



**HAL**  
open science

## **Revue bibliographique des travaux des dix dernières années en taxonomie et taphonomie des petits vertébrés en Afrique du Nord-Ouest**

Christiane C. Denys, Emmanuelle Stoetzel, Emilie Campmas

### ► **To cite this version:**

Christiane C. Denys, Emmanuelle Stoetzel, Emilie Campmas. Revue bibliographique des travaux des dix dernières années en taxonomie et taphonomie des petits vertébrés en Afrique du Nord-Ouest. *PALEO : Revue d'Archéologie Préhistorique*, 2022, Hors-Série, pp.356-375. <10.4000/paleo.8923>. <hal-04274314>

**HAL Id: hal-04274314**

**<https://hal.science/hal-04274314v1>**

Submitted on 8 Nov 2023

**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.



HAL Authorization

# REVUE BIBLIOGRAPHIQUE DES TRAVAUX DES DIX DERNIÈRES ANNÉES EN TAXONOMIE ET TAPHONOMIE DES PETITS VERTÉBRÉS EN AFRIQUE DU NORD-OUEST.

Christiane Denys<sup>a</sup>,  
Emmanuelle Stoetzel<sup>b</sup>,  
Émilie Campmas<sup>t<sup>c</sup></sup>

<sup>a</sup>. Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB) – UMR 7205, Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, Université des Antilles, CP51, 57 Rue Cuvier, FR-75005 Paris - [christiane.denys@mnhn.fr](mailto:christiane.denys@mnhn.fr)

<sup>b</sup>. Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique (HNHP) – UMR 7194, CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, Sorbonne Université, UPVD, Musée de l'Homme, FR-75006 Paris - [emmanuelle.stoetzel@mnhn.fr](mailto:emmanuelle.stoetzel@mnhn.fr)

<sup>c</sup>. Travaux et Recherches Archéologiques sur les Cultures, les Espaces et les Sociétés (TRACES) – UMR 5608, CNRS, Université Toulouse II Jean-Jaurès, FR-31000 Toulouse.

## HORS-SÉRIE

Colloque hommage à Émilie Campmas (1983-2019)

Sociétés humaines et environnements  
dans la zone circumméditerranéenne du Pléistocène  
au début de l'Holocène

DÉCEMBRE 2022

THÈME 3 | L'apport des approches actualistes  
à une meilleure perception des relations humain/animal  
dans le passé

PAGES 356 À 375

**MOTS-CLÉS** Quaternaire, prédateurs aviens,  
prédateurs mammaliens, Maghreb,  
Néotaphonomie, Paléotaphonomie,  
micromammifères, herpétofaune.

## RÉSUMÉ

L'Afrique du Nord a livré de nombreux sites quaternaires riches en microvertébrés. Quelques travaux ont permis l'établissement de référentiels néo- et paléotaphonomiques pour cette région, mais la dernière synthèse remonte à une dizaine d'années. Cette dernière montrait la pauvreté des référentiels et les lacunes géographiques et taxonomiques en matière de proies et de prédateurs analysés. Nous avons pour objectif de mettre à jour cette synthèse en reprenant les données de la littérature de 2011 à 2021. Tout d'abord nous constatons un regain d'études taxonomiques alliant analyses moléculaires, génétiques et morphométriques pour différents taxons actuels de micromammifères terrestres et d'herpétofaune dont la distribution, les limites spécifiques et les caractères morphologiques crânio-dentaires étaient mal connus. Ensuite, la découverte ou la ré-étude récente de sites archéologiques majeurs dans la région a relancé les études paléontologiques concernant les petits vertébrés. Cependant, si les connaissances progressent en ce qui concerne la diversité actuelle et fossile des petits vertébrés ainsi que le régime alimentaire de certains prédateurs, des lacunes subsistent. Ainsi, les oiseaux et les chiroptères restent encore largement sous-étudiés. Nous notons également, malgré l'importance d'une étude taphonomique exhaustive et précise pour l'interprétation des sites paléontologiques et archéologiques, que les référentiels néotaphonomiques et les études paléotaphonomiques restent peu nombreux et/ou peu détaillés. Les rares travaux dans ce domaine montrent des disparités entre les régions couvertes par les référentiels et les études de matériel fossile, ainsi que peu de travaux explorant de manière empirique ou expérimentale les altérations post-prédation typiques des climats et de la végétation d'Afrique du Nord. Ce bilan montre que, malgré le travail restant à accomplir et la nécessité d'une prise de conscience pour les chercheurs travaillant dans la région, la dernière décennie a permis un développement encourageant des travaux de taxonomie et de taphonomie en Afrique septentrionale.

**Bibliographic review of the last ten years' work in taxonomy and taphonomy of small vertebrates in Northwest Africa.**

North Africa has yielded numerous Quaternary sites rich in microvertebrate remains. A few works have allowed the establishment of neo- and palaeotaphonomic referentials for this region, but the last synthesis dates back to about ten years ago. The latter showed the poverty of the referentials and the geographical and taxonomic gaps in terms of prey and predators analysed. Our aim is to update this synthesis with data from the literature from 2011 to 2021. First, we note an increase in taxonomic studies combining molecular, genetic and morphometric approaches for various modern terrestrial micromammals, amphibians and squamates, whose distribution, specific characteristics and cranio-dental morphological characters were poorly known. Secondly, the recent discovery or re-study of major archaeological sites in the region has revived paleontological studies concerning small vertebrates. However, if the knowledge of the present and past diversity of small vertebrates, as well as the diet of certain predators, are developing, several lacks remain. Thus, birds and bats are still largely understudied. We also note, despite the necessity of an exhaustive and precise taphonomic study for the interpretation of paleontological and archaeological sites, that neo-taphonomic referentials and paleotaphonomic studies remain few and/or not very detailed. The few works in this field show disparities between the regions covered by referentials and studies of fossil material, as well as few works exploring empirically or experimentally the post-predation alterations typical of North African climates and vegetation. This review shows that, despite the work that remains to be done and the awareness that needs to be raised among researchers working in the region, the last decade has seen an encouraging development of taxonomic and taphonomic works in northwestern Africa.

**KEY-WORDS**

Quaternary, avian predators, mammalian predators, Maghreb, Neotaphonomy, Palaeotaphonomy, micromammals, herpetofauna

**INTRODUCTION**

Les microvertébrés terrestres regroupent classiquement les petits mammifères tels que les rongeurs, musaraignes et chiroptères, ainsi que les amphibiens, squamates, petits oiseaux et parfois les petits poissons. Par leur petite taille, leur taux de reproduction élevé, leur restriction à un territoire limité et des exigences écologiques précises, ainsi que leur aptitude à côtoyer l'homme parfois de très près, ces petits animaux constituent une source informative de choix pour reconstituer les paysages et climats du passé, ainsi que l'impact des changements environnementaux sur les faunes et les populations humaines. De plus, les microvertébrés peuvent s'accumuler parfois en grande abondance dans les sites, offrant la possibilité de retracer l'origine des accumulations et des altérations dans le temps et l'espace, et nous permettant ainsi de mieux appréhender la mise en place de certains gisements paléontologiques et archéologiques (e.g., Andrews 1990).

Pour l'Afrique du Nord, la dernière synthèse des travaux effectués en néo- et paléotaphonomie date d'une dizaine d'années (Stoetzel, Denys 2011). Ce travail avait révélé l'existence de lacunes, tant dans la connaissance de la taxonomie des petits vertébrés actuels du Maghreb que dans celle de l'écologie ou de la distribution géographique de ces espèces. Ce bilan montrait que les études taphonomiques étaient encore trop rares en Afrique du Nord et manquaient d'exhaustivité, surtout en ce qui concernait l'herpétofaune, les oiseaux et les poissons. Enfin, en ce qui concernait les rongeurs, l'absence d'Arvicolinés (avec l'exception du genre *Ellobius* au Pléistocène moyen) et la présence de taxons aux dents et squelettes plus robustes qu'en Europe (par exemple *Gerbillinae*, *Dipodidae*) impliquaient d'affiner la méthode d'étude taphonomique d'Andrews (1990) pour l'adapter aux faunes d'Afrique du Nord.

Le présent travail a pour but de recenser de manière exhaustive les derniers travaux qui ont été réalisés depuis 10 ans à la fois sur la taxonomie et la taphonomie des microvertébrés actuels et fossiles dans les trois pays du Maghreb : Maroc, Algérie, Tunisie. Nous nous focaliserons plus spécifiquement sur les microvertébrés terrestres (rongeurs, soricomorphes, macroscélides, amphibiens, squamates), en excluant chiroptères, oiseaux et mésofaune (lagomorphes, hérissons, tortues). Nous essaierons de synthétiser les apports méthodologiques de ces travaux et leurs apports dans le domaine de l'évolution des faunes et environnements quaternaires depuis la dernière synthèse de 2011.

**1 | ÉTUDES TAXONOMIQUES ET INVENTAIRES FAUNISTIQUES ACTUELS (2011-2021)**

L'établissement d'inventaires régionaux, nationaux et internationaux actuels a des implications pour la connaissance de la systématique, de l'écologie et de la biogéographie aussi bien des faunes modernes que fossiles quaternaires. Depuis l'avènement des méthodes moléculaires d'analyse de l'ADN (ancien ou récent), plusieurs révisions taxonomiques importantes ont vu le jour dans la littérature. Combinées à des analyses mor-

phologiques et morphométriques, ces dernières apportent des avancées importantes dans la délimitation des espèces de petits vertébrés, dans la connaissance de leur écologie et de leur distribution. L'application de ces méthodes à l'étude des communautés fossiles a notamment permis d'attribuer des restes fossiles à des espèces actuelles sans ambiguïté, et à décrire l'évolution de la taille et de la conformation de leurs molaires au cours du temps, comme par exemple, pour *Mus spretus* et *Meriones shawii* pour le Quaternaire marocain (Guimaraes *et al.* 2017 ; Stoetzel *et al.* 2013, 2017, 2019).

Des publications et ouvrages récents prenant en compte les dernières études de systématique proposent ainsi des listes fauniques à jour pour les mammifères modernes d'Algérie (Ahmim 2019 ; Meunier *et al.* 2020) et du Maroc (Aulagnier *et al.* 2017), et pour les amphibiens (Beukema *et al.* 2013 ; Escoriza, Ben Hassine 2019) et reptiles d'Afrique du Nord (Trape *et al.* 2012 ; Geniez 2015). Par exemple pour les rongeurs d'Algérie, la compilation des données récentes a permis de recenser 31 espèces actuelles contre 26 précédemment listées par le dernier ouvrage de référence datant de 1991 (Meunier *et al.* 2020). Au Maroc, trois nouvelles espèces de chiroptères ont été décrites entre 1986 et 2016, et les compilations récentes confirment la présence de 32 rongeurs au minimum (Aulagnier *et al.* 2017 ; Denys, Bouarakia 2022).

Nous pouvons distinguer les études de taxonomie classique basées sur la morfo-anatomie et la morphométrie crânio-dentaire de petits mammifères (Djelaila *et al.* 2018 ; Ben Salem *et al.* 2017), de celles combinant des analyses moléculaires et morphométriques (Ben Faleh *et al.* 2012a, b, 2013, 2016 ; Nicolas *et al.* 2014a, c, 2015a ; Lalis *et al.* 2016a, b, 2018 ; Ben Salem *et al.* 2018 ; Granjon *et al.* 2018 ; Bouarakia *et al.* 2019a, b, 2021). Ces analyses sont robustes et permettent une application efficace aux taxons fossiles pour lesquels seuls les restes crânio-dentaires sont préservés. Aucune étude de ce type, mêlant génétique et morphométrie ostéologique, n'a été effectuée à notre connaissance sur d'autres groupes de petits vertébrés (oiseaux, herpétofaune) en Afrique du Nord. Des analyses phylogénétiques et phylogéographiques à l'échelle de l'Afrique du Nord (ou à une échelle plus large, mais incluant l'Afrique du Nord) ont également été publiées pour de nombreux taxons (tabl. 1). Ainsi, de nouvelles espèces de rongeurs (*Jaculus deserti/hirtipes* : Ben Faleh *et al.* 2010, 2012 ; Boratynski *et al.* 2012 ; Shenbrot *et al.* 2016), d'amphibiens (*Hyla carthaginiensis* : Dufresne *et al.* 2019) et de lézards (*Agama tassiliensis* : Geniez *et al.* 2011 ;

Goncalves *et al.* 2012) ont été récemment décrites en Afrique du Nord. Elles restent encore à caractériser plus précisément d'un point de vue ostéologique, afin d'être prises en considération pour les analyses futures de matériel fossile.

Toutes les classes et ordres de microvertébrés sont concernés par ces révisions systématiques et la recherche de caractères morphologiques discriminants, et les rongeurs font l'objet du plus grand nombre de travaux, suivis par l'herpétofaune et les *Eulipotyphla* (fig. 1). À l'inverse, certains groupes restent clairement peu ou pas étudiés du point de vue ostéologique, comme les oiseaux, les lagomorphes ou les chiroptères. Certains travaux sont réalisés à l'échelle d'un pays ou du Maghreb, mais seules trois études récentes (sur 65 au total) proviennent spécifiquement de Tunisie (tabl. 1). Tous ces travaux confirment la forte diversité taxonomique de l'Afrique du Nord, pour laquelle des efforts restent à accomplir afin d'obtenir une connaissance approfondie de la biodiversité actuelle des petits vertébrés de cette région.

## 2 | ÉTUDES D'ASSEMBLAGES DE MICROVERTÉBRÉS FOSSILES DE SITES QUATÉNAIRES D'AFRIQUE DU NORD (2011-2021)

Dans le même laps de temps, des études paléontologiques concernant des microvertébrés se sont développées (fig. 2) : soit elles se basent sur des approches de morfo-anatomie traditionnelles, soit elles intègrent des analyses plus poussées. Notre recensement compte 53 publications depuis 2011 dont une dizaine en cours (tabl. 2). Parmi ces travaux, plusieurs travaux de taxonomie intégrative ont pu retracer les modalités évolutives de certains taxons en validant leur attribution dans le registre fossile et leur évolution au cours du temps, par une analyse d'ADN ancien (Guimaraes *et al.* 2017) ou des analyses de morphométrie géométrique (Cornette *et al.* 2015a, b ; Stoetzel *et al.* 2013, 2017), complétées par des analyses morfo-fonctionnelles (Terray *et al.* 2021). Tous ces travaux appliqués au fossile ont pu être réalisés grâce à des référentiels modernes validés génétiquement.

Cependant, les travaux de paléontologie restent assez peu abondants pour la décennie 2011-2021. Il s'agit en majorité de listes fauniques de microvertébrés dans leur ensemble, et très peu de sites ont été étudiés au travers d'analyses

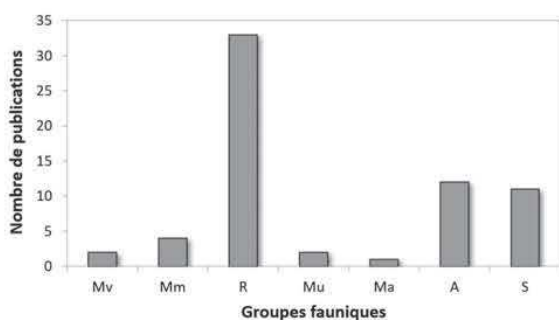


FIGURE 1

Nombre d'études taxonomiques, phylogéographiques et inventaires sur les microvertébrés actuels en Afrique du Nord entre 2011 et 2021. Mv : tous microvertébrés, Mm : tous micromammifères, R : rongeurs, Mu : musaraignes, Ma : Macroscélides, A : amphibiens, S : squamates.

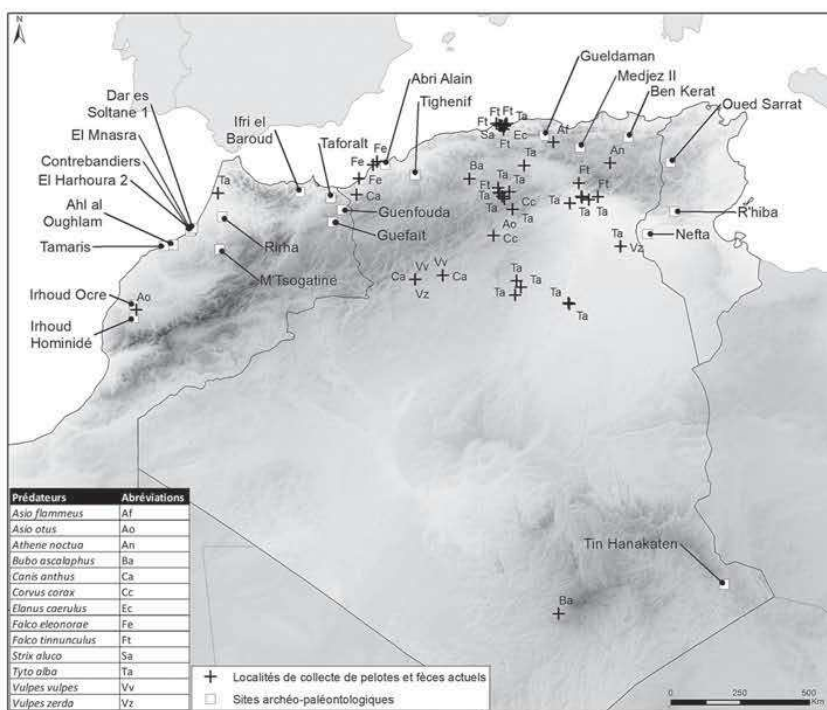
Number of taxonomic, phylogeographic and faunal inventories published on modern microvertebrates in North Africa between 2011 and 2021. Mv : all microvertebrates, Mm : all micromammals, R : rodents, Mu : shrews, Ma : Macroscelidea, A : amphibians, S : squamates.

Pays	Etudes taxonomiques et phylogéographiques sur populations actuelles	Taxons	Inventaires faunistiques actuels	Taxons
Maroc	Bouarakia <i>et al.</i> 2018, 2019a,b, 2021	R	Aulagnier <i>et al.</i> 2017	Mm
	Lalis <i>et al.</i> 2016a,b, 2018	R	Chevalier <i>et al.</i> 2012	Mm
	Nicolas <i>et al.</i> 2015a	Mu	Denys, Bouarakia 2022	Mm
	Ndiaye <i>et al.</i> 2012	R	Denys <i>et al.</i> 2015	Mm
			Fahd <i>et al.</i> 2015	A
Algérie	Djelaila <i>et al.</i> 2018	R	Adamou-Djerbaoui <i>et al.</i> 2015	R
	Meunier <i>et al.</i> 2020	R	Ahmim 2019	Mm
	Nicolas <i>et al.</i> 2014a	Mu	Amrouche-Larabi <i>et al.</i> 2015	R
	Nicolas <i>et al.</i> 2014b,c	R		
	Beddiaf <i>et al.</i> 2013	R	Drouai <i>et al.</i> 2018	R
Tunisie	Ben Faleh <i>et al.</i> 2010, 2013, 2016a,b	R	Ouni <i>et al.</i> 2017	Mv
	Khemiri <i>et al.</i> 2017	R		
Afrique du Nord	Arntzen <i>et al.</i> 2013	A	Beukema <i>et al.</i> 2013	A
	Beddek <i>et al.</i> 2018	S	Escoriza, Ben Hassine 2019	A
	Ben Faleh <i>et al.</i> 2012a,b	R	Geniez 2015	S
	Ben Salem <i>et al.</i> 2017, 2018	R	Trape <i>et al.</i> 2012	S
	Boratynski <i>et al.</i> 2012	R		
	Denzer 2021	S		
	Dufresne <i>et al.</i> 2019	A		
	Dumbacher <i>et al.</i> 2016	Ma		
	Garcia Porta <i>et al.</i> 2012	A		
	Geniez <i>et al.</i> 2011	S		
	Goncalves <i>et al.</i> 2012	S		
	Martinez-Freira <i>et al.</i> 2017	S		
	Merabet <i>et al.</i> 2016	A		
	Ndiaye <i>et al.</i> 2013, 2014, 2016a,b	R		
	Nicolas <i>et al.</i> 2015b, 2018	A		
	Rato <i>et al.</i> 2016	S		
	Recuero <i>et al.</i> 2012	A		
	Salvi <i>et al.</i> 2018	S		
	Shenbrot 2013, Shenbrot <i>et al.</i> 2016	R		
	Vences <i>et al.</i> 2014	A		

**TABLEAU 1**

Liste des travaux taxonomiques, de phylogéographie et d'inventaires (2011-2021) portant sur des espèces actuelles. Mv : tous microvertébrés, Mm : tous micromammifères, R : rongeurs, Mu : musaraignes, Ma : Macroscélides, A : amphibiens, S : squamates.

List of taxonomic, phylogeographic and faunal inventories published on modern microvertebrates in North Africa between 2011 and 2021. Mv: all microvertebrates, Mm: all micromammals, R: rodents, Mu: shrews, Ma: Macroscelidea, A: amphibians, S: squamates.



**FIGURE 2**

Localisation des sites archéologiques et paléontologiques cités dans le texte et des zones de collectes des pelotes de rapaces et fèces de carnivores publiés entre 2011 et 2022.

Location of the archaeological and palaeontological sites mentioned in the text and of the collection areas for raptor pellets and carnivore faeces published between 2011 and 2022.

taxonomiques et/ou taphonomiques détaillées. De plus, la plupart des études paléontologiques récentes ne s'intéressent qu'aux micromammifères terrestres. Ainsi, on trouve 18 travaux publiés concernant ces derniers sur 39 au total, incluant neuf publications plus spécifiques sur les rongeurs et trois sur les musaraignes (tabl. 2). Seulement quatre portent spécifiquement sur l'herpétofaune, et

aucune sur les oiseaux ou les chiroptères fossiles (tabl. 2). Le Maroc est le pays le plus intensément étudié, quelle que soit la période géologique ou culturelle (78 % des travaux, contre 14 % pour l'Algérie et 8 % pour la Tunisie).

Pays	Sites	Âge	Taxons	Études sur matériel fossile
Maroc	Ahl al Oughlam	Plio-Pléistocène	Ché	Gmira <i>et al.</i> 2013
	Guefaït 4	Plio-Pléistocène	R	Piñero <i>et al.</i> 2020
	Irhoud Ocre	Pléistocène inférieur	S	Taraba 2021 (Master 2 non publié) ; Taraba <i>et al.</i> 2022 (com.)
	Jebel Irhoud	Pléistocène moyen	Mm	Geraads <i>et al.</i> 2013
	Tamaris (grotte des gazelles)	Pléistocène supérieur	Mm	Geraads <i>et al.</i> 2010 ; Stoetzel <i>et al.</i> 2017
	Dar es Soltane 1	Pléistocène supérieur - Holocène	Mm	Bouzouggar <i>et al.</i> 2018
	El Harhoura 2	Pléistocène supérieur - Holocène	R	Stoetzel <i>et al.</i> 2011b, 2013, 2017 ; Terray <i>et al.</i> sous presse
			Mu A, S	Cornette <i>et al.</i> 2015a,b ; Terray <i>et al.</i> 2021 Stoetzel <i>et al.</i> 2012a
	El Mnasra	Pléistocène supérieur - Holocène	Mv	Amani <i>et al.</i> 2012a ; Stoetzel <i>et al.</i> 2011a (com.), 2014a (com.), 2014b, 2017 ; Campmas <i>et al.</i> 2016 ; Stoetzel 2017b ; Ben Arous <i>et al.</i> 2022
	Contrebandiers	Pléistocène supérieur - Holocène	Mm	Reed, Barr 2010 ; Amani <i>et al.</i> 2012b
	M'Tsogatin	Pléistocène supérieur - Holocène	Mv	Sens <i>et al.</i> 2016
	Taforalt (grotte des pigeons)	Pléistocène supérieur - Holocène	Mv	Barton <i>et al.</i> 2020 ; Gleed-Owen, Barton 2020
	Rhafas	Pléistocène supérieur - Holocène	Mv	Stoetzel <i>et al.</i> 2018 (com.) ; Stoetzel 2021 (com.)
	Ifri el Baroud	Pléistocène supérieur - Holocène	Mv	Poti <i>et al.</i> 2019
Guenfouda	Holocène	R	Lopez Garcia <i>et al.</i> 2013 ; Stoetzel <i>et al.</i> 2017 ; Mhamdi <i>et al.</i> 2022 ; Mhamdi (thèse en cours)	
Rirha	Holocène (antique)	R	Oueslati <i>et al.</i> 2020	
Synthèse multi-sites	Quaternaire	A, S	Bailon <i>et al.</i> 2011, 2017	
Algérie	Tighennif	Pléistocène inférieur - moyen	Mm	Saidani (thèse en cours)
	Ben Kerat	Pléistocène moyen	Mv	Stoetzel, Pickford 2022
	Gueldaman	Pléistocène supérieur - Holocène	Mv	Saidani <i>et al.</i> 2016
	Medjez I et II	Pléistocène supérieur - Holocène	Mv	Merzoug <i>et al.</i> 2020.
	Abri Alain	Pléistocène supérieur	Mv	Campmas <i>et al.</i> 2016
Tin Hanakaten	Holocène	Mv	Chaid Saoudi 2012 ; Stoetzel 2021 (com.)	
Tunisie	Oued Serrat	Pléistocène moyen	Mv	Martinez-Navarro <i>et al.</i> 2014 ; Mtimet 2021 (thèse non publiée)
	Neftah	Pléistocène supérieur	Mv	Aouadi <i>et al.</i> 2018 (com)
	R'hiba + divers autres sites	Holocène	Mv	Dridi 2015 ; Stoetzel 2017a (com.) ; Stoetzel 2021 (com.)

## TABLEAU 2

Liste des travaux (2011-2021) ayant porté sur des assemblages de microvertébrés fossiles quaternaires nord-africains. Mv : tous microvertébrés, Mm : tous micromammifères, R : rongeurs, Mu : musaraignes, Chi : chiroptères, A : amphibiens, S : squamates, Ché : chéloniens.

*Listing of palaeontological studies performed between 2011 and 2021 on North African Quaternary fossil microvertebrates. Mv: all microvertebrates, Mm: all micromammals, R: rodents, Mu: shrews, Ma: Macroscelidea, A: amphibians, S: squamates, Ché: chelonians.*

### 3 | ÉTUDES TAPHONOMIQUES EN AFRIQUE DU NORD (2011-2021)

#### 3.1 | Études néotaphonomiques

##### Régime alimentaire

Bien que les études sur le régime alimentaire ne s'intéressent généralement pas à la représentation osseuse, à la fragmentation, ou à d'autres altérations pré- et post-prédation, ils présentent tout de même une certaine dimension taphonomique, dans le sens où ils apportent des informations sur le type de proies chassées, leur taille, et le comportement opportuniste ou sélectif du prédateur, qui peut impacter le spectre faunique dans les assemblages fossiles.

Des travaux portant sur le régime alimentaire de différents prédateurs aviens et carnivores peuvent être recensés en ce qui concerne les trois pays du Maghreb (tabl. 3). Ils présentent un intérêt en paléontologie car ils renseignent sur le type de proies chassées par ces différents prédateurs, leur mode de vie (diurnes, nocturnes, crépusculaires), leurs habitudes de chasse et les variations saisonnières de leur régime alimentaire. Ces travaux indiquent également les habitats de nidification et de chasse qui peuvent différer selon les espèces (Fernández-Jalvo *et al.* 2016 ; Andrews, Fernández-Jalvo 2018).

Certains prédateurs sont plus étudiés, et dans plus de zones géographiques que d'autres : *Tyto alba* est toujours le rapace le plus étudié et il a fait l'objet de neuf études entre 2011 et 2021 (35 % des travaux). Il existe également des données sur d'autres rapaces nocturnes dans 27 % des travaux (*Asio* spp., *Strix aluco*, *Bubo ascalaphus*), sur plusieurs rapaces diurnes (*Falco* spp., *Elanus caeruleus*) (15 %), très peu sur des petits carnivores mammaliens (*Vulpes* spp. et *Canis anthus*) (19 %) et les corvidés (*Corvus*, 4 %), un prédateur de catégorie taphonomique indéterminée et jusqu'ici peu étudié (fig. 3). À noter également que la grande majorité de ces travaux ont été effectués en Algérie (22), alors que seuls deux concernent le Maroc et un seul la Tunisie (tabl. 3).

##### Étude taphonomique du matériel squelettique

Seules trois études se sont intéressées aux effets de la prédation sur les ossements de petits vertébrés-proies (*Elanus caeruleus*, Souttou *et al.* 2012 ; *Tyto alba*, Denys *et al.* 2018 ; petits mammifères carnivores, Campmas *et al.* 2018) (tabl. 4). Aucun travail n'a porté sur les autres prédateurs potentiels accumulateurs d'assemblages de petits vertébrés.

L'étude néotaphonomique des restes de pelotes d'Élanion blanc (*Elanus caeruleus*) a montré pour la première fois l'importance de ce prédateur avien diurne comme possible source de restes squelettiques fossilisables, en consommant 93 % de petits mammifères (Souttou *et al.* 2012). Ce rapace se classe dans la catégorie 4 ou 5 de modification forte établie par Andrews (1990) et mise à jour dans Fernández-Jalvo *et al.* (2016).

Concernant *Tyto alba* au Maroc (Denys *et al.* 2018), l'étude de pelotes provenant d'un nid confirme le régime alimentaire très varié de ce prédateur au Maghreb (micromammifères, oiseaux, herpétofaune, insectes). Le taux de fragmentation et de digestion des proies dans ce matériel était légèrement plus élevé que dans d'autres lots de pelotes issus d'Europe de l'Ouest. Cela pourrait être mis en relation avec la présence de trois juvéniles dans le nid ; en effet, les juvéniles ont des sucs gastriques plus acides et ont tendance à digérer de façon plus intense que les adultes.

Enfin, la première étude taphonomique de fèces de petits carnivores maghrébins (Campmas *et al.* 2018) (fig. 4) permet de détailler les altérations squelettiques dues à l'ingestion et à la digestion par différentes espèces de prédateurs. Ce travail a notamment montré que pour la genette (*Genetta genetta*) et le renard (*Vulpes vulpes*), bien que les micromammifères dominent en termes d'abondance, le spectre alimentaire est très diversifié incluant également amphibiens, squamates, poissons, oiseaux, insectes et fruits. Ces deux prédateurs représentent donc de bons accumulateurs potentiels de microvertébrés (diversité et abondance de proies vertébrées, bonne représentation des espèces proies dans l'environnement proche), dont il faut tenir compte lors des interprétations en contexte archéologique en Afrique du Nord. Les taux de fragmentation et de digestion du matériel sont très élevés, correspondant bien à une catégorie 4 ou 5 selon Andrews (1990). Mais au sein même des différentes proies, des variations dans les schémas de fragmentation et de digestion ont été observées. Ainsi, pour les micromammifères, l'impact de la digestion est particulièrement visible sur les dents et les surfaces articulaires, avec une fragmentation moins forte et un nombre restreint d'éléments en connexion. Pour la mésofaune (lagomorphes), la fragmentation est plus intense, la digestion touche peu les dents et est surtout visible à la base et autour des surfaces articulaires des os longs. Ces différences sont en grande partie liées à des différences de taille et de robustesse des éléments osseux. Par exemple le Goundi (*Ctenodactylus gundi*), rongeur rupicole habituellement classé avec les microvertébrés, présente des patrons de fragmentation et de digestion plus proches de ceux des lagomorphes (mésofaune). Ce travail a ainsi mis en évidence la nécessité d'utiliser des référentiels adaptés selon les groupes considérés et la taille des taxons.

##### Analyses de la diagénèse précoce et post-digestion

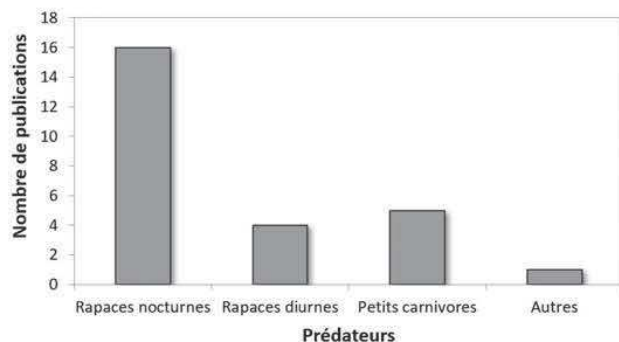
De rares travaux se sont intéressés à l'étude des effets de la digestion et de la diagénèse précoce sur la structure et la composition chimique des os et dents de petits mammifères. Ainsi, Dauphin *et al.* (2015) ont mis en évidence les changements subis par les dents de rongeurs (*Meriones*) issus de pelotes de régurgitation d'une chouette effraie provenant du Maroc. Dans une autre étude, appliquée au fossile cette fois, Dauphin *et al.* (2012, 2018) et Farre *et al.* (2014) ont montré que les modifications de structure et de composition chimique, mais aussi de couleur, peuvent varier en fonction des niveaux stratigraphiques au sein d'un même site (El Harhoura 2, Maroc). Ces changements seraient plus en lien avec la nature des sédiments encaissants qu'avec les changements climatiques observés le long de la séquence.

Pays	Etudes de régime alimentaire	Prédateurs	Localités
Maroc	Dupuy 2012	<i>Asio otus</i>	Sidi Chiker (31.75974 : -8.70259)
	Rihane <i>et al.</i> 2015	<i>Tyto alba</i>	Lalla Mimouna, Gharb (34°55'42.17" N, 6°3'24.37" W)
Algérie	Alia <i>et al.</i> 2012	<i>Tyto alba</i>	Oued Souf (33-34° N, 6-8° E)
	Bakour, Moulai 2019	<i>Falco eleonorae</i>	Côte ouest d'Oran : Plane Island (35°46'15.65" N, 00°54'06.76" W), Ronde Island (35°41'00.52" N, 01°01'16.49" W), Rachgoun Island (35°19'18.58" N, 01°28'49.20" W)
	Benamane <i>et al.</i> 2019	<i>Tyto alba</i>	Région de Ouargla : Mekhadma (31.95604 : 5.31502), Rouissat (31.92259 : 5.34897)
	Benamor <i>et al.</i> 2021	<i>Bubo ascalaphus</i>	Rechaïga, région de Tiaret (35°19' N, 02°06' E)
	Bounaceur <i>et al.</i> 2016	<i>Bubo ascalaphus</i>	Région d'Outoul, Ahaggar (23°00' N, 5°00' E)
	Brahmi <i>et al.</i> 2012	<i>Vulpes zerda</i>	Oued Souf (33-34° N, 6-8° E)
	Chenchouni 2014	<i>Athene noctua</i>	Boulhilet (Batna, 35.72869 : 6.66181)
	Djilali <i>et al.</i> 2016	<i>Asio flammeus</i>	Hasi El Gara (El Golea, 36.28221 : 4.82304)
	Eddine <i>et al.</i> 2017	<i>Canis anthus</i>	Réserve de chasse de Tlemcen, 25km à l'Ouest de Tlemcen ( <i>pas de coordonnées GPS dans l'article</i> )
	Fahri <i>et al.</i> 2016	<i>Tyto alba</i>	Région de Biskra : Oued Sidi Zerzour (34°49'8.39"N, 5°45'23.02"E), Jardi London (34°50'46.03"N, 5°44'0.14"E), Lioua (34°40'2.04"N, 5°21'41.29"E), Université Khider M. (34°50'45.46"N, 5°44'54.14"E), Guertta (34°45'46.48"N, 5°59'1.60"E)
	Guerzou <i>et al.</i> 2017	<i>Corvus corax</i>	Djelfa (34°11'-34°54'N, 3°15'-3°46' E), Laghoout (33°48'N, 2°53' E)
	Idouhar-Saadi <i>et al.</i> 2014	<i>Strix aluco</i>	El Harrach (03°08' E, 36°43' N)
	Manaa <i>et al.</i> 2013	<i>Elanus caerulus</i>	Alger-Meftah, entre El Harrach et Larbaa (36°42' N, 3°15' E)
	Ouarab, Doumandji 2017	<i>Tyto alba</i>	Reghaia (36°46'-36°47' N, 3°19'-3°20' E)
	Sekour <i>et al.</i> 2014	<i>Tyto alba</i>	M'Sila (Ain El-Hadjel, Longitude : 3.88 Latitude : 35.67), Djelfa (Garden of conservation of the forests JCF, 34° 58' N ; 3° 24' E), Bahra (34° 47' N ; 3° 14' E), El-Massrane (34° 56' N ; 3° 05' E), Barraka (34° 51' N ; 3° 10' E), Hassi Bahbah (35° 08' N ; 38° 01' E)
	Souilem <i>et al.</i> 2018	<i>Tyto alba</i>	Ghardaia (El-Atteuf, 32.38789 : 3.76940), Sebseb (32.16592 : 3.58311), Daïa Ben Dahoua (32.56125 : 3.63567)
	Souttou <i>et al.</i> 2015a,b	<i>Tyto alba</i> , <i>Asio otus</i>	El Mâalba, Djelfa (34°40' N, 3°20' E)
	Souttou <i>et al.</i> 2018 ; Souttou, Doumandji 2017	<i>Falco tinnunculus</i>	El Harrach (oriental Mitidja, 36°43'N, 3°08'E), Bab Ezzouar (oriental Mitidja, 36°42'N, 3°10'E), Beni Messous (coastal Algiers, 36°46'N, 2°59'E), El Anassers (coastal Algiers, 36°44'N, 3°04'E), Dergana (oriental Mitidja, 36°45'N, 3°16'E), Meftah (oriental Mitidja, 36°37'N, 3°13'E), El Mesrane (Djelfa, 34°57'N, 3°03'E), Meziraa (Biskra, 34° 50'N, 6°16'E), El Kantara (Biskra, 35°12'N, 5°39'E)
Tergou <i>et al.</i> 2014, 2016	<i>Strix aluco</i> , <i>Tyto alba</i>	El Harrach (36°43'N, 3°08' E), Jardin d'essai (36°43'N, 3°05' E)	
Tunisie	Karssene <i>et al.</i> 2019	<i>Vulpes zerda</i> , <i>Vulpes vulpes</i> , <i>Canis anthus</i>	Sidi Toui National Park (entre latitudes 32°40'6" N et 32°45'8" N et longitudes 11°11'60" E et 11°18'21" E), Oued Dekouk Natural Reserve (entre latitudes 32°38'0" N et 32°34'43" N et longitudes 10°19'10" E et 10°22'7" E)

### TABLEAU 3

Liste et position géographique des études (2011-2021) de régime alimentaire de prédateurs de microvertébrés au Maghreb.

*Listing and geographic position of studies on the diet of different North-African predators of microvertebrates published between 2011 and 2021.*



**FIGURE 3**

Répartition des travaux concernant le régime alimentaire de différents prédateurs publiés entre 2011 et 2021.

*Distribution of diet studies by type of predator published between 2011 and 2021.*



**FIGURE 4**

Émilie Campmas au Musée de l'Homme à Paris en Mars-Avril 2016 dépouillant des fèces de petits carnivores marocains pour l'acquisition des données de l'article de 2018 publié dans *International Journal of Osteoarchaeology* (photo E. Stoetzel).

*Émilie Campmas at the Musée de l'Homme in Paris in March-April 2016, working on faeces produced by Moroccan small carnivores to acquire data for the paper published in 2018 in International Journal of Osteoarchaeology (photo E. Stoetzel).*

Pays	Études néotaphonomiques	Prédateurs	Localités
Maroc	Denys <i>et al.</i> 2018	<i>Tyto alba</i>	Oued Nfikh
	Campmas <i>et al.</i> 2018	cf. <i>Genetta</i>	Mechra Bennabou (32°39'37.6877" N, 7°46'35.6866" W)
		cf. <i>Vulpes vulpes</i>	Errachidia (32°05'55"N, 3°47'04"W)
		cf. <i>Canis anthus</i>	Errachidia (32°05'55"N, 3°47'04"W)
Algérie	Souttou <i>et al.</i> 2012	<i>Eleanus caerulus</i>	Meftah (36°42'N, 3°15'E)
Tunisie	Campmas <i>et al.</i> 2018	cf. <i>Vulpes vulpes</i>	R'Hiba (34°29'8.80" N, 8°43'41.19" E), El Mekta (34°31'43.70" N, 8°43'51.70" E)

**TABLEAU 4**

Résumé des études néotaphonomiques de prédateurs accumulateurs de petits vertébrés effectuées au Maghreb entre 2011 et 2021.

*Listing of the neotaphonomic studies on different North-African predators of small vertebrates published between 2011 and 2021.*

Dans un autre registre, une étude a été menée pour tester la préservation de l'ADN dans les ossements de taxons-proies ayant été ingérés et digérés par des rapaces (Guimaraes *et al.* 2016) et s'assurer ainsi de la possibilité de rechercher de l'ADN ancien dans du matériel archéologique issu de coprocoenoses (Guimaraes *et al.* 2017).

### 3.2 | Études paléotaphonomiques

#### Études détaillées avec données quantitatives

En ce qui concerne les études taphonomiques sur accumulations de vertébrés fossiles, peu se sont intéressées spécifiquement aux assemblages de microvertébrés, et beaucoup se limitent à des observations générales. Les auteurs s'intéressent principalement à une origine par

prédation en recherchant les traces de digestion (en délaissant les processus post-dépositionnels), et seules six études effectuées sur cinq sites basent leurs hypothèses sur des données quantifiées (tabl. 5, fig. 2).

L'étude taphonomique détaillée des Amphibiens et Squamates d'El Harhoura 2 (Maroc atlantique, Pléistocène supérieur-Holocène, Stoetzel *et al.* 2012a) a montré l'action de prédateurs de catégorie 1-2 dans tous les niveaux du site. Cependant, les taux de digestion observés apparaissent plus forts que pour *Tyto alba*, et certains « taxons-proies » peuvent correspondre à des individus qui ont pu fréquenter le site et y mourir naturellement. Faute de référentiels adéquats concernant l'herpétofaune, il est difficile d'aller plus loin dans l'interprétation de l'origine des accumulations d'amphibiens et de squamates du site. En comparaison, les micromammifères du même site (Stoetzel *et al.* 2011b) auraient été accumulés par des prédateurs de catégories plus élevées (catégorie 2-3 type grand-duc, voir catégorie 3-4 type rapaces diurnes/petits carnivores selon les niveaux). Différents types d'altérations post-dépositionnelles ont également été observées et quantifiées (intempérisation, oxydes de manganèse, piétinement, traces de racines...).

Concernant toujours l'herpétofaune, un travail sur les restes de serpents du site d'Irhoud Ocre (Maroc, Pléistocène inférieur) inclus une analyse de la fragmentation, de la digestion et d'autres altérations sur les vertèbres, avec des schémas différents selon les espèces (Taraba 2021 ; Taraba *et al.* 2022).

Dans le site de Guenfouda (Maroc oriental, niveau Holocène), des observations préliminaires sur la représentation anatomique des petits mammifères ont montré une abondance relative élevée, peu de fragmentation et des traces de digestion légère à modérée (Lopez Garcia *et al.* 2013). Les auteurs en concluent que l'accumulation serait due à un rapace nocturne, sans aller plus loin dans l'identification du prédateur ; une interprétation reposant en partie sur l'observation en 2010 d'un grand-duc ascalaphe (*Bubo ascalaphus*) sur les falaises surplombant la grotte. Une analyse taphonomique plus poussée des restes de gerbilles de Guenfouda a été récemment effectuée par Mhamdi *et al.* (2022). Bien que des traces de bioturbation actuelle (terriers de gerbilles) existent à Guenfouda, elles restent très localisées et bien caractérisées à la fouille ; les accumulations et les dépôts encaissants ne semblent ainsi pas avoir connu de perturbation majeure. Cette même étude a montré que les faibles pourcentages et grades de digestion observés sur

les têtes fémorales, incisives et molaires de rongeurs argumentent plutôt en faveur d'un prédateur de catégorie 1 ou 2, de type *Tyto alba* (Mhamdi *et al.* 2022).

L'analyse préliminaire des microvertébrés de Gueldaman (Algérie, Holocène, Saidani *et al.* 2016) montre des traces de digestion sur une grande partie des taxons étudiés (rongeurs, squamates, chiroptères). Le spectre faunique, les pourcentages et grades de digestion observés sur les têtes fémorales et incisives de rongeurs indiquent l'action d'un prédateur de catégorie 2-3 de type *Bubo ascalaphus*. Cependant, des différences sont observées entre les niveaux archéologiques et pourraient refléter l'action de prédateurs différents, mais l'étude d'un matériel plus abondant dans chaque niveau serait nécessaire pour affiner ces observations.

Sur le site antique de Rirha (Maroc, Oueslati *et al.* 2020), les auteurs mentionnent l'existence d'un taux de fragmentation et de digestion important pour les rongeurs (notamment les souris), mais aussi pour d'autres taxons présents dans le site comme les musaraignes, amphibiens et petits reptiles. Les auteurs fournissent quelques données chiffrées et des illustrations, argumentant en faveur d'une accumulation par un petit mammifère carnivore. À l'inverse, les restes de rats apparaissent intacts et correspondraient plutôt à des individus intrusifs.

#### Observations taphonomiques générales

Outre ces six études ayant fourni quelques données quantifiées, d'autres travaux abordent la question du contexte taphonomique par le biais d'observations générales non quantifiées.

Pour le site de plein air de Neftah (Tunisie, Pléistocène supérieur, Aouadi *et al.* 2018), les restes de microvertébrés sont peu abondants, se prêtant mal à une analyse taxonomique et taphonomique poussée. Des restes de rongeurs, crapaud, serpents, petits oiseaux et poissons ont été observés, et présentent des traces de corrosion, très peu de traces d'intempérisation, d'oxydes de manganèse, ou des concrétions. Les rares traces de digestion (principalement sur les vertèbres de serpents) indiqueraient l'action partielle d'un prédateur. La grande faune présente des indices d'action de l'eau (aspect roulé et poli caractéristique), cohérent avec le contexte fluvial en bordure de chott du site. Cependant, aucun élément de micro-mésosofaune ne montre ce type d'atteinte. Cela peut impliquer une origine différente (locale sans transport), mais l'absence de polissage par l'eau (caractéristique d'une immersion

Pays	Sites	Age	Taxons	Etudes paléotaphonomiques
Maroc	El Harhoura 2	Pléistocène supérieur - Holocène	Micromammifères Amphibiens, Squamates	Stoetzel <i>et al.</i> 2011 Stoetzel <i>et al.</i> 2012a
	Guenfouda	Holocène	Rongeurs	Mhamdi <i>et al.</i> 2022
	Rirha	Holocène (antique)	Rongeurs	Oueslati <i>et al.</i> 2020
Algérie	Gueldaman	Holocène	Microvertébrés	Saidani <i>et al.</i> 2016

**TABLEAU 5**

Résumé des études paléotaphonomiques sur petits vertébrés (avec données quantifiées) effectuées au Maghreb entre 2011 et 2021.

*Listing of the palaeotaphonomic studies (including quantified data only) performed on fossil small vertebrate assemblages between 2011 and 2021.*

prolongée dans un flux d'eau dynamique) sur les restes de microvertébrés ne veut pas forcément dire absence d'action de l'eau (p. ex. flux d'eau temporaire entraînant une dispersion des ossements ou des pelotes de rapace).

Geraads *et al.* (2013) reconnaissent à Jebel Irhoud (Maroc, Pléistocène moyen) l'existence de traces de digestion légère, reflétant selon eux l'action d'une chouette, mais ils mentionnent que les anciennes collections ne sont plus disponibles pour une analyse taphonomique approfondie.

À M'Tsogatin (Maroc central, Pléistocène supérieur-Holocène, Sens *et al.* 2016), des traces de digestion ont été observées sur plusieurs ossements de micromammifères, amphibiens, squamates et oiseaux, argumentant en faveur d'une accumulation *in situ* par un prédateur opportuniste. D'autres types d'altérations ont également été observées, telles que des traces d'intempérisation et de rognage par des insectes sur certains ossements. Cependant, là encore, la faible quantité de matériel mis au jour dans les sondages ne permet pas d'analyse plus poussée.

Pour la grotte des Pigeons à Taforalt (Maroc oriental, niveaux LSA), Barton *et al.* (2020) et Gleed-Owen, Barton (2020) posent l'hypothèse que les microvertébrés ont probablement été accumulés en grande partie par des prédateurs non humains (grands rapaces nocturnes ou petits carnivores), mais que certains individus (reptiles notamment) ont également pu fréquenter le site. Une analyse plus poussée des assemblages des niveaux MSA est en cours.

Pour le site de Dar-es-Soltane 1 (Maroc atlantique, Pléistocène supérieur), Bouzouggar *et al.* (2018) indiquent que l'interprétation taphonomique est limitée par le faible nombre d'ossements. Les auteurs mentionnent cependant des traces de digestion nombreuses dans le niveau F de la grotte et moins fréquentes dans les autres niveaux, indiquant potentiellement l'intervention de différents prédateurs dans les différents niveaux.

Dans les sites de Medjez I et II (Algérie, Holocène, Merzoug *et al.* 2020), les assemblages de microvertébrés sont dominés par les lézards (Scincidae notamment), mais ont également livré des restes de serpents, amphibiens, rongeurs, petits oiseaux et poissons. Les listes fauniques et les caractéristiques taphonomiques des deux sites sont très similaires. La présence de traces de digestion, notamment sur des restes de lézards et rongeurs, indique l'action au moins partielle d'un prédateur (probablement de catégorie 2-3). Mais la dominance de restes de lézards reste encore difficile à expliquer.

D'autres études, incluant une analyse taxonomique et taphonomique détaillée des assemblages, sont en cours sur les sites du Rhafas (Pléistocène supérieur-Holocène, Stoetzel *et al.* 2018 ; Stoetzel 2021) et El Mnasra (Pléistocène supérieur-Holocène, Stoetzel *et al.* 2011a, 2014a) au Maroc, de Tin Hanakaten en Algérie (Holocène, Stoetzel 2021) et de R'Hiba en Tunisie (Holocène, Stoetzel 2017, 2021).

Enfin, notons que les indices de consommation de microvertébrés par les hommes sont rares mais existent, notamment au travers de traces de découpes (crapaud, El Harhoura 2, Stoetzel *et al.* 2012a) ou des schémas de brûlures particuliers sur les os de rongeurs (Rirha, Oueslati

*et al.* 2020 ; Stoetzel et Oueslati 2020) ou de reptiles (Taforalt, Gleed-Owen, Barton 2020 ; Tin Hanakaten, Stoetzel 2021).

## 4 | DISCUSSION

### 4.1 | Avancées méthodologiques

Le développement d'approches intégratives, combinant analyses génétiques et phylogéographiques sur populations actuelles, recherche d'ADN ancien dans des restes fossiles, et analyses de morphométrie géométrique sur spécimens actuels et fossiles ont permis des apports majeurs dans la connaissance de l'évolution des faunes et environnements quaternaires (Stoetzel *et al.* 2019).

Les analyses taphonomiques restent quant à elles encore très marginales, bien qu'un certain développement soit visible depuis quelques années notamment grâce à la mise en place d'une méthodologie « allégée » et plus facilement applicable par les paléontologues et taxonomistes (Fernández-Jalvo *et al.* 2016). Contrairement à la plupart des travaux précédents qui se focalisaient principalement sur les *Arvicolinae*, cette étude inclut également des *Gerbillinae*, des *Murinae* et des soricomorphes, permettant une application plus facile aux assemblages d'Afrique du Nord (Stoetzel 2009 ; Fernández-Jalvo *et al.* 2016). Des développements méthodologiques concernant l'analyse néotaphonomique de restes de poissons, d'amphibiens et de squamates ont récemment été publiés et pourront prochainement être appliqués aux assemblages actuels et fossiles du Maghreb (Guillaud *et al.* 2018 ; Lebreton *et al.* 2020).

Dans les trois études néotaphonomiques recensées, la notion d'approche multi-taxons est mise en avant. En effet, considérer en même temps différents groupes de microvertébrés (rongeurs, insectivores *s.l.*, amphibiens, reptiles *s.l.*, oiseaux) permet une meilleure appréhension des processus d'accumulation en contexte archéologique ou paléontologique et, à terme, des reconstitutions paléoenvironnementales plus précises (Campmas *et al.* 2018 ; Denys *et al.* 2018). Ce type d'approche incluant également d'autres petits et méso-mammifères se développe pour différents prédateurs européens ayant un régime alimentaire éclectique comme le Grand duc (*Bubo bubo*) (Lebreton *et al.* 2020) ou l'aigle royal (*Aquila chrysaetos*) (Lloveras *et al.* 2018). Cette approche reste à développer plus globalement à tout type de prédateur pouvant potentiellement être à l'origine d'accumulations de petits vertébrés, et pour des régions où les travaux restent encore beaucoup moins développés qu'en Europe, comme c'est le cas au Maghreb.

### 4.2 | Perspectives futures et nécessités

#### Par taxon

Si les micromammifères, et surtout les rongeurs, sont assez bien représentés dans les différents types d'études recensés, il est intéressant de noter une grande disparité entre la forte dynamique de recherche sur la taxonomie/phylogéographie

des amphibiens et reptiles s.l. actuels d'Afrique du Nord (tabl. 1) et la rareté des études consacrées à ces taxons dans le registre fossile (tabl. 2).

Un travail similaire à la présente synthèse serait également à envisager pour les autres taxons trop souvent mis de côté, comme les chiroptères, les oiseaux et la mésofaune (lagomorphes, hérissons, tortues), afin d'appréhender les lacunes et perspectives de recherche dans leur ensemble.

#### Par prédateur

Dans l'ensemble, *Tyto alba* et *Falco tinnunculus* sont assez bien représentés dans les travaux sur les régimes alimentaires, mais l'état des connaissances pour les autres prédateurs (aussi bien rapaces que carnivores) reste lacunaire et ne permet pas d'obtenir un référentiel suffisant pour interpréter les assemblages fossiles en termes de prédation et de paysage de chasse du prédateur incriminé. Les quelques travaux effectués en néotaphonomie ont cependant contribué à dresser les caractéristiques taphonomiques de plusieurs rapaces (*Tyto alba*, *Elanus caerulus*) et carnivores (*Genetta genetta*, *Vulpes vulpes*, *Canis* sp.). Ces données viennent compléter des travaux antérieurs ayant porté sur *Vulpes rueppelli* (Denys et al. 1992) en Égypte, *Falco tinnunculus* en Algérie (Denys, Mahboubi 1992) et *Tyto alba* en Mauritanie (Bruderer, Denys 1999), mais sont encore insuffisants pour rendre compte de la variabilité des modifications osseuses induites par les prédateurs (variabilité inter-individuelle, saisonnière, géographique, etc.). En effet, ces travaux ne sont basés que sur des échantillons relativement faibles, contrairement aux référentiels établis en Europe, et demandent à être approfondis par des études plus systématiques. À ce jour au Maghreb il existe encore des lacunes importantes pour des prédateurs reconnus en Europe comme grands accumulateurs de microvertébrés, comme *Bubo* spp. (incluant *Bubo ascalaphus*), *Strix aluco* ou *Vulpes* spp. (Andrews 1990 ; Denys 2011 ; Stoetzel, Denys 2011). Au vu de la forte biodiversité de prédateurs et de microvertébrés-proies dans ces régions, les efforts doivent être poursuivis afin de dresser des référentiels plus complets et multi-taxons suivant les derniers développements de la systématique.

#### Par zone géographique

Il existe une grande disparité entre les trois pays du Maghreb selon le type de travaux. Nous pouvons notamment observer un très fort dynamisme de recherche en ce qui concerne le régime alimentaire de différents types de prédateurs en Algérie, alors que la majorité des travaux sur les microvertébrés fossiles porte sur des sites marocains. Concernant les analyses taphonomiques détaillées d'assemblages de microvertébrés fossiles, seuls cinq travaux portent sur le Maroc et l'Algérie, et aucun n'a encore été publié sur la Tunisie. Or ces trois pays présentent des contextes géographiques, climatiques et de végétation très différents, se caractérisant *in fine* par des associations fauniques distinctes, voire des espèces de prédateurs différentes. Par exemple, des pelotes collectées dans les zones humides et sub-humides du Maroc, d'Algérie ou de Tunisie n'auront pas la même liste faunique et signature écologique, avec plus de rongeurs *Murinae*, que celles

collectées pour les mêmes prédateurs en zone semi-aride ou aride, dominées par les rongeurs *Gerbillinae* (Meunier et al. 2020). En Algérie, l'échantillonnage semble couvrir toutes ces régions bioclimatiques, ce qui est loin d'être le cas au Maroc ou en Tunisie. Étant donné que le Sahara actuel a connu plusieurs phases d'expansion et de régression, des données exhaustives sur les petits vertébrés de chacune de ces zones permettraient de suivre son évolution au cours du temps.

Plusieurs causes peuvent expliquer les disparités observées entre les trois pays du Maghreb selon la discipline. Il est bien sûr évident que d'un point de vue général le manque de spécialistes en petits vertébrés pour cette zone impacte directement le nombre d'études publiées, aussi bien sur les assemblages actuels que fossiles. De plus, selon les pays, les types de formations à la recherche privilégient par exemple l'agronomie et l'agroécologie en Algérie et en Tunisie, alors que l'écologie générale et le fonctionnement des écosystèmes apparaissent plus développés au Maroc. Pour ce dernier, les formations à l'archéologie et à la paléontologie sont dynamiques et mises en lumière par les découvertes récentes d'*Homo sapiens* très anciens comme dans le site de Djebel Irhoud (Hublin et al. 2017 ; Richter et al. 2017). Le même phénomène peut être observé en Algérie, avec notamment les sites plus anciens de Tighennif, Aïn Boucherit et El Kherba (Sahnouni et al. 2013, 2018). Mais les études sur les microvertébrés restent encore rares en Algérie et plutôt ciblées sur des sites de la fin du Pléistocène ou de l'Holocène. Les découvertes effectuées en Tunisie sont pour le moment moins médiatisées et les formations aux disciplines de la Préhistoire globalement moins développées, en raison notamment d'un nombre de chercheurs préhistoriens en poste plus réduit. De plus, en Tunisie, les sites préhistoriques en grotte sont plus rares qu'en Algérie et qu'au Maroc ; or les sites de plein air sont moins propices à l'accumulation et à la préservation d'assemblages microfauniques (Stoetzel 2017a).

#### Par type d'altération

Les auteurs s'intéressent principalement à une origine par prédation en recherchant les traces de digestion, et ceux considérant la représentation anatomique, la fragmentation ou d'autres types d'altérations, et notamment les processus post-dépositionnels, sont rares. Or ces derniers peuvent renseigner sur l'histoire taphonomique d'un site, l'existence d'altérations climatiques (intempérisation), d'éventuel impact lié à des processus fluviaux, de remaniements (*time averaging* ou *spatial averaging*) ou l'existence d'actions anthropiques (Olsen, Shipman 1988 ; Lyman 1994 ; Fernández-Jalvo et al. 1998, 1999 ; Denys et Patou-Mathis 2014). Ces informations sur l'intégrité d'un assemblage et sur les éventuels biais de représentation osseuse ou faunique sont essentielles pour la pertinence des interprétations paléoenvironnementales (e.g., Behrensmeyer 1978 ; Behrensmeyer, Hill 1980 ; Fernández-Jalvo et al. 2011, 2016 ; Fernández-Jalvo, Andrews 2016), et ce d'autant plus dans des régions comme celles du Maghreb, qui sont marquées par des contrastes importants en termes de températures, d'humidité, de précipitations, de vent et de végétation (du désert aux zones littorales humides). Une végétation de type méditerranéen ou des sols parfois très pauvres en matière organique, inondables (ex : sebkhas très

salées ou sols riches en phosphates du Maroc) vont engendrer des types d'altérations squelettiques parfois différents de ceux rencontrés en Europe (voir par exemple Denys *et al.* 2007). Or, jusqu'à présent, il n'existe aucun travail de taphonomie expérimentale sur ces aspects développés pour le Maghreb. De telles approches expérimentales permettront de mieux comprendre certains processus, comme les actions anthropiques sur les ossements de petits vertébrés ou l'effet du feu, de la sécheresse prolongée ou la diagénèse dans les sites fossiles, de façon analogue à celles développées pour d'autres régions (e.g., Andrews 1995 ; Denys 2002 ; Fernández-Jalvo, Andrews 2003 ; Fernández-Jalvo *et al.* 2022).

## CONCLUSION

La décennie 2010-2021 a vu les travaux de taxonomie et de systématique progresser pour de nombreuses régions, et notamment pour l'Afrique du Nord. L'intensification des travaux et la découverte ou la ré-étude de sites d'intérêts majeurs pour la connaissance de l'évolution biologique et culturelle des hominines a relancé les travaux portant sur la paléontologie des petits vertébrés. De nouvelles études en taphonomie ont vu le jour et certaines sont encore en cours. Ces travaux développent une méthodologie alliant la taxonomie intégrative et la prise en compte de la morphologie spécifique de différents ordres de microvertébrés. Ces travaux favorisent l'obtention de résultats plus précis concernant la paléobiodiversité de la région, l'évolution de certains taxons, ainsi que l'origine et l'histoire taphonomique de certains sites. Des analyses taphonomiques poussées des assemblages fossiles, se basant notamment sur des référentiels actualistes, avec une approche multitaxons et expérimentale, apparaissent cruciales pour la compréhension des assemblages et des dépôts encaissants, de leur origine, et des biais pouvant potentiellement perturber le signal paléoenvironnemental.

À ce jour, les publications restent encore trop souvent vagues sur les données de digestion sur les microvertébrés, sans caractérisation de cette dernière ni quantification, en raison d'un matériel trop peu abondant, de mauvaises conditions de préservation, d'échantillonnage difficile (p. ex. brèches consolidées), ou par la conduite d'une étude trop superficielle (notamment en raison d'un nombre encore trop restreint de microfaunistes formés à la taphonomie). Ces observations conduisent à des hypothèses sans fondement concernant l'origine des assemblages, et les interprétations paléoenvironnementales peuvent être critiquables, car reposant trop souvent uniquement sur les listes fauniques, sans vérifier l'origine et l'homogénéité des assemblages de petits vertébrés, les altérations post-prédation et le degré d'opportunisme du prédateur accumulateur ou son milieu de chasse.

Ainsi, les travaux néo- et paléotaphonomiques ont besoin d'être fortement développés, 1) en mettant en place des référentiels taphonomiques adéquats, notamment à partir d'études de pelotes de réjection et de fèces d'une diversité de prédateurs nord-africains, 2) en développant les études expérimentales actualistes, 3) en multipliant ces études en contexte fossile ou sub-fossile afin de mieux cerner les biais taphonomiques (altérations climatiques particulières, chimiques, mécaniques, absence de certains taxons, etc.)

propres à cette région, et 4) en considérant également les processus post-dépositionnels dans les analyses taphonomiques, trop souvent réduites à l'observation des traces de digestion.

C'est à ce prix, que des études plus complètes des paléoenvironnements et de la paléobiogéographie des faunes et hominines pléisto-holocènes dans la partie septentrionale de l'Afrique permettront de répondre aux questions concernant leur habitat et leur dispersion.

Un travail titanesque reste donc encore à effectuer, en favorisant une approche multi-taxons et une prise de conscience globale des chercheurs (biologistes, archéozoologues et paléontologues) travaillant au Maghreb.

## REMERCIEMENTS

Nous dédions ce travail à Émilie Campmas et son attrait indéfectible pour les déjections de carnivores et les carcasses en décomposition, mais aussi pour les différentes approches expérimentales qu'elle a développées en taphonomie et en archéozoologie. Nous remercions les organisateurs et le comité scientifique du colloque « Sociétés humaines et environnements dans la zone circumméditerranéenne du Pléistocène au début de l'Holocène » (Toulouse et distanciel, 8 et 9 mars 2021). Un grand merci à Maxime Cammas pour son aide avec la carte de localisation des sites. Enfin, nous remercions vivement les deux rapporteurs, Aurélien Royer et Corentin Bochaton, pour leurs corrections et commentaires sur ce manuscrit, ainsi que le comité éditorial de la revue *Paleo*, et particulièrement Peggy Bonnet, pour son suivi.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

ADAMOUCHE-DJERBAOUI M., LABDELLI F., DJELAILA Y., OULBA-CHIR K., ADAMOUCHE M.S., DENYS C. 2015 - Inventaire des rongeurs dans la région de Tiaret (Algérie). *Approche intégrative de la 6<sup>e</sup> extinction : Influence de l'installation des hommes modernes au Maroc sur l'évolution de la biodiversité des petits vertébrés terrestres. Travaux de l'Institut Scientifique, Série Générale*, 8, p. 105-112.

AHMIM M. 2019 - *Les Mammifères sauvages d'Algérie. Répartition et Biologie de la Conservation*. Les Editions du Net, 289 p.

ALIA Z., SEKOUR M., OULD EL HADJ M.D. 2012 - Importance des rongeurs dans le menu trophique de *Tyto alba* (Scopoli, 1759) dans la région de Souf (Algérie). *Revue des BioRessources*, 2 (2), p. 37-47.

AMANI F., BOUGARIANE B., STOETZEL E., 2012a - Partie 3 : grotte d'El Mnasra. Chapitre XVI : faunes et paléoenvironnements. In: M.A. EL HAJRAOUI, R. NESPOULET, A. DEBÉNATH, H. DIBBLE (Éd.), *Préhistoire de la région de Rabat-Témara*, éd. Villes et Sites Archéologiques du Maroc (VESAM), Volume III, p. 110-117.

AMANI F., REED K., HALLETT-DESGUEZ E., BOUGARIANE B., REED D. 2012b - Partie 4 : grotte des Contrebandiers. Chapitre XXIX : faunes et paléoenvironnements. In: M.A. EL HAJRAOUI, A. DEBÉNATH, R. NESPOULET, H. DIBBLE (Éd.), *Préhistoire de la région de Rabat-Témara*, éd. Villes et Sites Archéologiques du Maroc (VESAM), Volume III, p. 211-222.

- AMROUCHE-LARABI L., DENYS C., OUKHEMZA M., BENSIDHOUM M., HAMANI A., NICOLAS V., KHIFER L., MAMOU R. 2015 - Inventaire des petits vertébrés terrestres de quelques localités du Nord Algérien. *Approche intégrative de la 6<sup>e</sup> extinction : Influence de l'installation des hommes modernes au Maroc sur l'évolution de la biodiversité des petits vertébrés terrestres. Travaux de l'Institut Scientifique, Série Générale*, 8, p. 85-95.
- ANDREWS P. 1990 - *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Museum Publications, London., 239 p.
- ANDREWS P. 1995 - Experiments in taphonomy. *Journal Archaeological Science*, 22, p. 147-153.
- ANDREWS P., FERNANDEZ JALVO Y. 2018 - Seasonal variation in prey composition and digestion in small mammal predator assemblages. *International Journal of Osteoarchaeology*, 28, p. 318-331.
- AOUADI N., DRAKE N., BELHOUCHE L., HELA M., GASMI N., MHAMDI M., CANDY I., BARTON N., PEAT D., SCHWENNINGER J.L., STOETZEL E. 2018 - Nafta: A Middle Paleolithic site from South West of Tunisia. Paleoenvironmental changes and Human subsistence. Communication orale, XVIII<sup>e</sup> Congrès mondial de l'UISPP, Session XXIII-1, Paris, 04-09 juin 2018.
- ARNTZEN J.W., RECUERO E., CANESTRELLI D., MARTINEZ-SOLANO I. 2013 - How complex is the *Bufo bufo* species group? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69, p. 1203-1208.
- AULAGNIER S., CUZIN F., THEVENOT M. 2017 - *Mammifères sauvages du Maroc : peuplement, répartition, écologie*. Société Française pour l'Étude et la Protection des Mammifères, 340 p.
- BAILON S., HOSSINI S., RAGE J.C. 2017 - Amphibians and lepidosaurs from the Cenozoic of Morocco. In: S. ZOURI (Éd.), *Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances*. Mémoires de la Société Géologique de France, Volume 180, Paris, p. 453-484.
- BAILON S., RAGE J.C., STOETZEL E. 2011 - First extinct representative of the salamander crown-group from a Gondwanan continent: *Pleurodeles cf. waltl* from the Quaternary of Morocco. *Amphibia-Reptilia*, 32 (2), p. 245-252.
- BAKOUR S., MOULAI R. 2019 - Dietary analysis across breeding seasons of Eleonora's Falcon *Falco eleonora* on the western coast of Algeria. *Ostrich*, 90, p. 63-72.
- BARTON N., BOUZOUGGAR A., COLLCUTT S.N., HUMPHREY L.T. 2020 - 11. Other faunal remains. 11.1. Micromammals. In: N. BARTON, A. BOUZOUGGAR, S.N. COLLCUTT, L.T. HUMPHREY (Éd.), *Cemeteries and sedentism in the Later Stone Age of NW Africa: excavations at Grotte des Pigeons, Tafalalt, Morocco*, Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums, Mainz, p. 331.
- BEDDEK M., ZENBOUJJI-BEDDEK S., GENIEZ P., FATHALLA R., SOUROUILLE P., ARNAL V., DELLAOUI B., KOUDACHE F., TELALIA S., PEYRE O., CROCHET P.A. 2018 - Comparative phylogeography of amphibians and reptiles in Algeria suggests common causes for the east-west phylogeographic breaks in the Maghreb. *PLoS ONE* 13 (8), e0201218.
- BEDDIAF R., SEKOUR M., BISSATI-BOUAFIA S., SOUTTOU K. 2013 - Inventaire des rongeurs par piégeage direct dans la région de Djanet (Tassili N'ajjer-Sahara Central). *Revue des BioRessources*, 3 (1), p. 41-49.
- BEHRENSMEYER A.K. 1978 - Taphonomic and ecologic information on bone weathering. *Paleobiology*, 4, p. 150-162.
- BEHRENSMEYER A.K., HILL A.P. 1980 - *Fossils in the making: vertebrate taphonomy and paleoecology*. Univ. Chicago Press, Chicago, 338 p.
- BENAMANE A.H., BISSATI-BOUAFIA S., AMRANI K., PANSU J., POMPANON F., DOUMANDJI S., SEKOUR M. 2019 - Diet of Barn Owl (*Tyto alba*) determination from regurgitated pellets in southeastern Algeria, coupling the classical approach with the eDNA analysis. *Ponte Italian Journal of Sciences and Research*, 75 (2/1), p. 62-78.
- BENAMOR N., GUETOUACHE T., BOUNACEUR F. 2021 - Diet composition of the Pharaoh Eagle Owl, (Strigiformes, Strigidae) in a Steppe region of Algeria. *Ornis Hungarica*, 29 (2), p. 177-182.
- BEN AROUS E., PHILIPPE A., SHAO Q., TOMBRET O., MERCIER N., RICHARD M., RICHTER D., LENOBLE A., STOETZEL E., EL HAJRAOUI M.A., NESPOULET R., FALGUERES C. 2022 - An improved chronology for the Middle Stone Age at El Mnasra cave, Morocco. *PlosOne*, 17 (2), e0261282.
- BEN FALEH A., ALLAYA H., QUIGNARD J.P., SHAHIN A.A.A.B., TRABELSI M. 2016a - Patterns of skull shape variation in relation to some geoclimatic conditions in the greater jerboa *Jaculus orientalis* (Rodentia, Dipodidae) from Tunisia. *Turkish Journal of Zoology*, 40, p. 1-10.
- BEN FALEH A., ALLAYA H., SHAHIN A.A.A.B. 2016b - Geographic patterns of genetic variation in the greater Egyptian jerboa *Jaculus orientalis* (Dipodidae, Rodentia) from Tunisia. *Biochemical Systematics and Ecology*, 68, p. 15-22.
- BEN FALEH A., CORNETTE R., ANNABI A., SAÏD K., DENYS C. 2013 - Patterns of size and skull shape variability in Tunisian populations of *Jaculus jaculus* (Rodentia:Dipodidae). *Acta Zoologica Bulgarica*, 65 (2), p. 217-223.
- BEN FALEH A., COSSON J.F., TATARD C., BEN OTHMEN A., SAÏD K., GRANJON L. 2010 - Are there two cryptic species of the lesser jerboa *Jaculus jaculus* (Rodentia: Dipodidae) in Tunisia? Evidence from molecular, morphometric, and cytogenetic data. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99, p. 673-686.
- BEN FALEH A., GRANJON L., TATARD C., BEN OTHMEN A., SAÏD K., COSSON J.F. 2012a - Phylogeography of the Greater Egyptian Jerboa (*Jaculus orientalis*) (Rodentia: Dipodidae) in Mediterranean North Africa. *Journal of Zoology*, 286(3), p. 208-220.
- BEN FALEH A., GRANJON L., TATARD C., BORATYŃSKI Z., COSSON J.F., SAÏD K. 2012b - Phylogeography of two cryptic species of African desert jerboas (Dipodidae: *Jaculus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 107 (1), p. 27-38.

- BEN SALEM I., IBRAHIM A.B., CHETOUI M.B., NOUIRA S. 2017 - Morpho-geometric analysis of eight grass mouse species of the genus *Lemniscomys* (Rodentia: Muridae). *Pakistan Journal of Zoology*, 49 (1), p. 351-354.
- BEN SALEM I., IBRAHIM A.B., CHETOUI M.B., NOUIRA S. 2018 - Contribution to the study of the genus *Lemniscomys* (Rodentia: Muridae). Morphometric and molecular approaches. *Biologia*, 73(4), p. 339-349.
- BEUKEMA W., DE POUS P., DONAIRE-BARROSO D., BOGAERTS S., CARCIA-PORTA J., ESCORIZA D., ARRIBAS O.J., EL MOUDEN E.H., CARRANZA S. 2013 - Review of the systematics, distribution, biogeography and natural history of Moroccan amphibians. *Zootaxa*, Volume 3661, Magnolia Press, Auckland, New Zealand, 60 p.
- BORATYNSKI Z., BRITO J.C., MAPPE T. 2012 - The origin of two cryptic species of African desert jerboas (Dipodidae: *Jaculus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 105, p. 435-445.
- BOUARAKIA O., DENYS C., NICOLAS V., BENAZZOU T., BENHOUSSA A. 2019a - Biogeographic history of *Gerbillus campestris* (Rodentia, Muridae) in Morocco as revealed by morphometric and genetic data. *Bonn Zoological Bulletin*, 68(1), p. 97-124.
- BOUARAKIA O., DENYS C., NICOLAS V., BENAZZOU T., BENHOUSSA A. 2019b - First molecular identification of *Gerbillus amoenus* (Rodentia, Muridae) in Morocco. *Zoology and Ecology* 29 (2), p. 106-112.
- BOUARAKIA O., DENYS C., TIFAROUINE L., NICOLAS V., BENAZZOU T., BENHOUSSA A. 2018 - Notes on the distribution and phylogenetics of two rare small Gerbillinae (Rodentia, Muridae) in Morocco: *Gerbillus simoni* and *Gerbillus henleyi*. *Comptes-Rendus Biologies*, 341, p. 398-409.
- BOUARAKIA O., LALIS A., BENHOUSSA A., BENAZZOU T., DENYS C. 2021 - Range extension and first genetic identification in Morocco of Sundevall's jird *Meriones crassus* (Rodentia, Muridae). *Arxius de Miscellania Zoologica*, 19, p. 83-98.
- BOUNACEUR F., BISSAAD F.Z., MARNICHE F., BOUTHELDJA H., ABAITER N., KHELLIL K., SAAD A. 2016 - Écologie trophique du hibou Grand-Duc du désert *Bubo Ascalaphus* (Savigny, 1809) dans la région de l'Ahaggar, sud algérien. *Revue Ivoirienne des Sciences et Technologie*, 27, p. 175-189.
- BOUZOUGGAR A., HUMPHREY L.T., BARTON N., PARFITT S.A., CLARK BALZAN L., SCHWENNINGER J.-L., EL HAJRAOUI M.A., NESPOULET R., BELLO S.M. 2018 - 90,000 year-old specialised bone technology in the Aterian Middle Stone Age of North Africa. *PLoS ONE* 13 (10), e0202021.
- BRAHMI K., KHECHEKHOUCHE E.A., MOSTEFAOUI O., DOUMANDJI S., BAZIZ B., AULAGNIER S. 2012 - First quantitative data on the diet of the fennec fox, *Vulpes zerda* (Canidae, Carnivora) in Algeria. *Folia Zoologica*, 61 (1), p. 61-70.
- BRUDERER C., DENYS C. 1999 - Inventaire taxonomique et taphonomique d'un assemblage de pelotes d'un site de nidification de *Tyto alba* de Mauritanie. *Bonner zoologische Beiträge*, 48 (3-4), p. 245-257.
- CAMPMAS É., CHAKROUN A., MERZOUG S. 2016 - Données préliminaires sur l'exploitation de la malacofaune marine par les groupes ibéromaurusiens de l'abri Alain (Oran, Algérie). *Paleo*, 27, p. 83-104.
- CAMPMAS É., STOETZEL E., DENYS C. 2018 - African carnivores as taphonomic agents: Contribution of modern coprogenic sample analysis to their identification. *International Journal of Osteoarcheology*, 28, p. 237-263.
- CHAID SAOUDI Y. 2012 - Contribution à la connaissance des faunes préhistoriques d'Algérie. *Ikosim*, 1, p. 7-23.
- CHENCHOUNI H. 2014 - Diet of the Little Owl (*Athene noctua*) during the pre-reproductive period in a semi-arid Mediterranean region. *Zoology and Ecology*, 24 (4), p. 314-323.
- CHEVALIER F., THEVENOT M., BERGIER P. 2012 - Notes sur quelques mammifères terrestres observés près de Dakhla, Oued Ad-Deheb. *Go-South Bulletin*, 9, p. 1-6.
- CORNETTE R., HERREL A., STOETZEL E., MOULIN S., HUTTNER R., DENYS C., BAYLAC M. 2015a - Specific information levels in relation to fragmentation patterns of shrew mandibles: do fragments tell the same story? *Journal of Archaeological Science*, 53, p. 323-330.
- CORNETTE R., STOETZEL E., BAYLAC M., MOULIN S., HUTTNER R., NESPOULET R., EL HAJRAOUI M.A., DENYS C., HERREL A. 2015b - Shrews of the genus *Crocidura* from El Harhoura 2 (Témara, Morocco): The contribution of broken specimens to the understanding of Late Pleistocene-Holocene palaeoenvironments in North Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 436, p. 1-8.
- DAUPHIN Y., CASTILLO-MICHEL H., DENYS C., EL HAJRAOUI M.A., NESPOULET R., STOETZEL E. 2018 - Diagenetic alterations of *Meriones* incisors (Rodentia) of El Harhoura 2 cave, Morocco (Late Pleistocene - Middle Holocene). *Paläontologische Zeitschrift*, 92(1), p. 163-177.
- DAUPHIN Y., CASTILLO-MICHEL H., FARRE B., MATAAME A., RBII K., RIHANE A., STOETZEL E., DENYS C. 2015 - Identifying predation on rodent teeth through structure and composition: a case from Morocco. *Micron*, 75, p. 34-44.
- DAUPHIN Y., NESPOULET R., EL HAJRAOUI M.A., STOETZEL E., DENYS C. 2012 - Can color be used as a proxy for paleoenvironmental reconstructions based on archaeological bones? El Harhoura (Morocco) case study. *Journal of Taphonomy*, 10(2), p. 69-84.
- DENYS C. 2002 - Taphonomy and experimentation. *Archaeometry*, 44, p. 469-484.
- DENYS C. 2011 - Des référentiels en taphonomie des petits vertébrés : bilan et perspectives. In: V. LAROUANDIE, J.B. MALLYE, C. DENYS (Éd.), *Taphonomie des Petits Vertébrés : Référentiels et Transferts aux Fossiles*. Table Ronde du RTP Taphonomie à Talence (20-21 octobre 2009), *British Archaeological Reports*, S2269 2011, p. 7-22.
- DENYS C., BOUARAKIA O. 2022 - Les petits mammifères terrestres du Maroc, une biodiversité riche et méconnue. *Travaux de l'Institut Scientifique, série Zoologie*, 61, p. 1-100.

- DENYS C., KOWALSKI K., DAUPHIN Y. 1992 - Mechanical and chemical alterations of skeletal tissues in a recent Saharian accumulation of faeces from *Vulpes rueppelli* (Carnivora, Mammalia). *Acta zoologica Cracoviensia*, 35 (2), p. 265-283.
- DENYS C., MAHBOUBI M. 1992 - Altérations structurales et chimiques des éléments squelettiques de pelotes de régurgitation d'un rapace diurne. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série A*, 14 (1), p. 229-249.
- DENYS C., PATOU-MATHIS M. 2014 - *Manuel de Taphonomie*. Éditions Errance, Collection Archéologiques, Arles, France, 284 p.
- DENYS C., SCHUSTER M., GUY F., MOUCHELIN G., VIGNAUD P., VIRIOT L., BRUNET M., DURINGER P., FANONE F., DJIMDOU-MALBAYE A., LIKIUS A., MACKAYE H.T., SUDRE J. 2007 - Taphonomy in present day desertic environment: the case of the Djourab (Chad) Plio-Pleistocene deposits. *Journal of Taphonomy*, 5 (4), p. 177-203.
- DENYS C., STOETZEL E., ANDREWS P., BAILON S., RIHANE A., HUCHET J.B., FERNANDEZ-JALVO Y., LAROULANDIE V. 2018 - Taphonomy of small predators multi-taxa accumulations: palaeoecological implications. *Historical Biology*, 30 (6), p. 868-881.
- DENYS C., STOETZEL E., LALIS A., NICOLAS V., DELAPRE A., MATAAME A., TIFRAOUINE L., RIHANE A., EL BRINI H., LIEFRID S., FAHD S., OUAROUB A., CHERKAOUI A., FEKHAOUI M., BENHOUSSA A., EL HASSANI A., BENZAOU T. 2015 - Inventaire des petits mammifères de milieux anthropisés et naturels du Maroc septentrional. *Approche intégrative de la 6<sup>e</sup> extinction : Influence de l'installation des hommes modernes au Maroc sur l'évolution de la biodiversité des petits vertébrés terrestres, Travaux de l'Institut Scientifique, Série Générale*, 8, p. 113-126.
- DENZER W. 2021 - The correct name for the North African rock lizard is *Agama bibronii* A. Duméril in Duméril & Duméril, 1851, not *Agama impalearis* Boettger, 1874 (Reptilia, Squamata). *Bionomina*, 25, p. 76-80.
- DJELAILA Y., DENYS C., STOETZEL E., CORNETTE R., LALIS A., ADAMOUDJERBAOUI M., BOUKHEMZA, M. 2018 - Étude craniométrique du complexe d'espèces *Meriones shawii-grandis* (Mammalia: Rodentia) au Maroc, en Algérie et en Tunisie. *Comptes Rendus Biologies*, 341, p. 28-42.
- DJILALI K., SEKOUR M., SOUTTOU K., ABABSA L., GUEZOUL O., DENYS C., DOUMANDJI S. 2016 - Diet of Short-eared Owl *Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763) in desert area at Hassi El Gara (El Golea, Algeria). *Zoology and Ecology*, 26 (3), p. 15-165.
- DRIDI Y. 2015 - *La faune holocène en Tunisie : études paléontologique, archéozoologique, taphonomique et paléoenvironnements*. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille, France, 457 p.
- DROUAI H., BELHAMRA M., MIMECHE F. 2018 - Inventory and distribution of the rodents in Aurès Mountains and Ziban oasis (Northeast of Algeria). *Annales de Biología*, 40, p. 47-55.
- DUFRESNES C., STRACHINIS I., SURIADNA N., MYKYTYNETS G., COGALNICEANU D., SZEKELY P., VUKOV T., ARNTZEN J.W., WIELSTRA B., LYMBERAKIS P., GEFFEN E., GAFNY S., KUMLUTAS Y., ILGAZ Ç., CANDAN K., MIZSEI E., SZABOLCS M., KOLENDA K., SMIRNOV N., GENIEZ P., LUKANOV S., CROCHET P.A., DUBEY S., PERRIN N., LITVINCHUK S.N., DENOËL M. 2019 - Phylogeography of a cryptic speciation continuum in Eurasian spadefoot toads (*Pelobates*). *Molecular Ecology*, 28, p. 3257-3270.
- DUMBACHER J.P., CARLE E.J., RATHBUN G.B. 2016 - *Petrosaltator* gen. nov., a new genus replacement for the North African sengi *Elephantulus rozeti* (Macroscelidea; Macroscelididae). *Zootaxa* 4136 (3), p. 567-579.
- DUPUY H. 2012 - *Régime alimentaire du Hibou moyen duc (Asio otus), à Sidi Chiker (Maroc)*. Mémoire de Licence, Université Paul Sabatier, Toulouse, France, 18 p.
- EDDINE A., MOSTEFAI N., DE SMET K., KLEES D., ANSORGE H., KARSSENE Y., NOWAK C., VAN DER LEER P. 2017 - Diet composition of a newly recognized canid species, the African golden wolf (*Canis anthus*) in northern Algeria. *Annales Zoologici Fennici*, 54, p. 347-356.
- ESCORIZA D., BEN HASSINE J. 2019 - *Amphibians of North Africa*. Academic Press, 350 p.
- FAHD S., MEDIANI M., OHLER A.-M., DENYS C., SANTOS X. 2015 - Diversité et conservation de la faune batrachologique du Bassin Versant d'Oued Laou (Rif, nord-ouest du Maroc). *Approche intégrative de la 6<sup>e</sup> extinction : Influence de l'installation des hommes modernes au Maroc sur l'évolution de la biodiversité des petits vertébrés terrestres, Travaux de l'Institut Scientifique, Série Générale*, 8, p. 69-84.
- FARHI Y., HANI K., AHMAT M.L., BAMBRA K.E., RADJAH T., ABSIK K., SOUTTOU K., BELHEMRA M., 2016 - Premières données sur le comportement trophique de la chouette effraie (*Tyto alba* Scopoli, 1769) dans la région de Biskra (Sahara septentrional algérien). *Journal Algérien des Régions Arides (JARA)*, 13, p. 113-120.
- FARRE B., MASSARD P., NOUET J., DAUPHIN Y. 2014 - Preservation of rodent bones from El Harhoura 2 cave (Morocco, Neolithic – Middle Palaeolithic): Microstructure, mineralogy, crystallinity and composition. *Journal of African Earth Sciences*, 92, p. 1-13.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y., ANDREWS P. 2003 - Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *Journal of Taphonomy*, 1, p. 147-163.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y., ANDREWS P. 2016 - *Atlas of Taphonomic identifications. 1000+ Images of fossil and recent mammal bone modification*. Springer, 359 p.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y., ANDREWS P., DENYS C. 1999 - Cutmarks on small mammals at Olduvai Gorge Bed-I. *Journal of Human Evolution*, 36, p. 587-589.
- FERNÁNDEZ-JALVO Y., ANDREWS P., DENYS C., SESE C., STOETZEL E., MARIN MONFORT D., PEQUERO D. 2016 - Taphonomy for taxonomists, implications in small mammal studies. *Quaternary Science Reviews*, 139, p. 138-157.

FERNÁNDEZ-JALVO Y., DENYS C., ANDREWS P., WILLIAMS T., DAUPHIN Y., HUMPHREY L. 1998 - Taphonomy and palaeoecology of Olduvai Bed-1 (Pleistocene, Tanzania). *Journal of Human Evolution*, 34, p. 137-172.

FERNANDEZ-JALVO Y., RUEDA L., FERNANDEZ F.J., GARCIA-MORATO S., MARIN-MONFORT M.D., MONTALVO C.I., TOMASSINI R., CHAZAN M., HORWITZ L.K., ANDREWS P. 2022 - Understanding the Impact of Trampling on Rodent Bones. *Quaternary*, 5(11), <https://doi.org/10.3390/quat5010011>.

FERNÁNDEZ-JALVO Y., SCOTT L., ANDREWS P. 2011 - Taphonomy in palaeoecological interpretations. *Quaternary Science Reviews*, 30, p. 1296-1302.

GARCIA PORTA J., LITVINCHUK S.N., CROCHET P.A., ROMANO A., GENIEZ P., LO-VALVO M., LYMBERAKIS P., CARRANZA S. 2012 - Molecular phylogenetics and historical biogeography of the west-palaearctic common toads (*Bufo bufo* species complex). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 63 (1), p. 113-130.

GENIEZ P. 2015 - *Serpents d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient*. Delachaux et Niestlé, 384 p.

GENIEZ P., PADIAL J.M., CROCHET P.A. 2011 - Systematics of north African *Agama* (Reptilia: Agamidae): a new species from the central Saharan mountains. *Zootaxa*, 3098, p. 26-46.

GERAADS D., AMANI F., BEN-NCER A., MCPHERRON S., RAYNAL J.P., HUBLIN J.J. 2013 - The rodents from the late Middle Pleistocene hominid-bearing site of J'bel Irhoud, Morocco, and their chronological and paleoenvironmental implications. *Quaternary Research*, 80, p. 552-561.

GERAADS D., RAYNAL J.P., SBIHI-ALAOUI F.Z. 2010 - Mammalian faunas from the Pliocene and Pleistocene of Casablanca (Morocco), *Historical Biology*, 22 (1-3), p. 275-285.

GLEED-OWEN C., BARTON N. 2020 - 11. Other faunal remains. 11.2. Amphibians and Reptiles. In: N. BARTON, A. BOUZOUGGAR, S.N. COLLCUTT, L.T. HUMPHREY (Éd.), *Cemeteries and sedentism in the Later Stone Age of NW Africa: excavations at Grotte des Pigeons, Taforal, Morocco*, Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums, Mainz, p. 332-334.

GMIRA S., DE LAPPARENT DE BROIN F., GERAADS D., LEFEVRE D., MOHIB A., RAYNAL J.P. 2013 - Les tortues du Pliocène d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) et de localités mio-pliocènes avoisinantes. *Geodiversitas*, 35 (3), p. 691-733.

GONCALVES D.V., BRITO J.C., CROCHET P.A., GENIEZ P., PADIAL J.M., HARRIS D.J. 2012 - Phylogeny of North African *Agama* lizards (Reptilia: Agamidae) and the role of the Sahara desert in vertebrate speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 64, p. 582-591.

GRANJON L., DOBIGNY G., CHEVRET P., NDIAYE A. 2018 - Histoire évolutive et taxonomie intégrative dans le genre *Gerbillus* (Rodentia : Muridae). 1<sup>er</sup> Colloque International d'Ecophysiologie Animale et Biodiversité, 22-23 Novembre 2016, USTHB, Alger, Algérie. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle d'Afrique du Nord*, 74, p. 43-55.

GUERZOU A., SOUTTOU K., DERDOUKH W., GUERZOU M., DOUMANDJI S. 2017 - Role of common raven, *Corvus corax*, in reducing crop pests population in some agricultural areas in Algeria. *Journal of Environmental Biology*, 38 (4), p. 539-542.

GUILLAUD E., LEBRETON L., BEAREZ P. 2018 - Taphonomic signature of Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) on fish remains. *Folia Zoologica*, 67 (3-4), p. 143-154.

GUIMARAES S., FERNANDEZ-JALVO Y., STOETZEL E., GORGE O., BENNETT E.A., DENYS C., GRANGE T., GEIGL E.-M. 2016 - Owl pellets: a wise DNA source for small mammals genetics. *Journal of Zoology*, 298 (1), p. 64-74.

GUIMARAES S., PRUVOST M., DALIGAULT J., STOETZEL E., CÔTÉ N., NESPOULET R., NICOLAS V., LALIS A., DENYS C., GEIGL E.M., GRANGE T. 2017 - A cost-effective high-throughput metabarcoding approach powerful enough to genotype ~44 000 year-old rodent remains from Northern Africa. *Molecular Ecology Resources*, 17 (3), p. 405-417.

HUBLIN J.J., BEN-NCER A., BAILEY S.E., FREIDLINE S. E., NEUBAUER S., SKINNER M. W., BERGMANN I., LE CABEC A., BENAZZI S., HARVATI K., GUNZ P. 2017 - New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of Homo sapiens. *Nature*, 546, p. 289-292.

IDOUHAR-SAADY H., MOULAI R., SOUTTOU K., BAZIZ-NEFFAH F., SMAI A., ZENIA S., DOUMANDJI S. 2014 - Diet comparison between fledgling and adult Tawny Owl *Strix aluco* Linné, 1758 (Aves; Strigidae) in suburban area of El Harrach (Algiers, Algeria). *International Journal of Zoology and Research*, 4 (4), p. 59-66.

KAPLI P., LYMBERAKIS P., CROCHET P.A., GENIEZ P., BRITO J.C., ALMUTAIRI M., AHMADZADEH F., SCHMITZ A., WILMS T., POUYANI N.R., POULAKAKIS N. 2015 - Historical biogeography of the lacertid lizard *Mesalina* in North Africa and the Middle East. *Journal of Biogeography*, 42, p. 267-279.

KARSSENE Y., CHAMMEM M., LI F., EDDINE A., HERMANN A., NOUIRA S. 2019 - Spatial and temporal variability in the distribution, daily activity and diet of fennec fox (*Vulpes zerda*), red fox (*Vulpes vulpes*) and African golden wolf (*Canis anthus*) in southern Tunisia. *Mammalian Biology*, 95, p. 41-50.

KHEMIRI H., PIMENTA J., AMORIM A., CHEVRET P., NOUIRA S., LOPES A. M. 2017 - Genetic diversity within two Tunisian wild jirds: *Meriones shawi* and *Meriones libycus* (Rodentia, Gerbillinae). *African Zoology*, 52(1), p. 9-20.

LALIS A., LEBLOIS R., LIEFRIED S., OUAROUR A., BEERAVOLU C., MICHAUX J., HAMANI A., DENYS C., NICOLAS V. 2016a - New molecular data favour an anthropogenic introduction of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in North Africa. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 54 (1), p. 1-12.

LALIS A., LEBLOIS R., STOETZEL E., BENAZZOU T., SOUTTOU K., DENYS C., NICOLAS V. 2016b - Phylogeography and demographic history of the Shaw's Jird (*Meriones shawi* complex) in North Africa. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118 (2), p. 262-279.

- LALIS A., MONA S., STOETZEL E., BONHOMME F., SOUTTOU K., OUAROUR A., AULAGNIER S., DENYS C., NICOLAS V. 2018 - Out of Africa: demographic and colonization history of the Algerian mouse (*Mus spretus* Lataste). *Heredity*, 122, p. 150-171.
- LEBRETON L., BAILON S., GUILLAUD E., TESTU A., PERRENOUD C. 2020 - Multi-taxa referential of a modern Eurasian Eagle-Owl (*Bubo bubo*) aerie. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 32, 102417.
- LLOVERAS L., COSSO A., SOLE J., CLARAMUNT-LOPEZ B., NADAL J. 2018 - Taphonomic signature of golden eagles (*Aquila chrysaetos*) on bone prey remains. *Historical Biology*, 30 (6), p. 835-854.
- LOPEZ-GARCIA J.M., AGUSTI J., AOURAGHE H. 2013 - The small mammals from the Holocene site of Guenfounda (Jerada, Eastern Morocco): chronological and paleoecological implications. *Historical Biology*, 25 (1), p. 51-57.
- LYMAN R.L. 1994 - *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 524 p.
- MANAA A., SOUTTOU K., SEKOUR M., BENDJOUDI D., GUEZOUZ O., BAZIZ-NEFFAH F., DOUMANDJI S., STOETZEL E., DENYS C. 2013 - Diet of Black-shouldered Kite *Elanus caeruleus* in a farmland area near Algiers, Algeria. *Ostrich: Journal of African Ornithology*, 84 (2), p. 113-117.
- MARTINEZ-FREIRIA F., CROCHET P.-A., FAHD S., GENIEZ P., BRITO J.C., VELO-ANTON G. 2017 - Integrative phylogeographical and ecological analysis reveals multiple Pleistocene refugia for Mediterranean *Daboia* vipers in north-west Africa. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122(2), p. 366-384.
- MARTINEZ-NAVARRO B., KAROUI-YAAKOUB N., OMS O., AMRI L., LOPEZ-GARCIA J.M., ZERAI K., BLAIN H.A., MTIMET M.S., ESPIGARES M.P., BEN HAJ ALI N., ROS-MONTOYA S., BOUGHDIRI M., AGUSTI J., KHAYATI-AMMAR H., MAALAOUI K., EL KHIR M.O., SALA R., OTHMANI A., HAWAS R., GOMEZ-MERINO G., SOLE A., CARBONELL E., PALMQVIST P. 2014 - The early Middle Pleistocene archeopaleontological site of Wadi Sarrat (Tunisia) and the earliest record of *Bos primigenius*. *Quaternary Science Reviews*, 90, p. 37-46.
- MEDIANI M., BRITO J.C., FAHD S. 2015 - Atlas of the amphibians and reptiles of northern Morocco: updated distribution and patterns of habitat selection. *Basic and Applied Herpetology*, 29, p. 81-107.
- MERABET K., SANCHEZ E., DAHMANA A., BOGAERTS S., DONAIRE D., STEINFARTZ S., JOGER U., VENCES M., KARAR M., MOALI A. 2016 - Phylogeographic relationships and shallow mitochondrial divergence of Algerian populations of *Salamandra algira*. *Amphibia-Reptilia*, 37, p. 1-8.
- MERZOUG S., AOUIMEUR S., DJELLID A., AOUZIA L., MORALES J., MAMERI M., CARRION MARCO Y., EDDARGACH W., SAIDANI N., STOETZEL E., AOUICHA M. 2020 - Données préliminaires sur la présence d'une occupation néolithique à Medjez II (Sétif, Algérie). *Libyca*, 36, p. 51-76.
- MEUNIER M., STOETZEL E., SOUTTOU K., SEKOUR M., MOUSSA H., BOUKHEMZA M., DOUMANDJI S., DENYS C. 2020 - Mise à jour de la liste des Rongeurs d'Algérie, biogéographie et implications paléontologiques. *Bulletin Société Zoologique de France*, 145 (4), p. 413-474.
- MHAMDI H., STOETZEL E., BOUARAKIA O., AOURAGHE H., SOUHIR M. 2022 - Morphological, biometric and taphonomic analysis of Holocene gerbils from Guenfounda (Eastern Morocco) and first mention of *Gerbillus henleyi* in a fossil record. *Historical Biology*. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2057227>
- MTIMET M. 2021 - *The microvertebrates (Micromammals, Amphibians, Reptiles, Aves and Fishes) from the archeopaleontological site of Wadi Sarrat (NW Tunisia) Bio-geochronology, Paleobiogeography and Paleoenvironmental reconstruction*. Thèse de Doctorat, Programme Erasmus Mundus IDQP, Universitat Rovira I Virgili, Espagne, 150 p.
- NDIAYE A., BÂ K., ANISKIN V., BENAZZOU T., CHEVRET P., KONEČNÝ A., SEMBÈNE M., TATARD C., KERGOAT G.J., GRANJON L. 2012 - Evolutionary systematics and biogeography of endemic gerbils (Rodentia, Muridae) from Morocco: an integrative approach. *Zoologica Scripta*, 41 (1), p. 11-28.
- NDIAYE A., CHEVRET P., DOBIGNY G., ETGRANJON L. 2016a - Evolutionary systematics and biogeography of the arid habitat-adapted rodent genus *Gerbillus* (Rodentia, Muridae): a mostly Plio-Pleistocene African history. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 54, p. 299-317.
- NDIAYE A., HIMA K., DOBIGNY G., SOW A., DALECKY A., BÂ K., THIAM M., GRANJON L. 2014 - Integrative taxonomy of a poorly known Sahelian rodent, *Gerbillus nancillus* (Muridae, Gerbillinae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 253(5), p. 430-439.
- NDIAYE A., SHANAS U., CHEVRET P., GRANJON L. 2013 - Molecular variation and chromosomal stability within *Gerbillus nanus* (Rodentia, Gerbillinae): taxonomic and biogeographic implications. *Mammalia*, 77(1), p. 105-111.
- NDIAYE A., TATARD C., STANLEY W., GRANJON L. 2016b - Taxonomic hypotheses regarding the genus *Gerbillus* (Rodentia, Muridae, Gerbillinae) based on molecular analyses of museum specimens. *ZooKeys*, 566, p. 145-155.
- NICOLAS V., HAMANI A., AMROUCHE L., BENSIDHOUM M., BOUKHEMZA M., DOUMANDJI S., DENYS C. 2014a - First molecular evidence for the presence of *Crocidura pachyura* (Mammalia, Soricidae) in Kabylie (Algeria). *Mammalia*, 78 (2), p. 245-249.
- NICOLAS V., JACQUET F., STOETZEL E., LALIS A., DELAPRE A., EL BRINI H., MATAAME A., RIHANE A., LIEFRIED S., OUAROUR A., DENYS C. 2015a - Identification moléculaire et histoire phylogéographique et démographique des musaraignes du Maroc septentrional. *Approche intégrative de la 6<sup>e</sup> extinction : Influence de l'installation des hommes modernes au Maroc sur l'évolution de la biodiversité des petits vertébrés terrestres. Travaux de l'Institut Scientifique, Série Générale*, 8, p. 141-150.
- NICOLAS V., MATAAME A., CROCHET P., GENIEZ P., FAHD S., OHLER A. 2018 - Phylogeography and ecological niche modeling unravel the evolutionary history of the African green toad, *Bufo boulengeri boulengeri* (Amphibia: Bufonidae), through the Quaternary. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 56, p. 102-116.

- NICOLAS V., MATAAME A., CROCHET P.-A., GENIEZ P., OHLER A. 2015b - Phylogeographic patterns in North African water frog *Pelophylax saharicus* (Anura: Ranidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 53 (3), p. 239-248.
- NICOLAS V., NDIAYE A., BENAZZOU T., SOUTTOU K., DELAPRE A., COULOUX A., DENYS C. 2014b - Phylogeography of the North African Dipodil (Rodentia: Muridae) Based on Cytochrome b Sequences. *Journal of Mammalogy*, 95 (2), p. 241-253.
- NICOLAS V., SOUTTOU K., GOUISSEM K., DOUMANDJI S., DENYS C. 2014c - First molecular evidence for the presence of *Gerbillus latastei* (Rodentia, Muridae) in Algeria. *Mammalia*, 78 (2), p. 267-271.
- OLSEN S.L., SHIPMAN P. 1988 - Surface modification on bone: Trampling versus butchery. *Journal of Archaeological Science*, 15, p. 535-553.
- OUARAB S., DOUMANDJI S. 2017 - Écologie trophique de la chouette effraie *Tyto alba* (Scopoli, 1769) dans la réserve naturelle de la zone humide de Réghaïa. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 142(1), p. 13-28.
- OUESLATI T., KBIRI ALAOUI M., ICHKHAKH A., CALLEGARIN L., DE CHAZELLE C.A., ROCCA E., CARRATO C. 2020 - 1st century BCE occurrence of chicken, house mouse and black rat in Morocco: Socio-economic changes around the reign of Juba II on the site of Rirha. *Journal of Archaeological Science: Reports*, 29, 102162.
- OUNI R., DALHOUMI R., NEFLA A., HMIDA G., OUESLATI W., GMATI R., BEN ABA W., BEN MARZOU A., NOUIRA S. 2017 - Biodiversity survey in the Medjerda river at the mouth of the artificial lake "Sidi Salem dam". *Exploralis*, Tunis, 88 p.
- PIÑERO P., AGUSTI J., HADDOUMI H., EL HAMMOUTI K., CHACON M.G., SALA-RAMOS R. 2020 - *Golunda aouraghei*, sp. nov., the last representative of the genus *Golunda* in Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e1742726.
- POTI A., KEHL M., BROICH M., CARRION MARCO Y., HUTTNER R., JENTKE T., LINSTADTER J., LOPEZ-SAEZ J.A., MIKDAD A., MORALES J., PEREZ-DIAZ S., PORTILLO M., SCHMID C., VIDALMATUTANO P., WENIGER G.C. 2019 - Human occupation and environmental change in the western Maghreb during the last glacial maximum (LGM) and the late glacial. New evidence from the Iberomaurusian site Ifri el Baroud (northeast Morocco). *Quaternary Science Reviews*, 220, p. 87-110.
- RATO C., HARRIS D.J., CARRANZA S., MACHADO L., PERERA A. 2016 - The taxonomy of the *Tarentola mauritanica* species complex (Gekkota: Phyllodactylidae): Bayesian species delimitation supports six candidate species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, p. 271-278.
- RECUERO E., CANESTRELLI D., VÖRÖS J., SZABO K., POYARKOV N.A., ARNTZEN J.W., CRNOBRNJICA-ISAILOVIC J., KIDOV A.A., COGALNICEANU D., CAPUTO F.P., NASCETTI G., MARTINEZ-SOLANO I. 2012 - Multilocus species tree analyses resolve the radiation of the widespread *Bufo bufo* species group (Anura, Bufonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62, p. 71-86.
- REED D., BARR, W.A. 2010 - A preliminary account of the rodents from Pleistocene levels at Grotte des Contrebandiers (Smuggler's Cave), Morocco. *Historical Biology*, 22 (1), p. 286-294.
- RICHTER D., GRÜN R., JOANNES-BOYAU R., STEELE T.E., AMANI F., RUE M., FERNANDES P., RAYNAL J.P., GERAADS D., BEN-NCER A., HUBLIN J.J., MC PHERRON S.P. 2017 - The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age. *Nature*, 546, p. 293-296.
- RIHANE A., LAHROUZ S., HAMOUMI R. 2015 - Étude du régime alimentaire de la Chouette effraie *Tyto alba* (Strigiforme, Tytonidae) dans la région de Lalla Mimouna dans la plaine du Gharb, plaine du Maroc atlantique. *Afrique SCIENCE*. 11 (2), p. 116-126.
- SAHNOUNI M., PARES J.M., DUVAL M., CACERES I., HARICHANE Z., VAN DER MADE J., PEREZ-GONZALEZ A., ABDESSADOK S., KANDI N., DERRADJI A., MEDIG M., BOULAGHRAIF K., SEMAW S. 2018 - 1.9-million- and 2.4-million-year-old artifacts and stone tool cutmarked bones from Ain Boucherit, Algeria. *Science*, 362 (6420), p. 1297-1301.
- SAHNOUNI M., ROSELL J., VAN DER MADE J., VERGES J.M., OLLE A., KANDI N., HARICHANE Z., DERRADJI A., MEDIG M. 2013 - The first evidence of cut marks and usewear traces from the Plio-Pleistocene locality of El-Kherba (Ain Hanech), Algeria: implications for early hominin subsistence activities circa 1.8 Ma. *Journal of Human Evolution*, 64, p. 137-150.
- SAIDANI N., MERZOUG S., KHERBOUCHE F., STOETZEL E. 2016 - Nouvelles données sur le contexte taphonomique et environnemental des occupations néolithiques de la grotte de Gueldaman GLD1 (Algérie) d'après l'étude des microvertébrés. *Journal of Materials and Environmental Science*, 7 (10), p. 3800-3817.
- SALVI D., PERERA A., SAMPAIO F.L., CARRANZA S., HARRIS D.J. 2018 - Underground cryptic speciation within the Maghreb: Multilocus phylogeography sheds light on the diversification of the checkerboard worm lizard *Trogonophis wiegmanni*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 120, p. 118-128.
- SEKOUR M., SOUTTOU K., GUERZOU A., BENBOUZID N., GUEZOUZ O., ABABSA L., DENYS C., DOUMANDJI S. 2014 - Importance de la Mérione de Shaw *Meriones shawii* au sein des composantes trophiques de la Chouette effraie *Tyto alba* en milieux steppiques de l'Algérie. *Comptes Rendus Biologies*, 337 (6), p. 405-415.
- SENS X., OUJAA A., GRIMAUD-HERVE D., ZAZZO A., LEBON M., TOMBRET O., CAMPMAS E., STOETZEL E., EL HAJRAOUI M.A., NESPOULET R. 2016 - Premiers résultats de l'étude anthropologique des restes humains de la grotte de M'Tsogatin 1 (région d'Oulmes, Maroc). *Journal of Materials and Environmental Science*, 7 (10), p. 3746-3762.
- SHENBROT G. 2013 - Geographic range, morphometric variation and niche differentiation in greater Egyptian jerboa, *Jaculus orientalis*. *Mammalia*, 77 (3), p. 317-328.

- SHENBROT G., FELDSTEIN T., MEIRI S. 2016 - Are cryptic species of the Lesser Egyptian Jerboa, *Jaculus jaculus* (Rodentia, Dipodidae), really cryptic? Re-evaluation of their taxonomic status with new data from Israel and Sinai. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 54 (2), p. 148-159.
- SOUILEM Z., GUEZOUL O., SEKOUR M., ABABSA L. 2018 - Place des espèces proies dans le menu trophique des rapaces nocturnes dans les milieux phoenicicoles. *Revue des Bioressources*, 8 (2), p. 59-70.
- SOUTTOU K., DOUMANDJI S. 2017 - *Comportement, régime alimentaire et reproduction du Faucon crécerelle*. Éditions universitaires européennes, 236 p.
- SOUTTOU K., MANAA A., BAZIZ-NEFFAH F., GUEZOUL O., ABABSA L., SEKOUR M., DENYS C., DOUMANDJI S. 2018 - Geographic variation of the diet of the common kestrel *Falco tinnunculus* Linné, 1758 (Aves, Falconidae) in Algeria. *Vie et milieu - Life and environment*, 68(2-3), p. 127-143.
- SOUTTOU K., MANAA A., SEKOUR M., ABABSA L., GUEZOUL O., BAKRIA M., DOUMANDJI S., DENYS C. 2015a - Sélection des proies par la chouette effraie *Tyto alba* et le hibou moyen-duc *Asio otus* dans un milieu agricole à El Mâalba (Djelfa, Algérie). *Lebanese Science Journal*, 16 (2), p. 3-17.
- SOUTTOU K., MANAA A., SEKOUR M., HAMANI A., DENYS C., DOUMANDJI S. 2015b - Importance de la prédation de trois rapaces sur la biodiversité dans des milieux steppiques à Djelfa (Algérie). *Approche intégrative de la 6<sup>e</sup> extinction : Influence de l'installation des hommes modernes au Maroc sur l'évolution de la biodiversité des petits vertébrés terrestres. Travaux de l'Institut Scientifique, Série Générale*, 8, p. 97-103.
- SOUTTOU K., MANAA A., STOETZEL E., SEKOUR M., HAMANI A., DOUMANDJI S., DENYS C. 2012 - Small mammals bone modifications in Black-shouldered Kite *Elanus caeruleus* pellets from Algeria: implications for archaeological sites. *Journal of Taphonomy*, 10(1), p. 1-19.
- STOETZEL E. 2009 - Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Harhoura 2 (Pléistocène supérieure-Holocène, Maroc) : systématique, évolution, taphonomie et paléoécologie. Thèse de Doctorat, *Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, France, 432 p.
- STOETZEL E. 2017a. Implications paléoenvironnementales de l'étude des microvertébrés quaternaires en Afrique du Nord et état des lieux des collections tunisiennes. Communication orale, 7<sup>e</sup> Journées Géographiques Régionales de l'AGT en hommage à feu Amor BKHAIRI, Sbeitla, Tunisie, 02-04 novembre 2017.
- STOETZEL E. 2017b - Adaptations and dispersals of anatomically modern humans in the changing environments of North Africa: the contribution of microvertebrates. *African Archaeological Review*, 34(4), p. 453-468.
- STOETZEL E. 2021 - Passages de faunes de rongeurs entre le Sud et le Nord du Sahara lors de périodes humides : études de cas et implications archéologiques. Communication orale, Colloque Sociétés humaines et environnements dans la zone circumméditerranéenne du Pléistocène au début de l'Holocène, organisé en hommage à Emilie Campmas (1983-2019), Toulouse, 8-9 mars 2021.
- STOETZEL E., BAILON S., EL HAJRAOUI M.A., NESPOULET R. 2014a - New herpetofaunal data from Temara's caves (Morocco): archaeological and palaeoecological implications. Communication orale, 12<sup>e</sup> colloque de l'International Council for Archaeozoology (ICAZ), San Rafael, Argentine, 22-27 septembre 2014.
- STOETZEL E., BOUZOUGGAR A., MCPHERRON S., HUBLIN J.J. 2019 - First data on the Late Quaternary microvertebrate faunas from Rhafas Cave (Morocco): palaeoenvironmental and palaeobiogeographic implications. Communication orale, XVIII<sup>e</sup> Congrès mondial de l'UISPP, Session XXIII-1, Paris, 04-09 juin 2018.
- STOETZEL E., CAMPMAS É., MICHEL P., BOUGARIANE B., OUCHAOU B., AMANI F., EL HAJRAOUI M.A., NESPOULET R. 2014b - Context of modern human occupations in North Africa: contribution of the Témara caves data. *Quaternary International*, 320, p. 143-161.
- STOETZEL E., CORNETTE R., LALIS A., NICOLAS V., CUCCHI T., DENYS C. 2017 - Systematics and evolution of the *Meriones shawii/grandis* complex (Rodentia, Gerbillinae) during the Late Quaternary in northwestern Africa: exploring the role of environmental and anthropogenic changes. *Quaternary Science Reviews*, 164, p. 199-216.
- STOETZEL E., DENYS C. 2011 - Les microvertébrés d'Afrique du Nord : synthèse des travaux en néo- et paléotaphonomie. In: V. LAROU LANDIE, J.B. MALLYE, C. DENYS (Éd.), *Taphonomie des Petits Vertébrés : Référentiels et Transferts aux Fossiles*. Table Ronde du RTP Taphonomie à Talence (20-21 octobre 2009), *British Archaeological Reports*, S2269 2011, p. 23-32.
- STOETZEL E., DENYS C., BAILON S., EL HAJRAOUI M.A., NESPOULET R. 2012a - Taphonomic analysis of Amphibian and Squamate remains from El Harhoura 2 (Rabat-Témara, Morocco): contributions to palaeoecological and archaeological interpretations. *International Journal of Osteoarchaeology*, 22, p. 616-635.
- STOETZEL E., DENYS C., EL HAJRAOUI M.A., NESPOULET R. 2011a - Données préliminaires sur les microvertébrés de la grotte d'El Mnasa : contribution au cadre paléoenvironnemental de l'Atérien du littoral atlantique de Rabat-Témara (Maroc). Communication orale, 6<sup>e</sup> Rencontre des Quaternaristes Marocains, Tanger, Maroc, 15-17 novembre 2011.
- STOETZEL E., DENYS C., MICHAUX J., RENAUD S. 2013 - *Mus* in Morocco: a Quaternary sequence of intraspecific evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109, p. 599-621.
- STOETZEL E., EL AGBANI M.A., QNINBA A., MOUNA M., MATAAME A., EL BRINI H., DENYS C. 2010 - Inventaire taxonomique préliminaire des petits vertébrés terrestres du Nord du Maroc. *Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie*, 32(1), p. 17-24.
- STOETZEL E., LALIS A., NICOLAS V., AULAGNIER S., BENNAZOU T., DAUPHIN Y., EL HAJRAOUI M.A., EL HASSANI A., FAHD S., FEKHAOUI M., GEIGL E.M., LAPOINTE F.J., LEBLOIS R., OHLER A.M., NESPOULET R., DENYS C. 2019 - Quaternary terrestrial microvertebrates from northwestern Africa: state-of-the-art focused on recent multidisciplinary studies. *Quaternary Science Reviews*, 224, 105966.

STOETZEL E., MARION L., NESPOULET R., EL HAJRAOUI M.A., DENYS C. 2011b - Taphonomy and palaeoecology of the late Pleistocene to middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 cave (Rabat-Témara, Morocco). *Journal of Human Evolution*, 60 (1), p. 1-33.

STOETZEL E., OHLER A.M., DELAPRE A., NICOLAS V., JACQUET F., RIHANE A., MATAAME A., FEKHAOUI M., BENAZZOU T., DENYS C. 2012b - Inventaire des petits vertébrés terrestres du Maroc Central. *Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie*, 34 (1), p. 45-56.

STOETZEL E., OUESLATI T. 2020 - Les micromammifères indicateurs de changements climatiques et de mobilité humaine à l'Holocène en Afrique du Nord. Communication orale, Journée Scientifique de l'IRN Decapan : *Populations en mouvement au Maghreb et dans les îles alentours à l'Holocène ; biologie et culture*, Nanterre, 15 février 2019.

STOETZEL E., PICKFORD M. 2022 - Étude d'un assemblage original de microvertébrés du Pléistocène moyen du nord-est de l'Algérie (Ben Kerat, Oued Zenati) et descriptions de deux nouveaux muridés. *Geodiversitas*, 44(8), p. 237-263.

TARABA P.M. 2021 - *Les Serpents (Reptilia, Squamata) du Pléistocène inférieur d'Irhoud-Carrière « Ocre » (Maroc) : systématique et taphonomie, implications paléoenvironnementales, paléoclimatiques et paléobiogéographiques*. Mémoire de Master 2, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 42 p.

TARABA P.M., BAILON S., JALIL N.E. 2022 - Snakes (Reptilia, Squamata) from the Lower Pleistocene of Irhoud-Carrière « Ocre » (Morocco): systematics and taphonomy, paleoenvironmental, paleoclimatic and paleobiogeographic implications. Communication orale, 2<sup>nd</sup> Virtual Conference for Women, Archaeologists and Palaeontologists, en ligne, 07-08 mars 2022.

TERGOU S., BENDOUMIA H., DOUMANDJI S. 2016 - Place of vertebrates found in the balls of rejection in two strigiformes Mitija (Algeria). *Advances in Environmental Biology*, 10 (10), p. 195-202.

TERGOU S., BOUKHEMZA M., MARNICHE F., MILLA A., DOUMANDJI S. 2014 - Dietary distinctive features of Tawny Owl, *Strix aluco* (Linn 1758) and Barn Owl, *Tyto alba* (Scopoli 1759) in gardens of Algerian Sahel, El Harrach, Jardin d'Essai du Hamma. *Pakistan Journal of Zoology*, 46 (4), p. 1013-1022.

TERRAY L., STOETZEL E., HERREL A., CORNETTE R. 2021 - Contribution of functional traits for the understanding of palaeo-environmental changes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133 (4), p. 1110-1125.

TERRAY L., STOETZEL E., NERINI D., CORNETTE R. (Sous presse 2022) - How to characterize phenotypic evolution over time and through environmental changes? *Journal of Mammalian Evolution*. <https://doi.org/10.1007/s10914-022-09620-w>

TRAPE J.F., TRAPE S., CHIRIO L. 2012 - *Lézards, crocodiles et tortues d'Afrique occidentale et du Sahara*. IRD Éditions, Marseille, France, 503 p.

VENCES M., DE POU S., NICOLAS V., DIAZ-RODRIGUEZ J., DONAIRE D., HUGEMANN K., HAUSWALDT J.S., AMAT F., BARNESTEIN J.A.M., BOGAERTS S., BOUAZZA A., CARRANZA S., GALAN P., GONZALEZ DE LA VEGA J.P., JOGER U., LANSARI A., EL MOUDEN E.H., OHLER A., SANUY D., SLIMANI T., TEJEDO M. 2014 - New insights on phylogeography and distribution of painted frogs (*Discoglossus*) in northern Africa and the Iberian Peninsula. *Amphibia-Reptilia*, 35, p. 305-320.