

Existe-t-il une 6^{ème} extinction des petits vertébrés en Afrique du Nord? Le point de vue des données fossiles

Is there a 6th extinction among small vertebrates in North Africa? The contribution of fossil data

Emmanuelle STOETZEL*^{1,2} & Bouchra BOUGARIANE³

1. Muséum national d'Histoire naturelle, Département de Préhistoire - CNRS UMR 7194 HNHP, Musée de l'Homme - Palais de Chaillot, 17 place du Trocadéro, 75016 Paris, France (stoetzel@mnhn.fr)

2. Muséum national d'Histoire naturelle, Département Systématique et Evolution - CNRS UMR 7205 ISyEB, CP 51 - Mammifères et Oiseaux, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France.

3. Université Moulay Ismaïl, Faculté des Sciences, Département de Géologie, B.P. 11201, Zitoune, Meknès, Maroc (bouchra.bougariane@gmail.com)

Résumé : Les petits vertébrés actuels et fossiles d'Afrique du Nord sont aujourd'hui encore peu connus comparativement aux grands mammifères, plus emblématiques. Cependant, les petits animaux terrestres tels que les lagomorphes, rongeurs, hérissons, musaraignes, amphibiens et squamates sont souvent inféodés à certains écosystèmes et sont très sensibles aux changements de leur environnement. Leur étude en contexte archéologique et paléontologique présente ainsi un fort intérêt biostratigraphique et paléoenvironnemental, et permet souvent d'obtenir des informations plus précises qu'avec l'étude des grands mammifères. Les données fossiles et actuelles sur les espèces nord-africaines montrent que les petits vertébrés ont réagi différemment des grands mammifères aux pressions du climat et des activités humaines. Contrairement aux grands mammifères, il ne semble pas exister de réelle 6^{ème} extinction au sein des microvertébrés d'Afrique du Nord, mais l'impact des activités humaines récentes sur ces petits animaux a été mis en évidence au niveau populationnel.

Mots-clés: petits vertébrés, biodiversité actuelle et fossile, changements climatiques, pression anthropique.

Abstract: Modern and fossil small vertebrates from North Africa remain poorly studied compared to large mammals, more emblematic. However, small animals such as lagomorphs, rodents, hedgehogs, shrews, amphibians and squamates display very specific ecological requirements and are highly sensitive to changes of their environment. Consequently, their study in archaeological and palaeontological context provides more precise biostratigraphic and palaeoenvironmental information than large mammals. Moreover, fossil and modern data on North-African species show that small vertebrates have reacted very differently to climatic and human pressures than large mammals. Contrary to these latter, no 6th extinction seems to have occurred among small vertebrates in North Africa, however human impact was highlighted at a population scale.

Keywords: small vertebrates, past and present biodiversity, climatic changes, human impact.

Abridged English version:

Introduction

Located between the Mediterranean and sub-Saharan Africa, in the extreme northwest of Africa, Morocco displays a wide range of natural environments and a high biodiversity, including many endemic species, especially among small vertebrates (Bons & Geniez 1996; Thévenot & Aulagnier 2006). The current diversity and distribution area of small vertebrates species result from past geologic and climatic events, having induced local evolution, extinctions and dispersals events (especially from or towards tropical Africa and Eurasia) (Aulagnier 1992; Dobson 1998; Dobson & Wright 2000; Stoetzel 2013a; Husemann *et al.* 2014). Nowadays, the human impact on natural habitats and biodiversity exacerbates climate changes, and represents a major concern at an international scale. However, little is known about the respective impact of human activities and climate change on the small vertebrate communities in North Africa. We try here to help to answer this question in having a broader view of the history of animal communities over time thanks to fossil data.

Evolution of small vertebrate faunas in North Africa

During ancient periods, notably at the Middle Miocene, North African faunas display numerous tropical components, among rodents as well as among amphibians and reptiles (Vergnaud -Grazzini 1966; Jaeger 1975, 1977; Rage 1976; Stoetzel 2013a). During the Messinian crisis, at the end of the Miocene period, several direct faunal exchanges occurred between northwestern Africa and southwestern Europe (Jaeger *et al.* 1977; Agusti *et al.* 2006; Stoetzel 2013a). But the incoming European species quickly disappeared from North Africa during the Pliocene. From the late Miocene onwards, it seems that there has been a gradual climatic degradation accompanied by an opening of the landscape, with a major shift towards more arid and cooler conditions during the Pliocene and the early Pleistocene in parallel with the development of glacial cycles (DeMenocal 1995, 2004; Micheels *et al.* 2009; Trauth *et al.* 2009; Stoetzel 2013a). This has induced a relative isolation of northwestern Africa, favoring the diversification of local taxa (notably Gerbillinae, Murinae, Soricomorpha) (Husemann *et al.* 2014; Stoetzel 2013a). North Africa experienced then an alternation of wet and dry phases,

coinciding with sea level variations and the reduction/expansion of the Saharan desert. Migration routes alternately opened and closed, favoring or preventing exchanges with Europe and sub-Saharan Africa (Stoetzel 2013a). During Middle Pleistocene, Eurasian Arvicolinae arrived from the East (*Ellobius*), representing the only occurrence of voles in North Africa, only at this period, probably thanks to the development of steppe areas along the south-Mediterranean margin from the Near-Est to Morocco (Jaeger 1988; Geraads 2002, 2010; Stoetzel 2013a). Most of the modern small vertebrate species are known in the fossil records since the Middle Pleistocene, and the modern faunas definitively settled at the beginning of the Late Pleistocene, although having encountered several changes in their geographic distribution through time under climatic pressure (Stoetzel 2009, 2013a; Geraads 2002, 2010, 2012; Geraads *et al.* 2013; Bailon *et al.* sous presse). The humid phase of the early-middle Holocene did not record any increase in small mammal diversity, but it allowed an extension of the distribution area of some species. Commensal rodents arrived only recently in northwestern Africa, probably around 3 000 y BP (Audoin-Rouzeau & Vigne 1994; Cucchi & Vigne 2006; Bonhomme *et al.* 2011).

Discussion

The Middle-Late Pleistocene boundary is characterized by the extinction of all remnant Middle Pleistocene fossil species, and then only modern North African species subsisted (Geraads 2012; Geraads *et al.* 2013; Stoetzel 2013a; Figure 1). This decrease in small mammal biodiversity is contemporaneous with an increase of the climatic variability (e.g. Hooghiemstra & Agwu 1988; Hooghiemstra *et al.* 1992; Maley 1996; Le Houérou 1997; Carto *et al.* 2009; Whiting Blome *et al.* 2012; Drake *et al.* 2013) and the first appearance of anatomically modern humans in North Africa ~160 ka BP (Smith *et al.* 2007; Nespoulet *et al.* 2008; El Hajraoui *et al.* 2012). What are the possible links between these three events?

Even if the dispersal of some anthropophilic rodents in following human populations could have occurred very punctually during the Pleistocene (eg *Arvicanthis*; Abdel-Rahman *et al.* 2008; Stoetzel *et al.* 2014), it is only from the Neolithic onwards that humans began to durably impact their environment, changing the landscape and inducing the spread of allochthonous species (such as domestic mice and rats). Thus, it is difficult to justify an anthropogenic cause to

the loss of biodiversity observed at the Middle-Late Pleistocene boundary, especially when no decrease in microvertebrate diversity was recorded during the Holocene, although impact of human activities began to be particularly high.

This argues for the second hypothesis, i.e. the climate cause, to explain the origin of the decrease in micromammal biodiversity at the Middle-Late Pleistocene boundary. Too specialized species would have not borne the strong climate variability, resulting in quick alternation of relatively wet periods and periods of increasingly arid. Only species with higher adaptive capacity, or the most opportunistic species, would have found the resources for their subsistence in such a changing environment, as was probably the case for the North African wild mouse *Mus spretus* (Stoetzel *et al.* 2013).

Thus, concerning small vertebrates, and on the basis of paleontological data, no species seems to have become extinct since the beginning of the Late Pleistocene. By this way, there would be no 6th extinction among North African small vertebrates. However, the introduction of allochthonous species and the degradation of natural habitats under human actions have a visible impact on small faunas at a population scale.

Conclusion

Quaternary microfaunas of North Africa have encountered several migrations, isolations and extinctions over time, leading to variations in faunal composition and geographic distribution related to paleoenvironmental changes. Modern faunas settled in North Africa since the early Late Pleistocene, and no species seems to have then become extinct until today. In this sense, the North African small vertebrates do not really show a 6th extinction. However, if there is no extinction of species, recent events seem to have caused perturbations at the population scale. Certain species of rodents, shrews and amphibians are now in danger of extinction due to the drastic reduction of their habitat and/or the arrival of commensal competitors (house mouse), while other autochthonous species seem to be now very well adapted to new anthropic niches such as cultivated fields. Thus, the study and monitoring of these small vertebrates should be pursued to better characterize their current diversity and the evolutionary patterns that are at the origin of it, as well as their future responses to the rapid and drastic changes in their habitat that occur today.

INTRODUCTION

Un des atouts majeurs du Maroc est d'être un carrefour important de diversité biologique. Situé entre la Méditerranée et l'Afrique sub-saharienne, à l'extrême nord-ouest de l'Afrique, ce pays comprend un très grand nombre de milieux naturels qui sont autant de réservoirs de cette biodiversité. Les petits vertébrés terrestres (lagomorphes, rongeurs, érinacéomorphes, soricomorphes, amphibiens et squamates) composent la majorité de cette diversité faunique, incluant de nombreux endémiques, notamment au sein des gerbilles, musaraignes et de la faune herpétologique (Bons & Geniez 1996; Thévenot & Aulagnier 2006). De

plus, certaines espèces possédant une large distribution en Afrique du Nord se sont révélées être en réalité composées de plusieurs lignées génétiques, dont certaines pourraient constituer des espèces distinctes (e.g. Pinho *et al.* 2003, 2007; Harris *et al.* 2004; Schmitz *et al.* 2004; Martinez-Solano *et al.* 2004; Carranza & Wade 2004; Zangari *et al.* 2006; Kapli *et al.* 2008; Ben Faleh *et al.* 2010, 2012; Boratyński *et al.* 2012; Husemann *et al.* 2014; Nicolas *et al.* 2013, 2014). Le moteur principal de ces structurations phylogéographiques serait lié aux changements climatiques et environnementaux qui caractérisent toute la période du Quaternaire.

Les microfaunes actuelles du Maghreb présentent des affinités européennes, asiatiques et africaines, résultant d'échanges multiples et anciens entre l'Afrique du Nord, l'Afrique sub-saharienne, l'Europe occidentale et le Proche-Orient (Aulagnier 1992; Dobson 1998; Dobson & Wright 2000 ; Stoetzel 2013a ; Husemann *et al.* 2014). De tous temps les phénomènes géologiques et climatiques ont conduit à des modifications du paysage, de la végétation, de l'accès aux ressources (eau, nourriture) ainsi qu'à l'ouverture et la fermeture de voies de passages, notamment au niveau des détroits (Gibraltar, Sicile) et de la zone saharienne. Ces phénomènes ont eu un fort impact sur les communautés fauniques, incluant des extensions ou des réductions d'aires de répartition, l'arrivée de nouvelles espèces, ou l'isolement de populations conduisant à leur extinction ou à leur évolution vers des formes distinctes.

Les seuls témoins de ces phénomènes du passé étant les fossiles retrouvés dans les gisements paléontologiques et archéologiques, l'étude de ces derniers est essentielle à la compréhension de la dynamique évolutive de ces petits animaux dans le temps, aussi bien du point de vue morphologique, biométrique qu'en termes de communautés fauniques. Cette approche est d'autant plus nécessaire que peu de choses sont encore connues sur l'importance, ou même l'existence, au sein de ces petits vertébrés d'Afrique du Nord de la perte de biodiversité aujourd'hui observée à l'échelle mondiale (la 6^{ème} extinction). Un des enjeux majeurs à l'heure actuelle est de savoir jusqu'à quel point l'impact croissant des activités humaines interfère et exacerbe les phénomènes naturels, liés principalement au changement climatique global et aux modifications locales des habitats.

EVOLUTION DES PETITS VERTEBRES TERRESTRES D'AFRIQUE DU NORD

Lagomorphes

Les premiers lagomorphes enregistrés en Afrique du Nord font partie de la famille des Ochotonidés (genre *Kenyalagomys*). D'origine asiatique, ils sont enregistrés au Maroc au Miocène (Janvier & de Muizon 1976) et ne sont ensuite plus représentés en Afrique. Ils sont remplacés par les Prolagidés (*Prolagus*) puis les Léporidés (le groupe *Serengetilagus-Trischizolagus* et les genres *Lepus* à partir du Plio-Pléistocène, et *Oryctolagus* à partir du Pléistocène moyen) dont l'arrivée pourrait être liée à l'expansion périodique de certains milieux ouverts de type prairies (Geraads 1994; Geraads *et al.* 1998; Winkler & Avery 2010; Aouraghe *et al.* 2012; Bougariane 2013). Des formes proches des actuels *Lepus gr. capensis* et *Oryctolagus cuniculus* sont présentes dans de nombreux sites archéologiques et paléontologiques du Maghreb, depuis le Pléistocène moyen à l'actuel (Aouraghe *et al.* 2012; Bougariane 2013). Ces deux taxons ont conquis les mêmes zones géographiques pendant le Pléistocène supérieur et l'Holocène et sont souvent associés dans les gisements. Les lagomorphes n'apportent donc que peu d'informations à la question de l'évolution de la diversité au cours du Quaternaire et à la question de la 6^{ème} extinction. Cependant, dans les sites archéologiques datés du Pléistocène terminal *Lepus* est plus abondant qu'*Oryctolagus*, alors qu'au Néolithique la tendance s'inverse (Bougariane 2013).

Micromammifères

Concernant l'évolution des communautés micromammalogiques (rongeurs, érinacéomorphes, soricomorphes, macroscélides) au cours du temps, malgré la rareté des études spécifiquement consacrées aux microfaunes fossiles et l'existence de disparités régionales dues à des différences géographiques et climatiques, certaines grandes tendances ont tout de même pu être mises en évidence (pour le détail des sites et des faunes, voir les synthèses de Stoetzel 2009, 2013a; Geraads 2002, 2010, 2012; Geraads *et al.* 2013).

Pour les périodes anciennes (Miocène), les rongeurs Myocricetodontinés dominent largement les assemblages microfauniques, avec la présence d'autres rongeurs d'affinité tropicale (*Megapedetes*, *Paraphiomys*) et différentes espèces de hérissons (*Protechinus*, *Galerix*, *Schizogalerix*) alors que les musaraignes sont très peu diversifiées (une seule espèce : *Lartetium dehmi*) (Jaeger 1975, 1977 ; Stoetzel 2013a). Lors de la crise Messinienne, plusieurs espèces européennes (rongeurs Cricétidés et Muridés notamment) arrivent alors en Afrique du Nord (Jaeger *et al.* 1977 ; Agusti *et al.* 2006 ; Stoetzel 2013a), contribuant à augmenter la diversité dans cette région à la fin du Miocène. Cependant, cette augmentation de diversité n'est que temporaire, car la quasi-totalité des espèces européennes ayant immigré en Afrique du Nord se sont éteintes peu de temps après l'effondrement du détroit de Gibraltar et la remise en eau de la Méditerranée au début du Pliocène (~5,33 Ma) (Jaeger *et al.* 1987 ; Krijgsman *et al.* 1999 ; Do Couto *et al.* 2014 ; Stoetzel 2013a). Une dégradation climatique progressive intervient ensuite, accompagnée d'une ouverture du paysage et de la mise en place périodique de conditions plus arides et plus fraîches pendant le Pliocène et le Pléistocène, en parallèle avec le développement des cycles glaciaires (DeMenocal 1995, 2004 ; Micheels *et al.* 2009 ; Trauth *et al.* 2009). Le Pliocène est peu documenté en terme de microfaunes en Afrique du Nord, mais il semble qu'il y ait eu alors un isolement relatif du nord-ouest de l'Afrique à certaines périodes, favorisant la diversification de taxons locaux, endémiques de cette région (Husemann *et al.* 2014 ; Stoetzel 2013a).

Le Pléistocène inférieur et moyen voient une explosion de la diversification des Gerbillinés (*Gerbillus* et *Meriones*), qui ont progressivement remplacé le groupe ancestral des Myocricetodontinés), des Murinés (*Paraethomys*, *Praomys* et *Mus*), mais aussi des musaraignes (*Crocidura*), avec également la présence de Gliridés (*Eliomys*), Dipodidés (*Jaculus*), Sciuridés (*Atlantoxerus*) et de Macroscélidés (*Elephantulus*) (Jaeger 1975 ; Geraads 2002, 2010 ; Stoetzel 2013a). Le Pléistocène moyen est également caractérisé par l'arrivée des Arvicolinés, représentés par le seul genre *Ellobius* au Maghreb, et uniquement à cette période (Jaeger 1988 ; Geraads 2002, 2010 ; Stoetzel 2013a). Ce rongeur fouisseur issu des steppes asiatiques serait arrivé jusqu'au Maroc à la faveur d'un refroidissement et d'une aridification de l'Afrique du Nord au début du Pléistocène moyen, accompagné d'un développement des milieux steppiques en bordure sud de la Méditerranée. Il s'agit de l'unique occurrence de ce groupe au Maghreb, alors que les campagnols sont encore aujourd'hui très largement répandus en Eurasie. Au Pléistocène inférieur, et surtout moyen,

plusieurs espèces modernes sont définitivement en place. Elles sont d'affinités nord-africaines (*Gerbillus campestris*, *Meriones* gr. *shawii/grandis*, *Mus spretus*, *Jaculus orientalis*, *Crociodura russula*), tropicales (*Arvicanthis niloticus*, *Lemniscomys barbarus*) ou eurasiatiques (*Eliomys munbyanus/melanurus*, *Atlantoxerus getulus*). Ainsi, la biodiversité micromammalogique d'Afrique du Nord a connu une augmentation notable au cours du Pléistocène inférieur, et surtout du Pléistocène moyen (Geraads 2012; Geraads *et al.* 2013 ; Stoetzel 2013a).

Puis, la fin du Pléistocène est caractérisée par une augmentation de la variabilité climatique, avec une alternance plus marquée de phases arides et humides, coïncidant avec des variations du niveau marin, de la végétation et de l'extension du désert du Sahara (Hooghiemstra *et al.* 1992 ; DeMenocal 1995, 2004 ; Waelbroeck *et al.* 2002 ; Trauth *et al.* 2009). Le début du Pléistocène supérieur est caractérisé par un phénomène d'extinction massive, notamment de toutes les gerbilles et musaraignes fossiles, et parfois de lignées entières ayant perduré plusieurs millions d'années (rongeurs *Paraethomys*, *Praomys*) (Geraads 2012; Geraads *et al.* 2013 ; Stoetzel 2013a). Cependant, si les faunes modernes sont définitivement mises en place, les variations climatiques de la fin du Pléistocène et de l'Holocène ont provoqué des modifications de leur distribution géographique.

A l'Holocène moyen, le dernier optimum climatique n'a pas enregistré d'augmentation notable de la diversité des petits mammifères (Geraads *et al.* 2013 ; Stoetzel 2013a), avec toutefois l'arrivée de nouvelles espèces au Maghreb tel que le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), probablement depuis l'Europe occidentale via le détroit de Gibraltar par diffusion anthropique. Le rat rayé *Lemniscomys barbarus*, s'il est présent au Maghreb depuis le Pléistocène moyen, ne semble atteindre la côte nord-atlantique qu'à cette période, alors qu'*Arvicanthis* disparaît des faunes maghrébines. Puis, à partir de 4 ka BP environ, les enregistrements paléoclimatiques montrent une aridification progressive du climat et un impact anthropique croissant sur l'environnement (Brun 1989, 1991 ; Jalut *et al.* 2009).

Les rongeurs commensaux (rats et souris domestique) semblent n'être arrivés que très récemment (périodes Antiques ; Audoin-Rouzeau & Vigne 1994 ; Cucchi & Vigne 2006 ; Bonhomme *et al.* 2011), et n'ont encore livré aucun reste fossile en contexte fiable en Afrique du Nord. Ces espèces étant très anthropophiles, leur impact sur les communautés de rongeurs « sauvages » reste encore à évaluer précisément.

Herpétofaune

L'herpétofaune est encore moins connue, peu d'études s'étant spécifiquement intéressées aux amphibiens et squamates fossiles quaternaires d'Afrique du Nord (cf. synthèses dans Stoetzel 2009 et Bailon *et al.* sous presse). Au Miocène moyen, l'herpétofaune montre un net cachet tropical, notamment les amphibiens (*Xenopus*, *Ptychadena*) et les serpents (Boidés) (Beni Mellal, Maroc: Vergnaud - Grazzini 1966; Rage 1976). Au Pliocène les données sont quasi-inexistantes, mais les sites marocains d'Ahl al Oughlam (Bailon 2000) et d'Irhoud Ocre (Hossini 2001, 2002), datés respectivement de la limite Plio-Pléistocène et

du Pléistocène inférieur, ont livré de riches faunes herpétologiques. Ainsi, dès le début du Pléistocène, plusieurs taxons modernes sont décrits et semblent bien installés dans les faunes nord-africaines, incluant certains amphibiens (*Bufo viridis* / *Pseudepidalea boulengeri*, *Hyla meridionalis*), lézards (*Eumeces algeriensis*, *Chalcides*, *Acanthodactylus*) et serpents (*Malpolon*, *Macroprotodon*, *Macrovipera*, *Vipera*). La majorité des taxons ont une affinité méditerranéenne, avec toujours la persistance de taxons tropicaux, notamment des Boidés (Erycinés), Elapidés (*Naja*) et Vipéridés (*Bitis*). Au Pléistocène moyen, les données sont à nouveaux très sporadiques, mais le site marocain d'Oulad Hamida 1 (Hossini 2002) montre l'apparition de nouvelles espèces modernes d'amphibiens, telles que *Discoglossus scovazzi*, *Bufo bufo*, *Bufo* / *Amietophrynus mauritanicus*, *Rana* / *Pelophylax saharicus*. A la fin du Quaternaire (Pléistocène supérieur et Holocène), les données sont plus nombreuses, notamment grâce aux travaux réalisés dans les sites de la région de Rabat-Témara (El Harhoura 1: Bailon & Aouraghe 2002; El Harhoura 2: Stoetzel 2009; Stoetzel *et al.* 2008, 2012a,b; El Mnasra: Stoetzel 2013b) et d'Oujda (Guenfouda: Aouraghe *et al.* 2010; Lopez-Garcia *et al.* 2013). L'herpétofaune de la fin du Quaternaire montre un clair cachet moderne, avec l'absence de tout taxon fossile. Les sites de Témara (El Harhoura 2 et El Mnasra en particulier) ont fortement contribué à la connaissance des faunes herpétologiques du Pléistocène supérieur et de l'Holocène du Maroc. Ils ont notamment livré des espèces aujourd'hui communes et largement réparties dans la région (p.ex. *Bufo* / *Amietophrynus mauritanicus*, *Discoglossus scovazzi*, *Hyla meridionalis*, *Pleurodeles waltl*, *Trogonophis wiegmanni*, *Eumeces algeriensis*, *Chalcides* spp., *Acanthodactylus*, Gekkonidés, *Malpolon monspessulanus*, *Coronella girondica*, *Natrix* spp.), mais aussi des taxons rares en contexte fossile (*Agama*, *Blanus*) ainsi que des espèces endémiques du Maroc et décrites ici pour la première fois à l'état fossile (*Pelobates varaldii*), montrant leur présence dès la base du Pléistocène supérieur. Notons l'occurrence du crapaud commun *Bufo bufo* dans des régions d'où il est aujourd'hui absent, à la faveur de certaines phases climatiques plus humides (El Harhoura 1 et 2). Globalement, peu de changements sont observés entre le Pléistocène supérieur et l'Holocène, si ce n'est les premiers enregistrements fossiles de l'orvet nord-africain *Ophisaurus* / *Hyalosaurus koellikeri* (El Harhoura 2) et du caméléon *Chamaeleo chamaeleon* (Guendouda) à l'Holocène moyen.

Bilan

Ainsi, tous les taxons de microvertébrés enregistrés dans les sites nord-africains du Pléistocène supérieur et de l'Holocène existent encore actuellement dans la région, bien qu'ayant connu des variations d'aires de répartition au gré des oscillations climatiques. Notons, par exemple, l'expansion périodique de l'aire de répartition de certaines espèces jusque sur la côte nord-atlantique du Maroc, telles que la grande gerboise (*Jaculus orientalis*) lors de périodes arides, le crapaud commun (*Bufo bufo*) lors de périodes plus humides, ou encore le rat roussard (*Arvicanthis* sp.), aujourd'hui cantonné aux savanes sub-sahariennes et à la vallée du Nil (Stoetzel *et al.* 2011, 2012a,b, 2014). Cependant, l'inverse n'est pas vrai: beaucoup d'espèces actuelles n'ont encore jamais livré de restes fossiles. C'est

notamment le cas de la plupart des espèces endémiques (souvent rares et peu abondantes), des espèces de milieux arides et sahariens (les gisements stratifiés sont rares dans ces régions, et les restes osseux mal conservés) et de certaines espèces d'affinité tropicale (*Xerus*, *Mastomys*, *Crocidura viaria*, *C. lusitania*).

DISCUSSION

La baisse de diversité de la fin du Quaternaire et la question de la 6^{ème} extinction

La chute de diversité faunique à la limite Pléistocène moyen-supérieur (130-160 ka) a été quantifiée par Geraads (2012) et Geraads *et al.* (2013) en utilisant les indices de diversité de Shannon et de Simpson dans différents sites fossiles, et par Stoetzel (2013a) en décomptant le nombre de taxons par site (Fig. 1). Notons que les sites archéologiques de Témara (El Harhoura 2 et El Mnasra), dont l'étude récente a permis de documenter la biodiversité microfaunique de la région au cours des 100 000 dernières années, ont fortement contribué à mettre en évidence ce phénomène (Stoetzel 2009; Stoetzel *et al.* 2010, 2011, 2012a,b, 2014; Amani *et al.* 2012). Il est de plus intéressant de noter ici que c'est précisément à la limite Pléistocène moyen-supérieur qu'apparaissent les premiers hommes anatomiquement modernes en Afrique du Nord (Smith *et al.* 2007; Nespoulet *et al.* 2008; El Hajraoui *et al.* 2012). Mais cette diminution de la biodiversité globale (petits et grands mammifères) est également contemporaine d'une accentuation de la variabilité climatique à la fin du Quaternaire, avec la mise en place de périodes arides particulièrement marquées, notamment à la limite Pléistocène moyen-supérieur (e.g. Hooghiemstra & Agwu 1988; Hooghiemstra *et al.* 1992; Maley 1996; Le Houérou 1997; Carto *et al.* 2009; Whiting Blome *et al.* 2012; Drake *et al.* 2013). Quels peuvent être les liens entre ces différents événements ?

Même si la diffusion de certains rongeurs anthropophiles a pu se faire très ponctuellement dès le Pléistocène en suivant des populations humaines (e.g. *Arvicanthis*; Abdel-Rahman *et al.* 2008; Stoetzel *et al.* 2014), ce n'est réellement qu'à partir du Néolithique que les hommes vont réellement avoir un impact sur leur environnement, en modifiant les paysages (agriculture, élevage, urbanisation) et en induisant la diffusion d'espèces commensales allochtones (souris domestique et rats). Ainsi, il est difficile de justifier une cause anthropique à la baisse de biodiversité survenue au tout début du Pléistocène supérieur, d'autant plus qu'aucune chute ultérieure de la diversité au sein des microvertébrés n'a été enregistrée à l'Holocène, seulement des variations d'aires de distribution, alors même que l'impact croissant des activités humaines auraient pu être particulièrement visibles sur les communautés fauniques à partir de cette période.

Il semble donc que la cause climatique soit privilégiée pour expliquer l'origine de la baisse brutale de biodiversité à

la limite Pléistocène moyen-supérieur. Pour résumer de façon très simplifiée, les espèces trop spécialisées n'auraient alors pas « supporté » la forte variabilité climatique, se traduisant notamment par la succession rapide de périodes relativement humides et de périodes de plus en plus arides. Seules les espèces à plus forte capacité d'adaptation, ou les espèces les plus opportunistes, auraient trouvé les ressources nécessaires à leur subsistance dans un tel environnement changeant, comme c'était sans doute le cas pour la souris d'Afrique du Nord *Mus spretus* (Stoetzel *et al.* 2013).

Ainsi, concernant les microvertébrés, et sur la base des données paléontologiques, aucune espèce ne semble s'être éteinte depuis le début du Pléistocène supérieur. Dans ce cas précis, il n'y aurait pas de 6^{ème} extinction, à moins de ne considérer la baisse de diversité d'il y a 130-160 ka, mais qui sort de la définition d'une 6^{ème} extinction récente (Holocène) au sens actuel du terme. Ces observations sont en contradiction totale avec ce qui est observé pour les grands mammifères nord-africains, qui sont nombreux à s'être éteints au cours de l'Holocène, notamment sous la pression anthropique, alors que plusieurs autres sont actuellement en danger d'extinction (cf. Ouchau & Bougariane ce volume; Aulagnier *et al.* ce volume).

Pas d'extinction d'espèces... mais des perturbations au niveau des communautés et des populations

Cependant, s'il n'y a pas réellement extinction d'espèces chez les microvertébrés, l'introduction de nouvelles espèces et la dégradation des habitats naturels sous action anthropique ont tout de même eu un impact visible sur les populations actuelles.

Certaines espèces rares et/ou endémiques sont menacées, notamment certaines gerbilles (*Gerbillus hoogstraali* VU, *G. hesperinus* EN), musaraignes (*Crocidura tarfayensis* DD, en déclin) et amphibiens (*Alytes maurus* NT, *Pseudepidalea brongersmai* NT, *Pelobates varaldii* EN) vivant dans des zones littorales restreintes du Maroc, et dont l'habitat se réduit de jour en jour principalement en raison de l'urbanisation croissante du littoral combinée à l'aridification du climat (cf. Aulagnier *et al.* ce volume; Fahd *et al.* ce volume; www.iucnredlist.org).

De plus, des perturbations démographiques ou morphologiques au niveau populationnel peuvent se produire, avec une fragmentation des populations, des changements de taille des individus, de morphologie ou de comportement, ou encore des hybridations locales avec des espèces introduites. Ces phénomènes ont été mis en évidence chez différents rongeurs, tels que la souris d'Afrique du Nord, *Mus spretus* (Stoetzel *et al.* 2013), les mériones du groupe *shawii/grandis* (Lalis *et al.* soumis; Stoetzel en prép.) et la gerbille champêtre, *Gerbillus campestris* (Nicolas *et al.* 2014), grâce à l'étude génétique et/ou morphométrique de populations actuelles et fossiles nord-africaines.

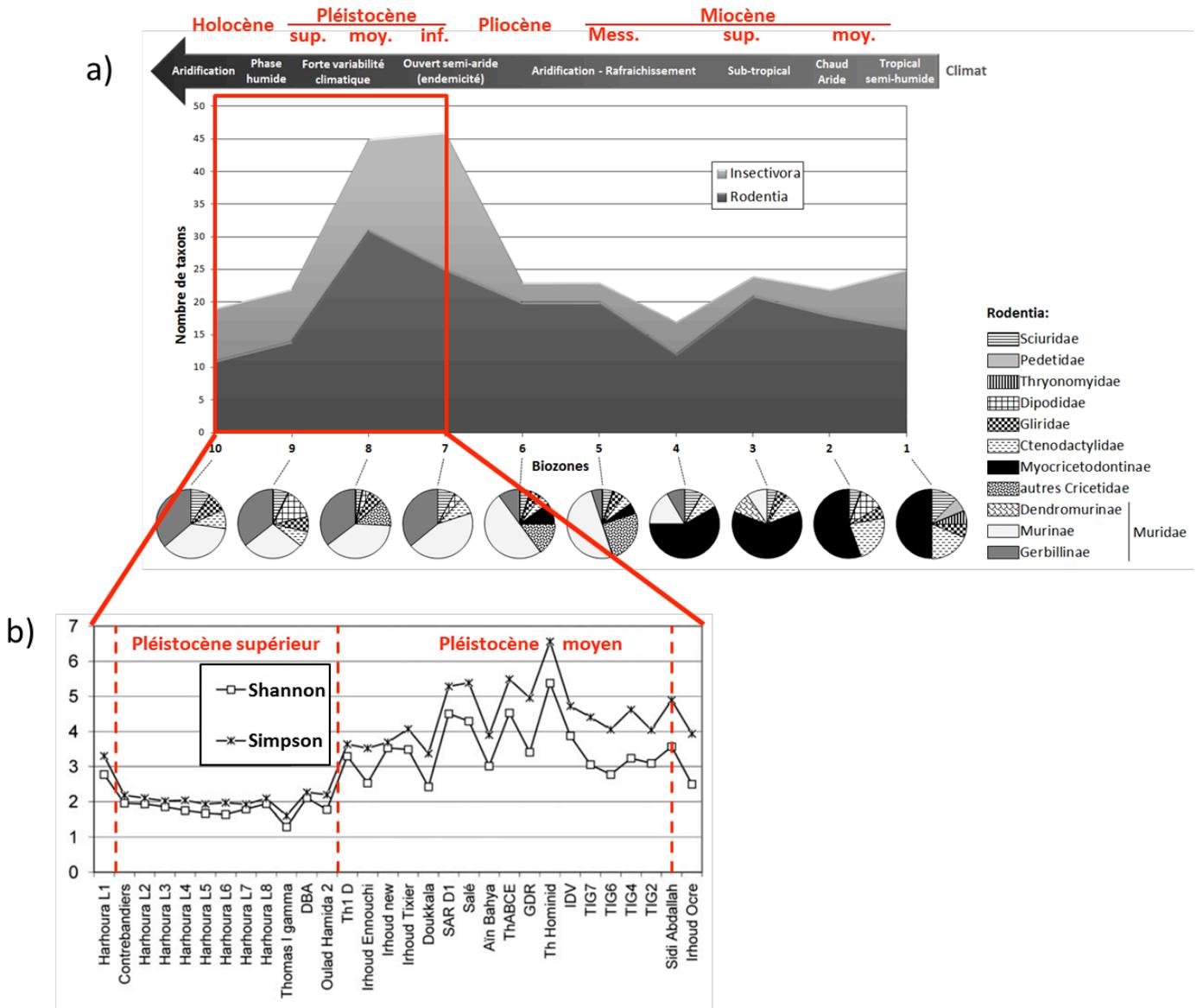


Figure 1. Evolution de la diversité des micromammifères au cours du Quaternaire: a) d'après Stoetzel (2013a) (nombre de taxons pour les sites nord-africains, du Miocène moyen à l'Holocène); b) d'après Geraads *et al.* (2013, modifié) (indices de diversité de Shannon et de Simpson, pour les sites marocains du Pléistocène moyen et supérieur); Mess. = Messinien, sup. = supérieur, moy. = moyen, inf. = inférieur.

Figure 1. Evolution of small mammal diversity during the Quaternary period: a) after Stoetzel (2013a) (number of taxa for North-African sites, from Miocene to Holocene); b) after Geraads *et al.* (2013, modified) (Shannon and Simpson diversity indices for Moroccan sites dating from Middle and Late Pleistocene); Mess. = Messinian, sup. = Late, moy. = Middle, inf. = Lower.

Ainsi, les *Mus spretus* fossiles montrent une étonnante stabilité morphologique de leurs molaires depuis la base du Pléistocène supérieur jusqu'à l'Holocène moyen, traduisant vraisemblablement la forte adaptabilité de cette espèce généraliste aux changements de son environnement (Stoetzel *et al.* 2013). Mais, il semble exister des différences, notamment au niveau de la taille, d'une part, entre les populations fossiles (significativement plus grandes) et les populations actuelles du Maroc, et d'autre part, entre différentes populations nord-africaines actuelles (Darviche *et al.* 2006; Khammes-El Homsî & Aulagnier 2010; Stoetzel *et al.* 2013). Quelles peuvent être les causes de cette variabilité? Cette espèce semble avoir subi des perturbations

au niveau populationnel à partir de périodes récentes de l'Holocène. Elles se traduisent par une diminution notable de la taille des individus, probablement sous l'action conjointe du changement climatique global (aridification croissante du climat depuis 4000 ans environ) et de l'impact anthropique croissant sur l'environnement (modification des habitats, introduction de la souris grise, *Mus musculus domesticus*, induisant des phénomènes de compétition et d'hybridation) (Orth *et al.* 2002; Stoetzel *et al.* 2013).

Nicolas *et al.* (2014) ont mis en évidence l'existence de neuf lignées génétiques actuelles de *Gerbillus campestris*, dont huit sont présentes au Maroc. Les variations climatiques de la fin du Pléistocène seraient le principal

moteur de l'émergence de ces lignées génétiques, et particulièrement de la divergence entre les populations sahariennes (Mali, Niger) et marocaines à l'occasion d'une période d'aridification à la fin du Pléistocène. Les barrières géographiques et écologiques que représentent certains grands cours d'eau tels que la Moulouya (Maroc oriental) ou le Bou Regreg (Maroc atlantique) semblent avoir également joué un rôle important dans cette structuration. Concernant l'espèce proche *Gerbillus maghrebi*, il semble que sa répartition actuelle est liée à l'anthropisation, et plus précisément à l'agriculture (Aulagnier, com. pers.).

L'étude en cours sur les *Meriones* gr. *shawii/grandis* a permis de mettre en évidence l'existence de trois clades génétiques (Lalis *et al.* soumis) et de deux morpho-groupes (Stoetzel en prép.) structurés géographiquement (clades A et B "*grandis*" au Maroc, clade C "*shawii*" en Algérie et en Tunisie). Il semble, cependant, que le groupe algéro-tunisien ait été présent au Maroc à certaines périodes du Pléistocène (Stoetzel en prép.). Puis, un événement à l'Holocène semble avoir provoqué un effondrement démographique au sein du complexe *shawii/grandis* (Lalis *et al.*, soumis) et la disparition du morpho-groupe "*shawii*" au Maroc (Stoetzel en prép.), très probablement sous l'action du climat. De nos jours, les mériones sont particulièrement répandues dans les champs ou les friches avoisinantes. Elles connaissent des pics de pullulation périodiques et sont considérées comme d'importants ravageurs de cultures (Haltebourg 1968 ; Bernard 1977 ; Zaime & Gautier 1988 ; Adamou-Djerbaoui *et al.* 2010). Ce groupe semble, donc, avoir bénéficié de la nouvelle niche écologique offerte par les hommes à partir du Néolithique par le biais de l'agriculture. Ainsi, les modifications de paysages sous action anthropique ont pu être favorables au développement de certains rongeurs autochtones, bien que créant des déséquilibres au sein des écosystèmes.

CONCLUSION

Les microfaunes quaternaires du Maghreb ont connu de tout temps des phénomènes de migration, d'isolement, d'extinction, de variations de composition faunique et de répartition géographique en fonction des changements paléoenvironnementaux. Concernant les microvertébrés, les faunes modernes semblent installées en Afrique du Nord dès le début du Pléistocène supérieur, et aucune espèce ne semble s'être éteinte ensuite jusqu'à nos jours. En ce sens, les petits vertébrés nord-africains n'alimentent pas vraiment une 6^{ème} extinction. Cependant, s'il n'y a pas d'extinction, certains phénomènes récents (holocènes) semblent avoir provoqué des perturbations au niveau populationnel, notamment chez certaines espèces de rongeurs, musaraignes et amphibiens, aujourd'hui en danger d'extinction en raison de la réduction drastique de leur habitat, ou de l'arrivée de compétiteurs commensaux (souris domestique), alors que d'autres semblent s'être très bien accommodés des niches agricoles offertes par les hommes. Ainsi, l'étude et le suivi de ces petits vertébrés doivent être poursuivis afin de préciser leur diversité actuelle, de mieux appréhender les patrons évolutifs qui en sont à l'origine et leur avenir face aux changements rapides et drastiques de leur habitat auxquels ils doivent faire face aujourd'hui.

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié du soutien du programme ANR- PEX - 004 : MOHMIE (coord. C. Denys) et du LabEx BCDiv du MNHN (coord. J.D. Vigne ; collab. T. Cucchi, R. Cornette, C. Denys & R. Nespoulet). Merci à Christiane Denys (MNHN - CNRS UMR 7205), Salvador Bailon (MNHN - CNRS UMR 7209 & 7194) et Stéphane Aulagnier (INRA-CEFS Toulouse) pour leurs relectures et leurs conseils.

REFERENCES

- Abdel Rahman A. E. H., Ducroz J. F., Mitchell A. *et al.* 2008. Phylogeny and historical demography of economically important rodents of the genus *Arvicanthis* (Mammalia: Muridae) from the Nile Valley: of mice and men. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(3): 641-655.
- Adamou-Djerbaoui M., Djelaila Y., Adamou M.S. *et al.* 2010. Préférence édaphique et pullulation chez *Meriones shawii* (Mammalia, Rodentia) dans la région de Tيارت (Algérie). *Revue d'Ecologie*, 65(1), 63-72.
- Agusti J., Garcés M. & Krijgsman W. 2006. Evidence for African-Iberian exchanges during the Messinian in the Spanish mammalian record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 5-14.
- Amani F., Bougariane B. & Stoetzel E. 2012. Faunes et Paléoenvironnements (Chapitre XVI). In: El Hajraoui M.A., Nespoulet R., Debénath A. & Dibble H. (Eds.), Préhistoire de la Région de Rabat-Témara. Villes et Sites Archéologiques du Maroc. Partie 3: Grotte d'El Mnasra, vol. III, pp. 110-117.
- Aouraghe H., Agusti J., Ouchaou B. *et al.* 2010. The Holocene vertebrate fauna from Guenfouda site, Eastern Morocco. *Historical Biology*, 22 (1), 320-326.
- Aouraghe H., Bougariane B. & Abbassi M. 2012. Les lagomorphes du Pléistocène supérieur de la grotte d'El Harhoura 1 (Témara, Maroc). *Quaternaire*, 23 (2), 163-174.
- Audoin-Rouzeau F. & Vigne J.D. 1994. La colonisation de l'Europe par le rat noir (*Rattus rattus*). *Revue de Paléontologie*, 13, 125-145.
- Aulagnier S. 1992. *Zoogéographie des Mammifères du Maroc: de l'analyse spécifique à la typologie de peuplement à l'échelle régionale*. Thèse d'Etat, Université Montpellier 2.
- Aulagnier S., Bayed A., Cuzin F. *et al.* ce volume. Mammifères du Maroc : extinctions et régressions au cours du XXe siècle. *Travaux de l'Institut Scientifique, Rabat*, (ce volume).
- Bailon S. 2000. Amphibiens et reptiles du Pliocène Terminal d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geodiversitas*, 22 (4), 539-558.
- Bailon S. & Aouraghe H. 2002. Amphibiens, chéloniens et squamates du Pléistocène Supérieur d'El Harhoura I (Témara, Maroc). *Geodiversitas*, 24(4), 821-830.
- Bailon S., Hossini S. & Rage J.C. sous presse. Les amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc. In: Paléontologie des vertébrés du Maroc, Mémoires de la Société géologique de France, n°180, ISSN 0249-7549, ISBN 2-85363-099-4.
- Ben Faleh A., Cosson J.F., Tatard C. *et al.* 2010. Are there two 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(4), 673-686.
- Ben Faleh A., Granjon L. Tatard C. *et al.* 2012. Phylogeography of the greater Egyptian jerboa (*Jaculus orientalis*) (Rodentia: Dipodidae) in Mediterranean North Africa. *Journal of Zoology*, 286, 208-220.

- Bernard J. 1977. Damage caused by the rodents Gerbillidae to agriculture in North Africa and the countries of the Middle East. *European and Mediterranean Plant Protection Organisation Bulletin*, 7(2), 283-96.
- Bonhomme F., Orth A., Cucchi T. *et al.* 2011. Genetic differentiation of the house mouse around the Mediterranean basin: matrilineal footprints of early and late colonization. *Proceedings of the Royal Society B*, 278, 1034-1043.
- Bons J. & Geniez P. 1996. *Amphibiens et Reptiles du Maroc (Sahara occidental y compris)*. Associaciòn Herpetològica Española, Barcelona.
- Boratyński Z., Brito J.C. & Mappes T. 2012. The origin of two cryptic species of African desert jerboas (Dipodidae : *Jaculus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 105(2), 435-445.
- Bougariane B. 2013. *Les Vertébrés du Pléistocène terminal-Holocène de quelques sites marocains: Paléontologie, Taphonomie et Archéozoologie*. Thèse de Doctorat, Université Moulay Ismaïl, Meknes.
- Brun A. 1989. Microfiores et paléovégétations en Afrique du Nord depuis 30 000 ans. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 1, 25-33.
- Brun A. 1991. Réflexions sur les Pluviaux et Arides au Pléistocène supérieur et à l'Holocène en Tunisie. *Palaeoecologia Africana*, 22, 157-183.
- Carranza S. & Wade E. 2004. Taxonomic revision of Algero-Tunisian *Pleurodeles* (Caudata: Salamandridae) using molecular and morphological data. Revalidation of the taxon *Pleurodeles nebulosus* (Guichenot, 1850). *Zootaxa*, 488, 1-24.
- Carto S.L., Weaver A.J., Hetherington R. *et al.* 2009. Out of Africa and into an ice age: on the role of global climate change in the late Pleistocene migration of early modern humans out of Africa. *Journal of Human Evolution*, 56(2), 139-151.
- Cucchi T. & Vigne J. D. 2006. Origin and diffusion of the house mouse in the Mediterranean. *Human Evolution*, 21, 95-106.
- Dariche D., Orth A. & Michaux J. 2006. *Mus spretus* et *M. musculus* (Rodentia, Mammalia) en zone méditerranéenne: différenciation biométrique et morphologique: application à des fossiles marocains pléistocènes. *Mammalia*, 70, 90-97.
- DeMenocal P. 1995. Plio-Pleistocene African climate. *Science*, 270, 53-59.
- DeMenocal P. 2004. African climate change and faunal evolution during the Plio-Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letter*, 220, 3-24.
- Dobson M. 1998. Mammals distribution in western Mediterranean : the role of human intervention. *Mammal Review*, 28(1), 77-88.
- Dobson M. & Wright A. 2000. Faunal relationships and zoogeographical affinities of mammals in north-west Africa. *Journal of Biogeography*, 27(2), 417-424.
- Do Couto D., Popescu S.M., Suc J.P. *et al.* 2014. Lago Mare and the Messinian Salinity Crisis: Evidence from the Alboran Sea (S. Spain). *Marine and Petroleum Geology*, 52, 57-76.
- Drake N.A., Breeze P. & Parker A. 2013. Palaeoclimate in the Saharan and Arabian Deserts during the Middle Palaeolithic and the potential for hominin dispersals. *Quaternary International*, 300, 48-61.
- El Hajraoui M.A., Nespoulet R., Debénath A. & Dibble H. 2012. *Préhistoire de la Région de Rabat-Témara*. Villes et Sites Archéologiques du Maroc, vol. III. INSAP Editions, Rabat, Morocco.
- Fahd S., Mediani M., Ohler A. M. *et al.* ce volume. Diversité et conservation de la faune batrachologique du Bassin Versant d'Oued Laou (Rif, Nord-Ouest du Maroc). *Travaux de l'Institut Scientifique, Rabat*, (ce volume).
- Geraads D. 1994. Rongeurs et Lagomorphes du Pléistocène moyen de la "Grotte des Rhinocéros", carrière Oulad Hamida 1, à Casablanca, Maroc. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 191(2): 147-172.
- Geraads D. 2002. Plio-Pleistocene Mammalian biostratigraphy of atlantic Morocco. *Quaternaire*, 13(1), 43-53.
- Geraads D. 2010. Biochronologie mammalienne du Quaternaire du Maroc atlantique, dans son cadre régional. *L'Anthropologie*, 114, 324-340.
- Geraads D. 2012. Chapter 4: the faunal context of human evolution in the late Middle/Late Pleistocene of Northwestern Africa. In: Hublin J.J. & McPherron, S.P. (Eds.), *Modern Origins: a North African Perspective*. Springer Science & Business Media B.V, pp. 49-60.
- Geraads D., Amani F., Raynal J.P. *et al.* 1998. La faune de Mammifères du Pliocène terminal d'Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, Série IIA, 326(9), 671-676.
- Geraads D., Amani F., Ben-Ncer A. *et al.* 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(3), 552-561.
- Haltebourg M. 1968. Les Rongeurs nuisibles dans la région de Marrakech. *Comptes Rendus de la Société des Sciences naturelles et physiques du Maroc*, 34, 31-34.
- Harris D. J., Batista V. & Carretero M. A. 2004. Assessment of genetic diversity within *Acanthodactylus erythrurus* (Reptilia: Lacertidae) in Morocco and the Iberian Peninsula using mitochondrial DNA sequence data. *Amphibia-Reptilia*, 25(2), 227-232.
- Hooghiemstra H. & Agwu C.O.C. 1988. Changes in the vegetation and trade winds in equatorial Northwest Africa 140,000-70,000 yr BP, as deduced from marine pollen records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66(3-4), 173-213.
- Hooghiemstra H., Stalling H., Agwu C.O.C. *et al.* 1992. Vegetational and climatic changes at the northern fringe of the Sahara 250,000-5000 years BP: evidence from 4 marine pollen records located between Portugal and the Canary Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 74(1-2), 1-17.
- Hossini S. 2001. Les Anoures (amphibiens) du Pléistocène inférieur (« Villafranchien ») du Jebel Irhoud (carrière «Ocre»), Maroc. *Annales de Paléontologie*, 87(2), 79-97.
- Hossini S. 2002. *La faune d'Anoures marocaines du Miocène au Pléistocène et ses rapports avec celle de la même époque au sud-ouest Européen : hypothèses sur l'origine des Anoures au Maroc*. Thèse d'Etat, Université Moulay Ismail, Meknes, Maroc, 243 p.
- Husemann M., Schmitt T., Zachos F.E. *et al.* 2014. Palaeartic biogeography revisited: evidence for the existence of a North African refugium for Western Palaeartic biota. *Journal of Biogeography*, 41(1), 81-94.
- Jaeger J. J. 1975. *Evolution des Rongeurs du Miocène à l'Actuel en Afrique nord occidentale*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier 2, France (3 volumes).
- Jaeger J. J. 1977. Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni-Mellal. *Palaeovertebrata*, 7(4), 91-132.
- Jaeger J. J. 1988. Origine et évolution du genre *Ellobius* (Mammalia, Rodentia) en Afrique nord-occidentale. *Folia Quaternaria*, 57, 3-50.
- Jaeger J.J., Martinez N.L., Michaux J. *et al.* 1977. Les faunes de micromammifères du Néogène supérieur de la Méditerranée occidentale. Biochronologie, corrélations avec les formations

- marines et échanges intercontinentaux. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 19(3), 501–506.
- Jaeger J.J., Coiffait B., Tong H. *et al.* 1987. Rodent extinctions following Messinian faunal exchanges between western Europe and northern Africa. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 150, 153–158.
- Jalut G., Dedoubat J.J., Fontugne M. *et al.* 2009. Holocene circum-Mediterranean vegetation changes: climate forcing and human impact. *Quaternary International*, 200, 4–18.
- Janvier P. & De Muizon C. 1976. Les Lagomorphes du Miocène de Béni Mellal, Maroc. *Géologie Méditerranéenne*, 3(2), 87-90.
- Kapli P., Lymberakis P., Poulakakis N. *et al.* 2008. Molecular phylogeny of three *Mesalina* (Reptilia: Lacertidae) species (*M. guttulata*, *M. brevirostris* and *M. bahaeldini*) from North Africa and the Middle East: Another case of paraphyly? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49, 102–110.
- Khammes-El Homsy N. & Aulagnier S. 2010. Unexpected morphometric differentiation of the Algerian mouse, *Mus spretus* (Rodentia, Muridae) from Kabylie of Djurdjura (Algeria). *Mammalia*, 74, 199–207.
- Krijgsman W., Hilgen F.J., Raffi I. *et al.* 1999. Chronology, causes and progression of the Messinian salinity crisis. *Nature*, 400, 652–655.
- Lalis A., Leblois R., Stoetzel E., *et al.* soumis. Phylogeography and demographic history of the Shaw's Jird (*Meriones shawii*), in North Africa: insights from sequence, microsatellite and fossil data. *Biological Journal of the Linnean Society*.
- Le Houerou H. N. 1997. Climate, flora and fauna changes in the Sahara over the past 500 million years. *Journal of Arid Environments*, 37, 619-647.
- Lopez-Garcia J. M., Agusti J. & Aouraghe H. 2013. The small mammals from the Holocene site of Guenfouda (Jerada, Eastern Morocco): chronological and paleoecological implications. *Historical Biology*, 25 (1), 51–57.
- Maley J. 1996. Le cadre paléoenvironnemental des refuges forestiers africains: quelques données et hypothèses. In: Van der Maesen, L.J.G. *et al.* (Ed.), *The Biodiversity of African Plants*. Kluwer Academic Publishers, pp. 519–535.
- Martinez-Solano I., Goncalves H.A., Arntzen J.W. & Garcia-Paris M. 2004. Phylogenetic relationships and biogeography of midwife toads (Discoglossidae: *Alytes*). *Journal of Biogeography*, 31, 603–618.
- Micheels A., Eronen J. & Mosbrugger V. 2009. The Late Miocene climate response to a modern Sahara desert. *Global and Planetary Change*, 67, 193–204.
- Nespoulet R., El Hajraoui M.A., Amani F. *et al.* 2008. Palaeolithic and Neolithic Occupations in the Temara Region (Rabat, Morocco) : Recent Data on Hominin Contexts and Behavior. *African Archaeological Review*, 25(1-2), 21-39.
- Nicolas V., Hamani A., Amrouche L. *et al.* 2013. First molecular evidence for the presence of *Crocidura pachyura* (Mammalia, Soricidae) in Kabylie (Algeria). *Mammalia*, 78(2), 245–249.
- Nicolas V., Ndiaye A., Benazzou T. *et al.* 2014. Phylogeography of the North African dipodil (Rodentia: Muridae) based on cytochrome-*b* sequences. *Journal of Mammalogy*, 95(2), 241-253.
- Orth A., Belkhir K., Britton-Davidian J. *et al.* 2002. Natural hybridization between two sympatric species of mice, *Mus musculus domesticus* L. and *Mus spretus* Lataste. *Comptes Rendus Biologie*, 325(2), 89-97.
- Ouchau B. & B. Bougariane ce volume. Les extinctions totales et régionales des grands mammifères durant le Quaternaire terminal au Maroc. *Travaux de l'Institut Scientifique, Rabat*, (ce volume).
- Pinho C., Harris D.J. & Ferrand N. 2003. Genetic Polymorphism of 11 Allozyme Loci in Populations of Wall Lizards (*Podarcis* sp.) from the Iberian Peninsula and North Africa. *Biochemical Genetics*, 41(9-10), 343-359.
- Pinho C., Harris D.J. & Ferrand N. 2007. Contrasting patterns of population subdivision and historical demography in three western Mediterranean lizard species inferred from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology*, 16, 1191-1205.
- Rage J.C. 1976. Les Squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc. *Géologie Méditerranéenne* 2(3), 57-70.
- Schmitz A., Mausfeld P. & Embert D. 2004. Molecular studies on the genus *Eumeces* Wiegmann, 1834: phylogenetic relationships and taxonomic implications. *Hamadryad*, 28(1-2), 73 – 89.
- Smith T.M., Tafforeau P.T., Reid D.J. *et al.* 2007. Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104, 6128-6133.
- Stoetzel, E. 2009. *Les microvertébrés du site d'occupation humaine d'El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur-Holocène, Maroc): systématique, évolution, taphonomie et paléoécologie*. PhD thesis. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Stoetzel E. 2013a. Late Cenozoic micromammal biochronology of northwestern Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 392, 359-381.
- Stoetzel E. 2013b. Avancées sur l'étude des microfaunes de Témara. In : El Hajraoui, M.A. & Nespoulet, R., Rapport d'activités 2013 de la Mission Archéologique El-Harhoura-Témara. Ministère des Affaires Etrangères et Européennes (France), Ministère de la Culture (Maroc).
- Stoetzel E., Bailon S., El Hajraoui M.A. *et al.* 2008. Apport sur les connaissances des paléoenvironnements néolithiques du Maroc à partir des amphibiens-reptiles de la couche 1 d'El Harhoura 2, Rabat-Témara, Maroc. *L'Anthropologie*, 112(4-5), 731-756.
- Stoetzel E., Bailon S., Nespoulet R. *et al.* 2010. Pleistocene and Holocene small vertebrates of El Harhoura 2 Cave (Rabat-Temara, Morocco): an annotated preliminary taxonomic list. *Historical Biology*, 22 (1-3), 303-319.
- Stoetzel E., Bougariane B., Campmas E. *et al.* 2012b. Faunes et Paléoenvironnements (Chapitre V). In: El Hajraoui, M.A., Nespoulet, R., Debénath, A., Dibble, H. (Eds.), *Préhistoire de la Région de Rabat-Témara, Villes et Sites Archéologiques du Maroc*. Partie 2: Grotte d'El Harhoura 2, vol. III, pp. 35-51.
- Stoetzel E., Campmas E., Michel P. *et al.* 2014. Context of modern human occupations in North Africa: Contribution of the Témara caves data. *Quaternary International*, 320, 143-161.
- Stoetzel E., Denys C., Bailon S. *et al.* 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, 616-635.
- Stoetzel E., Denys C., Michaux J. *et al.* 2013. *Mus* in Morocco: a Quaternary sequence of intraspecific evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 109, 599-621.
- Stoetzel E., Marion L., Nespoulet R. *et al.* 2011. Taphonomy and palaeoecology of the Late Pleistocene to Middle Holocene small mammal succession of El Harhoura 2 cave (Rabat-Temara, Morocco). *Journal of Human Evolution*, 60, 1-33.
- Thevenot M. & Aulagnier S. 2006. Mise à jour de la liste des mammifères du Maroc. *Go-South Bulletin*, 3, 6-9.
- Trauth M. H., Larrasoana J. C. & Mudelsee M. 2009. Trends, rythms and events in Plio-Pleistocene African climate. *Quaternary Science Review*, 28(5–6), 399–411.

- Vergnaud-Grazzini C. 1966. Les amphibiens du Miocène de Beni-Mellal. *Notes du Service Géologique du Maroc*, 27(198), 43-69.
- Waelbroeck C., Labeyrie L., Michel E. *et al.* 2002. Sea-level and deep water temperature changes derived from benthic foraminifera isotopic records. *Quaternary Science Review*, 21, 295-305.
- Whiting Blome M., Cohen A.S., Tryon C.A. *et al.* 2012. The environmental context for the origins of modern human diversity: A synthesis of regional variability in African climate 150,000-30,000 years ago. *Journal of Human Evolution*, 62, 563-592.
- Winkler A.J. & Avery D.M. 2010. Lagomorpha. *In: Cenozoic Mammals of Africa*, Werdelin L. & Sanders W.J. (eds). University of California Press, p. 263-304.
- Zaïme A. & Gautier J.Y. 1988. Analyse des fluctuations densitaires et de l'occupation de l'espace chez la Mérione de Shaw (*Meriones shawi*) en milieu semi-aride, au Maroc. *Sciences et Techniques Animalières de Laboratoire*, 13(1), 59-64.
- Zangari F., Cimmaruta R. & Nascetti G. 2006. Genetic relationships of the western Mediterranean painted frogs based on allozymes and mitochondrial markers: evolutionary and taxonomic inferences (Amphibia, Anura, Discoglossidae) *Biological Journal of the Linnean Society*, 87(4), 515-536.