HAL
open science

# Les amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc

Salvador Bailon, Saida Hossini, Jean-Claude Rage

## To cite this version:

Salvador Bailon, Saida Hossini, Jean-Claude Rage. Les amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc. Samir Zouhri. Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances, 180, Société géologique de France, pp.453-484, 2017, Mémoires de la Société géologique de France, 978-2853630993. mnhn-03261285

**HAL Id: mnhn-03261285**

**https://mnhn.hal.science/mnhn-03261285**

Submitted on 15 Jun 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Les amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc

Salvador Bailon[1], Saida Hossini[2] et Jean-Claude Rage[3]

1. UMR 7209-7149 du CNRS, Département EGB, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, CP 55, 75005 Paris, France, salvador.bailon@mnhn.fr
2. Université Moulay-Ismaïl, Faculté des Sciences, Département de Géologie, BP 4010, 50000 Meknès, Maroc, saidahossini@yahoo.fr
3. UMR 7207 du CNRS, Département Histoire de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, CP 38, 75231 Paris cedex 05, France, jcrage@mnhn.fr

*Mots-clés.*– Amphibia, Lepidosauria, Paléogène, Néogène, Pléistocène, Holocène, Maroc.

**Résumé.-** Au Maroc, amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque ont été trouvés dans des gisements de deux périodes bien distinctes: le Paléocène supérieur-Eocène inférieur et le Miocène moyen-Holocène.

Le Paléocène supérieur (Thanétien) a fourni le seul amphibien (anoure indéterminé) de l'intervalle Cénomanien-Eocène inférieur en Afrique du Nord. Pour les squamates, il a produit les plus anciens Gekkonidae, Amphisbaenia, Scolecophidia, et peut-être Boidae d'Afrique, ainsi que, peut-être, l'unique 'Tropidophiidae' du continent. En outre, il a fourni soit le plus récent Sphenodontia, soit le plus ancien Agamidae ou Chamaeleonidae d'Afrique. L'Eocène inférieur (Yprésien) est moins riche que le Thanétien mais, dans ses gisements marins, les Palaeophiidae (serpents aquatiques) sont assez fréquents.

Les faunes trouvées au Maroc à partir du Miocène moyen sont très différentes de celles du Paléocène supérieur-Eocène inférieur. Elles ne comprennent plus de formes

primitives et toutes les familles présentes existent encore aujourd'hui. Il en va de même pour les genres à l'exception de *Latoglossus* et/ou *Latonia* (Amphibia, Alytidae). L'aspect moderne est renforcé par la possible présence, dès le Miocène moyen, d'une espèce actuelle, l'amphibien *Bufo regularis* (Bufonidae). Au Miocène moyen, les amphibiens sont relativement nombreux, témoignant de la présence d'eau ou au moins d'un certain degré d'humidité. Les lépidosauriens n'incluent plus que des squamates (lézards et serpents). Un événement notable au Miocène moyen est l'apparition des premiers serpents venimeux en Afrique du Nord (représentés par des Elapidae et Viperidae). Cette faune du Miocène moyen comprend des formes à affinités eurasiatiques; la partie africaine de la zone paléarctique pourrait donc avoir été déjà en place. Une étape vers la faune actuelle est notée vers la transition pliocène-pléistocène. Cette période semble d'autre part correspondre à une phase d'aridification comme le suggère la rareté des amphibiens. Le Pléistocène inférieur est marqué par l'apparition locale de plusieurs familles actuelles. Les taxons présents pendant cette période sont tous encore actuels mais ne subsistent pas tous au Maroc aujourd'hui. Le principal événement de cette période est la présence d'un urodèle (*Pleurodeles* cf. *waltl*; Salamandridae); il s'agit du plus ancien urodèle de type moderne trouvé en Afrique et en domaine gondwanien. La richesse en amphibiens de cette période montre qu'elle était moins sèche que la transition avec le Pliocène. A partir du Pléistocène moyen, toutes les espèces récoltées sont des taxons vivant encore au Maroc aujourd'hui. Vers la fin du Pléistocène, les répartitions géographiques sont proches des actuelles. Si l'aridification se précise, localement au moins l'humidité devait être plus importante qu'à présent. Enfin, à l'Holocène, la situation était presque similaire à l'actuelle.

**Amphibians and lepidosaurians from the Cenozoic of Morocco**

*Key-words*.- Amphibia, Lepidosauria, Paleogene, Neogene, Pleistocene, Holocene, Morocco.

**Abstract.–** Amphibians and lepidosaurians (sphenodontians and squamates) from the Cenozoic of Morocco were recovered from localities that belong to two clearly distinct time intervals: late Paleocene-early Eocene and Middle Miocene-Holocene. Not a single fossil was recovered from the ca 35 my gap that separates these two periods.

The late Paleocene (Thanetian) produced fossils from localities of both terrestrial and marine origins. Terrestrial beds yielded the single amphibian (an indeterminate anuran) reported from the Cenomanian-early Eocene interval of North Africa. The Thanetian localities of terrestrial origin also produced lizards (Gekkonidae, Amphisbaenia and indeterminate families), snakes (*Coniophis*, Madtsoiidae, Scolecophidia, and perhaps Boidae and 'tropidophiids'), and a poorly preserved, enigmatic bone that might belong to a Sphenodontia or a lizard (Agamidae or Chamaeleonidae). The marine beds of the Thanetian yielded only rare remains of the aquatic snake *Palaeophis* (Palaeophiidae). Thus, from the Paleocene of Morocco were recovered the earliest Gekkonidae, Amphisbaenia, Scolecophidia, and perhaps Boidae from Africa, as well as a snake that may be the only 'tropidophiid' from the continent. In addition, the enigmatic bone may represent the latest Sphenodontia, or the earliest Agamidae or Chamaeleonidae from Africa. The early Eocene (Ypresian) is not so rich as the Thanetian. The Ypresian terrestrial localities afford little information; however, in the marine levels *Palaeophis maghrebianus* (Palaeophiidae) is relatively frequent and is the best known palaeophiid species.

Faunas from the second time interval, i.e. middle Miocene to Holocene, markedly differ from those of the late Paleocene-early Eocene and they were all recovered from levels of terrestrial origin. They lacked primitive forms such as *Coniophis*, madtsoiids and

palaeophiids, and they included only families that are still living today. Similarly, genera were all extant ones, but *Latoglossus* and/or *Latonia* (Amphibia, Alytidae). The possible presence of a living species, *Bufo regularis* (Amphibia, Bufonidae), as early as the middle Miocene is consistent with this modern pattern. It is presumed that primitive taxa died out by the end of the Eocene at the latest, as demonstrated elsewhere; but we do not know when the modern forms, that first occured in the middle Miocene of Morocco, reached North Africa.

In the middle Miocene, amphibians (anurans only) were comparatively numerous, which is an evidence of the presence of bodies of water or, at least, of humidity. Amphibians included Alytidae, Pipidae, Bufonidae and Ranidae. Lepidosaurians were only comprised of squamates (‘lizards’ and snakes): Gekkonidae, Scincidae, Lacertidae, Anguidae, Amphisbaenia, Scolecophidia, Boidae, Colubridae, Elapidae and Viperidae. A noticeable event in the middle Miocene was the appearance of the earliest venomous snakes (Elapidae and Viperidae) in North Africa. This middle Miocene fauna included forms with Eurasian affinities, which suggests that the Palearctic zone already encroached Africa. The assemblage from the Pliocene-Pleistocene transition represented a step towards the living fauna. It produced the youngest extinct species of squamates of North Africa, i.e. the amphisbaenian *Trogonophis darelbeidae*. At that time, amphibians were rare, which suggests aridity. The fauna of this period showed marked affinities with the Iberian Peninsula. The early Pleistocene was marked by the local appearance of some extant families: Salamandridae (Amphibia, Caudata), Varanidae and unquestionable Agamidae (Squamata). Taxa present during this period were all extant ones, but they do not all still inhabit Morocco. During the early Pleistocene, the main event was the appearance of the salamander *Pleurodeles* cf. *waltl* (Salamandridae); it represents the earliest fossil belonging to the Caudata crown-group recovered from Africa and more widely from  former Gondwanan continents. The presence of this salamander in the early Pleistocene of Morocco is not consistent with the suggested

hypothesis of an anthropogenic dispersal from Europe to Africa. The number of amphibians from this period shows that it was not so arid as the Pliocene-Pleistocene transition. Clear relationships with the Iberian fauna are still noticed. From the middle Pleistocene onwards, faunas have been richer and all species have been taxa that inhabit Morocco today; affinities with the Iberian Peninsula have remained obvious and even increased. By the end of the Pleistocene, geographic ranges of taxa were similar to those that are known today. Aridification took form, however, at least locally, moisture was likely more developed than today. Finally, during the Holocene the composition of the fauna and geographic ranges were similar to the present ones.

## برمائيات و زواحف عرشفية السنوزويك في المغرب

الكلمات الدالة : برمائيات، زواحف عرشفية، بالهوجان، نهوجان، بليسطوسان، هولوسان، المغرب.

ملخص. - في المغرب، قد تم العثور على برمائيات وزواحف عرشفية السنوزويك في رواسب تعود إلى فترتين متميزتين : بالهوسان أعلى - إوسين سفلي وميوسين أوسط - هولوسان.

في ما يخص الحقبة سينومانيان - أوسين لشمال إفريقيا وبالتحديد من البالهوسان الأعلى، فقد استخرج لحد الآن برمائي وحيد (ضفضاع غير محدد)، كما استخرج من البالهوسان الأعلى أقدم ممثلي لعدة أصناف من الحرشفيات (جيكونيداي، أمفيسباينيا، سكوليكوفيديا) وربما بويدة الإفريقية و"تروبيدوفييداي" الممثل الوحيد في إفريقيا. بالإضافة إلى صنف آخر يصعب التحديد هل هو أحدث سفينودانتينا أو أقدم أكميدة أو شميلهوندة لإفريقيا.

رغم أن الأوسين السفلي (يبرسين) أقل غنى من التانتين، فإن الباليوفييداي (ثعابين مائية) موجودة بكثرة في رواسيه البحرية.

أظهرت مقارنة المستحثات المستخرجة من المواقع المغربية تغييرا كبيرا إبتدائا من الميسوسين الأوسط.

يتجلى هذا التغيير في إنقراض كل الأشكال البدائية لهذه الحيوانات. إضافة إلى ذلك، كل الفصائل والأجناس الممثلة آنذاك لازالت ممثلة حاليا، باستثناء الجنس لاتوجلوسوس و/أو لاتونيا. كما يمكن اعتبار تواجد النوع بوفوريجولاريس (بوفونيدا) في الميسوسين الأوسط، دليلا إضافيا لتجديد المكونات الحيوانية إبتدائا من هذه الفترة.

يمكن اعتبار كثرة البرمائيات خلال الميوسن الأوسط دليلا على تواجد نقط الماء أو على الأقل رطوبة الجو.

إضافة إلى السحالي والثعابين، تتميز هذه الفترة (ميوسين الأوسط) بظهور زواحف عرشفية أخرى في المغرب وكذلك ظهور أولى ثعابين سامة (الممثلة بإليبيدا وڤيبيريدا) في شمال إفريقيا.

تشمل حيوانات الميوسين الأوسط أنواع شبيهة بالأنواع الأورو- أسيوية. لذا، يمكن القول بأن الجزء الإفريقي للمنطقة باليراكتيك قد تكون متواجدة.

تشكل مرحلة الإنتقال باليوسين-باليوستوسين خطوة مهمة في التطور إلى الحيوانات الحالية. وتدل قلة البرمائيات على أن هذه المرحلة (باليوسين-باليوستوسين) كانت جافة.

يتميز الباليوسطوسان السفلي بظهور عدة فصائل ممثلة حاليا. كل الأصناف المتواجدة في الباليوسطوسان و الهولوسان تزال متواجدة إلى حد الآن، لكن بعضها لم يعد متواجد في المغرب.

أهم حدث في هذه الفترة هو تواجد بلورودال يقرب والطل (سمندر) الذي يعتبر أول ممثل الصفدنيات الحديثة في إفريقيا والكَنظوانة عامة.

تدل كثرة البرمائيات في هذه المرحلة على أنها كانت أقل جفافا من المرحلة الإنتقالية للبليوسطوسان. كل الأشكال المتواجدة منذ البليوسطوسان لازالت ممثلة إلى حد اليوم في المغرب. وتوزيعها الجغرافي الحالي لا يختلف عن ما كان عليه مع نهاية البليوسطوسان.

**INTRODUCTION**

Après les extinctions de la limite Crétacé-Tertiaire, certains taxons ont profité du vide laissé par les disparitions et se sont développés. Ce phénomène a touché les amphibiens et les lépidosauriens qui sont généralement abondants au Cénozoïque. Au Maroc, plusieurs gisements du Cénozoïque, s'étalant du Paléocène supérieur à l'Holocène (avec toutefois une importante lacune; voir ci-dessous), ont livré des fossiles appartenant à ces groupes. Amphibiens et lépidosauriens apportent des informations intéressantes sur les environnements et sur l'histoire paléobiogéographique. En effet, amphibiens et lépidosauriens sont ectothermes, c'est-à-dire que leur métabolisme, le dynamisme de leurs populations et leur distribution géographique dépendent étroitement de la température du milieu. En ce qui concerne les amphibiens, s'ajoutent l'humidité et la présence d'eau qui interviennent aussi profondément sur leur répartition.

## APERÇU SUR LA SYSTÉMATIQUE DES AMPHIBIENS ET LÉPIDOSAURIENS TROUVÉS DANS LE CÉNOZOÏQUE DU MAROC

Au Cénozoïque, les amphibiens de type ancien (les 'stégocéphales') n'existent plus, ne restent que les formes modernes, les lissamphibiens. Ces derniers comprennent les urodèles (salamandres, tritons, etc), les anoures (grenouilles, crapauds, etc) et les apodes (ou gymnophiones, amphibiens allongés et sans membres), qui existent toujours aujourd'hui, ainsi que les allocaudata, plus souvent nommés Albanerpetontidae (petits amphibiens à allure de salamandres) qui ont disparu au Pliocène supérieur, il y a 3 ou 4 Ma. Mais, alors qu'urodèles, anoures, apodes et allocaudata sont présents dans le Mésozoïque du Maroc, les apodes et les allocaudata n'y ont pas été trouvés dans le Cénozoïque. En revanche, les gisements du Cénozoïque marocain ont fourni des anoures et des urodèles, bien que ces derniers soient très rares. Chez les anoures, sept familles se rencontrent dans le Cénozoïque du Maroc. Certaines sont plus ou moins primitives, telles les Alytidae (discoglosses, crapauds

accoucheurs, etc; il faut noter que cette famille était auparavant nommée Discoglossidae), les Pipidae (xenopes), Pelobatidae (pélobates) et Pelodytidae (pélodytes), d'autres appartiennent aux anoures évolués comme les Bufonidae (crapauds), Hylidae (rainettes) et Ranidae (grenouilles au sens strict). Chez les urodèles, seuls les Salamandridae (salamandres, tritons) sont présents.

Les lépidosauriens forment un groupe de reptiles qui se compose des squamates (c'est-à-dire de l'ensemble des lézards et serpents) et des sphénodontiens. Lézards, serpents et sphénodontiens ont été trouvés dans le Mésozoïque du Maroc, mais la présence de sphénodontiens dans le Cénozoïque n'y est pas certaine. Les sphénodontiens étaient relativement répandus au Mésozoïque mais se sont très fortement raréfiés au Cénozoïque et il n'en reste plus, aujourd'hui, que *Sphenodon* (le tuatara) restreint à la Nouvelle Zélande. Les lézards sont représentés dans le Cénozoïque marocain par plusieurs familles: les Agamidae (agames, fouette-queues), Chamaeleonidae (caméléons), Gekkonidae (geckos, tarentes), Scincidae (scinques, eumeces), Lacertidae (lézards au sens strict, acanthodactyles), Anguidae (orvets), Varanidae (varans) et amphisbaeniens (amphisbaenes, trogonophis). Les serpents correspondent eux aussi à d'assez nombreux groupes différents dont certains sont primitifs et entièrement fossiles comme les Madtsoiidae (famille de serpents terrestres) et les Palaeophiidae (serpents marins); d'autres groupes existent encore aujourd'hui tels les scolécophidiens (serpents aveugles ou serpents 'minutes'), Boidae (pythons, boas-javelots), 'Tropidophiidae' (boas nains), Colubridae (couleuvres), Elapidae (cobras) et Viperidae (vipères).

Remarque: Il faut noter que la taxonomie des lissamphibiens, tout particulièrement, n'est pas stable. Par exemple, certains crapauds auparavant cités au Maroc sous le nom de genre *Bufo* sont maintenant répartis sous les noms *Pseudepidalea* et *Amietophrynus*. Afin de

ne pas créer de rupture avec les travaux antérieurs, dans la plupart des cas, nous conservons ici les anciens noms.

## LES GISEMENTS DU CÉNOZOÏQUE DU MAROC

Au Maroc, les gisements cénozoïques qui ont fourni des amphibiens et lépidosauriens ne sont pas nombreux et se situent tous dans la partie nord du pays (fig. 1). Cependant, leur répartition dans le temps permet de reconstituer les grandes étapes de l'histoire locale de ces animaux. Malheureusement, une longue lacune dans la documentation paléontologique ne permet pas d'obtenir une reconstitution complète. Cette lacune s'étend entre l'Eocène inférieur et le Miocène moyen, entre approximativement 49 et 13 millions d'années; cette longue période de plus de 35 millions d'années n'a laissé aucun fossile d'amphibien ou lépidosaurien au Maroc.

## LES FAUNES ANCIENNES DU CÉNOZOÏQUE DU MAROC

### Le Paléocène supérieur (59 à 55 Ma)

Les plus anciennes faunes d'amphibiens et lépidosauriens du Maroc proviennent du Paléocène supérieur, plus exactement du Thanétien (59-55 Ma). Le climat était alors très chaud, tropical. Les fossiles ont été trouvés à Adrar Mgorn 1 et Ilimzi [Gheerbrant *et al*., 1993], deux gisements qui correspondent à des environnements terrestres (eau douce comprise), et à Sidi Daoui, gisement d'origine marine du bassin à Phosphates des Oulad Abdoun. L'environnement des gisements terrestres correspondait à une forêt tropicale géographiquement proche d'une mangrove [Herbig et Gregor, 1990].

Seul, un élément de membre postérieur (tibial-fibulaire), trouvé à Adrar Mgorn 1, représente les amphibiens. Il permet simplement de dire qu'un anoure était présent, sans plus de précisions. C'est le seul fossile d'amphibien trouvé en Afrique du Nord pour la période qui s'étend entre le Cénomanien et l'Eocène inférieur.

Les lépidosauriens sont plus nombreux et diversifiés, mais ils ne peuvent pas être tous identifiés [Augé et Rage, 2006]. Certaines questions restent non résolues.

Une dent de forme triangulaire et aplatie latéralement (fig. 2A), trouvée à Adrar Mgorn 1, pose un problème particulier. Elle peut appartenir soit à un sphénodontien, soit à un Agamidae ou un Chamaeleonidae, ces deux derniers groupes étant des lézards. Sphénodontiens, Agamidae et Chamaeleonidae ont des dents très caractéristiques (de type acrodonte) et très semblables. Une seule dent ne permet pas de faire la distinction entre ces trois groupes. Alors qu'aujourd'hui les sphénodontiens ne sont connus qu'en Nouvelle Zélande, Agamidae et Chamaeleonidae habitent l'Ancien Monde et en plus, pour les Agamidae seulement, l'Australie. Si la dent fossile d'Adrar Mgorn 1 appartient à un sphénodontien, elle représente le seul fossile cénozoïque de ce groupe en Afrique et l'un des très rares dans le monde; ce serait le plus récent en Afrique. Si elle appartient à un Agamidae ou à un Chamaeleonidae, elle correspond au plus ancien représentant de l'une de ces familles en Afrique. Malheureusement, cette question ne peut pas être réglée. Quoi qu'il en soit, ce fossile très incomplet représente un intérêt certain.

Les lézards viennent des gisements terrestres (Adrar Mgorn 1 et Ilimzi); ils comprennent des Gekkonidae indéterminés, des amphisbaeniens et des familles indéterminées. Les Gekkonidae (gekkos) sont aujourd'hui cosmopolites; le fossile du Maroc est le plus ancien représentant de cette famille en Afrique. Les amphisbaeniens sont des lézards fouisseurs allongés, serpentiformes; ils ne possèdent pas de membres à l'exception d'un genre américain. Deux amphisbaeniens ont été trouvés à Adrar Mgorn 1. L'un d'eux est

indéterminé (fig. 2B); l'autre, *Todrasaurus gheerbranti*, se caractérise par une dentition inhabituelle. Le dentaire ne compte que quatre dents (contre approximativement le double, normalement) et la deuxième dent vers l'avant est énorme (fig. 2C, D). Une telle morphologie est unique chez les amphisbaeniens et même dans l'ensemble des lézards. Quelques rares lézards fossiles et actuels (n'existant pas au Maroc) possèdent de grosses dents, mais elles se situent à l'arrière de la mâchoire et non à l'avant et leurs dents sont plus nombreuses. De telles dents agrandies correspondent à un régime durophage; ces animaux devaient se nourrir de petits mollusques à coquille comme les gastropodes. Les amphisbaeniens sont aujourd'hui largement répandus dans les régions chaudes. Les fossiles du Maroc représentent les plus anciens amphisbaeniens d'Afrique et comptent parmi les plus anciens au Monde.

Les serpents ont été trouvés dans les gisements terrestres et marins; ils forment deux faunes bien différentes. La faune terrestre comprend des serpents primitifs, disparus aujourd'hui (Madtsoiidae et *Coniophis*) et des serpents encore représentés actuellement (scolécophidiens et, peut-être, Boidae et 'Tropidophiidae'). Le Madtsoiidae présent au Maroc n'est pas identifié avec précision, on ne sait pas à quel genre il se rapporte. Les Madtsoiidae étaient fréquents sur les continents gondwaniens à la fin du Mésozoïque et au début du Cénozoïque. Apparus au Crétacé, il y a environ 95 millions d'années, ces serpents n'ont pas survécu au-delà de l'Eocène et ont disparu vers 37-34 millions d'années sur la plupart des continents, sauf en Australie où ils ne se sont éteints qu'au Pléistocène. Les Madtsoiidae pouvaient atteindre une grande taille (plus de 5 m); toutefois, celui du Maroc était de taille modeste. *Coniophis* est un serpent énigmatique qui a été signalé sur plusieurs continents à la fin du Mésozoïque et au début du Cénozoïque; il représente probablement l'une des branches les plus primitives de serpents. Les scolécophidiens sont des serpents fouisseurs qui vivent aujourd'hui dans les régions chaudes; celui d'Adrar Mgorn 1 compte parmi les plus anciens connus et est le plus ancien d'Afrique. Une vertèbre appartient peut-être aux Boidae;

malheureusement, en raison de son mauvais état de conservation, son appartenance à cette famille ne peut pas être affirmée. C'est regrettable car, s'il s'agit bien d'un Boidae, ce serait le plus ancien représentant en Afrique de cette famille qui a joué un grand rôle dans les faunes du Cénozoïque au niveau mondial. Un autre serpent appartient peut-être au genre *Dunnophis*, mais le matériel fossile ne permet pas d'identification définitive. *Dunnophis* est un 'boa nain', groupe de serpents que l'on rapporte aux 'Tropidophiidae', famille qui n'est sans doute pas monophylétique; *Dunnophis* appartiendrait plus précisément aux Ungaliophiinae qui se rencontrent aujourd'hui uniquement dans le nord de l'Amérique du Sud et en Amérique centrale. S'il s'agit bien de *Dunnophis*, ce fossile est le seul représentant de ce groupe en Afrique.

Les sédiments marins du bassin des Oulad Abdoun ont fourni quelques fossiles paléocènes à Sidi Daoui. Il s'agit de serpents de la famille des Palaeophiidae, famille très fortement adaptée à la vie aquatique (voir ci-dessous). Ces fossiles du Paléocène se rapportent au genre *Palaeophis* mais l'espèce ne peut pas être identifiée.

**L'Eocène inférieur**

Seule la partie ancienne de l'Eocène a fourni des fossiles appartenant aux groupes qui nous intéressent. La période correspond plus précisément à l'Yprésien (55-49 Ma environ). Comme pour le Paléocène, les milieux terrestres (à N'Tagourt 2) et marins (plusieurs gisements des Phosphates) ont produit des fossiles. Le climat restait chaud comme au Paléocène et l'environnement du gisement terrestre était semblable à ceux du Paléocène. Seuls les squamates sont représentés pour cette période.

Les lézards ne sont connus que dans les niveaux terrestres de N'Tagourt 2. Ils comprennent un amphisbaenien et un autre lézard qui ne peut pas être identifié de façon précise. Les serpents du niveau terrestre sont représentés dans ce même gisement par un

Madtsoiidae et *Coniophis*. L'amphisbaenien et *Coniophis* semblent être représentés par les mêmes taxons qu'au Paléocène; c'est peut-être aussi le cas du Madtsoiidae, mais ce n'est pas certain [Augé et Rage, 2006].

Dans le bassin à Phosphates des Oulad Abdoun, plusieurs gisements d'origine marine ont fourni des serpents qui appartiennent tous aux Palaeophiidae. L'étude de cette famille est malheureusement très difficile. Il s'agit de serpents aquatiques qui ont existé du Crétacé supérieur à la fin de l'Eocène. Ils sont connus uniquement par des vertèbres et des côtes. Les vertèbres sont plus ou moins fortement modifiées par l'adaptation à la vie aquatique; en particulier, elles sont plus ou moins comprimées latéralement et, postérieurement, elles portent deux apophyses dorsales (les ptérapophyses) qui allongent la vertèbre dorso-ventralement. Leurs côtes ne sont que faiblement courbées. La compression latérale des vertèbres et la faible courbure des côtes donnent au corps de l'animal une forme haute et aplatie latéralement; une telle forme, très adaptée à la vie aquatique, existe chez les serpents marins actuels (les Laticaudinae et Hydrophiinae). On ne sait pas combien de vertèbres composaient la colonne vertébrale des Palaeophiidae. Chez les serpents actuels, ce nombre atteint ou dépasse 400 chez les pythons; on soupçonne que chez les Palaeophiidae, ce nombre pouvait être nettement supérieur (*Archaeophis*, un probable Palaeophiidae de l'Eocène européen, en compte plus de 560 [Rage, 1984]).

Un seul Palaeophiidae semble être présent dans l'Yprésien du Maroc, *Palaeophis maghrebianus* [Arambourg, 1952]. C'est un grand serpent qui devait atteindre au moins 6,50 m en admettant qu'il avait le même nombre de vertèbres que les pythons; mais il pouvait être plus long s'il avait plus de vertèbres. Il s'agit d'un Palaeophiidae primitif car ses vertèbres n'étaient pas fortement modifiées par la vie aquatique; elles sont peu aplaties latéralement et ses ptérapophyses sont petites (Bardet *et al*., xxxx, pl. xxx). L'espèce n'est connue qu'au Maroc, mais c'est probablement le mieux connu des Palaeophiidae.

Après l'Yprésien, commence une très longue lacune de documentation et tous les gisements plus récents ayant fourni des amphibiens et squamates correspondent à des environnements terrestres.

**Remarques sur les faunes du Cénozoïque ancien**

Seules les formes identifiées au moins jusqu'au niveau de la famille peuvent apporter des renseignements quant aux relations de ces faunes paléocènes et éocènes avec celles d'autres continents. Les Gekkonidae, paléontologiquement trop mal connus, ne fournissent aucune indication notable. Les Madtsoiidae étaient des serpents caractéristiques du Gondwana, donc cantonnés à l'hémisphère sud, en dehors d'une incursion dans le sud de l'Europe juste avant le Cénozoïque. Leur présence au Maroc n'est donc pas surprenante. Les Boidae, en supposant qu'ils sont effectivement présents à l'Adrar Mgorn 1, n'apportent pas de renseignements particuliers car ils étaient largement répandus dans le monde pendant le Cénozoïque ancien. *Coniophis* et *Dunnophis* sont connus dans le Cénozoïque ancien des continents qui entourent l'Atlantique. Donc, en ce qui concerne cette période, les gisements marocains n'apportent pas d'éléments significatifs à propos des relations possibles avec d'autres continents.

Il est difficile de suivre l'évolution ultérieure des membres de ces faunes marocaines. Il est certain que plusieurs lignées se sont éteintes. En effet, d'après ce que l'on connaît ailleurs dans le monde, on peut supposer qu'au Maroc les formes primitives (Madtsoiidae, Palaeophiidae, *Coniophis*) ont disparu, au plus tard, à la fin de l'Eocène (34 millions d'années). *Todrasaurus* n'a peut-être pas atteint l'Eocène. Les 'Tropidophiidae' existent toujours mais, en admettant que l'attribution du fossile marocain à *Dunnophis* est exacte donc qu'ils avaient pénétré en Afrique, ils ont disparu du continent à une date inconnue. Il est possible que, inversement, certaines autres lignées aient continué à évoluer sur place, en

Afrique. Cela peut être le cas de certains des groupes indéterminés au sein des amphisbaeniens, scolécophidiens, Gekkonidae et, peut-être, des Boidae; mais, il est impossible de le démontrer.

## L'ÉMERGENCE DES FAUNES MODERNES: LE MIOCÈNE

L'Eocène moyen et supérieur, l'Oligocène et le Miocène inférieur n'ayant pas produit de fossiles d'amphibiens et lépidosauriens, c'est le Miocène moyen qui a fourni les plus anciens fossiles cénozoïques du Maroc après ceux de l'Yprésien.

Au cours du Miocène, le climat était moins chaud que pendant le Paléocène et l'Eocène, mais il restait cependant plus chaud et plus humide que l'actuel. Par exemple, une végétation de type forêt humide occupait les régions où se trouvent actuellement des savannes ou des zones arbustives sèches [DeMenocal, 2004].

### Le Miocène moyen

Plus de 35 millions d'années après le Paléocène et l'Eocène inférieur, les amphibiens et lépidosauriens du Miocène moyen sont évidemment nettement différents de ceux du Cénozoïque inférieur. Malheureusement, on ne sait pas ce qui c'est passé pendant cette longue période sans fossiles. Toutefois, on voit clairement que les faunes ont été profondément renouvelées. Au Miocène, il s'agit uniquement de faunes terrestres, animaux d'eau douce compris.

Les fossiles du Miocène moyen du Maroc proviennent de deux gisements: Beni Mellal, dont l'âge est estimé à environ 13 Ma, et Pataniak 6 qui est un peu plus récent (environ 12 ou 11 Ma). En fait, si Beni Mellal est riche, Pataniak 6 n'a produit que quelques

fossiles qui ne donnent pas d'informations complémentaires à celles de Beni Mellal. Ci-dessous, il n'est question que de la faune de Beni Mellal.

Les amphibiens sont assez nombreux, mais ils ne sont représentés que par des anoures. Plus précisément, ils comprennent des Alytidae appartenant probablement à un genre fossile (*Latonia* ou *Latoglossus*), des Pipidae qui se rapportent à un genre actuel vivant en eau douce (*Xenopus* ou *Silurana*) (fig. 3A-C), des Bufonidae du genre *Bufo* (dont, peut-être, l'espèce actuelle *Bufo regularis*) et des Ranidae (*Rana* s.l. et *Ptychadena*). Notons que l'Alytidae avait d'abord été identifié comme *Discoglossus* par Vergnaud-Grazzini [1966], suivie par Roček et Rage [2000]. Toutefois, Sanchiz et Alcover [1984], Roček [1994] et Sanchiz [1998] l'ont attribué au genre fossile *Latonia*. Finalement, après avoir décrit le genre miocène *Latoglossus*, Hossini [2000, 2002] a considéré que l'Alytidae de Beni Mellal appartient probablement à ce dernier ou à *Latonia*. Si cet Alytidae correspond à *Discoglossus*, ce qui semble maintenant peu probable, il s'agirait du plus ancien représentant du genre en Afrique. Les lépidosauriens ne comprennent plus que des squamates, lesquels sont assez diversifiés. Les lézards comprennent des Gekkonidae indéterminés, Scincidae (*Eumeces* sp.), Lacertidae (*Eremias* sp.), Anguidae indéterminés et des amphisbaeniens indéterminés. Les serpents sont représentés par des scolécophidiens, des Boidae dont la présence est maintenant certaine avec de petits serpents fouisseurs (Erycinae) du genre *Eryx* et une espèce fossile de python (*Python maurus*), des Colubridae ('*Coluber*' et un genre indéterminé); les serpents venimeux font leur apparition avec un Elapidae et un Viperidae appartenant à deux espèces fossiles, respectivement *Naja antiqua* (fig. 3D-F) et *Vipera maghrebiana* (fig. 3G-I) [Rage,1976].

**Le Miocène supérieur**

Deux gisements du Miocène supérieur nous intéressent ici: Oued Zra, dont l'âge géologique est évalué à 9 ou 8 Ma, et Khendek-el Ouaïch qui est un peu plus récent.

Amphibiens et squamates ont été trouvés à Oued Zra. Les amphibiens de ce gisement correspondent à des Alytidae, Pipidae et Bufonidae, familles déjà présentes dans le Miocène moyen. C'est sur la base des fossiles de Oued Zra qu'ont été fondés le genre et l'espèce fossiles d'Alytidae *Latoglossus zraus* [Hossini, 2000]. Le genre *Latoglossus* était peut-être présent dès le Miocène moyen (à Beni Mellal). Les Pipidae figurent encore dans la faune; comme à Beni Mellal, ils sont représentés soit par *Xenopus*, soit par *Silurana*, deux genres que l'on ne peut pas distinguer à l'aide du matériel disponible. Les Bufonidae ne comprennent qu'une espèce indéterminée de *Bufo*.

Chez les squamates, un seul lézard a été identifié à Oued Zra; il s'agit d'un Anguidé qui se rapporte au lézard serpentiforme *Ophisaurus* s.l. Les serpents comprennent un scolécophidien indéterminé, un petit Boidae qui pourrait être *Eryx* et un Colubridae indéterminé.

A Khendek-el Ouaïch, un seul fossile a été trouvé mais il présente un intérêt certain. Il s'agit d'un anoure de la famille des Pelobatidae qui n'a pas pu être identifié de façon plus précise [Hossini, 2002]. Toutefois, il représente le plus ancien fossile appartenant à cette famille en Afrique.

La faune du Miocène supérieur ne se distingue pas fortement de celle du Miocène moyen. Globalement, elle comprend les mêmes composants mais elle est moins riche et certains groupes sont absents. On ne sait pas si ce sont de vraies absences (les animaux en question ne vivaient pas au Maroc au Miocène supérieur) ou si il s'agit d'une simple conséquence des conditions de gisement (les animaux étaient présents mais ils ne se sont pas fossilisés). En dehors de cette similarité globale entre Miocène moyen et supérieur, il faut

noter l'arrivée, dans le Miocène supérieur, d'un Pelobatidae, famille d'anoures originaire des continents laurasiatiques.

**Remarques générales sur les faunes du Miocène**

Les faunes du Miocène montrent un aspect nettement moderne. A cette époque, les formes anciennes, primitives ont disparu; il n'y a plus de Madtsdoiidae, *Coniophis*, *Dunnophis* et de Palaeophiidae (ces derniers étaient de toute façon marins, alors que, en ce qui concerne les amphibiens et les squamates, au Maroc il n'y a que des gisements terrestres au Miocène). Toutes les familles reconnues dans le Miocène existent encore aujourd'hui. Il en est de même pour les genres, sauf le, ou les, Alytidae *Latoglossus* et *Latonia* si ce dernier est présent. Il existe peut-être déjà une espèce actuelle, le crapaud *Bufo regularis*, mais il n'y a pas de certitude sur l'identification exacte. Ces formes actuelles se rencontrent encore en Afrique; toutefois, certaines d'entre elles vivent maintenant nettement plus au sud ou à l'est (vallée du Nil) comme les Pipidae, *Bufo regularis*, *Ptychadena* et *Python.* Quoi qu'il en soit, ces faunes du Miocène du Maroc sont déjà globalement de type nord-africain avec une association de squamates incluant *Eumeces*, *Eremias*, des amphisbaeniens, des Anguidae, des scolécophidiens et un Erycinae.

Comme dans la faune actuelle d'Afrique du Nord, on trouve au Miocène des fossiles apparentés à des formes d'Eurasie. Ainsi, les Alytidae représentent une famille d'origine eurasiatique; cette famille avait déjà fait une brève incursion en Afrique, au Maroc déjà, avant le Cénozoïque (au tout début du Crétacé) mais elle ne s'était pas maintenue sur le continent. Les Anguidae sont des lézards caractéristiques de tous les continents laurasiatiques (Amérique du Nord, Europe, Asie). Quant à la vipère de Beni Mellal (*Vipera maghrebiana*), elle est apparentée aux petites vipères européennes du groupe de *Vipera aspis* [Szyndlar et Rage, 2002]. La présence, au Maroc, de ces formes à affinités eurasiatiques au Miocène

moyen suggère que la zone paléarctique avait déjà empiété sur le nord de l'Afrique à cette époque. Malheureusement, la méconnaissance de la longue période qui sépare l'Eocène inférieur du Miocène moyen ne permet pas de reconstituer les événements qui ont amené ces animaux eurasiatiques trouvés dans le Miocène moyen en Afrique du Nord. On ignore quand et par quelle voie géographique ils sont arrivés. Les Pelobatidae qui sont arrivés un peu plus tard, au Miocène supérieur, sont eux aussi originaires de l'un des continents nordiques. Il est tout à fait possible que ces amphibiens et squamates aient pénétré en Afrique par le Moyen Orient puisque ce contact terrestre entre Afrique et Eurasie s'est établi au Miocène inférieur, vers 20-18 Ma. Mais on ne peut pas totalement rejeter un passage direct à travers la Méditerranée, surtout au Miocène supérieur où l'on note des affinités étroites entre le Maroc et le sud-ouest de l'Europe (Ibérie), mais pas particulièrement avec le reste de l'Eurasie. En effet, le serpent *Naja iberica* (Elapidae), trouvé dans le Miocène terminal (6 à 5 Ma) d'Espagne est apparenté aux cobras africains [Szyndlar et Rage, 1990]; il pourrait être passé directement d'Afrique à l'Espagne sur l'actuel site de Gibraltar au moment de l'événement messinien, il y a 7 à 5 Ma. Le Pelobatidae pourrait avoir suivi la même voie dans le sens inverse.

Finalement, on peut envisager deux voies géographiques possibles pour les échanges entre Afrique du Nord et Eurasie au Miocène: 1) des passages sur l'emplacement du Moyen Orient, à partir de l'établissement du contact terrestre entre Afrique et Eurasie, entraînant la formation d'une faune relativement homogène sur le pourtour de la Méditerranée avec présence d'animaux communs au Maroc et à l'Eurasie. Au Maroc, les témoins des premiers temps (entre 20 ou 18 et 13 Ma) de ces échanges n'existent pas car il n'y a pas de gisement d'âge correspondant; les premières preuves d'échanges fauniques apparaissent à Beni Mellal, au Miocène moyen. 2) des échanges directs entre Maroc et péninsule Ibérique, surtout au Miocène terminal, dont le Pelobatidae de Khendek-el Ouaïch est un probable témoin.

## LA MISE EN PLACE DE LA FAUNE ACTUELLE

Vers la fin du Cénozoïque, aux alentours de la transition entre le Pliocène et le Pléistocène, la faune devient très proche de l'actuelle. A partir de cette période, elle évolue progressivement vers la faune connue aujourd'hui au Maroc. Malheureusement, manquent les témoins de peut-être tout le Pliocène, entre 5,3 et environ 2,5 Ma, qui auraient permis de suivre l'installation de cette faune de façon relativement continue dans ses dernières étapes.

### La transition entre Pliocène et Pléistocène

Une remarque préliminaire s'impose à propos de la limite entre le Pliocène et le Pléistocène (ou Quaternaire). Pendant longtemps, cette limite a été placée à 1,8 Ma. Le gisement de Ahl al Oughlam, à Casablanca, qui date d'environ 2,5 Ma, était considéré d'âge pliocène supérieur [Bailon, 2000]. Cependant, il a récemment été décidé que la limite Pliocène-Pléistocène doit être placée à 2,6 Ma [Gibbard *et al*., 2010] et Ahl al Oughlam se trouve chronologiquement proche de cette limite. Etant donné les incertitudes quant aux datations absolues des gisements, nous ne pouvons pas savoir de façon certaine si Ahl al Oughlam est réellement un peu plus récent que la limite Pliocène-Pléistocène, comme l'indique son âge supposé de 2,5 Ma. Nous considérons simplement, ici, que Ahl al Oughlam est très proche de la transition entre Pliocène et Pléistocène, sans décider s'il est Pliocène terminal ou Pléistocène basal. Autre conséquence de ce changement de limite, il n'y a plus de gisement d'âge Pliocène indiscutable ayant livré des amphibiens et squamates au Maroc. Cette courte période du Cénozoïque, qui a duré 2,7 millions d'années suivant les nouvelles conventions, représenterait donc une petite lacune dans la série fossilifère marocaine. Il faut cependant signaler que, pendant le Pliocène, le climat était devenu moins chaud; il était

principalement tempéré et humide alors que des conditions désertiques se manifestaient au Sahara [Aouraghe, 2006]. Ces changements ont abouti à un pic d'aridité vers la transition entre le Pliocène et le Pléistocène.

A Ahl al Oughlam, les amphibiens sont rares alors que les squamates sont bien diversifiés [Bailon, 2000]. Comme auparavant, chez les amphibiens il n'y a que des anoures avec, ici, des Bufonidae (*Bufo viridis*, le crapaud vert; fig. 4A-C) et des Hylidae (*Hyla* cf. *meridionalis*, la rainette méridionale; fig. 4D); cette dernière est le plus ancien témoin de cette famille en Afrique. Les squamates comprennent d'assez nombreux lézards. Parmi eux figure la plus récente des espèces fossiles de squamates du Maroc, *Trogonophis darelbeidae*, un amphisbaenien de la famille des Trogonophiidae (fig. 4E-G). Un autre amphisbaenien, le Blanidae *Blanus* sp., est présent ainsi que des Gekkonidae indéterminés, Scincidae (*Eumeces algeriensis*, *Chalcides* sp.), Lacertidae (cf. *Acanthodactylus*) et Anguidae (*Ophisaurus koellikeri*). Chez les serpents, les Colubridae sont les plus fréquents (*Hemorrhois hippocrepis*, *Malpolon* sp., cf. *Macroprotodon*) et les Viperidae comprennent deux formes bien différentes (*Macrovipera* sp. et *Bitis* sp.).

Tous les genres d'amphibiens et squamates identifiés existent encore aujourd'hui et tous se rencontrent au Maroc. Comme les genres, toutes les espèces sont encore actuelles et se retrouvent au Maroc, sauf *Trogonophis darelbeidae*; cette dernière espèce est éteinte mais le genre *Trogonophis* auquel elle appartient vit toujours au Maroc. On peut aussi noter que le genre de Viperidae *Bitis* est essentiellement tropical, il est représenté aujourd'hui au Maroc par l'espèce *B. arietans* (la vipère heurtante) qui n'y occupe plus qu'une aire relique dans le sud.

A l'époque de la transition Pliocène-Pléistocène, comme pour le Miocène, des formes à affinités eurasiatiques sont présentes au Maroc. Plus précisément, les affinités entre faunes marocaines et ibériques semblent encore plus fortes qu'au Miocène. L'espèce *Hemorrhois*

*hippocrepis*, peut-être *Hyla meridionalis* dont l'identification n'est pas certaine, et les genres *Acanthodactylus*, *Chalcides*, *Blanus*, *Malpolon* et *Macroprotodon*, tous présents à Ahl al Oughlam, vivent actuellement dans la péninsule Ibérique. *Blanus*, *Malpolon* et peut-être *Macroprotodon* y étaient présents dès le Pliocène [Bailon, 1991a, b; Bailon & Blain, 2007; Blain, 2005, 2009]. Quant au crapaud *Bufo viridis*, il est maintenant absent de la péninsule ibérique mais il y a été trouvé dans le Pléistocène inférieur [Blain *et al*., 2010] et peut-être dans le Miocène et le Pliocène [Sanchiz, 1998]; l'espèce est répandue ailleurs en Europe. On peut ajouter d'autres liens avec la péninsule ibérique démontrés indirectement par l'Erycinae *Eryx primitivus* (Boidae); cette espèce fossile trouvée dans le Pliocène d'Espagne semble être d'affinité africaine [Szyndlar et Schleich, 1994]. Ces fortes affinités entre formes marocaines et ibériques au Pliocène et vers la transition Pliocène-Pléistocène correspondent probablement à un héritage, conservé côté marocain et côté ibérique, de connexions géographiques du Miocène supérieur; toutefois, la possibilité d'une connexion géographique discontinue ayant permis des échanges au Pliocène et au début du Pléistocène ne peut pas être totalement écartée [Carranza *et al*., 2006; Pleguezuelos et al, 2008]. Il faut aussi remarquer que les amphibiens sont rares dans cette faune d'Ahl al Oughlam; cela correspond peut-être à une diminution de l'humidité, voire un début d'assèchement, ce qui concorderait bien avec l'aridification relevée pour cette période [DeMenocal, 2004]. L'absence de Pipidae, en particulier, s'accorde bien avec cette supposition. Les anoures de cette famille vivent en permanence en eau douce; encore présents au Maroc au Miocène supérieur, ils en ont donc définitivement disparu avant la transition entre Pliocène et Pléistocène. Quoi qu'il en soit, cette faune de Ahl al Oughlam est déjà très moderne et se rapproche beaucoup de celle qui vit aujourd'hui au Maroc.

**Le Pléistocène inférieur**

Deux gisements plus récents que Ahl al Oughlam montrent une progression vers les faunes actuelles, sans toutefois être identiques à ces dernières. Il s'agit de Irhoud Ocre, dont l'âge semble être voisin de 2 Ma, et de Sidi Abdallah qui est un peu plus récent et date d'environ 1,5 Ma. Au cours de cette période, correspondant au Pléistocène inférieur, le refroidissement et l'aridification s'accentuent, conduisant d'une végétation d'arbres et arbustes à une végétation de savannes tropicales [DeMenocal, 2004; Trauth *et al*., 2009].

Cette période représente un important changement dans la faune d'Afrique du Nord. C'est dans cette tranche de temps qu'apparaissent, dans le registre fossile marocain, les premiers Agamidae indiscutables et Varanidae, deux familles de lézards, et surtout les premiers Urodèles.

Irhoud Ocre a fourni une faune riche et bien diversifiée. Les amphibiens comprennent donc des urodèles, représentés par un Salamandridae (*Pleurodeles* cf. *walti* [Bailon *et al*., 2011]). Les anoures incluent des Alytidae, Bufonidae, Ranidae et peut-être Pelodytidae. Les Alytidae sont représentés par un seul genre, *Alytes* (fig. 5A-D). Les Bufonidae comprennent deux espèces (*Bufo* cf. *regularis* et *B.* cf. *viridis*) alors que les Ranidae ne comptent qu'une espèce indéterminée de *Rana* s.l. appartenant au groupe 'des grenouilles vertes' [Hossini, 2001], aujourd'hui rattachées plus précisément au genre *Pelophylax*. Il s'agit là de la plus ancienne citation de *Pelophylax* en Afrique. La présence des Pelodytidae, avec *Pelodytes* sp., ne peut malheureusement pas être affirmée définitivement.

La faune de lézards est riche. Comme dans le gisement plus ancien de Ahl al Oughlam, on retrouve des amphisbaeniens, avec le Blanidae *Blanus*, des Gekkonidae indéterminés, un Scincidae qui est probablement *Chalcides*, des Lacertidae indéterminés et un Anguidae (*Ophisaurus* s.l. sp.) mais, en plus, apparaissent des Agamidae et des Varanidae, que l'on ne peut malheureusement pas identifier de façon précise.

Les serpents, divers eux aussi, incluent des scolécophidiens indéterminés, le Boidae *Eryx*, des Colubridae encore non étudiés mais chez qui on reconnaît probablement *Dasypeltis* (couleuvre mangeuse d'oeufs) et une couleuvre opisthoglyphe (donc venimeuse) non identifiée précisément, l'Elapidae *Naja* sp. et, chez les Viperidae, le genre *Cerastes* (vipère à cornes ou vipère des sables).

La faune de Sidi Abdallah est beaucoup moins riche. Elle comprend un urodèle qui est le Salamandridae *Pleurodeles* cf. *waltl* comme à Irhoud Ocre, et, chez les anoures, l'Alytidae *Alytes* et le Ranidae *Rana* s.l. Il y a aussi, pour les lézards, des Gekkonidae, Scincidae et, chez les serpents, des Colubridae indéterminés dont peut-être le genre *Hemorrhois*.

Certains amphibiens de ces faunes du Pléistocène inférieur méritent des commentaires particuliers. Les urodèles sont des amphibiens qui vivent essentiellement sur les continents du nord (Amérique du Nord, Europe, Asie). Ils n'ont pénétré dans des continents du sud qu'en Amérique du Sud, où ils se cantonnent dans le nord, et en Afrique où ils ne vivent que dans une bande géographique étroite du nord du Maghreb. Des urodèles, très particuliers et non apparentés étroitement aux actuels, avaient fait auparavant une incursion en Afrique au Crétacé supérieur [Rage et Dutheil, 2008] mais ils n'ont pas survécu sur le continent. Le Salamandridae d'Irhoud Ocre est le plus ancien représentant des urodèles modernes en Afrique.

L'Alytidae d'Irhoud Ocre pose un problème particulier. Il a d'abord été identifié comme espèce indéterminée appartenant au genre *Baleaphryne* [Hossini, 2001]. Ce genre est l'un des très rares animaux qui ont d'abord été découverts comme fossiles avant d'être retrouvés vivants. Ce sont Sanchiz et Adrover [1977] qui ont d'abord signalé *Baleaphryne* dans le Pléistocène des Iles Baléares, à Majorque. Peu de temps après, il a été trouvé, vivant, dans cette même île par Mayol et Alcover [1981]. Sur la base de la morphologie de son squelette, Sanchiz et Adrover avaient créé une espèce placée dans un genre particulier,

*Baleaphryne muletensis*. Par la suite, les biologistes se sont accordés pour placer cette espèce dans le genre actuel *Alytes*, sous le nom *Alytes muletensis*. Quoi qu'il en soit, même s'il faut maintenant attribuer le fossile d'Irhoud Ocre à *Alytes*, il semble bien être apparenté étroitement à un groupe d'espèces actuelles vivant au Maroc (*A. maurus*), dans le sud de l'Espagne (*A. dickhilleni*) et à Majorque (*A. muletensis*). Certains désignent d'ailleurs cet ensemble d'espèces sous le nom de 'groupe *Baleaphryne*' [Martinez-Solano *et al*., 2004].

Bien que très moderne, la faune de cette période inclut des genres et espèces qui ne vivent plus au Maroc. C'est le cas de *Bufo regularis* et de *Pelodytes*, si ce dernier genre est bien présent à Irhoud Ocre. L'allure plus moderne de la faune, par rapport à celle de la transition Pliocène-Pléistocène, est renforcée par l'arrivée des urodèles (Salamandridae), Agamidae, Varanidae, *Dasypeltis* et *Cerastes*. Les affinités avec l'Ibérie sont toujours fortes et même consolidées par l'arrivée du Salamandridae *Pleurodeles*, de l'Alytidae *Alytes* et du Pelodytidae *Pelodytes*, s'il s'agit bien de ce dernier à Irhoud Ocre.

Les Agamidae et les Varanidae vivaient ailleurs en Afrique, avant le Pliocène [Holmes *et al*., 2009; Smith *et al*., 2008; Rage, 2003], et *Dasypeltis* est un endémique africain. L'histoire paléogéographique de ces animaux est largement interne à l'Afrique. Par contre, *Pleurodeles* cf. *waltl*, *Alytes* du groupe *Baleaphryne*, et peut-être *Pelodytes* sont venus d'Europe. Ont-ils franchi la Méditerranée de l'Ibérie au Maroc, ou sont-ils passés par le Moyen-Orient ? On ne peut pas l'établir; leur répartition géographique suggère plutôt un passage direct à travers la Méditerranée, c'est-à-dire la première solution. Notons que, pour expliquer la présence actuelle de *Pleurodeles* en Afrique du Nord, un possible transport par l'Homme avait été suggéré [Carranza et Arnold, 2004]. Cependant, la découverte de *Pleurodeles* dans un gisement marocain aussi ancien que Irhoud Ocre permet d'écarter l'intervention humaine [Bailon *et al*., 2011].

En ce qui concerne l'environnement et bien que, globalement, l'aridification se soit accentuée au cours du Pléistocène inférieur, ces faunes ne donnent pas une impression nette d'assèchement. Les Salamandridae, Alytidae et éventuellement le Peloditydae avaient besoin de petites étendues d'eau douce au moins temporaires. Il s'agit sans doute d'une période transitoire entre la phase aride de la transition Pliocène-Pléistocène et celle qui s'est ensuite manifestée vers 1 Ma [DeMenocal, 2004; Trauth *et al*., 2009].

**Du Pléistocène moyen à l'Actuel (depuis 800 000 ans)**

Après le Pléistocène inférieur, les formes actuelles sont plus abondantes. Le climat semble être redevenu chaud et humide au début du Pléistocène moyen [Dupont et Hoogiemstra, 1989]. Toutefois, dans l'ensemble, le Pléistocène moyen a connu une aridification croissante [Aouraghe, 2006].

Les gisements du Pléistocène moyen sont rares au Maroc. En effet, seuls la Grotte des Hominidés et, peut-être, le niveau inférieur de Doukkala II sont datés de cette période. La Grotte des Hominidés (autrefois, carrière Thomas I), a fourni une faune datant d'environ 500 000 ans [Raynal *et al*., 2010] riche en anoures: *Discoglossus* sp., *Bufo bufo spinosus* (l'attribution à cette sous-espèce est basée sur des critères biogéographiques, *B. b. spinosus* étant la seule sous-espèce présente au Maroc), *B. mauritanicus*, *B. viridis*, *Hyla meridionalis* et *Rana* sp. (maintenant *Pelophylax*) [Hossini, 2002]. Pour *B. bufo* et *B. mauritanicus*, il s'agit des plus anciennes mentions de ces deux espèces au Maroc. Il faut noter que cette faune de la Grotte des Hominidés avait d'abord été citée comme provenant de la Grotte des Rhinocéros [Hossini, 2002; repris par Stoetzel, 2009], autre gisement du Pléistocène moyen, mais il s'est ensuite avéré qu'il s'agissait d'une erreur d'étiquetage dans les collections (J.P. Raynal, comm. pers. à S.H.).

A Doukkala II, le niveau inférieur correspond soit à l'Amirien (Pléistocène moyen), soit au Tensiftien (Pléistocène supérieur) [Ould Sabar et Michel, 1996]. Cependant, la limite supérieure du Tensiftien est considérée comme plus ancienne que 120 000 ans, âge de la limite inférieure du Pléistocène supérieur (voir par exemple Lefèvre et Raynal [2002]). Le niveau inférieur de Doukkala II pourrait donc être plus probablement pléistocène moyen. Dans ce niveau n'ont été trouvés que des anoures: les Bufonidae *Bufo bufo* et *B. mauritanicus*, ainsi qu'une grenouille verte (Ranidae) identifiée comme *Rana ridibunda* par Ould Sabar et Michel [1996]; en fait, cette dernière pourrait être *Pelophylax saharicus*, le seul Ranidae actuellement connu au Maroc. En supposant que ce niveau de Doukkala II est bien d'âge pléistocène moyen, il s'agit de la plus ancienne citation de *P. saharicus*.

Après le Pléistocène moyen, le Pléistocène supérieur est marqué par des oscillations climatiques provoquant des changements d'environnement assez rapides. Plusieurs gisements marocains à amphibiens et squamates sont datés du Pléistocène supérieur. Il n'est pas possible d'indiquer quel est précisément leur étagement dans le temps car chacun d'entre eux peut correspondre à une période plus ou moins longue et les périodes pendant lesquelles se sont formés les gisements peuvent se chevaucher. Le niveau moyen de Doukkala II [Ould Sabar et Michel, 1996] peut représenter un des plus anciens témoins du Pléistocène supérieur où, en plus de *R. ridibunda* (ou *P. saharicus*) et *B. bufo* déjà présents dans le niveau inférieur, vient maintenant s'ajouter l'Alytidae *Discoglossus scovazzi* qui se manifeste pour la première fois au Maroc (ce dernier avait été cité comme *D. pictus* cf. *scovazzi* par Ould Sabar et Michel [1996]; *D. scovazzi* est maintenant séparé de *D. pictus*).

Ensuite, une tranche de temps allant d'environ 120 000 ans à la limite inférieure de l'Holocène (environ 10 000 ans) est illustrée par les gisements d'El Harhoura 2 (niveaux 2 à 8), Doukkala II (niveau supérieur), El Harhoura 1 et Doukkala I. Globalement, pour cette période ont été identifiés l'urodèle *Pleurodeles* cf. *waltl*, les anoures *Discoglossus scovazzi*

(Alytidae), *Pelobates* cf. *varaldii* (Pelobatidae), *Bufo bufo* et *B. mauritanicus* (Bufonidae), *Hyla meridionalis* (Hylidae), *Pelophylax* sp. (Ranidae) et les squamates *Trogonophis wiegmanni* (amphisbaenien, Trogonophiidae), *Eumeces algeriensis* (Scincidae), *Acanthodactylus* sp. (Lacertidae), *Malpolon monspessulanus*, *Coronella girondica*, *Natrix maura* (Colubridae) et *Macrovipera* cf. *mauritanica* (Viperidae) [Bailon & Aouraghe, 2002; Bailon *et al*., 2011; Ould Sabar & Michel, 1996; Stoetzel, 2009; Stoetzel *et al*. 2008, 2010 et 2011]. Un Agamidae indéterminé est également à signaler dans la couche 10 (Pléistocène supérieur basal) d'El Harhoura 2 [Stoetzel, travail en cours]. Le pelobate (*P*. cf. *varaldii*), *Malpolon monspessulanus* (la couleuvre de Montpellier) (le genre *Malpolon* étant néanmoins connu depuis la limite Pliocène-Pléistocène), *Coronella girondica* (la coronelle girondine) et *Natrix maura* (la couleuvre vipérine) font donc leur apparition au Maroc tandis que *Hyla meridionalis*, dont l'identification à un âge plus ancien (transition Pliocène-Pléistocène) était douteuse, est maintenant confirmée. Cette période pourrait aussi correspondre à l'arrivée de *Macrovipera mauritanica*, la vipère de Mauritanie, mais l'identification de l'espèce n'est pas certaine. *Natrix natrix* (la couleuvre à collier) a été trouvée à Doukkala, mais on ne sait pas s'il s'agit de Doukkala I ou II; cette espèce est donc apparue au Maroc au Pléistocène moyen ou au Pléistocène supérieur.

La période la plus récente, l'Holocène, débute par une phase humide pendant laquelle le Sahara s'est couvert de végétation et le désert absolu a disparu [Clausen *et al*. 1999]. Toutefois, par la suite, des phases arides et humides se sont succédées pour atteindre un maximum d'aridité il y a quelque 3000 ans. Il y a environ 2000 ans, les conditions étaient devenues comparables aux actuelles [Van Zinderen Bakker et Maley, 1977].

Les amphibiens et les squamates de l'Holocène, viennent de quatre sites fossilifères: Guenfouda (gisement mal daté mais ne pouvant pas être plus ancien que 10 000 ans, date qui correspond au début de l'Holocène), Kaf-Taht-el Ghar (dont la formation s'est étendue de

13 500 ans à l'époque historique), El Harhoura 2-couche 1 (daté d'environ 5800 ans) et Kehf-el Baroud (mal daté, mais dont les fossiles remontent à environ 5000 ans, au plus [Mikdad, 1998]). Cette période a fourni un important nombre d'espèces, les deux gisements les plus riches étant Guenfouda et El Harhoura 2-couche 1 (fig. 5E-I). Nous ne donnons pas ici les listes de faunes complètes qui ont été publiées pour Guenfouda [Aouraghe *et al*., 2008, 2010], Kaf-Taht-el Ghar [Ouchaou et Hossini, 2008], El Harhoura 2 [Stoetzel *et al*., 2008, 2010, 2011] et Kehf-el Baroud [Hossini, 2002]. Notons que c'est au cours de cette période récente que sont apparus au Maroc, et sont venus s'ajouter aux espèces déjà présentes, *Agama bibroni* (l'agame de Bibron; Agamidae), *Chamaeleo chamaeleon* (le caméléon commun; Chamaeleonidae), deux espèces trouvées à Guenfouda, et *Macrovipera mauritanica* (Viperidae; identifiée de façon incertaine dans un niveau plus ancien, mais confirmée ici) découverte à El Harhoura 2-couche 1. Toutes les espèces vivaient déjà dans leurs aires de répartition actuelles à l'exception du crapaud commun, *Bufo bufo*, qui se trouvait encore près de Rabat (à El Harhoura) au Néolithique [Stoetzel *et al*., 2008, 2010], il y a 5800 ans, alors qu'aujourd'hui il a abandonné cette région. Ce pourrait être aussi le cas du genre de couleuvre *Spalerosophis* du même gisement d'El Harhoura 2-couche 1 [Stoetzel *et al*., 2008] qui vit maintenant plus au sud et plus à l'est, mais dont l'identification n'est pas certaine.

A la différence des faunes du Pléistocène inférieur, mais comme au moment de la transition Pliocène-Pléistocène, à partir du Pléistocène moyen tous les genres et espèces qui ont été identifiés dans les gisements vivent encore au Maroc aujourd'hui et, vers la fin du Pléistocène, la répartition géographique des espèces est proche de l'actuelle. Les affinités avec les faunes eurasiatiques, essentiellement ibériques, se sont maintenues et même renforcées. Si l'augmentation du nombre relatif de crapauds (genre *Bufo*) et l'arrivée des agames suggèrent que l'aridification se précise, localement au moins l'humidité était sans doute plus importante qu'aujourd'hui. Finalement, sur la base de ce que l'on connaît de la

principale de ces faunes récentes (El Harhoura 2), il ne devrait y avoir eu que très peu de changements au cours des 5800 dernières années. Seuls des ajustements d'aires géographiques ont touché certaines espèces.

## CONCLUSIONS

Dans l'histoire des amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc, nous pouvons distinguer deux grandes périodes: 1) une période ancienne, Paléocène supérieur et Eocène inférieur (59 à 49 Ma), qui correspond à des faunes probablement sans relations avec la faune actuelle; 2) une période moderne, depuis environ 13 Ma, sans formes primitives, pendant laquelle les formes actuellement vivantes sont arrivées peu à peu.

Ces deux périodes sont séparées par une lacune de plus de 35 millions d'années qui n'a pas fourni de fossiles. Nous ne savons pas ce qui c'est passé exactement pendant ce long intervalle.

Si la période ancienne ne peut pas se subdiviser en étapes successives, la période moderne montre un étagement de changements qui amènent à la faune actuelle. L'étape la plus ancienne (13-11 millions d'années) de cette période moderne ne montre donc plus de formes très primitives. Inversement, des animaux modernes apparaissent, parmi eux les serpents venimeux (Elapidae et Viperidae). On peut supposer que les formes très primitives ont disparu, au plus tard, à la fin de l'Eocène (34 millions d'années). En revanche, on ne sait pas quand ont commencé à arriver les animaux modernes; on sait simplement que les premiers arrivés au Maroc étaient à Beni Mellal, c'est-à-dire il y a 13 Ma. En ce qui concerne les squamates, on peut supposer qu'ils sont arrivés dans le nord de l'Afrique au plus tard au Miocène moyen mais probablement pas avant le début du Miocène (24 Ma) d'après ce que l'on sait des autres régions, cependant c'est loin d'être une certitude. Quant aux amphibiens tels que les Alytidae, ils auraient pu arriver plus tôt.

Ensuite, les espèces fossiles se raréfient puis disparaissent. En même temps, les animaux qui existent toujours aujourd'hui, mais ne vivent plus au Maroc, deviennent progressivement de plus en plus rares dans les gisements. Inversement, les amphibiens et squamates vivant aujourd'hui au Maroc deviennent de plus en plus nombreux. L'arrivée la plus notable est alors celle des urodèles modernes qui s'est produite il y a environ 2 millions d'années; il ne s'agit pas seulement des premiers urodèles modernes du Maroc, mais aussi des premiers pour toute l'Afrique et pour les anciens continents gondwaniens. Les affinités entre faunes marocaines et ibériques, amorcées au Miocène moyen, se renforcent ensuite régulièrement.

Cette série d'événements a conduit de façon assez progressive à la faune marocaine actuelle, les derniers changements ayant été des modifications d'aires géographiques (des retraits) qui se poursuivent probablement aujourd'hui.

Remerciements.- Nous remercions particulièrement J.J. Jaeger, E. Gheerbrant, J.P. Raynal et l' 'équipe des phosphates' qui ont fourni une partie importante des fossiles. E. Stoetzel nous a transmis des données inédites. Z. Roček et un rapporteur anonyme nous ont permis d'améliorer cet article.

## Références

AOURAGHE H. (2006).- Histoire du peuplement paléolithique de l'Afrique du Nord et dynamique des interactions entre l'homme et son environnement.- *C.R. Palevol*, **5**, 237-242.

AOURAGHE H., GAGNEPAIN J., HADDOUMI H., OUCHAOU B., BAILON S., MESTOUR B., OUJAA A., BOUZOUGGAR A. & BILLY A. (2008).- La grotte préhistorique de Guenfouda,

Maroc oriental: les premiers résultats (fouilles 2004-2007).- Actes 4° Rencontre Quatern. Maroc. (RQM4). *Publ. Fac. Sci. Oujda*, 2, 299-319.

AOURAGHE H., AGUSTI J., OUCHAOU B., BAILON S., LOPEZ-GARCIA J.M., HADDOUMI H., EL HAMMOUTI K., OUJAA A. & BOUZOUGGAR A. (2010).- The holocene vertebrate fauna from Guenfouda, Eastern Morocco.- *Hist. Biol*., **22**, 320-326.

ARAMBOURG C. (1952).- Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc, Algérie, Tunisie).- *Notes mém. Serv. Géol. Maroc*, **92**, 1-372.

AUGÉ M. & RAGE J.C. (2006).- Herpetofaunas from the Upper Paleocene and Lower Eocene of Morocco.- *Ann. Paléontol.*, **92**, 235-253.

BAILON S. (1991a).- Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes.- Thèse Univ. Paris 7 (non publiée).

BAILON S. (1991b).- Le genre *Malpolon* (Serpentes, Colubridae) dans les gisements français.- *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*, **58,** 1-10.

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

BAILON S. & AOURAGHE H. (2002).- Amphibiens, Chéloniens et Squamates du Pléistocène supérieur d'El Harhoura 1 (Témara, Maroc).- *Geodiversitas*, **24**, 821-830.

BAILON S. & BLAIN H.A. (2007).- Faunes de reptiles et changements climatiques en Europe occidentale autour de la limite Plio-Pléistocène.- *Quaternaire*, **18**, 55-63.

BAILON S., RAGE J.C. & STOETZEL E. (2011).- First fossil representative of the salamander crown-group from a Gondwanan continent: *Pleurodeles* cf. *waltl* from the Quaternary of Morocco.- *Amphibia-Reptilia*, **32**, 245-252.

BARDET N., GHEERBRANT E., CAPPETTA H., NOUBHANI A., JOUVE S., BOURDON E., PEREDA SUBERBIOLA X., JALIL N.E., VINCENT P., HOUSSAYE A., SOLÉ F., EL HOUSSAINI KH., ADNET S., RAGE J.C., LAPPARENT DE BROIN F. DE, SUDRE J., BOUYA B., AMAGHZAZ M.

& MESLOUH S. (201X).- Les Vertébrés des Phosphates crétacés-paléogènes (70,6 – 46,6 Ma) du Maroc.- *Mém. Soc. géol. Fr.*, **X**, xxx-xxx.

BLAIN H.A. (2005).- Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia et Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne.- Thèse Mus. Nat. Hist. Nat., Paris (non publiée).

BLAIN H.A. (2009).- Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia et Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne.- *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, **16**, 39-170.

BLAIN H.A., GIBERT L. & FERRÁNDEZ-CAÑADELL C. (2010).- First report of a green toad (*Bufo viridis* sensu lato) in the Early Pleistocene of Spain: Palaeobiogeographical and Palaeoecological implications.- *C.R. Palevol*, **9**, 487-497.

CARRANZA S. & ARNOLD E.N. (2004).- History of West Mediterranean newts, *Pleurodeles* (Amphibia: Salamandridae), inferred from old and recent DNA sequences.- *Syst. Biodiv.*, **1**, 327-337.

CARRANZA S., ARNOLD E.N. & PLEGUEZUELOS J.M. (2006).- Phylogeny, biogeography and evolution of two Mediterranean snakes, *Malpolon monspessulanus* and *Hemorrhois hippocrepis* (Squamata, Colubridae), using mtDNA sequences.- *Mol. Phylogenet. Evol.*, **40**, 532-546.

CLAUSEN M., KUBATZKI C., BROVKIN V. & GANOPOLSKI A. (1999).- Simulation of an abrupt change in Sahara vegetation in the mid-Holocene.- *Geophys. Res. Lett.*, **24**, 2037-2040.

DEMENOCAL P. (2004).- African climate change and faunal evolution during the Plio-Pleistocene.- *Earth Planet. Sc. Lett.*, **220**, 3-24.

DUPONT J.P. & HOOGIEMSTRA H. (1989).- The Saharan-Sahelian boundary during the Brunhes chron.- *Acta Bot. Neerland.*, **38**, 405-415.

GHEERBRANT E., CAPPETTA H., FEIST M., JAEGER J.J., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M. & SIGÉ B. (1993).- La succession des faunes de vertébrés d'âge paléocène supérieur et éocène inférieur dans le bassin d'Ouarzazate, Maroc. Contexte géologique, portée biostratigraphique et paléogéographique.- *Newsl. Stratigr.*, **28**, 33-58.

GIBBARD P.L., HEAD M.J., WALKER M.J.C. & THE SUBCOMMISSION ON QUATERNARY STRATIGRAPHY (2010).- Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58.- *J. Quaternary Sci.*, **25,** 96-102.

HERBIG H.G. & GREGOR H.J. (1990).- The mangrove-forming palm *Nypa* from the early Paleogene of southern Morocco. Paleoenvironment and paleoclimate.- *Géol. Méditerr.*, **17**, 123-137.

HOLMES R.B., MURRAY A.M., CHATRATH P., ATTIA Y.S. & SIMONS E.L. (2009).- Agamid lizard (Agamidae: Uromastycinae) from the lower Oligocene of Egypt.- *Hist. Biol.*, **22**, 215-223.

HOSSINI S. (2000).- Un nouveau Discoglossidé (Amphibia, Anura) dans le Miocène supérieur du gisement marocain ‘Oued Zra’.- *C.R. Acad. Sci. Paris*, IIa, **331**, 621-626.

HOSSINI S. (2001).- Les Anoures (Amphibiens) du Pléistocène inférieur (‘Villafranchien’) du Jebel Irhoud (carrière ‘Ocre’), Maroc.- *Ann. Paléontol.*, **87**, 79-97.

HOSSINI S. (2002).- La faune d’Anoures marocains du Miocène au Pléistocène et ses rapports avec celle de la même époque au Sud-ouest européen: hypothèses sur l’origine des Anoures au Maroc.- Thèse d’Etat, Univ. Moulay Ismail, Meknès (non publiée).

LEFEVRE D. & RAYNAL J.P. (2002).- Les formations Plio-Pléistocènes de Casablanca et la chronostratigraphie du Quaternaire marin du Maroc revisitées.- *Quaternaire*, **13**, 9-21.

MARTINEZ SOLANO I., GONÇALVES H., ARNTZEN J.W. & GARCIA PARIS M. (2004).- Phylogenetic relationships and biogeography of midwife toads (Discoglossidae: *Alytes*).- *J. Biogeogr.*, **31**, 603-618.

MAYOL J. & ALCOVER J.A. (1981).- Survival of *Baleaphryne* Sanchiz and Adrover, 1977 (Amphibia: Anura: Discoglossidae) on Mallorca.- *Amphibia-Reptilia*, **1**, 343-345.

MIKDAD A. (1998).- Etudes préliminaires et datation de quelques éléments campaniformes du site de Kehf-el-Baroud, Maroc.- *Beitr. Allgem. Vergleich. Archäol*., **18**, 243-252.

OUCHAOU B. & HOSSINI S. (2008).- Los restos óseos de Caf Taht el Ghar. Imagen de la zoocenosis de la Región de Tetuán del Epipaleolítico a la Protohistoria. *In*: J. RAMOS, M. ZOUAK, D. BERNAL CASASOLA & B. RAISSOUNI, Eds, Las occupationes humanas de la cueva de Caf Taht el Ghar (Tetuan).- Collection de Monografias del Museo Arqueologico de Tetuán (I): 37-47.

OULD SABAR M.S. & MICHEL P. (1996).- Les anoures (Amphibiens) du Pléistocène moyen (Amirien) et supérieur (Tensiftien et Soltanien) des carrières de Doukkala I et Doukkala II (Région de Temara-Maroc atlantique).- *Quaternaire*, **7**, 39-51.

PLEGUEZUELOS J.M., FAHD S. & CARRANZA S. (2008).- El papel del Estrecho de Gibraltar en la conformación de la actual fauna de anfibios y reptiles en el Mediterráneo Occidental.- *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, **19**, 2-17.

RAGE J.C. (1976). Les squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc.- *Géol. Méditerr*., **3**, 57-70.

RAGE J.C. (1984).- Serpentes.- Handbuch der Paläoherpetologie/Encyclopedia of paleoherpetology, **11.**- Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, xi + 79 p .

RAGE J.C. (2003).- Squamate reptiles from the early Miocene of Arrisdrift (Namibia). *In*: M. PICKFORD & B. SENUT, Eds, Geology and Palaeobiology of the Central and Southern Namib, 2: Palaeontology of the Orange River Valley, Namibia.- *Mem. Geol. Surv. Namibia*, **19**, 43-50.

RAGE J.C. & DUTHEIL D.B. (2008).- Amphibians and squamates from the Cretaceous (Cenomanian) of Morocco. A preliminary study, with description of a new genus of pipid frog.- *Palaeontographica*, A, **285**, 1-22.

RAYNAL J.P, SBIHI-ALAOUI F.H., MOHIB A., EL GRAOUI M., LEFÈVRE D., TEXIER J.P., GERAADS D., HUBLIN J.J., SMITH T., TAFFOREAU P., ZOUAK M., GRÜN R., RHODES E.J., EGGINS S., DAUJEARD C., FERNANDES P., GALLOTTI R., HOSSINI S. & QUEFFELEC A. (2010).- Hominid Cave at Thomas Quarry I (Casablanca, Morocco): Recent findings and their context.- *Quatern. Int.*, **223-224**, 369-382.

ROČEK Z. (1994).- Taxonomy and distribution of Tertiary discoglossids (Anura) of the genus *Latonia* v. Meyer, 1843.- *Geobios*, **27**, 717-751.

ROČEK Z. & RAGE J.C. (2000).- Tertiary Anura of Europa, Africa, Asia, North America, and Australia. *In:* H. HEATWOLE & R.L. CARROLL, Eds, Amphibian Biology, 4, Palaeontology, The Evolutionary History of Amphibians.- Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, 1332-1387.

SANCHIZ B. (1998).- Salientia.- Handbuch der Paläoherpetologie/Encyclopedia of paleoherpetology, 4.- Verlag Friedrich Pfeil, München, xii + 275.

SANCHIZ B. & ADROVER R. (1977).- Anfibios fosiles del Pleistocene de Mallorca.- *Doñana-Acta Vertebr.*, **4**, 5-25.

SANCHIZ B. & ALCOVER A. (1984).- Algunos aspectos paleontológicos de los *Discoglossus* (Anura, Discoglossidae) norteafricanos.- *Butll. Soc. Cat. Ictio. Herp.*, **9**, 46-51.

SMITH K.T., BHULLAR B.A.S. & HOLROYD P.A. (2008).- Earliest African record of the *Varanus* stem-clade (Squamata: Varanidae) from the early Oligocene of Egypt.- *J. Vertebr. Paleontol.*, **28**, 909-913.

STOETZEL E. (2009).- Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Haorhoura 2 (Pléistocène supérieur – Holocène, Maroc): systématique, évolution, taphonomie et paléoécologie.- *Thèse Mus. Nat. Hist.Nat., Paris* (non publiée).

STOETZEL E., BAILON S., EL HAJRAOUI M.A. & NESPOULET R. (2008).- Apport sur les connaissances des paléoenvironnements néolithiques du Maroc à partir des Amphibiens-Reptiles de la couche 1 d'El Harhoura 2, Rabat-Temara.- *L'Anthropologie*, **112**, 731-756.

STOETZEL E., BAILON S., NESPOULET R., EL HAJRAOUI M.A. & DENYS C. (2010).- Pleistocene and Holocene small vertebrates of El Harhoura 2 Cave (Rabat-Temara, Morocco): An annotated preliminary taxonomic list.- *Hist. Biol.*, **22**, 303-319.

STOETZEL E., DENYS C., BAILON S., EL HAJRAOUI M.A. & NESPOULET R. (2011).- Taphonomic analysis of amphibian and squamate remains from El Harhoura 2 (Rabat-Témara, Morocco): Contributions to palaeoecological and archaeological interpretations.- *International Journal of Osteoarcheology*, **21**, (wileyonlinelibrary.com)

SZYNDLAR Z. & RAGE J.C. (1990).- West Palearctic cobras of the genus *Naja* (Serpentes: Elapidae): interrelationships among extinct and extant species.- *Amphibia-Reptilia*, **11**, 385-400.

SZYNDLAR Z. & RAGE J.C. (2002).- Fossil record of the true vipers. *In*: G.W. SCHUETT, M. HÖGGREN, M.E. DOUGLAS & H.W. GREENE, Eds, Biology of the vipers.- Eagle Mountain Publishing, Utah, 419-444.

SZYNDLAR Z. & SCHLEICH H.H. (1994).- Two species of the genus *Eryx* (Serpentes; Boidae; Erycinae) from the Spanish Neogene with comments on the past distribution of the genus in Europe.- *Amphibia-Reptilia*, **15**, 233-248.

TRAUTH M.H., LARROSOANA J.C. ET MUDELSEE M. (2009).- Trends, rythms and events in Plio-Pleistocene African climate.- *Quaternary Sci. Rev.*, **28**, 399-411.

VAN ZINDEREN BAKKER E.M. & MALEY J. (1977).- Late Quaternary palaeoenvironments of the Sahara region. *In*: VAN ZINDEREN BAKKER E.M. & COETZE J.A., Eds., Palaeoecology of Africa, Vol. 10/11: 1975-1977.- Balkema , Rotterdam, 83-104.

VERGNAUD-GRAZZINI C. (1966).- Les amphibiens du Miocène de Beni Mellal.- *Notes Serv. Géol. Maroc*, **27**, 43-75.

## Légendes des figures

Figure **1**. Carte de la partie nord du Maroc avec position des gisements à amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque.

Figure **1**. Map of northern Morocco showing the location of fossiliferous localities bearing amphibians and lepidosaurians from the Cenozoic.

Figure **2**. Lépidosauriens du Paléocène supérieur de l'Adrar Mgorn 1. **A**: dent de sphénodontien ou de lézard acrodonte (Agamidae ou Chamaeleonidae). **B**: amphisbaenien indéterminé, dentaire droit incomplet en vue linguale. **C**, **D**: *Todrasaurus gheerbranti* (amphisbaenien), dentaire gauche en vues linguale (C) et occlusale (D); comparer ses dents à celles de l'amphisbaenien 'normal' en B. (d'après Augé et Rage [2006], modifiés).

Figure **2**. Lepidosaurians from the late Paleocene of Adrar Mgorn 1. **A**: tooth belonging to a sphenodontian or to an acrodont lizard (Agamidae or Chamaeleonidae). **B**: indeterminate amphisbaenian, incomplete right dentary in lingual view. **C**, **D**: *Todrasaurus gheerbranti* (Amphisbaenia), left dentary in lingual (C) and occlusal (D) views; compare these teeth to those of the 'normal' amphisbaenian illustrated in B. (modified from Augé and Rage [2006]).

Figure **3**. Amphibiens et squamates du Miocène moyen de Beni Mellal. **A**-**C**: *Xenopus* ou *Silurana* (Pipidae, anoures); A, B: sacrococcyx en vues dorsale (A) et ventrale (B); C: crâne en vue postérieure. **D**-**F**: *Naja antiqua* (Elapidae, serpents), boîte crânienne incomplète en vues dorsale (D), ventrale (E) et latérale gauche (F). **G**-**I**: *Vipera maghrebiana* (Viperidae, serpents), maxillaire droit avec son crochet à venin en vues antéro-ventrale (G), linguale (H) et postéro-dorsale (I). (A-C d'après Vergnaud-Grazzini [1966], modifiés. D-I d'après Rage [1976], modifiés).

Figure **3**. Amphibians and squamates from the middle Miocene of Beni Mellal. **A**-**C**: *Xenopus* or *Silurana* (Pipidae, Anura); A, B: sacrococcyx in dorsal (A) and ventral (B) views; C: skull in posterior view. **D**-**F**: *Naja antiqua* (Elapidae, Serpentes), incomplete braincase in dorsal (D), ventral (E) and left lateral (F) views. **G**-**I**: *Vipera maghrebiana* (Viperidae, Serpentes), right maxilla retaining a fang in anteroventral (G), lingual (H) and posterodorsal (I) views. (A-C modified from Vergnaud-Grazzini [1966]. D-I modified from Rage [1976]).

Figure 4. Amphibiens et squamates de la transition Pliocène-Pléistocène de Ahl al Oughlam. **A**-**C**: *Bufo viridis* (Bufonidae, anoures); A: ilion droit en vue latérale; B: vertèbre

sacrée en vue dorsale; C: scapula droite en vue latéro-dorsale. **D**: *Hyla* cf. *meridionalis* (Hylidae, anoures), ilion gauche en vue latérale. **E-G**: *Trogonophis darelbeidae* (Trogonophiidae, amphisbaeniens); E: dentaire droit en vue latérale; F, G: prémaxillaire en vues dorsale (F) et latérale gauche (G). (d'après Bailon [2000], modifiés).

Figure 4. Amphibians and squamates from Ahl al Oughlam, Pliocene-Pleistocene transition. **A-C**: *Bufo viridis* (Bufonidae, Anura); A: right ilium in lateral view; B: sacral vertebra in dorsal view; C: right scapula in laterodorsal view. **D**: *Hyla* cf. *meridionalis* (Hylidae, Anura), left ilium in lateral view.. **E-G**: *Trogonophis darelbeidae* (Trogonophiidae, Amphisbaenia); E: right dentary in lateral view; F, G: premaxilla in dorsal (F) and left lateral (G) views. (modified from Bailon [2000]).

Figure **5**. Amphibiens et squamates du Pléistocène et de l'Holocène; **A-D**: *Alytes* sp. (Alytidae, anoures) du Pléistocène inférieur d'Irhoud Ocre; A, B: humérus droit en vues ventrale (A) et médiale (B); C, D: vertèbre présacrée en vues dorsale (C) et ventrale (D). **E-I**: Amphibiens et squamates de l'Holocène de El Harhoura 2-couche 1; **E-G**: *Discoglossus scovazzi* (Alytidae, anoures); E: ilion gauche en vue latérale; F: scapula gauche en vue latéro-dorsale; G: vertèbre présacrée en vue dorsale; **H**, **I**: *Ophisaurus koellikeri* (Anguidae, lézards), pariétal en vues dorsale (H) et ventrale (I). (A-D d'après Hossini [2001], modifiés. E-I d'après Stoetzel et al. [2008], modifiés).

Figure **5**. Amphibians and squamates from the Pleistocene and Holocene; **A-D**: *Alytes* sp. (Alytidae, Anura) from the early Pleistocene of Irhoud Ocre; A, B: right humerus in ventral (A) and medial (B) views; C, D: presacral vertebra in dorsal (C) and ventral

(D) views. **E-I**: Amphibians and squamates from the Holocene of El Harhoura 2- bed 1; **E-G**: *Discoglossus scovazzi* (Alytidae, Anura); E: left ilium lateral view; F: left scapula in laterodorsal view; G: presacral vertebra in dorsal view; **H**, **I**: *Ophisaurus koellikeri* (Anguidae, Squamata), parietal in dorsal (H) and ventral view (I). (A-D modified from Hossini [2001]. E-I modified from Stoetzel et al. [2008]).