan, M. & Serre, F. (2003). Recent Quaternary fossil mammals of Chrafate and Ez Zarka. The origin of modern fauna in the northern Rif (Nw Morocco, Northern Africa). *Geologica Acta*, 1(3) : 277-288.
- Ould Sabar, M.S. & Michel, P. (1996). Les Anoures (Amphibiens) du Pléistocène Moyen (Amirien) et Supérieur (Tensiftien et Soltanien) des Carrières Doukkala I et Doukkala II (Région de Temara-Maroc Atlantique). *Quaternaire*, 7(1) : 39-51.
- Palacios, F. & López-Martínez, N. (1980). Morfología dentaria de las Liebres Europeas (Lagomorpha, Leporidae). *Doñana Acta Vertebrata*, Sevilla, 7, 61-81.
- Parfitt, S.A. (2016.) Chapter 7 Rodents, Lagomorphs and Insectivores from Azokh Cave, in: Fernández-Jalvo, Y., King, T., Yepiskoposyan, L., Andrews, P. (Eds.), Azokh Cave and the Transcaucasian Corridor, *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer International Publishing, Cham, pp. 163–176.
- Petter F. (1968). Un Muridé quaternaire nouveau d'Algérie, *Paraethomys filfilae*. *Mammalia*, 32(1) : 54-59.

- Pickford, M. (2020). The fossil Suidae (Mammalia, Artiodactyla) from Ternifine (Tighenif) Algeria. *Verlag Dr. Friedrich Pfeil München*, July 2020 ISSN 0177-0950, ISBN 978-3-89937-262-5. <http://dnb.dnb.de/abrufbar>.
- Piñero, P., Agustí, J., Blain, H.-A., Laplana, C., (2016). Paleoenvironmental reconstruction of the Early Pleistocene site of Quibas (SE Spain) using a rodent assemblage. *C. R. Palevol.* 15, 659e668.
- Pomel, A. (1878). Ossements d'éléphants et d'hippopotames découverts dans une station préhistorique de la plaine de d'Eghris. *Bulletin de la Société Géologique Française*: 44-51.
- Pomel, A. (1893-1897). Monographies des Vertébrés fossiles de l'Algérie. *Service de la Carte Géologique de l'Algérie, Alger*.
- Pomel, N.A. (1885). Paléontologie ou description des animaux fossiles de L'Algérie. Zoophytes. 1re Livraison. 2e Fascicule Échinodermes. Classification méthodique et genera des échinides vivants et fossiles. *Adolphe Jourdan, Algeria*. 131.
- Rabeder, G. (1981). Die Arvicoliden (Rodentia, Mammalia) aus dem Pliozän und dem älterem Pleistozän von Niederösterreich. Beiträge zur Paläontologie von Österreich. Vol.8. P.1–343.
- Rage, J.C. (1976). Les Squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc. *Géologie Méditerranéenne* 2(3) : 57-70.
- Raynal, J.P & Mohib, A. (2016). Préhistoire de Casablanca. 1. la Grotte des Rhinocéros (fouilles 1991 et 1996). villes et sites archéologiques du Maroc. 6. Ministère de la Culture, *institut national des sciences de l'archéologie et du patrimoine*, Rabat, 300 P.

- Raynal, J.P., Amani F., Geraads D., El Graoui M., Magoga L., Texier J.P. & Sbihi-Alaoui F.Z. (2008). La Grotte des Félines, site Paléolithique du Pléistocène Supérieur à Dar Bouazza (Maroc). *L'anthropologie*, 112 : 182-200.
- Renaud, S., Benammi, M. & Jaeger, J.J. (1999). Morphological evolution of the murine rodent *Paraethomys* in response to climatic variations (Mio-Pleistocene of North-Africa). *Palaeobiology*, 25(3): 369-382.
- Reumer, J.W.F. (1984). Ruscinian and Early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary. *Scripta Geologica* 73 : 173 P.
- Rey-Rodríguez, I., López-García, J.-M., Blain, H.-A., Stoetzel, E., Denys, C., Fernández-García, M., Tumung, L., Ollé, A., Bazgir, B., (2020). Exploring the landscape and climatic conditions of Neanderthals and anatomically modern humans in the Middle East: the rodent assemblage from the late Pleistocene of Kaldar Cave (Khorramabad Valley, Iran). *Quaternary Science Reviews* 236, 106278.
- Royer, A., García, B.A., Laffont, R., Hernández, M., Cnrs, U.M.R., Franche-comté, U.B., Gabriel, B., (2020). New bioclimatic models for the quaternary palaeartic based on insectivore and rodent communities 560.
- Rzebik-Kowalska, B. (1988a). Studies on the Genus *Crocidura* (Insectivora, Mammalia) In Algeria. *Acta Zoologica Cracoviensia* 31 (4) : 167-192.
- Rzebik-Kowalska, B. (1988b). Soricidae (Mammalia, Insectivora) from the Plio-Pleistocene and Middle Quaternary of Morocco and Algeria. *Folia Quaternaria* 57 : 51-90.
- Sahnouni M., Hadjouis D., van der Made J., Derradji A., Canals A., Medig M., Belahrech H., Harichane Z. et Rabhi M., (2002), Further research at the Oldowan site of Ain Hanech, north-eastern Algeria. *Journal of Human Evolution*, Vol. 43, pp. 925-37.

- Sahnouni, M. & Heinzelin, J. (1998). The site of Ain Hanech revisited: new investigations at this Lower Pleistocene site in Northern Algeria. *Journal of Archaeological Science*, Vol. 25, pp. 1083-101.
- Sahnouni, M. & van der Made, J. (2009). The Oldowan in North Africa within a biochronological framework. In: N. Toth and K. Schick (eds), *The Cutting Edge: New Approaches to the Archaeology of Human Origins*. Bloomington, *Stone Age Institute Press*, pp. 179-210.
- Sahnouni, M. (1998). *The Lower Paleolithic of the Maghreb, Excavations and Analyses at Ain Hanech, Algeria*. Oxford, UK, Archaeopress, Cambridge Monographs in African Archaeology 42; *British Archaeological Reports International Series* 689, 162 p.
- Sahnouni, M. (2012). Lower Palaeolithic settlements in the Maghreb: current state of knowledge and perspectives in the framework of the World Heritage Convention, In: Nuria Sanz (Ed.), *Human origin sites and the World Heritage Convention in Africa*, Paper 33, pp. 128-150.
- Sahnouni, M., Hachi, S., Derradji, A., Harichane, Z., Medik, M., Abdessadok, S., Chelli-Cheheb, R., Boulaghraif, K., Chemerik, F., Benchernine, R. (2020). Comportement et adaptation des *Homo erectus* d'Afrique du nord: Relancement des recherches dans le gisement à Hominidés de Tighennif (ex, Ternifine), Algérie. *Libyca, CNRPAH, Tome XXXVI*.
- Sahnouni, M., Pares J., Duval M., Van der Made J., Perez-Gonzalez A., Harichane Z., Abdessadok S., Arnold L., Caceres I., Kandi N., Chelli-Cheheb R., Boulaghraif K., Agusti J., Saidani N., Mouhoubi Y. (2018). Early Homo adaptive and behavioral patterns in North Africa: Perspectives from Ain Hanech and Tighennif (formerly Ternifine) sites in northern Algeria. *15th PANAFA Congress, 10-14 September 2018, Rabat, Morocco, Abstract Book*, p.5.

- Sahnouni, M., Parés, J.M., Duval, M., Càceres, I., Harichane, Z., Van der Made, J., Pérez-González, A., Abdessadok, S., Kandi, N., Derradji, A., Medig, M., Boulaghraif, K., Semaw, S., (2018). 1.9-2.4 million-year-old artefacts and stone tool cutmarked bones from Ain Boucherit, Algeria. *Science* 362 (6420), 1297e1301.
- Sahnouni, M., Van Der Made, J., Everett, M. (2010). Early North Africa: Chronology, ecology, and hominin behavior: Insights from Ain Hanech and El-Kherba, northeastern Algeria. *Quaternary International*, 223-224, pp. 436–438.
- Saidani, N., Merzoug, S., Kherbouche, F., Stoetzel, E. (2016). Nouvelles données sur le contexte Taphonomique et Environnemental des occupations Néolithiques de la Grotte de Gueldaman Gld1 (Algérie) d'après l'étude des Microvertébrés. *J. Mat.Env. Sci.* 7(10), 3800-3817.
- Saidani, N., Stoetzel, E., Merzoug, S., (2017). Etude Taxonomique et Taphonomique des microvertébrés des sites capsien de Medjez (I-II), Algérie ; résultats préliminaires et perspectives d'études. Poster, *8ème Rencontre des Quaternaristes Marocains*, 10-12 November 2015, Nador, Morocco (Abstract Book, p. 104).
- Said-Mtimet, M. (2021). *The Microvertibrates (Micromammals, Amphibians, Reptiles, Avec and Fishes) from the archeopaleontological site of Wadi Sarrat (NW Tunisia) Bio-geochronology, Paleobiogeography and paleoenvironmental reconstruction*. PhD thesis. Universitat Rovira i Virgili, Tarragona.
- Salvador, A. (1982). A Revision of the Lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). *Bonner Zoologische Monographien*, 16, 1-167.
- Sanchiz, F.B. (1977a). Catálogo de los anfibios fósiles de España (Noviembre de 1977). *Acta Geológica Hispánica*. 12 (4-6): 103-107.
- Schleich H., Kästle W. & Kabisch K. (1996). Amphibians and Reptiles of North Africa. *Koeltz Scientific Books, Germany*, 630 P.

- Sekour, M., Baziz, B., Denys, C. Doumandji, S., Souttou, K., Guezoul, O. (2010a). Régime alimentaire de la Chevêche d'Athéna *Athene noctua*, de l'Effraie des clochers *Tyto alba*, du Hibou moyen-duc *Asio otus* et du Grand-duc Ascalaphe *Bubo ascalaphus* : Réserve naturelle de Mergueb (Algérie). *Alauda*, 78 (2), 103–117.
- Shipman, P. (1981). Life history of a fossil. An introduction to Taphonomy and Paleoecology. Harvard University Press, *Massachusetts*, 232 pp.
- Simpson, G.G. (1943). Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science*, 241, 1-31.
- Sourisseau, B. (1974). Etude hydrogéologique de la plaine de Mascara. *Agence Nationale des Ressources Hydrauliques (ANRH)*, Oran.
- Souttou K., Baziz B., Denys C., Brahimi R., Doumandji S. (2008). Variations temporelles du régime alimentaire du faucon crécerelle *Falco tinnunculus* Linné, 1758 (Aves, Falconidae) dans un milieu suburbain à El Harrach (Alger, Algérie). *Alauda*, 76(2) : 147 - 155.
- Souttou, K., Baziz, B., Doumandji, S., Denys, C. & Brahimi, R. (2006). Analysis of pellets from a suburban common kestrel *Falco tinnunculus* nest in El Harrach (Algiers, Algeria). *Ostrich*, 77 (3-4): 175-178.
- Souttou, K., Baziz, B., Doumandji, S., Denys, C., Brahimi, R. (2007). Prey selection in the common kestrel *Falco tinnunculus* (Aves, falconidae) in the Algiers suburbs (Algeria). *Folia Zoologica*, 56(4): 405-416.
- Stoetzel, E. & Pickford, M. (2022). Étude d'un assemblage original de Microvertébrés du Pléistocène Moyen du Nord-est de l'Algérie (Ben Kérat, Oued Zenati) et description de deux nouveaux Muridés. *Geodiversitas* 44 (8): 237-263.

- Stoetzel, E. (2009) : *Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Harhoura 2 (Pléistocène supérieure - Holocène, Maroc): systématique, évolution, taphonomie et paléoécologie*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, 432 p.
- Stoetzel, E. (2013). Late Cenozoic micromammal biochronology of northwestern Africa. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 392 : 359-381.
- Stoetzel, E., Bailon, S., El Hajraoui, M.A. & Nespoul R. (2008) : Apport sur les connaissances des paléoenvironnements néolithiques du Maroc à partir des amphibiens-reptiles de la couche 1 d'El Harhoura 2, Rabat-Témara, Maroc. *L'Anthropologie*, 112(4-5): 731-756.
- Stoetzel, E., Bailon, S., Nespoulet, R., El Hajraoui, M.A. & Denys, C. (2010). Pleistocene and Holocene small vertebrates of El Harhoura 2 Cave (Rabat-Temara, Morocco): An annotated Preliminary Taxonomic List. *Historical Biology* 22 (1-3) : 303-319.
- Stoetzel, E., Cornette, R., Lalis, A., Nicolas, V., Cucchi, T. & Denys, C. (2017). Systematics and evolution of the *Meriones shawii/grandis* complex (Rodentia, Gerbillinae) during the Late Quaternary in northwestern Africa: exploring the role of environmental and anthropogenic changes. *Quaternary Science Reviews* 164 : 199-216.
- Stoetzel, E., Denys, C., Bailon S., El Hajraoui, M.A. & Nespoulet, R. (2012). Taphonomic analysis of amphibian and Squamate remains from El Harhoura 2 (Rabat-Témara, Morocco): Contributions to Palaeoecological and Archaeological Interpretations. *International Journal Of Osteoarchaeology* 22 : 616-635.
- Stoetzel, E., Lalis, A., Nicolas, V., Aulagnier, S., Bennazou T., Dauphin, Y. El Hajraoui M. A., El Hassani A., Fahd S., Fekhaoui, M., Geigl, E.M., Lapointe, F.J., Leblois, R., Ohler, A.M., Nespoulet, F., Denys, C (2019). Quaternary terrestrial microvertebrates from northwestern Africa: state-of-the-art focused on recent multidisciplinary studies. *Quaternary Science Reviews*, 224, 105966.

- Stoetzel, E., Marion, L., Nespoulet, R., El Hajraoui, M.A., Denys, C., (2011). Taphonomy and Palaeoecology of the Late Pleistocene to Middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 Cave (Rabat-Temara, Morocco). *J. Hum. Evol.* 60, 1–33.
- Stoetzel, E., Sime, W.B., Pleurdeau, D., Asrat, A., Assefa, Z., Desclaux, E., Denys, C., (2017). Preliminary study of the rodent assemblages of Goda Buticha: new insights on Late Quaternary environmental and cultural changes in southeastern Ethiopia. *Quaternary International* 471:21-34.
- Stojanowski, C.M. (2002). Hydrodynamic sorting in a coastal marine skeletal assemblage. *International Journal of Osteoarchaeology* 12: 259-278.
- Szyndlar Z. (1984). Fossil snakes from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 28 : 1–156.
- Tamar, K., Carranza, S., Sindaco, R., Moravec, J., Trape, J.F., & Meiri, S. (2016). Out of Africa: Phylogeny and Biogeography of the widespread genus *Acanthodactylus* (Reptilia: Lacertidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 103, 6–18.
- Tchernov, E. (1987). The age of 'Ubeidiya Formation, an early Pleistocene hominid site in the Jordan Valley, Israel. *Israel Journal of Earth Sciences*, 36: 3–30.
- Tesakov, A.S. (2004). [Biostratigraphy of Middle Pliocene – Pleistocene of Eastern Europe (based on small mammals)]. Moscow: *Izdatel'stvo Nauka*. 247 p. [in Russian].
- Tesakov, A.S. & Geraads, D. (2009). Mole voles (*Ellobiusini*, Arvicolinae) as markers of Early Pleistocene Eurasian African biotic connections // The Quaternary of southern Spain: a bridge between Africa and the Alpine domain. Orce. 2009 annual meeting SEQS. *Abstract volume*. Tarragona: Universitat Rovira i Virgili. P.52–53.
- Tesakov, A.S. (2008). Early Pleistocene mammalian fauna of Sarkel (Lower Don River area, Russia): mole voles (*Ellobiusini*, Rodentia) // *Russian Journal of Theriology*. Vol.7. No.2. P.81–88.

- Tesakov, A.S. (2016). [Ancient Transcaucasian mole vole from early Middle Pleistocene of Armenia] // Theriofauna of Russia and adjacent territories. International Conference. X Congress of the Russian Theriological Society RAS. Moscow 1–5, 2016. *Moscow: KMK Scientific Press*. P.420.
- Tomassini, Dr. (1883). Gisement Chelléen de Ternifine. *Bulletin de la Société d'Anthropologie de Paris VI*: 426-431.
- Vergilino, M. (1999). *Les Peuplements De Soricidae (Lypotyphla, Mammalia) Du Maghreb Depuis Le Miocène*. Mémoire De Dea, Université De Montpellier, France, 33 P.
- Vergnaud-Grazzini, C. (1966). Les Amphibiens du Miocène de Beni-Mellal. *Notes Du Service Géologique Du Maroc*, 27(198): 43-69.
- Vesmanis, I.E. & Vesmanis, A. (1980). Beitrag Zur Kenntnis Der Crociduren - Fauna Marokkos (Mammalia, Insectivora, Soricidae) 1. Die Wimperspitzmause Aus Den Sammlungen Des Smithsonian Institution, Washington. *Zoologische Abhandlungen, Staatliches Museum Für Tierkunde Dresden*, 36 : 11-80.
- Vogel, P., Mehmeti, A.M., Dubey, S., Vogel-Gerber, C., Koyasu, K. & Ribi M. (2006). Habitat, Morphology and Karyotype of the Saharan Shrew *Crocidura Tarfayensis* (Mammalia: Soricidae). *Acta Theriologica* 51 (4) : 353–361.
- Voorhies, M. R. (1974). Fossil pocket mouse burrows in Nebraska. *American Midland naturalist*, 91: 492-498.
- Voorhies, M.R. (1969). Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska - *Contributions to geology, University of Wyoming, Special Paper*, 1, 69 pp.

Références bibliographiques

Zanolli, C., and Mazurien, A. (2013). Endostructural characterization of the *H. heidelbergensis* dental remains from the early Middle Pleistocene site of Tighenif, Algeria. *C. R. Palevol* 12: 293–304.

Zanolli, C., Bayle, P., Macchiarelli, R., (2010). Tissue proportions and enamel thickness distribution in the early Middle Pleistocene human deciduous molars from Tighenif, Algeria. *C. R. Palevol*. 9: 341-348.

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

LISTE DES FIGURES

Figure1: Localisation géographique du gisement de Tighennif.....	20
Figure2: Carte géologique et réseau hydrographique du bassin de la plaine de Ghriss (modifié d'après Bekkoussa et al., 2017).....	21
Figure3: Profil de la géologie de la plaine de Ghriss (Bekkoussa et al., 2013).....	22
Figure4: Les restes des hominidés fossiles de Tighennif (Modifié d'après Arambourg et Hoffstetter, 1963).....	23
Figure5: Localisation des travaux de terrain anciens et actuels dans les deux locus de Tighennif (d'après Sahnouni, travaux non publiés).....	26
Figure6: Différentes vue des fouilles de Tighennif.....	26
Figure7: Profils stratigraphiques des locus A et D de Tighennif et leur corrélation latérale (d'après Pérez-González et al., travail en cours)	28
Figure8: Prélèvement de sédiments à Tighennif pour l'analyse magnétostratigraphique et chronologie absolue par les techniques ESR et OSL. Sur la photo les géochronologues J.M Parès, et M. Duval évaluant les dépôts sableux pour leur prélèvements (d'après Sahnouni, 2018 ; travaux non publiés).....	29
Figure9: Exemples de restes macrofauniques trouvés à Tighennif A= <i>Theropithecus oswaldi</i> (TER1703). B= <i>Metridiochoerus</i> (Tigh15AQ27). C= <i>Loxodonta atlántica</i> (Tigh14AR2516). D= <i>Gazella dracula</i> (MNHN19547137). E= <i>Panthera leo</i> (MNHNTer2173). F= <i>Lupulella mohibi</i> (MNHN Ter2058). G= <i>Hippotragus cf. gigas</i> (MNHN 195513359). H= <i>Hippopotamus sirensis</i> . I= <i>Bos? Bubaloides</i> (M12s). J= <i>Gazella sp.</i> (MNHN 19547282). (D'après Jan. Van der Made, travaux en cours).....	30
Figure10: Exemples de restes fossiles d'équidés de Tighennif. R= Rangée dentaire d' <i>Equus mauritanicus</i> en vue occlusale. S= Rangée dentaire d' <i>Equus cf. melkiensis</i> en vue occlusale (D'après Boulaghrayaief, 2019).....	32
Figure11: Exemples de l'industrie lithique acheuléenne recueillie à Tighennif. A-D = Grand éclats et éclats retouchés. E= hachereau. F= hachereau sur éclat kombewa. I-K= Bifaces. J=percuteur. K-N= Nucleus. O= éclat en silex. P= denticulé en silex. Q= Petits débris. Echelle= 5cm. (D'après Sahnouni, travaux en cours).....	33
Figure12: Figure 12: A=Exemple de plusieurs incisions regroupées (décharnement) sur la face latérale d'un tibia gauche d' <i>Equus sp.</i> B= Exemple de stigmates de percussion, point d'impact ainsi que des enlèvements intentionnels sur une diaphyse d'un os long (modifié d'après Chelli, 2018).....	35

- Figure13:** Exemples d'artefacts sur restes osseux. J= canine inférieure gauche d'*Hippopotamus sirensis*, le zoom montre un négatif d'éclat débité. H= éclat sur une canine/incisive d'*Hippopotamus sirensis*, montrant le bulbe et les négatifs d'enlèvements. I= Fragments de débitage d'ivoire canines/incisives d'*Hippopotamus sirensis* (D'après Sahnouni travaux en cours, modifié).....36
- Figure14:** Processus de l'échantillonnage. A= Extraction des sédiments dans le locus D, directement de la coupe stratigraphique. B= station aménagée pour le tamisage au CEA, Tlemcen. C= Tamisage à l'eau des sédiments. D= séchage des sédiments. E= Triage des sédiments.....40
- Figure15:** En haut, observation et séparation des parties anatomiques sous la loupe binoculaire. En bas, prise de photos et mesures des molaires avec le logiciel Dino Capture 2.0.....41
- Figure16:** Nomenclature dentaire des Gerbillinae avec un Néolophe et Néolophide M (M=médiane); à gauche une première molaire supérieur gauche, à droite une première molaire inférieur gauche (d'après Tong, 1989).....43
- Figure17:** les molaires supérieures et inférieures de *Mascaramys medius* avec le nombre et la position des racines (modifié d'après Tong, 1986).....43
- Figure18:** Nomenclature dentaire des Gerbillinae ; A = première molaire supérieur gauche montrant un Néolophe L labial ; B = première molaire inférieur gauche montrant un Néolophide L labial ; C = première molaire supérieur gauche montrant un Néolophe O oblique; D = première molaire inférieur gauche présentant un Néolophide O oblique. (D'après Tong, 1989). L'inclinaison de Néolophe et Néolophide est par rapport à l'axe longitudinal des molaires.....44
- Figure19:** La nomenclature dentaire des Murinae; vue occlusale (modifié d'après Michaux, 1971 in Sabatier, 1979) A = la rangée dentaire supérieure droite; B= la rangée dentaire inférieure droite 44
- Figure20:** Nomenclature des campagnols; Les mesures sont d'après Tesakov (2004), la terminologie (plis qui sépare l'émail de la dentine) est d'après G. Rabeder (1981).....45
- Figure21:** Nomenclature dentaire des Erinaceidae ; en haut à droite la première molaire inférieure; à gauche la première molaire supérieure ; en bas la quatrième prémolaire inférieure en vue occlusale. (modifié d'après Klietmann et al., 2014). La terminologie et mesures des dents des Erinaceidae est selon Mein & Martín Suárez (1993). Les dessins sont modifiés de Klietmann et al (2014).....46
- Figure 22:** Nomenclature des Soricidae (modifié d'après Reumer, 1984).....47
- Figure23:** A = Nomenclature dentaire et formes des p3 dans les trois sous-familles de Leporidae ; Palaeolaginae, Archaeolaginae et Leporinae. B = Graphique montrant les formes schématiques des p3 de certaines espèces de léporidés, enregistrés tout au long de la transition Mio-Pliocène (Modifié d'après López-Martínez et al., 2007).....48
- Figure24:** Terminologie, morphologie, et position des structures de l'émail dentaire des P2 de léporidés (modifié d'après Stanislav Cermak et al., 2015).....48

Figure25: Nomenclature des anoures (d’après Bailon, 1999).....50

Figure26: Nomenclature des plaques de chéloniens : en Majuscules les parties osseuses, en minuscules les parties cornées. A = plastron ; EP=épiplastron, EN=entoplastron, HY=hyoplastron, HP=hypoplastron, XI=xiphiplastron, gu=gulare, hu=humérale, pe=pectorale, ab=abdominale, fe=fémorale, an=anale. B= carapace ; NU=nuchale, N=neurale, PE=périphérique, PL=pleurale, MN=métaneurale, PY=pygale, ce=cervicale, c=centrale, la=latérale, pc=postcentrale, m=marginale. (d’après Schleich et al., 1996).....51

Figure27: Dentaire de *Trogonophis wiegmanni* (modifié d’après Gans & Montero, 2008).....52

Figure 28: Nomenclature ostéologique de dentaire et maxillaire de sauriens. 1= dentaire gauche, CDE= crête dentaire, ES= épine spléniale, FL= foramens labiaux, IC= incisure coronoïde, LH= lame horizontale, PA= processus angulaire, PC= processus coronoïde, PSA= processus supra-angulaire, SD= sillon dentaire, SM= sillon/canal de Meckel, SMD= symphyse mandibulaire, SSA= sinus supra-angulaire. 2 = maxillaire, CDE=crête dentaire, PPF=processus préfrontal, PPM=processus prémaxillaire, PZY=processus zygomatique (d’après Bailon 1991 ; Schleich et al., 1996).....52

Figure29: Nomenclature ostéologique des serpents : 1 = atlas, ic (I)=intercentrum I ; 2 = axis, ic (II), ic (III)=intercentrum II et III, op=processus odontoïde, spp=processus spinal, tp=processus transverse de l’atlas (pleurapophyse) ; 3 = vertèbre cervicale, ak=déclinaison antérieure, h=hypapophyse, pp=processus parapophysaire ; 4-7 = vertèbre troncale, vues latérale (4-L), antérieure (5-A), postérieure (6-P) et ventrale (7-V), ap=processus aliforme (ptéropophyse), c=centrum, cd=condyle, ct=cotyle, d=diapophyse, dp=partie descendante de l’arc neural, es=épine épizygapophysaire, hk=carène hémale, ir=crête inter-zygapophysaire, l=laminae (tectum), lf=foramen latéral, na=arc neural, nc=canal neural, ns=épine neurale, p=parapophyse, pcf=foramen paracotylaire, pd=paradiapophyse, po=post-zygapophyse, poa=surface articulaire post-zygapophysaire, pr=pré-zygapophyse, pra=surface articulaire pré-zygapophysaire, prp=processus pré-zygapophysaire, sf=foramen subcentral, sg=sillon subcentral, sp=processus subneural, sr=crête subcentrale, z = zygosphène, zy=zygantrum ; 8 = vertèbre cloacale, ls=lymphapophyse ; 9 = vertèbre caudale, ha = hémapophyse, pl=pleurapophyse (d’après Szyndlar , 1984).....53

Figure30: Profils des pourcentages de la représentation anatomique des éléments squelettiques des petits mammifères de différents prédateurs (D’après Andrews, 1990 et Denys & Mahboubi, 1992 ; modifié de Stoetzel et al., 2011).....56

Figure31: Types de fragmentation sur les os longs, A=humerus, B=ulna, C= fémur, D= tibia (modifié d’après Andrews, 1990)., A=humérus, B=ulna, C= fémur, D= tibia (modifié d’après Andrews, 1990).....58

Figure32: Types de fragmentation de la mandibule en haut et du maxillaire en bas (d’après Andrews, 1990; Fernández-Jalvo et al., 2016, modifié).....60

- Figure33:** Les degrés de digestion (léger, modéré, fort et extrême) sur les molaires, les incisives et les têtes fémorales des micromammifères (modifié d'après Stoetzel, 2009 et Fernández-Jalvo et al., 2016).....63
- Figure34:** Typologie des traces de carnivores d'après Andrews & Fernández-Jalvo, 1997 in Cáceres, 2002, modifié).....66
- Figure35:** Répartition latitudinale des biomes en Europe occidentale et en Afrique au cours du Villafranchien final-Pléistocène (modifié d'après Hernández Fernández et al., 2007).....78
- Figure36:** Proportion relative des taxons de micromammifères fossiles de Tighennif (molaires uniquement) en Nombre de Reste (NR).....83
- Figure37:** Proportion relative des taxons de micromammifères fossiles de Tighennif (molaires uniquement) en Nombre Minimum d'Individu (NMI).....83
- Figure38:** Les M2 de *Mascaramys medius* de Tighennif au sein des M2 du genre *Mascaramys* répertorié dans des gisements Pliocène et Pléistocène du Maghreb. Abréviations: Tigh= Tighennif, Mel= El Melah, JO= Jebel Orouse, Brim=Ain Brimba.....87
- Figure39:** Exemples de molaires supérieures et inférieures isolées de *Mascaramys medius* de Tighennif en vue occlusale. A= M1G avec un cingulum postérieur bien marqué ; B-E= M1 Gauches ; F-G= M2 Gauches ; H=M2 Droite non usée ; I= M3 ; J-K= m1 Droites ; L-N=m1 Gauches avec un vestige de cingulum postérieur et de cingulum antérieur (Plis) bien marqué sur L-M ; O-P= m2 Droites usées ; Q= m3 Droite. Echelle 0.5 mm.....87
- Figure40:** Exemples de molaires supérieures et inférieures, isolées et en place de *Gerbillus major* des différentes unités Stratigraphiques de Tighennif Locus A et Locus D en vue occlusale : A-O = molaires supérieures (A: M1 Droite, B-D M1 Gauches, E: M1+M2 Droites, F-G: M1 Droites, H: M1 Gauche, I: M1 Droite, J : M2 Droite, K-L M1 Droites, M-N : M1 Gauches, O: M2+M3 Droites). A-r = molaires inférieures (a-c: m1 gauches, d : m1 droite, e: m1 gauche, f : m1+m2 droites, g-j : m1 gauches, k ; m1 droite, l-m: m1 gauches, n: m1 droite, o : m1 gauche, p: m2 gauche, q: m2 droite, r: m3. Échelle 0.5mm. Échelle 1mm (E et O).....93
- Figure41:** Les premières molaires supérieures et inférieures de *Gerbillus major* et *Gerbillus cingulatus* de Tighennif étudié dans ce travail + les spécimens étudiés par Tong 1986 (mentionnés:Tigh86) au sein des différentes espèces de genre *Gerbillus* décrites dans différents sites Pléistocènes du Maghreb. Abréviations: Abd = Sidi Abdallah ; IO = Irhoud Ocre ; IDV = Irhoud Derbala Virage IrN = Irhoud Neandertal ; OH1/Th1 = Oulad Hamida 1Thomas1 ; Th3= Thomas3 ; Mel= El Melah ; Mef = Aïn Mefta ; SA1 = Sidi Abderrahmane 1 ; SA2 = Sidi Abderrahmane 2 ; BK= Ben Kérat ; Ok ; Oued Kremia ; Salé = Salé ; Tigh = Tighennif.....95
- Figure42:** Exemples de molaires supérieures et inférieures de *Gerbillus cingulatus* de Tighennif Locus A et Locus D en vue occlusale: A= m1 inférieure droite isolée B= m1 inférieure gauches isolée. C=M1 supérieure gauche isolée ; D= M1+M2 supérieures gauches en place. E-F=m3 inférieures isolées. Echelle = 0.5mm.....100

- Figure43:** Les premières molaires supérieures de *Meriones maximus* de Tighennif Locus A et Locus D au sein de *Meriones maximus* de différents sites Pléistocènes du Maghreb.....104
- Figure 44:** Les premières molaires inférieures de *Meriones maximus* de Tighennif Locus A et Locus D au sein de *Meriones maximus* de différents sites Pléistocènes du Maghreb.....104
- Figure 45:** Exemples de molaires supérieures et inférieures de *Meriones maximus* en vue occlusale (A-P), A= M1 Droite; B-C M1 Gauche; D=m1 Gauche; E-F= m1 Droites; G=M2 Gauche; H-I= m2 Droites; J-L= M3 face occlusale; M = M3 face occlusale et latérale; N-P= m3 face vertical-latérale; et de *Meriones maghrebianus* (Q) = M2 Gauche vue occlusale au milieu, labiale à gauche et linguale à droite. Echelle 1mm sauf pour J, K, L = 0.5 mm.....105
- Figure46:** Association de *Meriones maximus* avec *Meriones maghrebianus* dans les sites Pléistocènes du Maghreb. Les Données pour Tighennif (ce travail + Tong, 1986), pour OH1/Th3 (Tong, 1989 + Geraads, 1994), pour le reste des gisements (Tong, 1989).....107
- Figure47:** La première molaire supérieure (M1) et les deuxièmes molaires supérieures (M2) de *Meriones maghrebianus* de Tighennif au sein de *Meriones maghrebianus*, et de *Meriones shawii* fossile et actuelle provenant des différents sites Pléistocènes du Maghreb (Tigh*) = la moyenne issue de la M2 étudiée par Tong, (1986) + la M2 étudiée dans ce travail.....109
- Figure48:** Les premières molaires supérieures et inférieures d'*Arvicanthis* de Tighennif au sein des *Arvicanthis* fossiles et actuels du Maghreb et de la Tanzanie. Abréviations : BedI= Olduvai BedI, BedII= Olduvai BedII, WNat= Ouest Natron.....114
- Figure49:** Exemples de molaires supérieures d'*Arvicanthis arambourgi* en vue occlusale trouvées dans les deux Locus de Tighennif : A-C =M1Gauches, D-E= M1 Droites, F= M1 Gauche, G-I= M2 Gauches, J-K=M3 Gauches, L-M=M3 Droite, N=M3 Gauche. Echelle =0.5mm.....115
- Figure50:** Exemples de molaires inférieures d'*Arvicanthis arambourgi* en vue occlusale trouvées dans les deux Locus de Tighennif : A-B= m1 Gauches, C-D=m1 Droites, E=m2 Gauche, F= m2 Droite, G-H= m2 Gauches, I-J= m3 Droites, K= m2 Droite. Echelle=0.5mm.....116
- Figure51:** Les premières molaires supérieures et inférieures de *Paraethomys tighennifae* de Tighennif au sein des espèces fossiles du genre *Paraethomys* provenant de différents sites pléistocène du Maghreb.....120
- Figure52:** Exemple de molaires de des premières molaires supérieures et inférieures de *Paraethomys tighennifae* de Tighennif en vue occlusale: A= M1+M2 Gauches en place ; B=M1 Droite; C=M2 Droite ; D=M2 Droite ; E= M3 Gauche ; F= m1 Gauche ; G= m1 Droite ; H= m2 Gauche ; I=m2 Gauche ; J= m2 Gauche ; K=m3 Droite. Echelle 1mm pour les molaires supérieures, 0.5mm pour les molaires inférieures.....121
- Figure53:** Exemples de molaires supérieures et inférieures de *Praomys eghrisae* en vue occlusale: A = M1 gauche. B = M2 droite. C= m1 gauche. D = m2 droite (Échelle 0,5 mm).....122

Figure54: Les premières molaires inférieures de *Praomys eghrisae* au sein des autres espèces fossiles du genre provenant de différents sites Pléistocènes du Maghreb.....123

Figure55: Exemples des premières molaires supérieures et inférieures d'*Ellobius africanus* de Tighennif: A=M1 Gauche (1= vue occlusale, 2= vue labiale, 3= vue linguale). B= m1 Droite (1= Vue occlusale, 2 = vue labiale, 3= vue linguale). C= m1 Gauche (1= vue occlusale, 2= vue labiale, 3= vue linguale). D= m1 Gauche (1= vue occlusale, 2= vue linguale, 3=vue labiale montrant les principales caractéristiques d'*Ellobius africanus* de Tighennif). Echelles 1mm et 0.5mm.....128

*

Figure56: Exemples de deuxièmes et troisièmes molaires supérieures et inférieures d'*Ellobius africanus* de Tighennif: A= M2 Droite (1= vue labiale ; 2 vue linguale ; 3= vue occlusale). B= M3 Droite (1= vue labiale ; 2=vue linguale ; 3= vue occlusale). C= M3 Droite (1= vue labiale ; 2= vue linguale ; 3= vue occlusale). D= m2 Gauche (1= vue labiale ; 2= vue linguale ; 3= vue occlusale). E= m3 Gauche (1= vue labiale ; 2= vue linguale ; 3= vue occlusale) F= m3 Droite (1= vue linguale ; 2= vue labiale ; 3=vue occlusale). Echelle 0.5mm.....129

Figure57: Les premières molaires inférieures d'*Ellobius africanus* comparées aux premières molaires inférieures du genre *Ellobius* fossiles d'Afrique du Nord et de l'Eurasie.....131

Figure58: Diagramme d'hypsodontie de la première molaire inférieure (m1) d'*Ellobius africanus* (Tighennif Locus D) aux seins des formes asiatiques du Pléistocène inférieur ; *Ellobius tarchancutensis* (Tarkhankut et sarkel), du début du Pléistocène moyen *Ellobius pomeli* sp.n. (Krasar) et de l'actuels *Ellobius lutescens*. Hyposinuide (hauteur labial postérieure), Hyposinulide (hauteur lingual postérieure).....132

Figure59: La quatrième prémolaire inférieure *Atelerix* sp. de Tighennif Locus D : A) vue labiale à droite et linguale à gauche. B) vue postérieure horizontale. C) vue occlusale verticale. Echelle 1mm.....135

Figure60: Les Molaires d'*Atelerix* sp. de Tighennif locus D : A) m3 droite en vue linguale, occlusale et labiale. B) m2 gauche en vue occlusale. C) fragment de M1 supérieure droite en vue occlusale. Echelle 1mm.....136

Figure61: Exemples de restes de *Crocidura* de Tighennif ; A-H = *Crocidura* cf *darelbeidae/maghrebiana* (A= incisive supérieure gauche en vue labiale et linguale ; B=M1 droite en place en vue occlusale ; C= M2 droite en vue occlusale ; D= m3 droite en vue occlusale ; E= fragment de mandibule gauche en vue labiale, linguale et occlusale avec m1+m2 en place ; F= fragment de mandibule gauche ; G= condyle articulaire en vue postérieure ; H= m1 gauche en place qui montre bien le cingulum labiale et la position de foramen mentonnier). I-K= *Crocidura* cf. *whitakeri* de Tighennif (I= fragment de mandibule gauche avec m1+m2 en place en vue labiale, linguale et occlusale ; J= m3 droite en vue occlusale ; K= M1 gauche en vue occlusale) échelle 0.5mm.....146

- Figures62:** Exemples de molaires supérieures et inférieures isolées de *Trischizolagus* sp. de Tighennif en vue occlusale (A= M2 gauche, B= P2 droite, C= molaire inférieur (p4 ou m1 ou m2) gauche, D= p3 droite, E= p3 gauche) en comparaison avec les p3 du gisement de Grotte des Rhinocéros (E= *Trischizolagus raynali* ; Geraads, 1994) et du gisement d’Ahl al Oughlam (F= *Trischizolagus meridionalis* n. sp ; Sen & Geraads , 2023).....150
- Figure63:** Proportion relative des taxons d’amphibiens et de reptiles fossiles de Tighennif en Nombre de Reste (NR).....151
- Figure64:** Proportion relative des taxons d’amphibiens et de reptiles fossiles de Tighennif en Nombre Minimum d’Individu (NMI).....151
- Figure65:** Exemples d’éléments squelettiques de *Discoglossus* sp. de Tighennif : A= Humérus droit en vue ventrale, B= Ilion gauche, C= Ilion droit, Abréviations : ad= aile dorsale; ba= branche antérieure; cd= condyle; cm= crête mésiale ; cr= crête radiale ; cv= crête ventrale ; cva= cavité acétabulaire ; eu= epicondyle ulnaire ; fs= fosse supracétabulaire. Echelle=1mm.....153
- Figure66:** Exemples d’éléments squelettiques fossiles de Bufonidae indet de Tighennif : A= vertèbre dorsale en vue dorsale et postérieure, B= Ilion gauche en vue latérale, C-D= Urostyles, E=humérus droit. Abréviations : cn= crête neurale ; co.pos= condyle postérieur ; cot.ant.= cotyle antérieur ; prz= prézygapophyse ; pt= processus transverse ; fp= fosse préacétabulaire, ts= tubérosité supérieure.....156
- Figure67:** Exemples d’éléments squelettiques fossiles de *Pelophylax* sp. de Tighennif : A= humérus gauche de mâle, B= Ilion gauche en vue ventrale et dorsale, C= vertèbre dorsale en vue postérieure en haut et dorsale en bas, D= angulaire en vue dorsale.....158
- Figure68:** Fragments de plaque osseuse de *Mauremys* fossile de Tighennif: A= carapace en vue dorsale, B= plastron en vue ventrale, C= plaque neurale en vue ventrale. Echelle 2mm.....159
- Figure69:** Exemples de dentaires de *Trogonophis* fossiles et actuels trouvées dans différents sites de Maghreb: A = dentaire gauche actuel en vue latérale et médiale (région de Tighennif), B= dentaire droit fossile de Tighennif en vue latérale et médiale, C= dentaire droit fossile de El Harhoura2 (d’après Stoetzel, 2009) en vue latérale, D= dentaire droit fossile d’Ahl al Oughlam (d’après Bailon, 2000) en vue latérale.....161
- Figure70:** Exemples de restes de Lacertidae indet de Tighennif : A-B= fragment de dentaires droits montrant la forme des dents et l’ouverture de canal de Meckel.....162
- Figure71:** Figure 71 : Restes osseux (frontaux) d’*Acanthodactylus* de Tighennif en face interne (A) et face externe (B) en comparaison avec *Acanthodactylus* de Medjezll en face interne (C) et face externe (D).....163
- Figure72:** Vertèbre troncale de *Malpolon* sp de Tighennif: A= en vue ventrale, B= en vue dorsale, C= en vue latérale. Abréviations ; ch= carène hémale, prp= processus paradiapophysaire cd=condyle, di= diapophyse p= parapophyse ns= épine neurale.....165

Figure73: Vertèbre antérieure de *Psammophis* sp de Tighennif : A= en vue ventrale, B= en vue dorsale, c= en vue latérale, D= antérieure, E= en vue postérieure. Echelle=1mm.....166

Figure74: vertèbres de *Spalerosophis* sp de Tighennif : A-E= vertèbre cervicale en vue ventrale, dorsale, antérieure, postérieure, latérale respectivement. F-J= vertèbre troncale en vue ventrale, dorsale, antérieure, postérieure et latérale respectivement.....168

Figure75: le supraoccipital de *Echis* sp de Tighennif : A= en vue ventrale (F=foramen, CSO=crête supraoccipital. B= en vue dorsale (SO= supraoccipital, P= postérieur, CS= crête sagittale, Crête occipital, FSO= foramen supraoccipital (Nomenclature d’après Szyndlar, 1984, traduit).....169

Figure76: vertèbre dorsale de cf. *Natrix* de Tighennif ; A= en vue ventrale, B= en vue dorsale, C= en vue antérieure, D= en vue postérieure, E= en vue latérale. Abréviations : h= hypapophyse, ptz=postzygapophyse.....170

Figure77: Profils de la représentation anatomique des éléments crâniens et postcrâniens des micromammifères dans chaque unité stratigraphique du locus D de Tighennif. Man= Mandibules, Max= Maxillaires, Inc= Incisives, Mo= Molaires, Fé= Fémurs, Ti= Tibia, Pel=Pelvis, Cal= Calcanéums, Ast= Astragales, Hu= Humérus, Rad= Radius, Ul=Ulna, Sca= Scapula, Co= Côtes, Vert= Vertèbres, Phal= Phalanges.....174

Figure78: Représentation des proportions de l’indices Postcrâniens/crâniens des micromammifères pour chaque unité stratigraphique du locus D de Tighennif.....175

Figure79: Types de fragmentation d’éléments postcrâniens dans les trois unités stratigraphiques du locus D.....176

Figure80: Type de fragmentation des maxillaires dans les trois US du locus D.....177

Figure 81: Totalité (en NR) des maxillaires vs arcs zygomatiques isolés trouvés dans le locus D...178

Figure82: Types de fragmentations des mandibules dans les trois US du Locus D.....179

Figure83: Les incisives et molaires isolées et in situ dans les trois US du Locus D.....180

Figure84: Les degrés de la fragmentation des molaires et incisives dans le Locus D.....180

Figures85: Pourcentages de la digestion sur incisives, molaires et têtes fémorales.....181

Figure86: les degrés de digestion observés sur les incisives, molaires et têtes fémorales dans les trois unités stratigraphiques du locus D.....182

Figure87: Exemples de digestion sur les incisives du locus D: A= digestion légère sur une incisive supérieure. B= digestion modéré sur une incisive supérieure. C= digestion forte sur une incisive inférieure fragmentée. D= digestion légère sur incisive inférieure. E= digestion forte sur une incisive inférieure. F= digestion forte sur une incisive supérieure. G= digestion extrême sur une incisive inférieure.....183

Figure88: Degrés de digestion sur les molaires des muridés: A= Digestion forte sur une première molaire supérieure de *Paraethomys*. B= Digestion extrême sur une première molaire supérieure de *d'Arvicanthis*. C= digestion forte sur une première molaire supérieure *d'Arvicanthis*. D= digestion forte sur une première molaire inférieure de *Praomys*. E = digestion extrême sur une première molaire supérieure de *Gerbillus*. F= digestion forte sur une deuxième molaire supérieure *d'Arvicanthis*. G= digestion forte sur une deuxième molaire inférieure *d'Arvicanthis*. H= digestion forte sur une première molaire inférieure de *Gerbillus*. I= digestion extrême sur une deuxième molaire inférieure *d'Arvicanthis*. Echelle 0.5mm.....184

Figure89: Digestion sur les molaires de Meriones. J= digestion forte sur une première molaire supérieure en vue latérale. K= digestion forte sur une deuxième molaire supérieure en vue latérale. L= digestion extrême sur une première molaire supérieure en vue occlusale et latérale. Echelle 1mm.....185

Figure90: Exemples des degrés de la digestion observés sur les têtes fémorales. A-B= digestion légère. C= digestion modérée. F-G= digestion forte. D-E et H-I= digestion extrême.....185

Figure91: Box plot avec intervalles de confiance à 95% de la longueur et largeur moyenne (en mm) des dépressions faites par les carnivores sur os cortical et os spongieux de : A= Os microfaunique identifié dans ce travail en comparaison avec : B= Os macrofaunique identifié par Chelli (2018) à Tighennif et le travail expérimental d'Andrés *et al.* (2012) sur le renard, le loup et le chien.....188

Figure92: Exemples des dépressions (*Pits ; tooth marks*) trouvées sur quelques restes fossiles de Tighennif. A= sur un tibio-fibula d'un amphibien. B= sur la diaphyse d'un os long d'un rongeur...188

Figure93: Les trois prédateurs potentiellement responsables des accumulations selon les altérations observées sur les restes des micromammifères de Tighennif.....193

Figure94: Représentation graphique des différentes altérations taphonomiques observées sur le matériel fossile de locus D et locus A de Tighennif.....195

Figure95: Exemples d'altérations pré-postdépositionnelles observées sur le matériel microfaunique fossile de Tighennif. A= trace des racines sur une incisive supérieure d'un rongeur. B= trace des racines sur tibiofibula d'un amphibien. C= trace de d'oxyde de fer sur un humérus d'un rongeur. D= trace d'oxyde de manganèse sur un fragment d'os long. E= pression du sédiment + craquelures récentes sur un fragment d'une incisive de rongeur. F= traces de weathering sur une incisive d'un rongeur G= trace de l'abrasion sur une diaphyse d'un os long. H= trace de la corrosion chimique sur une molaire supérieure de *Gerbillus*. I-J= trace de la corrosion chimique sur incisive supérieure et inférieure d'un rongeur. Echelle 0.5mm et 1mm.....198

Figure96: Représentation graphique des spectres bioclimatiques obtenus pour les trois unités stratigraphiques du locus D. S= nombre d'espèces. R= Rongeurs. Ins= Insectivores.....203

Figure97: Moyenne des précipitations annuelles (MAP) dans les trois unités stratigraphiques du locus D. R= Rongeurs, Ins= Insectivores.....206

- Figure98:** Représentation graphique des spectres bioclimatiques obtenus pour les macro-mammifères de Tighennif (excepte *Homo erectus* et *Homotherium* sp.) S= nombre d'espèces. Tighennif= toute la liste faunique des deux locus (d'après van der Made, travaux en cours) ; Locus D (US0) = matériel identifié par Chelli, (2018).....208
- Figure99:** Représentation du rapport G/M pour les trois unités stratigraphiques du locus D en nombre de reste (NR), en nombre minimum d'individu (NMI) et en nombre de genre (NG).....211
- Figure100:** Représentation des résultats de l'Indice Taxonomique d'Habitat pour les trois unités stratigraphiques du locus D de Tighennif inféré des micromammifères.....212
- Figure101:** Représentation de l'indice de Shannon et l'indice de Simpson pour les trois US du locus D et l'US1 du locus A.....214
- Figure102:** Biochronologies anciennes et actuelles du Cénozoïque supérieur basées sur des micromammifères d'Afrique du Nord et d'Espagne *Biochronologies espagnoles : Agustí et al., 2001 ; Cuenca-Bescós et al., 2010 (d'après Stoetzel, 2013; modifié).....221
- Figure103:** Schéma taphonomique simplifiée expliquant la formation/accumulation de l'assemblage de petits mammifères fossiles de Tighennif.
- Figure104 :** Comparaison des variations d'excentricité Berger et Loutre, 1991 ; présence de lacs en Afrique de l'Est Trauth et al., 2005, 2007, Shultz et Maslin, 2013 ; avec flux de poussière méditerranéen Larrasoana et al., 2003 ; carbonate de sol les isotopes du carbone Levin, 2013 ; avec la transition évolutive des hominidés Shultz et al., 2012 (modifié d'après Maslin et al., 2014).....225
- Figure105:** Vue d'ensemble de la séquence stratigraphique de tous les niveaux archéopaléontologiques de la région de l'Oued Boucherit avec le positionnement des restes microfauniques trouvés (modifiée d'après Sahnouni et al., 2018 ; Duval, Sahnouni, Pares et al., 2021).....228
- Figure106:** Les microvertébrés fossiles de Ain Boucherit : A et B= incisives isolées de rongeurs présentant des traces de digestions. C= m3 inférieure gauche du genre *Paraethomys*, en vue occlusale et latérale (mesures : L=1,96mm ; l=1,72mm). D= P2 supérieure droite fragmentée de cf. *Prolagus* Pomel, 1853. E et F= *Bufonidae* indet.....229

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau1:** Classement des prédateurs dans les différentes catégories selon la gamme moyenne de la représentation d'éléments squelettiques (d'après Andrews, 1990, Fernández-Jalvo, 1992 ; résumé par Bennàsar, 2010).....55
- Tableau2:** Classement des prédateurs de petits mammifères dans les différentes catégories selon le pourcentage d'éléments postcrâniens complets (d'après Fernández-Jalvo, 1992 ; résumé par Bennàsar, 2010).....58
- Tableau3:** Pourcentage de fragmentation des éléments postcrâniens (os longs) pour chaque prédateur. Abréviations : FRG=Fragmentation, Epiph. Prox= épiphyse proximale, Epiph. Dist=épiphyse distale (modifié d'après d'Andrews, 1990).....59
- Tableau4:** Classement des différents prédateurs dans les différentes catégories selon les types de fragmentations en maxillaires (Andrews, 1990; Fernández-Jalvo, 1992 ; Bennàsar, 2010).....59
- Tableau5:** Classification des prédateurs dans les différentes catégories en fonction du pourcentage de mandibules complètes (d'après Andrews, 1990 ; Fernández-Jalvo, 1992 ; Bennàsar, 2010).....60
- Tableau6:** Classement des prédateurs dans les différentes catégories selon la fragmentation des dents (d'après Andrews, 1990 et Fernández-Jalvo 1992, résumé par Bennàsar, 2010). 61
- Tableau7:** Résumé des degrés de digestion des restes des micromammifères retrouvés dans des pelotes de rejections de rapaces (d'après Andrews, 1990 ; Demirel et al., 2011 ; résumé par Fernández-Jalvo et al., 2016).....64
- Tableau8:** Résultats de l'expérimentation d'Andrews (1990), complétée par Fernández Jalvo (1992) sur les différents stades de la météorisation sur restes de petits mammifères.....67
- Tableau9:** Relation entre les stades d'arrondissement et de polissage d'après (Cáceres 1996, 2002 ; Cáceres et al., 2012). Les degrés de l'arrondissement et polissage sont numérotés de 0 à 3. 0= Absent, 1= Faible, 2= intermédiaire, 3 = extrême.....69
- Tableau10:** Transport hydrique d'éléments squelettiques désarticulés des microvertébrés d'après Dodson, (1973) et Korth (1979) (résumé par Stojanowski, 2002).....70
- Tableau11:** Typologie climatique en relation avec le type de végétation du monde (d'après Walter, 1970).....76
- Tableau12:** Les régressions linéaires multiples du spectre bioclimatique. all-aIX= pentes des différentes composantes bioclimatiques. b= intercepter.SE= Erreur Standard (D'après Hernandez Fernandez, 2001 ; Hernandez Fernandez & Pelaez-Campomanes, 2003).....79

Tableau13: Mesures en (mm) des molaires de <i>Mascaramys medius</i> recueillis dans les Locus A et D de Tighennif, en comparaison avec les molaires étudiées par Tong (1986).....	85
Tableau14: Les longueurs et largeurs moyennes des deuxième et troisième molaires supérieures et inférieures du genre <i>Mascaramys</i> du Pliocène et du Pléistocène de l'Afrique du Nord.	
Tableau15: Mesures (mm) des molaires de <i>Gerbillus major</i> recueillies dans l'unité stratigraphique 3 (US3) du Locus D.....	90
Tableau16: Mesures (mm) des molaires de <i>Gerbillus major</i> recueillies dans l'unité stratigraphique 2 (US2) du Locus D.....	90
Tableau17: Mesures (mm) des molaires de <i>Gerbillus major</i> recueillies dans l'unité stratigraphique 0 (US0) de Locus D.....	91
Tableau18: Mesures (mm) des molaires de <i>Gerbillus major</i> recueillies dans l'unité stratigraphique 1 (US1) du Locus A.	
Tableau19: Mesures (mm) des premières molaires supérieures du genre <i>Gerbillus</i> de petite et moyenne taille, provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb en comparaison avec <i>Gerbillus major</i>	94
Tableau20: Mesures (mm) des premières molaires inférieures du genre <i>Gerbillus</i> de petite et moyenne taille, provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb en comparaison avec <i>Gerbillus major</i>	94
Tableau21: Mesures (mm) des molaires de <i>Gerbillus cingulatus</i> de l'unité stratigraphique 2 du Locus D.....	96
Tableau22: Mesures (mm) des molaires de <i>Gerbillus cingulatus</i> de l'unité stratigraphique 3 du Locus D.....	96
Tableau23: Mesures (mm) des molaires de <i>Gerbillus cingulatus</i> de l'unité stratigraphique 1 du Locus A.....	97
Tableau24: Mensurations (mm) des premières molaires supérieures du genre <i>Gerbillus</i> de grande taille provenant de différents sites Pléistocène du Maghreb en comparaison avec <i>Gerbillus cingulatus</i>	98
Tableau25: Mesures (mm) effectuées sur les premières molaires inférieures du genre <i>Gerbillus</i> de grande taille provenant de différents sites Pléistocène du Maghreb en comparaison avec <i>Gerbillus cingulatus</i>	99

Tableau26: Mesures (mm) effectuées sur les molaires supérieures et inférieures de <i>Meriones maximus</i> trouvées dans l'unité stratigraphique 2 (US2) du locus D.....	101
Tableau27: Mesures (mm) des molaires supérieures et inférieures de <i>Meriones maximus</i> trouvées dans l'unité stratigraphique 2 (US2) du locus D.....	102
Tableau28: Mesures (mm) es molaires supérieures et inférieures de <i>Meriones maximus</i> trouvées dans l'unité stratigraphique 1 (US1) du locus A.....	102
Tableau29: Mesures (mm) des premières molaires supérieures de <i>Meriones maximus</i> trouvées dans différents gisements pléistocènes du Maghreb.....	103
Tableau30: Mesures (mm) des premières molaires inférieures de <i>Meriones maximus</i> trouvées dans différents gisements Pléistocènes du Maghreb.....	103
Tableau31: Mesures (mm) des premières molaires supérieures de <i>Meriones maghrebianus</i> provenant des différents sites Pléistocènes du Maghreb.....	108
Tableau32: Mesures (mm) des deuxièmes molaires supérieures (M2) de <i>Meriones maghrebianus</i> provenant des différents sites Pléistocènes du Maghreb.....	108
Tableau33: Les longueurs et largeurs (mm) des molaires inférieures et supérieures d' <i>Arvicanthis arambourgi</i> du locus D.....	111
Tableau34: Les longueurs et largeurs (mm) des molaires inférieures et supérieures d' <i>Arvicanthis arambourgi</i> du locus A.....	111
Tableau35: Mensurations (mm) des premières molaires supérieures d' <i>Arvicanthis</i> provenant de différents sites Pléistocène du Maghreb et de la Tanzanie.....	113
Tableau36: Mesures (mm) des premières molaires supérieures d' <i>Arvicanthis</i> provenant de différents sites Pléistocène du Maghreb et de la Tanzanie.....	113
Tableau37: Mesures de longueur et largeur (mm) des molaires supérieures et inférieures de <i>Paraethomys tighenifae</i> du locus D.....	118
Tableau38: Mesures de longueur et largeur (mm) des molaires supérieures et inférieures de <i>Paraethomys tighenifae</i> du locus A.....	119
Tableau39: Longueurs et largeurs moyenne (mm) des premières molaires supérieures et inférieures fossiles du genre <i>Paraethomys</i> provenant de différents sites Pléistocènes du Maghreb.....	119
Tableau40: Mesures des longueurs et des largeurs (en mm) des molaires supérieures et inférieures de <i>Praomys eghrisae</i>	123
Tableau41: Moyenne de la longueur et largeur des premières molaires inférieures de <i>Praomys</i> provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb.....	123

Tableau42: Mesures et indices de la m1 d' <i>Ellobius africanus</i> de Tighennif de US2 du Locus D.....	126
Tableau43: Mesures et indices des m2 d' <i>Ellobius africanus</i> du Locus D.....	127
Tableau44: Mesures et indices des m3 d' <i>Ellobius africanus</i> du locus D.....	127
Tableau45: Mesures et indices des M1 d' <i>Ellobius africanus</i> du locus D.....	127
Tableau46: Mesures et indices des d' <i>Ellobius africanus</i> du locus D.....	127
Tableau47: Mesures et indices des d' <i>Ellobius africanus</i> du locus D.....	128
Tableau48: <i>Ellobius africanus</i> comparé aux différentes espèces du genre, (fossiles et actuels) d’Afrique du Nord et de l’Eurasie.....	130
Tableau49: Indices d’hypsodontie (mm) des différentes espèces fossiles et actuelles du genre <i>Ellobius</i>	131
Tableau50: mesures (mm) effectuées sur les dents supérieures et inférieures d’ <i>Atelexis</i> sp. de Tighennif Locus D. (m2*= les mesures effectuées sur l’ <i>Atelexis</i> sp. d’Ahl al Oughlam, d’après Geraads, 1995). Abréviations : L = longueur maximale ; l= largeur maximale ; LTr = Longueur de Trigonide ; lTr = largeur de Trigonide ; lTa = largeur de Talonide ; N= Nombre de spécimens mesurés.....	134
Tableau51: Mesures (mm) des dents inférieures (cingulum inclus) de <i>Crocidura</i> cf. <i>darelbeidae/maghrebiana</i> du locus D.....	138
Tableau52: Mesures (mm) des dents inférieures (cingulum inclus), supérieures (LB = cingulum postérieure non inclus) de <i>Crocidura</i> cf. <i>darelbeidae/maghrebiana</i> du locus D. (N)=nombre de spécimens mesurés.....	139
Tableau53: Mesures (mm) effectuées sur le corps mandibulaire de <i>Crocidura</i> cf. <i>darelbeidae/maghrebiana</i> du locus D.....	139
Tableau54: Mesures (mm) effectuées sur les restes fossiles cranio-dentaires des espèces du genre <i>Crocidura</i> de grande taille, provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb.....	142
Tableau55: Mesures (mm) des molaires inférieures, supérieures et les mandibules de <i>Crocidura</i> cf. <i>whitakeri</i> du locus D.....	144
Tableau56: Mesures (mm) effectuées sur les restes fossiles craniodentaires des espèces du genre <i>Crocidura</i> de petite taille, provenant de différents sites pléistocènes du Maghreb.....	145
Tableau57: Comparaison entre <i>Crocidura</i> cf. <i>whitakeri</i> fossile de Tighennif et <i>Crocidura whitakeri</i> actuelle d’Algérie étudiée par Rzebik-Kowalska (1988b).....	145
Tableau58: Comparaison entre longueur et largeur moyenne (mm) des p3 de <i>Trischizolagus</i> Tighennif, d’Ahl al Oughlam et de la grotte des Rhinocéros.....	149

Tableau59: Totalité du matériel crânien et postcrânien des micromammifères présent dans les deux locus de Tighennif en nombre de restes et en nombre minimum d'individus.....172

Tableau60: Proportion de la représentation anatomique d'éléments crâniens et postcrâniens dans le locus D de Tighennif.....173

Tableau61: Molaires et incisives isolées et en place dans les différentes US du locus D (les valeurs en pourcentage sont par rapport au nombre total de molaires et/ou d'incisives)..179

Tableau62: Totalité du matériel (molaires + incisives + têtes fémorales) digéré et non digéré avec les degrés de digestion observés dans toutes les unités stratigraphiques du locus D.181

Tableau63: Mesures (en mm) des dépressions observées sur les restes de micromammifères de Tighennif. N= Nombre. 95 % CI Inf = intervalles de confiance inférieur à 95%. 95 % CI Sup = intervalles de confiance supérieur à 95%. N = nombre d'échantillon. moy =moyenne. min = minimum. max = maximum. σ = écart type.....186

Tableau64: Longueur et largeur moyennes (mm) des dépressions faites par les carnivores sur les restes des micromammifères de Tighennif par rapport à celles identifiées par Chelli (2018) sur les restes de macromammifères de Tighennif et à celles des travaux expérimentaux d'Andrés et al. (2012).....186

Tableau65: Totalité des éléments osseux qui portent des altérations antérieures et postérieures au dépôt dans les trois unités stratigraphiques du locus D et l'US1 du locus A.....194

Tableau66: Pourcentage d'éléments arrondis (R) et polis (P) observés dans le locus A.....196

Tableau67: Valeurs attribués aux rongeurs et insectivores fossiles de Tighennif pour le modèle bioclimatique, les données comparatives sont d'après Hernández Fernández (2001) ; Hernández Fernández et al. (2007) actualisé par Royer et al. (2020).....200

Tableau68: valeurs et résultats des spectres bioclimatiques obtenus pour les trois unités stratigraphiques du locus D. CRI= l'indice de restriction climatique BC= Composantes Bioclimatiques.....201-202

Tableau69: Estimation des paléo-températures et des paléo-précipitations obtenues pour les trois unités stratigraphiques de locus D à partir des micromammifères.....205

Tableau70: Valeurs attribués aux macromammifères fossiles de Tighennif, (exceptées les espèces *Homo erectus* et *Homotherium* sp.) pour le modèle bioclimatique, les données comparatives sont d'après Hernández Fernández (2001).....207

Tableau71: Paléotempératures et paléoprécipitations inférées à partir des macromammifères fossiles de Tighennif.....	209
Tableau72: Paleotemperatures obtenues à partir des spécimens fossiles de Tighennif en comparaison avec les valeurs climatiques actuelles de Tighennif et de la Côte d’ivoire (données actuelles d’après climate-data.org).....	210
Tableau73: Proposition des valeurs de l’Indice Taxonomique d’Habitat des micromammifères fossiles des trois unités stratigraphiques du locus D de Tighennif.....	211
Tableau74: Indice de Shannon et Simpson pour les deux locus de Tighennif.....	213

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

Annexe 1: Liste des micromammifères actuels d'Algérie d'après

(Ahmim, 2019 ; Meunier et al.2020*).

Ordre	Familles	Espèces			
CHIROPTERA	Rhinopomatidae	<i>Rhinopoma cystops</i> <i>Rhinopoma microphyllum</i>			
	Emballonuridae	<i>Taphozous nudiventris</i>			
	Rhinolophidae	<i>Rhinolophus clivosus</i> <i>Rhinolophus ferrumequinum</i> <i>Rhinolophus hipposideros</i> <i>Rhinolophus blasii</i> <i>Rhinolophus euryale</i> <i>Rhinolophus mehelyi</i>			
		Hipposideridae	<i>Asellia tridens</i>		
		Vespertilionidae	<i>Myotis punicus</i> <i>Myotis capaccinii</i> <i>Myotis emarginatus</i> <i>Myotis nattereri</i> <i>Pipistrellus kuhlii</i> <i>Pipistrellus rueppelli</i> <i>Pipistrellus pipistrellus</i> <i>Hypsugo savii</i> <i>Eptesicus isabellinus</i> <i>Otonycteris hemprichi</i> <i>Nyctalus leisleri</i> <i>Nyctalus noctula</i> <i>Plecotus kolombatovici</i>		
			Molossidae	<i>Tadarida teniotis</i> <i>Nectynomus aegyptiacus</i>	
			Miniopteridae	<i>Miniopterus schreibersii</i>	
			RODONTIA	Gerbillidae	<i>Gerbillus simoni</i> <i>Gerbillus garamantis*</i> <i>Gerbillus henleyi</i> <i>Gerbillus campestris</i> <i>Gerbillus amoenus</i> <i>Gerbillus pyramidum</i> <i>Gerbillus gerbillus</i> <i>Gerbillus tarabuli</i> <i>Gerbillus latastei</i> <i>Pachyuromys duprasi</i> <i>Meriones crassus</i> <i>Meriones libycus</i> <i>Meriones shawi</i>
	Muridae				<i>Psammomys obesus</i> <i>Psammomys vexillaris*</i> <i>Arvicanthis niloticus</i>

	Gliridae	<i>Apodemus sylvaticus</i>
	Dipodidae	<i>Mus musculus</i>
		<i>Mus spretus</i>
		<i>Lemniscomys barbarus</i>
		<i>Rattus rattus</i>
		<i>Rattus norvegicus</i>
		<i>Acomys seurati</i>
		<i>Eliomys munbyanus</i>
		<i>Jaculus orientalis</i>
		<i>Jaculus jaculus</i>
	Hystricidae	<i>Jaculus hirtipes</i>
	Ctenodactylidae	<i>Hystrix cristata</i>
		<i>Atlantoxerus getulus*</i>
		<i>Ctenodactylus gundi</i>
		<i>Ctenodactylus vali</i>
		<i>Massoutiera mzabi</i>
LAGOMORPHA	Leporida	<i>Lepus capensis</i>
		<i>Lepus saxatillis</i>
		<i>Oryctolagus cuniculus</i>
MACROSCELIDES	Macroscelidae	<i>Petrosaltator rozeti</i>
ERINACEOMORPHA	Erinaceidae	<i>Atelerix algirus</i>
		<i>Paraechinus aethiopicus</i>
SORICOMORPHA	Soricidae	<i>Crocidura russula</i>
		<i>Crocidura whitakeri</i>
		<i>Crocidura pachyura</i>
		<i>Crocidura cossyrensis</i>
		<i>Suncus etruscus</i>

Annexe 2 : Liste des petits et moyens carnivores actuels d'Algérie (D'après, Ahmim, 2019).

Ordre	Familles	Espèces
CARNIVORA	Canidae	<i>Canis anthus</i>
		<i>Fennecus zerda</i>
	Mustelidae	<i>Vulpes rueppelli</i>
		<i>Vulpes vulpes</i>
		<i>Lycaon pictus</i>
		<i>Ictonyx libycus</i>
		<i>Mustela nivalis</i>
		<i>Lutra lutra</i>
		<i>Mellivora capensis</i>
		<i>Mustela putorius furo</i>
Viverridae	<i>Genetta genetta</i>	
Herpestidae	<i>Herpestes ichneumon</i>	

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI

LES MICROVERTÉBRÉS DU SITE À HOMINIDÉS DE TIGHENNIF (EX, TERNIFINE, ALGÉRIE) TAXONOMIE, TAPHONOMIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Nadia Saidani

