

L'assemblage mammalien de l'Eocène continental du Complexe de Gour Lazib (Algérie) : structure écologique et implications paléoenvironnementales

MOHAMMED ADACI^{a*}, MUSTAPHA BENSALAH^a AND RODOLPHE TABUCE^b

^aLaboratoire de recherche n° 25, Département des Sciences de la Terre et de l'Univers, Université de Tlemcen Abou Bekr Belkaid, B.P. 119, Tlemcen, 13000, Algérie

^bInstitut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM), CNRS, IRD, EPHE, Université de Montpellier, Place Bataillon, 34095, Montpellier, France

*auteur correspondant : med.adaci@gmail.com

Résumé : Des prospections géologiques et paléontologiques sur les affleurements continentaux paléogènes du Complexe de Gour Lazib (Hammada du Dra, Algérie) nous ont permis de mettre en évidence plusieurs sites à vertébrés, sur une superficie de plus de cinq cents kilomètres carrés. La faune est constituée de nombreux vertébrés fossiles associant mammifères placentaires, poissons actinoptérygiens et protoptères, squamates, amphibiens, chéloniens, crocodiles et oiseaux. La flore de charophytes est également diversifiée. Les données bio-magnétostratigraphiques indiquent un âge compris entre l'Yprésien terminal et le Lutétien basal pour cet assemblage unique en Afrique. Les nombreux restes de mammifères récoltés ont une préservation exceptionnelle pour le Paléogène ancien arabo-africain et permettent une reconstitution paléoenvironnementale réalisée via une méthode couplant cénogramme et distribution pondérale des taxons arboricoles. Le profil du cénogramme, caractérisé par l'abondance des espèces de petite taille (insectivores, primates et rongeurs), la présence d'espèces de taille intermédiaire (hyracoïdes) et la rareté des grandes espèces (uniquement représentées par les hyracoïdes ; absence notable des proboscidiens et embrithopodes), met en évidence un milieu forestier assez fermé sous climat tropical. Par ailleurs, les données lithologiques et sédimentologiques indiquent un milieu fluvial méandrique où ont proliféré les charophytes. Plus hypothétique reste l'existence d'une saisonnalité dans les Gour Lazib, avec de possibles périodes temporaires modérément arides.

Mots-clés : Paléogène, Afrique du Nord, Vertébrés, Cénogramme

Abstract: Our geological and palaeontological studies of the Palaeogene continental outcrops of the Gour Lazib Complex (Hammada du Dra, Algeria) have revealed several fossil vertebrate sites distributed over an area of more than five hundred square kilometres. The vertebrate fauna includes a considerable number of placental mammals, actinopterygian and protopteran fishes, squamates, amphibians, chelonians, crocodiles and birds. In addition, the charophyte flora is very diverse. Bio-magnetostratigraphic data suggest a late Ypresian or basal Lutetian age for this unique African palaeontological assemblage. The good preservation of numerous mammal remains allows for the reconstruction of the palaeoenvironment using an approach combining cenogram analysis and the weight distribution of arboreal taxa. The cenogram profile, characterised by the abundance of small species (insectivores, primates and rodents), the presence of medium-sized species (hyracoids) and the scarcity of large species (only represented by hyracoids; absence of proboscideans and embrithopods), indicates the presence of a rather closed forest environment in a tropical climate. In addition, lithologic and sedimentological data suggest the presence of meandering fluvial environment, conducive to the proliferation of charophytes. A more hypothetical interpretation concerns the potential for seasonality in the Gour Lazib, with the possibility of temporary, moderately dry periods.

Keywords: Palaeogene, North Africa, Vertebrates, Cenogram

Submitted 28 July 2025, Accepted 08 June 2026

Published Online 10 September 2026, doi: [10.18563/pv.49.2.e2](https://doi.org/10.18563/pv.49.2.e2)

© Copyright Mohammed Adaci September 2026

INTRODUCTION

Les données paléoclimatiques et paléoenvironnementales pour tout le Paléogène continental du continent arabo-africain sont presque inexistantes, et de grandes incertitudes demeurent notamment pour les quantités de précipitations et l'existence d'éventuelles saisonnalités (Abdeljaoued *et al.*, 1998 ; Bolle *et al.*, 1999 ; Couvreur *et al.*, 2021). Ainsi les modèles climatiques sont très peu précis pour cette période. Pour l'Eocène inférieur par exemple, ils suggèrent des températures supérieures à celles d'aujourd'hui de 4 à 18 °C, selon la pCO₂ et la région considérée (Lunt *et al.*, 2012) et des précipitations en Afrique tropicale allant de moins de 1000 mm/an à plus de 3300 mm/an

selon le modèle utilisé (e.g., Huber et Caballero, 2011 ; Lunt *et al.*, 2012 ; Carmichael *et al.*, 2016). Partant de ce constat, toute nouvelle donnée de première main, acquise sur le terrain dans le Paléogène continental du continent arabo-africain ne peut qu'affiner ces scénarios.

Or, malgré des décennies de recherches et les importants efforts récents de prospection et d'échantillonnage, les faunes et flores du Paléogène africain restent peu nombreuses et souvent peu diversifiées ; ceci est particulièrement vrai pour le Paléocène et l'Eocène inférieur à moyen (Seiffert, 2010). L'une des rares exceptions est la faune de mammifères du « Complexe de Gour Lazib » (CGL) récoltée près de la localité de Zegdou dans les Hammada du Dra du Sud-Ouest algérien (Mahboubi

et al., 2002 ; Adaci, 2012 ; Adaci *et al.*, 2007, 2016). Dans cette région (Fig. 1), les terrains continentaux cénozoïques occupent des surfaces considérables mais la présence de nombreux ergs et regs rend les conditions d’affleurement particulièrement difficiles et peu de longues sections stratigraphiques étudiables sont disponibles (Mahboubi, 1995). Près de la localité de Zegdou toutefois, plusieurs buttes-témoins offrent de remarquables affleurements éocènes qui ont permis de mener sur plusieurs années des travaux pluridisciplinaires détaillés alliant paléontologie, sédimentologie, stratigraphie et magnétostratigraphie. Ces travaux, en particulier les prospections et fouilles paléontologiques, nous ont permis de mettre en évidence une riche flore de charophytes (Mebrouk *et al.*, 1997 ; Mebrouk, 2011) et une faune de vertébrés exceptionnellement diversifiée (voir synthèse dans Adaci *et al.*, 2016) composée de nombreux mammifères (références dans « Matériel et Méthodes »), ainsi que de poissons, amphibiens, squamates (Rage *et al.*, 2021), crocodiles, chéloniens et oiseaux (Mourer-Chauviré *et al.*, 2011 ; Garcia *et al.*, 2020). Cette faune est datée de l’Yprésien terminal ou du Lutétien basal, entre 49 et 46 Ma, d’après les données bio-magnétostratigraphiques (Coster *et al.*, 2012) (Fig. 2). Elle documente ainsi une période charnière située entre la fin de l’Optimum Climatique de l’Éocène inférieur (EECO pour « Early Eocene Climate Optimum ») et le début du refroidissement modéré du Lutétien (e.g., Westerhold *et al.*, 2020).

La faune de mammifères du CGL se caractérise par des fossiles en bon état de préservation et une grande diversité taxinomique illustrée par plus de 28 espèces de placentaires recensées dans 14 gisements de la Formation du Glib Zegdou. De plus, à l’échelle de tous ces gisements, l’absence apparente de biais taphonomique dans la représentation spécifique est

notable et toutes les catégories trophiques, locomotrices et de masses corporelles sont documentées. Compte tenu de ses caractéristiques et de son âge, la faune de mammifères du CGL est unique à l’échelle du continent arabo-africain et elle permet d’aborder des problématiques paléocéologiques. Cette étude a ainsi pour objectif de reconstituer le paléohabitat de la communauté mammalienne du membre intermédiaire de la Formation du Glib Zegdou (Fig. 2) via une méthode couplant cénogramme et distribution pondérale des taxons arboricoles (Travouillon et Legendre, 2009). Des comparaisons avec les faunes africaines actuelles et paléogènes sont réalisées.

MATERIEL ET METHODES

Faune mammalienne, homogénéité et diversité taxinomique. La faune étudiée provient exclusivement du membre intermédiaire de la Formation du Glib Zegdou, et notamment du site HGL50 (Figs. 1-2, Tab. 1). Nous excluons en effet les sites à vertébrés du membre inférieur car, pour ces derniers, seul le site HGL49 a livré un mammifère (holotype de *Titanohyrax mongereaui*) (Sudre, 1979 ; Tabuce *et al.*, 2011) (Figs. 1-2). A noter que cette espèce est possiblement présentée par des spécimens fragmentaires dans le membre intermédiaire (elle est nommée *Titanohyrax ?mongereaui* dans cette étude). L’assemblage analysé est ainsi essentiellement composé de rongeurs zegdoumyidés (e.g., *Glibemys algeriensis*, *Glibia pentalopha*, *Glibia* sp., *Zegdoumys lavocati*, *Zegdoumys* sp. et *Lazibemys zegdouensis*) (Marivaux *et al.*, 2011a), d’afrothères représentés par de nombreux hyracoïdes (e.g., *Microhyrax lavocati*, *Titanohyrax ?mongereaui*, *Titanohyrax tantulus*, *Megalohyrax gevini* et *?Thyrohyrax* sp.) (Tabuce *et al.*, 2001,

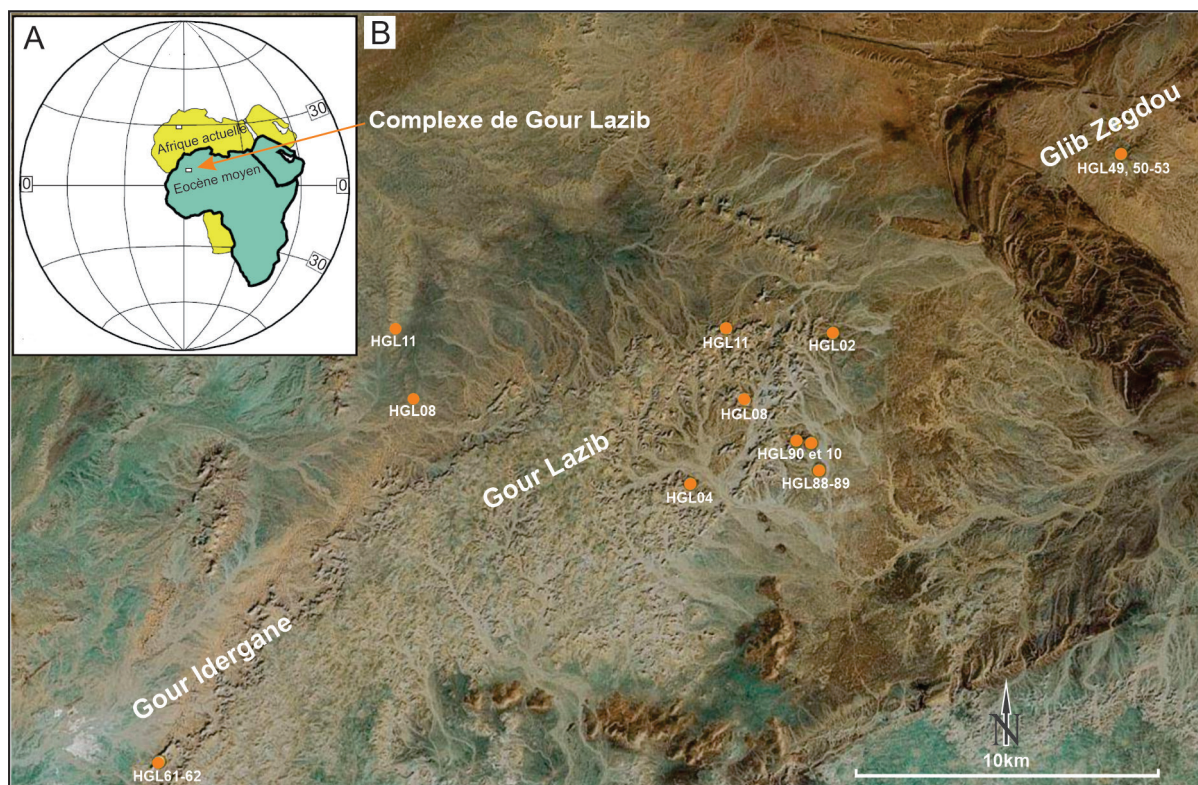


Figure 1. A) Position paléogéographique du continent arabo-africain à l’Éocène moyen-Oligocène inférieur comparée à sa position actuelle (d’après Lottfy et Van der Voo 2007). B) Localisation géographique des sites à mammifères de la Formation continentale du Glib Zegdou du Complexe de Gour Lazib dans les Hammada du Dra du Sud-Ouest algérien.

2007, 2011, 2017) et un macroscélidé (?*Chambius* sp.) (Tabuce, 2018). Puis viennent les primates (les azibiidés *Algeripithecus minutus*, *Azibius trerki* et *A. magnus* ainsi que le ?djabélémuridé *Lazibadapis anchomomyinopsis*) (Godinot et Mahboubi, 1992 ;

Tabuce *et al.*, 2009, Marivaux *et al.*, 2011b, Marivaux *et al.*, 2025). A ces taxons s'ajoutent des chiroptères (*Witwatia sigei*, *Pseudovespertiliavus parva* et *Drakonycteris glibzegdouensis*) (Ravel *et al.*, 2015, 2016), des hyaenodontes (*Glibzegdouia*

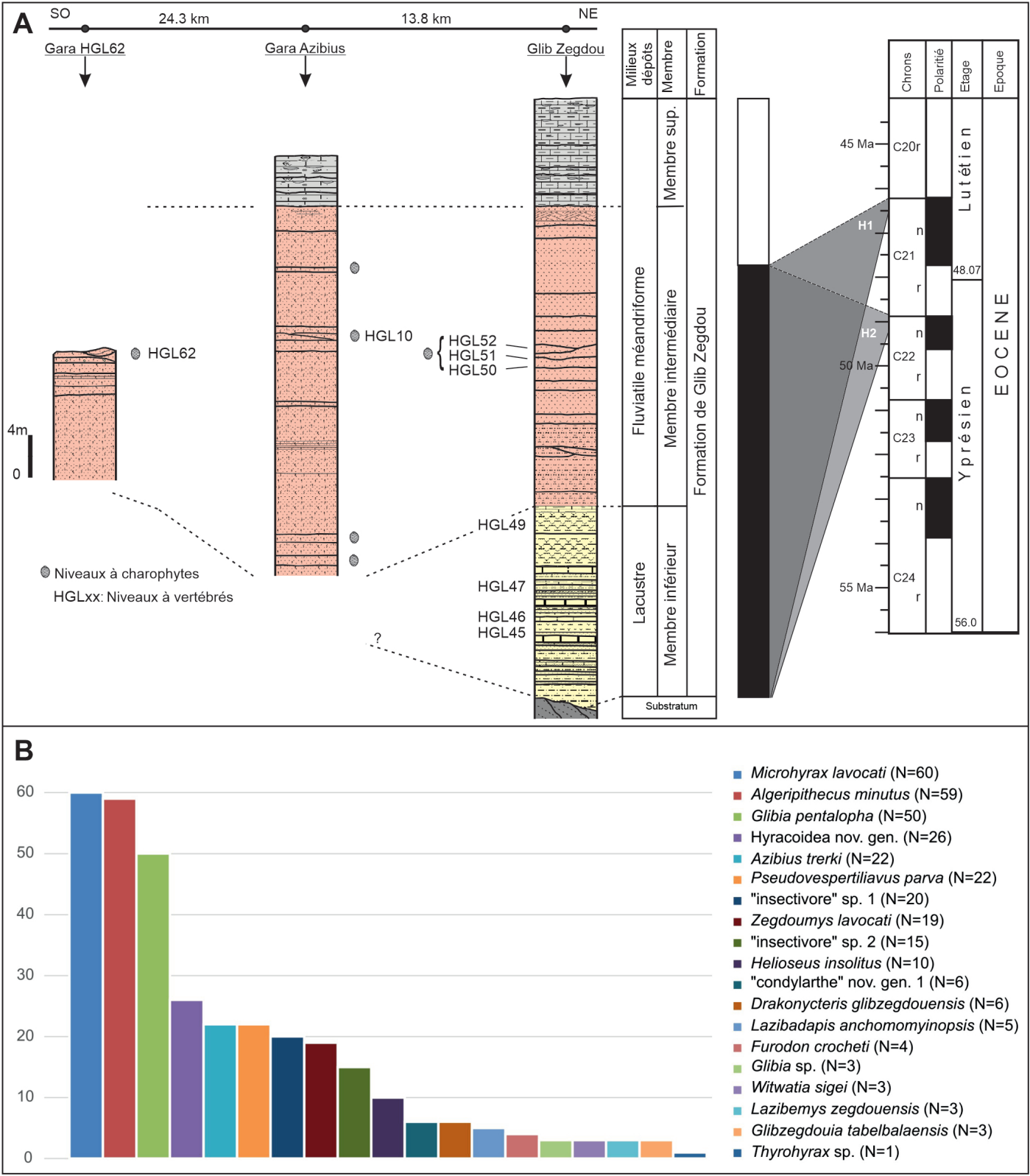


Figure 2. A) Colonnes lithostratigraphiques des principaux sites fossilifères à vertébrés du Complexe de Gour Lazib (d'après Garcia *et al.*, 2020) et hypothèses de datation selon les corrélations magnétostratigraphiques (modifié de Coster *et al.*, 2012 ; GTS actualisée). **B)** Histogramme illustrant la diversité relative des espèces (nombres de spécimens) pour la localité HGL50.

Tableau 1. Sites fossilifères et liste faunique des mammifères du membre intermédiaire de la Formation du Glib Zegdou, Complexe de Gour Lazib (Adaci et al., 2016 modifié). Les disques noirs indiquent les localités-types des espèces.

	HGL02	HGL04	HGL08	HGL10	HGL11	HGL50	HGL51	HGL52	HGL53	HGL61	HGL62	HGL88	HGL89	HGL90
Rodentia														
<i>Glibemys algeriensis</i>								•						
<i>Glibia pentalopha</i>						o		•						
<i>Glibia</i> sp.						o								o
<i>Zegdoumys lavocati</i>						o		•						
<i>Zegdoumys</i> sp.					o									o
<i>Lazibemys zegdouensis</i>						o								
?Rodentia gen. et sp. nov.						o		o						
Rodentia indét.		o	o	o		o		o						
Hyaenodontida														
<i>Glibzegdouia tabelbalaensis</i>				o		o		•						
<i>Paravorodon gheerbranti</i>		o												
<i>Furodon crocheti</i>						o								
Chiroptera														
<i>Witwatia sigei</i>						o								
<i>Pseudovespertiliavus parva</i>						o								
<i>Drakonycteris glibzegdouensis</i>						o								
Primates														
<i>Algeripithecus minutus</i>			o	o		o	o	•						
<i>Azibius trerki</i>				•		o	o	o						
<i>Azibius magnus</i>						o								
<i>Lazibadapis anchomomyinopsis</i>						o								
?Condylarthra														
gen. et sp. nov. 1						o								
gen. et sp. nov. 2								o						
"insectivores" (sp.1 et sp. 2)	o	o	o			o		o						o
Hyracoidea														
<i>Microhyrax lavocati</i>		o		o		o	o	o		o	o			•
<i>Titanohyrax ?mongereau</i>										o				
<i>Titanohyrax tantulus</i>				o					o					
<i>Megalohyrax gevini</i>				o			o			o				•
? <i>Bunohyrax</i> ou <i>Megalohyrax</i> sp.												o		
? <i>Thyrohyrax</i> sp.						o								
<i>Helioseus insolitus</i>				o		o	o	o					o	•
Hyracoidea gen. et sp. nov.					?	o	o	?						
Hyracoidea indét.			o	o		o		o		o				
Macroscelidea														
<i>Chambius</i> cf. <i>kasserinensis</i>		o												
Mammalia incertae sedis														
formes indéterminables	o	o		o		o				o	o	o	o	

tabelbalaensis, *Furodon crocheti* et *Paravorodon gheerbranti*) (Solé et al., 2014) et des taxons encore inédits (« insectivores et possibles « condylarthres »). L'abondance relative de ces espèces (nombre de spécimens) calculée pour le site principal HGL50 révèle la grande représentativité des hyracoïdes de petite taille *Microhyrax lavocati* et Hyracoidea nov. gen., du rongeur *Glibia pentalopha* et des primates *Algeripithecus minutus* et *Azibius trerki* (Fig. 2).

Cénogramme. Les travaux de Valverde (1964, 1967) ont été les prémices des études qui ont porté sur l'analyse des communautés de mammifères via les cénogrammes. Cette méthode consiste en une représentation graphique d'une communauté mammalienne en portant en ordonnée la taille des espèces (quantifiée en utilisant la longueur tête-corps) et en classant, en abscisses, les espèces par groupe trophique. Pour pouvoir être appliquée au registre fossile, cette méthode a été développée et modifiée par Legendre (1986, 1989). Plutôt que d'utiliser le critère de taille, c'est la masse corporelle des espèces qui est prise en compte car ce critère n'est pas aussi dépendant de la forme générale du corps. Legendre (1986, 1989) a fait trois observations générales concernant la structure des cénogrammes et de leurs environnements (Fig. 3) : i) les cénogrammes des environnements ouverts ont une lacune en espèces de taille moyenne (500–8000 g) tandis que les environnements fermés ont une distribution pondérale des espèces continue ; ii) la pente des grandes espèces (plus de

8000 g) est plus raide dans les environnements les plus arides ; et iii) la pente des petites espèces (au-dessous de 500 g) est liée aux températures minimales.

La méthode des cénogrammes est l'une des méthodes paléocéologiques des plus discutées (Rodríguez, 1999 ; Montuire, 1999 ; Hernández Fernández et al., 2006 ; Gómez Cano et al., 2006 ; Travouillon and Legendre, 2009). Rodríguez (1999) a montré que les rapports entre les modèles de cénogrammes et le climat ne sont pas statistiquement significatifs. Il n'a trouvé aucune relation statistiquement significative entre le nombre de mammifères de grande taille et l'aridité, ou entre le nombre de micromammifères et la température. Toutefois, Hernández Fernández et al. (2006) ont indiqué au contraire que l'étude de Rodríguez (1999) s'est restreinte à une approche quantitative, se concentrant sur la mesure statistique des variables (telle que la distribution de masse corporelle) plutôt que sur une description qualitative. En outre, Hernández Fernández et al. (2006) ont employé une approche statistique qualitative, comparant l'efficacité des cénogrammes pour les reconstitutions des biomes et ils ont ainsi conclu que les catégories de taille du corps et les variables du cénogramme (masses corporelles des différentes espèces, classées par ordre décroissant) étaient les plus précises pour identifier les biomes. De même, Gómez Cano et al. (2006) ont montré que la méthode des cénogrammes demeure efficace même avec une perte aléatoire d'espèces jusqu'à 60–70%

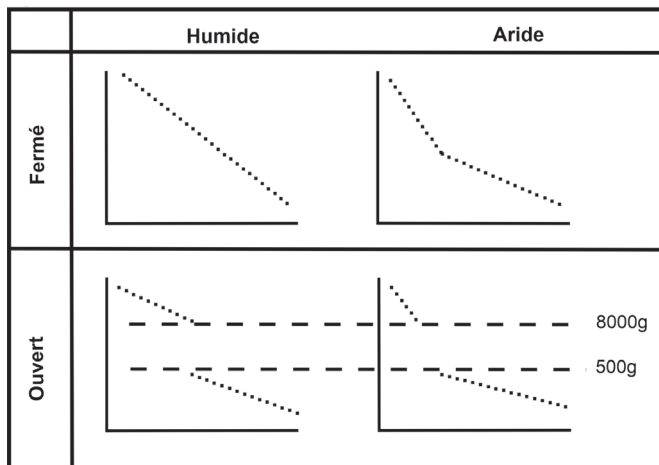


Figure 3. Modèles de cénogrammes identifiés par Legendre (1986, 1989).

de l'assemblage fossile analysé. Rappelons enfin les travaux d'Holling (1992) sur les catégories de taille corporelle de certains vertébrés terrestres. Cet auteur, sans citer le travail de Legendre (1986, 1989), a constaté que les modèles de lacunes (Fig. 3, modèle aride-ouvert) et les intervalles dans la distribution de la taille du corps des communautés de mammifères et d'oiseaux sont corrélés avec des changements de la structure du climat et de la végétation. Enfin, Hanquet (2011) a conclu que cette méthode permet de décrire la structure d'une communauté de mammifères en relation avec le couvert végétal plus qu'avec le climat. Ainsi, les cénogrammes apparaissent être une méthode fiable pour contextualiser le paléohabitat d'une communauté mammalienne.

Dans notre étude, en suivant Legendre (1986, 1989), toutes les espèces suffisamment documentées du membre intermédiaire de la Formation du Glib Zegdou sont prises en compte à l'exception des hyaenodontes et des chiroptères. Ces groupes sont en effet souvent très sous-représentés dans le registre fossile. L'interprétation du cénogramme se fait par comparaison avec les modèles actuels de Legendre (1986, 1989). Les résultats sont aussi discutés par comparaison avec les communautés de mammifères du Fayoum (Égypte) (fin Éocène à Oligocène inférieur) telles qu'elles ont été étudiées par Gagnon (1997) ; une importante mise à jour des données à propos du Fayoum serait nécessaire, mais sortirait du cadre de ce travail.

L'estimation du poids des espèces est le paramètre crucial pour construire un cénogramme. Dans cette optique, Gingerich *et al.* (1982) et Legendre (1989) ont quantifié chez les mammifères la relation entre la masse corporelle et les mensurations dentaires. Ils ont démontré qu'il existait une forte corrélation entre le poids du corps et la surface de la première molaire inférieure (M/1), dent généralement la moins variable dans ses dimensions sur la rangée dentaire chez les mammifères (Gingerich, 1974). Les dents présentent deux critères avantageux pour ce type d'analyse : d'une part, après leur éruption, leur taille ne varie plus ; et d'autre part elles sont constituées de tissus minéralisés résistants qui leur permettent d'être bien conservées et fréquentes dans le matériel fossile.

Le poids est estimé en utilisant l'équation d'allométrie qui lie deux caractères à savoir la surface dentaire (X) et le poids (Y) selon l'expression $Y = b_1 X^{k_1}$ où k_1 correspond au coefficient d'allométrie et b_1 à une constante dépendante du groupe taxinomique (Legendre, 1989). Pour calculer les paramètres b_1 et k_1 , cette équation est exprimée en logarithme népérien à base e où elle devient : $\ln(Y) = \ln(b_1) + K_1 \ln(X)$. Ainsi, les paramètres b_1 et K_1 peuvent être calculés à partir d'une régression linéaire. Les mesures des molaires ont été effectuées à l'aide d'un mesuroscope Nikon 10 associé à un compteur digital Intralux 5000-1 (ISEM, Montpellier). Les spécimens mesurés sont mentionnés en Données Supplémentaires (SI Tab.1).

Il est à noter que pour certaines espèces du CGL les M/1s ne sont pas encore documentées. Pour pallier cette lacune, l'estimation a été faite en se référant à des spécimens, de mêmes espèces ou d'espèces affines, trouvés dans d'autres gisements de l'Éocène africain ; c'est le cas de *Chambius cf. kasserinensis* et *Titanohyrax tantulus* de Chambi (CBI-1) en Tunisie, respectivement pour *Chambius* sp. et *Titanohyrax tantulus* de CGL. Une autre estimation est possible en corrélant la longueur et la largeur de la M/1 à celles de la M1/ (Fig. 4). Dans l'ensemble, les longueurs et largeurs de la première molaire inférieure et supérieure, chez les groupes étudiés, présentent de très bons coefficients de corrélations (Tab. 2). Ces corrélations ont été réalisées pour deux hyracoïdes encore peu documentés (*Thyrohyrax* sp. et *Megalohyrax gevis*) et les deux « condylarthres ».

Distribution pondérale des taxons arboricoles

Travouillon et Legendre (2009) ont présenté une méthode complémentaire aux cénogrammes en prenant en compte la distribution pondérale des taxons arboricoles. Ils ont constaté que les habitats fermés contiennent des espèces arboricoles de toutes les tailles (grandes, moyennes et petites) tandis que les habitats semi-ouverts contiennent seulement de grandes espèces arboricoles et les habitats ouverts ne contiennent aucune espèce arboricole. Définir la nature arboricole des taxons fossiles est très délicat en l'absence de squelette bien préservé ou d'éléments squelettiques informatifs tels que les astragales. En ce qui concerne les mammifères du CGL, des données robustes sont disponibles pour :

- L'hyracoïde *Microhyrax lavocati*, car l'examen de son astragale suggère qu'il puisse être arboricole (Tabuce *et al.*, 2007) ;
- Les primates azibiidés car ils sont apparentés aux strepsirhiniens actuels (lémurs, lorises et galagos) (Tabuce *et al.*, 2009) et interprétés comme des taxons arboricoles quadrupèdes (Marivaux *et al.*, 2011b). Les strepsirhiniens actuels sont thermophiles et vivent essentiellement dans les forêts chaudes et humides, même si certains habitent les forêts sèches et les régions semi-arides ;
- Les rongeurs zegdoumyidés car ils sont considérés comme un groupe ancestral, à l'origine des anomaluroïdes actuels (anomalures et *Zenkerella*), dont les anomalures sont inféodés à des milieux très forestiers, et adaptés au vol plané d'arbre en arbre (e.g., Marivaux *et al.*, 2011a, 2017).

Tableau 2. Coefficient de corrélation longueur/largeur des M1/1 chez les hyracoïdes et « condylarthres ».

	Hyracoïdes	« Condylarthres »
coefficient de corrélation longueur M/1 et M1/	0,9804	0,9902
coefficient de corrélation largeur M/1 et M1/	0,9589	0,9878

Ces taxons arboricoles (par opposition à tous les autres taxons non-arboricoles) sont classés en fonction de différentes classes de taille (Tab. 3) ; les résultats sont comparés au type d'habitat et au cénogramme.

Distribution pondérale et groupements taxonomiques

Gagnon (1997) a analysé la diversité écologique des mammifères du Fayoum en décrivant la distribution des espèces, au sein de leurs communautés, suivant certains critères ayant une signification adaptative : le poids, le régime alimentaire et les groupements taxonomiques. Cette analyse dérive des travaux de Fleming (1973) puis Andrews et Evans (1979). Pour chaque critère, l'espèce est classée selon des catégories. Dans notre analyse, nous ne tenons pas compte du critère du régime alimentaire car les catégories et les attributions proposées par Gagnon (1997) sont trop arbitraires faute d'analyses quantitatives. Pour la faune du CGL, seuls les

primates ont fait l'objet d'études précises quant à leur régime alimentaire par analyse du quotient de cisaillement de leurs molaires (*shearing quotient analysis* ; Ramdarshan, 2011 ; Ramdarshan, in Marivaux *et al.*, 2013). Nous limitons ainsi notre analyse aux distributions pondérales et aux groupements taxonomiques (Tab. 4). Les résultats sont comparés aux six modèles d'environnements (ouverts et fermés) illustrant les faunes actuelles et aux quatre biozones fauniques de la Formation Jebel Qatrani (FFZ 1-4) étudiées par Gagnon (1997). De même que pour les cénogrammes, une mise à jour des données à propos de ces biozones du Fayoum serait nécessaire, mais sortirait du cadre de ce travail.

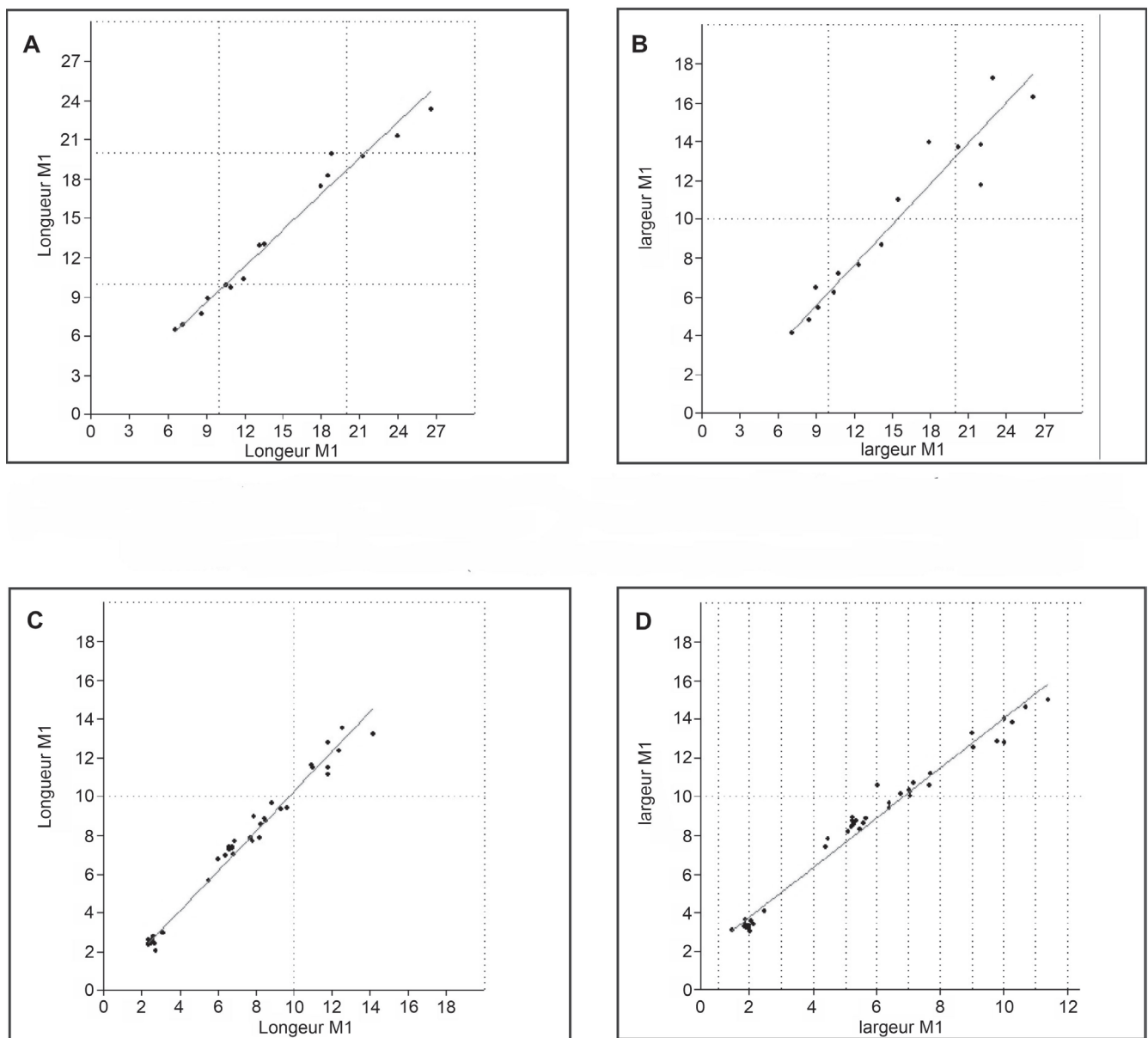


Figure 4. Corrélations entre les dimensions linéaires des M1/1 chez certains hyracoides (A-B) et « condylarthres » (C-D) selon les mensurations dentaires publiées par Matsumoto (1926), Meyer (1978), Rasmussen (1989) et Rasmussen et Simons (1988, 2000) pour les hyracoides ; et Thewissen (1990), Williamson et Lucas (1992), Robinson et Williams (1997) et Muizon et Cifelli (2000) pour les « condylarthres ».

Tableau 3. Liste des taxons représentés sur le cénogramme et dans l'analyse de la distribution pondérale des espèces arboricoles. Les dimensions des M/l's sont des moyennes établies pour chaque espèce. Le poids (Y) est calculé à partir de la régression linéaire de Legendre (1989) dont l'équation est $\ln(Y) = \ln b_1 + K_1 \ln(X)$ avec $X = L \times l$. Abréviations : espèce très petite (TP, 0 à <10 g), petite (P, 10 à <100 g), moyenne (M, 100 à <1 kg), grande (G, 1 kg à <10 kg), très grande (TG, >10 kg) ; Arb, espèce arboricole ; NArb, espèce non arboricole ; Long., Longueur ; larg., largeur ; Dist. Pond. ; distribution pondérale.

	Long.	larg.	Surface (X)	ln (X)	K1	K1ln (X)	ln (b1)	ln (Y)	Poids en g	Rang	Dist. Pond.	Arb.
<i>Titanohyrax ?mongereau</i>									(d'après Schwartz et al., 1995) 675000,00	1	TG	NArb
<i>Megalohyrax gevini</i>	20,4825	15,2932	313,2429	5,7469	1,5147	8,7048	3,6049	12,3097	221843,94	2	TG	NArb
<i>Titanohyrax tantulus</i>	10,2000	6,2000	63,2400	4,1469	1,5147	6,2814	3,6049	9,8863	19658,51	3	TG	NArb
<i>?Thyrohyrax</i> sp.	7,5339	4,6607	35,1132	3,5586	1,5147	5,3902	3,6049	8,9951	8063,31	4	G	NArb
<i>?Condylarthra</i> gen. et sp. nov. 2	3,1659	6,4242	20,3382	3,0125	1,5147	4,5630	3,6049	8,1679	3526,06	5	G	NArb
<i>Microhyrax lavocati</i>	5,0215	3,3990	17,0681	2,8372	1,5147	4,2975	3,6049	7,9024	2703,82	6	G	Arb
<i>Helioseus insolitus</i>	5,3035	4,2033	22,2919	3,1042	1,7054	5,2939	2,2470	7,5409	1883,61	7	G	NArb
<i>Hyracoidea</i> gen. et sp. nov.	4,4390	2,3183	10,2911	2,3313	1,5147	3,5312	3,6049	7,1361	1256,50	8	G	NArb
<i>Azibius magnus</i>									(d'après Marivaux et al., 2025) 919,00	9	M	Arb
<i>?Condylarthra</i> gen. et sp. nov. 1	3,3471	3,1934	10,6886	2,3692	1,7084	4,0475	2,7408	6,7883	887,41	10	M	NArb
<i>Chambius</i> cf. <i>kasserinensis</i>	2,4300	1,9600	4,7628	1,5608	1,5147	2,3642	3,6049	5,9691	391,15	11	M	NArb
<i>Azibius trerki</i>									(d'après Marivaux et al., 2025) 164,41	12	M	Arb
<i>Algeripithecus minutus</i>									(d'après Marivaux et al., 2025) 127,00	13	P	Arb
<i>Lazibadapis anchomomyinopsis</i>									(d'après Marivaux et al., 2025) 94,33	14	P	Arb
<i>Lazibemys zegdouensis</i>	1,7210	1,7480	3,0083	1,1014	1,6375	1,8035	2,2446	4,0481	57,29	15	P	Arb
<i>Zegdoumys lavocati</i>	1,8110	1,6510	2,9900	1,0953	1,6375	1,7935	2,2446	4,0381	56,72	16	P	Arb
<i>Glibia pentalopha</i>	1,3560	1,1290	1,5309	0,4259	1,6375	0,6974	2,2446	2,9420	18,95	17	P	Arb
<i>Glibemys algeriensis</i>	1,2300	1,1400	1,4022	0,3380	1,6375	0,5535	2,2446	2,7981	16,41	18	P	Arb
<i>Insectivora</i> sp. 1	1,6700	1,0640	1,7769	0,5749	1,8228	1,0479	1,4461	2,4940	12,11	19	P	Narb
<i>Insectivora</i> sp. 2	1,3605	0,9000	1,2245	0,2025	1,8228	0,3691	1,4461	1,8152	6,14	20	TP	NArb
<i>?Rodentia</i> gen. et sp. nov.	0,9000	0,8000	0,7200	-0,3285	1,6375	-0,5379	2,2446	1,7067	5,51	21	TP	?

RESULTATS

Cénogramme. Le cénogramme de la faune mammalienne du CGL est construit sur la base de 21 taxons (Tab. 3, Fig. 5). Les espèces documentant la microfaune (poids < 500 g) sont bien représentées (Fig. 2). Elles incluent tous les rongeurs, primates (à l'exception d'*Azibius magnus*), insectivores et le macroscélidid. Les espèces de taille intermédiaire (poids compris entre 500 g et 8 kg) sont moins nombreuses mais toutefois bien représentées. Elles regroupent notamment le primate *Azibius magnus*, les petits hyracoïdes (*Microhyrax lavocati*, *Helioseus insolitus* et *?Thyrohyrax* sp.) et les deux « condylarthres ». Les espèces de grande taille (> 8 kg) représentent la minorité de l'association mammalienne ; elles correspondent aux hyracoïdes de taille moyenne (*Titanohyrax tantulus*) et de grande taille (*Megalohyrax gevini* et *Titanohyrax ?mongereau*). Cette répartition ressemble à celle retrouvée dans les cénogrammes des communautés mammaliennes de la Formation Jebel Qatrani au Fayoum (Égypte), mais elle en diffère par la plus faible représentation des grandes espèces de mammifères.

Distribution pondérale des taxons arboricoles. Les analyses effectuées pour la faune mammalienne du CGL indiquent la présence en nombre décroissant des taxons arboricoles dans trois classes de taille : petite (six espèces : les rongeurs zegdoumyidés et les primates *Algeripithecus minutus* et *Lazibadapis anchomomyinopsis*), moyenne (deux espèces de primates : *Azibius magnus* et *Azibius trerki*) et 'grande' taille (une espèce : *Microhyrax lavocati*) (Fig. 6, Tab. 3).

Distribution pondérale et groupements taxonomiques. Ces analyses révèlent, d'une part, une décroissance rapide de la diversité spécifique de la faune mammalienne du CGL selon la distribution pondérale, montrant ainsi un déséquilibre

Tableau 4. Diversité taxonomique et masses corporelles des mammifères du membre intermédiaire de la Formation du Glib Zegdou, Complexe de Gour Lazib. Taxons : R-rongeurs, I-insectivores, P-primates, O-« ongulés », C-carnivores, A-autres. Masse corporelle : A- < 1 kg, B-1 à <10 kg, C-10 à <45 kg, D-45 à <180 kg, E- >180kg (selon Gagnon, 1997).

	Taxons	Masses corporelles
<i>Glibemys algeriensis</i>	R	A
<i>Glibia pentalopha</i>	R	A
<i>Glibia</i> sp.	R	A
<i>Zegdoumys lavocati</i>	R	A
<i>Zegdoumys</i> sp.	R	A
<i>Lazibemys zegdouensis</i>	R	A
<i>?Rodentia</i> gen. et sp. nov.	?R	A
<i>Algeripithecus minutus</i>	P	A
<i>Azibius trerki</i>	P	A
<i>Lazibadapis anchomomyinopsis</i>	P	A
<i>Azibius magnus</i>	P	A
<i>?Condylarthra</i> gen. et sp. nov. 1	O	B
<i>?Condylarthra</i> gen. et sp. nov. 2	O	B
<i>Microhyrax lavocati</i>	O	B
<i>Hyracoidea</i> gen. et sp. nov.	O	B
<i>Thyrohyrax</i> sp.	O	B
<i>Titanohyrax ?mongereau</i>	O	E
<i>Titanohyrax tantulus</i>	O	C
<i>Megalohyrax gevini</i>	O	E
<i>Helioseus insolitus</i>	O	B
<i>Insectivora</i> sp. 1	I	A
<i>Insectivora</i> sp. 2	I	A
<i>Chambius</i> cf. <i>kasserinensis</i>	A	A
<i>Glibzegdouia tabelbalaensis</i>	C	B
<i>Parvavorodon gheerbranti</i>	C	A
<i>Furodon crocheti</i>	C	B

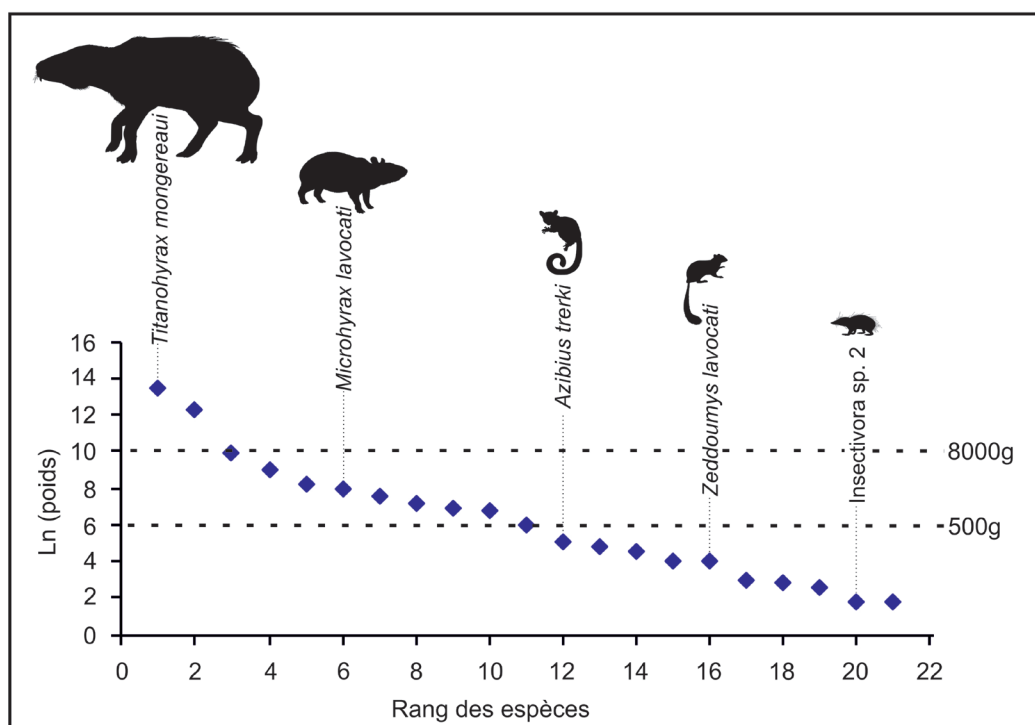


Figure 5. Cénogramme de la communauté mammalienne du membre intermédiaire de la Formation continentale du Glib Zegdou, Complexe de Gour Lazib, illustrant quelques espèces emblématiques de l'assemblage fossilifère.

entre la diversité des espèces de petite taille et les autres catégories (Fig. 7b). D'autre part, elles indiquent que le spectre taxonomique se caractérise par la prédominance de trois groupes (Fig. 7a), respectivement les « ongulés » (hyracoïdes et ?« condylarthres », ~35%), les rongeurs (~26%) et les primates (~15%). Les insectivores et les hyaenodontes sont minoritaires. Globalement, cette prédominance en pourcentage est comparable à celle des quatre biozones du Fayoum (seule la FFZ 1 est représentée sur la figure 7). La différence réside dans la proportion des rongeurs, moins représentés au Fayoum, et inversement les hyaenodontes plus abondants au Fayoum.

DISCUSSION

Les niveaux fossilifères du membre intermédiaire de la Formation continentale du Glib Zegdou ont livré un nombre important de gyrogonites de charophytes documentant la famille des Characeae (16 espèces) et des Raskyellaceae (3 espèces) (Mebrouk, 2011). Les charophytes sont des algues vertes qui vivent actuellement dans les eaux douces ou saumâtres à faible énergie. Elles forment des prairies submergées, parfois très denses, dont la taille du thalle varie de quelques centimètres à plus d'un mètre, selon la profondeur de la masse d'eau (Riveline, 1986). L'abondance des charophytes dans la Formation continentale du Glib Zegdou avait conduit Gevin *et al.* (1975) puis Tabuce (2002) à proposer l'existence d'un vaste lac. Toutefois, suite à nos observations sédimentologiques de terrain, les faciès détritiques argilo-gréseux et les structures chenalisées à stratifications obliques et entrecroisées indiquent au contraire un système fluvial méandrique (Adaci *et al.*, 2009). Les faciès argilo-gréseux montrent des séquences fluviales incomplètes (litages entrecroisés, lamines obliques ou parallèles puis des phénomènes de pédogénèse (calcrètes et silcrètes) vers le sommet de la formation (Adaci *et al.*, 2016). De plus, la présence d'au moins six taxons de poissons

(parmi les Polypteriformes, Characiformes, Perciformes et Siluriformes), dont certains ont une longueur estimée à plus d'un mètre (site HGL50 et 51 notamment), suggère une tranche d'eau assez importante (Adaci *et al.*, 2007). Entre les périodes de crues, la sédimentation devait être calme (accumulation de charophytes) comme en attestent les dépôts de silts et argiles. La présence d'un os d'oiseau appartenant aux Presbyornithidae (Garcia *et al.*, 2020), dont les espèces sont souvent trouvées en grand nombre dans les environnements calmes va dans ce sens.

Durant le Paléogène, Lofty et Van der Voo (2007) situent l'Afrique du Nord, plus au Sud qu'actuellement à la latitude de 15-17° N ce qui placerait la région du Glib Zegdou-Gour Lazib sous des latitudes tropicales (Fig. 1A). Malgré tout, Abdeljaoued (1991) et Abdeljaoued *et al.* (1998) proposent l'existence d'un climat de type méditerranéen ou tropical à saisons sèches sur la plate-forme saharienne à l'Éocène inférieur et moyen avec une humidité qui devait être suffisante pour permettre

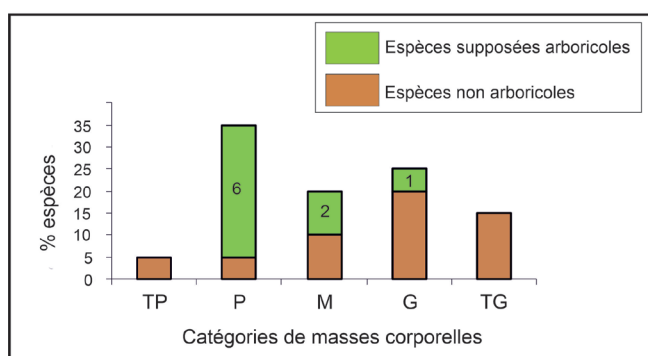


Figure 6. Proportions du nombre d'espèces arboricoles dans la faune mammalienne du Complexe de Gour Lazib selon les catégories de poids proposées par Travouillon et Legendre (2009) : très petite (TP, 0 à <10 g), petite (P, 10 à <100 g), moyenne (M, 100 à <1 kg), grande (G, 1 kg à <10 kg) et très grande (TG, >10 kg).

l'existence de cours d'eau permanents dans les Gour Lazib. Cette hypothèse d'une possible saisonnalité dans les Gour Lazib est soutenue par la faune de squamates et amphibiens. Cet assemblage suggère en effet l'existence d'une forêt humide (présence de pipidés, d'un gymnophione et d'un serpent de grade anilioïde) mais aussi de périodes temporairement arides indiquées par la présence d'un agamidé, d'un amphibène et d'un ranoïde hyperossifié (Rage *et al.*, 2021). Enfin, la présence de gastéropodes d'eau douce dans certains niveaux gréseux chenalisés du membre intermédiaire (sites HGL90, HGL11 et HGL62) ainsi que l'état désarticulé mais bien préservé de la plupart des restes mammaliens impliquent un léger transport sur de courtes distances suggérant une origine subautochtone de l'assemblage mammalien.

La faune du CGL est considérée péné-contemporaine de celle de Chambi en Tunisie. Les listes fauniques révèlent en effet de nombreuses similitudes au niveau spécifique (*Titanohyrax tantulus*, *Microhyrax lavocati*, *Witwatia sigei*, *Furodon crocheti* et *Parvavorodon gheerbranti*) et générique (*Zegdoumys*, *Algeripithecus* et *Chambius*) (voir synthèse dans Marivaux *et al.*, 2025 : SOM table S1). A cela s'ajoute l'identification récente à Chambi (locus CBI-4) d'un hyracoïde de grande taille similaire à *Titanohyrax ?mongeraui* du locus HGL61 du CGL (RT, obs. pers.). Les deux assemblages se caractérisent également par l'absence de proboscidiens et d'embrithopodes. En revanche, en termes d'abondances relatives, la faune de Chambi se distingue de celle du CGL par une très forte représentation des chiroptères (locus CBI 2), ainsi que de *Chambius* cf. *kasserinensis* et *Titanohyrax tantulus* (locus CBI-1). Ces différences qualitatives pourraient s'expliquer par des contextes de dépôt contrastés, la faune de Chambi s'étant accumulée dans un environnement strictement lacustre, proche de la marge téthysienne, et donc très différent de celui du CGL.

De même, dans la Formation Jebel Qatrani (Fayoum, Égypte), malgré une bonne représentation des taxons de très grande taille tels que les proboscidiens (*Palaeomastodon*, *Moeritherium*), un embrithopode (*Arsinoitherium*) et un hyracoïde (*Titanohyrax ultimus*), le cénogramme décrit un milieu forestier fermé soumis à des conditions climatiques humides et chaudes (Ducroq, 1997), défini comme un paléodelta du Nil (Bown et Kraus, 1988).

Le cénogramme du CGL montre une distribution continue (Fig. 5), évoquant indiscutablement le modèle forestier

fermé de Legendre (1989) représentant les forêts tropicales actuelles d'Afrique. Cet auteur a montré également que la pente des grandes espèces (plus de 8000 g) est plus raide dans les environnements les plus arides. Celle des Gour Lazib se redresse sur le cénogramme car les espèces de grande taille ne sont représentées que par trois taxons sur 21. Le milieu serait ainsi modérément aride ; cette aridité pourrait être expliquée par des saisons sèches et chaudes dans cette partie de l'Afrique au cours de l'Éocène inférieur, mais avec une humidité suffisamment élevée pour permettre l'existence de cours d'eau importants et permanents et de plaines alluviales expliquant la présence de gros poissons et l'abondance des charophytes.

Le cénogramme du CGL indique par ailleurs que la pente des espèces de petite taille (< 500 g) est faible et leur nombre est dominant. Selon le modèle de Legendre (1989), un tel profil du cénogramme serait indicatif d'un climat plutôt chaud. La même structure est observée sur le cénogramme de la Formation Jebel Qatrani avec une microfaune bien représentée. Concernant la distribution pondérale des taxons arboricoles (Fig. 6), la diversité décroissante de taxons arboricoles au sein des trois classes (petite, moyenne et grande) plaide en faveur d'un habitat fermé. En effet, Travouillon et Legendre (2009) ont constaté que les habitats fermés contiennent des espèces arboricoles de toutes les tailles (grande, moyenne et petite) tandis que les habitats semi-ouverts contiennent des espèces arboricoles mais de grandes tailles seulement et les habitats ouverts ne contiennent aucune espèce arboricole. L'interprétation de la distribution pondérale des taxons arboricoles du CGL rejoint ainsi la conclusion faite à propos du cénogramme.

Concernant la distribution pondérale des espèces du CGL, le déséquilibre entre les nombreuses espèces de petite taille (~58 % de la faune) et les autres catégories évoque les milieux fermés. En effet, ceux-ci se caractérisent par une abondance des espèces de moins de 1 kg, puis par un gradient décroissant presque continu vers les plus grandes formes. Les milieux ouverts possèdent également un nombre important de petites espèces, mais les autres catégories présentent des valeurs proportionnellement plus équilibrées. Selon ce critère, l'environnement du CGL devait possiblement être plus ouvert que celui du FFZ 1.

Enfin, bien que la diversité taxonomique globale de la faune du CGL soit relativement faible comparée aux communautés actuelles (Fig. 8c, 8f), la structure des groupements taxonomiques suggère qu'en termes de diversité

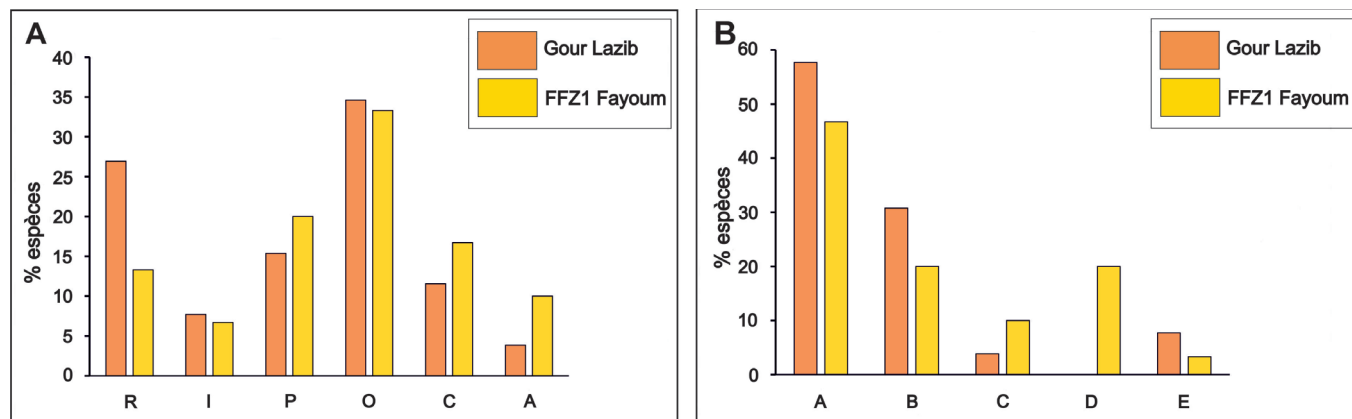


Figure 7. Analyse de la diversité écologique de la faune mammalienne du Complexe de Gour Lazib et comparaison avec la zone faunique FFZ1 (Éocène terminal) de la Formation Jebel Qatrani du Fayoum proposée par Gagnon (1997). **A)** Diversité taxonomique (Taxons : R-rongeurs, I-insectivores, P-primates, O-« ongulés », C-carnivores, A-autres). **B)** Distribution pondérale (A- <1 kg, B-1 à <10 kg, C-10 à <45 kg, D-45 à <180 kg, E- >180 kg).

générique et spécifique (Fig. 8a-f), la faune du CGL évoque un environnement fermé, évoquant celui des quatre biozones fossilifères de la Formation Jebel Qatrani (FFZ 1-4). En effet, malgré la relative diversité des primates, évoquant à la fois les milieux ouverts et forestiers (Fig. 8a et 8d), la faible diversité des « ongulés » avoisine celle des milieux forestiers actuels, et

elle est très inférieure à celle des milieux ouverts (Fig. 8b et 8e). Parmi les « ongulés » du CGL, les hyracoides sont majoritaires et présentent une riche diversité spécifique. Ils documentent par ailleurs les plus grands mammifères de la faune. Comparativement au Fayoum et aux autres sites du Paléogène africain, l'absence de proboscidiens et d'embranchés est

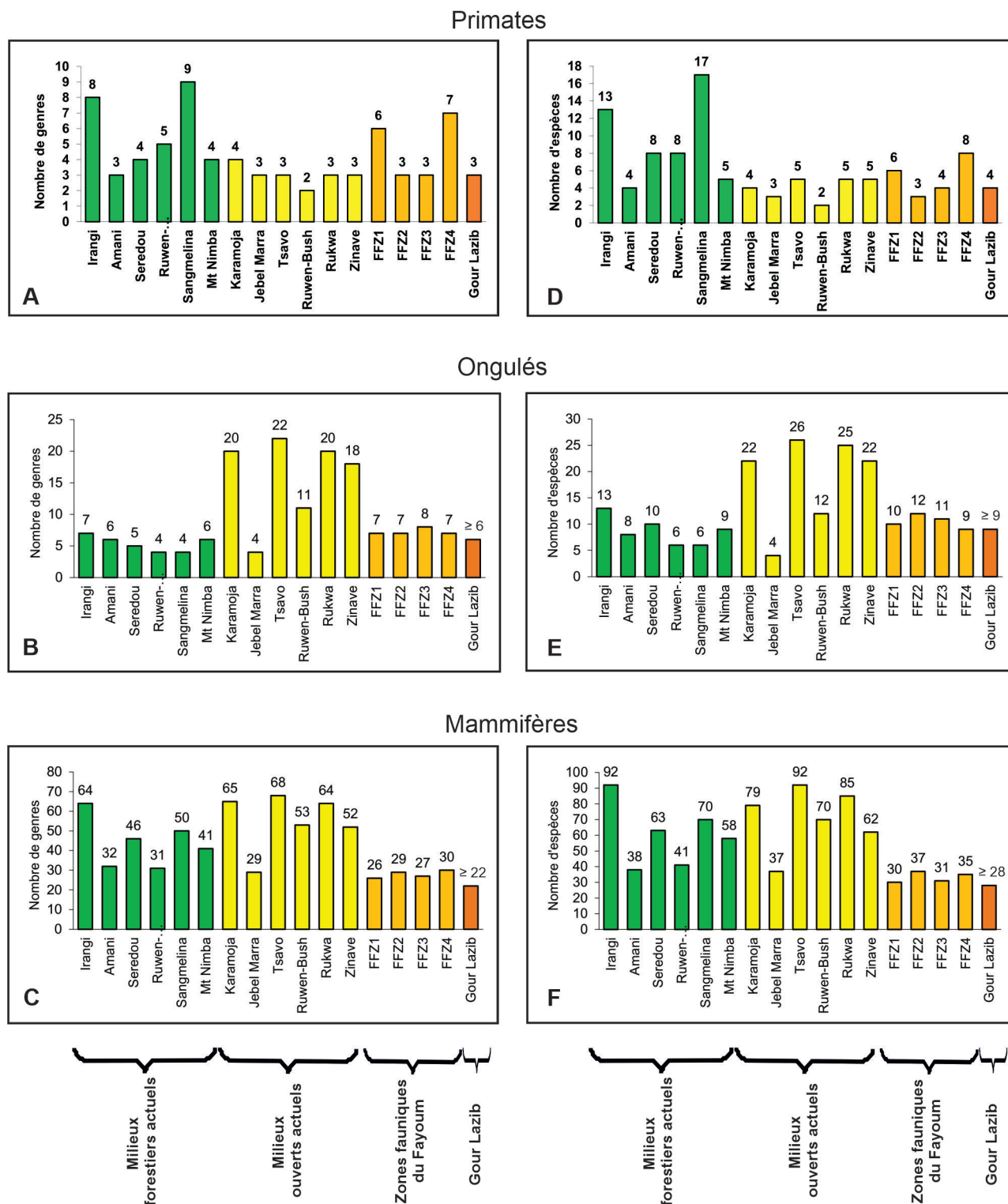


Figure 8. Diversité générique (A-C) et spécifique (D-F) des primates, des « ongulés » et des mammifères. En vert, les environnements forestiers africains actuels : 1-Irangi, 2-Amani, 3-Seredou, 4-Ruwendou, 5-Sangmelina, 6-Mt Nimba. En jaune, les environnements ouverts africains actuels : 7-Karamoja, 8-Jebel Marra, 9-Tsavo, 10-Ruwendou, 11-Rukwa, 12-Zinave. En marron clair, les quatre biozones fauniques de la Formation Jebel Qatrani (Fayoum): 13-FFZ1, 14-FFZ2, 15-FFZ3, 16-FFZ4 (Gagnon, 1997). En marron, 17- Complexe des Gour Lazib.

à noter dans le CGL, ainsi qu'à Chambi, alors même que ce dernier site documente un environnement radicalement différent de celui du CGL. Cette absence pourrait-elle s'expliquer par une compétition écologique avec les hyracoides de grande taille (*Titanohyrax ?mongereau* et *Megalohyrax gevis*) ? A ce stade, la question demeure ouverte. Il convient toutefois de rappeler que si la surreprésentation des espèces de petite taille au site HGL50 suggère un tri hydrodynamique défavorable à la conservation des taxons de grande taille, ce biais est compensé par les sites HGL61 et HGL10, riches en macrorestes. À titre d'exemple, le site HGL61 a livré plus de 35 restes dentaires attribuables à *Titanohyrax ?mongereau*, ainsi que de nombreux éléments postcrâniens documentant cet hyracoïde de grande taille. Les proboscidiens et les embrithopodes y sont bien absents.

CONCLUSION

L'ensemble des données lithostratigraphiques, sédimentologiques, fauniques (mammifères, oiseaux, poissons actinoptérygiens et protoptères, squamates et amphibiens) et floristiques (charophytes) suggère ainsi l'existence d'une forêt tropicale peu ouverte autour de 49-46 Ma dans les Gour Lazib avec l'existence de cours d'eau méandriques, importants et permanents. Cet environnement évoque de très près celui proposé pour la séquence continentale du Fayoum de la transition Éocène-Oligocène ; à la différence que ce dernier est nettement d'influence littorale (deltaïque). Plus hypothétique est la présence dans les Gour Lazib d'une saisonnalité, avec l'existence de possibles périodes temporaires modérément arides.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Monsieur le Recteur de l'Université de Tlemcen pour son aide précieuse. Nous remercions également les autorités civiles et militaires de Béchar, de Tindouf et de Tabelbala qui ont donné les autorisations de prospection et permis nos séjours successifs dans la région de Gour Lazib et notamment à Zegdou. Nous remercions également : M'hammed et Abdessamed Mahboubi (Univ. Oran, Algérie), Fateh Mebrouk (Univ. Jijel, Algérie), Laurent Marivaux, Pierre-Henri Fabre, Lionel Hautier, Renaud Lebrun, Anthony Ravel (ISEM, France), Jean-Jacques Jaeger (ISEM puis PALEVOPRIM, Poitiers, France), Vincent Lazzari (ISEM puis PALEVOPRIM), Xavier Valentin (PALEVOPRIM), Helder Gomes-Rodrigues (ISEM puis MNHN Paris, France), Stéphane Peigné† (MNHN, Paris, France), Emmanuel Fara (Biogéosciences, Univ. Dijon, France) et Cornelis Schipper (La Fouillade, France) pour leur aide lors des différentes missions de terrain (2004-2011). Enfin, Messieurs Belkheiri et Boudi ainsi que la famille Yahiaoui sont remerciés pour leur assistance et leur accueil chaleureux, et sans oublier feu le chargé de mission Abdelkrim Maamar. Nous remercions également les deux rapporteurs, Stéphane Ducrocq et Emmanuel Gheerbrant, pour leur relecture précieuse et leurs commentaires pertinents. Nous remercions enfin Laurent Marivaux pour ses relectures du manuscrit et la prise en charge du processus éditorial. Le projet est financé par le Laboratoire de Recherche n°25 (Univ. Tlemcen, Faculté SNV-STU, Algérie), et a bénéficié des soutiens financiers du CNRS (projets ECLIPSE n°41 et PICS n°3937) et de l'Agence Nationale de la Recherche (programme PALASIAFRICA, ANR-08-JCJC-00 17).

BIBLIOGRAPHIE

- Abdeljaoued, S., 1991. Les dolocètes et les calcrètes du Paléocène-Éocène, Tunisie méridionale, PhD, Université de Tunis.
- Abdeljaoued, S., Bensalah, M., Truc, G., 1998. L'Éocène continental en Afrique du Nord : Essai de corrélations biostratigraphique et paléoclimatique. Impact régional périméditerranéen. Notes du Service Géologique de Tunisie 64, 85-101.
- Adaci, M., 2012. Le Paléogène continental du Sud-ouest algérien (Lithostratigraphie, paléontologie et sédimentologie). PhD, Université de Tlemcen.
- Adaci, M., Tabuce, R., Mebrouk, F., Bensalah, M., Fabre P.-H., Hautier, L., Jaeger, J.-J., Lazzari, V., Mahboubi, M., Marivaux, L., Otero, O., Peigné, S., Tong, H., 2007. Découverte de nouveaux sites à vertébrés dans les formations paléogènes de la région des Gour Lazib/Glib Zegdou (Sahara Nord-occidental, Algérie). Comptes rendus Palévol 6, 535-544. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2007.09.001>
- Adaci, M., Ramdarshan, A., Mebrouk, F., Bensalah, M., Mahboubi, M., Zaoui, D., Tabuce, R., 2009. Extension géographique de la formation continentale éocène du Glib Zegdou et reconstitution paléoenvironnementale de sa faune de mammifères (Éocène inférieur à moyen, Algérie). 1st International Congress on North African Vertebrate Palaeontology, Marrakech, p. 63.
- Adaci, M., Bensalah, M., Tabuce, R., Mebrouk, F., Marivaux, L., Otero, O., Zaoui, D., Benyoucef, M., Mahboubi, M., 2016. L'Éocène continental du complexe de Gour Lazib (Sahara nord-occidental, Algérie). Mémoire du Service Géologique de l'Algérie 19, 63-89.
- Andrews, P. J. M., Evans, E. M., 1979. Pattern of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. Biological Journal of the Linnean Society 11, 177-205. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1979.tb00034.x>
- Bolle, M.P., Adatte, T., Keller, G., Von Salis, K., Burns, S., 1999. The Paleocene-Eocene transition in the southern Tethys (Tunisia): climatic and environmental fluctuations. Bulletin de la Société Géologique de France 170, 661-680.
- Bown, T.M., Kraus, M.J., 1988. Geology and Paleoenvironment of the Oligocene Jebel Qatrani Formation and Adjacent Rocks, Fayum Depression, Egypt. U.S. Geological Survey Professional Paper 1452, 1-64. <https://doi.org/10.3133/pp1452>
- Carmichael, M. J., Lunt, D. J., Huber, M., Heinemann, M., Kiehl, J., Legrande, A., Loptson, C. A., Roberts, C.D., Sagoo, N., Shields, C., Valdes, P. J., Winguth, A., Winguth, C., Pancost, R.D., 2016. A model-model and data-model comparison for the early Eocene hydrological cycle. Climate of the Past 12, 455-481. <https://doi.org/10.5194/cp-12-455-2016>
- Coster, P., Benammi, M., Mahboubi, M., Tabuce, R., Adaci, M., Marivaux, L., Bensalah, M., Mahboubi, S., Mahboubi, A., Maameri, C., Jaeger, J.-J., 2012. Chronology of the Eocene continental deposits of Africa: magnetostratigraphy and biostratigraphy of the El Kohol and Glib Zegdou Formations, Algeria. Geological Society of America Bulletin 124, 1590-1606. <https://doi.org/10.1130/B30565.1>
- Couvreux, T.L.P., Dauby, G., Blach-Overgaard, A., Deblauwe, V., Dessein, S., Droissart, V., Hardy, O.J., Harris, D.J., Janssens, S.B., Ley, A.C., Mackinder, B.A., Sonke, B., Sosef, M.S.M., Stewart, T., Svenning, J.-C., Wieringa, J.J., Faye, A., Missoup, A.D., Tolley, K.A., Nicolas, V., Ntie, S., Fluteau, F., Robin, C., Guillocheau, F., Barboni, D., Sepulchre, P., 2021. Tectonics, climate and the diversification of the tropical African terrestrial flora and fauna. Biological Reviews 96, 16-51. <https://doi.org/10.1111/brv.12644>
- Fleming, T. H., 1973. Numbers of mammal species in North and Central American forest communities. Ecology 54, 555-563. <https://doi.org/10.2307/1935340>
- Gagnon, M., 1997. Ecological diversity and community ecology in the Fayum sequence (Egypt). Journal of Human Evolution 32, 133-160. <https://doi.org/10.1006/jhev.1996.0107>
- Garcia, G., Mourer-Chauviré, C., Adaci, M., Bensalah, M., Mebrouk,

- F., Valentin, X., Mahboubi, M., Tabuce, R., 2020. First discovery of avian egg and bone remains (Presbyornithidae) from the Gour Lazib (Eocene, Algeria). *Journal of African Earth Sciences* 162, 103666. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2019.103666>
- Gevin, P., Mongereau, N., Truc, G., 1975. La Hammada du Dra (Sahara Algerien, Frontière Algero-Marocaine). Etat des connaissances actuelles. Documents du Laboratoire de Géologie, Faculté des Sciences, Lyon, 305-319.
- Gingerich, P. D., 1974. Size variability of the teeth of living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species. *Journal of Paleontology* 48, 895-903.
- Gingerich, P. D., Smith, B. H., Rosenberg, K., 1982. Allometric scaling on the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size fossils. *American Journal of Physical Anthropology* 58, 81-100. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330580110>
- Godinot, M., Mahboubi, M., 1992. Earliest known simian primate found in Algeria. *Nature* 357, 324-326. <https://doi.org/10.1038/357324a0>
- Gómez Cano, A.R., García, Yelo, B.A., Hernández Fernández, M., 2006. Cenogramas, análisis bioclimático y muestreo en faunas de mamíferos: implicaciones para la aplicación de métodos de análisis paleoecológico. *Estudios Geológicos* 62, 135-144. <https://doi.org/10.3989/egcol.0662113>
- Hanquet, C., 2011. Évolution des paléoenvironnements et des paléoclimats au Pléistocène moyen, en Europe méridionale, d'après l'étude des faunes de micromammifères. Archéologie et Préhistoire. PhD, Université Paul Valéry-Montpellier III.
- Hernandez Fernandez, M., Alberdi, M. T., Azanza B., Montoya, P., Morales, J., Nieto, M., Pelaez-Campomanes, P., 2006. Identification problems of arid environments in the Neogene-Quaternary mammal record of Spain. *Journal of Arid Environments* 66 (3), 585-608. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.01.013>
- Holling, C.S., 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs* 62 (3), 447-502. <https://doi.org/10.2307/2937313>
- Huber, M., Caballero, R., 2011. The early Eocene equable climate problem revisited. *Climate of the Past* 7, 603-633. <https://doi.org/10.5194/cp-7-603-2011>
- Legendre, S., 1986. Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, Montpellier 16, 191-212. <https://doi.org/10.18563/pv.16.4.191-212>
- Legendre, S., 1989. Les communautés de mammifères du paléogène (éocène supérieur à oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 16, 1-110.
- Lofty, H., Van der Voo, R., 2007. Tropical northeast Africa in the middle-late Eocene: Paleomagnetism of the marine mammal's sites and basalts in the Fayum province, Egypt. *Journal of African Earth Sciences* 47, 135-152. <https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2006.12.005>
- Lunt, D. J., Dunkley Jones, T., Heinemann, M., Huber, M., Legrande, A., Winguth, A., Loptson, C., Marotzke, J., Roberts, C. D., Tindall, J., Valdes, P., Winguth, C., 2012. A model-data comparison for a multi-model ensemble of early Eocene atmosphere-ocean simulations: EoMIP. *Climate of the Past* 8, 1717-1736. <https://doi.org/10.5194/cp-8-1717-2012>
- Mahboubi, M., 1995. Etude géologique et paléontologique des formations continentales paléocènes et éocènes d'Algérie, Université d'Oran, Institut des Sciences de la Terre. PhD, Université d'Oran, Algérie.
- Mahboubi, M., Sudre, J., Tabuce, R., Mebrouk, F., Feist-Castel, M., Vianey-Liaud, M., Crochet, J.-Y., Godinot, M., Jaeger, J.-J., 2002. État actuel des connaissances sur les formations continentales éocènes de la bordure septentrionale de la Hammada du Draa (régions du Glib Zegdou et des Gour Lazib, Sahara occidental algérien). *Mémoire Service Géologique Algérie* 11, 155-165.
- Marivaux, L., Adaci, M., Bensalah, M., Gomes-Rodrigues, H., Hautier, L., Mahboubi, M., Mebrouk, F., Tabuce, R., Vianey-Liaud, M., 2011a. Zegdoumyidae (Rodentia, Mammalia), stem anomaluroid rodents from the Early to Middle Eocene of Algeria (Gour Lazib, Western Sahara): new dental evidence. *Journal of Systematic Palaeontology* 9, 563-588. <https://doi.org/10.1080/14772019.2011.562555>
- Marivaux, L., Tabuce, R., Lebrun, R., Ravel, A., Adaci, M., Mahboubi, M., Bensalah, M., 2011b. Talar morphology of azibiids, strepsirrhine-related primates from the Eocene of Algeria: phylogenetic affinities and locomotor adaptation. *Journal of Human Evolution* 61, 447-457. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2011.05.013>
- Marivaux, L., Ramdarshan, A., Essid, E.M., Marzougui, W., Khayati Ammar, H., Lebrun, R., Marandat, B., Merzeraud, G., Tabuce, R., Vianey-Liaud, M., 2013. *Djebelemur*, a tiny pre-tooth-combed primate from the Eocene of Tunisia: a glimpse into the origin of crown strepsirrhines. *PLoS One* 8, 1-21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080778>
- Marivaux, L., Adnet, S., Benammi, M., Tabuce, R., Benammi, M., 2017. Anomaluroid rodents from the earliest Oligocene of Dakhla, Morocco, reveal the long-lived and morphologically conservative pattern of the Anomaluridae and Nonanomaluridae during the Tertiary in Africa. *Journal of Systematic Palaeontology* 15 (7), 539-569. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1206977>
- Marivaux, L., Charruault, A.-L., Adaci, M., Bensalah, M., Mahboubi, M., Mebrouk, F., Khayati Ammar, H., Essid, E.-M., Marzougui, W., Temani, R., Tabuce, R., 2025. New insights into the diversity of strepsirrhine primates from the late early-early middle Eocene of North Africa (Algeria and Tunisia). *Journal of Human Evolution* 206, 1-32. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2025.103729>
- Matsumoto, H., 1926. Contribution to the knowledge of the fossil hyracoidea of the Fayum, Egypt, with the description of several new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 56, 253-350.
- Mebrouk, F., 2011. Les charophytes du Maghreb, systématique, biostratigraphie et environnements Crétacés-Paléogènes. PhD, Université d'Oran, Algérie.
- Mebrouk F., Mahboubi M., Bessedik M., Feist M., 1997. L'apport des charophytes à la stratigraphie des formations continentales paléogènes de l'Algérie. *Geobios* 30, 171-177. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(97\)80221-5](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(97)80221-5)
- Meyer, G.E., 1978. Hyracoidea. In: Maglio, V.J., Cooke, H.B.S. (eds.), *Evolution of African Mammals*, Harvard University Press, Cambridge, pp. 284-314. <https://doi.org/10.4159/harvard.9780674431263.c15>
- Montuire, S., 1999. Mammalian faunas as indicators of environmental and climatic changes in Spain since the Pliocene. *Quaternary Research*, 52, 129-137. <https://doi.org/10.1006/qres.1999.2041>
- Mourer-Chauviré, C., Tabuce, R., Mahboubi, M., Adaci, M., Bensalah, M., 2011. A Phororhacoid bird from the Eocene of Africa. *Naturwissenschaften* 98, 815-823. <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0829-5>
- Muizon, C., Cifelli, R. L., 2000. The "condylarths" (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia): implications on the origin of the South American ungulates. *Geodiversitas* 22 (1), 47-150.
- Rage, J.-C., Adaci, M., Bensalah, M., Mahboubi, M., Marivaux, L., Mebrouk, F., Tabuce, R., 2021. Latest Early-early Middle Eocene deposits of Algeria (Glib Zegdou, HGL50), yield the richest and most diverse fauna of amphibians and squamate reptiles from the Palaeogene of Africa. *Palaeovertebrata* 44, e1. <https://doi.org/10.18563/pv.44.1.e1>
- Ramdarshan, A., 2011. Radiations adaptatives et diversité écologique des primates au début du Tertiaire. PhD, Université Montpellier 2.

- Rasmussen, D.T., Simons, E.L., 1988. New Oligocene hyracoids from Egypt, *Journal of vertebrate palaeontology* 8 (1), 67-83. <https://doi.org/10.1080/02724634.1988.10011684>
- Rasmussen, D.T., 1989. The evolution of the hyracoidea: a review of the fossil evidence. In: Prothero, D.R. and Schoch, R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, 57-76.
- Rasmussen, D.T., Simons, E.L., 2000. Ecomorphological diversity among Paleogene hyracoids (Mammalia): a new cursorial browser from the Fayum, Egypt. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 20 (1), 167-176. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2000\)020\[0167:EDAPHM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2000)020[0167:EDAPHM]2.0.CO;2)
- Ravel, A., Adaci, M., Bensalah, M., Mahboubi, A., Essid, E. M., Marzougui, W., Khayati Ammar, H., Charruault, A.-L., Lebrun, R., Tabuce, R., Vianey-Liaud, M., Marivaux, L., 2015. New philisids (Mammalia, Chiroptera) from the Early-Middle Eocene of Algeria and Tunisia: new insight into the phylogeny, palaeobiogeography and palaeoecology of the Philisidae. *Journal of Systematic Palaeontology* 13 (8), 691-709. <https://doi.org/10.1080/14772019.2014.941422>
- Ravel, A., Adaci, M., Bensalah, M., Charruault, A.-L., Essid, E. M., Khayati Ammar, H., Mahboubi, M., Marzougui, W., Mebrouk, F., Merzeraud, G., Vianey-Liaud, M., Tabuce, R., Marivaux, L., 2016. Origine et radiation initiale des chauves-souris modernes : nouvelles découvertes dans l'Éocène d'Afrique du Nord. *Geodiversitas* 38 (3), 355-434. <https://doi.org/10.5252/g2016n3a3>
- Riveline, J., 1986. Les Charophytes du Paléogène et du Miocène inférieur d'Europe occidentale. *Biostratigraphie des formations continentales*. Cahiers de Paléontologie, Editions du C.N.R.S., Paris.
- Robinson, P., Williams, B. A., 1997. Species diversity, tooth size, and shape of *Haplomylus* (Condylarthra, Hyopsodontidae) from the Powder River Basin, northeastern Wyoming. *Contributions to Geology* 31, 59-78.
- Rodríguez, J., 1999. Use of cenograms in mammalian palaeoecology. A critical review. *Lethaia* 32, 331-347. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1999.tb00551.x>
- Seiffert, E. R., 2010. Chronology of Paleogene mammal localities. In: Werdelin, L., Sanders, W.J. (Eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, pp. 19-26. <https://doi.org/10.1525/9780520945425-006>
- Solé, F., Lhuillier, J., Adaci, M., Bensalah, M., Mahboubi, M., Tabuce, R., 2014. The hyaenodontids from the Gour Lazib area (?Early Eocene, Algeria): implications concerning the systematics and the origin of the Hyainailourinae and Teratodontinae. *Journal of Systematic Paleontology* 12 (3), 303-322. <https://doi.org/10.1080/14772019.2013.795196>
- Sudre, J. 1979. Nouveaux mammifères éocènes du Sahara Occidental. *Palaeovertebrata* 9, 83-115. <https://doi.org/10.18563/pv.9.3.83-115>
- Tabuce, R., 2002. Mammifères du Paléogène ancien d'Afrique du nord occidentale : Systématique, paléobiogéographie et apport à la phylogénie des « ordres » endémiques africains. PhD, Université de Montpellier 2.
- Tabuce, R., Mahboubi, M., Sudre, J., 2001. Reassessment of the Algerian Eocene hyracoid Microhyrax. The early diversity and basal phylogeny of the order Hyracoidea (Mammalia). *Eclogae geologicae Helvetiae* 94, 537-545.
- Tabuce, R., Marivaux, L., Adaci, M., Bensalah, M., Hartenberger, J.-L., Mahboubi, M., Mebrouk, F., Tafforeau, P., Jaeger, J.-J., 2007. Early Tertiary mammals from North Africa reinforce the molecular Afrotheria clade. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 1159-1166. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0229>
- Tabuce, R., Marivaux, L., Lebrun, R., Adaci, M., Bensalah, M., Fabre, P.-H., Fara, E., Gomes-Rodrigues, H., Hautier, L., Jaeger, J.-J., Lazzari, V., Mebrouk, F., Peigné, S., Sudre, J., Tafforeau, P., Valentin, X., Mahboubi, M., 2009. Anthropoid vs. strepsirhine status of the African Eocene primates *Algeripithecus* and *Azibius*: craniodental evidence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* 276, 4087-4094. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1339>
- Tabuce, R., Seiffert, E. R., Gheerbrant, E., Alloing-Séguier, L., Koenigswald, W. v., 2017. Tooth enamel microstructure of living and extinct hyracoids reveals unique enamel types among mammals. *Journal of Mammalian Evolution* 24 (1), 91-110. <https://doi.org/10.1007/s10914-015-9317-6>
- Tabuce, R., Adaci, M., Khayati Ammar, H., Bensalah, M., El Mabrouk, E., Mahboubi, M., Marzougui, W., Mebrouk, F., Marivaux, L., Temani, R., 2018. A dwarf among giants: *Titanohyrax tantulus* (Hyracoidea, Mammalia) from the Eocene of Chambi, Tunisia and Glib Zegdou, Algeria. 5th International Paleontological Congress – Paris, 9th-13th July 2018.
- Tabuce, R., 2018. New remains of *Chambius* cf. *kasserinensis* from the Eocene of Tunisia and evaluation of proposed affinities for Macroscelidea (Mammalia, Afrotheria). *Historical Biology* 30, 251-266. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1297433>
- Travouillon, K. J., Legendre, S., 2009. Using cenograms to investigate gaps in mammalian body mass distributions in Australian mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 272, 69-84. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2008.11.009>
- Thewissen, J. G. M., 1990. Evolution of Paleocene and Eocene Phenacodontidae (Mammalia, Condylarthra). *Museum of Paleontology, University of Michigan. Papers on Paleontology* 29, 1-107.
- Valverde, J. A., 1964. Remarques sur la structure et l'évolution des communautés de vertébrés terrestres. 1. Structure d'une communauté 2. Rapport entre prédateurs et proies. *La Terre et la Vie* 111, 121-154. <https://doi.org/10.3406/revec.1964.4401>
- Valverde, J. A., 1967. Estructura de una Comunidad Mediterránea de Vertebrados Terrestres. *Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid*.
- Westerhold, T., Marwan, N., Drury, A. J., Liebrand, D., Agnini, C., Anagnostou, E., Barnet, J. S., Bohaty, S. M., De Vleeschouwer, D., Florindo, F., Frederichs, T., Hodell, D. A., Holbourn, A. E., Kroon, D., Lauretano, V., Littler, K., Lourens, L. J., Lyle, M., Pälike, H., Röhl, U., Tian, J., Wilkens, R. H., Wilson, P. A., Zachos, J. C., 2020. An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. *Science* 369, 1383-1387. <https://doi.org/10.1126/science.aba6853>
- Williamson, T. E., Lucas, S. G., 1992. Stratigraphy and mammalian biostratigraphy of the Paleocene Nacimiento Formation, southern San Juan Basin. *New Mexico Geological Society Guidebook* 43, 265-296. <https://doi.org/10.56577/FFC-43.265>