

## Zoogéographie des Rongeurs du Maroc: II. *Sciuridae*, *Gliridae*, *Dipodidae*, *Ctenodactylidae* et *Hystricidae*

ستيفان اولانيي

Stéphane AULAGNIER

Mots-clés : Distribution, Type faunique, Paléontologie, Maghreb.

## ملخص

زوجغرافيا القوارض المغربية من فصائل *Dipodid*, *Ctenodactylid*, *Hystricid*, *Sciurid* و *Glirid* ، يضم وحيش القوارض المغربية نوعين من كل من فصائل *Ctenodactylid*, *Dipodid*, *Glirid* و *Sciurid* ، ونوع واحد من فصيلة *Hystricidae* ، وقد قُدم رسم خرائطي لتوزيع كل من هذه الأنواع-زيادة على نُسق التوزيع التي وصفت مؤخرًا بالنسبة لفصيلتي (*Gerbillida Muridae*, AULAGNIER, 1991 a) هناك نُسق ترتبط بتواجد بعض الأنواع في الأوساط الصخرية (*C. Vali*, *Ctenodactylus gundi*, *Atlantoxerus getulus*) أو بالتنافس النوعي (*Jaculus jaculus* / *J. orientalis*). وترتب الأنواع التسعة المدروسة في ستة نُسق زوجغرافية، مع هيمنة للعنصر الصحراوي، بحيث أن الصحراء لعبت دورًا أساسيًا في انتشار القوارض بشمال إفريقيا، فكانت حاجزًا بالنسبة لبعض الأنواع و ممرًا لانتشار البعض الآخر.

## RESUME

Les Rongeurs du Maroc comptent deux Sciuridés, deux (?) Gliridés, deux Dipodidés, deux Ctenodactylidés et un Hystricidé, dont la distribution a été cartographiée. Aux types de répartition récemment décrits pour les Gerbillidés et les Muridés (AULAGNIER, 1991a), s'ajoutent des patrons liés au comportement rupicole de certaines espèces (*Atlantoxerus getulus*, *Ctenodactylus gundi*, *C. vali*) et/ou à la compétition interspécifique (*Jaculus jaculus* / *J. orientalis*, ...). Les 9 espèces étudiées sont rattachées à 6 types fauniques avec une composante saharienne prédominante. D'ailleurs, le Sahara a depuis longtemps joué un rôle majeur dans la colonisation du Maghreb par les Rongeurs tant comme barrière à l'immigration de certains taxa que comme voie de propagation pour quelques autres.

## ABSTRACT

Among Rodents living in Morocco, Sciurids, Glirids (?), Dipodids and Ctenodactylids are each represented by two species, while only one Hystricid inhabits Maghreb. Some patterns of distribution were already described for Gerbillids and Murids (AULAGNIER, 1991a) but some species are diversely distributed according to preference for rocky biotopes (*Atlantoxerus getulus*, *Ctenodactylus gundi*, *C. vali*) and/or interspecific competition (*Jaculus jaculus* / *J. orientalis*, ...). These 9 rodent species belong to 6 faunic types with a major saharian component. In fact, since Miocene, the north-african settlement has been deeply influenced by the Sahara, geographical barrier for some taxa, migratory route for the other ones.

## INTRODUCTION

Au Maroc, parmi tous les Mammifères, l'ordre des Rongeurs est le plus diversifié avec 33 espèces actuellement recensées (AULAGNIER & THEVENOT, 1992). Deux familles sont particulièrement représentées: les *Gerbillidae* (16 espèces) et les *Muridae* (8 espèces). Les cinq autres familles (*Sciuridae*, *Gliridae*, *Dipodidae*, *Ctenodactylidae* et *Hystricidae*) ne contribuent à cette diversité que par un ou deux taxa chacune. Après le travail d'identification et d'inventaire de PETER & SAINT GORONS (1965), la répartition de tous les Rongeurs a été récemment cartographiée sur la base de données

bibliographiques, de captures et d'identifications de restes osseux inédites (AULAGNIER & THEVENOT, 1986). Quoique lacunaires, ces cartes révèlent quelques patrons de distribution typés qu'il est loisible de relier à des variables climatiques et environnementales. Plus que pour les *Gerbillidae* et *Muridae* déjà étudiés (AULAGNIER, 1991a), un facteur se surajoute ici aux contraintes du milieu naturel : la compétition interspécifique. Aussi, il sera utile d'élargir le cadre de cette étude tant dans l'espace (biogéographie continentale) que dans le temps (biogéographie historique). Après l'examen des distributions marocaines, seront donc développés

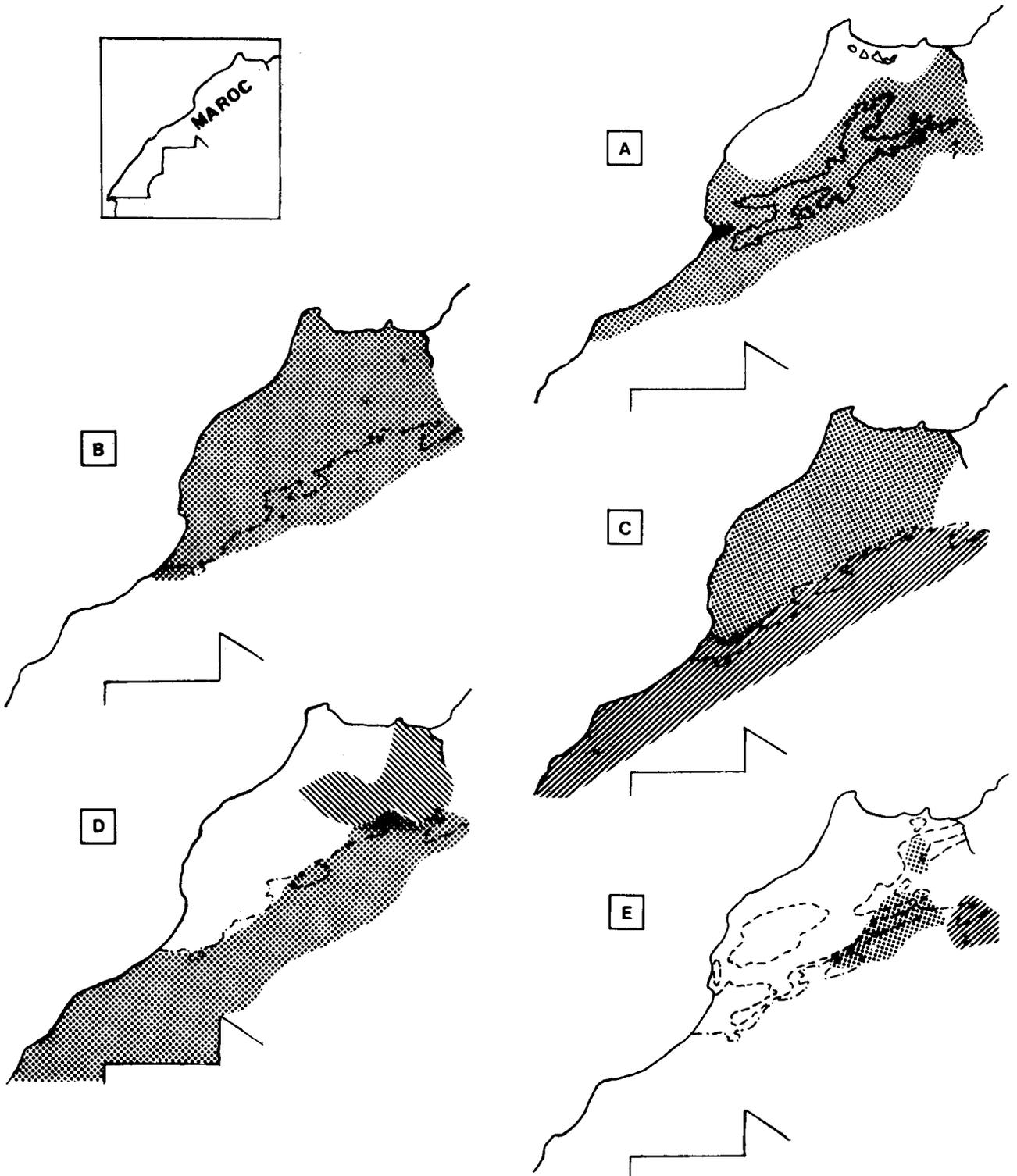


Figure 1 : Distribution des Scuridae, Gliridae, Ctenodactylidae et Hystricidae au Maroc.

A: *Atlantoxerus getulus* (aire pointillée) et *Xerus erythropus* (aire noire); B: *Hystrix cristata*; C: *Eliomys munbyanus* (aire pointillée) et *Jaculus orientalis* (aire striée); D: *Jaculus jaculus* (aire pointillée) et *Jaculus orientalis* (aire striée); E: *Ctenodactylus gundi* (aire pointillée) et *C. vali* (aire striée); (-----: côte altitudinale 1500m, -.-.-.: limite supérieure de l'étage bioclimatique saharien; .-.-. : limite supérieure de l'étage bioclimatique aride).

successivement une typologie faunique et un historique du peuplement qui reprend l'installation de chacun des taxa actuels.

### DISTRIBUTION

Un précédent article (AULAGNIER, 1991a) a montré que trois patrons résumaient les distributions des Gerbillidés (16 espèces), à l'exclusion des endémiques. Avec un nombre de taxa pourtant réduit (8 espèces), une plus grande variété est observée chez les Muridés en raison d'origines biogéographiques plus diversifiées. Les représentants des cinq autres familles de Rongeurs présentent des distributions encore plus hétérogènes, recouvrant seulement en partie les types décrits tant pour les autres Rongeurs (AULAGNIER, 1991a) que pour les Carnivores (AULAGNIER, 1990) ou les Chiroptères (AULAGNIER, 1991b). En effet, quatre (voire cinq) espèces peuvent être associées à un patron différencié, mais les quatre autres ont une aire de répartition propre ; des facteurs nouveaux, édaphiques et/ou éco-éthologiques, limitent l'extension de ces taxa.

La distribution marocaine (Fig. 1A) de l'Écureuil terrestre du Sénégal, *Xerus erythropus*, est restreinte à la plaine du Souss, région qui héberge d'autres espèces par ailleurs largement répandues en Afrique de l'Ouest (*Mastomys erythroleucus*, *Lemniscomys barbarus*, *Nycteris thebaica*,...). En compétition probable avec l'Écureuil de Barbarie, *Atlantoxerus getulus*, *X. erythropus* a une aire de répartition très réduite qui ne dépasse pas les premiers contreforts de cette plaine d'effondrement. Comme pour les autres espèces "afro-tropicales", le maintien de cet écureuil semble lié aux conditions climatiques particulières de la région, notamment une hygrométrie importante (même en été) et des températures hivernales relativement clémentes.

Le Porc-épic, *Hystrix cristata*, est, au contraire, largement répandu depuis le nord du pays jusqu'aux confins sahariens (Fig. 1B). Légèrement protégée, cette espèce est encore chassée par les locaux et sa raréfaction est inquiétante, même si elle ne se traduit pas encore sur la carte de répartition (qui reprend des données ou des indices de présence (piquants) parfois anciens).

Les relations phylogénétiques des Lérots (genre *Eliomys*) du bassin méditerranéen ont été revues récemment à la suite d'études cytogénétiques et biochimiques (FILIPUCCI & al., 1988a, b). Les lérots du nord du Maroc, dont l'habitus est proche du type européen, sont étroitement apparentés aux Lérots à queue noire, *Eliomys melanurus*, du Proche Orient et de Tunisie : caryotype  $2n=46$ , distance génétique faible (*Eliomys quercinus* d'Europe occidentale possède un caryotype à  $2n=48$ , 50 ou 52). Le morphotype "à queue noire - bulles tympaniques développées" serait une adaptation à la vie dans des

milieux désertiques comme le suggérait déjà CABRERA (1932). Un statut spécifique peut être provisoirement attribué aux deux lérots marocains (Fig. 1C): - *E. munbyanus*, répandu dans le Maroc cis-atlasique, - *E. melanurus (occidentalis)*, au sud de l'Anti-Atlas à l'ouest, du Haut Atlas à l'est. La largeur de la zone de contact tout comme une éventuelle hybridation restent à déterminer.

Un autre exemple de partage de l'espace est observé chez les gerboises dont la répartition respective (Fig. 1D) est aussi en partie conditionnée par leur aptitude à supporter les conditions de vie en milieu désertique (BADDOURI & al., 1987). Ainsi, la Petite gerboise, *Jaculus jaculus*, est une espèce à distribution saharienne selon un patron relativement commun, alors que la Grande gerboise, *J. orientalis*, est présente dans tout le Maroc oriental jusqu'en limite sud de la zone présaharienne ; elle colonise aussi une grande partie du Moyen Atlas, sans doute grâce à sa faculté d'hibernation (EL HILALI & VEILLAT, 1975). Ce type de répartition est propre à cette seule espèce, aucune hypothèse évidente ne peut être avancée quant aux facteurs qui limitent son expansion vers l'ouest.

Le Maroc héberge également deux Cténodactylidés dont les aires de répartition fragmentées témoignent d'exigences écologiques strictes et d'une histoire biogéographique complexe (Fig. 1E). Ces Rongeurs rupicoles diurnes sont inféodés aux éboulis dans lesquels ils établissent leur terrier. Ils recherchent donc les versants montagneux et les flancs de lits d'oueds, terrains faiblement recouverts par la végétation et riches en anfractuosités. Le Goundi, *Ctenodactylus gundi*, habite essentiellement l'étage bioclimatique aride (SEGUIGNES 1983), soit les régions de pluviométrie comprise entre 100 et 300mm (GOUAT, 1988) tandis que le Goundi du Sahara, *C. vali*, plus adapté aux milieux désertiques, fréquente surtout l'étage saharien, tolérant une pluviométrie annuelle de 32 à 130mm. La limite de répartition des deux espèces est très fluctuante car la compétition interspécifique est sévère: espèce présaharienne, le Goundi étend son aire vers le sud lors d'années humides successives, repoussant le Goundi du Sahara, mais il régresse au profit de ce dernier lors de phases climatiques plus sèches (GOUAT, 1988). Au Maroc, la distribution de *C. vali* semble limitée à l'extrême sud-est (région de Figuig); *C. gundi* est présent dans le Haut Atlas Oriental jusqu'aux gorges du Todgha et remonte au nord jusqu'aux environs de Guercif. Outre les facteurs édaphique et climatique et la compétition avec *C. vali* déjà évoqués, il semble que l'expansion du Goundi soit limitée par l'Écureuil de Barbarie qui occupe des biotopes rupestres similaires.

Cet écureuil, *Atlantoxerus getulus*, endémique d'Afrique du Nord, a aussi une distribution assés

particulière (qui n'est toutefois pas superposable à celle de l'Arganier (*Argania spinosa*) contrairement à une opinion ancienne (JOLEAUD, 1918) et à un nom vernaculaire encore usité). Surtout répandu au Maroc, il affectionne, comme les goundis, les biotopes rocaillieux, aussi son aire de répartition se superpose-t-elle grossièrement aux reliefs montagneux (à l'exception du Rif et du Plateau Central, où la végétation est peut-être trop dense) et autres escarpements (talus d'oueds, de routes,...) dans les plaines et plateaux proches. C'est dans la nature du sol et la possibilité d'établir son terrier qu'il convient de rechercher les facteurs limitant son extension géographique car il tolère une amplitude climatique étonnante, de la bordure saharienne aux sommets atlasiques (il est encore abondant à 2000m dans le Haut Atlas, où il a été observé jusqu'à 4165m, SAINT GIRONS, 1974).

### BIOGÉOGRAPHIE DESCRIPTIVE

L'analyse de la distribution des espèces à l'échelle continentale révèle une grande diversité qu'il semble commode de synthétiser dans une typologie dynamique. Appuyée sur le découpage classique en unités biogéographiques (SCLATER, 1858), elle substitue à l'association d'un taxon à une région ou domaine biogéographique son appartenance à un type faunique, la faune "étant l'ensemble des espèces liées par une origine spatiale et une histoire commune et vivant dans un environnement éco-géographique défini" (BLONDEL, 1986). Un tel découpage présente l'avantage de fixer les bases d'une étude comparative à une échelle infracontinentale sans négliger les contraintes historiques et écologiques qui pèsent sur les distributions actuelles.

Les 9 espèces de Rongeurs étudiées peuvent être répartis en 6 types fauniques déjà définis pour les Gerbillidés et les Muridés (AULAGNIER, 1991a) :

- Endémique : *A. getulus* est une espèce du Maghreb dont l'origine est à rechercher parmi les Sciuridae miocènes du bassin méditerranéen ; dans les tableaux comparatifs ultérieurs cet écureuil sera associé au type faunique méditerranéen.

- Saharo-méditerranéen : *E. munbyanus*, *J. orientalis* et *C. gundi* ont une répartition essentiellement nord-africaine. Vicariants d'espèces sahariennes ou saharo-sindiennes, ces Rongeurs, dont l'histoire biogéographique est très différente, sont plus ou moins adaptés aux contraintes climatiques du biome méditerranéen.

- Saharien : *C. vali* et *E. melanurus* ont une distribution nord-saharienne, fragmentée ou continue, en fonction de l'extension de leur habitat propre.

- Saharo-sindien : *J. jaculus* a une vaste répartition saharo-arabique selon la tendance actuelle qui consiste à considérer *deserti* comme une sous-espèce de cette petite Gerboise.

- Sahélien : *X. erythropus* est surtout répandu dans la large bande de savanes sèches, frange méridionale du Sahara.

- Paléotropical : *H. cristata* est une espèce largement répandue sur le continent africain, d'introduction récente en Europe méditerranéenne, qui est relayée au sud par *H. africae australis* et au Proche Orient par *H. indica*.

Tout autant que pour les Gerbillidés et Muridés réunis (AULAGNIER, 1990a), cette typologie fait ressortir le caractère "saharien" *sensu lato* du peuplement de Rongeurs marocains et l'apport limité de formes paléarctiques et paléotropicales. Ainsi il ressort une relative homogénéité des types fauniques représentés pour des familles très diversifiées avec plusieurs exemples de vicariance à l'échelle tant marocaine qu'africaine. Des exigences écologiques strictes (habitat rupicole pour les goundis par exemple) réduisent l'aire de répartition de certaines espèces qui demeurent cependant facilement attribuables à un type faunique. Il est à remarquer toutefois qu'une espèce s'intègre difficilement dans cette classification : *C. gundi* ; c'est de fait le seul Mammifère étroitement inféodé au seul étage bioclimatique aride (biotopes rupestres uniquement), aussi la limite occidentale de son aire de répartition mérite d'être étudiée, (son absence de l'enclave aride du Haouz s'explique aisément par des facteurs historiques).

### HISTORIQUE DU PEUPEMENT

Les cinq familles regroupées ici sont globalement d'implantation ancienne en Afrique du Nord puisque toutes comptent des représentants miocènes (en Algérie pour les Hystricidés) (Tabl. 1). Les espèces actuelles, voire leurs ancêtres proches, se sont différenciés sur place ou ont migré depuis les régions voisines, Europe et surtout Proche Orient, à la faveur des oscillations climatiques.

#### Peuplement miocène

Au Miocène moyen, le peuplement de Rongeurs du Maroc est caractérisé par la prédominance des Cténodactylidés et des Myocricétodontidés sur les Sciuridés et les Muridés (JAEGER, 1975), corrélée à une forte extension des milieux steppiques, voire désertiques. Les Cténodactylidés, arrivés à la fin de l'Oligocène, vont évoluer dès lors sur le continent africain (GEORGE, 1985). Dans les premiers gisements miocènes (Beni Mellal, Pataniak 6) cohabitent *Metasayimys jebeli*, encore proche des Cténodactylidés asiatiques, et les premiers représentants de la lignée des *Africanomys* (LAVOCAT, 1961, JAEGER, 1977). Le Miocène moyen connaît la première vague de colonisation des Gliridés avec l'installation des *Afrodryomys* (Fig. 2). Les Sciuridés

arrivent aussi à cette période (JAEGER, 1977) ; des écureuils de la lignée *Atlantoxerus*. (*Getuloxerus*) sont identifiés à Beni Mellal et dans tous les gisements miocènes. L'histoire des Dipodidés, liée à la persistance d'une zone aride saharo-sindienne, passe une première fois par l'Afrique du Nord avec l'arrivée de *Protolactaga* qui s'éteindra sans descendance locale probable. Le Miocène est donc caractérisé par l'immigration de taxa surtout asiatiques qui se répandent dans toute l'Afrique. D'ailleurs, le caractère "panafricain" de la faune est souligné par la présence de *Megapedetes* et *Paraphiomys*. Ces représentants des Pédétidés et Thryonomyidés respectivement, familles toujours représentées au sud du Sahara, s'éteindront rapidement en Afrique du Nord.

Selon CHALINE & MEIN (1979) la lignée *Atlantoxerus* (*Getuloxerus*) serait à l'origine des *Xerus* alors qu'*A. getulus* serait un descendant de la lignée des *Heteroxerus* européens qui se sont éteints au Plio-Pléistocène. Cette période est également caractérisée par l'extinction de la lignée *Afrodryomys*. Chez les Cténodactylidés la lignée *Irhoudia* prend le relais des *Africanomys*, ce genre est l'ancêtre des genres modernes selon JAEGER (1975). Comme par ailleurs les Hystricidés sont apparus en Afrique du Nord à cette période (THOMAS & al., 1982), toutes les familles de Rongeurs actuelles sont en place à la fin du Miocène.

### Peuplement plio-pléistocène.

Au Pliocène inférieur (Tabl.1, Fig. 3), apparaît *Eliomys truci* (Aïn Guettara, BRANDY & JAEGER, 1980), espèce répandue en Europe occidentale, mais il faut attendre le Pléistocène moyen pour trouver au Maroc un Lérot proche des espèces actuelles. La filiation entre lérots fossiles et actuels est difficile à établir : l'immigration d'*E. truci* remonte à -5 Ma alors que l'horloge biochimique (FILIPUCCI & al., 1988) évalue à -1, 2 Ma la séparation entre Lérot européen (*E. quercinus*) et Lérot du sud du bassin méditerranéen (*E. melanurus*). Il est probable que les deux espèces présentes actuellement au Maroc descendent d'un ancêtre du Proche Orient.

C'est au Pléistocène que les gerboises (genre *Jaculus*) atteignent le Maghreb. Le manque de données fossiles en régions steppique et désertique ne permet pas, comme pour les Gerbillidés (AULAGNIER, 1990a), de localiser et de dater la différenciation des deux espèces actuelles. *Hystrix cristata*, rare au Plio-Pléistocène, devient très commun dans tous les gisements du Pléistocène supérieur et de l'Holocène, de par le type de gisement étudié (remplissage de grottes) et son intérêt comme gibier. En l'absence de données paléontologiques, la spéciation des goundis peut être retracée grâce à certaines études zoologiques spécialisées. Les affinités entre espèces actuelles ont été analysées par GEORGE (1979, 1985) sur la base de critères morphologiques et caryologiques, et GOUAT (1988) a brossé un schéma évolutif très convaincant sur la base de leurs exigences écologiques. Au Pléistocène moyen, le genre *Ctenodactylus* est isolé au nord du Sahara, la différenciation des deux espèces intervenant lors d'une autre phase aride plus récente (-12000 à -6000 BP) avec l'isolement d'une population dans l'Atlas saharien et adaptation à la vie en milieu désertique (*C. vali*) et d'une autre dans l'Atlas tellien (*C. gundi*). Par la suite (phase humide) *C. gundi* est descendu vers le sud, repoussant *C. vali* ; ce

	Miocène 1	Miocène 2	Pliocène	Pléistocène inf.	Pléistocène moyen	Pléistocène sup.	Holocène
<b>Sciuridae</b>							
<i>Atlantoxerus toulue</i>		x					
<i>Atlantoxerus huvelini</i>			x				
<i>Atlantoxerus aff getulus</i>			x	x		x	
<i>Atlantoxerus getulus</i>					x		
<b>Gliridae</b>							
<i>Afrodryomys ambiguus</i>	x						
<i>Afrodryomys chaabi</i>		x					
<i>Gliridae indet.</i>		x					
<i>Eliomys truci</i>			x				
<i>Eliomys sp.</i>					x		
<i>Eliomys aff quercinus</i>					x	x	
<b>Dipodidae</b>							
<i>Protolactaga maghrebiensis</i>		x					
<i>Jaculus sp.</i>			x	x	x		
<i>Jaculus aff orientalis</i>					x		
<i>Jaculus jaculus</i>						x	
<b>Ctenodactylidae</b>							
<i>Mesastayomys jeheli</i>	x						
<i>Africanomys pulcher</i>	x						
<i>Africanomys minor</i>	x						
<i>Africanomys major</i>		x					
<i>Africanomys keiwarati</i>		x					
<i>Irhoudia bohlini</i>			x	x			
<b>Pedeidae</b>							
<i>Megapedetes sp.</i>	x						
<b>Thryonomyidae</b>							
<i>Paraphiomys occidentalis</i>	x						
<b>Hystricidae</b>							
<i>Hystrix cristata</i>					x	x	x

Tableau I : Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb: voies de pénétration (trait plein), émigration (tirets) et anagenèses (pointillés).

Au Miocène supérieur, la zone saharo-sindienne se réduit, les Sciuridés envahissent tout le bassin méditerranéen. Dans le gisement pliocène d'Irhoud Ocre, *Atlantoxerus huvelini* cohabite avec un écureuil proche de l'*A. getulus* actuel (JAEGER, 1970).

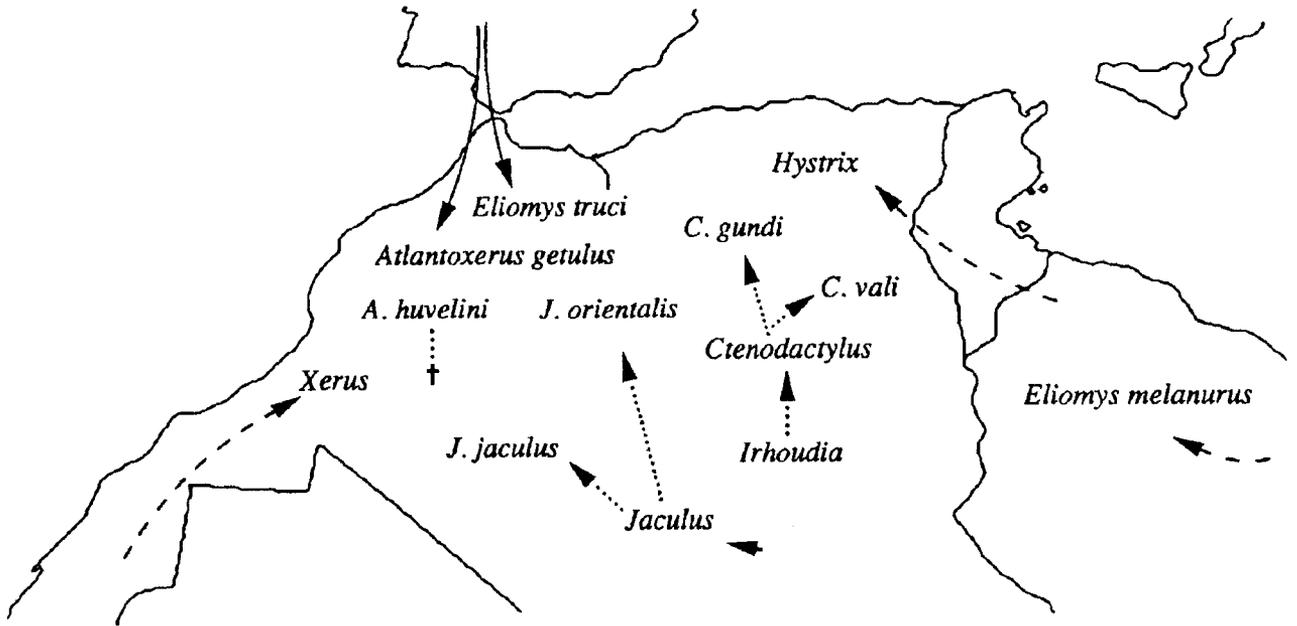


Figure 2 : Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb: voies de pénétration (trait plein), émigration (tirets) et anagèneses pointillés).

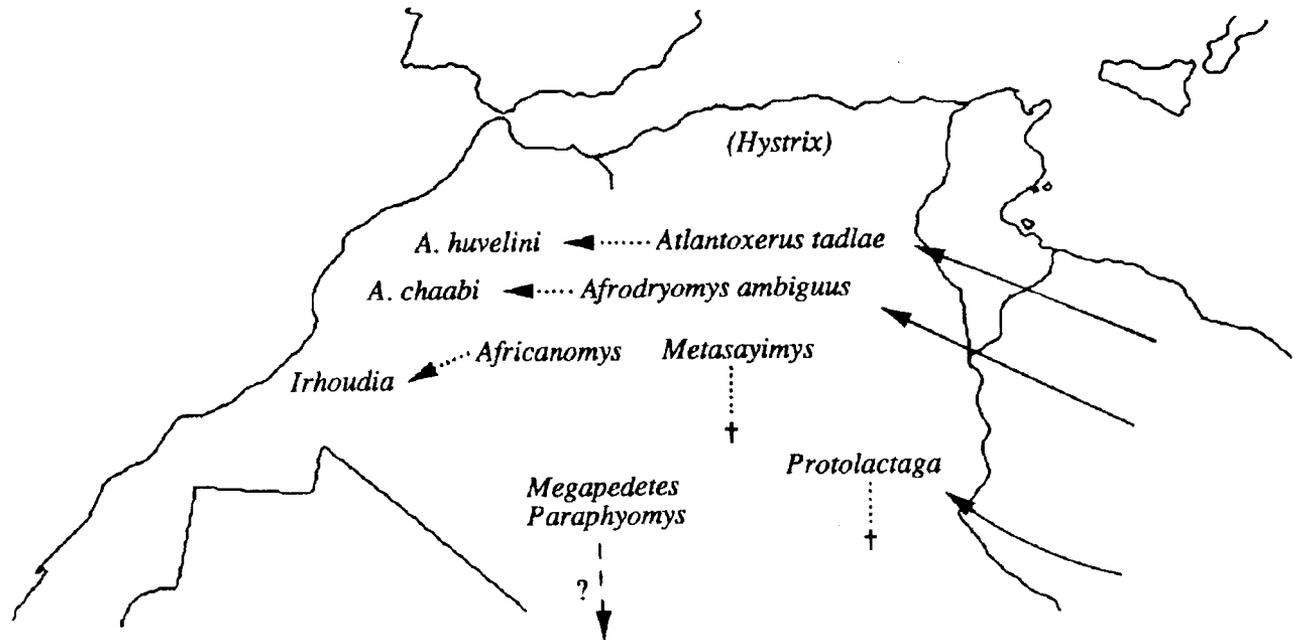


Figure 3 : Rongeurs du Maghreb: immigration durant le Pliocène (trait plein) et le Pléistocène (tirets), et spéciation (pointillés).

mouvement est stoppé par la désertisation actuelle, mais la distribution des deux goundis fluctue avec l'alternance de cycles d'années sèches et humides.

Enfin, la présence de *Xerus erythropus* dans le Souss est liée à un événement récent, la remontée d'espèces d'Afrique sud-saharienne ayant eu pour cadre temporel un épisode humide du Pléistocène supérieur ou de l'Holocène.

### CONCLUSION

Sciuridés, Gliridés, Dipodidés, Ctenodactylidés et Hystricidés sont cinq familles d'implantation ancienne au Maghreb mais les genres actuels ne sont apparus au Maroc qu'au Pliocène, voire au Pléistocène. Ce sont des familles assez conservatrices qui sont restées peu diversifiées, mais qui présentent des cas relativement récents de cladogenèse (lérôts, goundis, gerboises) avec adaptation aux contraintes du milieu désertique pour les unes, au biome méditerranéen pour les autres. L'influence saharienne

est particulièrement sensible sur ce peuplement, le Sahara ayant eu à la fois un rôle de barrière ou de voie de migration selon les espèces. Les exemples de vicariance révélés ainsi que la typologie faunique établie seront utilement repris lors de comparaisons interordres ultérieures. A l'échelle marocaine, les limites d'aire de répartition de ces taxa sont parfois moins faciles à corrélés à l'un des principaux facteurs climatiques que pour les Gerbillidés et Muridés car certaines espèces sont spécialisées, habitat rupicole notamment, et la compétition interspécifique paraît localement aiguë. Afin de compléter et de préciser les facteurs limitant les distributions observées, des études spécialisées (éco-éthologiques, génétiques,...) de *C. gundi*, *Jaculus orientalis* et *Atlantoxerus getulus* notamment, s'avèrent indispensables.

### Remerciements.

L'auteur tient à remercier Michel Thèvenot pour les données mises à sa disposition, ses encouragements tout au long de ce travail et sa relecture du manuscrit.

### REFERENCES

- AULAGNIER, S. (1990). - Zoogéographie et statut des Carnivores sauvages du Maroc. *Vie et Milieu*, 40, 150-155.
- AULAGNIER, S. (1991a). - Zoogéographie des Rongeurs du Maroc. I. *Gerbillidae* et *Muridae*. In M. Le Berre et L. Le Guelte (éds) : *Le Rongeur et l'espace - The Rodent and its environment*. Chabaud, Paris, 309-321.
- AULAGNIER, S. (1991b). - Zoogeographical notes on Moroccan bat fauna. *Myotis*, 29, 83-90.
- AULAGNIER, S. & THEVENOT, M. (1986). - Catalogue des Mammifères sauvages du Maroc. *Trav. Inst. Sci., Rabat, Sér. Zool.*, 41, 163p.
- AULAGNIER, S. & THEVENOT, M. (1992). - A history of mammalogy in Morocco. in K.B. Steirling (ed.) : *An international history of mammalogy*. One World Press, Bel Air (sous presse).
- BADDOURI, K.; EL HILALI, M.; MARCETTI, J. & MENARD, J. (1987). - Renal excretion capacity in hydrated desert rodents (*Jaculus orientalis* and *Jaculus deserti*). *J. Comp. Physiol. B*, 157, 237-240.
- BLONDEL, J. (1986). - *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris, 235p.
- BRANDY, L.D. & JAEGER, J.J. (1980). - Les échanges de faunes terrestres entre l'Europe et l'Afrique nord-occidentale au Messinien. *C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. D*, 291, 465-468.
- CABRERA, A. (1932). - Los Mamíferos de Marruecos. *Trab. Mus. nac. Cienc. nat., Ser. Zool.*, 57, 361p.
- CHALINE, J. & MEIN, P. (1979). - *Les Rongeurs et l'évolution*. Doin, Paris, 235p.
- EL HILALI, M. & VEILLAT, J.P. (1975). - *Jaculus orientalis* : a true hibernator. *Mammalia*, 39, 401-404.
- FILIPUCCI, M.G.; CIVITELLI, M.V.; & CAPANNA, E. (1988a). - Evolutionary genetics and systematics of the garden dormouse, *Eliomys*, Wagner 1840. 1. Karyotype divergence. *Boll. Zool.*, 55, 35-45.
- FILIPUCCI, M.G.; RODINO, E.; NEVO, E. & CAPANNA, E. (1988b). - Evolutionary genetics and systematics of the garden dormouse, *Eliomys* Wagner, 1840. 2. Allozyme diversity and differentiation of chromosomal races. *Boll. Zool.*, 55, 47-54.
- GEORGE, W. (1979). - The chromosomes of the hystricomorphous family *Ctenodactylidae* (Rodentia : ? Sciuromorpha) and their bearing on the relationships of the four living genera. *Zool. J. Linn. Soc.*, 65, 261-280.
- GEORGE, W. (1985). - Cluster analysis and phylogenetics of five species of *Ctenodactylidae* (Rodentia). *Mammalia*, 49, 53-63.
- GILMAN, A. (1975). - The later prehistory of Tangier, Morocco. *Bull. Am. School. prehist. Res.*, 29, 1-181.
- GOUAT, P. (1988). - *Etude socioécologique de trois espèces de Rongeurs Ctenodactylidés d'Algérie*. Thèse Doct. Sc., Univ. Lyon I, 327p + fig.
- JAEGER, J.J. (1970). - Découverte au Jebel Irhoud des premières faunes de rongeurs du Pléistocène inférieur et moyen du Maroc. *C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. D*, 270, 920-923.
- JAEGER, J.J. (1975a). - The Mammalian faunas and Homimid fossils of the Middle Pleistocene of the Maghreb. in K.W. Butzer et G.L. Isaac : *After the Australopithecinae, stratigraphy, ecology, and culture change in the Middle Pleistocene*. Mouton Pub., The Hague - Paris, 399-418.
- JAEGER, J.J. (1975b). - *Evolution des Rongeurs du Miocène à l'actuel en Afrique nord-occidentale*. Thèse Doct. Sc., Univ. Montpellier II, 3 vol.
- JAEGER, J.J. (1977). - Les Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb. *Palaeovertebrata*, 8, 1-166 + 7pl.
- JAEGER, J.J.; MICHAUX, J. & DAVID, B. (1973). - Biochronologie du Miocène moyen et supérieur continental du Maghreb. *C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. D*, 277, 2477-2480.
- LAVOCAT, R. (1961). - Etude systématique de la faune de Mammifères et conclusions générales. in Le gisement de vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). *Notes Mém. Serv. géol. Maroc*, 155, 120p.
- MICHEL, P. (1990). - *Contribution à l'étude paléontologique des Vertébrés fossiles du Quaternaire marocain à partir des sites du Maroc atlantique, central et oriental*. Thèse Doct. Mus. Natn. Hist. Nat. Paris, 1152p.
- PETTER, F. & SAINT GIRONS, M.C. (1965). - Les Rongeurs du Maroc. *Trav. Inst. Sci. Chérif., Sér. Zool.*, 31, 58p.
- SAINT GIRONS, M.C. (1974). - Rongeurs, Lagomorphes et Insectivores du Massif du Toubkal (Haut Atlas marocain). *Bull. Soc. Sc. nat. phys. Maroc*, 54, 55-59.
- SCLATER, P.L. (1858). - On the general geographical distribution of the members of the class *Aves*. *Zool. J. Linn. Soc.*, 2, 130-145.
- SEGUIGNES, M. (1983). - Approche des facteurs bioclimatiques qui régissent la distribution de *Ctenodactylus gundi* (Rodentia, Ctenodactylidae) en Tunisie. *Mammalia*, 47, 493-506.

THOMAS, H.; BERNOR, R.; & JAEGER, J.J. (1982). - Origines du peuplement mammalien en Afrique du Nord durant le Miocène terminal. *Geobios*, 15, 283-297.

**Adresse de l'auteur:**

Stéphane AULAGNIER  
I.R.G.M., C.R.A.Toulouse, B.P. 27,  
31326 Castanet-Tolosan Cedex.

France