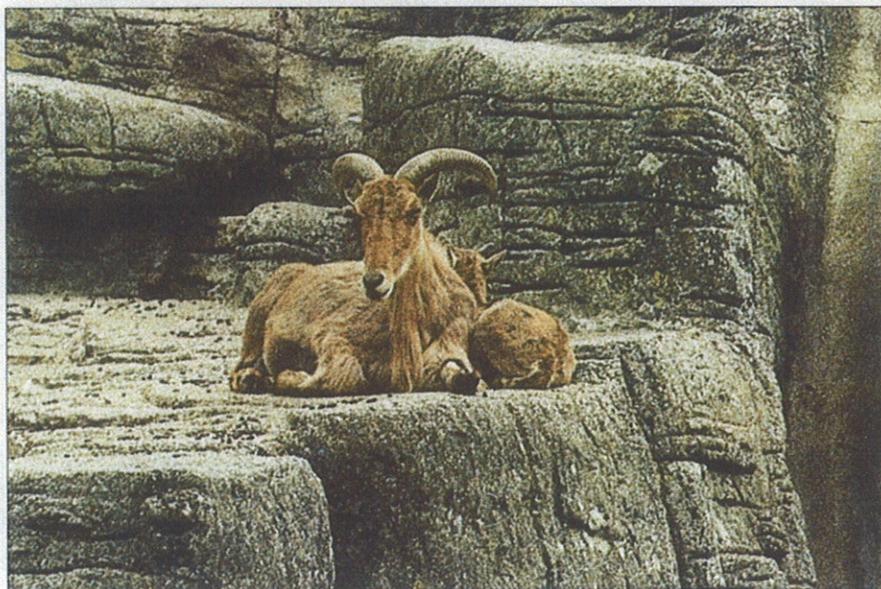


Mammifères et paléo-environnements

Les gisements d'Aïn Hanech (El Eulma) et des Phacochères (Alger)

Par Djillali HADJOUIS

Les associations faunistiques de vertébrés rencontrées dans les sites de plein air du Pléistocène Inférieur et Moyen et dans les grottes et autres abris sous roches littoraux du Pléistocène Supérieur du Maghreb représentent, malgré les faibles voire les inexistantes analyses palynologiques, un intérêt singulier pour la reconstitution des paléomilieus quand les espèces qui les composent sont suffisamment représentées.



Représentation actuelle du mouflon à manchettes (*Ammotragus lervia*), ici au Parc zoologique de Bâle en Suisse.
Photo D. Hadjouis.

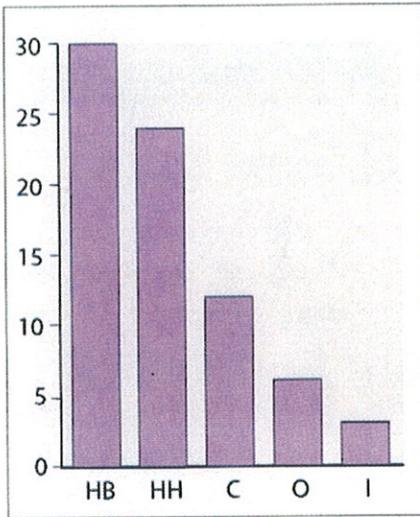
LES ASSEMBLAGES DE FAUNE AU QUATERNAIRE

CONCERNANT l'Algérie, les sites préhistoriques acheuléens, moustériens, atériens, ibéromaurusiens et capsien qui ont livré des faunes, sont parfois corrélables sur la base d'un ou de deux individus par taxon, à

l'exception des gazelles au cours de l'ensemble du Pléistocène et du mouflon à manchettes dans l'Épipaléolithique, ce qui entraîne des comparaisons limitées et des interprétations qu'il faut prendre avec beaucoup de circonspection. Cette lacune est due surtout à des conditions taphonomiques complexes, mais également à des techniques de fouille. Cependant, la densité de

certains taxons dans les sites archéologiques est parfois exceptionnelle. C'est le cas notamment de l'équidé asinien de l'Aïn Hanech *Equus tabeti*, l'équidé zébrin *Equus mauritanicus* du gisement acheuléen de Tighennif, ou les concentrations d'*Ammotragus lervia*, le mouflon à manchettes, dans les sites ibéromaurusiens de Tamar Hat et de Taza 1, dans la région littorale de Bédjaia.

Dans ces conditions et comparativement à l'ensemble des grands mammifères pléistocènes, le gisement atérien des Phacochères, situé sur les hauteurs d'Alger, se tire la part belle avec un tableau de chasse excellemment représenté dans la majorité des taxons : 22 aurochs, 12 buffles, 5 élans, 14 gazelles, 13 cerfs mégacérins, 5 chevaux, 3 ânes, 5 rhinocéros, plus de 70 phacochères, etc. Curieusement, les conditions de conservation des ossements de ce site ne sont visiblement pas les mêmes que celles des gisements



Les adaptations alimentaires :

HH = Herbivores hypsodontes ; HB = Herbivores brachydontes ; C = Carnassiers ; O = Omnivores ; I = Insectivores.

avoisnants – du moins de ceux de la région qui compose le Sahel d'Alger. Les comparaisons, quand elles existent, ne se font qu'à partir de quelques restes par espèce, tant dans la faune eurasiatique (*Sus scrofa*, *Megaceroides*, *Bos primigenius*, *Dicerorhinus hemithoecus*, *Equus algericus*) que dans celle qui présente un caractère tropical éthiopien (*Syncerus antiquus*, *Taurotragus oryx*, *Kobus*, *Phacochoerus*, etc.).

De ce fait, le gisement des Phacochères représente non seulement un modèle des faunes du Pléistocène Supérieur, mais également un bel exemple de reconstitution des paléo-environnements, de diversité des habitats et de structuration des associations mammaliennes.

DES MODÈLES DE STRUCTURATION ÉCOLOGIQUE

La structure synécologique des communautés de vertébrés au moyen de diagrammes écologiques, imaginée par Flemming en 1973, reprise et modifiée par Andrew *et al.* en 1979, Guérin en 1984 et Tchernov *et al.* en 1986, a déjà donné des résultats significatifs. Le diagramme écologique (taxonomie, adaptations alimentaires, masse et adaptations locomotrices)

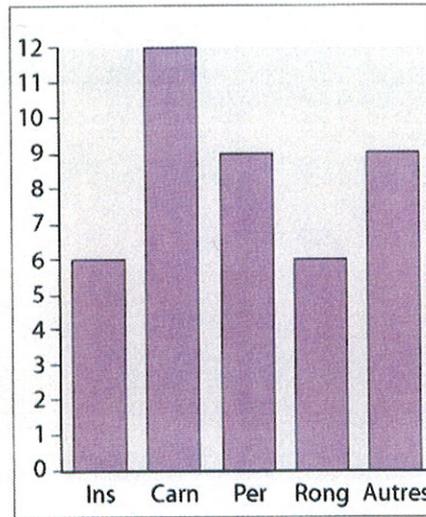


Diagramme taxonomique :

Art = artiodactyles ; Per = Périsso-dactyles ; C = carnivores ; Ins = Insectivores ; Rong = Rongeurs ; Autres.

permet en effet de mettre en évidence la structuration faunique des habitats. Nous avons appliqué ce genre de modèles à deux sites majeurs, l'un du Quaternaire Ancien de l'Aïn Hanech, l'autre de l'Atérien de la région algéroise, le gisement des Phacochères.

LES ASSOCIATIONS DE MAMMIFÈRES D'AÏN HANECH

Quatorze espèces appartenant aux grands mammifères se retrouvent dans le gisement sétifien. Les taxons sont nettement sous-représentés par rapport à ceux traditionnellement présents dans les sites du Pléistocène Moyen et Supérieur. L'absence totale d'espèces inférieures à 1 kg, de frugivores-graminivores, d'insectivores et d'espèces entomophages et aériennes, est commune à l'ensemble des gisements villafranchiens d'Afrique du Nord. L'explication plausible à cette absence de microvertébrés n'est autre que la non-collecte de ces petits animaux. Du fait de ce déséquilibre, les mammifères ne sont représentés que par 4 ordres parmi les 8 répertoriés.

En accord avec l'écosystème de savane et sa pyramide alimentaire, les artiodactyles – notamment les bovidés – sont peu diversifiés, même si l'on note

Diagrammes écologiques des faunes de vertébrés du gisement atérien des Phacochères (Alger).

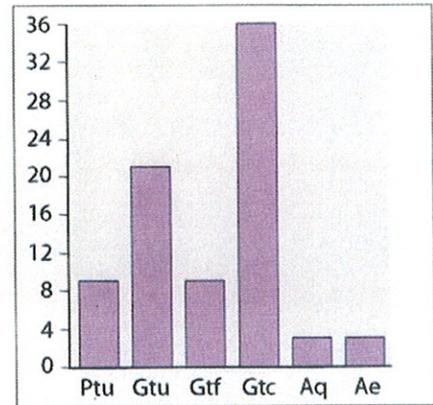


Diagramme des adaptations locomotrices :

Gtc = Grands mammifères coureurs ; Ptu = Petits mammifères terrestres ubiquistes ; Gtf = Grands mammifères terrestres forestiers ; Aq = Aquatiques ; Ae = Aériens.

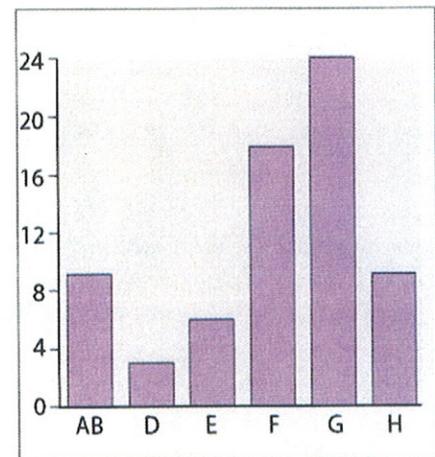


Diagramme des masses : AB = moins de 1 kg ; D = 10 à 45 kg ; E = 45 à 100 kg ; F = 100 à 200 kg ; G = 200 à 1 000 kg, H = plus de 1 000 kg.

un fort accroissement du nombre d'artiodactyles de toutes tailles. En outre, la présence dans ce site d'un seul carnivore va à l'encontre de ce paléomilieu, car l'écosystème de savane présenterait plus de carnivores qu'en forêt par exemple (Tchernov *et al.*, 1986). La faible proportion de consommateurs secondaires et de carnivores correspond à un type de communautés où les populations sont denses dans un paysage ouvert.

La grande variété des adaptations alimentaires des mammifères ainsi

Diagrammes écologiques des faunes de vertébrés du gisement oldowayen de l'Aïn Hanech, El Eulma.

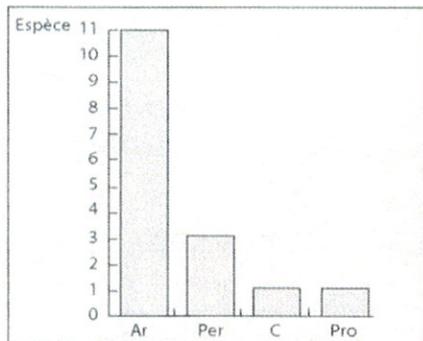


Diagramme taxonomique :

Art = artiodactyles ; Per = Périssodactyles ; C = carnivores ; Pro = Proboscidiens.

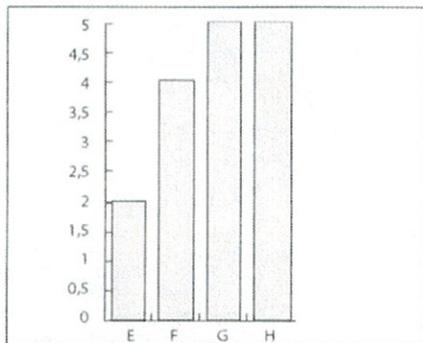
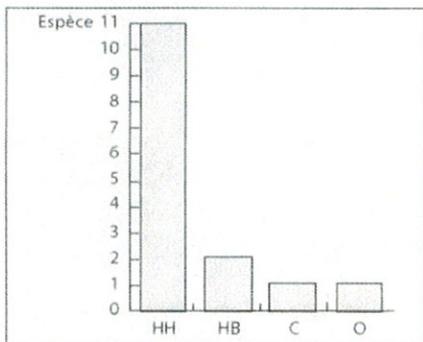


Diagramme des masses : E = 45 à 100 kg ; F = 100 à 200 kg ; G = 200 à 1 000 kg, H = plus de 1 000 kg.



Ci-dessus. Diagramme des adaptations alimentaires : HH = Herbivores hypsodontes ; HB = Herbivores brachyodontes ; C = Carnassiers ; O = Omnivores.

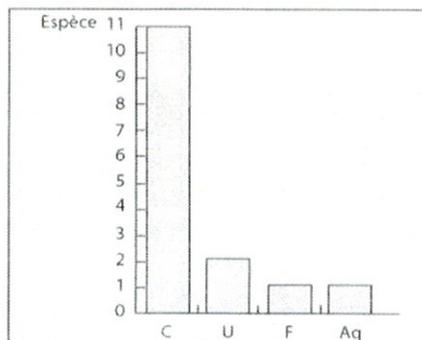
Ci-contre. Diagramme des adaptations locomotrices : C = Grands mammifères coureurs ; U = Petits mammifères terrestres ubiquistes ; F = Grands mammifères terrestres forestiers ; Aq = Aquatiques.



Association unique dans le Pléistocène africain de plus de 70 squelettes de phacochères de tous âges représentés dans le gisement du Paléolithique Moyen du même nom. La grande mortalité des phacochères de ce site anthropique est due à des phénomènes catastrophiques, différents de la mortalité des autres herbivores du site en partie chassés par les Atériens. Photo D. Hadjouis.

que l'absence des microvertébrés, limitent quelque peu les interprétations des régimes. Cependant, la prédominance d'herbivores hypsodontes (11 espèces) induit des comportements alimentaires observés d'habitude chez des espèces liées à une zone de prairie-savane/savane herbeuse.

L'histogramme des masses se présente quant à lui sous la forme d'une distribution de taille mammalienne répartie à partir de la classe F. En effet, les grands mammifères sont regroupés en trois classes : les animaux de 100 à 200 kg sont représentés surtout par les grandes antilopes, ceux de la classe 200 à 1 000 kg par le groupe des ongulés équidés/bovidés. Enfin, les Proboscidiens, Rhinocerotidés, Hippopotamidés et Giraffidés occupent la classe des plus de 1 000 kg.



L'histogramme des adaptations locomotrices se limite à certaines propriétés adaptatives, comme celle qui concerne la catégorie des grands terrestres, forestiers-ubiquistes ou ubiquistes/coureurs.

En conclusion, il convient de noter que le paléo-environnement du gisement villafranchien supérieur de l'Aïn Hanech suggère une diversité paléo-écologique rappelant surtout des paysages de la prairie-savane.

LES ASSOCIATIONS DE MAMMIFÈRES DU GISEMENT ATÉRIEN DES PHACOCHÈRES

Malgré une grande diversité biologique représentée par 33 espèces, appartenant dans leur majorité aux grands mammifères, le gisement des Phacochères, comme ses semblables, montre des communautés de prime abord non équilibrées. La sous-représentation des espèces inférieures à 1 kg minimise la présence réelle des microvertébrés dans ce gisement et contraste avec la richesse des grands ongulés, qui en fait l'un des plus importants sites du Pléistocène Supérieur d'Afrique du Nord. La faible représentation d'espèces insectivores et de petits rongeurs est à mettre d'une part sur le

compte de la conservation différentielle des ossements (présence de lambeaux de brèche), d'autre part sur le fait que s'agissant d'une fouille de sauvetage, plusieurs endroits n'avaient pas été systématiquement fouillés par manque de temps (dans les années 1980, plusieurs fossiles étaient encore visibles dans les zones construites).

Cinq ordres de mammifères et un ordre de reptiles (lézard et couleuvre) sont présents, ce qui est visiblement assez représentatif des communautés écologiques. Les artiodactyles sont les plus nombreux avec une très grande diversité : hippopotames, phacochères, sangliers, cerfs mégacérins, aurochs, buffles, grandes et moyennes antilopes, gazelles. Parmi ces derniers, phacochères, bovidés et cervidés occupent le haut du tableau.

Deux faits majeurs se dégagent de ce diagramme. Premièrement, l'association d'une faune mixte, de savane de type éthiopien et eurasiatique, montre sans conteste, comme dans l'ensemble des sites d'Afrique du Nord en bordure des rivages et sur les plateaux, cette double particularité écologique. Les habitats convergent vers la coexistence régulière de deux écosystèmes majeurs. L'un, un écosystème de savane mis en place depuis le Villafranchien (prairie-savane, savane herbeuse à milieu ouvert) se rapprochant des milieux d'Afrique orientale, l'autre un écosystème de forêts et de prairies, installé depuis les grandes périodes de ruissellement et d'humidité, contrecoups des périodes de gel-dégel des Würm III-IV en Europe. Deuxièmement, la proportion des carnivores est difficilement interprétable, même s'il est vrai que l'écosystème de savane présenterait plus

de carnivores qu'en forêt, ce qui n'est pas le cas ici ; leur proportion reste malgré tout assez représentative, située après les artiodactyles. Par ailleurs, les consommateurs secondaires représentés dans ce site – notamment la hyène (4 individus) – pourraient facilement multiplier leur nombre par 10. Les carcasses des grands mammifères ont été systématiquement ou en partie dévorées par les hyènes. Leurs ossements portent les traces de ce redoutable charognard mais aussi prédateur.

Le diagramme des masses est à l'image du précédent, où prédominent les grands mammifères de type savane, avec cependant un équilibre avec les mammifères fréquentant les zones paléo-arctiques. La classe G qui regroupe les animaux entre 200 et 1 000 kg voit son nombre augmenter, surtout chez les espèces de *Bovini* et chez les grandes antilopes, bien que l'aurochs soit considéré comme un animal ubiquiste. Font également partie de cette catégorie les équidés fréquentant, dans le cas des deux espèces caballosiniennes, les prairies boisées (*Equus algericus*) et les prairies-savanes (*Equus melkiensis*). La classe F, juste en dessous et regroupant les animaux entre 100 et 200 kg, est représentée à la fois par des antilopes de taille moyenne tels l'oryx et l'alcélaphe, mais aussi et surtout par le phacochère et le cerf mégacérin.



Doigt et phalanges d'une patte postérieure d'aurochs du même animal. Plusieurs éléments osseux d'un même individu ont été retrouvés au gisement atérien des Phacochères. Photo D. Hadjouis.

Le nombre important des phacochères (entre 70 et 75 individus) fait grimper le taux de cette classe par rapport au nombre total des individus (50 %). Les classes AB "moins de 1 kg" (insectivores, rongeurs autres que le porc-épic) et H "plus de 1 000 kg" (rhinocéros, hippopotames, camélidés) se retrouvent plus ou moins équilibrées.

Trois catégories ont été retenues pour le diagramme des adaptations locomotrices et se présentent comme suit :

- Terrestres : 4 sous-groupes sont représentés :
 - Grands Terrestres coureurs (Gtc) fréquentant les terrains ouverts (toutes les antilopes, les équidés, les camélidés) ;



Ci-contre. Mandibule de jeune rhinocéros de plaine dont le bord de la branche montante a été attaqué par les hyènes. Les traces de machouillage de ces carnassiers sont représentées sur un grand nombre d'ossements de grands vertébrés, ce qui donne au site une caractéristique double : site de chasse et site de charognage. Photo B. Allard, LDA, 94.

- Grands Terrestres ubiquistes, (Gtu) fréquentant plusieurs types d'habitats (aurochs, buffles, rhinocéros, chacal, hyène, panthère, lion) ;

- Grands Terrestres forestiers (Gtf) (cerf mégacérin et sanglier) ;

- Petits Terrestres ubiquistes (Ptu) essentiellement représentés par les rongeurs (*Meriones*, porc-épic) ;

- Aquatiques : hippopotames ;
- Aériens : cheiroptères.

Le diagramme des adaptations locomotrices par rapport à l'ensemble des 33 espèces met en évidence la catégorie des Grands Terrestres coureurs adaptés aux grands espaces, où prédominent les espèces de savane telles que les élans, kobs, antilopes chevalines, oryx, alcélaphes, gnous, gazelles et probablement l'asinien *Equus melkiensis*, qui se rapproche par ses caractéristiques adaptatives de *Equus tabeti* de l'Aïn Hanech. Les Grands Terrestres ubiquistes, dont certaines espèces sont également forestières comme l'aurochs mais qui sont surtout constitués de coureurs, sont largement représentés tant en espèces (21 %) qu'en individus (30 %). Le groupe des Grands Terrestres forestiers est quelque peu nuancé du fait des adaptations de certaines espèces ubiquistes qui se retrouvent largement en forêt (*Bos*). La présence d'un effectif important dans le



Défense de phacochère rongée par un porc-épic d'Algérie, retrouvée au gisement atérien d'Alger. Photo B. Allard, LDA, 94.

groupe des faunes eurasiatiques, en l'occurrence le cerf mégacérin totalisant plus de 13 individus (chiffre le plus élevé en Afrique du Nord), et celle moins élevée du sanglier, montrent de toute évidence le développement de grands espaces forestiers sur les collines qui surplombent le littoral algérois, coexistant probablement en avant des grands espaces de type savane, entrecoupés par des zones de prairies boisées/prairies-savanes.

Du fait d'un effectif faible chez les Petits Terrestres, les Aériens et les Très

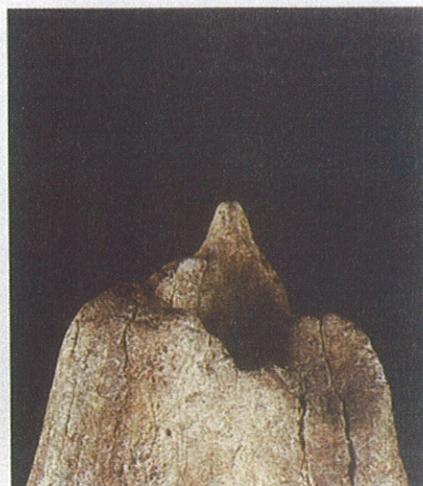
Grands Terrestres mammifères (hippopotames, rhinocéros et camélidés), les réserves d'énergie se retrouvent plus ou moins équilibrées entre les espèces forestières eurasiatiques des Grands Terrestres et celles fréquentant tous les stades de la savane.

Concernant le diagramme des adaptations alimentaires, les reconstitutions des régimes se basent sur le principe dit d'actualisme, largement utilisé par les auteurs. La connaissance des comportements d'espèces actuelles et la construction des dents orientent en général vers tel ou tel type d'alimentation. Cependant, la grande variété des habitudes alimentaires des mammifères montre qu'il faut rester parfois prudent avant d'afficher des schémas d'interprétation définitifs basés sur l'actualisme expérimental. Longtemps, la hyène a été considérée comme un animal simplement charognard, alors qu'il est avant tout prédateur. De même, des petits carnassiers sont considérés comme insectivores et charognards, ou des insectivores tel l'hérisson comme omnivores.

Étant donné la biomasse des grands mammifères, les microvertébrés



Corps mandibulaires de deux phacochères qui ont gardé les marques de crocs d'hyènes. Photo B. Allard, LDA, 94.



Ci-dessus. Détail d'un des pseudo-perçoirs sur métacarpe de grand bovidé.

Ci-contre. Mandibules de *Megaceroides algericus*, retrouvées dans un remplissage naturel de fente karstique du massif de Filfila tout près de Skikda. Les associations faunistiques de plusieurs vertébrés mammaliens sont caractérisées par des taxons de la fin du Pléistocène Supérieur. La présence du mouflon à manchettes (*Ammotragus lervia*) au sein de cette faune la daterait au plus tard à - 25 000 ans. Photo D. Hadjouis.

représentés par les cheiroptères et autres petits rongeurs subissent par conséquent la plus forte pression alimentaire.

Le diagramme montre des tendances adaptatives à un régime mixte folivore-graminivore. Les premiers sont considérés comme des animaux broueteurs à dents brachyodontes, les seconds étant des paiseurs ou tondeurs d'herbes à dents hypsodontes. Ces deux catégories s'inversent dès lors qu'on favorise un type de pourcentage plutôt qu'un autre (HB 30 % par rapport aux espèces, 25 % par rapport au NMI ; HH 24 % par rapport aux espèces, 32 % par rapport au NMI). A l'exception du chacal, canidé de taille moyenne dont les adaptations sont diverses, les autres carnivores tels le lion, la panthère et la hyène, sont des prédateurs actifs primaires ou secondaires s'attaquant aux plus gros gibiers.

Il est évident que l'implication d'un régime mixte à tendance folivore-graminivore s'oriente vers des habitats où les étendues de prairie à tous les stades (de

la prairie humide à la prairie boisée, prairie-savane) semblent assez représentatives, mais ne distinguent pas pour autant la dichotomie perçue entre les formes tropicales à affinités éthiopiennes et les formes eurasiatiques. Des espèces forestières comme le cerf mégacérin seront classées dans la même catégorie d'herbivores brachyodontes, tels l'hippopotame fréquentant les prairies humides ou l'élan, dont les habitats vont de la plaine découverte et la savane à la forêt claire.

La fréquence relative des espèces d'herbivores brachyodontes et hypsodontes dans les habitats écologiques du gisement des Phacochères, à la fois site en bordure du littoral (reposant sur des formations marines plaisanciennes du Pliocène) mais légèrement en retrait, situé sur une colline, suggère un paysage dominé par la prairie boisée. Cette dernière est à l'évidence au centre d'autres domaines, comme la prairie-savane située plus profondément à l'intérieur des terres. La présence d'espèces de climat aride comme *Camelus*

dromaderius et *Oryx*, même si elles étaient peu nombreuses, montre que les zones arides étaient présentes et surtout proches. Le passage de la prairie à la forêt devait se situer vers l'avant en direction de la mer.

La présence d'hippopotames et de buffles montre que ces différentes niches écologiques étaient entrecoupées par des étendues d'eau et de zones marécageuses non négligeables, mais il est difficile de préciser l'exactitude de ces formations aquifères. ■

BIBLIOGRAPHIE

- HADJOUIS, D., "Taphonomie des faunes du gisement atérien des Phacochères (Alger, Algérie). Outillage peu élaboré en os et en bois de cervidé", dans *Artefacts* 9, 1994, pp. 193-201.
- HADJOUIS, D., *Hominidés et grands mammifères dans leur contexte paléo-environnemental au cours du Quaternaire maghrébin. Thèse d'Habilitation à Diriger Des Recherches*, Université de Perpignan, 2003.
- HADJOUIS, D., "Les Bovidés du gisement atérien des Phacochères (Alger). Interprétations paléo-écologiques et phylogénétiques", dans *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, T. 301 (série II), 1985b, pp. 1251-1254.