

Jean-Jacques Jaeger

Origine et évolution du genre *Ellobius* (Mammalia, Rodentia)
en Afrique Nord-Occidentale

TABLE DES MATIÈRES

I. Introduction	3
II. Description du matériel	6
III. Données biochronologiques	37
IV. Evolution du genre <i>Ellobius</i> au Mahreb	39
Bibliographie	49

I. INTRODUCTION

Le genre *Ellobius* Fischer, 1814, désigne un groupe d'espèces de Ron-geurs *Cricetidae* de la sous-famille des *Arvicolinae* qui possèdent une morphologie très particulière, liée à une étroite adaptation à la vie sou-terrainne. Il est représenté actuellement par 2 espèces (Corbet 1978), *E. talpinus* (Pallas, 1770) et *E. fuscocapillus* (Blyth, 1842); leurs aires de ré-partition comprennent, pour la première, l'Europe Sud-Orientale, le Nord-Est de l'Asie Mineure et l'Asie Centrale jusqu'à la Chine, pour la se-conde — l'Est de l'Asie Mineure, l'Iran et l'Afghanistan.

La présence de représentants fossiles du genre *Ellobius* en Afrique Nord-Occidentale a été signalée dès 1926 par Hinton. Cet auteur avait reconnu que le *Bramus barbarus* décrit par Pomel (1892) des poches à phos-phorites du Quaternaire d'Algérie comme un *Arvicolinae* inédit pouvait être rapporté au genre *Ellobius* et ce, malgré l'absence d'illustration, en se basant uniquement sur l'excellente description de l'auteur. Les mo-laires de cette espèce ne furent figurées qu'en 1950 par Stehlin et Schaub qui confirmèrent son attribution générique. En 1962, Thaler signala la présence d'un représentant du genre parmi la faune de Ternifine (Tig-hennif, ex Palikao) en Algérie. D'autres découvertes ont été faites ultérieurement dans la plupart des gisements du Pléistocène moyen d'Afrique Nord-Occidentale (fig. 1) dont l'âge est compris entre celui du gisement de Ternifine et le Présoltanien. L'abondance de représentants

de ce genre dans ces gisements, associés à d'autres espèces caractéristiques, nous avait conduit dès 1971 à proposer de désigner ces faunes sous le nom de faunes à *Ellobius*.

Le présent travail a pour objet de compléter la description initiale d'*E. barbarus* (Pomel, 1892), de décrire les nouvelles espèces reconnues et d'étudier les modalités de l'évolution de ce genre au Maghreb.



Fig. 1. Localisation des gisements à *Ellobius* du Maghreb

Nomenclature dentaire. La nomenclature dentaire proposée est inspirée de celle des autres *Arvicolinae*. Elle est illustrée par la fig. 2.

Mesures. Elles ont été effectuées à l'aide d'une platine à mouvements croisés Leitz, installée sous une loupe binoculaire Wild. Elles sont exprimées en millimètres. Elles correspondent au diamètre mésio-distal maximum (L) et au diamètre labio-lingual maximum (l). Cette dernière mesure a été effectuée au niveau du lobe postérieur des molaires inférieures et du lobe antérieur des molaires supérieures. Le chiffre disposé à droite de la moyenne correspond à une fois l'erreur-standard sur la moyenne. σ représente l'écart-type; C.V. le coefficient de variation. Les valeurs minimales et maximales, observées pour chaque caractère mesuré, sont également indiquées (V.L.). K.S.D. max correspond à la déviation maximale observée entre une distribution cumulative normale théorique et la distribution cumulative observée (Test de **Kolmogorov-Smirnov** in: **Soxal et Rohlf** 1969). Le degré d'hypsodontie des M_1 a été estimé par le rapport de la hauteur de la couronne, mesurée au niveau du lobe postérieur, sur le diamètre mésio-distal maximum (fig. 3).

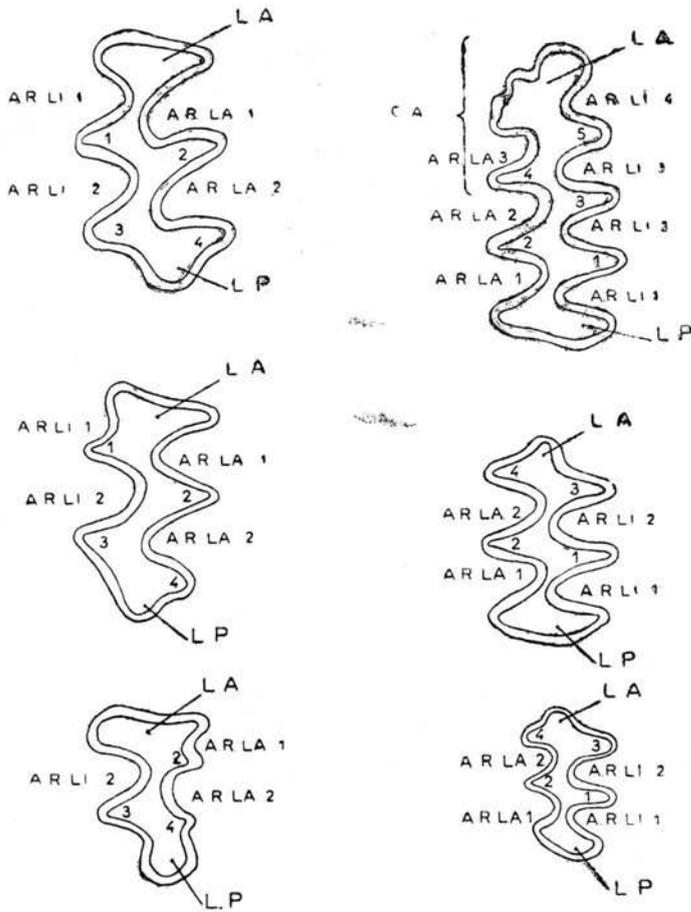
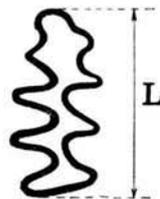
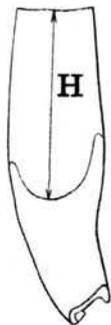


Fig. 2. Nomenclature dentaire chez le genre *Ellobius*



$$I_n = \frac{H}{L}$$

Fig. 3. Détermination de l'indice d'hypsodontie

Collections. Le matériel qui fait l'objet de la présente étude provient des collections suivantes: Département des Sciences de la Terre de l'Université d'Alger; Service Géologique de Tunisie; Service Géologique du Maroc; Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

L'auteur remercie le prof. K. Kowalski d'avoir bien voulu lire, critiquer et améliorer le présent travail.

II. DESCRIPTION DU MATÉRIEL

Famille des *Cricetidae* Rochebrune, 1883

Sous-famille des *Arvicolinae* Gray, 1921

Tribu des *Ellobiini* Gill, 1872

Genre *Ellobius* Fischer, 1814

Espèce-type *E. talpinus* (Pallas, 1770).

Diagnose: Voir Ognev 1950, p. 570—572.

Autres espèces du genre: *E. fuscocapillus* (Blyth, 1842), *E. barbarus* (Pomel, 1892), *S. tarchankutensis* Topachevsky, 1963, *E. palaotalpinus* Shevchenko, 1965, *E. tauricus* Topachevsky, 1965, *E. melipolitensis* Topachevsky, 1976, *E. tschernojaricus* Alexandrova, 1976, *E. tili-gulienensis* Topachevsky et Rekovets, 1982.

Repartition: Pliocène supérieur à actuel en Europe orientale et Asie, Pléistocène de Sibérie, d'Asie Centrale et de Chine (Kozhamlukova 1969, Erbaeva 1970, Galkina 1975, Young et Liu 1950), Pléistocène supérieur d'Iraq (Bate 1930) et d'Iran (Turnbull 1975), Pléistocène moyen et début du Pléistocène supérieur de Palestine (Bate 1937, Tchernov 1968), Pléistocène moyen du Maghreb.

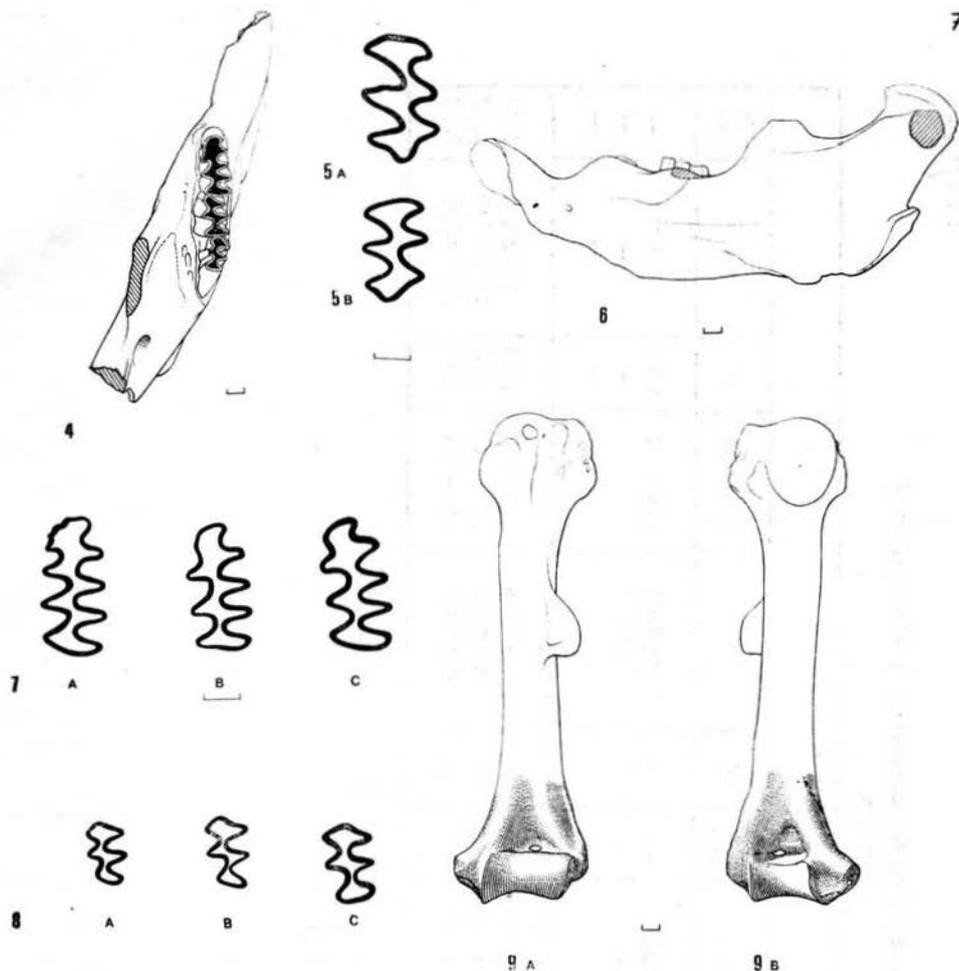
Ellobius barbarus (Pomel, 1892)

Type*: Fragment de mandibule gauche avec M_1 — M_3 (AM-1). Collection du Département des Sciences de la Terre de l'Université d'Alger (fig. 4).

Hypodigme: 4 fragments de mandibule avec M_1 — M_2 , un fragment avec M_2 , un fragment dépourvu de molaires, 67 molaires isolées, humérus et fémurs.

Localité-type: Gisement d'Aïn Mefta, Algérie Occidentale (v. Ameur 1976).

* Pomel n'a pas désigné de pièce-type. La rangée inférieure d'Aïn Mefta, figurée par Stehlin et Schaub (1950), n'a pas été proposée comme tel; en outre nous n'avons pas pu la retrouver.



Figs. 4—9. *Ellobius barbarus*

4 — Fragment de mandibule gauche avec M_1 — M_3 (AM-1), holotype; 5 — M^1 (AM-2) et M^2 (AM-3); 6 — fragment de mandibule gauche en vue externe; 7 — M_1 , variation (A = AM-5, B = AM-6, C = AM-7); 8 — M_2 , variation (A = AM-8; B = AM-9; C = AM-10); 9 — humérus (AM-11)

Diagnose originale: La description initiale de **Pomel** (1892, p. 1159 à 1163) tient lieu de diagnose.

Diagnose émondée: *Ellobius* de grande taille (M_1 — M_3 type = 7,92 mm). Couronnes des molaires peu élevées: indice maximum d'hyposodontie de M_1 = 1,14. M_1 inférieures larges avec 3 angles rentrants labiaux et 4 angles rentrants linguaux; lobe antérieur simple, étroit et allongé. M_3 peu réduites; leur longueur représente environ 57% de celle de la M_1 .

Mesures: voir tableau I.

Description. Aucun fragment de maxillaire supérieur n'est conservé.

M^1 (fig. 5A). Elle est constituée par une série de 3 lobes transverses séparés par 2 angles rentrants labiaux et 2 linguaux. Le lobe antérieur

Ellobius barbarus (Pomel, 1892) du gisement d'Aïn Mefta (Algérie)
Mesures

Mo- laire	L						l					
	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max
M ¹	14	3,29 ± 0,047	3,06—3,48	0,177	5,38	—	14	1,67 ± 0,025	1,54—1,86	0,093	5,60	—
M ²	1	2,98	—	—	—	—	1	1,70	—	—	—	—
M ³	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
M ₁	32	3,645 ± 0,034	3,27—3,99	0,192	5,28 ± 0,66	0,102	32	1,55 ± 0,018	1,40—1,74	0,101	6,50 ± 0,82	0,129
M ₂	11	2,62 ± 0,051	2,34—2,90	0,171	6,54 ± 1,400	0,109	11	1,37 ± 0,050	1,04—1,59	0,166	12,13 ± 2,62	0,137
M ₃	18	2,09 ± 0,032	1,78—2,42	0,134	6,43 ± 1,07	0,137	18	0,96 ± 0,036	0,65—1,25	0,154	16,11 ± 2,75	0,100

Type (AM-1) M₁—M₃: L M₁—M₃ = 7,92

L M₁ = 3,56 l M₁ = 1,46

L M₂ = 2,41 l M₂ = 1,28

L M₃ = 1,94 l M₃ = 0,88

est légèrement dissymétrique. Il est plus étroit et plus allongé du côté lingual que du côté labial. Les triangles 1 et 2, largement confluent, sont légèrement alternes, le triangle 2 étant situé plus distalement que le T1. Le tiers postérieur de ce dernier est de ce fait opposé au tiers antérieur du triangle 2. Les triangles 3 et 4 occupent une position similaire; ils sont néanmoins un peu moins alternes que le couple précédent. Les 2 angles rentrants labiaux sont subégaux et rétroverses. Les 2 angles rentrants linguaux sont par contre inégaux, le premier étant toujours plus petit que le second. L'ARLI 1 est symétrique ou légèrement dissymétrique. L'ARLI 2 est large et profond. Les extrémités des angles rentrants linguaux et labiaux sont disposés en alternance. Ils déterminent ainsi sur la surface occlusale la formation de deux isthmes de dentine bordés d'émail, d'épaisseur distincte, l'isthme antérieur étant plus étroit que le postérieur. La couche d'émail qui entoure la couronne est régulière au niveau de la surface occlusale. A la base de la couronne, le long des angles saillants, se différencient des échancrures. Celles-ci, d'un développement modéré, sont plus élevées du côté lingual que labial. La muraille postérieure est verticale. Les couronnes sont peu élevées: la hauteur des couronnes des molaires peu usées correspond à environ une fois et demi la longueur maximale de la surface occlusale. Trois racines sont présentes: antérieure, postérieure et linguale. Cette dernière est toujours réduite.

M² (fig. 5B). Elle est représentée par un unique échantillon fortement usé. Les rebords antérieur et postérieur de la muraille sont sub-verticaux. Elle se distingue des M¹ par une forte inégalité des angles rentrants linguaux et par ses dimensions légèrement inférieures. Sa surface occlusale est constituée par 4 triangles alternes et confluent compris entre les lobes antérieur et postérieur. Les triangles sont presque égaux entre eux, seuls les postérieurs ayant une base plus large confondue avec le lobe postérieur. L'ARLI 1 est symétrique, aigu et profond. L'ARLI 2 est très large, un peu plus profond que l'ARLI 1, mais dissymétrique et proverse. Il est opposé au triangle 2. L'émail est épais et régulièrement disposé autour de la couronne. Des échancrures d'émail, peu élevées, se développent le long des angles saillants linguaux ainsi que du côté labial, à la base des angles du lobe antérieur et du triangle 2. Ces dernières sont un peu plus élevées que celles du côté lingual. Cette dent ne possède que deux racines, antérieure et postérieure.

Les M³ ne sont pas représentées dans cette collection. Leur description est présentée par Ameur (1976).

La mandibule (fig. 4 et 6) présente toutes les caractéristiques de celle du genre *Ellobius*. Le foramen mentale est disposé nettement en avant de l'extrémité mésiale de M₁, à mi-hauteur de la branche horizontale, du côté labial. En vue latérale le diastème présente un profil concave dissymétrique. La pente de son profil, raide en avant de M₁, remonte douce-

ment vers la région symphysaire. La hauteur de la branche horizontale, au niveau du lobe antérieur de M_1 mesure, chez le type, 7 mm. Sur les autres échantillons cette valeur varie entre 7 et 8 mm. Le bord antérieur de l'apophyse coronoïde est oblique; son départ se situe au niveau du triangle 2 de M_2 . La crête massétérique inférieure est à peine différenciée. Son extrémité digastrique s'insère sur la face postérieure d'un tubercule disposé au sommet d'un angle d'environ 150 degrés délimité par les bords inférieurs de la branche horizontale. Ce tubercule s'élève au niveau de la partie postérieure de M_1 . L'échancrure coronoïdo-condylienne est profonde et large. Le processus alvéolaire de l'incisive fait saillie immédiatement en-dessous du condyle. Son extrémité apicale n'atteint pas le niveau de la base du condyle. Ce dernier est fortement infléchi du côté lingual et présente, en vue apicale, une forme d'ovale très allongé. La surface délimitée lingualemment par l'arête antérieure de l'apophyse condyloaire et labialement par le processus alvéolaire de l'incisive, est aplatie. Le processus angulaire est réduit, il est disposé très haut sur la mandibule. Il développe à son extrémité apicale une petite tubérosité, située au niveau de la surface occlusale. Du côté lingual on remarque la position du foramen incisif disposé juste au-dessus du niveau de la surface occlusale. La zone d'insertion du muscle temporal profond détermine une dépression élargie à fond plat percée de foramens vasculaires.

M_1 (fig. 4 et 7). Sa surface occlusale est constituée par 5 triangles alternes et confluent compris entre les lobes antérieur et postérieur. Cette dent est large; le rapport largeur moyenne sur longueur moyenne étant de 0,425. Sa hauteur, chez les échantillons les moins usés est un peu supérieure à la longueur de la surface occlusale correspondante. L'indice d'hypsodontie maximum observé est de 1,14. La couronne et les racines sont affectées d'une légère courbure déterminée par leur position par rapport à l'incisive. L'épaisseur de l'émail est sensiblement constante tout autour de la surface occlusale. Sur la face labiale de la dent on distingue, par contre, au niveau des angles saillants, des échancrures d'émail relativement élevées (fig. 8). La plus élevée se situe sur l'arête du triangle 2; sa hauteur correspond à la moitié environ de la hauteur de la couronne. Du côté lingual, seul l'angle saillant latéral du lobe postérieur présente une telle échancrure, mais celle-ci est peu élevée. Du côté lingual on distingue 4 angles rentrants. Les ARLI 1, 2 et 3 sont subégaux aigus et symétriques. L'ARLI 4 présente par contre un développement très variable, aussi bien en profondeur que par son emplacement. Chez la plupart il occupe une position labiale très antérieure. Il peut être aigu chez les échantillons peu usés, droit (chez la plupart) et même obtus (8/30) chez les individus à couronne usée. Il s'élargit donc au fur et à mesure que progresse l'usure; mais à cette variabilité qui est fonction de l'âge vient s'ajouter la variation individuelle. L'ouverture et la profondeur de cet angle rentrant déterminent le développement du

triangle 5, l'un des éléments du complexe de l'antéroconide. Celui-ci peut être aussi important que les autres triangles linguaux mais il est généralement plus réduit; chez 2 échantillons sur 30 il a presque complètement disparu. Du côté labial, la dent ne possède que 3 angles rentrants, plus larges que les angles rentrants linguaux, et proverses. Les ARLA 1 et 2 présentent le même développement; l'ARLA 3, au contraire, qui est très variable, est toujours nettement moins profond et plus ouvert. Il détermine le développement du triangle 4, qui, bien que souvent très réduit, peut être aussi important que le T2. Le lobe antérieur est étroit et peu étendu vers l'avant; son contour, très variable, dépend de l'importance de l'ARLI 4 et de l'ARLA 3. Deux échantillons sur 30 possèdent des plissements au indentations de l'émail sur la partie supérieure de la face labiale du lobe antérieur. Chez 6 sur 30 ceux-ci ne sont représentés que par une simple indentation située sur le rebord antéro-labial de la muraille antérieure.

Les triangles 1, 2 et 3 sont alternes. Seule la position du triangle 2 est sujette à variation. Chez la plupart des échantillons il est situé un peu plus mésialement que le T1 et son tiers postérieur est alors opposé au tiers antérieur du dernier. Chez 5 échantillons sur 30 il est nettement alterne et chez un échantillon unique il est opposé au T1. Les triangles linguaux 1 et 3, et parfois 5, sont étroits et allongés labiolingualement. Ils se distinguent ainsi des triangles labiaux 2 et 4 dont la base est généralement plus large et qui sont moins allongés dans un sens transversal. Le triangle 4 est nettement alterne par rapport au T3 et au T5. Les racines sont au nombre de 2, antérieure et postérieure.

M_2 (fig. 4). Sa longueur moyenne représente 72% de celle de la M_1 . Sa surface occlusale est constituée par 4 triangles presque opposés, séparés par 4 angles rentrants, 2 linguaux et 2 labiaux, compris entre un lobe postérieur similaire à celui de M_1 et un lobe antérieur réduit. Les angles rentrants linguaux sont transverses, symétriques et égaux entre eux. Ils déterminent des vallées étroites et profondes. Les angles rentrants labiaux 1 et 2 sont plus ouverts, égaux et proverses. Les angles rentrants opposés sont de ce fait un peu alternes, les labiaux étant légèrement décalés vers l'extrémité mésiale. Les isthmes de dentine qu'ils déterminent sont étroits. Les triangles 1 et 2, 3 et 4 sont très légèrement alternes. Le tiers postérieur de chaque triangle labial est opposé au tiers antérieur du triangle lingual correspondant. Le lobe antérieur est réduit à l'état d'un petit triangle dont le sommet constitue le bord antérieur de la dent. A cet endroit, 1 individu sur 12 est dépourvu d'émail. Chaque M_2 possède 2 racines: antérieure et postérieure. En vue latérale les murailles antérieure et postérieure décrivent un arc de cercle à faible rayon de courbure. En vue postérieure on retrouve la courbure générale de la couronne déjà observée sur la M_1 , déterminée à la position labiale des racines par rapport à l'incisive.

M_3 (fig. 4 et 8). Sa longueur moyenne représente 57% de celle de la M_1 . Sa surface occlusale correspond, en plus réduit, à celle de la M_2 . Trois différences peuvent cependant être relevées avec cette dernière dent:

— les triangles 3 et 4 sont presque parfaitement opposés et sont intimement fusionnés avec le lobe antérieur. L'ensemble constitue une sorte de prélobe où l'individualité de chacun des composants a disparu;

— le triangle 2 occupe une position plus mésiale par rapport au T1, notamment à la partie supérieure de la couronne, sur les dents peu usées.

— le lobe postérieur est pyramidal; sa largeur augmente au fur et à mesure que l'usure progresse.

En vue postérieure, la dent ne présente plus la courbure si caractéristique des M_1 et M_2 . Par contre, en vue latérale on peut distinguer une muraille antérieure convexe et une muraille postérieure nettement concave. Cette courbure affecte également les 2 racines, surtout la postérieure qui tend à épouser la forme du rebord supérieur de l'incisive. Cette disposition est caractéristique du genre *Ellobius*. 2 M_3 sur 19 possèdent une organisation distincte et originale. La première est dépourvue d'ARLI 1 et de lobe postérieur, alors que l'ARLA 1 et l'ARLI 2 sont très élargis. La seconde possède un lobe postérieur réduit, de contour rond.

HUMÉRUS. Deux humérus complets et plusieurs fragments, attribuables à cette espèce, sont représentés dans la collection de **Pomel** (fig. 9). Leur longueur est de 26 et 27 mm et leur largeur, mesurée à l'extrémité distale, varie entre 6,6 et 7,6 mm. L'extrémité proximale est massive. L'angle de torsion (plan axial de la tête par rapport au plan bitrochléen) est de 85°. La tête articulaire présente un contour ovoïde allongé déterminant avec la diaphyse un angle d'environ 128°. Son apex dépasse de peu celui du trochiter. Ce dernier forme une masse très large, aplatie contre la fosse antéro-externe de la tête. Le trochin est disposé un peu plus bas que le trochiter, sur le flanc antéro-interne de la tête. La fossette sous-trochinienne est profonde. La gouttière bicipitale est étroite et superficielle. Sur le tiers supérieur de la diaphyse se différencie une forte crête deltoïde. L'extrémité distale de cet os est à peine plus large que l'extrémité proximale. La crête épicondylienne est réduite à l'état d'un petit bourrelet qui longe la face externe de la partie tout à fait distale de l'humérus. Elle se termine en un épicondyle peu différencié. Le condyle, cylindrique, occupe avec la trochlée plus des deux tiers de l'extrémité distale. L'épitrochlée n'est guère plus développée que l'épicondyle. La trochlée domine nettement les autres éléments. Il n'y a pas de foramen entépicondylien. La fosse coronoïde est profonde et ne présente normalement pas de fenêtre. Son rebord distal est abrupt, le bord du condyle se terminant en surplomb au dessus d'elle. Par con-

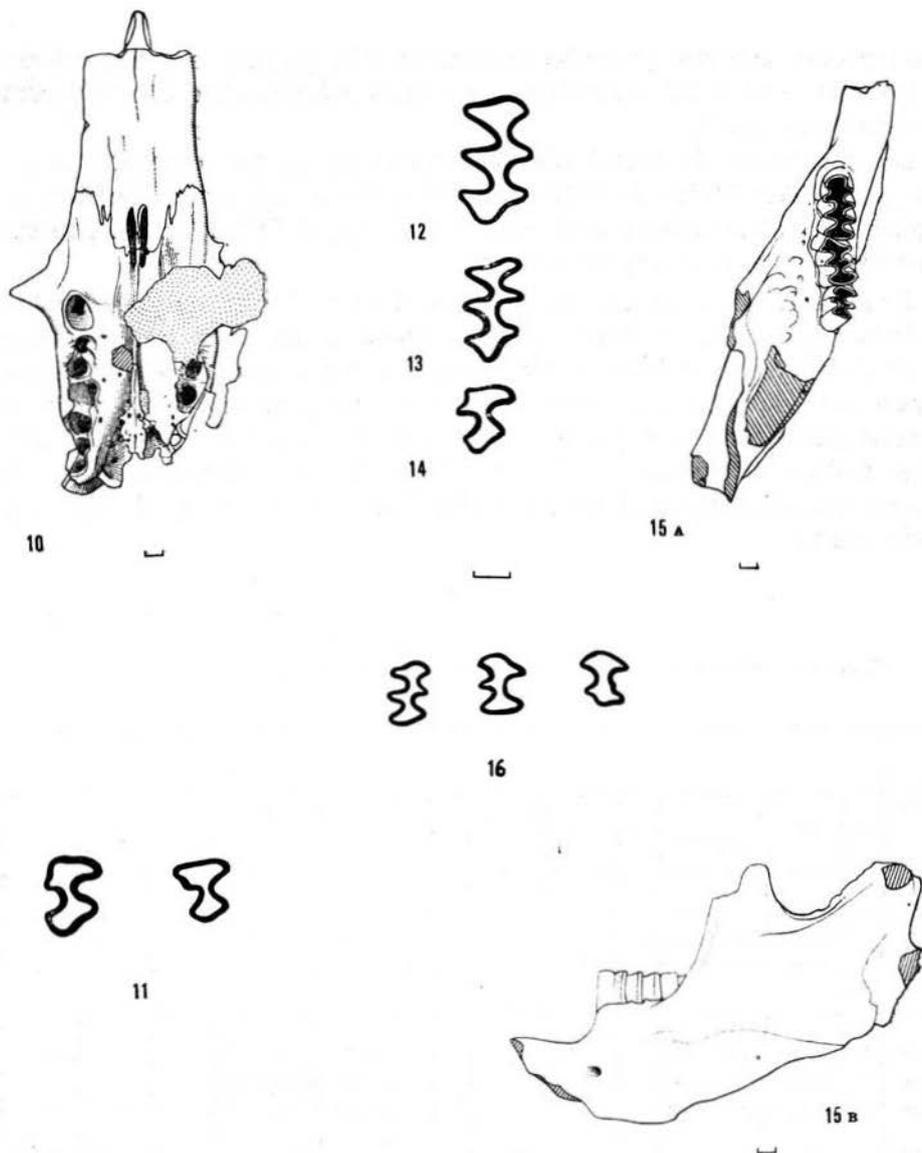
tre, son rebord proximal détermine une pente douce avec la diaphyse. L'étroite fosse olécranienne est allongée mésiodistalement.

Fémur. Aucun fémur complet n'est conservé mais sa longueur, estimée à partir de fragments relativement complets, avoisine 3 cm. La tête, hémisphérique, est supportée par un col bien dégagé mais court, déterminant avec la diaphyse un angle de 135° . Le grand trochanter dépasse de peu le niveau du sommet de la tête. La crête sous-trochantérienne forme une modeste saillie sur le rebord externe du tiers supérieur de la diaphyse. Celle-ci est pratiquement rectiligne; seule une légère concavité déforme la base du rebord postérieur. Son extrémité distale mesure 6,5 mm de large. La trochlée, faiblement concave, est disposée dans le prolongement de la diaphyse. Le tubercule condylien interne est puissant; il a la forme d'un cône aplati. Le condyle interne, de contour rectangulaire est plus étroit que le condyle externe qui est ovoïde. L'échancrure intercondylienne est profonde; son extrémité présente la forme d'une virgule infléchie vers l'extérieur.

Plusieurs populations, de provenance diverse, peuvent être également rapportées à cette espèce. Leur étude permet de compléter les données anatomiques relatives à celle-ci.

Etude de la population du gisement de Tadjera (Algérie Occidentale). *E. barbarus* est représenté dans ce gisement par 3 fragments de mandibule avec M_1 — M_2 , un fragment avec M_2 , deux portions antérieures de crâne et 6 molaires isolées. Les dimensions de molaires (tab. II) tombent à l'intérieur des limites de variation de la population-type de l'espèce. Leur morphologie est identique. Les portions antérieures de crâne possèdent toutes les caractéristiques du genre *Ellobius* (fig. 10). Toutefois elles correspondent à un animal de taille nettement supérieure à celle des espèces actuelles. En vue apicale, le crâne présente une constriction post-orbitaire peu marquée, un peu plus large que le rostre. Les prémaxillaires dépassent nettement vers l'arrière l'extrémité des nasaux et pénètrent profondément au sein des frontaux.

En vue palatine on distingue le fort allongement du rostre et la longueur des foramens palatins antérieurs. Ces derniers, bien que réduits par rapport à la longueur du palais (longueur des foramens palatins 3,1 mm), s'étendent au-delà de l'extrémité postérieure des prémaxillaires et ampiètent sur les maxillaires. En arrière d'eux, les maxillaires sont pourvus d'une dépression rectiligne en forme de gouttière large et peu profonde, interrompue par le léger bourrelet que détermine l'alvéole de l'incisive supérieure. Celle-ci est disposée à la hauteur du milieu de la couronne des M^1 . Un peu en avant de ce bombement prend naissance un bourrelet médian qui s'élargit de plus en plus vers l'arrière et qui se termine en prenant la forme d'un losange; celui-ci, s'étend entre le niveau de la partie postérieure des M^2 et de la partie antérieure des M^3 .



Figs. 10—16

10 — avant-crâne d'*Ellobius barbarus* (T-1) du gisement de Tadjera; 11 — M^3 (SA-1 et SA-2) d'*Ellobius barbarus* de Sidi Abderrahman 1; 12—16 — *Ellobius zimae* n.sp. du gisement d'Irhoud Derbala Virage: 12 — M^1 ; 13 — M^2 ; 14 — M^3 ; 15 — mandibule gauche avec M^1 — M^3 (IDV-4), holotype, en vue occlusale (A) et externe (B); 16 — M^2 , variation (IDV-5, 6 et 7)

Il est bordé par 2 cavités palatines latérales profondes. La suture maxillo-palatine est située au niveau du triangle 1 de M^2 . Les choanes s'ouvrent au niveau de la partie moyenne des M^3 .

L'extrémité antérieure du crâne, ou rostre, comprise entre l'alvéole de la racine antérieure de M^1 et l'extrémité antérieure du pré-maxillaire, mesure 13 mm. Les foramens infra-orbitaires sont agrandis dans leur partie supérieure et fermés à leur base, comme l'avait signalé **Pomel**. En

vue laterale, le rostre présente un contour triangulaire, le sommet étant dirigé vers l'extrémité antérieure. La suture prémaxillaire est fortement convexe vers l'avant.

Les fragments de mandibule présentent les mêmes caractéristiques que ceux d'Aïn Mefta. Leur hauteur, mesurée au niveau d'insertion du digastrique, varie entre 8 et 9 mm (N = 2). Cette valeur est un peu supérieure à celle de la population-type.

Etude de la population du Présoltanien de Sidi-Abderrahman 1 (Maroc). La présence de cette forme atteste sa persistance sur le littoral atlantique marocain jusqu'à cette époque. Cependant elle n'est plus aussi abondante que dans les gisements plus anciens puisque au sein d'une faune variée et abondante, seules 24 molaires isolées d'*Ellobius* ont été recueillies. Leurs dimensions (tab. III) et leur morphologie sont presque identiques de celles d'*E. barbarus* d'Aïn Mefta.

Tableau III

Ellobius barbarus (Pomel) du gisement de Sidi Adberahman 1 (Maroc)
Mesures

Mo- laire	L						I					
	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max
M ₁	4	3,36	3,13—3,57	—	—	—	4	1,61	1,50—1,67	—	—	—
M ₂	5	3,03	2,71—3,41	—	—	—	4	1,585	1,43—1,74	—	—	—
M ₃	2	1,985	1,70—2,27	—	—	—	2	1,55	1,54—1,56	—	—	—
M ¹	2	3,57	3,38—3,82	—	—	—	4	1,605	1,52—1,70	—	—	—
M ²	4	2,60	2,54—2,74	—	—	—	4	1,48	1,45—1,50	—	—	—
M ³	4	2,125	2,04—2,21	—	—	—	2	1,225	1,18—1,27	—	—	—

Les M¹ sont identiques. Les M², au nombre de 5, permettent de confirmer les caractères relevés sur l'unique M² d'Aïn Mefta; l'angle rentrant lingual 1 est toujours profond et bien développé: les murailles antérieure et postérieure sont parallèles et subverticales. La longueur moyenne représente 90% de celle des M¹. Elles ne possèdent que 2 racines, antérieure et postérieure.

Les M³ de cette espèce n'étaient pas représentées dans les autres collections; or ce gisement nous a livré 2 échantillons qui confirment les indications de Pomel (fig. 11). Leur structure est simple; la surface occlusale est constituée par 2 lobes séparés par un isthme étroit. Ce der-

nier
qua
Il e
de l
un
sur
épa
gue
long
mol
-typ
I
men
qui
Ces
anté
disp
autr
poss
-Ab
pop

Mo
lair

M¹
M²
M³

M¹
M²
M³

C
mol
leur
I
suit
Ello

nier est déterminé par l'opposition de deux angles rentrants larges, lingual et labial. Le lobe antérieur possède encore un vestige du triangle 2. Il est dû à la présence d'un ARLA 1 à peine perceptible, réduit à l'état de légère dépression. La partie postérieure de la dent est réduite; chez un échantillon (fig. 11 A) elle est réduite à l'état d'un lobe très simple sur lequel l'emplacement du triangle 3 n'est marqué que par un léger épaissement de l'émail. Sur le second échantillon (fig. 11 B) on distingue encore les triangles 3 et 4, alternes et très largement confluent. La longueur moyenne de ces 2 M³ représente 59% de celle de la M¹. Les molaires inférieures correspondent étroitement à celles de la population-type.

Étude de la population de Salé (Maroc). Ce gisement a livré 2 fragments de mandibule avec M₁—M₂ et 16 molaires isolées qui peuvent être rapportées à cette espèce. Les M¹ et M² sont subégales. Ces dernières se distinguent toutefois des précédentes par leurs murailles antérieure et postérieure verticales, la présence de 2 racines et par la disposition des angles rentrants et des triangles. Comme sur les M² des autres populations, l'ARLI 1 est toujours bien développé. L'une des M³ possède un lobe postérieur moins réduit que chez la population de Sidi-Abderrahman 1. Les molaires inférieures sont identiques à celles de la population-type (tab. IV).

Tableau IV

Ellobius barbarus (Pomel) du gisement de Salé (Maroc)
Mesures

Molaire	L						I					
	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max
M ¹	3	3,23	3,05—3,37	—	—	—	4	1,48	1,40—1,58	—	—	—
M ²	3	3,07	3,05—3,11	—	—	—	3	1,54	1,48—1,60	—	—	—
M ³	1	2,17	—	—	—	—	1	1,49	—	—	—	—
M ₁	3	3,95	3,80—4,18	—	—	—	4	1,62	1,42—1,70	—	—	—
M ₂	4	2,53	2,17—2,92	—	—	—	4	1,33	1,16—1,52	—	—	—
M ₃	3	1,91	1,69—2,07	—	—	—	3	0,83	0,71—0,99	—	—	—

Quelques autres gisements ont livré des molaires ou fragments de molaires pouvant être rapportées à cette espèce. Leurs dimensions et leur origine sont exprimées dans le tableau V.

Rapports et différences. Il apparaît immédiatement à la suite de cette redescription que l'appartenance de cette espèce au genre *Ellobius*, reconnue par Hinton dès 1926, ne peut être contestée. Grâce

Tableau V

Ellobius cf. barbarus (Pomel, 1892)
Mesures

Gisement de Sidi Abderrahman 2 (Maroc)	
M ² (SA2-1) : 2,99×1,69	
Gisement de Bulla Regia II (Tunisie)	
M ¹ (T-3723) : 2,78×1,53	
M ³ (T-3721) : 1,91×1,41	
M ₁ frag. (T-3694) : 1,91×1,62	
Gisement d'Irhoud Lanz 3	
M ¹ 3,54×1,64	M ₁ — 1,87
M ² 3,34×1,81	M ₂ 2,91×1,77
3,06×1,63	M ₃ 1,94×1,06
M ³ 2,04×2,00	2,27×1,24
2,09×1,55	

au travail d'Ognev (1950) relatif à la morphologie des espèces actuelles, nous disposons d'une analyse odontologique et crânienne très précise, nous permettant de rechercher les affinités d'*E. barbarus* avec les représentants actuels de ce genre. L'espèce du Maghreb se distingue d'*E. talpinus* par les caractères suivants:

- les M³ sont moins réduites;
- le complexe de l'antéroconide est plus important — il possède notamment presque toujours un angle rentrant labial 3 plus développé;
- la M² possède toujours un angle rentrant labial 1 profond — celui-ci n'existe pas chez *E. talpinus*;
- *E. barbarus* est nettement moins hypsodonte qu'*E. talpinus*.

L'espèce maghrébine possède par contre de nombreux points communs avec *E. fuscocapillus*:

- la complexité et l'importance de l'antéroconide;
- la longueur relative des M³ par rapport à celle des M¹;
- la présence d'un angle rentrant lingual 1 sur la M².

Toutefois, de nombreuses différences peuvent être relevées avec les représentants actuels de cette espèce. La différence la plus importante concerne l'hypsodontie dont le degré est plus élevé chez actuelle. L'indice d'hypsodontie de la M₁ d'*E. fuscocapillus* est compris autour de 1,3, alors que la valeur maximale observée pour la population d'Aïn Mefta

est de 1,14 seulement. Cette différence se manifeste également dans la hauteur des échancrures d'émail, bien plus élevées chez l'actuel (sur l'angle saillant labial 3 et sur celui du lobe postérieur notamment — fig 23 A), et dans la formation plus tardive des racines chez cette dernière espèce. En effet la plupart des M_1 , même peu usées, d'*E. barbarus* possèdent déjà 2 fortes racines alors que chez *E. fuscocapillus* celles-ci n'apparaissent que bien plus tardivement, les dents peu usées étant encore totalement dépourvues de racines.

Les dimensions des molaires, des stylopoies, et de la partie antérieure du crâne sont également significativement distinctes de celles d'*E. fuscocapillus* (tab. I et VI). De plus, les proportions respectives des molaires entre elles sont distinctes. A la mâchoire supérieure les M^2 sont, chez la forme maghrbine, presque aussi longues que les M^1 , puisque leur longueur moyenne représente plus de 90% de celle de ces dernières. Ce rapport n'est que de 82% chez *E. fuscocapillus*. On retrouve le même caractère aux molaires inférieures. La longueur des M_2 représente 72% de celle de M_1 , contre 65% seulement chez l'espèce actuelle. Ces différences à elles seules justifient déjà l'existence de l'espèce créée par Pomel en 1892. A celles-ci viennent s'ajouter celles concernant le dessin dentaire. Les ARLI des M^1 sont plus larges que chez l'espèce actuelle et les triangles 1 et 2 plus alternes. La M^2 qui occupe une place plus grande au sein de la rangée dentaire chez *E. barbarus* possède chez cette dernière espèce un ARLI 1 profond et constant. L'extrémité postérieure de la M^3 est plus réduite que chez l'espèce asiatique. Les différences entre les M_1 concernent la structure du complexe de l'antéroconide, l'ouverture des angles rentrants linguaux et la position respective des triangles. Le lobe antérieur des M_1 d'*E. fuscocapillus* est large; il est arrondi du côté antéro-labial. Celui d'*E. barbarus* est étroit et possède quelquefois une ou plusieurs indentations d'émail. Les angles rentrants du complexe de l'antéroconide sont généralement moins profonds chez le fossile que chez l'actuel. C'est notamment le cas pour l'ARLA 3. Les ARLI et les ARLA sont plus larges chez *E. barbarus* que chez *E. fuscocapillus*. Cette différence apparaît clairement lorsque l'on compare des individus au même stade d'usure. Ce caractère détermine une position un peu distincte des triangles, plus alternes chez l'espèce du Maghreb. Ce dernier caractère se retrouve en comparant les M_2 et les M_3 des 2 espèces. Le lobe antérieur de la M_2 est disposé dans l'axe de la dent chez *E. fuscocapillus*, de même que les isthmes déterminés par les angles rentrants opposés. Chez *E. barbarus*, le lobe antérieur est décalé du côté labial et l'isthme postérieur du côté lingual. Les mêmes différences relevées sur les M_2 apparaissent en comparant les M_3 des deux espèces.

La partie antérieure du crâne du gisement du Tadjera, attribuée à *E. barbarus*, présente, mis à part la notable différence de taille, une importante différence de structure relative à l'extension vers l'arrière des

Tableau VI

Ellobius fuscocapillus lutescens (Thomas, 1897) actuels d'Iran
Mesures

Mo- laire	L						l					
	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max
M ¹	28	2,77 ± 0,028	2,53—3,05	0,147	5,30 ± 0,71	0,146	28	1,39 ± 0,012	1,24—1,49	0,065	4,67 ± 0,63	0,058
M ²	28	2,28 ± 0,018	2,05—2,46	0,095	4,17 ± 0,56	0,114	28	1,23 ± 0,016	1,06—1,39	0,084	6,28 ± 0,91	0,083
M ³	27	1,87 ± 0,024	1,67—2,09	0,126	6,76 ± 0,92	0,107	26	1,24 ± 0,016	1,14—1,38	0,080	6,47 ± 0,90	0,122
M ₁	28	3,21 ± 0,032	2,64—3,54	0,170	5,30 ± 0,71	0,096	27	1,35 ± 0,011	1,21—1,44	0,060	4,45 ± 0,61	0,100
M ₂	28	2,07 ± 0,019	1,91—2,31	0,099	4,79 ± 0,64	0,193	28	1,16 ± 0,012	1,02—1,28	0,066	5,73 ± 0,77	0,091
M ₃	28	1,80 ± 0,019	1,64—2,01	0,103	5,75 ± 0,77	0,120	28	0,99 ± 0,012	0,88—1,19	0,063	6,35 ± 0,85	0,116

foramens palatins antérieurs. Chez *E. fuscocapillus* ces foramens s'arrêtent toujours au niveau des extrémités distales des prémaxillaires qui les bordent. Chez *E. barbarus* ils s'étendent davantage en arrière, dépassant même vers l'arrière le niveau des extrémités postérieures des prémaxillaires. Cette disposition se retrouve chez *E. talpinus* (Ognev, 1950). Toutefois tous les autres caractères crâniens correspondent à ceux d'*E. fuscocapillus*:

- la partie antérieure rostrale du crâne est allongée,
- la partie postérieure du palais possède une protubérance allongée et deux fosses latérales profondes et étendues vers l'avant,
- les prémaxillaires sont plus étendus vers l'arrière que les nasaux,
- le processus angulaire de la mandibule est réduit.

La plupart des espèces fossiles d'*Ellobius* décrites du sud de l'U.R.S.S. appartiennent à la lignée évolutive d'*E. talpinus* (Topachevsky et Rekovets, 1982). Seul, *E. tarchankutensis* Topachevsky, 1963, semble s'approcher d'*E. fuscocapillus*. Il y a néanmoins des différences entre cette espèce fossile et *E. barbarus*.

E. tarchankutensis ne possède pas de pseudo pli mimomyen. La surface occlusale, à l'exception du lobe antérieur, ressemble beaucoup à celle de l'espèce nord-africaine. Le lobe antérieur par contre, large et arrondi, évoque d'avantage celui d'*E. fuscocapillus* que celui de l'espèce nord-africaine. Il n'est donc pas possible de rapporter *E. barbarus* à l'une ou à l'autre de ces espèces décrites d'U.R.S.S., du moins dans l'état actuel de nos connaissances. Par ses caractères crâniens et dentaires cette espèce peut être rapprochée d'*E. fuscocapillus*. Trop de caractères différents pour qu'elle puisse en être l'ancêtre direct. Mais on peut admettre sans difficulté une origine commune à ces deux espèces.

Ellobius zimae n.sp.

Ellobius sp. in Jaeger 1971

Type: Fragment de mandibule droite avec M_1-M_3 (IDV-4); collections du Service Géologique du Maroc, Rabat (fig. 15).

Hypodigme: 8 fragments de mandibule avec M_1-M_3 , 10 avec M_1-M_2 , 1 avec M_2-M_3 et 191 molaires isolées.

Localité-type: Gisement d'Irhoud Derbala Virage, Jebel Irhoud, Jebilet, Maroc.

Diagnose: *Ellobius*, voisin d'*E. barbarus* (Pomel, 1982), dont il se distingue par ses M_3 plus réduites, ses M_1 à lobe antérieur large et court et ses M_1 à 2 racines.

Mesures: voir tableau VII.

Description. Aucun fragment de crâne n'est conservé.

Tableau VII

Ellobius zimae n.sp. du gisement d'Irhoud Derbala Virage (Maroc)
Mesures

Mo- laire	L						l					
	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max
M ¹	33	3,28±0,029	2,92—3,59	0,166	5,06±0,62	0,137	32	1,68±0,016	1,54—1,88	0,091	5,41±0,68	0,093
M ²	26	2,92±0,032	2,48—3,16	0,165	5,65±0,79	0,131	26	1,60±0,023	1,35—1,81	0,118	7,40±1,03	0,093
M ³	38	1,93±0,020	1,49—2,12	0,124	6,41±0,74	0,134	38	1,38±0,023	1,00—1,70	0,140	10,10±1,17	0,094
M ₁	36	3,60±0,038	3,01—4,03	0,228	6,35±0,75	0,086	35	1,62±0,019	1,37—1,79	0,115	7,09±0,85	0,136
M ₂	38	2,68±0,031	2,10—3,00	0,190	7,08±0,82	0,112	37	1,54±0,017	1,31—1,75	0,105	6,82±0,80	0,074
M ₃	27	1,76±0,033	1,44—2,06	0,174	9,90±1,36	0,166	25	0,99±0,040	0,62—1,31	0,203	20,51±3,02	0,059

Type (IDV-4)

M₁—M₃: L M₁—M₃ = 8,09L M₁ = 3,70 l M₁ = 1,67L M₂ = 2,92 l M₂ = 1,64L M₃ = 1,79 l M₃ = 1,04

M¹ (fig. 12). Ses dimensions ainsi que la morphologie de ses couronnes sont identiques à celles d'*E. barbarus*. Elles se distinguent toutefois par l'absence ou la très forte réduction de la racine linguale. Les M¹ de cette espèce ne possèdent donc en général que 2 racines. Le développement des échancrures d'émail est également distinct. L'échancrure qui se développe à la base de l'angle saillant du triangle 3 chez *E. barbarus* n'existe pas chez cette espèce. L'échancrure située sur le flanc labial du lobe antérieur est moins haute que celle correspondante d'*Ellobius barbarus*.

M² (fig. 13). Elles sont identiques à celles d'*E. barbarus*.

M³ (fig. 14). Elles sont réduites; leur longueur moyenne ne représente que 59% de celle de la M¹ comme celles d'*E. barbarus*. Leur muraille antérieure est oblique en vue occlusale. Le triangle 2 est presque complètement incorporé au lobe antérieur. Ce caractère trahit la forte réduction de l'ARLA 1; celui-ci a même complètement disparu chez 17 échantillons sur 38. 2 angles rentrants larges et opposés déterminent un isthme étroit qui relie le premier lobe au second. Ce dernier occupe une surface à peine supérieure à celui du premier. Son contour est losangique. Il est délimité latéralement par 2 triangles, 3 et 4, opposés ou légèrement alternes. Le développement du lobe postérieur est variable. Il est souvent très réduit (fig. 14).

La mandibule correspond à celle d'*E. barbarus*. La hauteur de la branche horizontale atteint des dimensions supérieures à celles observées chez l'espèce précédente ($N = 4$, H compris entre 7,7 et 8,6 mm). Une seule différence a pu être relevée: elle concerne le plus grand développement de la dépression comprise entre la branche montante et la rangée dentaire. Elle traduit un développement plus important du muscle massètes interne.

M₁ (fig. 15). Elle correspond par ses dimensions à celle de l'espèce algérienne dont elle se distingue par la structure du complexe de l'antéroconide et par le moindre développement des échancrures d'émail. Le taux d'hypsodontie maximum observé est de 1,13, soit une valeur sensiblement égale à celle d'*E. barbarus*. Le lobe antérieur est très court mais large. Il possède sur sa face antérieure ou antéro-labiale 1 ou 2 petites indentations d'émail. Les angles rentrants du complexe de l'antéroconide sont moins profonds et plus ouverts que ceux d'*E. barbarus*. Chez 2 échantillons sur 69 le triangle 5 a complètement disparu. Les échancrures d'émail sont basses. Celle qui s'étend le long de l'angle saillant labial du lobe postérieur d'*E. barbarus* est à peine marquée. Celle qui s'étend le long de l'angle saillant du triangle 4 est très basse par rapport à son homologue chez *E. barbarus*. Il en est de même pour celle qui s'élève le long de l'angle saillant du lobe postérieur.

M₂ (fig. 15). Leur morphologie est semblable à celles d'*E. barbarus* dont elles diffèrent uniquement par leur plus grande largeur moyenne.

M_3 (fig. 15 et 16). Sa réduction est caractéristique de cette espèce. Sa longueur moyenne ne représente que 49% de celle de M_1 contre 57% chez *E. barbarus*; elle est nettement plus courte, en moyenne, que celle de l'espèce algérienne. Elle présente une forte variabilité, tant d'ordre quantitatif que qualitatif. Cependant, dans ses grands traits son organisation reste comparable à celle de l'espèce d'Aïn-Mefta. Les triangles 1 et 2 sont petits et presque toujours nettement alternes. Chez 2 échantillons sur 27 le triangle 2 a disparu; chez 2 autres c'est le triangle 1. Le lobe postérieur est également très variable (tab. VII). Chez la plupart, sa structure reste comparable à celle d'*E. barbarus* mais de nombreux morphotypes à lobe postérieur plus réduit apparaissent dans cette population (fig. 16).

Rapports et différences. Cette espèce possède la plupart des caractéristiques d'*E. barbarus*. Elle en diffère par la réduction de ses M_3 , par le moindre développement des échancrures d'émail alors que le degré d'hypsodontie est le même, et par la structure du lobe antérieur des M_1 . Les différences entre cette espèce et les autres espèces connues du genre sont identiques à celles relevées déjà pour *E. barbarus*, à l'exception de quelques caractères particuliers à cette espèce. *E. zimae* n.sp. n'est représenté que dans un seul gisement, celui d'Irhoud Derbala Virage. Or, celui-ci est situé nettement plus au sud que les gisements à *E. barbarus*, dans un domaine qui se distingue de nos jours par son climat plus aride que celui du littoral atlantique adjacent. 2 types d'explication peuvent être proposés. *E. zimae* atteste l'existence d'une autre lignée d'*Ellobius* évoluant dans une province distincte située au sud de celle d'*E. barbarus*. Cette hypothèse est fortement appuyée par des observations similaires faites sur les *Muridae* du même gisement. Celui-ci a livré une souris du groupe des *Leggada* africains, *Arvicanthis niloticus* et *Paraethomys tighennifae*, alors que les autres gisements contemporains, situés près du littoral atlantique et méditerranéen, ont livré *Mus musculus*, *Paraethomys darelbeidae* et son dépourvus d'*Arvicanthis*. On peut supposer d'après ces données qu'à un domaine littoral forestier succédait au sud, à cette époque, un milieu végétal plus ouvert. On peut également interpréter les différences relevées sur la population du Jebel Irhoud comme la conséquence d'un cline ou d'un polytypisme important des populations locales d'*E. barbarus*. De tels exemples sont en effet connus chez les *Arvicolinae*. Mais cette interprétation suppose l'existence de populations intermédiaires, au moins pour certains des caractères, qui ne sont pas encore connues. Par ailleurs elle n'explique pas les différences fauniques relevées entre les deux domaines.

Ellobius africanus n.sp.*Ellobius* aff. *fuscocapillus* in Jaeger 1969

Type: Fragment de mandibule droite avec M_1 — M_2 (TR-1) (fig. 17).
Collections du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Hypodigme: 900 molaires isolées.

Localité-type: Gisement de Ternifine (= Tighennif, ex Pelikao),
Algérie Occidentale.

Diagnose: *Ellobius* plus petit qu'*E. barbarus*, de la taille de *E. fuscocapillus* (Blyth, 1842) et moins hypsodonte. Indice d'hypsodontie maximum des M_1 0,92. Lobe antérieur des M_1 complexe et large, caractérisé par la présence sur sa face antérieure et antéro-labiale de nombreux replis d'émail.

Mesures: voir tableau VIII.

Description. Aucun fragment de crâne n'est conservé.

M^1 (fig. 18). Leur surface occlusale correspond, en plus petit, à celle des autres espèces d'*Ellobius* du Maghreb. En vue occlusale, le lobe antérieur présente une légère dissymétrie; son extrémité labiale est souvent étroite et allongée et les murailles qui la délimitent déterminent un angle plus aigu que celui, opposé, du côté lingual. Son contour est déterminé par l'obliquité de la muraille antérieure et par le développement des angles rentrants labial 1 et lingual 1. Les ARLI 1 et 2 sont inégaux, l'ARLI 2 étant plus grand que l'ARLI 1. Les deux sont largement ouverts, presque symétriques et très faiblement proverses. Les ARLA 1 et 2 sont égaux mais dissymétriques et rétroverses. Les extrémités des angles rentrants labiaux et linguaux sont disposés en alternance. Ils déterminent 2 isthmes bordés d'émail dont l'épaisseur n'est pas semblable, le postérieur étant toujours plus large que l'antérieur. Le contour des 4 triangles rappelle celui du lobe antérieur: en effet les triangles linguaux ont une base large et sont relativement courts et les triangles labiaux ont une base un peu plus étroite mais sont plus allongés dans le sens labio-lingual. Les triangles 1 et 2 sont légèrement alternes, le triangle 2 étant disposé un peu en retrait du triangle 1. Il en est de même pour le triangle 4 par rapport au triangle 3, bien que l'alternance de ces 2 triangles soit moins marquée encore que celle du couple précédent. Le lobe postérieur apparaît sous la forme d'un triangle à base large et à sommet dirigé vers l'arrière de la rangée dentaire. Il est séparé latéralement des triangles 3 et 4 par une petite dépression.

En vue latérale, la couronne apparaît être aussi haute que la racine antérieure. De courtes échancrures d'émail sont présentes, les plus élevées étant situées sur l'angle saillant lingual du lobe antérieur et à la base du lobe postérieur, sur la muraille distale de la dent.

Cette dent possède toujours 3 racines, une racine antérieure oblique, une racine postérieure verticale et une racine linguale réduite.

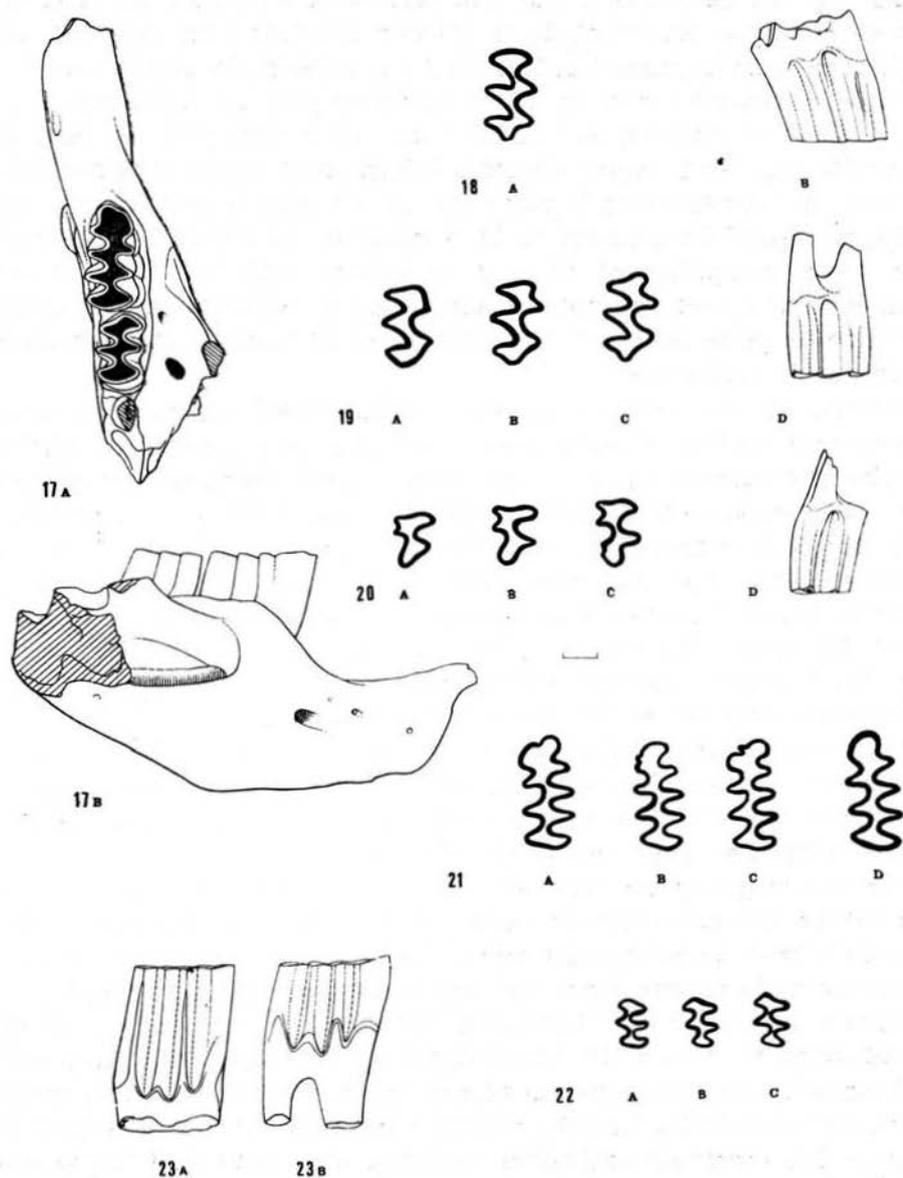
Tableau VIII

Ellobius africanus n.sp. du gisement de Ternifine (Algérie)
Mesures

Mo- laire	L						I					
	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max
M ¹	40	2,85 ± 0,024	2,61—3,20	0,149	5,23 ± 0,59	0,088	40	1,38 ± 0,015	1,21—1,56	0,096	6,96 ± 0,78	0,053
M ²	49	2,50 ± 0,017	2,26—2,74	0,122	4,89 ± 0,49	0,068	49	1,195 ± 0,018	0,93—1,51	0,129	10,83 ± 1,10	0,108
M ³	34	1,89 ± 0,033	1,44—2,36	0,190	10,04 ± 1,23	0,109	34	1,26 ± 0,014	1,09—1,45	0,084	6,65 ± 0,81	0,092
M ₁	43	3,35 ± 0,021	3,08—3,67	0,135	4,05 ± 0,44	0,089	43	1,305 ± 0,010	1,17—1,47	0,068	5,20 ± 0,56	0,170
M ₂	39	2,23 ± 0,017	1,98—2,49	0,109	4,87 ± 0,55	0,069	39	1,26 ± 0,011	1,02—1,38	0,071	5,65 ± 0,64	0,105
M ₃	39	1,73 ± 0,020	1,57—2,02	0,126	7,31 ± 0,83	0,136	39	0,87 ± 0,019	0,62—1,97	0,117	13,51 ± 1,56	0,084

Type (TR-1)

L M₁—M₂ = 5,60L M₁ = 3,39L M₂ = 2,21I M₁ = 1,37I M₂ = 1,30



Figs. 17—23. 17—22 — *Ellobius africanus* n.sp.

17 — fragment de mandibule droite avec M_1 — M_2 , holotype (TR-1), en vue occlusale (A) et latérale externe (B); 18 — M^3 (TR-2) an vue occlusale (A) et linguale (B); 19 — M^2 en vue occlusale (A = TR-3; B = TR-4; C = TR-5) et linguale (D = TR-18); 20 — M^2 en vue occlusale (A = TR-6; B = TR-7; C = TR-8) et linguale (D = TR-19); 21 — M^1 en vue occlusale (A = TR-9; B = TR-10; C = TR-11; D = TR-12); 22 — M^1 en vue occlusale (A = TR-13; B = TR-14; C = TR-15); 23 — M^1 droites d'*Ellobius fuscocapillus* (MNHN 1953-818) (A) et d'*Ellobius africanus* n.sp. (TR-16) (B) en vue linguale

M² (fig. 19). Sa longueur moyenne représente 88% de celle de la M¹. Elle se distingue nettement de la M¹ par une très forte inégalité des angles rentrants linguaux 1 et 2. L'ARLI 1 montre un développement très variable représenté par la fig. 19. D'une façon générale cependant, il est peu profond et symétrique. L'ARLI 2 est, par contre, profond, large et dissymétrique. Les 2 angles rentrants labiaux sont égaux et rétroverses. Le triangle 1 est toujours le plus petit des 4 triangles présents: son importance dépend directement du développement de l'ARLI 1. Le triangle 1 et 2 sont complètement alternes, le 2 étant opposé à l'ARLI 2. Les triangles 3 et 4 sont également alternes. Les murailles antérieure et postérieure de cette dent sont verticales. Elle ne possède que 2 racines, antérieure et postérieure.

M³ (fig. 20). Sa longueur moyenne représente 66% de celle de la M¹. Son contour est très variable, notamment celui de son extrémité distale. Le lobe antérieur est large; du côté lingual il est confondu avec le triangle 1, à la suite de la disparition complète de l'ARLI 1. Du côté labial il est accolé à un triangle 2 très réduit dont il est séparé par un ARLA 1 vestigial. Deux larges angles rentrants, l'ARLI 1 et l'ARLA 2, légèrement alternes, divisent la couronne en deux parties séparées par un isthme étroit. La partie postérieure de la couronne est extrêmement variable (fig. 20). Elle est constituée fondamentalement par les triangles 3 et 4, légèrement alternes, et par un lobe postérieur de contour arrondi. Le triangle 4 est réduit; il n'est reconnaissable que chez 8 échantillons sur 29. Chez les autres il est confondu dans le complexe du lobe postérieur. Ce dernier présente une très forte variabilité. Cette dent possède deux racines verticales, antérieure et postérieure.

Un seul fragment de branche horizontale de mandibule est conservée (fig. 17). Le diastème est concave. Le foramen mentale s'ouvre à mi-hauteur de la branche horizontale, immédiatement en avant de M₁. La branche horizontale mesure 5 mm de hauteur entre le triangle 2 de M₁ et le tubercule du digastrique. Les bords inférieurs déterminent, au niveau du tubercule d'insertion du muscle digastrique, un angle d'environ 140°. La base de la branche montante s'élève presque verticalement au niveau du triangle 2 de la M₂. La crête massétérique inférieure est à peine différenciée. Son extrémité antérieure s'estompe au niveau du triangle 2 de la M₁.

M₁ (fig. 17 et 21). Elle présente une organisation très proche de celles d'*E. barbarus* et d'*E. zimae* n.sp. Son lobe antérieur est caractéristique. Il présente au sommet de la couronne, du côté labial, une ornementation consécutive au plissotement de l'émail (ou indentations). Celle-ci disparaît progressivement au cours de l'usure. Le lobe antérieur est généralement étendu vers l'avant. Sa forme, à son extrémité, dépend du développement de l'ARLI 4. Chez quelques échantillons cet angle rentrant est presque aussi profond que les autres ARLI; dans ce cas, le lobe antérieur

est étroit. Chez la plupart des échantillons cependant il est réduit, déterminant un angle aigu (66/130), droit (39/130), ou même quelquefois obtus (25/130). Ce dernier cas est usuel chez les échantillons très usés. Les ARLI 1, 2 et 3 sont très faiblement rétroverses et égaux entre eux. Comme les angles rentrants labiaux, ils s'élargissent au fur et à mesure que progresse l'usure. Les ARLA 1 et 2 sont égaux et proverses. L'ARLA 3 est toujours moins profond que les ARLA 1 et 2; il peut être symétrique ou proverse. Les angles rentrants labiaux et linguaux sont disposés en alternance, les labiaux étant toujours décalés mésialement par rapport au linguaux. Les triangles qu'ils déterminent sont ainsi également alternes; ils sont largement confluent. Les triangles 2, 3, 4 et 5 sont nettement alternes. Par contre, l'extrémité postérieure du triangle 2 est opposée à l'extrémité antérieure du triangle 1. Les isthmes déterminés par les paires d'angles rentrants successifs deviennent de plus en plus étroits d'avant en arrière. En vue latérale, la hauteur de la couronne paraît modérée, l'indice d'hypsodontie maximum étant de 0,94. La muraille antérieure de la dent présente à sa partie supérieure un bombement convexe vers l'avant. Il correspond au lobe antérieur plus étendu et orné à la partie supérieure de la dent. Du côté labial, sur les angles saillants, s'élèvent 4 échancrures d'émail. Leur développement est modéré. Les plus hautes sont celles du triangle 4 et du lobe antérieur, la plus basse est celle du triangle 2. Du côté lingual, une seule échancrure s'élève sur l'angle saillant du lobe postérieur.

Cette dent possède 2 racines, antérieure et postérieure, déjà présentes chez les échantillons à peine usés. L'ensemble de la couronne et des racines dessine une légère courbure à convexité orientée vers la face linguale.

M_2 (fig. 17). Sa longueur moyenne représente 67% de celle de la M_1 . Les triangles 1 et 2 sont presque opposés, les triangles 3 et 4 sont moins alternes que sur la M_1 . Les deux isthmes d'émail sont plus étroits que ceux correspondant de la M_1 . A l'extrémité du lobe antérieur, l'émail est souvent plus mince. Cette dent possède 2 racines, antérieure et postérieure, et une courbure comparable à celle de M_1 .

M_3 (fig. 22). Sa longueur moyenne représente 52% de celle de la M_1 . Sa surface occlusale présente un dessin presque identique à celle de la M_2 . Ses dimensions sont toutefois plus petites et très variables (tab. VIII). Le corps de la dent possède la courbure caractéristique de ce genre. Deux racines sont présentes, antérieure et postérieure. Cette dernière est la plus forte et la plus recourbée.

Rapports et différences. Cette espèce présente beaucoup de caractères en commun avec *E. barbarus*; elle s'en distingue néanmoins par les caractères suivants:

— les dimensions des molaires, à l'exception des largeurs des M_2 et M_3 sont nettement inférieures;

— les M₂, supérieures et inférieures, sont moins longues par rapport aux M₁ correspondantes. Aux M² cette différence est due pour une large part au moindre développement de l'ARLI 1;

— le degré d'hypsodontie est plus faible, 0,98 pour de M₁, contre 1,14 chez *E. barbarus*. Cette différence se manifeste également par un développement moindre, en nombre et en hauteur, des échancrures d'émail;

— les molaires inférieures, M₁ et M₂, sont plus étroites. Le rapport largeur sur longueur des M₁ est de 0,39 contre 0,42 chez *E. barbarus*.

— le lobe antérieur des M₁ est plus large et plus complexe. Il possède sur sa face antérieure et labiale des plissements d'émail. Ceux-ci sont bien plus réduits, en nombre et en importance, chez *E. barbarus*.

— la racine linguale des M¹ est moins réduite.

Par rapport à *E. fuscicapillus* cette espèce présente les différences suivantes: les dimensions sont pratiquement identiques, à l'exception de la hauteur des couronnes, bien plus considérable chez *E. fuscicapillus*. La M² de l'espèce algérienne est proportionnellement plus importante par rapport à M¹ que celle de l'espèce moderne (tab. X). Les M₃ sont plus variables (tab. VI et VIII); il s'agit peut être d'une variabilité due au relâchement du contrôle génétique. La M₃ de la population de Ternifine est un peu plus réduite (tab. X). D'autres différences peuvent être mises en évidence dans la structure des molaires. Les angles rentrants linguaux des M¹ sont plus larges et les triangles 1—2 et 3—4 sont plus alternes chez *E. africanus*. L'ARLI 1 de M² a un développement plus inégal, souvent plus réduit encore que celui d'*E. fuscicapillus*. Le lobe antérieur de M₁ est plus complexe, avec des plissements d'émail jamais observés chez la forme actuelle. L'ARLI 4 de M₁ est variable; il l'est beaucoup moins chez l'espèce moderne chez qui son développement est régulier et où il est profond. La différence la plus marquée concerne incontestablement le degré d'hypsodontie. Le maximum observé sur les M₁ de cette espèce est de 0,98 contre 1,30 chez *E. fuscicapillus*. Il en est de même pour les échancrures d'émail, considérablement plus hautes que celles de cette dernière espèce (fig. 23). De plus, comme chez *E. barbarus*, la formation des racines est beaucoup plus précoce chez la forme algérienne.

La plupart des observations faites lors de la comparaison entre les espèces fossiles d'U.R.S.S. et *E. barbarus* restent valables pour cette espèce. Aucune relation privilégiée n'apparaît donc entre cette dernière et celles d'Europe orientale.

E. africanus n.sp. possède beaucoup de caractères en commun avec *E. barbarus*. La plupart des caractères distinctifs peuvent être interprétés comme des caractères primitifs. Néanmoins seule la découverte de populations intermédiaires permettrait d'apporter la preuve de cette filiation. *E. africanus* n.sp. partage de nombreux caractères communs avec *E. fuscicapillus*. Elle présente cependant un mélange de caractères pri-

mitifs (lobe antérieur des M_1 , hypsodontie) et évolués (réduction des M_3 , allongement des M^2) qui suggère non pas une filiation directe mais sans aucun doute l'existence d'une origine commune.

Ellobius atlanticus n.sp.

Type: Fragment de mandibule droite avec M_1-M_3 (TH-3); Collections du Service Géologique du Maroc, Rabat (fig. 24).

Hypodigme: 1 crâne complet dépourvu de dents, 1 fragment antérieur de crâne avec M^1-M^2 , 2 mandibules complètes avec M_1-M_2 , 3 fragments avec M_1-M_2 , 94 molaires isolées.

Localité-type: Gisement de la carrière Thomas 1, Casablanca, Maroc.

Diagnose: *Ellobius* voisin d'*E. barbarus* (Pomel, 1892), dont il diffère par ses dimensions inférieures (M_1-M_3 type 8,05 mm), intermédiaires entre celles de cette dernière espèce et celles d'*E. africanus* n.sp. Lobe antérieur des M_1 court, large et étendu du côté lingual.

Mesures: voir tableau IX.

Description. Un crâne pratiquement complet révèle l'anatomie crânienne des représentants de ce genre en Afrique septentrionale (fig. 25). Il possède toutes les caractéristiques des représentants actuels asiatiques:

— incisives non colorées, lisses, de contour arrondi, fortement proodontes, leurs alvéoles sont disposés entre les M^1 , en position très reculée;

— foramens palatins très courts;

— rostre allongé;

— palais avec rhomboèdre central flanqué de deux fosses latérales;

— bulle auditive plate, allongée, avec méat auditif très étroit;

— foramen infraorbitaire arrondi, restreint à sa partie supérieure.

Sa longueur totale, comprise entre l'extrémité antérieure des prémaxillaires et les condyles occipitaux, mesure 37 mm. En vue apicale, le rostre qui s'étend en avant des foramens infra-orbitaires, représente 38% de la longueur totale. La largeur maximale de la boîte crânienne est située au niveau des bulles auditives. Elle mesure 17,5 mm. En vue latérale le crâne présente un contour triangulaire. La partie mésiale des prémaxillaires constitue le sommet de ce triangle, le plan nuqual la base.

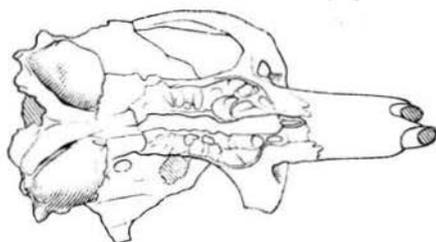
Ce dernier est bas et incliné vers l'avant. Les incisives sont fortement proodontes. Le toit crânien est plat; le lambda, légèrement surélevé, domine ce dernier. En vue supérieure, les apophyses des prémaxillaires s'étendent netement plus en arrière que les nasaux et s'arrêtent un peu en avant de la constriction post-orbitaire; cette dernière est peu marquée. A cet endroit le crâne est un peu plus large que le rostre. Les



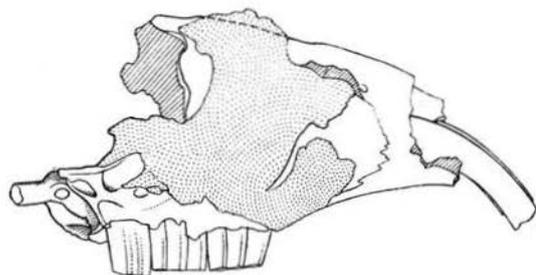
24



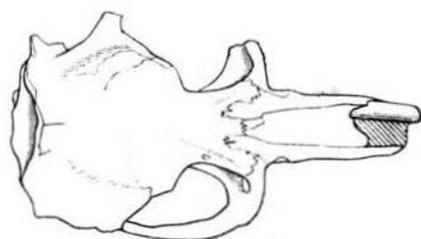
26



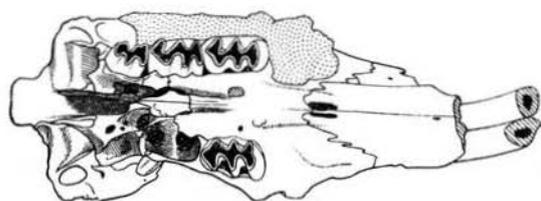
25 A



25 D



25 B



25 E



25 C

Figs. 24—26. *Ellobius atlanticus* n.sp.

24 — M_1 — M_2 droites, holotype (TH-3); 25 — crâne (TH-4) en vue palatine (A), supérieure (B) et latérale (C); fragment du crâne (TH-2) en vue latérale (D) et palatine (E); 26 — M_1 — M_2 droites (TH-2)

Tableau IX

Ellobius atlanticus n.sp. du gisement de la carrière Thomas (Maroc)
Mesures

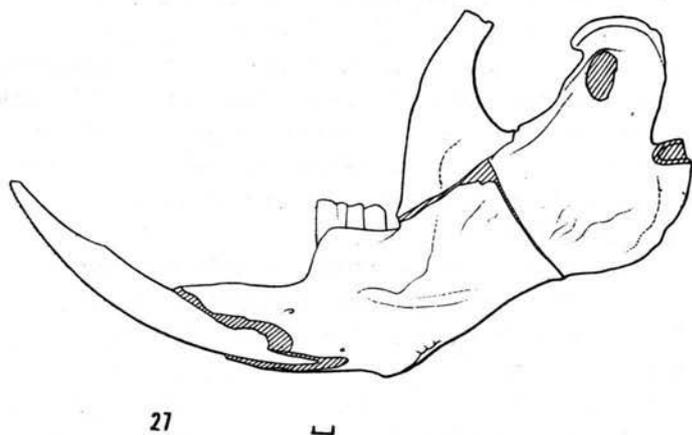
Mo- laire	L						l					
	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max	N	M	V. limites	σ	C.V.	KSD max
M ¹	32	3,04±0,034	2,72—3,51	0,195	6,43±0,81	0,107	31	1,51±0,015	1,36—1,67	0,082	5,45±0,69	0,102
M ²	15	2,89±0,031	2,61—3,06	0,122	4,22	—	15	1,52±0,022	1,37—1,69	0,087	5,70	—
M ³	4	1,91	1,83—2,00	—	—	—	4	1,34	1,25—1,40	—	—	—
M ₁	27	3,45±0,032	3,10—3,80	0,169	4,90±0,67	0,126	27	1,43±0,015	1,26—1,60	0,079	5,52±0,75	0,085
M ₂	19	2,55±0,022	2,44—2,80	0,097	3,80±0,62	0,118	20	1,40±0,021	1,25—1,63	0,094	6,74±1,07	0,100
M ₃	8	2,01±0,06	1,83—2,33	0,170	8,49±2,14	0,201	7	1,02±0,023	0,96—1,10	0,061	6,05±1,62	0,242

M₁—M₃ type (Th-3): L M₁—M₂ = 8,05
 L M₁ = 3,75 l M₁ = 1,60
 L M₂ = 2,61 l M₂ = 1,63
 L M₃ = 1,90 l M₃ = 1,02

bords latéraux de ce dernier sont parallèles, mis à part la région postérieure où le rostre s'élargit légèrement. Les crêtes temporales sont à peine perceptibles; elles se rapprochent vers le sommet du crâne sans toutefois déterminer de crête saggitale. Elles divergent à nouveau vers l'extrémité postérieure du toit crânien et se confondent de part et d'autres avec la crête occipitale supérieure. Cette dernière s'incurve vers l'avant au niveau du lambda. Les sutures des os du toit crânien sont oblitérées. On peut toutefois noter l'absence d'interpariétal distinct. En vue frontale, on distingue la structure caractéristique des *Ellobius*: la partie inférieure en fente du foramen infra-orbitaire, caractéristique des *Cricetidae*, a disparu. Seule subsiste la partie supérieure agrandie, de contour triangulaire. Sur un autre fragment antérieur de crâne la région palatine est parfaitement conservée. Il laisse apparaître des foramens palatins antérieurs très courts (2 mm), entièrement entourés par les apophyses palatines des prémaxillaires; ces foramens ne s'étendent donc pas au-delà de la suture prémaxillo-maxillaires. Les rangées dentaires sont parallèles. Les rebords médians des maxillaires, entre le milieu des M^1 et celui des M^2 , déterminent un bourrelet au milieu du palais entouré de chaque côté par une petite gouttière. Ce bourrelet se prolonge en s'élargissant en un rhomboèdre flanqué de part et d'autre par 2 cavités latérales larges et profondes. Le rhomboèdre central jette 2 ponts osseux en direction des triangles 3 des M^2 . En avant de ces ponts osseux s'étendent deux cavités latérales peu profondes qui communiquent avec les cavités postérieures. La suture maxillo-palatine est disposée au niveau du triangle 1 des M^2 , en avant du rhomboèdre. Les choanes s'ouvrent au niveau du triangle 1 des M^3 . La cavité glénoïde est étroite et allongée mésio-distalement. Les bulles sont longues et aplaties. Elles sont remplies par un parenchyme osseux peu dense. Le méat acoustique est très étroit. Il est protégé distalement par une forte apophyse osseuse issue de la bulle. Cette dernière est limitée vers l'arrière par une importante apophyse paroccipitale.

M^1 (fig. 26). Sa surface occlusale présente un dessin similaire à celui des autres espèces maghrebienues de ce genre. Ses dimensions (tab. IX) sont par contre intermédiaires et significativement distinctes de celles d'*E. africanus* n.sp. et de celles d'*E. barbarus*. Les échancrures d'émail ont le même développement que chez *E. africanus* n.sp. La racine linguale offre un degré de réduction intermédiaire entre celles des deux autres espèces algériennes.

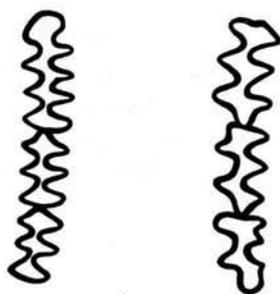
M^2 (fig. 26). Sa longueur moyenne représente 95% de celle des M^1 . Elle est donc presque aussi longue que cette dernière. Cette valeur est un peu supérieure à celle observée chez *E. barbarus* sur un nombre d'échantillons moins élevé. L'ARLI 1 est toujours bien développé, contrairement à ce que l'on observe chez *E. africanus* n.sp. Par contre, il semble être moins profond et moins large que son homologue chez *E.*



27



28



29

Figs. 27—29

27 — mandibule d'*Ellobius atlanticus* (TH-4) en vue externe; 28 — M_1 d'*Ellobius atlanticus* en vue occlusale (TH-5, 6 et 7); 29 — molaires gauches inférieures et supérieures d'*Ellobius luscocapillus lutescens* (MNHN 1953-818) en vue occlusale

barbarus. Les échancrures d'émail sont à peine différenciées; elles évoquent par leur développement celles d'*E. africanus* n.sp.

M^3 (fig. 26). Elle n'est représentée que par 3 échantillons; leurs dimensions et leur morphologie sont semblables à celle d'*E. africanus* n.sp. et à celles d'*E. barbarus*. Leur longueur représente 66% de celle de la M^1 comme chez la population de Ternifine, alors que celle d'*E. barbarus* ne représente que 59% de la longueur des M^1 et sont donc proportionnellement plus réduites.

La mandibule (fig. 27) est identique à celle d'*E. barbarus*.

M_1 (fig. 24 et 28). Elles sont caractéristiques de cette espèce. Leurs dimensions, comme celles des M^1 , sont intermédiaires entre celles d'*E. africanus* n.sp. et celles d'*E. barbarus* et significativement distinctes de celles de chacune de ces 2 espèces. Leur rapport largeur sur longueur, égal à 0,41, est intermédiaire entre celui des 2 espèces algériennes (0,39 et 0,43). Le lobe antérieur est caractéristique. Il est très court mésio-distalement, mais très étendu labio-lingualement. Son extrémité antérieure est recourbée du côté lingual et s'étend jusqu'au niveau de l'angle saillant du triangle 5. Le bord antéro-labial du lobe antérieur est lisse et arrondi. Un seul échantillon sur 27 possède une indentation unique sur la muraille antérieure. L'allure particulière du lobe antérieur détermine un ARLI 4 presque toujours étroit. La structure du lobe antérieur est donc distincte à la fois de celle d'*E. barbarus* et de celle d'*E. zimae* n.sp. Des morphotypes de ce type, bien que rares, existent au sein de la population de Ternifine. Les échancrures d'émail sont à peine différenciées, comme sur les M_1 de cette dernière espèce. L'indice d'hypsodontie maximum est de 1,03. Cette valeur est intermédiaire entre celle observée chez les 2 espèces algériennes (0,94 et 1,14).

M_2 et M_3 (fig. 24). Leur morphologie est identique à celle des 2 autres espèces algériennes. Leurs dimensions sont comparables à celles d'*E. barbarus*, elles sont par contre significativement distinctes de celles d'*E. africanus*.

Rapports et différences. Les caractéristiques de cette espèce la rapprochent à la fois d'*E. africanus* n.sp. et d'*E. barbarus*. Elle se distingue d'*E. africanus* par les caractères suivants:

- les dimensions des molaires sont supérieures,
- les M^2 possèdent toujours un ARLI 1 profond et sont plus longues par rapport aux M^1 correspondantes,
- le lobe antérieur des M_1 est court et large; il est dépourvu de plissements d'émail,
- le degré d'hypsodontie des M_1 est plus élevé.

Plusieurs de ces caractères distinctifs rapprochent cette espèce d'*E. barbarus*, dont elle se distingue cependant:

- les M^1 et M_1 sont plus petites,
- les échancrures d'émail sont moins élevées et sont comparables à celles d'*E. africanus* n.sp.,

- le lobe antérieur des M_1 est plus large, plus court, et plus étendu lingualement,
- le degré d'hypsodontie des M_1 est inférieur,
- les foramens palatins antérieurs ne s'étendent pas au delà de la suture prémaxillo-maxillaire.

Plusieurs des caractères distinctifs entre cette espèce et les 2 espèces algériennes (hypsodontie, taille) présentent un degré d'évolution intermédiaire à celles de ces dernières. Cette espèce présente en fait une mosaïque de caractères, les uns primitifs (échancrures d'émail), les autres évolués (dimensions; proportion et morphologie des M^2) qui démontrent qu'elle représente un stade intermédiaire d'une lignée évolutive qui conduit d'*E. africanus* n.sp. à *E. barbarus*.

Elle se distingue d'*E. zima*e n.sp. par ses M_3 moins réduites ainsi que par la structure du lobe antérieur des M_1 . *E. zima*e appartient donc vraisemblablement à une autre lignée évolutive qui, d'après ses caractères, a pu se développer à partir d'*E. africanus* n.sp. dans un domaine plus méridional que celui de la lignée précédente.

Les restes crâniens permettent de confirmer les étroites affinités existant entre les *Ellobius* du Maghreb et *E. fuscocapillus*, déjà révélées par la morphologie des molaires. En effet tous les caractères crâniens indiqués par **Ognev** (1950) comme spécifiques de cette espèce sont présents chez *E. atlanticus* n.sp.:

- les maxillaires d'étendent plus en arrière que les nasaux,
- les foramens palatins antérieurs sont réduits et ne s'étendent pas au delà de la suture prémaxillo-maxillaire,
- il n'y a pas d'interpariétal,
- les dépressions palatines latérales sont profondes, larges, et étendues vers l'avant,
- les bulles auditives sont allongées et pourvues d'apophyses,
- l'apophyse angulaire de la mandibule est réduite.

Quelques petites différences ont pu être notées entre les crânes de ces deux espèces:

- les dimensions du crâne d'*E. atlanticus* n.sp. sont supérieures à celles d'*E. fuscocapillus*,
- le rostre d'*E. atlanticus* n.sp. est plus allongé,
- les prémaxillaires d'étendent plus en arrière, par rapport aux nasaux, que chez l'espèce moderne.

III. DONNÉES BIOCHRONOLOGIQUES

La lignée évolutive qui conduit d'*E. africanus* n.sp. de Ternifine à *E. barbarus* permet d'établir une échelle biochronologique. Le classement des divers gisement à *Ellobius* ainsi obtenu est suivant:

	Irhoud Lanz 3
	Bulla Regia 2
<i>Ellobius barbarus</i> (Pomel, 1892)	Sidi Abderrahman 1 et 2
	Tadjera
	Aïn Mefta
	Salé
<i>Ellobius atlanticus</i> n.sp.	Thomas 1
<i>Ellobius africanus</i> n.sp.	Ternifine

Ce classement confirme des données apportées par l'étude des *Muridae* des mêmes gisements. Seul le gisement d'Irhoud-Derbala Virage n'est pas intégré dans ce tableau et de ce fait son âge ne peut être établi de façon précise. *E. zimae* n.sp. appartient à un autre lignée évolutive qui a pu se différencier à partir d'*E. africanus* mais qui a évolué dans un domaine distinct, situé au sud de celui de la lignée *E. africanus* n.sp. — *E. barbarus*. Cette différenciation géographique avait déjà été mise en évidence par l'étude des *Muridae* et son existence est confirmée par cette observation. Toutefois les dimensions des molaires de cette espèce, de même que leur degré d'hypsodontie, sont très proches de celles d'*E. barbarus*, de sorte qu'on peut estimer pour ce gisement une position élevée au sein du Pléistocène moyen.

C'est au niveau-repère de Ternifine que les *Ellobius* font leur première apparition au Maghreb, en même temps que les genres *Arvicanthis* et *Meriones*. Comme nous l'avons déjà souligné antérieurement (Jaeger 1971), ce gisement marque l'apparition d'une faune nouvelle mise en place à la faveur d'une crise importante qui a provoqué la disparition ou le retrait de plusieurs espèces caractéristiques du Pléistocène ancien. Les représentants les plus récents du genre *Ellobius* sont issus des gisements présoltaniens de Sidi Abderrahman. L'histoire de ce genre s'étend donc au Maghreb sur le même intervalle du temps que celui de l'industrie humaine acheuléenne (Biberson 1961). On peut penser que son immigration a été la conséquence d'une extension vers l'Ouest de son biotope, la steppe tempérée et chaude. Par contre, les causes de son extinction n'apparaissent pas clairement et plusieurs hypothèses peuvent être formulées. La compétition n'entre pas en compte puisque cette période n'est marquée par aucun changement de composition des faunes de rongeurs. L'aridité et le froid pourraient représenter des facteurs majeurs mais les représentants actuels de ce genre sont précisément adaptés à ces facteurs climatiques. Il est néanmoins vraisemblable de considérer que leur extinction a dû résulter d'une rupture d'équilibre et d'une modification de la couverture végétale. Malheureusement nous ne disposons d'aucune autre donnée permettant de préciser la nature de ce changement.

IV. EVOLUTION DU GENRE *ELLOBIUS* AU MAGHREB

Deux lignées évolutives ont pu être reconnues. La première conduit d'*E. africanus* n.sp. à *E. barbarus*. L'aire de répartition des représentants de la seconde lignée, qui conduit d'*E. africanus* n.sp. à *E. zimae* n.sp. n'est pas encore connue avec précision, mais on peut considérer qu'elle s'étendait au sud de la précédente. Après son immigration au Maghreb, l'ancêtre unique présumé a donc subi une spéciation initiale à partir de laquelle se sont différenciées les deux lignées évolutives. Celle-ci est sans aucun doute de type allopatrique puisque les aires de répartition des représentants des deux lignées sont distinctes. Les données actuelles suggèrent en effet, d'après les faunes de grands mammifères (Biberson 1961) et de micromammifères, qu'à une zone littorale relativement boisée faisait place en arrière un milieu plus ouvert, de steppe ou de savanne.

Les changements morphologiques qui traduisent l'évolution des représentants maghrébiens de ce genre sont les suivants:

1. La taille augmente significativement. Les représentants les plus anciens, du gisement de Ternifine, ont des molaires de dimensions à peu près semblables à celles des *E. fuscocapillus* actuels. Chez *E. atlanticus* n.sp., le crâne et les molaires sont déjà nettement plus grands que chez l'espèce actuelle. *E. barbarus* et *E. zimae* n.sp. sont encore plus grands. Les stylopoies d'*E. barbarus* sont environ 1,5 fois plus longs que ceux des représentants actuels. On retrouve un rapport semblable en comparant les avant-crânes et les surfaces occlusales des molaires. Les figures 30 à 41 illustrent cette tendance évolutive. Cette augmentation de taille ne se fait pas aux mêmes taux pour toutes les molaires. Dans la lignée *E. africanus* n.sp. — *E. barbarus* par exemple, les longueurs des M^3 ne varient guère alors que les M^2 subissent un accroissement de longueur plus rapide que celui des M^1 . Aux molaires inférieures, l'accroissement de taille est sensible pour les M_2 et M_3 , modéré pour les M_1 (fig. 42—44, tab. X). Au sein de l'autre lignée, qui conduit à *E. zimae* n.sp., les molaires, à l'exception des M_3 , subissent un accroissement en longueur similaire à celui décrit ci-dessus. Les M_3 , invariables, semblent de ce fait subir une réduction qui n'est que relative.

2. L'angle rentrant lingual 1 des M^2 devient considérablement plus profond et plus large. Chez *E. africanus* n.sp. il est peu développé et variable. Chez toutes les espèces plus récentes, il est profond et large. Son développement trahit donc un degré d'évolution plus important, contrairement à ce qu'affirme Hinton (1926) pour qui il s'agirait d'un caractère primitif.

3. L'indice d'hypsodontie des molaires augmente modérément au cours du temps. Il passe de 0,94 pour les M_1 de Ternifine à 1,14 et 1,13 pour celles d'Aïn Mefta et d'Irhoud Derbala Virage. Parallèlement à l'hyp-

sodontie se développent également les échancrures d'émail. Leur hauteur et leur nombre augmente sensiblement des niveaux les plus anciens aux niveaux les plus récents, sans atteindre néanmoins un degré aussi important que chez les représentants actuels.

4. Le lobe antérieur se simplifie. Il est large et allongé chez *E. atricanus* n.sp. chez qui la muraille labiale est ornamentée de petits replis de l'émail. Chez *E. barbarus*, ces replis sont plus fugaces et plus rares et le lobe antérieur est plus étroit. L'évolution du lobe antérieur représente un exemple caractéristique de palingénèse, phénomène fréquent au cours de l'évolution des *Arvicolinae* (Hinton 1926; Chaline 1974).

5. Les molaires deviennent de plus en plus larges. Ainsi le rapport largeur du lobe postérieur sur longueur occlusale maxima est de 0,39 pour les M_1 de Ternifine, 0,41 pour celle de Thomas 1 et de 0,43 pour celles d'Aïn Mefta.

6. La racine linguale des M^1 supérieures diminue d'importance et disparaît même complètement chez *E. zimae* n.sp.

Les tendances évolutives 3, 4 et 6 sont communes avec la lignée asiatique qui a dû conduire à *E. fuscocapillus*; les autres sont caractéristiques des lignées africaines. La forme la plus ancienne du Maghreb, *E. atricanus* n.sp. possède beaucoup de caractères en commun avec *E. fuscocapillus* ou du moins avec un ancêtre présumé de cette espèce. Par la suite l'évolution de ce genre au Maghreb se fait de façon divergente. Certains caractères évoluent plus rapidement que dans la lignée menant à l'actuel (taille; augmentation des dimensions relatives des M^2), d'autres plus lentement (hypsodontie).

Cette divergence évolutive est la conséquence à notre avis de l'isolement des populations maghrébiennes. Ce point de vue est confirmé en effet par l'aspect très différent des *Ellobius* de la fin du Pléistocène moyen de Palestine, beaucoup plus proches des *E. fuscocapillus* actuels que des formes du Maghreb (Tchernov 1963).

L'histoire de ce genre représente un exemple tout à fait caractéristique de l'évolution des rongeurs dans cette partie du globe et souligne les caractéristiques "insulaires" de cette région. Celle-ci est isolée aujourd'hui au Nord et à l'Ouest par la mer et au Sud et à l'Est par des déserts. La nature et la disposition de ces barrières n'ont pas varié considérablement depuis la fin du Tertiaire (Jaeger 1977). Le Maghreb ne peut donc être peuplé par une espèce de Rongeurs non désertique qu'à la faveur d'une modification climatique provoquant soit une régression marine, soit un climat moins aride au niveau des barrières. A cette occasion, seules des populations marginales pionnières, elles mêmes déjà distinctes des populations plus centrales, sont capables de coloniser cette région. La moindre altération climatique provoque à nouveau le retour de ces barrières à l'état de désert ou du moins à l'état de barrière écologique infranchissable pour l'espèce considérée. La divergence déjà sensible

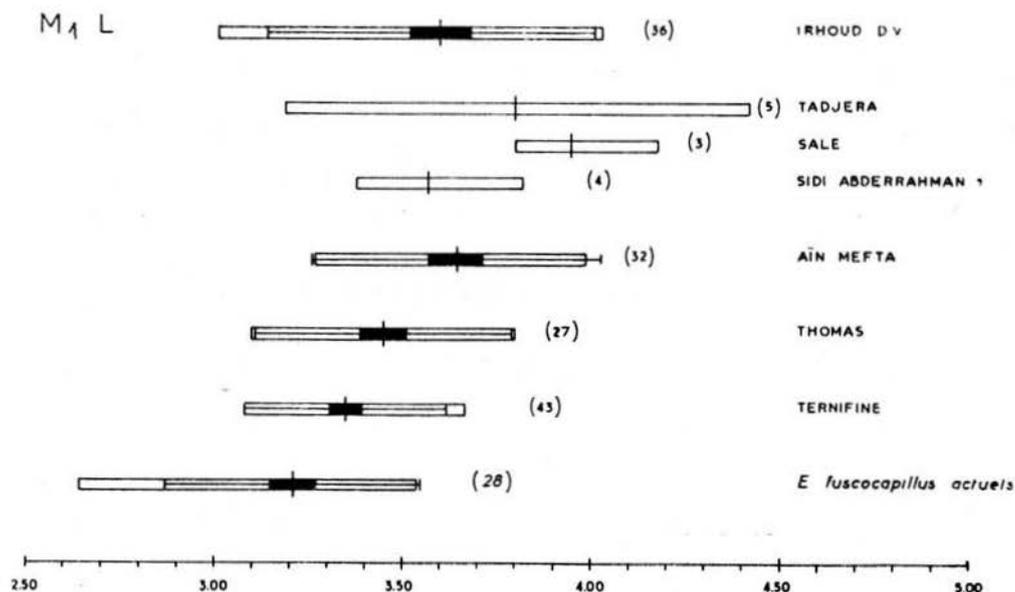
au niveau des fondateurs va alors s'accroître à la faveur de l'isolement. La population nouvelle, adaptée aux conditions locales, perd apparemment une partie de sa dynamique évolutive puisque dans la plupart des cas, elle s'éteint bien avant les représentants de la population mère. Ce modèle, qui illustre de façon schématisée l'évolution d'un grand nombre de lignées de Rongeurs maghrebins, présente beaucoup de caractères communs avec les modèles d'évolution insulaire.

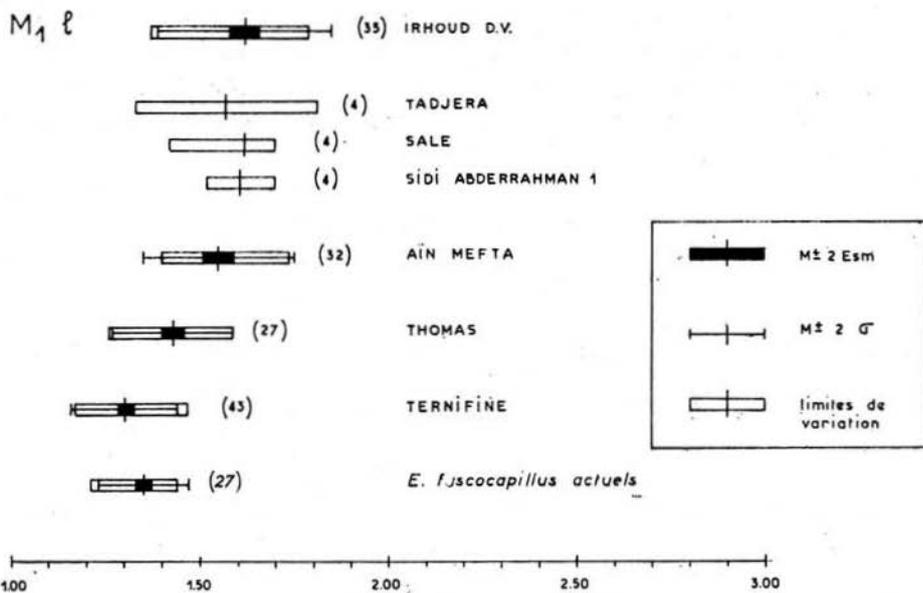
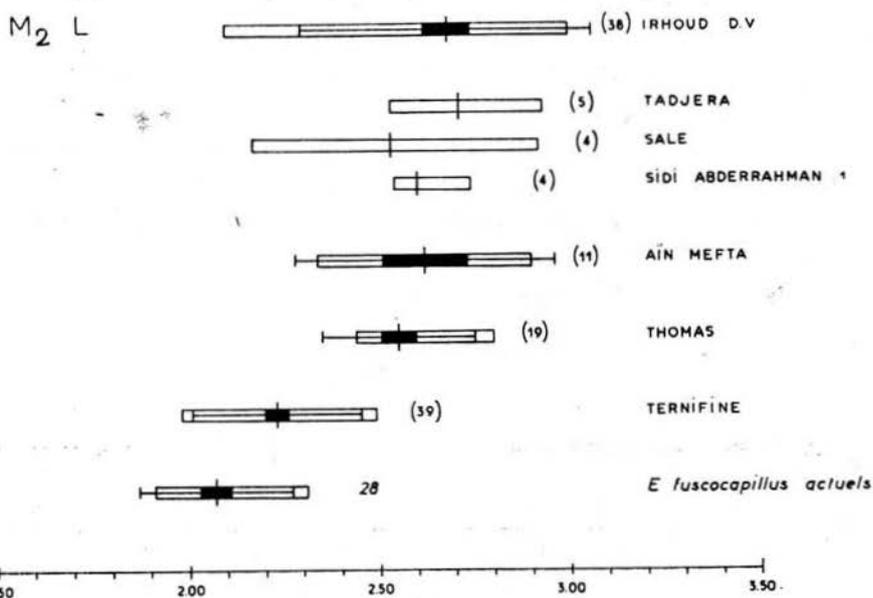
Tableau X

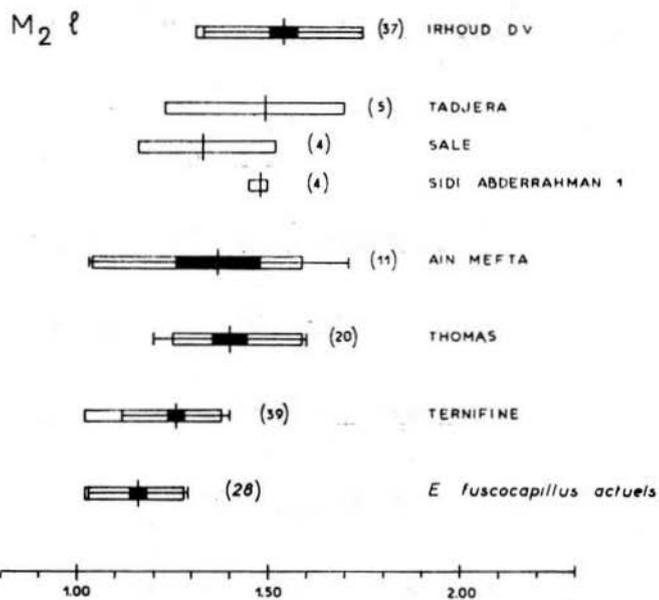
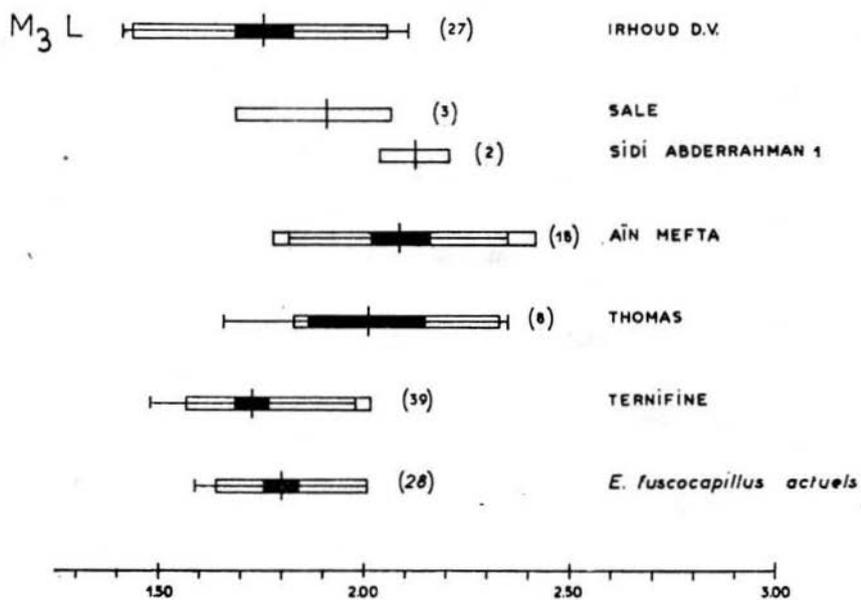
Proportions des molaires par rapport aux M1 chez les différentes espèces d'*Ellobius* du Maghreb

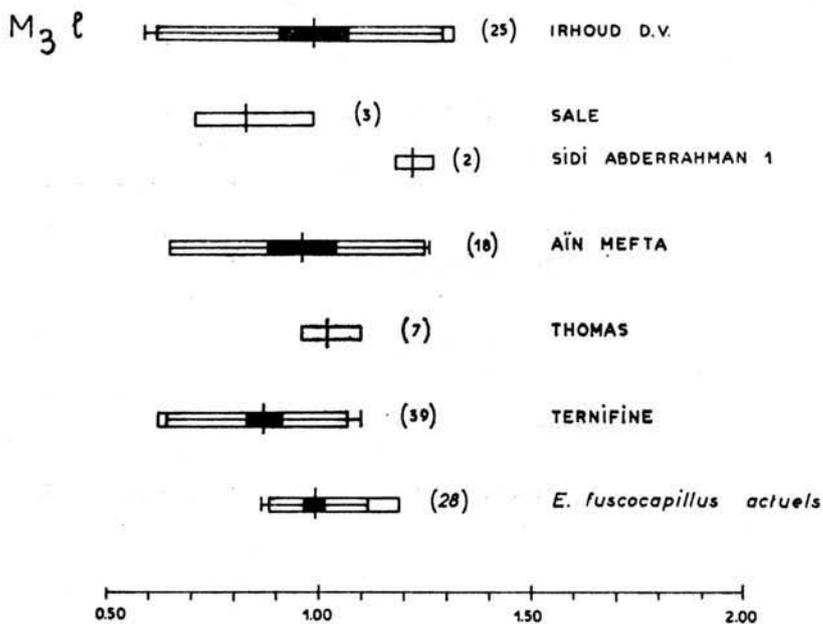
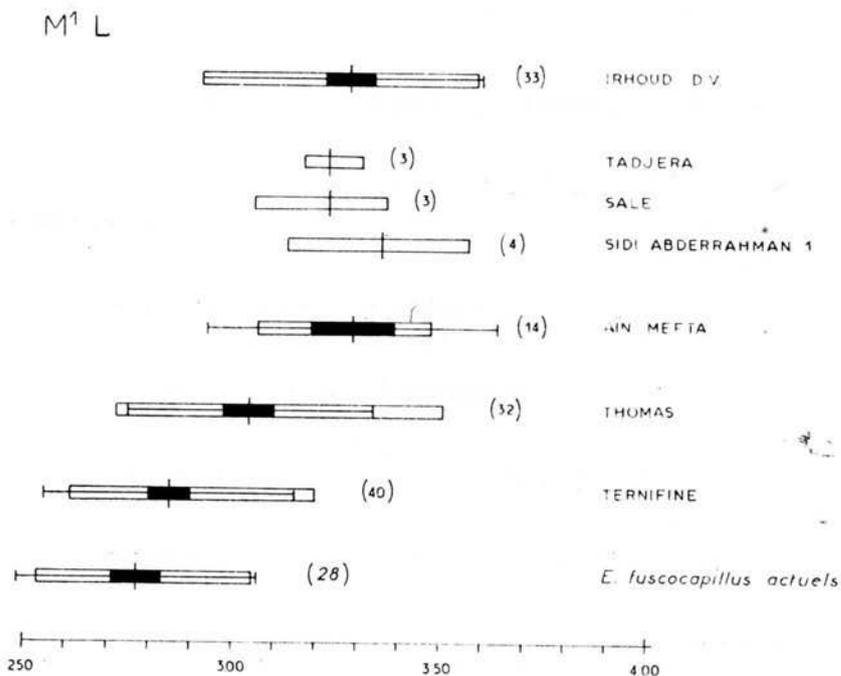
Espèce	M ¹	M ²	M ³	M ₁	M ₂	M ₃
<i>E. fuscicapillus lutescens</i>	100	82,3	67,5	100	65,0	56,1
<i>E. africanus</i> ¹ n. sp.	100	87,7	66,3	100	66,6	51,6
<i>E. atlanticus</i> ² n. sp.	100	95,1	66,3	100	73,9	58,3
<i>E. barbarus</i> ³ (Pomel 1892)	100	90,6	(59,0) ⁵	100	71,9	57,3
<i>E. zimae</i> ⁴ n. sp.	100	89,0	58,8	100	74,4	48,9

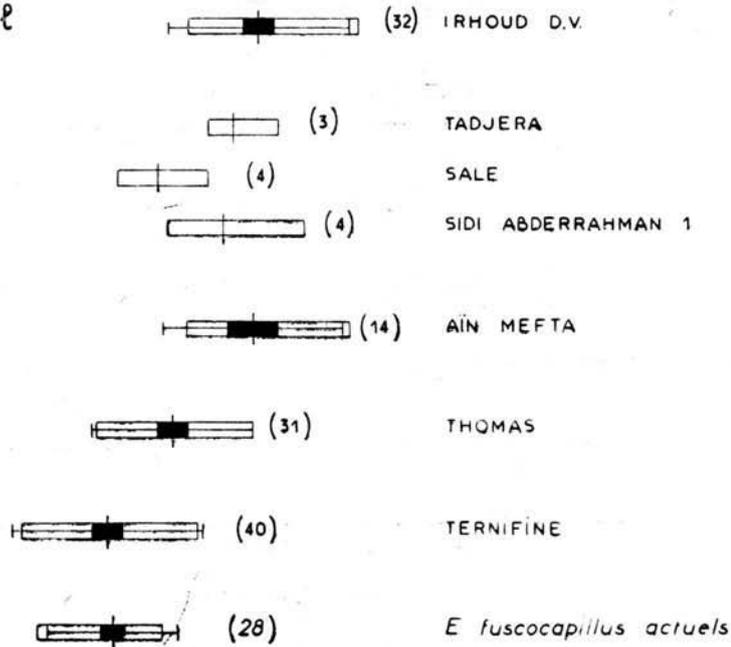
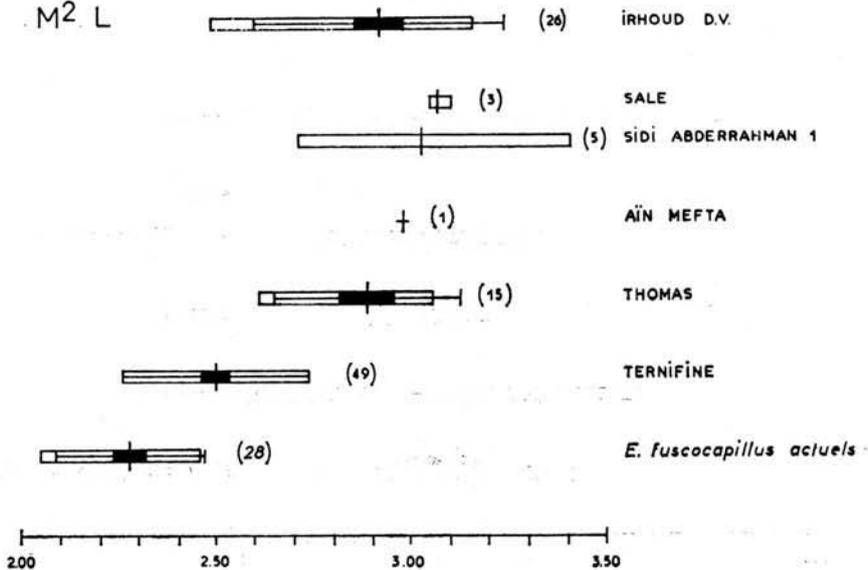
¹ — gisement de Ternifine, ² — gisement de la carrière Thomas, ³ — gisement d'Aïn Mefta, ⁴ — gisement d'Ihroud Derbala Virage, ⁵ — gisement de Sidi Abderrahman 1.

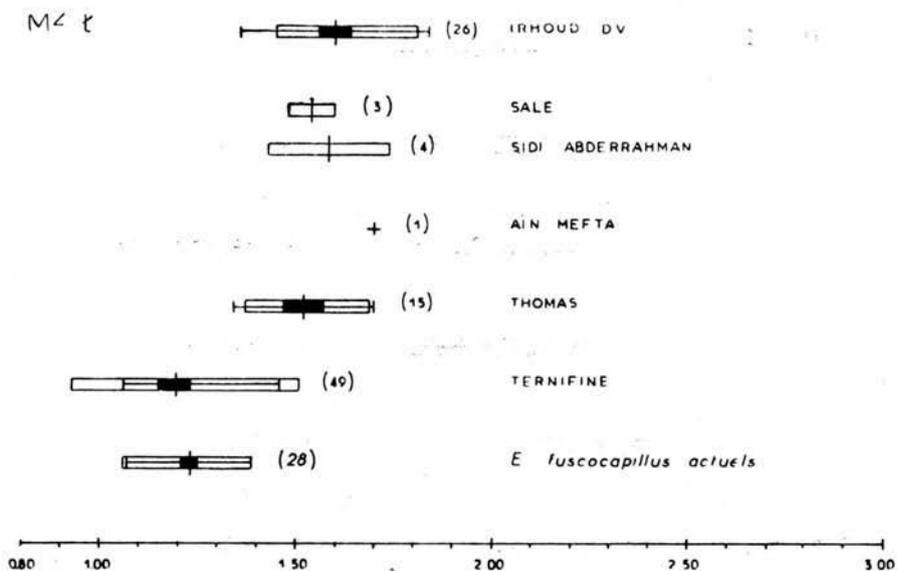
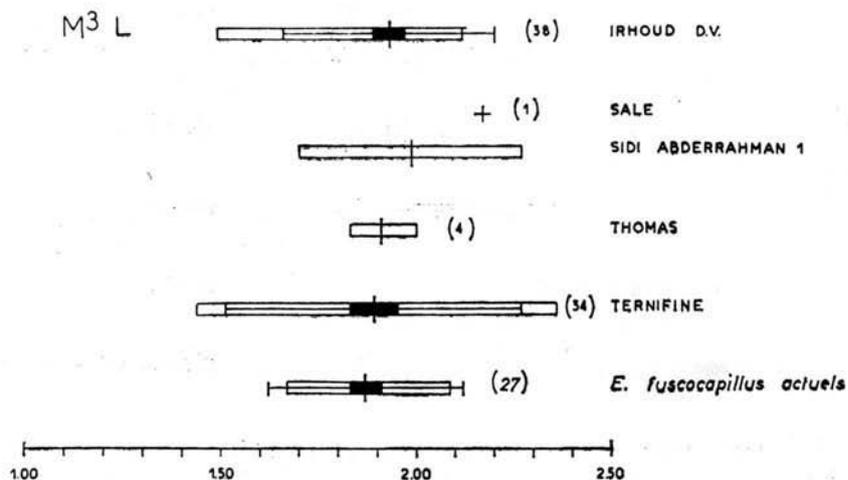
Fig. 30. Longueur de M₁

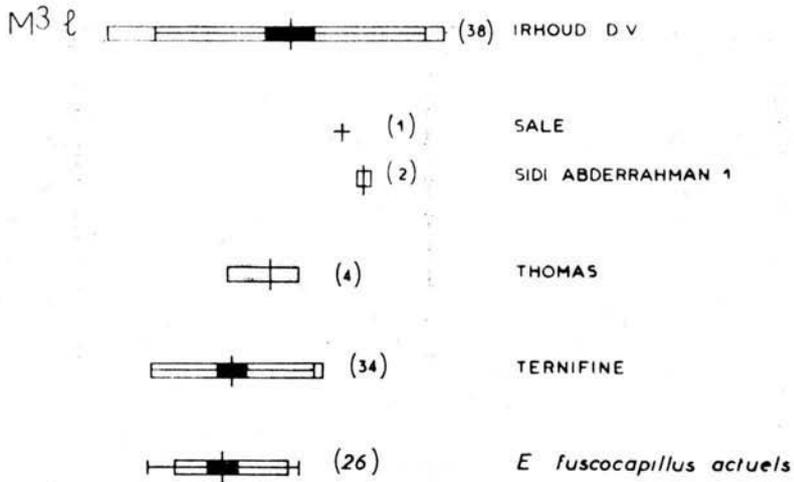
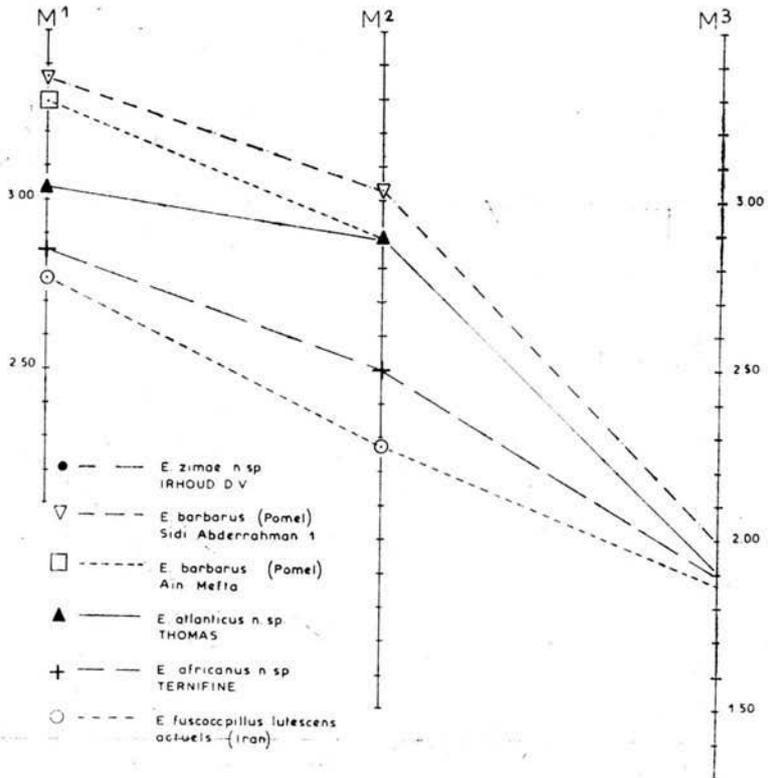
Fig. 31. Largeur de M_1 Fig. 32. Longueur de M_2

Fig. 33. Largeur de M_2 Fig. 34. Longueur de M_3

Fig. 35. Largeur de M_3 Fig. 36. Longueur de M^1

M¹ ♂Fig. 37. Largeur de M¹M² LFig. 38. Longueur de M²

Fig. 39. Largeur de M²Fig. 40. Longueur de M³

Fig. 41. Largeur de M³Fig. 42. Proportions des molaires supérieures chez les différentes espèces d'*Ellobius*

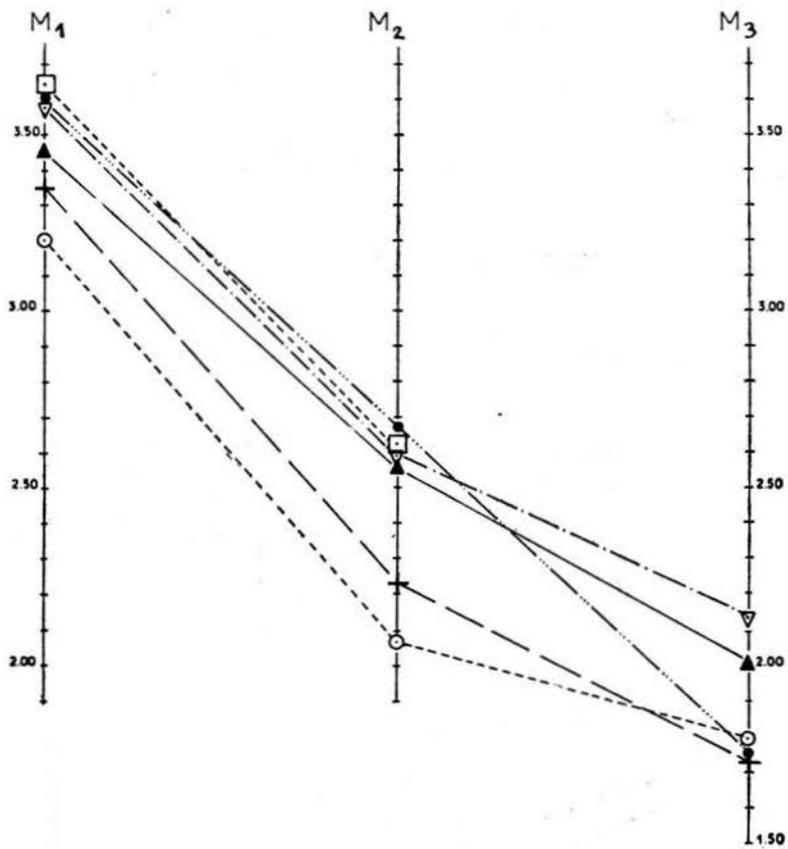
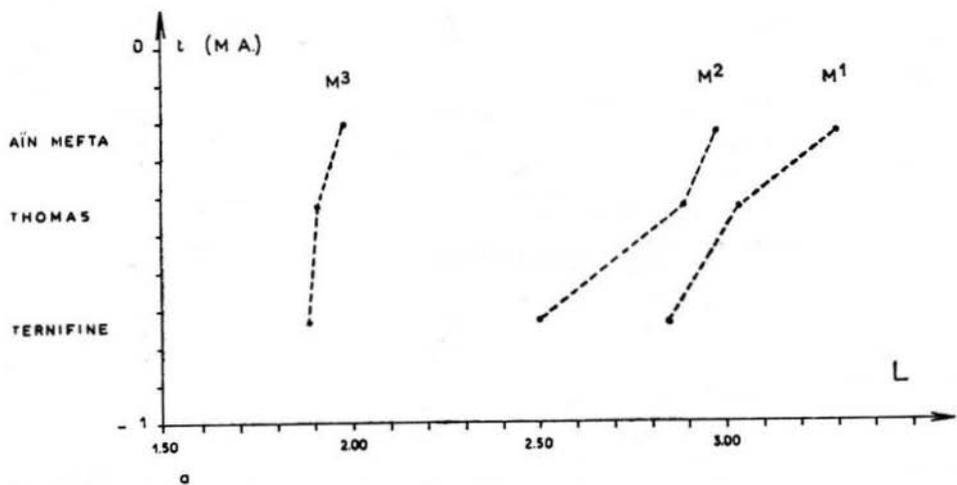


Fig. 43. Proportions des molaires inférieures chez les différentes espèces d'*Ellobius*



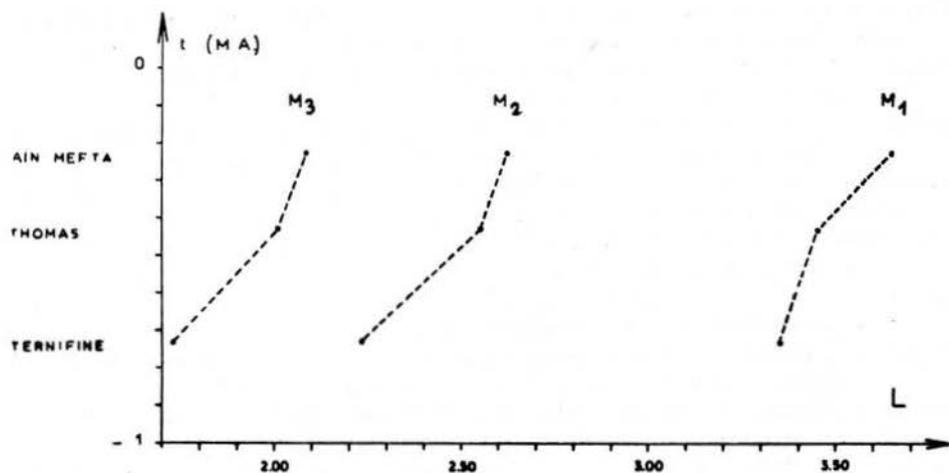


Fig. 44. Rythmes d'évolution de la longueur des molaires supérieures (a) et inférieures (b) dans la lignée *E. africanus* n.sp. — *E. barbarus*

Université Paris VI — U.A. 720 C.N.R.S.
 Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés
 et de Paléontologie Humaine
 4, Place Jussieu
 75230 Paris Cedex 05
 France

BIBLIOGRAPHIE

- Ameur R., 1976. Données nouvelles sur les Rongeurs d'âge Pléistocène moyen du gisement d'Aïn Meftah (Wilaya de Tlemcen), Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, Alger, 67 (1-2): 133-140.
- Bate D.M.A., 1930. Animal remains from the Dark Cave, Hazar Merd. In: D.A.E. Garrod: Palaeolithic of Southern Kurdistan; Excavations in the caves of Zargi and Hazar Merd, Bull. Amer. School Prehist. Res., 6: 38-41.
- Bate D.M.A., 1937. New Pleistocene mammals from Palestine, Ann. Mag. Nat. Hist., London, 10 (20): 397-400.
- Biberson P., 1961. Le cadre paléogéographique de la préhistoire du Maroc atlantique, Publ. Serv. Antiq., Maroc, 16: 1-235.
- Chaline J., 1974. Paléogénèse et phylogénèse chez les Campagnols (*Arvicolidae*, *Rodentia*), C.R. Acad. Sc. Paris, 278 (D): 437-440.
- Corbet G.B., 1978. The mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review, Brit. Mus. (Nat. Hist.), Cornell Univ. Press, London and Ithaca, 314 pp.
- Erbaeva M.A., 1970. (L'histoire de la faune de Lagomorphes et de Rongeurs dans le Selengiiske Srednogore à l'Anthropogène) (en russe), Nauka, Moscou, 131 pp.
- Galkina L.I., 1975. (Faune de Lagomorphes et de Rongeurs à Priobskoe Plateau et Koznetska Kotlovina à l'Anthropogène) (en russe). Fauna Sibiri, Novosibirsk, 23: 155-164.

- Hinton M.A.C., 1926. Monograph of the Voles and Lemmings (*Microtinae*) living and extinct, vol. 1, Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 488 pp.
- Jaeger J.-J., 1969. Les Rongeurs du Pléistocène moyen de Ternifine (Algérie), C.R. Acad. Sc. Paris, 269 (D): 1492—1495.
- Jaeger J.-J., 1971. Découverte au Jebel Irhoud des premières faunes de Rongeurs du Pléistocène inférieur et moyen du Maroc, C.R. Acad. Sc. Paris, 270 (D): 920—923.
- Jaeger J.-J., 1977. Les Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb, Palaeovertebrata, Montpellier, 8 (1): 1—166.
- Kozhamlukova B.S., 1969. (La theriofaune fossile de l'Anthropogène de Kazakhstan) (en russe), Nauka, Alma-Ata, 149 pp.
- Ognev S.I., 1950. (Les Mammifères de l'UdRSS et de pays voisins) (en Russe), vol 7, Akad. Nauk SSSR, Moscou—Leningrad, 703 pp.
- Pomel A., 1892. Sur le *Bramus*, nouveau type de rongeur fossile des phosphorites quaternaires de la Berbérie, C.R. Acad. Sc. Paris, 114: 1159—1169.
- Sokal R.R., Rohlf F.J., 1969. Biometry; the principles and practice of statistics in biological research, Freeman and Co. Ltd., San Francisco, 776 pp.
- Stehlin H.G., Schaub S., 1950. Die Trigonodontie der simplicidentaten Nager, Mém. Suisses de Paléont., Bâle, 67: 1—385.
- Tchernov E., 1968. Succession of Rodent-faunas during the Upper Pleistocene of Israel, Mammalia depicta, Hamburg et Berlin, 152 pp.
- Thaler L., 1962. Campagnols primitifs de l'ancien et du nouveau monde, Colloques Int. C.N.R.S., Paris, 104: 387—397.
- Topachevsky V.A., Rekovets L.I., 1982. (New materials for the systematics and evolution of the mole-voles from the nominative subgenus of the genus *Ellobius* (*Rodentia*, *Cricetidae*) (en russe, résumé en anglais), Vestn. Zool., Kiev, 5: 47—54.
- Turnbull P.F., 1975. Prehistoric Rodents of the Middle East. In: I. Prakash and P.K. Ghosh, eds., Rodents in desert environment. The Hague, 363—378.
- Young C.C., Liu P.T., 1950. On the mammalian fauna at Koloshan near Chungking, Szechwan, Bull. Geol. Soc. China, 30 (1—4): 43—90.