# Amphibiens et reptiles du Pliocène terminal d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc)

#### Salvador BAILON

Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, UMR 9948 du Centre national de la Recherche scientifique, Conseil général des Alpes Maritimes, Parc de la villa la Côte, 33 bis bd Franck Pilatte, F-06300 Nice (France) sbailon@cleo.unice.fr

Bailon S. 2000. – Amphibiens et reptiles du Pliocène terminal d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geodiversitas* 22 (4) : 539-558.

#### RÉSUMÉ

Le gisement du Pliocène terminal d'Ahl al Oughlam (Maroc) a livré une herpétofaune riche et diversifiée : trois taxons d'amphibiens (Bufo sp., Bufo viridis et Hyla cf. meridionalis) et 16 taxons de reptiles (Testudo sp., Geochelone sp., cf. Crocodylus, Trogonophis darelbeidae n. sp., Blanus sp., Gekkonidae indet., Eumeces algeriensis, Chalcides sp., cf. Acanthodactylus, Ophisaurus koellikeri, Anguidae indet. [« morphotype » Anguis], Coluber hippocrepis, Malpolon sp., cf. Macroprotodon, Macrovipera sp. et Bitis sp.). Trogonophis darelbeidae n. sp. se caractérise surtout par une insertion particulière du muscle adducteur (= musculus adductor mandibulae) sur le processus coronoïde, des dents prémaxillaires qui ne dépassent pas, antérieurement, la limite de l'os et par une assez faible crête tympanique du carré. Une grande partie des taxons déterminés est, pour la première fois, mentionnée à l'état fossile en Afrique. À Ahl al Oughlam, l'herpétofaune est constituée par des taxons à caractère tropical, par des taxons du type nord-africain et par des taxons ibéro-maghrébins. Par rapport à la faune du Miocène marocain, celle du Pliocène semble se caractériser par un appauvrissement de la faune à caractère tropical et par un enrichissement des taxons communs à la région ibéromaghrébine.

MOTS CLÉS Amphibiens,

Casablanca, Maroc, Pliocène terminal, reptiles.

#### ABSTRACT

Amphibians and reptiles of the late Pliocene site of Ahl al Oughlam (Casablanca, Morocco).

The latest Pliocene site of Ahl al Oughlam (Morocco) has provided a rich and diverse herpetofauna: three amphibian taxa (Bufo sp., Bufo viridis and Hyla cf. meridionalis) and 16 reptile taxa (Testudo sp., Geochelone sp., cf. Crocodylus, Trogonophis darelbeidae n. sp., Blanus sp., Gekkonidae indet., Eumeces algeriensis, Chalcides sp., cf. Acanthodactylus, Ophisaurus koellikeri, Anguidae indet. ["morphotype" Anguis], Coluber hippocrepis, Malpolon sp., cf. Macroprotodon, Macrovipera sp. and Bitis sp.). Trogonophis darelbeidae n. sp. is mainly characterized by the peculiar insertion of the adductor muscle (= musculus adductor mandibulae) on the coronoid process, the premaxillary teeth which do not project anteriorly beyond the limit of the bone, and the rather weak tympanic crest of the quadratum. A great number of identified taxa is mentioned for the first time as fossils in Africa. At Ahl al Oughlam, the herpetofauna is constituted by tropical taxa, north African taxa and Ibero-maghrebian taxa. Compared with the Moroccan Miocene fauna, the Pliocene fauna seems to be characterized by an impoverishment in tropical taxa, and an enrichment in taxa of Iberomaghrebian type.

KEY WORDS Amphibians, Casablanca, Morocco, late Pliocene, reptiles.

#### INTRODUCTION

La carrière d'Ahl al Oughlam (ancienne carrière Déprez ; Biberson 1961) est située en bordure sud-est de la ville de Casablanca, Maroc. Le gisement, découvert par J.-P. Raynal et J.-P. Texier en 1985, est constitué par des remplissages de fissures entre des blocs d'éolianites. Il est exploité depuis 1989 par l'Institut national des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine à Rabat (INSAP) et la « Mission Littoral », dans le cadre du programme « Casablanca » (Raynal *et al.* 1990). D'après l'étude des micromammifères, l'ensemble des fissures peut être considéré comme un même gisement (Geraads 1995).

Avec plus de 70 espèces de vertébrés répertoriées à ce jour, il constitue, de loin, le plus riche gisement du Néogène d'Afrique du Nord. Son âge peut être estimé, par la biochronologie, à 2,5 Ma (Raynal *et al.* 1990 ; Geraads 1995 ; Geraads *et al.* 1998).

Parmi les groupes de vertébrés concernés par cette étude, la présence de *Crocodylus* sp. (Crocodyliens), *Geochelone* sp. et de Squamates a été auparavant signalée par Raynal *et al.* 1990. À notre connaissance, l'étude que nous présentons ci-dessous constitue le premier apport détaillé concernant la faune d'amphibiens et de squamates du Pliocène du Maroc. Le matériel étudié est déposé à l'INSAP.

# ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Classe AMPHIBIA Linné, 1758 Ordre ANURA Rafinesque, 1815 Famille BUFONIDAE Gray, 1825 Genre *Bufo* Laurenti, 1768

Bufo viridis Laurenti, 1768 (Fig. 1A-C)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 3 vertèbres sacrées, 8 ilions, 3 scapulas et 2 humérus, dont 1 appartenant à un individu mâle et l'autre à un individu femelle.

#### DESCRIPTION

L'attribution du matériel fossile à *Bufo viridis* est basée sur les caractères suivants : apophyses sacrées aplaties dorso-ventralement, modérément élargies antéro-postérieurement et munies à leur



Fig. 1. – A-C, Bufo viridis ; A, ilion droit (AaO 2113), vue latérale ; B, scapula droite (AaO 2114), vue latéro-dorsale ; C, vertèbre sacrée (AaO 2115), vue dorsale ; D, Hyla cf. meridionalis, ilion gauche (AaO 2116), vue latérale. Échelles : 2 mm.

base d'une fossette ouverte du côté latéral. Les ilions n'ont pas de crête dorsale, la tubérosité supérieure est légèrement en pointe et munie antérieurement d'une ébauche de lobe secondaire. La fosse préacétabulaire est toujours présente et profonde. Les scapula sont plus longues que larges, avec un bord antérieur sinueux, un processus glénoïdal bien détaché du reste de l'os et une fossette supraglénoïdale toujours présente. Les humérus possèdent un condyle déplacé du côté externe par rapport à l'axe diaphysaire. Chez l'humérus appartenant à une femelle, la diaphyse est bien incurvée, tandis que chez le mâle, elle semble être assez droite et porte, du côté interne, une crête mésiale légèrement dirigée vers le côté dorsal de l'os. *Bufo viridis* est actuellement présent au Maroc et sa présence au Pliocène d'Ahl al Oughlam constitue la plus ancienne mention de l'espèce en Afrique.

# Bufo sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 30 vertèbres, 1 urostyle, 2 ilions, 2 radio-ulnas, 5 humérus, 1 fémur et 2 tibio-fibulas.

# DESCRIPTION

Bien que l'attribution de ces éléments au genre Bufo n'offre pas de doute (voir caractères ostéologiques du genre Bufo dans Sanchiz 1977; Bailon & Hossini 1990 ; Bailon 1991, 1999), l'état de conservation des os, parfois trop fragmentés, ou la morphologie générale de ceux-ci, trop semblable chez les différentes espèces du genre, ne permet pas une attribution spécifique précise. Cependant, nous pouvons signaler que, d'après la morphologie de la première vertèbre (atlas), deux types morphologiques différents sont présents à Ahl al Oughlam. Un premier type d'atlas est caractérisé par la présence d'un canal neural circulaire, d'un condyle postérieur bien étiré latéralement et très aplati dorso-ventralement et d'une épine neurale basse et faiblement épaissie postérieurement. Chez le deuxième type morphologique le canal neural est ogival, le condyle nettement moins étiré latéralement et moins aplati et l'épine neurale, toujours basse, s'épaissit considérablement à son extrémité postérieure. Le premier type morphologique se rapproche de B. viridis et de B. regularis Reuss, 1833 (ce dernier actuellement absent du Maroc), tandis que le deuxième type ressemble surtout à B. bufo. Cependant, l'absence d'un matériel plus caractéristique ne permet pas une détermination plus poussée.

> Famille HYLIDAE Rafinesque, 1815 Genre *Hyla* Laurenti, 1768 *Hyla meridionalis* Boettger, 1874

# *Hyla* cf. *meridionalis* (Fig. 1D)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 1 ilion gauche (AaO 2116, INSAP, Rabat, Maroc).

## DESCRIPTION

L'ilion présente la morphologie caractéristique du genre : absence de crête dorsale, présence d'une tubérosité supérieure munie d'une protubérence dorsale globuleuse et incurvée latéralement et d'une « pars descendens » élargie ventralement (Sanchiz 1981). D'après Holman (1992), la morphologie de la tubérosité supérieure constitue un critère de différenciation entre les espèces H. arborea Linné, 1758 et H. meridionalis : tubérosité supérieure basse et munie d'une protubérance dorsale de forme ovale chez H. arborea et tubérosité supérieure sub-triangulaire et portant une protubérance dorsale sphérique chez H. meridionalis. D'après ces données, l'ilion fossile s'accorde bien avec celui d'H. meridionalis, le seul représentant actuel du genre au Maroc et plus largement en Afrique.

D'après les données fossiles (Sanchiz 1998), il s'agirait de la première mention à l'état fossile du genre *Hyla* en Afrique.

Classe REPTILIA McCartney, 1802 Ordre CHELONII Brongniart, 1800

Les tortues d'Ahl al Oughlam sont actuellement en cours d'étude par F. de Lapparent et S. Gmira. Elles appartiennent aux genres *Testudo* et *Geochelone*.

> Ordre CROCODYLIA Gmelin, 1788 Famille CROCODYLIDAE Cuvier, 1807 Genre *Crocodylus* Laurenti, 1768

> > cf. Crocodylus

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 4 dents isolées.

# DESCRIPTION

Les dents sont coniques, unicuspides, creuses et munies de deux faibles carènes longitudinales. D'après leur taille, ces dents appartenaient à des individus juvéniles et leur morphologie générale ne diffère guère de celle de l'actuel *C. niloticus*, encore présent dans les années 1950 au Maroc (Bons & Geniez 1996). En raison de l'absence d'un matériel ostéologique plus caractéristique, nous identifions le matériel fossile seulement comme cf. Crocodylus.

# Ordre AMPHISBAENIA Gray, 1844 Famille TROGONOPHIDAE Gray, 1865 Genre *Trogonophis* Kaup, 1830

# *Trogonophis darelbeidae* n. sp. (Fig. 2A-G)

HOLOTYPE. — 1 dentaire droit incomplet (AaO 2117, INSAP, Rabat, Maroc).

AUTRE MATÉRIEL EXAMINÉ. — 1 dentaire droit incomplet, 3 fragments antérieurs de dentaires droits, 1 fragment antérieur de dentaire gauche, 1 prémaxillaire, 1 maxillaire gauche et 2 carrés droits.

ÉTYMOLOGIE. — De Dar El Beida, nom de la ville de Casablanca en arabe.

DIAGNOSE. — Représentant du genre Trogonophis, qui diffère du seul représentant actuel Trogonophis wiegmanni Kaup, 1830 par la présence sur le processus coronoïde du dentaire d'une insertion du muscle adducteur (= musculus adductor mandibulae) constituant une excroissance sphérique prolongée antéroventralement par une faible crête, d'une incision supra-angulaire moins profonde et d'un processus coronoïde plus incliné postérieurement. Le prémaxillaire montre des dents plus verticales, dont la première ne dépasse pas la limite antérieure de l'os et, en vue latérale, la convexité de la limite antérieure du prémaxillaire est plus prononcée et surplombe complètement la dent antérieure. Le carré possède une crête tympanique modérément développée ; le condyle mandibulaire et surtout le condyle céphalique sont plus individualisés et moins robustes que chez l'actuel.

#### DESCRIPTION

### Holotype

Il s'agit d'un os court qui porte sept dents acrodontes légèrement striées longitudinalement. La première dent est la plus développée et possède un aspect bulbeux. Elle s'incline vers l'avant et dépasse l'extrémité antérieure de l'os. Les autres dents sont très serrées les unes contre les autres et leurs limites antérieure et postérieure restent signalées par une simple constriction verticale. Elles sont unicuspides, avec une cuspide centrale basse et comprimées latéro-médialement. La base de chaque dent est large et bombée en vue médiale.

Le processus coronoïde constitue une lame haute et étendue antéropostérieurement, sur laquelle, en vue labiale, l'insertion du muscle adducteur de la mandibule forme une excroissance osseuse sphérique, située à mi-hauteur du processus et prolongée antéro-ventralement par une faible crête. Chez l'actuel *T. wiegmanni*, cette insertion est plus étalée sur le processus coronoïde constituant une crête plus saillante que chez le fossile et le processus coronoïde semble être plus vertical.

En vue médiale, la base des dents est longée par un sillon modérément profond dans lequel s'ouvrent les foramens dentaires. La lame horizontale possède un rebord médial convexe et haut, avec des limites dorsale et ventrale diffuses. Le canal de Meckel semble disparaître vers l'avant, au niveau de la troisième dent. La symphyse mandibulaire est peu développée et inclinée antéro-dorsalement et le foramen mandibulaire est petit.

## Autres dentaires

La morphologie générale de ceux-ci correspond bien à celle déjà décrite pour l'holotype et seul un fragment de dentaire gauche montre une légère différence dans la morphologie du canal de Meckel. Celui-ci se prolonge antérieurement sur la surface dorsale de la symphyse mandibulaire (Fig. 2B).

#### Prémaxillaire

Il s'agit d'un os impair dont la limite antérieure possède, en vue dorsale, un aspect trilobé, avec un lobe central plus développé en forme de demi cercle et deux petits lobes latéraux. Le processus nasal est long et modérément large, avec une extrémité postérieure bifurquée. Deux paires de foramens prémaxillaires sont présents à la base du processus nasal ; la première étant la plus développée.

Les dents sont acrodontes et au nombre de cinq. La dent centrale est la plus développée, elle est conique et unicuspide. Les autres dents, deux de chaque côté, sont plus petites et comprimées latéralement ; de chaque côté, elles sont plaquées l'une contre l'autre. Une faible striation verticale est observable sur chacune des dents.

En vue ventrale, les processus palatins sont cassés à leur base. La surface comprise entre les processus palatins et les dents est fortement convexe, profonde et percée par un foramen. Le processus nasal est



Fig. 2. – **A-G**, *Trogonophis darelbeidae* n. sp. ; **A**, dentaire droit, holotype (AaO 2117), vue latérale ; **B**, fragment de dentaire gauche (AaO 2118), vue médiale ; **C**, prémaxillaire (AaO 2119), vue ventrale ; **D**, prémaxillaire (AaO 2119), vue dorsale ; **E**, prémaxillaire (AaO 2119), vue latérale gauche ; **F**, carré gauche (AaO 2120), vue médiale ; **G**, carré gauche (AaO 2120), vue latérale ; **H-J**, *Trogonophis wiegmanni*, actuel ; **H**, prémaxillaire ; **I**, dentaire droit ; **J**, carré gauche. Échelles : 1 mm.

longé par une haute carène ventrale qui se bifurque postérieurement. L'extrémité antérieure du prémaxillaire, bien visible antérieurement et latéralement, dépasse les limites externes des dents.

En vue latérale, la limite antérieure du prémaxillaire décrit un demi-cercle, les dents ont leurs pointes dirigées ventralement et la dent antérieure reste en retrait par rapport à la limite antérieure de l'os.

Chez l'actuel *T. wiegmanni*, l'axe des dents du prémaxillaire s'incline antérieurement, tandis que chez le fossile, il se dirige nettement ventralement, la limite antérieure de l'os est moins développée et ne surplombe pas complètement les dents. Ainsi, la limite antérieure de la dent antérieure est bien visible en vue dorsale et, en vue ventrale, le prémaxillaire ne dépasse pas les limites externes des dents.

# Maxillaire

L'extrémité antérieure de cet os est cassée et nous ne pouvons pas connaître sa morphologie. Cependant, nous pouvons signaler qu'il s'agit d'un os court et massif qui porte trois dents acrodontes, dont la première est la plus développée. La morphologie de celles-ci correspond bien à celle décrite pour les dents du dentaire.

Le processus préfrontal est fortement incurvé médialement. Dorsalement, il constitue deux pointes osseuses en forme de « doigt de gant », bien séparées l'une de l'autre par une profonde émargination. En vue latérale, la portion verticale du processus préfrontal est fortement convexe et possède deux grands foramens labiaux. Postérieurement, le processus zygomatique est modérément long, robuste et sa limite postérieure est arrondie. Bien que partiellement cassée, la lame horizontale est bien développée et robuste. Elle porte, sur son bord médial, une encoche centrale bien visible en vue dorsale.

Nous n'avons pas décelé de différences majeures entre cet élément et celui de l'actuel *T. wiegmanni*.

#### Carré

Il s'agit d'un os triangulaire, court et d'aspect trapu. En vue latérale, la crête tympanique est modérément développée et elle porte un foramen situé dorsalement. Les condyles céphalique et mandibulaire sont bien individualisés. Le premier constitue une pointe postérieure arrondie tandis que le second est asymétrique, avec une surface d'articulation postérieure plus développée que sa portion antérieure. L'épiphyse columnaire est relativement haute.

En vue médiale, la crête ptérygoïde est basse et à bord convexe. La surface articulaire du condyle mandibulaire est légèrement inclinée vers le côté médial.

En vue antérieure, la surface existant entre les crêtes tympanique et ptérigoïde est allongée dorso-ventralement et convexe en coupe transversale. Cette convexité monte assez haut en raison du faible développement vers le côté antérieur de la crête qui constitue l'épiphyse columnaire. La surface d'articulation du condyle mandibulaire constitue un demi-cercle, avec une limite ventrale droite ou faiblement convexe, tandis qu'en vue postérieure cette surface est sub-triangulaire, avec une pointe supérieure arrondie.

Chez l'espèce actuelle, le carré possède un aspect plus trapu, en raison du plus fort développement de la crête tympanique et des condyles céphalique et mandibulaire. À notre connaissance, il s'agit de la première mention à l'état fossile d'un représentant de la famille des Trogonophidae.

> Famille AMPHISBAENIDAE Gray, 1825 Genre *Blanus* Wagler, 1830

> > Blanus sp. (Fig. 3A, B)

Matériel examiné. — 3 fragments de dentaires.

#### DESCRIPTION

Les dentaires sont courts et de très petite taille (environ 3 mm de longueur pour l'exemplaire le plus grand). Ils diffèrent des dentaires attribués à *T. darelbeidae* par la présence de dents subpleurodontes, non striées, non serrées les unes contre les autres et au nombre de sept. Les dents possèdent une forme conique, avec des bases plus ou moins élargies et bombées et une extrémité distale en pointe dirigée postéro-médialement.



Fig. 3. – A, B, Blanus sp., dentaire gauche (AaO 2121) ; A, vue latérale ; B, vue médiale ; C, D, Gekkonidae indet. ; C, vertèbre dorsale (AaO 2122), vue latérale droite ; D, fragment de dentaire droit (AaO 2123), vue médiale. Échelles : A, B, 1 mm ; C, D, 2 mm.

En vue latérale, le processus coronoïde est légèrement plus haut que long et montre un bord dorsal convexe ; le processus supra-angulaire est situé à mi-hauteur et sa limite postérieure dépasse celle du processus coronoïde. Le processus angulaire est cassé dans tous les exemplaires.

En vue médiale, le canal de Meckel est largement ouvert postérieurement puis, il se rétrécit vers l'avant, constituant un étroit sillon qui se prolonge antérieurement sur la face ventrale de la symphyse mandibulaire. La lame horizontale est épaisse et à bords dorsal et ventral diffus et le plateau dentaire est très réduit. Chez l'animal vivant, le splénial devait être très réduit ou absent.

La morphologie générale des éléments fossiles ne diffère pas de celle des représentants actuels du genre *Blanus*. Cependant, nous ne pouvons pas établir une détermination spécifique précise car l'ostéologie des espèces actuelles du Maroc (*B. mettetali* Busack, 1988 et *B. tingitatus* Busack, 1988) reste encore inconnue. Actuellement, seul *B. mettetali* est présent dans la région de Casablanca (Busack 1988).

#### Famille Amphisbaenia indet.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Une soixantaine de vertèbres dorsales.

#### DESCRIPTION

Les vertèbres se caractérisent principalement par la présence d'un arc neural aplati dorso-ventralement et d'un étranglement interzygapophysaire bien marqué. L'épine neurale est absente ou réduite à un petit mucron postérieur. Les synapophyses sont globuleuses et situées en position antérieure. Le centrum possède une surface ventrale plate avec des marges latérales parallèles ou légèrement concaves et le condyle et le cotyle sont aplatis dorso-ventralement.

Cet ensemble de caractères se retrouve chez Blanus et chez Trogonophis sans qu'aucune distinction puisse être établie entre les deux genres.

# Ordre « LACERTILIA » Owen, 1842 Famille GEKKONIDAE Gray, 1825

Famille Gekkonidae indet. (Fig. 3C, D)

 $\label{eq:Matteriel examiné.} Matériel examiné. - 1 fragment de dentaire droit, 1 vertèbre troncale.$ 

# DESCRIPTION

Malgré la rareté du matériel, l'attribution de celui-ci aux Gekkonidae peut être aisément établie à partir des caractères suivants : canal de Meckel entouré par le dentaire, présence de dents pleurodontes, isodontes, très serrées les unes contre les autres, cylindriques et unicuspides et d'une vertèbre munie d'un centrum amphicoele, à bord ventral arqué dorsalement et surface ventrale fortement convexe. L'absence d'un matériel plus abondant empêche une détermination plus poussée.

> Famille SCINCIDAE Gray, 1825 Genre *Eumeces* Wiegmann, 1834

*Eumeces algeriensis* Peters, 1864 (Fig. 4A, B)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 2 fragments de dentaires, droit et gauche.

#### DESCRIPTION

Les deux dentaires présentent un aspect massif avec, en vue latérale, une forte impression musculaire postérieure. En vue médiale, le canal de Meckel est largement ouvert postérieurement puis se rétrécit progressivement vers l'avant jusqu'à atteindre une symphyse mandibulaire réduite. Les dents, au nombre de 15, sont pleurodontes, isodontes, cylindriques, unicuspides, robustes et élargies latéro-médialement.

La morphologie générale de l'os ne diffère guère de celle de l'actuel *Eumeces algeriensis*, actuellement présent au Maroc. Le genre est mentionné dans le Miocène de Beni Mellal (Hoffstetter 1961; Rage 1976).



FIG. 4. – **A**, **B**, *Eumeces algeriensis*, dentaire gauche (AaO 2124) ; **A**, vue médiale ; **B**, vue latérale ; **C**, **D**, *Chalcides* sp., dentaire droit (AaO 2125) ; **C**, vue médiale ; **D**, vue latérale. Échelles : 2 mm.

Genre Chalcides Linné, 1758

Chalcides sp. (Fig. 4C, D)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 4 dentaires, dont 3 droits et 1 gauche.

### DESCRIPTION

La taille de ces éléments, environ 4 mm de longueur totale pour l'élément le plus complet, montre qu'ils appartenaient à des individus de petite taille. Il s'agit d'un élément relativement allongé et mince portant 16 ou 17 positions dentaires. Les dents sont pleurodontes, isodontes, cylindriques, unicuspides et modérément serrées les unes contre les autres. En vue médiale, leur apex montre une faible ornementation à base de stries verticales le plus souvent limitée ventralement par un faible sillon transversal. Le processus supraangulaire semble être absent, la lame horizontale est mince et possède un bord médial convexe et le canal de Meckel est ouvert sur toute sa longueur. La morphologie générale des éléments correspond bien à celle qu'on trouve chez les représentants actuels du genre Chalcides. Parmi ceux-ci, c'est Ch. mionecton, abondant actuellement dans la région de Casablanca, qui présente le plus grand nombre de ressemblances. Cependant, chez cette dernière espèce, le processus coronoïde semble être pointu, tandis qu'il est tronqué chez le fossile. En raison de l'absence d'un matériel fossile et de comparaison plus abondant, ces éléments sont attribués à Chalcides sp. À notre connaissance, il s'agit de la première mention du genre à l'état fossile au Maroc.

Famille LACERTIDAE Oppel, 1811 Genre *Acanthodactylus* Wiegmann, 1831

> cf. Acanthodactylus (Fig. 5A-C)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 10 dentaires dont 4 droits et 6 gauches, 1 fragment de maxillaire droit, 2 prémaxillaires, 3 fragments de frontaux, 1 jugal droit et 1 carré gauche.

# DESCRIPTION

L'attribution des dentaires, maxillaires et des prémaxillaires à la famille des Lacertidae est basée fondamentalement sur la morphologie des dents. Elles sont cylindriques, isodontes, modérément serrées les unes contre les autres, relativement nombreuses et généralement bicuspides. Il existe une petite cuspide antérieure et une cuspide postérieure développée qui constitue la presque totalité de l'apex de la dent.

Outre la morphologie des dents, les dentaires se caractérisent aussi par l'existence d'un canal de Meckel largement ouvert et d'une lame horizontale mince et convexe.

Pour les dentaires les mieux conservés, la morphologie générale de l'os s'accorde bien avec celle des représentants du genre *Acanthodactylus*.

Le prémaxillaire porte sept dents, les frontaux sont fusionnés entre eux, avec des bords latéraux concaves et une portion médiale nettement rétrécie, le processus quadrato-jugal de l'os jugal manque et le carré présente, en vue médiale, une limite antérieure du processus tympanique de forme angulaire. Cet ensemble de caractères se retrouve chez l'actuel *Acanthodactylus* (Barahona & Barbadillo, 1997). Cependant, en l'absence d'un matériel fossile plus abondant, mieux conservé et compte tenu de la grande uniformité morphologique existant parmi les différents représentants de la famille, une détermination précise ne peut pas être proposée. Le matériel est identifié comme cf. *Acanthodactylus* sensu Bailon *et al.* 1988.

> Famille ANGUIDAE Gray, 1825 Genre *Ophisaurus* Daudin, 1803

# *Ophisaurus koellikeri* Günther, 1873 (Fig. 5D-F)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 2 fragments de maxillaires, 1 vertèbre dorsale, 1 vertèbre caudale et 1 trentaine d'ostéodermes.

# DESCRIPTION

Les fragments de maxillaire se caractérisent par la présence de dents subpleurodontes, isodontes, coniques, avec une légère forme en crochet dont l'apex est dirigé postéro-médialement, et modérément espacées.

La vertèbre dorsale est procoele et robuste. En vue ventrale, le centrum possède une surface ventrale convexe en coupe transversale et ses limites latérales sont bien marquées, concaves et divergeantes vers l'avant. Il n'y a pas d'étranglement précondylaire. En vue dorsale, l'étranglement interzygapophysaire est profond. Les surfaces articulaires des prézygapophyses sont dirigées antéro-latéralement et l'épine neurale s'épaissit postérieurement, constituant une pointe robuste. En vue latérale, l'épine neurale est modérément haute et avec des marges antérieure et postérieure inclinées vers l'arrière. Le cotyle et le condyle sont aplatis dorso-ventralement et les surfaces articulaires des zygapophyses sont inclinées vers le haut. La vertèbre caudale est allongée, procoele, avec un condyle et un cotyle aplatis. En vue dorsale, au niveau du tiers antérieur de l'arc neural, une



Fig. 5. – A-C, cf. Acanthodactylus ; A, dentaire gauche (AaO 2126), vue médiale ; B, frontaux (AaO 2259), vue dorsale ; C, carré gauche (AaO 2260), vue médiale ; D-F, *Ophisaurus koellikeri* ; D, vertèbre dorsale (AaO 2127), vue dorsale ; E, vertèbre dorsale (AaO 2127), vue ventrale ; F, ostéoderme (AaO 2129) ; G, H, Anguidae indet. (« morphotype » *Anguis*), vertèbre dorsale (AaO 2130) ; G, vue dorsale ; H, vue ventrale. Échelles : 2 mm.

faible crête transversale marque le plan d'autotomie de la vertèbre. L'épine neurale est à peine ébauchée et constitue une pointe postérieure. En vue ventrale et de chaque côté de la vertèbre, le processus transverse est double et constitué par deux processus latéraux fusionnés. Les hémapophyses sont soudées au centrum vertébral sur le tiers postérieur de celui-ci.

Les ostéodermes sont simples, avec une ornementation dermique de type vermiculaire et des bords



Fig. 6. - Coluber hippocrepis, vertèbre dorsale (AaO 2132) ; A, vue dorsale ; B, vue ventrale ; C, vue postérieure. Échelle : 2 mm.

latéraux taillés en biseau. Une carène, parfois prolongée sur l'aire basale de l'ostéoderme, est présente sur quelques ostéodermes latéraux et médio-dorsaux.

Parmi les Anguidés, la morphologie des dents et des éléments vertébraux correspond bien à celle de l'espèce actuelle *O. koellikeri*, le seul représentant actuel de la famille en Afrique. Il s'agit de la première mention de ce taxon à l'état fossile.

Famille Anguidae indet. (« morphotype » *Anguis*, Fig. 5G, H)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 1 fragment de maxillaire gauche et 1 vertèbre dorsale.

#### DESCRIPTION

Le fragment de maxillaire diffère essentiellement du matériel attribué à *O. koellikeri* par sa plus petite taille, tandis que la morphologie des dents correspond bien au modèle décrit antérieurement pour cette dernière espèce et celui du genre *Anguis*. La vertèbre est de petite taille et possède un centrum avec des limites latérales bien marquées, faiblement divergentes vers l'avant et parallèles sur la moitié postérieure du centrum. Ce caractère permet de rapprocher cette vertèbre du genre *Anguis*, non représenté actuellement en Afrique, et de la différencier des vertèbres des individus adultes d'*Ophisaurus*. La morphologie des vertèbres des jeunes *O. koellikeri* reste inconnue et nous ne pouvons pas savoir s'il s'agit ou non d'une vertèbre appartenant à un individu jeune de cette espèce. Un matériel fossile plus abondant et une meilleure connaissance de la morphologie des vertèbres provenant d'individus de plusieurs classes d'âge d'*O. koellikeri*, pourrait, très probablement, permettre une détermination plus précise de ce matériel fossile.

> Ordre SERPENTES Linné, 1758 Famille COLUBRIDAE Oppel, 1811 Genre *Coluber* Linné, 1758

Coluber hippocrepis Linné, 1758 (Fig. 6)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Une trentaine de vertèbres dorsales.

#### DESCRIPTION

Les vertèbres sont petites (longueur du centrum  $\leq$  5 mm), courtes, avec un étranglement interzygapophysaire marqué et des processus prézygapophysaires relativement longs, minces et coniques. En vue ventrale, le centrum est court, triangulaire et avec des marges latérales généralement bien marquées. La carène hémale est fine et bien délimitée latéralement sur la presque totalité de sa longueur. Postérieurement, elle constitue une petite pointe bien visible sur le matériel. Le condyle et le cotyle sont généralement petits et circulaires. L'arc neural est relativement voûté en vue postérieure. La morphologie générale de la vertèbre correspond bien à celle de l'espèce actuelle C. hippocrepis. Il s'agit là aussi de la première mention de ce taxon à l'état fossile en Afrique.

#### Genre Malpolon Fitzinger, 1826

# Malpolon sp. (Fig. 7A-C)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 1 angulaire *s.l.* correspondant à un individu juvénile et 13 vertèbres appartenant à des individus adultes.

#### DESCRIPTION

Chez *Malpolon*, tout comme dans notre angulaire *s.l.* fossile, la lame médiale est haute et fortement convexe et la lame latérale est bien individualisée, basse et à bord dorsal rectiligne.

Les vertèbres sont plus longues que larges et portent des processus prézygapophysaires longs et coniques. En vue ventrale, le centrum est allongé et avec des marges latérales généralement bien visibles et faiblement divergentes vers l'avant. En vue postérieure, les bords de l'arc neural sont droits ou faiblement convexes. Le cotyle et le condyle sont petits par rapport à la taille de la vertèbre et le plus souvent légèrement comprimés latéralement.

C'est la première mention du genre *Malpolon* à l'état fossile en Afrique. Le genre comprend actuellement deux espèces, *M. monspessulanus* Herman, 1804 et *M. moilensis* Reuss, 1834, toutes les deux présentes au Maroc ; les différences entre celles-ci, au niveau ostéologique,

étant encore mal connues, nous attribuons le matériel fossile à *Malpolon* sp.

Genre Macroprotodon Guichenot, 1850

cf. *Macroprotodon* (Fig. 7D-F)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Une dizaine de vertèbres dorsales.

# DESCRIPTION

Les vertèbres sont de petite taille (longueur du centrum comprise entre 2 mm et 3,5 mm). Elles sont plus longues que larges, avec un étranglement interzygapophysaire bien marqué et des processus prézygapophysaires modérément longs et à pointe tronquée. En vue ventrale, le centrum est allongé, à surface ventrale convexe en coupe transversale et faiblement limité latéralement. Les sillons subcentraux sont peu profonds et la carène hémale est légèrement élargie et avec des marges diffuses. Le condyle et le cotyle sont petits et subcirculaires, l'arc neural est modérément voûté et l'épine neurale est basse.

Cet ensemble de caractères correspond bien à celui qu'on trouve chez *Macroprotodon*. Cependant, d'après Szyndlar (1984), chez *M. cucullatus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1827, la seule espèce du genre, les processus prézygapophysaires sont courts et en pointe. Néanmoins, dans notre matériel de comparaison, quelquesuns des exemplaires consultés possèdent des processus avec une morphologie semblable à celle du fossile. L'absence de pièces crâniennes avec une valeur systématique plus importante que celle des vertèbres, ne permet pas une attribution précise. Nous attribuons ces vertèbres à cf. *Macropro-todon*. Ce genre n'a jamais été mentionné à l'état fossile en Afrique.

> Famille VIPERIDAE Laurenti, 1768. Genre *Macrovipera* Reuss, 1927.

> > *Macrovipera* sp. (Fig. 8A, B)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 1 vertèbre dorsale.



FIG. 7. – **A-C**, *Malpolon* sp. (AaO 2255), vertèbre dorsale ; **A**, vue dorsale ; **B**, vue ventrale ; **C**, vue postérieure ; **D-F**, cf. *Macroprotodon* (AaO 2256), vertèbre dorsale ; **D**, vue dorsale ; **E**, vue ventrale ; **F**, vue postérieure. Échelles : 2 mm.

# DESCRIPTION

La vertèbre est nettement plus longue que large et devrait appartenir à un individu d'une longueur museau-cloaque légèrement supérieure à 100 cm (longueur du centrum 8,2 mm ; largeur minimale de l'arc neural 5,2 mm ; rapport longueur du centrum/largeur minimale de l'arc neural 1,58).

L'attribution de cette vertèbre aux Viperidae repose sur les caractères suivants : présence d'un arc neural aplati dorso-ventralement, d'une hypapophyse (alors qu'il ne s'agit pas d'une vertèbre cervicale), d'une surface articulaire des zygapophyses inclinée dorsalement, d'un condyle et d'un cotyle développés, d'un centrum vertébral à bords latéraux diffus et de processus parapophysaires.

En vue dorsale, l'étranglement interzygapophysaire est bien marqué, la surface articulaire des prézygapophyses est étirée en direction antérolatérale et les processus prézygapophysaires sont courts et en pointe. En vue ventrale, le centrum est modérément allongé, robuste et convexe en coupe transversale.

En vue latérale, les diapophyses et les parapophyses sont relativement petites par rapport à la taille de la vertèbre et bien différenciées l'une de l'autre, la marge inférieure est courte et convexe. L'hypapophyse, bien que cassée, semble être bien développée. Les foramens latéraux sont petits, en position centrale et logés dans une petite dépression longitudinale. En vue postérieure, l'arc neural est très aplati dorso-ventralement et le condyle, tout comme le cotyle antérieur, est bien développé. Une petite épine épizygapophysaire est visible sur la portion postéro-latérale des ailes neurales.

Parmi les différents taxons de la famille actuellement présents en Afrique tels que *Bitis* Gray, 1842, *Cerastes* Linné, 1758, *Echis* Schneider, 1801, *Vipera* Laurenti, 1768 et *Macrovipera*, c'est ce dernier qui présente le plus grand nombre de ressemblances avec le matériel fossile. Le genre *Macrovipera* est actuellement représenté au Maroc par *M. mauritanica* Duméril & Bibron, 1848, espèce connue des environs de Casablanca. Genre Bitis Gray, 1842

Bitis sp. (Fig. 8C, D)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — 1 vertèbre dorsale.

# DESCRIPTION

Il s'agit d'une vertèbre appartenant à un individu de taille moyenne (longueur du centrum 4,5 mm ; largeur minimale de l'arc neural 4,25 mm), d'aspect trapu et presque aussi large que longue (rapport longueur du centrum/largeur de l'arc neural 1,06).

La vertèbre montre les caractères typiques des Viperidae signalés ci-dessus. L'attribution de la vertèbre au genre *Bitis* repose sur la présence des caractères suivants : vertèbre courte et massive, avec un étranglement interzygapophysaire faiblement marqué et une marge latérale presque droite, zygosphène peu élargi latéralement, neurépine longue, antérieurement elle atteint le bord antérieur du zygosphène, haute et légèrement élargie postérieurement.

Le genre *Bitis* est représenté actuellement au Maroc par *B. arietans* Merren, 1820. Cependant, compte tenu de la rareté du matériel fossile, de son mauvais état de conservation et du fait qu'il s'agit d'une vertèbre appartenant à un individu jeune dont les caractères morphologiques ne sont pas encore définis, une attribution au niveau spécifique ne peut être établie avec certitude.

# DONNÉES PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES

Le gisement du Pliocène supérieur d'Ahl al Oughlam se caractérise principalement par la présence d'une herpétofaune de type moderne. En effet, exception faite de l'espèce fossile *Trogonophis darelbeidae*, fortement apparentée à l'actuelle *T. wiegmanni*, les fossiles appartiennent à des taxons actuels dont la presque totalité se trouve ou se trouvait encore au Maroc jusqu'à des périodes récentes, comme cela est le cas pour *Crocodylus.* Seul le genre *Anguis*, dont la présence dans le gisement n'est pas définitivement démon-



Fig. 8. – A, B, Macrovipera sp. (AaO 2257), vertèbre dorsale ; A, vue dorsale ; B, vue postérieure ; C, D, Bitis sp. (AaO 2258), vertèbre dorsale ; C, vue dorsale ; D, vue postérieure. Échelle : 2 mm.

trée, est actuellement absent du Maroc et de l'Afrique en général.

Parmi les taxons identifiés, *Bitis* et *Crocodylus* représentent des taxons relictuels d'une faune d'origine tropicale (= éthiopienne), dont la distribution au Pliocène supérieur était plus large que l'actuelle. Le genre *Bitis* est encore représenté au Maroc par *B. arietans* dont la distribution actuelle n'atteint pas Casablanca, car elle se situe nettement plus au sud, jusqu'à Agadir. Le représentant actuel du genre *Crocodylus* (*C. niloticus*) n'a disparu du Maroc que très récemment, vers les années 1950 où il était connu dans le guelta Tanzida (sud de Foum el Hassan) et le guelta de Tizqui Remz (sud d'Assa) (Bons & Geniez 1996). Dans ce même groupe de taxons tropicaux, nous pouvons inclure aussi le genre *Geochelone* cité dans le gisement par Raynal *et al.* (1990).

Une raréfaction des taxons tropicaux semble s'être opérée au cour du Miocène supérieur et du Pliocène, car dans le gisement du Miocène moyen ou supérieur de Beni Mellal, le seul gisement du Tertiaire marocain où l'herpétofaune à été étudiée (Hecht *et al.* 1961 ; Hoffstetter 1961 ; Vergnaud-Grazzini 1966 ; Rage 1976), le nombre de taxons à caractère tropical semble être plus élevé : présence d'un Pipidé (*Xenopus*) et d'un Ranidé du type *Ptychadena* parmi les amphibiens, un Boïdé (*Python maurus*) et d'un Élapidé (Naja antiqua), ces deux derniers étant différents des formes actuelles. Selon ces auteurs, le caractère typiquement nord-africain de l'herpétofaune de Beni Mellal, tout comme les grandes différences observées entre celle-ci et les herpétofaunes européennes, s'opposent à l'existence d'échanges fauniques directs entre l'Afrique du Nord et l'Europe occidentale à cette époque, les échanges fauniques entre les deux continents s'étant réalisés principalement par la partie orientale du bassin méditerranéen, et pourraient expliquer la présence de Chaméléonidés (très probablement d'origine et de diversification africaines) dans le Miocène d'Europe, de Vipéridés du groupe « oriental » (sensu Szyndlar 1987), d'origine asiatique, des Anguidés, des Scincidés tels que Eumeces et des Érycinés miocènes du Maroc, vraisemblablement originaires de la région eurasiatique (Rage 1976 ; Cheylan 1995 ; Barbadillo et al. 1997).

En outre, la présence d'Anguis dans le Pliocène du Maroc n'est pas définitivement établie et reste encore à confirmer. Anguis est un taxon connu depuis l'Éocène supérieur de France (Augé 1986 ; Rage & Augé 1993) avec une large distribution actuelle en Europe et au Proche Orient. Bien qu'en Europe il soit considéré comme un taxon médio-européen, la probable présence de celui-ci en Afrique du Nord ne doit pas être considérée comme trop étonnante compte tenu de l'existence actuelle, dans cette région d'Afrique, de taxons tels que Salamandra (Salamandra) algira, Natrix natrix, Bufo bufo ou B. viridis, considérés eux aussi comme des taxons médio-européens.

La grand majorité des taxons identifiés (Hyla meridionalis, Testudo, Blanus, Trogonophis, Eumeces algeriensis, Chalcides, Ophisaurus koellikeri, Coluber hippocrepis, Macroprotodon, Malpolon et Macrovipera) présente un caractère méditerranéen. Parmi ceux-ci, Hyla meridionalis, Blanus, Chalcides, Coluber hippocrepis, Macroprotodon et Malpolon se retrouvent aussi en Europe occidentale (péninsule ibérique principalement). La plupart d'entre eux témoigne des relations fauniques ayant existé auparavant entre l'Afrique et la péninsule ibérique, grâce à l'isolat Bético-Rifain qui a constitué au Miocène supérieur, lors de la crise messinienne, un pont permettant des échanges entre les deux continents. Cette période finit avec l'ouverture du détroit de Gibraltar, il y a environ 5 Ma (Hsü *et al.* 1977 ; Steininger *et al.* 1985 ; Benson *et al.* 1992) et serait responsable de la formation de couples d'espèces allopatriques d'un côté et de l'autre du détroit de Gibraltar (Busack 1986).

Le genre *Trogonophis* et les espèces *Eumeces algeriensis* et *Ophisaurus koellikeri* sont des taxons endémiques du Maghreb.

Tout comme le gisement miocène de Beni Mellal, le gisement pliocène d'Ahl al Oughlam se caractérise par l'absence de Chaméléonidés et surtout d'Agamidés et de Varanidés, actuellement bien représentés au Maroc. Bien que les données paléontologiques concernant l'Afrique du Nord restent encore trop ponctuelles pour en tirer des conclusions précises, l'absence de ces taxons à l'état fossile fait penser à une arrivée plus tardive de ceux-ci au Maroc, probablement pendant le Quaternaire.

# DONNÉES ENVIRONNEMENTALES

D'après les données concernant l'écologie des espèces actuelles de l'Afrique du Nord, une grande partie des taxons déterminés à Ahl al Oughlam sont des taxons à caractère nettement méditerranéen : Hyla meridionalis, Testudo, Blanus, Trogonophis, Eumeces algeriensis, Chalcides, Ophisaurus koellikeri, Coluber hippocrepis, Macroprotodon, Malpolon et Macrovipera (Bons & Geniez, 1996). Parmi ceux-ci, Testudo (dont l'actuel T. graeca, le seul représentant du genre en Afrique du Nord), Trogonophis (cas de l'actuel T. wiegmanni), Macroprotodon et Malpolon se trouvent actuellement au Maroc dans les étages bioclimatiques sub-humide, semi-aride et aride. Ces étages sont aussi occupés par Eumeces algeriensis et Macrovipera (cas de l'actuel M. maurita*nica*), avec cependant une nette préférence pour les étages aride et semi-aride, tandis que Coluber hippocrepis et les représentants du genre Blanus peuvent aussi se trouver dans l'étage humide. O. koellikeri se trouve principalement dans l'étage sub-humide tandis que *Bitis* (cas de l'actuel *B. arietans*) occupe les étages aride et saharien (Bons & Geniez 1996). Les espèces typiques de l'étage saharien manquent à Ahl al Oughlam, d'ailleurs, exception faite des représentants du genre *Bitis*, cet étage bioclimatique constitue la limite de distribution de la plupart des taxons du gisement.

D'autre part, la présence dans le gisement de *Hyla meridionalis* et surtout d'un probable représentant du genre *Crocodylus*, indique l'existence d'un point d'eau dans les environs. La présence d'eau est aussi indispensable à *Bufo bufo* et *Bufo viridis*, au moins pendant leurs périodes de reproduction.

Du point de vue du paysage, la plupart des taxons d'Ahl al Oughlam se trouvent dans une grande variété de milieux soumis à un climat méditerranéen, depuis les dunes littorales plus ou moins dépourvues de végétation, jusqu'aux garrigues et forêts claires. Seul *Ophisaurus koellikeri* semble présenter des préférences plus particulières car il se trouve principalement dans les forêts de feuillus et de conifères (Bons & Geniez 1996).

# CONCLUSION

La liste faunique des Amphibiens et Reptiles de Ahl al Oughlam comprend au moins trois taxons d'amphibiens et seize taxons de reptiles :

Classe Amphibia Bufo viridis Bufo sp. Hyla cf. meridionalis Classe Reptilia cf. Crocodylus Testudo sp. Geochelone sp. (Raynal et al. 1990) Blanus sp. Trogonophis darelbeidae n. sp. Gekkonidae indet. Eumeces algeriensis Chalcides sp. cf. Acanthodactylus Ophisaurus koellikeri Anguidae indet. (« morphotype » Anguis) Coluber hippocrepis Malpolon sp. cf. Macroprotodon Macrovipera sp. Bitis sp.

À notre connaissance, il s'agit de la première étude détaillée concernant l'herpétofaune du Pliocène du Maroc et, plus largement, de l'Afrique du Nord. Par conséquent, la plus grande partie des taxons déterminés sont mentionnés pour la première fois à l'état fossile en Afrique. Les données concernant cette étude, bien que ponctuelles, constituent un apport important dans la connaissance de l'histoire paléobiogéographique de la région.

Exception faite du nouveau taxon *Trogonophis darelbeidae*, l'herpétofaune d'Ahl al Oughlam est de type moderne. Les taxons représentés sont des taxons actuels et seul *Anguis*, si sa présence est confirmée, possède une distribution actuelle n'englobant pas l'Afrique.

À Ahl al Oughlam, l'herpétofaune est constituée par des taxons à caractère tropical (*Bitis* et cf. *Crocodylus*), par des taxons du type nordafricain (*Ophisaurus koellikeri, Trogonophis darelbeidae* n. sp., *Eumeces algeriensis* et probablement *Macrovipera*) et par des taxons se trouvant aussi en Europe occidentale (*Hyla meridionalis, Chalcides, Acanthodactylus, Coluber hippocrepis, Malpolon, Macroprotodon* et, dans une moindre mesure, *Bufo viridis*).

Par rapport à la faune du Miocène de Beni Mellal, celle du Pliocène d'Ahl al Oughlam semble se caractériser par un appauvrissement de la faune tropicale présente au Miocène et par un enrichissement des taxons communs à la région ibéro-maghrébine.

# Remerciements

Je remercie J. Hassar Benslimane (directrice de l'INSAP), J. P. Raynal (directeur de la mission Littoral), et D. Geraads, d'avoir bien voulu me confier l'étude des Amphibiens et Reptiles d'Ahl al Oughlam, ainsi que Ph. Geniez, J. Mateo, J. M. Pleguezuelos et J.-C. Rage pour leurs précieux conseils et Annemarie Ohler (MNHN, Paris), Zbynek Rocek (Académie des Sciences de la République tchèque), et un rapporteur anonyme, pour leurs suggestions. Je remercie également le laboratoire de Biogéographie et Écologie des Vertébrés de l'École pratique des Hautes Études de Montpellier et les Laboratoires des Amphibiens et Reptiles et d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), qui m'ont permis de comparer le matériel fossile aux exemplaires de la faune actuelle.

# RÉFÉRENCES

- Augé M. 1986. Les Lacertiliens (Reptilia, Squamata) de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène ouest européens. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Université de Paris VI, Paris, France, 218 p.
- Bailon S. 1991. Amphibiens et Reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne : mise en place et évolution des faunes. Thèse Doctorat, Université de Paris VII, Paris, France, 449 p., 89 figs.
- Bailon S. 1999. Différenciation ostéologique des anoures (Amphibia, Anura) de France, *in* Desse V. J. & Desse-Berset N. (eds), *Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie*, Série C, 42 p.
- Bailon S., Bour Ř. & Rage J. C. 1988. Quand les espèces de l'herpétofaune française sont-elles apparues ? Bulletin de la Société herpétologique de France 45 : 1-8.
- Bailon S. & Hossini S. 1990. Les plus anciens Bufonidae (Amphibia, Anura) d'Europe : les espèces du Miocène français. Annales de Paléontologie (Vertébrés-Invertébrés) 76 (2) : 121-132.
- Barahona F. & Barbadillo L. J. 1997. Identification of some Iberian lacertids using skull characters. *Revista Española de Herpetología* 11: 47-62.
- Barbadillo L. J., Garcia-Paris M. & Sanchiz B. 1997. — Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna ibérica, *in* Pleguezuelos J. M. (ed.), Distribución y Biogeografía de los anfíbios y reptiles en España y Portugal. *Monografías de Herpetología* 3, Cap. 4: 47-100.
- Benson R. H., Rakic-El-Beid K. & Bonaduce G. 1992. — An important current reversal (influx) in the Rifian Corridor (Morocco) at the Tortonian-Messinian boundary: the end of the Tethys Ocean. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 366 : 115-146.
- Biberson P. 1961. Le cadre paléogéographique de la préhistoire du Maroc atlantique. *Publications du Service des Antiquités du Maroc* 16 : 1-235.
- Bons J. & Geniez Ph. 1996. Amphibiens et Reptiles du Maroc (Sahara occidental compris), *in*

Montori A. & Roca V. (eds), *Atlas biogéographique.* Associación Herpetológica Española, Barcelona, 319 p.

- Busack S. D. 1986. Biogeographic analysis of the Herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. *National Geographic Research* 1 (2): 17-36.
- Busack S. D. 1988. Biochemical and morphological differentiation in Spanish and Moroccan populations of *Blanus* and the description of a new species from Northern Morocco (Reptilia, Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Copeia* 1: 101-109.
- Cheylan M. 1995. Les reptiles du Paléartique occidental. Diversité et conservation. Thèse de Doctorat, École pratique des hautes Études, Montpellier, France, 368 p.
- Geraads D. 1995. Rongeurs et Insectivores du Pliocène final d'Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc. *Geobios* 28 (1) : 99-115.
- Geraads D., Amani F., Raynal J. P. & Sbihi-Alaoui F. Z. 1998. — La faune de Mammifères du Pliocène terminal d'Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 326 (II) : 671-676.
- Hecht M., Hoffstetter R. & Vergnaud C. 1961. Amphibiens, *in* Le gisement de Vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 155: 95-101.
- Hoffstetter R. 1961. Squamates, in Le gisement de Vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc 155: 103.
- Holman A. 1992. Hyla meridionalis from the late Pleistocene (last interglacial age Ipswichian) of Britain. British Herpetological Society Bulletin 41: 12-14.
- Hsü K. J., Montadert L., Bernouille D., Cita M. B., Erickson A., Garrison S. E., Kidd R. B., Mélières F., Müllar C. & Wright R. 1977. — History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature* 267: 399-403.
- Rage J.-C. 1976. Les Squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc. *Géologie méditerranéenne* 2 (3) : 57-70.
- Rage J.-C. & Augé M. 1993. Squamates from the Cenozoic of the western part of Europe. A review. *Revue de Paléobiologie* 7: 199-216.
- Raynal J. P., Texier J. P., Geraads D. & Sbihi-Alaoui F. Z. 1990. — Un nouveau gisement paléontologique Plio-Pléistocène en Afrique du Nord: Ahl al Oughlam (ancienne carrière Déprez) à Casablanca (Maroc). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 310 (II): 315-320.
- Sanchiz F. B. 1977. La Familia Bufonidae (Amphibia, Anura) en el Terciario Europeo. *Trabajos Neogeno/Quaternario* 8: 75-11.
- Sanchiz F. B. 1981. Registro fósil y antigüedad de la Familia Hylidae (Amphibia, Anura) en Europa. Anais, II Congreso Latino-americano de Paleontología, Porto-Alegre: 757-764.

- Sanchiz F. B. 1998. Salientia. Handbuch der Paläoherpetologie, part. 4, 276 p.
- Steininger F. F., Rabeder G. & Rogl F. 1985. Land mammal distribution in the Mediterranean Neogene: a consequence of geokinematic and climatic events: 559-571, *in* Stanley D. J. & Wezel F. C. (eds), *Geological Evolution of the Mediterranean Basin.* Springer, New-York.
- Szyndlar Z. 1984. Fossil snakes from Poland. Acta Zoologica Cracoviensia 1 (28): 1-156.
- Szyndlar Z. 1987. Neogene "Oriental vipers" of Europe. Proceedings of the 4<sup>th</sup> Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica: 387-390.
- Vergnaud-Grazzini C. 1966. Les amphibiens du Miocène de Beni-Mellal. Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc 198 (27) : 43-69.

Soumis le 13 septembre 1999 ; accepté le 31 janvier 2000.