



Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances

*Vertebrate
Paleontology
of Morocco: The state
of knowledge*

Samir Zouhri (Ed.)



Mémoires de la Société Géologique de France, 2017, t. 180

Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances

*Vertebrate paleontology of Morocco:
The state of knowledge*

Sous la direction de **SAMIR ZOUHRI**
Faculté des Sciences Aïn Chock,
Université Hassan II de Casablanca, Maroc

2017
Publié par
La Société Géologique de France
Paris

Éditeur / Editor

Prof. Samir Zouhri
Université Hassan II - Casablanca
Faculté des Sciences Aïn Chock
Département de Géologie
B.P. 5366 Maârif – 20100
Casablanca – Maroc
s.zouhri@fsac.ac.ma

ISBN : 2-85363-099-4

ISSN : 0249-7549

© 2017. Société Géologique de France Éditeur, Paris. Toute reproduction, même partielle de cet ouvrage est interdite, sauf accord et paiement d'une redevance à la Société Géologique de France (SGF), au Centre Français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, 75006 Paris ou au Copyright Clearance Center (CCC), 21 Congress street, Salem, MA 01970, USA. Une traduction, copie ou reproduction par quelque procédé que ce soit, photographie, microfilm, numérique, disque ou autre, constitue une contrefaçon passible des peines prévues par la loi du 11 mars 1957 sur la protection des droits d'auteur.

Imprimé en France (Printed in France)

Sommaire

Contents

Préface	I
Liste et adresse des auteurs	II
<i>List and addresses of contributors</i>	
Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances	1
<i>Vertebrate Paleontology of Morocco: The state of the art</i>	
Samir ZOUHRI	
Paléobiodiversité des gnathostomes (chondrichthyens, acanthodiens et actinoptérygiens) du Dévonien du Maroc (NW Gondwana)	47
<i>Devonian gnathostomata (chondrichthyans, acanthodians, actinopterygians) paleobiodiversity from Morocco (NW Gondwana)</i>	
Claire DERYCKE	
Une revue des placodermes et sarcoptérygiens du Dévonien du Maroc	79
<i>A review of the placoderms and sarcopterygians from the Devonian of Morocco</i>	
Martin RÜCKLIN & Gaëli CLÉMENT	
Les vertébrés du Permien et du Trias du Maroc (bassin d'Argana, Haut Atlas occidental) : une fenêtre ouverte sur l'évolution autour de la grande crise fini-paléozoïque	103
<i>The vertebrates from the Permian and Triassic of Morocco (Argana basin, western High Atlas): an open window on evolution around the end-Paleozoic crisis</i>	
Fatima KHALDOUNE, Nour-Eddine JALIL, Damien GERMAIN, Sébastien STEYER	
Revue des ichthyofaunes mésozoïques et cénozoïques marocaines	167
<i>Review of the Mesozoic and Cenozoic Moroccan ichthyofaunas</i>	
Bouziane KHALLOUFI, Paulo M. BRITO, Lionel CAVIN, Didier B. DUTHEIL	
Les dinosaures du Maroc – aperçu historique et travaux récents	249
<i>The Dinosaurs of Morocco – historical review and recent work</i>	
Nizar IBRAHIM, Samir ZOUHRI, Paul C. SERENO	

Microvertébrés de la transition Jurassique-Crétacé du synclinal d'Anoual (Haut Atlas Oriental), Maroc	285
<i>Microvertebrates at the Jurassic-Cretaceous transition in the Anoual Syncline (Eastern High Atlas, Morocco)</i>	
Samir ZOUHRI, Denise SIGOGNEAU-RUSSELL, Hamid HADDOUMI	
Vertébrés du Crétacé supérieur basal (Cénomanién-Turonien) du plateau des Hamadas, SE du Maroc	307
<i>Vertebrates from the early Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of the Hamadas plateau, SE Morocco</i>	
Lionel CAVIN, Larbi BOUDAD, Emilie LÄNG, Haiyan TONG, Eric BUFFETAUT	
Les Vertébrés des phosphates crétacés-paléogènes du Maroc	351
<i>The Vertebrates from the Cretaceous-Palaeogene (72.1-47.8 Ma) phosphates of Morocco</i>	
Nathalie BARDET, Emmanuel GHEERBRANT, Abdelmajid NOUBHANI, Henri CAPPETTA, Stéphane JOUVE, Estelle BOURDON, Xabier PEREDA SUBERBIOLA, Nour-Eddine JALIL, Peggy VINCENT, Alexandra HOUSSAYE, Floréal SOLE, Khadija ELHOUSSAINI DARIF, Sylvain ADNET, Jean-Claude RAGE, France de LAPPARENT de BROIN, Jean SUDRE, Baâdi BOUYA, Mbarek AMAGHZAZ , Saïd MESLOUH	
Les amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc	453
<i>Amphibians and lepidosaurians from the Cenozoic of Morocco</i>	
Salvador BAILON, Saida HOSSINI, Jean-Claude RAGE	
Les faunes de vertébrés marins et terrestres du Paléogène du bassin d'Ouarzazate, Maroc	485
<i>The marine and terrestrial vertebrate faunas from the Paleogene of the Ouarzazate basin, Morocco</i>	
Emmanuel GHEERBRANT, Henri CAPPETTA, France de LAPPARENT de BROIN, Jean-Claude RAGE, Rodolphe TABUCE	
Mammifères du Néogène continental du Maroc : Faunes, biochronologie et paléobiogéographie	527
<i>Neogene mammals' localities of Morocco: Faunas, biochronology and paleobiogeography</i>	
Samir ZOUHRI, Mouloud BENAMMI, Denis GERAADS, Siham EL BOUGHABI	
Table des matières	589
Index	599

Liste et adresse des auteurs

Liste and adress of contributors

- Sylvain ADNET : Equipe Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISE-M, UMR 5554, CNRS/UM/IRD/EPHE), c.c. 064, Université de Montpellier, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 05. sylvain.adnet@univ-montp2.fr
- Mbarek AMAGHZAZ : Office Chérifien des Phosphates, Centre minier de Khouribga, Maroc, m.amaghazaz@ocpgroup.ma
- Salvador BAILON : UMR 7209-7149 Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, CP 55, 75005 Paris, France. salvador.bailon@mnhn.fr
- Nathalie BARDET : Sorbonne Universités, CR2P CNRS-MNHN-UPMC Paris 6, Département Histoire de la Terre, MNHN, CP 38, Paris, France,France. bardet@mnhn.fr
- Mouloud BENAMMI : Institut International de Paléoprimatologie et de Paléontologie Humaine, UMR CNRS 6046, Université de Poitiers, Poitiers, France. mouloud.benammi@univ-poitiers.fr
- Larbi BOUDAD: Université Moulay Ismail, Faculté des Sciences, Département de Géologie BP. 11201, Zitoune, 50070, Meknès, Maroc. l.boudad@fs.umi.ac.ma
- Estelle BOURDON: Natural History Museum of Denmark, Section of Biosystematics, Copenhagen, Denmark, E Bourdon@snm.ku.dk
- Baâdi BOUYA : Office Chérifien des Phosphates, Centre minier de Khouribga, Maroc, b.bouya@ocpgroup.ma
- Paulo M. BRITO : Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brésil. pbritopaleo@yahoo.com.br
- Eric BUFFETAUT : CNRS, UMR 8538, Laboratoire de Géologie de l'École Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75231 Paris Cedex 05, France. eric.buffetaut@wanadoo.fr
- Henri CAPPETTA : Equipe Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISE-M, UMR 5554, CNRS/UM/IRD/EPHE), c.c. 064, Université de Montpellier, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 05. France. henri.cappetta@univ-montp2.fr
- Lionel CAVIN : Département de Géologie et Paléontologie, Muséum de Genève, CP 6434, 1211 Genève 6, Suisse. Lionel.cavin@ville-ge.ch

- Claire DERYCKE : Université de Lille 1, Laboratoire Géosystèmes (UMR 8217 CNRS), UFR Sciences de la Terre - Bâtiment SN5, 59655 Villeneuve d'Ascq cedex, France. Claire.Derycke@univ-lille1.fr
- Didier B. DUTHEIL : Centre de recherche sur la paléobiodiversité et les paléoenvironnements, UMR 7207, Département Histoire de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France. didierduthuil@free.fr
- Siham EL BOUGHABI : Laboratoire de Géosciences, Faculté des Sciences Ain Chock, Université Hassan II de Casablanca. Km 8, route d'El Jadida, BP 5366 Maârif, 20100 Casablanca, Maroc. siham.elboughabi1@gmail.com
- Khadija EL HOUSSAINI DARIF : Laboratoire Biodiversité et Dynamique des Ecosystème (BioDEcos), Département de Géologie, Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad. khadja16@yahoo.fr
- Denis GERAADS : Sorbonne Universités - CR2P - MNHN, CNRS, UPMC-Paris6, CP 38, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France. geraads@mnhn.fr
- Damien GERMAIN : Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR7207), Sorbonne Universités, Muséum national d'Histoire naturelle, Université Pierre et Marie Curie, CNRS, 8, rue Buffon 75005 Paris, France. germain@mnhn.fr
- Emmanuel GHEERBRANT : Sorbonne Universités - CR2P - MNHN, CNRS, UPMC-Paris6, CP 38, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France. gheerbra@mnhn.fr
- Hamid HADDOUMI : Université Mohammed 1^{er}, Département de Géologie, Laboratoire des Géosciences appliquées, 60 000 Oujda, Maroc. haddoumihamid@yahoo.fr
- Saida HOSSINI : Université Moulay-Ismaïl, Faculté des Sciences, Département de Géologie, BP 4010, 50000 Meknès, Maroc. saidahossini@yahoo.fr
- Alexandra HOUSSAYE : Steinmann Institut für Geologie, Paläontologie und Mineralogie, Universität Bonn, Nussallee 8, 53115 Bonn, Allemagne, houssaye@uni-bonn.de
- Nizar IBRAHIM: Department of Organismal Biology and Anatomy, University of Chicago, Chicago, Illinois, USA. nibrahim@uchicago.edu
- Nour-Eddine JALIL : Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR7207), Sorbonne Universités, Muséum national d'Histoire naturelle, Université Pierre et Marie Curie, CNRS, 8, rue Buffon 75005 Paris, France ; Laboratoire Biodiversité et Dynamique des Ecosystème (BioDEcos), Département de Géologie, Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad. njalil@mnhn.fr

- 
- Stéphane JOUVE : Sorbonne Universités, CR2P CNRS-MNHN-UPMC Paris 6, Département Histoire de la Terre, MNHN, CP 38, Paris ; Muséum d'Histoire Naturelle, Marseille, France, jouvestephane@yahoo.fr
 - Fatima KHALDOUNE : Laboratoire Biodiversité et Dynamique des Ecosystème (BioDEcos), Département de Géologie, Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad. khaldoune_fa@yahoo.fr
 - Bouziane KHALLOUFI: Centre de recherche sur la paléobiodiversité et les paléoenvironnements, UMR 7207, Département Histoire de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France. Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brési. khalloufi.bouziane@hotmail.fr
 - France de LAPPARENT DE BROIN : CNRS UMR 7207, CR2P, Département Histoire de la Terre, MNHN, CP 38, Paris, France, fdelap@mnhn.fr
 - Saïd MESLOUH : Direction de Géologie, Ministère de l'Énergie, des Mines, de l'Eau et de l'Environnement, Rabat, Maroc, meslouh.said@gmail.com
 - Abdelmajid NOUBHANI : Université Chouaïb Doukkali, Faculté des Sciences, El Jadida, Maroc, noubhani.a@ucd.ac.ma
 - Xabier PEREDA SUBERBIOLA : Departamento Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU), Bilbao, Espagne, xabier.pereda@ehu.es
 - Jean-Claude RAGE : UMR 7209-7149 Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, CP 55, 75005 Paris, France. jcrage@mnhn.fr
 - Paul C. SERENO: Department of Organismal Biology and Anatomy, University of Chicago, Chicago, Illinois, USA. dinosaur@uchicago.edu
 - Denise SIGOGNEAU-RUSSELL : Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Histoire de la Terre, CP38, UMR-CNRS 7207, CR2P Centre de Recherches sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements 8 rue Buffon, 75005 Paris, France. dsiru@orange.fr
 - Floréal SOLE : Sorbonne Universités, CR2P CNRS-MNHN-UPMC Paris 6, Département Histoire de la Terre, MNHN, CP 38, Paris, France, sole@mnhn.fr
 - Jean Sébastien STEYER : Centre de Recherche sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P, UMR7207), Sorbonne Universités, Muséum national d'Histoire naturelle, Université Pierre et Marie Curie, CNRS, 8, rue Buffon 75005 Paris, France. steyer@mnhn.fr
 - Jean SUDRE : EPHE, Université Montpellier II, Montpellier, France. jean.sudre@yahoo.fr

Liste et adresse des auteurs



- Rodolphe TABUCE : Equipe Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISE-M, UMR 5554, CNRS/UM/IRD/EPHE), c.c. 064, Université de Montpellier, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier Cedex 05. France.
Rodolphe.Tabuce@univ-montp2.fr
- Haiyan TONG : CNRS, UMR 8538, Laboratoire de Géologie de l'Ecole Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75231 Paris Cedex 05. htong09@yahoo.fr
- Peggy VINCENT : Sorbonne Universités, CR2P CNRS-MNHN-UPMC Paris 6, Département Histoire de la Terre, MNHN, CP 38, Paris ; Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Allemagne, pvincent@mnhn.fr
- Samir ZOUHRI : Laboratoire de Géosciences, Faculté des Sciences Aïn Chock, Université Hassan II de Casablanca, Km 8, Bd Abdallah Ibrahim, BP 5366 Maârif 20100 Casablanca, Maroc. s.zouhri@fsac.ac.ma

Préface

Philippe Taquet

Président de l'Académie des Sciences, Membre Associé Etranger de l'Académie Royale Hassan II des Sciences et des Techniques

Il a été écrit avec juste raison que le Maroc était la mémoire de la Terre. En effet, dans ce magnifique pays dont les provinces, l'histoire, la culture et les habitants à l'hospitalité proverbiale séduisent tous les visiteurs, notre planète a semblé se plaire à déposer depuis les temps géologiques les plus anciens des sédiments en grand nombre. Ces sédiments ont enregistré toutes les étapes de l'histoire de la terre, toutes les époques de la Nature, pour reprendre l'expression du naturaliste Georges-Louis Leclerc de Buffon.

C'est au Maroc que se trouve l'une des successions les plus complètes des pages du grand livre de la nature. Depuis les temps anciens du Précambrien, il y a plus d'un milliard d'années jusqu'aux formations dunaires récentes des côtes atlantiques, toutes les périodes géologiques ont laissé des traces remarquables de leur existence. On trouve dans les sédiments de l'Anti-Atlas, des stromatolithes, formations algaires très anciennes ; dans les couches du Dévonien d'Erfoud les plus anciens troncs d'arbre connus. Le Maroc a livré des faunes extrêmement variées et spectaculaires d'orthocères ou de trilobites, d'ammonites ou d'oursins, mais ce qui a assuré la notoriété paléontologique de ce pays, ce sont les extraordinaires faunes de vertébrés qui ont été découvertes, récoltées et étudiées depuis quelques décennies.

Une liste non exhaustive en témoigne : placodermes, poissons cuirassés et les gnathostomes du Dévonien du Tafilalt, amphibiens stégocéphales ou reptiles phytosaures du Permo-Trias du couloir d'Argana, sauropodes primitifs du Lias de Tazouda, dinosaures Brachiosauridés du Moyen-Atlas, petits mammifères du Crétacé inférieur d'Anoual, poissons et reptiles avec de grands théropodes du Crétacé supérieur basal des Kem Kem, poissons du Crétacé marin de Goulmima, les reptiles marins ou volants du Crétacé supérieur des phosphates de Khouribga et les plus anciens représentants de la lignée des éléphants dans les couches phosphatées du Paléocène-Eocène, amphibiens, lépidosauriens et mammifères du Cénozoïque : autant de découvertes dans des sites paléontologiques marocains connus aujourd'hui dans le monde entier, non seulement pour la qualité de la conservation de leurs spécimens fossiles, mais aussi pour l'importance des informations qu'elles nous apportent.



Il était donc particulièrement utile et judicieux de pouvoir présenter un panorama des plus belles découvertes marocaines dans le domaine de la paléontologie des vertébrés et de faire connaître leur intérêt et leur importance auprès d'un large public.

En assurant la coordination et le suivi de toutes les présentations de ce volume, Samir Zouhri a accompli avec succès une mission particulièrement utile, celle d'offrir au lecteur un panorama aussi passionnant que spectaculaire de la richesse du sous-sol marocain pour la connaissance de l'histoire de la vie sur notre planète.

Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances

Samir ZOUHRI

► **Résumé** – Le registre des vertébrés fossiles du Maroc illustre la plupart des étapes majeures de l'histoire des vertébrés et offre en particulier un apport significatif sur la succession des faunes sur la marge nord-africaine du Gondwana. Les fossiles du Maroc ont ainsi contribué de manière substantielle et déterminante à la compréhension et à la clarification de l'origine et l'évolution de nombreux groupes de vertébrés.

Les vertébrés paléozoïques du Maroc offrent des informations pertinentes sur les premières étapes de l'évolution des vertébrés à mâchoire, de leur paléo-environnement et de leur paléoécologie.

Les faunes du Permien et du Trias d'Argana représentent les plus anciens vertébrés terrestres connus d'Afrique du Nord. Elles sont d'une importance particulière pour la documentation de la paléobiodiversité et la paléobiogéographie des faunes terrestres au cours de la transition Paléo-Mésozoïque.

Les « poissons » sont généralement bien représentés dans le registre fossile au Maroc dès le Dévonien. Au Trias, la majorité des fossiles proviennent d'Argana où ils sont connus par des coelacanthes, des dipneustes et des actinoptérygiens. Au Jurassique, les poissons sont relativement rares. En revanche, la diversité de l'ichthyofaune est particulièrement importante au Crétacé et au début du Cénozoïque. Elle permet de mettre en évidence la diversification des téléostéens à la fin du Crétacé, ainsi que le changement ichthyofaunique au cours de la transition Crétacé-Paléogène avec la mise en place d'une faune qui se rapproche des assemblages actuels.

En raison de leur diversité et de leur extension stratigraphique du Trias au Crétacé, les dinosauriens non aviens fournissent des informations cruciales sur l'évolution et la paléobiogéographie de ce groupe. Des découvertes récentes dans le Jurassique inférieur du Haut Atlas apportent un éclairage nouveau sur l'évolution et la diversification précoce des saurischiens. Le Maroc a également fourni quelques-uns des sites ichnologiques de dinosaures qui sont parmi les plus remarquables au monde.

La localité fossilifère du Crétacé basal (Berriasien) d'Anoual, dans le Haut Atlas oriental, est aujourd'hui mondialement célèbre pour avoir fourni une faune mésozoïque des plus riches et des plus diversifiées en Afrique, avec notamment, les premiers mammifères thériens connus sur ce continent. De par sa richesse et son unicité en Afrique, cette localité est d'une importance capitale pour documenter une période cruciale de l'histoire des vertébrés qui coïncide avec des

changements globaux concernant notamment la diversification de plusieurs groupes de vertébrés et la radiation des plantes à fleurs (Angiospermes).

Les gisements de Kem Kem, dans le sud-est marocain, qui affleurent le long des reliefs bordant les bassins paléozoïques du Tafilalt et de Maïder et dont l'âge serait Cénomaniens-Turonien, ont livré des assemblages fauniques composites comprenant plusieurs groupes de vertébrés aquatiques et terrestres. Leurs successions temporelles et leurs répartitions spatiales permettent l'étude de la dynamique (évolutive) de ces faunes en relation avec les transformations de l'environnement dans une zone géographique relativement restreinte. Du point de vue paléobiogéographique, l'assemblage faunique des Kem Kem montre des affinités avec d'autres faunes d'Afrique du nord et du nord-est du Brésil, indiquant l'existence d'écosystèmes relativement homogènes et comparables s'étendant sur de très vastes étendues.

Les vertébrés fossiles des phosphates crétacés-paléogènes sont connus depuis les travaux pionniers d'Arambourg (1935-52). Ils représentent l'une des plus riches faunes de vertébrés dans le monde permettant de mieux appréhender la succession, *in situ*, des lignées et des associations fauniques du Maastrichtien (Crétacé) au Lutétien basal (Eocène moyen). Ils documentent ainsi l'histoire évolutive des vertébrés sur environ 25 millions d'années et témoignent de deux crises biologiques majeures : celle de la limite Crétacé-Paléogène (K/Pg) et celle du Paléocène-Eocène (P/E). Les travaux récents de mise à jour de ces faunes ont permis, en particulier, de révéler la présence de taxons d'origine continentale totalement inconnus à l'époque d'Arambourg.

Les fossiles d'amphibiens et de lépidosauriens (sphénodontiens et squamates) du Cénozoïque proviennent de deux époques distinctes : Paléocène supérieur-Éocène et Miocène moyen-Holocène. Les premiers Gekkonidés, Amphisbaeniens, Scolecophidiens et probablement Boïdés connus en Afrique proviennent de localités d'origine terrestre paléocènes (Thanétien).

Le bassin d'Ouarzazat a livré une riche faune de vertébrés paléogènes (Paléocène-Éocène moyen). Plus de 130 espèces de poissons chondrichtyens et osseux, d'amphibiens, de reptiles et de mammifères ont été identifiées dans différentes localités de la région orientale du bassin. Les mammifères représentent les plus anciens jalons de la radiation des euthériens en Afrique, en particulier les plus anciens représentants connus des « Créodontes » hyaenodontidés et des Primates. Les squamates de l'Adrar Mgorn 1 sont parmi les rares connus au Paléocène dans le Monde. Dans l'ensemble, la faune témoigne d'affinités laurasiatiques.

Le Néogène continental est essentiellement restreint au domaine atlasique et anti-atlasique. Les localités à mammifères connues y sont aujourd'hui relativement nombreuses. La plupart des gisements mio-pliocènes ont livré presque exclusivement des micromammifères. L'ensemble des données, acquises sur ces gisements, permet de mieux appréhender la stratigraphie des bassins sédimentaires mio-pliocènes au Maroc et d'établir des corrélations entre ces localités fossilifères.

Vertebrate Paleontology of Morocco: The state of the art

► **Abstract** – Fossils from Morocco illustrate most of the main stages of the history of vertebrates, from the Devonian to the Pleistocene. They document key periods of vertebrate evolution and constitute a real window on the faunal succession on the North African margin of Gondwana.

Devonian vertebrates from Morocco represent a pertinent window into the early evolution of jawed vertebrates and give hints on the palaeoenvironment, palaeoecology and palaeobiogeography of these important evolutionary steps.

The Permian and Triassic fauna of Argana has yielded the oldest known North African terrestrial vertebrates. It has a particular significance in documenting Permian and Triassic biodiversity and gives us an idea about the turnover that occurred after the Permian and Triassic major crisis in North Africa.

In Morocco, ichthyofaunas are known since the Devonian and they make up an important part of vertebrate assemblages of marine and continental deposits. As far as the Triassic is concerned, the majority of fossils come from continental deposits of the Argana Corridor; they are known by coelacanth, lungfishes and some articulated actinopterygians. In the Jurassic, fishes are rare and represented only by scales or teeth. The ichthyofauna diversity is the most important in the Cretaceous localities: Anoual (Berriasian, see below), Gara Sbaa (Cenomanian-Turonian), Goulmima (Turonian marine), and Jbel Tselfat (Cenomanian-Turonian boundary). The fossil record, particularly well represented in the Cretaceous and early Cenozoic, allows highlighting the Late Cretaceous teleosts diversification, as well as the ichthyofauna change during the Cretaceous-Paleogene transition, i.e. the establishment of an ichthyofauna which approximates current assemblages.

Morocco and Africa in general, is becoming a promising area for dinosaurs studies. The numerous dinosaur localities in Morocco have a Triassic-Cretaceous stratigraphic range. The fauna is rich and diverse. Because of their stratigraphic relevance and their diversity, the Moroccan taxa provide crucial informations to understand the evolutionary history and the palaeogeography of this group. Recent discoveries in the lower Jurassic of Tazouda (Ouarzazate province) shed new light on the evolution and rapid diversification of the dinosaurs. Morocco also yielded some of the most remarkable dinosaur ichnofossil sites known, and recently a poorly known dinosaur track horizon from the Cretaceous sequences has also been described.

The locality of Anoual discovered in the 1980s in the homonymous basin in eastern High Atlas Mountains of Morocco provided one of the most diversified Mesozoic fauna of Africa. It includes various mammals among which some of the earliest therian mammals, and a bunch of fishes,

amphibians, turtles, squamates, pterosaurs, crocodiles, and dinosaurs. As such, it has greatly improved our understanding of this transitional period marked by global diversification of several groups of vertebrates and important geodynamic events. In view of the interest of its age, geographic situation and uniqueness in Africa, this fauna is being reexploited and studied.

The Kem Kem fossiliferous localities (Cenomanian-Turonian), in southeastern Morocco, are known since the French paleontologist René Lavocat discovered diverse fossil vertebrates in this area between 1948 and 1951. Among the most important discoveries is the partial skeleton of a large sauropod. Later on several campaigns were subsequently undertaken by different teams and many specimens purchased from local collectors have been described.

The importance of Kem Kem is due to the fact that the beginning of the Upper Cretaceous is poorly represented in the global fossil record. Kem Kem have delivered very important amphibians remains, crocodylians, the oldest azhdarchid pterosaur known in the world, and several theropod dinosaurs, including the remains of the giant predators *Carcharodontosaurus saharicus* and *Spinosaurus aegyptiacus*. This rich vertebrate assemblage from the Kem Kem beds represents an important potential to understand vertebrate palaeoecology and paleobiogeography in the Late Cretaceous.

Moroccan fossils from phosphate deposits were revealed and popularized by Arambourg (see references). Fossil remains from the phosphates of Morocco include all vertebrate groups, except amphibians: cartilaginous and bony fishes, reptiles (including birds) and mammals, which, in the current state of the knowledge, correspond to 330 species, 190 genera and 86 families. Most taxa are marine but some very rare ones are terrestrial. Some of these groups, such as non-avian dinosaurs, birds, pterosaurs and mammals were totally unknown at the time of Arambourg's works. Among mammals appear in particular the oldest representatives of the proboscideans (*Eritherium azzouzorom* and *Phosphatherium escuilliei*). This famous fauna documents the evolutionary history of vertebrates from the Maastrichtian to the Ypresian, i.e. during about 25 million years, and it provides a good reference for understanding vertebrate evolution, especially the K/T and P/E biotic crises, the initial radiation of Paleocene mammals and the palaeobiogeography of the southern Tethysian margin and Arabo-African platform.

Amphibians and lepidosaurians from the Cenozoic of Morocco were recorded in two clearly distinct time intervals: late Paleocene-early Eocene and Middle Miocene-Holocene. The marine beds of the Thanetian yielded only rare remains of the aquatic snake *Palaeophis*. The earliest Gekkonidae, *Amphisbaenia*, *Scolecophidia*, and perhaps *Boidae* from Africa were recovered from Thanetian localities of terrestrial origins. The early Eocene (Ypresian) is not so rich as the Thanetian. The Ypresian terrestrial localities afford little information. Faunas from the middle Miocene to Holocene were all recovered from localities of terrestrial origin. They markedly differ from older faunas and included only families that are still living today. A noticeable event in the middle Miocene was the appearance of the earliest venomous snakes in North Africa. This middle Miocene fauna included forms with Eurasian affinities, which suggests that the Palearctic zone already encroached Africa. The assemblage from the Pliocene-Pleistocene transition represents a step towards the living fauna. The fauna of this period showed marked affinities with the Iberian peninsula. The early Pleistocene

was marked by the local appearance of some extant families. Clear relationships with the Iberian fauna are still noticed. From the middle of the Pleistocene, faunas have been increasingly similar to those that are known today. And finally, during the Holocene the composition of the fauna and geographic ranges were similar to the present ones.

The Ouarzazate basin has produced rich Paleogene marine and terrestrial microvertebrate faunas including elasmobranchs, some of the oldest squamate groups and the oldest placental mammals found in Africa. More than 130 species have been identified, including bony fishes, sharks and rays, amphibians, reptiles and mammals in several localities of the eastern part of the basin, from different superposed levels ranging from the Paleocene to the middle Eocene. Mammals represent the oldest eutherian in Africa. They are mainly illustrated by small primitive “insectivorous” species. They also include the oldest known representatives of hyaenodontids “créodontes” (*Tinerhodon*) and primates (*Altiatlasius*). This fauna shows laurasiatic overall affinities. Squamata of Adrar Mgorn 1 are among the few known from Paleocene in the World.

Mammals from continental deposits of the Neogene in Morocco provide insight into the stratigraphy and chronology of Miocene and Pliocene basins. Large mammal faunas are relatively poorly documented. Most localities have yielded almost exclusively small mammals. Early Miocene localities are unknown. The Middle Miocene belong to the Mellalien, which corresponds to the Biozone MN6 – MN7 / 8 in Europe. Upper Miocene localities are more numerous and are distributed from the biozone MN10 to MN13. The localities of the late Miocene and early Pliocene document faunal exchanges between the Southwest of Europe and North Africa. Pliocene localities are rare, especially those that produced macromammals.

علم الإحاثة لفقاريات المغرب : لمحة تاريخية واستنتاج للأبحاث الأخيرة

ملخص - المستحاثات (المتحجرات أو الأحافير) الفقارية المغربية هي من الأمثلة الأكثر أهمية في تاريخ الفقاريات. بشكل عام، من العصر الديفوني إلى العصر الجليدي (أو العصر الحديث الأقرب)، فهي تبين وتوثق معظم المراحل الرئيسية من تاريخ وتطور هذه المجموعة. وتمنح نوافذ مثيرة للاهتمام تمكن من الإطلالة على سلسلة التجديد المتتالية للمجموعات الحيوانية (أو الفونات) على الهامش الشمال الغربي لقارة الكوندوانا العظمى. و بالتالي، فقد ساهم السجل الأحفوري المغربي، بشكل كبير و حاسم، في فهم و إيضاح منشأ و تطور العديد من المجموعات الفقارية.

و تشكل المجموعات السمكية المغربية، التي هي قديمة قدم العصر الديفوني، جزءا هاما من جمعات الفقاريات بالرواسب القارية و البحرية و تعد المثال المناسب بحيث أنها توفر معلومات مفيدة و ذات صلة بالمراحل الأولى لتطور الفقاريات الفكية (الفكيات) مع إعطاء إشارات مهمة للغاية حول المحيط البيئي و التوزيع الجغرافي القديمين لمختلف أنواع الأسماك.

تحتضن رواسب العصرين البرمي و الترياسي لمنطقة أركانة، جنوب - غرب المجال الجغرافي للمسيانا، أقدم الفقاريات البرية المعروفة بشمال أفريقيا، و يكتسب هذا الموقع أهمية خاصة لتوثيق التنوع الإحيائي (البيولوجي) لهذه الفونات البرية مع توضيح توزيعها الجغرافي القديم خلال الفترة الانتقالية لحقب الحياة القديمة و المتوسطة، فغالبية مستحاثات العصر الترياسي تأتي من الرواسب القارية لممر أركانة و تتمثل في سمك السولكانث، و الأسماك الرؤويّة و بعض البقايا المفصلية لأسماك شعاعية الزعانف.

الأسماك جد نادرة، في العصر الجوراسي، و تقتصر على الحراشف و/أو الأسنان، و في المقابل، كان لتنوع الأسماك أهمية كبيرة خلال العصر الطباشيري و حقب الحياة الحديثة المبكر، و بصرف النظر عن فونات رواسب فوسفات الطباشيري - الفجري القديم (أنظر أدناه)، فإن أهم الفونات السمكية للعصر الطباشيري قد تم اكتشافها في مواقع أنوال (النتوني العلوي - البرياسي السفلي)، أسرة كم كم (السينوماني - التيروني)، كلميمة (التيروني البحري)، أكولت و جبل تسلفات (الحد الفاصل بين السينوماني - التيروني).

السجل الاستحاثي للأسماك مثل تمثيلا جيدا، بصفة خاصة، مع نهاية العصر الطباشيري و مطلع حقب الحياة الحديثة، و الذي ساعد على تسليط الضوء على تنوع أسماك شعاعية الزعانف خلال العصر الطباشيري المتأخر، فضلا عن تغيرات المجموعات السمكية التي حدثت خلال الفترة الانتقالية من الطباشيري إلى الفجري القديم و المؤدية إلى إنشاء مجموعات سمكية حديثة (معاصرة).

المغرب و القارة الأفريقية، بشكل عام، أصبحتا من المناطق الواعدة لإجراء أبحاث حول الديناصورات، و ذلك راجع إلى وجود العديد من المواقع الممتدة بدءا من الترياسي إلى نهاية الطباشيري، و نظرا لتنوعها و امتدادها الطبقاتي، فالفونات الغنية بالأصناف المتنوعة، تمنح معلومات بالغة الأهمية لفهمنا للتاريخ التطوري و للجغرافية القديمة لانتشار هذه الحيوانات المثيرة، الاكتشافات الحديثة الجوراسي الأسفل للأطلس الكبير، بموقع تازودا (منطقة ورزازات)، يلقي ضوءا جديدا على تطور و التنوع و التنوع السريعين للديناصورات، و قد تم أيضا بالمغرب، وصف مسارات و آثار أقدام الديناصورات ببعض رواسب العصر الطباشيري التي تعد من بين أبرز المواقع المعروفة في العالم.

يعتبر موقع أنوال، الذي يرجع تاريخه للطباشيري السفلي (البرياسي)، المكتشف في ثمانينيات القرن الماضي في الحوض الرسوبي من نفس الاسم، شرق جبال الأطلس الكبير، يعتبر من المواقع المشهورة عالميا لاحتواءها على أغنى فونة و أكثرها تنوعا في الحقب الوسيط بأفريقيا مع، على وجه الخصوص، أول الثدييات البدائية المعروفة بالقارة، و لهذه الفونة أمر بالغ الأهمية لتوثيق فترة حاسمة تزامنت مع التغيرات البيئية العالمية التي كان لها تأثير كبير على تنوع العديد من المجموعات الفقارية و كذا الإشعاع التكيفي للنباتات المزهرة (كاسيات أو مغلفات البذور)، و تشمل ثدييات مختلفة، من بينها بعض أقدم الثدييات البدائية، و مجموعة غنية من الأسماك

و البرمائيات و السلاحف و السحليات و التماسيح و الزواحف الجنحة (البتيروصورات) و الديناصورات. و على هذا النحو. فقد أدت هذه الفونة إلى تحسن كبير لمعارفنا و فهمنا لهذه الفترة الانتقالية التي تميزت بتنوع عالمي. لعدة مجموعات من الفقاريات بالإضافة إلى أحداث جيودينامية هامة تطابق المرحلة الأكثر نشاطا في تفتت قارة الكوندوانا. و نظرا لتنوعها و لعمرها و لموقعها على مفترق الطرق. بين أفريقيا و أوروبا و الأمريكتين. و لطابعها الفريد في أفريقيا. فهذه الفونة تمنح إمكانيات كبيرة للغاية و تفتح آفاق واسعة للبحث الاستثنائي. و هي حاليا قيد الدراسة لإعادة استكشافها و استغلالها.

رواسب كم كم. في جنوب شرق المغرب. التي تم اكتشافها من قبل عالم الإحاثة الفرنسي رينيه لافوكا (1951 - 1948) و التي يرجع تاريخها الى السينوماني. تظهر على شكل تنوعات على طول التضاريس التي حُد أحواض حقب الحياة القديمة لمناطق تافيلالت و مايدر. تحتوي هذه الرواسب على جماعات حيوانية مركبة من العديد من الفقاريات المائية و البرية و التي تتضمن برمانيات عملاقة و تماسيح و أقدم زاحف مجنح (البتيروصور من فصيلة أزداردي) معروف في العالم. و هيكل عظمي جزئي لزواحف الصوروبودا و العديد من الديناصورات ذوات الأقدام بما فيها الحيوانات المفترسة العملاقة كـ كركغودونتسوريس صحريكييس. و قد تمكن سلسلة المتواليات عبر الزمن لهذه المجموعات و توزيعها وانتشارها من دراسة ديناميكيتها التطورية التي لها علاقة بالتغيرات البيئية داخل منطقة جغرافية صغيرة نسبيا.

و تكمن أهمية رواسب كم كم في أن بداية العصر الطباشيري العلوي تمثل في السجل الأحفوري العالمي تمثيلا ضعيفا. و تشير هذه الوفرة من الفقاريات بأسرة كم كم إلى أن دراسة معمقة سوف تؤدي إلى مزيد من المعلومات حول البيئة والانتشار الإحيائي القديمين خلال الطباشيري العلوي. و من وجهة نظر التوزيع الجغرافي القديم لأنواع. يُظهر التجمع الحيواني لكم كم انتماءات و أوجه التقارب مع فونات أخرى من شمال أفريقيا و شمال شرق البرازيل. الشيء الذي يشير إلى وجود نظم بيئية (إيكولوجية) متجانسة نسبيا و قابلة للمقارنة تمتد على مساحات شاسعة جدا.

الفصل المتعلق بمسحقات الفقاريات لرواسب فوسفات المغرب التي تكونت مع نهاية الطباشيري حتى بداية الفجري. هو أول تجميع لكل الأعمال المنجزة حول هذه التجمعات الاستحاثية منذ الدراسة المنفردة لأرامبورغ التي نشرت عام 1952. السجل الأحفوري. الجد المتنوع. لهذه الرواسب هو ذا شهرة و مرجعية عالمية لوفرة المسحقات. التي تم تقييمها و الرفع من شعبيتها بعد اكتشاف أقدم مثل لمجموعة الفيلة. فوسفاتيروم إسكوليلي. الذي نشر. سنة 1996. في مجلة نيتشر المرموقة. فهناك جميع المجموعات الفقارية باستثناء البرمائيات : الأسماك الغضروفية و العظمية. الزواحف (بما فيها الطيور) و الثدييات. أي ما يعادل 330 نوعا منتمية إلى 190 جنس و 68 عائلة. جل هذه الأصناف هي من أصل بحري. و لكن بعض منها. نادرة جدا. هي برية (قارية). فهي واحدة من أغنى التجمعات الأحفورية للفقاريات في العالم و التي أسهمت بصفة متميزة في فهم أفضل لتسلسل السلالات و التجمعات الحيوانية من الطابق الماستريختي حتى الطابق اللوتيسي القاعدي (بداية منتصف العصر الفجري). فهي توثق إذن. فترة هامة من التاريخ التطوري للفقاريات. التي يمكن رصدها و تتبعها. في موقعها الطبيعي. طوال 25 مليون سنة و التي كانت مسرحا لأزميتين إحيائيتين رئيسيتين : أزمة ما بين نهاية العصر الطباشيري و بداية الحقب الثالث و أزمة ما بين العصر الفجري القديم و بداية الحقب الثالث و أزمة ما بين العصر الفجري القديم و العصر الفجري. و قد كشفت الأبحاث الأخيرة. من خلال تحديث و تحسين هذه التجمعات الاستحاثية. على وجود أصناف كانت غير معروفة كلية زمن آرامبورغ. و خصوصا التي هي من أصل بري كبعض الثدييات البدائية. و تتضمن هاته الأبحاث الإشعاع التكيفي الأصلي للثدييات و إعادة الجغرافية القديمة للهامش الجنوبي للبحر التيتيس و الصفحة العربية الإفريقية.

البرمائيات و الزواحف (الرنكوسيفاليات و المحرشفات) حقب الحياة الحديثة كانت قد سجلت في منطقتين يرجع تاريخهما إلى فترتين زمنية منفصلتين : أواخر العصر الفجري القديم - العصر الفجري المبكر و العصر الميوسيني الأوسط - عصر الهولوسيني. الطبقات البحرية للطابق التانيسي أسفرت فقط عن بقايا نادرة من الثعابين البحرية من نوع الباليوفيد. أوائل الجيكونيديات (البرص و العظاية). الأمفيسبانيا (جنس من الثعابين التي تمشي في اتجاهين). السكوليكوفيدا (ثعابين العمياء منقرضة بشكل كامل) و ربما أفاعي البواء (الأصلة) المعروفة بأفريقيا. تأتي من مواقع برية للعصر الفجري القديم (التانيسي). مواقع الفجري المبكر (الإبريسي) ليست غنية كما هو الحال في الفجري القديم بينما المواقع البرية للإبريسي لا توفر إلا القليل من المعطيات و المعلومات.

لقد أثمرت الأبحاث الاستحاثية التي بوشرت في حوض ورازات بالكشف عن فونة. من العصر الفجري و الفجري الأوسط. غنية بالفقاريات الصغيرة البحرية منها كالبرية. أكثر من 130 نوعا من الأسماك الغضروفية و العظمية و البرمائيات و الزواحف و الثدييات قد عُرِفَت بعدة مواقع بالجهة الشرقية للحوض من طبقات مختلفة من الفجري القديم إلى الفجري الأوسط. تمثل الثدييات أقدم معالم إشعاع

التدييات المشيمية في أفريقيا و التي تحتوي أساسا على أنواع بدائية صغيرة من آكلات الحشرات. و كذلك أقدم ممثلي فصائل الكريودونتا الهينودونتيدي المنقرضة (تينيرهودون) و الرئيسيات (ألتياطلسيس). المحرشفات الموجودة بموقع أدرار مكون هي من بين العدد القليل المعروف بالعصر الفجري القديم في العالم. وبشكل عام. تظهر هذه الفونة انتماءات و تقارب من الفونات الأورواسيوية.

و يقتصر عصر الحياة الجديدة (النيوجين) الفاري أساسا على منطقة جبال الأطلس بما فيها الأطلس الصغير. مواقع للتدييات المعروفة هي الآن. عديدة نسبيا. التدييات كبيرة الحجم موثقة بشكل ضعيف نسبيا حيث أن أغلب المواقع لم تسفر إلا على التدييات تقريبا على وجه الحصر. المعطيات المحصل عليها حول التدييات القارية في رواسب النيوجين بالمغرب يعطي نظرة ثاقبة لتسلسل و تأريخ الطبقات لأحواض الميوسين و البليوسين و تحديد العلاقات الإستراتغرافية بين مختلف المواقع الأحفورية.

مواقع الميوسين المبكر غير معروفة فيما الميوسين الأوسط ينتمي إلى الطابق الملالي الذي يمكن ربطه. إستراتغرافيا. بالمنطقة الإحيائية م ن 6 - م ن 7/8 في أوروبا. على النقيض من ذلك. مواقع الميوسين العلوي هي أكثر عددا. وتتوزع بين منطقتي الإحيائيتين م ن 10 و م ن 13. أما مواقع أواخر الميوسين و أوائل البليوسين فهي توثق و تشهد على التبادلات الحيوانية التي كانت بين شمال و جنوب - غرب أفريقيا.

فونات الميوسين الأوسط و الهولوسين تأتي من مواقع قارية. و تختلف بشكل ملحوظ عن الفونات السابقة بحيث تشمل فقط العائلات التي لا تزال تعيش اليوم. و كان الحدث الملحوظ في عصر الميوسين الأوسط هو ظهور أقدم الثعابين السامة في شمال أفريقيا. تشمل فونات الميوسين الأوسط أشكال و أنواع لها انتماءات وصلات أوراسية. مما يوحي بأن منطقة القطب الشمالي القديم تخطت بالفعل أفريقيا في هذا الوقت.

تمثل الفونة الانتقالية البليوسين إلى البليستوسين خطوة نحو المجتمعات التي تعيش في الوقت الراهن. و هناك بالفعل بعض الصلات الملحوظ جدا مع فونات شبه الجزيرة الإيبيرية.

تميزت بداية البليستوسين (أو العصر الجليدي) بظهور بعض العائلات التي تعيش في الطبيعة الراهنة. و توجد علاقات واضحة مع الحيوانات الإيبيرية التي استمرت في هذا الوقت. انطلاقا من منتصف العصر الجليدي. كانت المجموعات أكثر ماثلة لتلك التي تعيش اليوم. و أخيرا. خلال الهولوسين. أضحت تركيبة الفونات والنطاقات الجغرافية ماثلة للتي هي في الحاضر.

الترجمة من الفرنسية إلى العربية . هي للأستاذ عبد المجيد نبهاني. جامعة شعيب الدكالي. الجديدة. بمساعدة الأساتذة مابكل يوسف ديان. جامعة الكويت. الصافات. الكويت

Introduction

Le Maroc fait partie des rares régions au monde qui présentent autant de témoins des terrains successifs qui se sont déposés à la surface de la Terre depuis le Précambrien jusqu'à la période actuelle ou Holocène. Cette longue histoire, ainsi que les remarquables conditions d'affleurement et de préservation, ont permis d'offrir aux géologues un vaste champ de prédilection et aux paléontologues l'une des plus riches collections de fossiles au monde. Les fossiles du Maroc, qui ont fait la réputation de ce pays, aussi bien au sein de la communauté savante des paléontologues que des amateurs et collectionneurs, éclairent une grande partie des périodes-clés de l'histoire de la vie. Le registre des vertébrés fossiles du Maroc a ainsi contribué de manière substantielle et déterminante à la compréhension de l'origine et l'évolution de nombreux groupes de vertébrés et constitue une vraie fenêtre sur la succession des faunes de la marge nord-africaine du Gondwana.

La paléontologie des vertébrés marocaine a une longue histoire qui remonte au début du vingtième siècle. Les premières découvertes ont été réalisées essentiellement par des géologues et paléontologues français pendant la période de protectorat. Des progrès significatifs ont été réalisés pendant les dernières décennies grâce aux découvertes de nouveaux gisements et de nouveaux et intéressants fossiles particulièrement dans le cadre de collaborations entre paléontologues marocains et étrangers.

Le présent volume des Mémoires de la Société géologique de France, intitulé « *Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances* » sélectionne quelques-unes des principales thématiques en cours où la paléontologie des vertébrés marocaine a réalisé des avancées indéniables ; ces dernières contribuent à documenter l'origine et l'évolution de certains taxa ou à clarifier certains débats historiques au sujet d'une thématique donnée de cette discipline.

Vertébrés dévoniens

Le Maroc est célèbre pour ses affleurements de roches sédimentaires du Dévonien largement exposés dans l'Anti-Atlas. L'essentiel du matériel de vertébrés gnathostomes paléozoïques provient de la région de Tafilalt, de Maïder et de la Plaine du Dra. Les premiers vertébrés paléozoïques sont connus depuis les travaux pionniers de Lehman [1956, 1976a, b, 1977, 1978]. Ils comprennent essentiellement des placodermes, des chondrichthyens, des acanthodiens, des actinoptérygiens, des actinistiens et des sarcoptérygiens. Ils offrent une fenêtre sur l'évolution des premiers vertébrés à mâchoire (Gnathostomes) et fournissent

des informations pertinentes sur leur paléogéographie, leur paléo-environnement et leur paléoécologie.

Le groupe de gnathostomes le plus représenté dans le Paléozoïque du Maroc est celui des chondrichthyens du Dévonien (Emsien-Famennien) [Derycke, ce volume]. Le matériel fossile provient principalement des régions de Tafilalet et d'Erfoud à l'est de l'Anti-Atlas. Les acanthodiens (Emsien-Famennien) et les actinoptérygiens sont présents, bien que peu nombreux. Les premiers actinoptérygiens paléozoïques du Maroc n'ont été signalés que récemment [Derycke *et al.*, 2008]. Les chondrichthyens sont connus essentiellement par des microrestes. Les plus anciens ont été signalés dans l'Emsien de la région d'Akka et d'Assa [Lelièvre, 1984a]. Ils sont aussi connus dans les niveaux de l'Eifélien terminal au SW de l'Anti-Atlas [Lehman, 1976a] et du Givétien à El Atrous (sud Tafilalt) [Hampe *et al.*, 2004] et à Mrakib (sud Maïder) [Kaufmann, 1998]. Au Dévonien supérieur, ils ont été signalés dans les niveaux du Frasnien du Tafilalt [Lehman, 1976b] et de l'Anti-Atlas Est [Rücklin, 2010:88]. Mais c'est du Famennien, largement exposé dans le Tafilalt, que proviennent les plus nombreux restes de Chondrichthyens ; ils sont issus d'un grand nombre de localités comme Hamer Lakhdad, M'Fis, Jbel Debouâa, Jbel Amessaoui, Jbel Titert, Taouz, Maïder [Lehman, 1977 ; Lelièvre et Janvier, 1988 ; Derycke, 1992 ; Lelièvre, 2002 ; Ginter *et al.*, 2002]. Les Acanthodiens, de l'Emsien au Famennien, ont été signalés dans le Tafilalt, la plaine du Dra et dans le bassin de Maïder [Lehman 1976a, 1977 ; Lelièvre, 1984a ; Derycke, 1992 ; Ginter *et al.*, 2002 ; Derycke-Khatir, 2005 ; Derycke *et al.*, 2008].

Les placodermes sont particulièrement bien connus dans le Dévonien supérieur du Maroc alors que les sarcoptérygiens sont relativement plus fragmentaires [Rücklin et Clément, ce volume]. Les travaux pionniers de Lehman rendent compte de la découverte de ces « poissons » dévoniens du Maroc et posent aussi les jalons d'études ultérieures [Lelièvre, 1984a, b, 1991, 1995 ; Lelièvre et Janvier 1986 ; Lelièvre *et al.*, 1993]. Récemment, un nouvel ensemble de placodermes, dont en particulier les premiers selenosteidés de l'est de l'Anti-Atlas, a été décrit dans le contexte paléoenvironnemental et paléobiogéographique de ces organismes [Rücklin, 2010, 2011]. Ces formes, également connues en Laurussia, fournissent les preuves d'un contact étroit entre Laurussia et Gondwana au cours du Dévonien supérieur, et suggèrent une paléogéographie un peu différente des reconstitutions basées sur des données géophysiques.

Les niveaux dévoniens ont fourni aussi des restes de sarcoptérygiens plus ou moins fragmentaires mais néanmoins intéressants. Le dipneuste du Givétien du bassin du Maider décrit par Campbell *et al.* [2002] serait l'un des genres de dipneustes parmi les plus basaux. Il montre des affinités avec des taxons du Dévonien inférieur (Emsien) d'Europe et d'Australie. Les quelques ossements d'un coelacanthe signalés à Hamer Lakhdad et Oued Chebbi seraient anatomiquement proches du coelacanthe basal *Diplocercides*, connu dans le Frasnien d'Iran et

d'Allemagne [Lelièvre et Janvier, 1988] et peut-être dans le Carbonifère d'Irlande et d'Écosse [Forey, 1998]. Des restes d'onychodontiformes ont été signalés dans le Dévonien du Maroc mais un seul spécimen découvert dans la région d'Akka a été décrit [Lehman, 1976 ; Aquesbi, 1988]. Il ressemblerait aux genres *Grossius* du Dévonien moyen d'Espagne et *Onychodus* connu notamment dans le Dévonien moyen et supérieur d'Amérique du Nord, d'Asie et d'Europe et dans le Frasnien d'Australie. Un museau incomplet d'ostéolépide découvert dans le Frasnien supérieur de l'Oued Talilit (synclinal d'Amessoui) représente le premier signalement d'un ostéolépide dans le Dévonien d'Afrique [Rücklin et Clément, ce volume]. Un autre spécimen, provenant d'Achguig dans le Tafilalt, a été décrit comme étant un tétrapodomorphe tristichoptéride, probablement proche du genre *Eusthenopteron* [Lehman, 1977a, 1978 ; Lelièvre et Janvier, 1986].

Vertébrés du Permien et du Trias

Le registre fossile du Permien et du Trias d'Argana correspond aux plus anciens vertébrés terrestres connus d'Afrique du Nord. Ces fossiles documentent une des périodes clés de l'histoire évolutive des vertébrés, la crise Permien/Trias. Le grand nombre et la diversité des fossiles récoltés dans ce bassin [Dutuit, 1976] laissent supposer que la richesse de ses gisements est probablement équivalente à celle des célèbres gisements permien et triasiques des États-Unis, d'Argentine, d'Afrique du Sud et de Russie. Cette faune est constituée essentiellement par des diplocaulidés [Dutuit, 1976 ; Germain, 2010], des temnospondyles [Dutuit, 1972a, 1976 ; Steyer et Jalil, 2009], des thérapsides (dicynodontes) [Dutuit, 1988, 1989], des parareptiles (paréiasaures) [Jalil & Janvier, 2005], des reptiles captorhinidés (moradisaurinés) [Dutuit, 1976 ; Jalil et Dutuit, 1996], des archosauriformes (phytosaures, aëtosaures et rauisuchiens) [Dutuit, 1977a,b, 1979 ; Lucas 1998 ; Jalil et Peyer, 2007], et des dinosauriformes (silésauridés) [Dutuit, J.M. 1972 ; Kammerer *et al.*, 2012]. En outre, divers ichnofossiles, aussi bien d'invertébrés que de vertébrés, ont été décrits dans le bassin d'Argana. Les traces fossiles de vertébrés correspondent à divers taxa jusqu'alors inconnus dans le registre fossile d'Argana [Hendrik *et al.*, 2010 ; Voigt *et al.*, 2010 ; Hminna *et al.*, 2012 ; Lagnaoui *et al.*, 2012]. L'étude de ces ichnofossiles conforte l'importance du bassin Argana pour la reconstruction et la compréhension des écosystèmes terrestres de la transition Paléozoïque-Mésozoïque.

Ichthyofaune méso-cénozoïque

Les « poissons » sont représentés dans le registre fossile du Maroc dès le Dévonien (cf les deux premiers chapitres de ce volume) et forment une part importante des assemblages de vertébrés fossiles aussi bien dans les dépôts continentaux que marins. Au Trias, la plupart

des fossiles proviennent des dépôts continentaux du Couloir d'Argana [Martin, 1979a, b, 1980a, b, 1981, 1982]. Au Jurassique, malgré le grand nombre d'affleurements fossilifères signalés, les « poissons » fossiles restent rares et limités à des écailles ou à des dents. Un neurocrâne de *Lepidotes* a cependant été décrit dans les niveaux bathoniens continentaux d'El-Mers [Beltan, 1957]. C'est au Crétacé que la diversité des ichthyofaunes est la plus importante. Le site du Crétacé basal d'Anoual (Berriasien inférieur) dans le Haut Atlas oriental présente des microrestes de coelacanthes, de pycnodontes et peut-être d'ostéoglossomorphes, ce qui constituerait la plus ancienne mention de ce groupe [Sigogneau-Russell *et al.*, 1990]. Des niveaux continentaux des Kem Kem datés probablement du Cénomaniens inférieur ont permis la collecte d'une grande quantité de dents de dipneustes et de restes, souvent en connexion, de coelacanthes, de lépisostés, d'halécomorphes, de sémionotiformes et de nombreux téléostéens, dont des ostéoglossomorphes, des ichthyodectiformes et des tselfatiiformes. [Dutheil, 1999a, b ; Murray et Wilson, 2009, 2010, 2011 ; Murray *et al.*, 2007 ; Cavin *et al.*, 2001, 2010 ; Martill *et al.*, 2011 ; voir aussi Cavin *et al.*, ce volume]. La dalle cénomano-turonienne d'origine marine surplombant les niveaux des Kem Kem, recèle la faune du Turonien inférieur de Goulmima préservée sous forme de nodules et comprenant ichthyodectiformes, albuliformes, aulopiformes et une espèce d'*Araripichthys* [Cavin, 1995 ; Cavin *et al.*, 2001, 2010, ce volume]. À proximité de la ville de Meknès, les affleurements du Jbel Tselfat, dans une nappe de charriage, sont datés de la limite Cénomaniens-Turonien. Ils ont livrés une vingtaine de taxons représentant les principaux clades de téléostéens. Des aspidorhynchiformes et des pycnodontes sont également rencontrés [Arambourg, 1943, 1954 ; Dutheil et Ackermann, 2004 ; Khalloufi *et al.*, 2010]. À la limite Crétacé-Tertiaire, le plateau des Phosphates, à l'ouest du pays, s'étend stratigraphiquement du Maastrichtien au Lutétien. L'assemblage crétacé est dominé par les pycnodontes, les aulopiformes et les ichthyodectiformes alors que la faune cénozoïque se rapproche davantage des assemblages actuels, notamment par une grande diversité de perciformes [Arambourg, 1935, 1952 ; Herman, 1972].

Le registre fossile particulièrement bien représenté au Crétacé et à la base du Cénozoïque permet de mettre en évidence le phénomène de diversification des téléostéens au Crétacé supérieur, ainsi que les changements fauniques lors de la transition Crétacé-Paléogène avec la mise en place d'une faune marine riche en acanthomorphes qui se rapproche des assemblages actuels. De manière générale, les ichthyofaunes marocaines illustrent l'évolution des faunes continentales de la Pangée et du Gondwana, et des faunes marines de la Téthys.

Dinosaures non aviens

Le Maroc est en passe de devenir une région de prédilection pour l'étude des dinosaures dans l'hémisphère sud comme le montrent les principales découvertes de dinosaures qui y

ont été faites [Taquet, 2010]. Les sites marocains ayant livré des fossiles ou des ichnofossiles de dinosaures couvrent une extension stratigraphique allant du Trias au Crétacé supérieur. Ils sont localisés essentiellement dans le Moyen et le Haut Atlas et dans les Kem Kem. La faune de dinosaures du Maroc est aussi riche que diversifiée. Elle comprend principalement des saurischiens, théropodes et sauropodes. Les ornithischiens n'ont été signalés au Maroc que dans le site d'Anoual [Knoll et Ruiz-Omenaca, 2009]. De manière générale, il existait au Maroc au moins trois lignées différentes de sauropodes dès le Jurassique inférieur et moyen et au moins autant de lignées de théropodes. Cette diversité stratigraphique et taxonomique est à l'origine d'informations importantes sur l'évolution et la paléobiogéographie des dinosaures en Afrique et même dans tout l'hémisphère sud [Serenio *et al.*, 1994, 1996 ; Monbaron *et al.*, 1999 ; Mahler, 2005 ; Allain *et al.*, 2004, 2007].

Les premières découvertes de dinosaures au Maroc furent réalisées entre 1927 et 1954 [Termier, 1936 ; Plateau *et al.*, 1937 ; Termier *et al.*, 1940 ; Bourcart *et al.*, 1942 ; Lapparent, 1942, 1955 ; Termier, 1942 ; Lavocat, 1948, 1949, 1951, 1954]. Ces découvertes sont à l'origine de la description de deux grands et énigmatiques sauropodes: *Cetiosaurus mogrebiensis* Lapparent, 1955, un sauropode relativement basal, au corps massif du Bathonien et un autre sauropode, *Rebbachisaurus garasbae*, Lavocat, 1954 du Cénomanién. D'autres découvertes ont été effectuées par la suite dans le Haut Atlas central [Jenny *et al.*, 1980 ; Monbaron et Taquet, 1981 ; Monbaron, 1983]. Une trouvaille exceptionnelle consiste en un squelette presque complet d'un grand dinosaure sauropode [Monbaron et Taquet, 1981 ; Monbaron, 1983] rapporté à *Cetiosaurus mogrebiensis* [Monbaron et Taquet, 1981] avant d'être finalement attribué à un nouveau genre et une nouvelle espèce, *Atlasaurus imelakei* par Monbaron *et al.*, [1999]. L'importance de ce taxon réside dans le fait qu'il précède d'une dizaine de millions d'années les faunes classiques de sauropodes du Jurassique supérieur connues en Amérique du Nord et en Afrique de l'Est. Néanmoins les relations phylogénétiques exactes d'*Atlasaurus* sont encore discutées.

Dans les années 1990-2000, la région des Tafilalt – Kem Kem a fourni l'un des assemblages de dinosaures les plus diversifiés d'Afrique. Les théropodes y sont les formes les plus abondamment représentées, suivis par les sauropodes, mais aucun ornithischien n'a été identifié [Russell, 1996 ; Serenio *et al.*, 1996]. Le plus spectaculaire de ces taxons est un allosauroïde évolué, confiné en Afrique du Nord, *Carcharodontosaurus saharicus*. Le deuxième théropode des Kem Kem, *Deltadromeus agilis* Serenio *et al.*, 1996, est un possible noasauridé primitif [Serenio *et al.*, 2002 et 2004].

Les découvertes récentes dans le Jurassique inférieur de la province de Ouarzazate apportent un nouvel éclairage sur l'évolution et la diversification rapide des dinosaures [Allain *et al.*, 2004] ; avec notamment la découverte de l'un des plus anciens sauropodes connus, *Tazoudasaurus naimi* [Allain *et al.*, 2004 ; Allain et Aquesbi, 2008 ; Peyer et Allain, 2010], et d'un probable abélisaure, *Berberosaurus liassicus* [Allain *et al.*, 2007]. La présence

d'Abelisauridés en Afrique [Russell, 1996 contra Sampson *et al.*, 1998 ; Carrano *et al.*, 2002] a été confirmé auparavant par la description d'un fragment de mâchoire exhumé dans les terrains du Cénomaniens des Kem Kem [Mahler, 2005].

D'autres restes de dinosaures ont été décrits ou signalés d'après un matériel généralement plus ou moins fragmentaire [Charroud et Fadden, 1992 ; Russell, 1996 ; Kellner et Mader, 1997 ; Amiot *et al.*, 2004 ; Pereda Superbiola *et al.*, 2004 ; Novas *et al.*, 2005 ; Cau et Maganuco, 2009]. Dans la plupart de ces cas, il est difficile d'établir l'origine géographique et stratigraphique exactes de ces spécimens.

Le Maroc abrite de nombreux gisements ichnologiques avec de remarquables empreintes de pas de sauropodes et de théropodes. La plupart de ces sites ont été signalés dans le Moyen et le Haut Atlas [Ambroggi et Lapparent, 1954 ; Choubert *et al.*, 1956 ; Dutuit et Ouazzou, 1980 ; Jenny et Jossen, 1982 ; Ishigaki, 1988 ; Nouri *et al.*, 2011 et autres]. Parmi ces empreintes de pattes de dinosaures figurent notamment celles du Lias moyen, très rares dans le monde [Ishigaki, 1988], et d'autres du Crétacé [Serenio *et al.*, 1996 ; Masrour *et al.*, 2013 ; Belvedere *et al.*, 2013].

Vertébrés de la transition Jurassique-Crétacé

Le site d'Anoual dans le Haut Atlas oriental est célèbre pour avoir livré la plus riche microfaune continentale du Crétacé du Gondwana. Par sa diversité exceptionnelle et sa situation paléogéographique, cette localité revêt un intérêt majeur pour explorer la paléobiodiversité et les paléoenvironnements à la limite Jurassique-Crétacé dans le Gondwana. La diversité remarquable de cette microfaune se traduit par l'identification jusqu'à présent d'au moins 25 espèces réparties entre la plupart des groupes. Les « poissons » sont très abondants, mais seuls les Sélaciens ont fait l'objet d'une analyse [Duffin et Sigogneau-Russell, 1993]. Les Amphibiens sont représentés par un apode (lissamphibiens, gymnophiones), animaux extrêmement rares à l'état fossile d'où leur intérêt phylogénétique et paléogéographique [Evans et Sigogneau-Russell, 2001] ainsi que des Albanerpetontidae dont c'est la seule mention au Gondwana [Broschinski et Sigogneau-Russell, 1996 ; Gardner *et al.*, 2003]. Chez les anoures, un discoglossidé proche du genre nord-américain *Enneabatrachus* et une nouvelle espèce de mésobatracien [Jones *et al.*, 2003] ont été également décrits dans ce gisement. Des Lépidosauriens squamates et sphénodontes ont été identifiés. Les sphénodontes sont particulièrement intéressants puisqu'étant les premiers représentants post Jurassique du groupe en Afrique. L'un des taxons évoque le genre *Theretairus* du Jurassique d'Amérique du Nord ; l'autre taxon correspond à un nouveau genre et une nouvelle espèce, *Tingitana anoualae*, qui appartient probablement à une lignée différente de celle de ses contemporains de Laurasia [Evans et Sigogneau-Russell, 1997]. La présence de squamates est attestée par le genre *Paramacellodus* [Richter, 1994 ; Broschinski et Sigogneau-Russell, 1996], un lacertilien typique des localités laurasiatiques de la transition

Jurassique-Crétacé. Enfin, un nouveau genre et nouvelle espèce de lézard, *Tarratosaurus anoualensis* Broschinsky et Sigogneau-Russell 1996, enrichit la diversité des lépidosauriens dans cette localité. Les tortues sont encore très mal connues ; elles ont été rapportées à trois taxons différents [Gmira, 1995]. Les crocodiles appartiendraient au moins à deux morphotypes différents [Sigogneau-Russell *et al.*, 1998]. La grande diversité morphologique des restes de dinosaures d'Anoual suggère la présence de trois groupes de théropodes : Theropoda indet., Maniraptora indet. et Velociraptorinae indet. Les affinités de ces derniers avec des formes de Laurasia [Knoll et Ruiz-Omenaca, 2009] renforcent l'hypothèse de la présence d'un passage transthésien à la transition Jurassique-Crétacé démontré par d'autres groupes [Gheerbrant et Rage, 2006]. Les dents isolées de Ptérosaures d'Anoual attestent de la présence d'un groupe plus rare et plus robuste provisoirement attribué aux Ornithocheiridae, et un autre plus abondant et plus gracile qui rappelle les Gnathosaurinae [Knoll, 2000].

Le gisement d'Anoual a fourni aussi la faune de mammifères la plus diversifiée connue dans le Mésozoïque du Gondwana. Elle représente 90 % des espèces de mammifères mésozoïques connues sur le continent africain. Les mammifères d'Anoual contribuent considérablement à documenter la grande lacune dans l'histoire de ce groupe entre le Jurassique inférieur et le Crétacé supérieur en Afrique. A haut niveau taxonomique, sont représentés les Multituberculata, « Triconodonta », « Symmetrodonta », « Pantotheria » et Tribosphenida. Les Multituberculata sont rares dans le Gondwana, et encore plus à Anoual où seules deux espèces proches des Paulchoffatiidae ont été identifiées [Sigogneau-Russell, 1991a ; Hahn et Hahn, 2003]. Parmi les « Triconodonta », certains taxons (*Gobiconodon palaios* et *Kryptotherium polysphenos*) auraient des affinités avec les formes laurasiatiques [Sigogneau-Russell, 2003], alors qu'une autre forme (*Ichthyocodon jaworowskorum*), peut-être aquatique, serait proche du genre *Argentoconodon* du Jurassique d'Argentine [Sigogneau-Russell, 1995]. En revanche, *Dyskritodon amazighi* représente une famille inconnue en Laurasia. La faune mammalienne d'Anoual comprend un certain nombre de thériens. Néanmoins, le statut supra-générique des genres *Thereuodon* [Sigogneau-Russell, 1998], *Atlasodon*, *Microderson*, et *Donodon* [Sigogneau-Russell, 1991c] demeure controversé. La présence de Peramuridae (*Minimus richardfoxi* et *Afriquamus nessovi*) témoigne de la vaste répartition géographique et stratigraphique de ce clade pré-tribosphénique [Sigogneau-Russell, 1999]. Enfin, deux genres tribosphéniques (*Tribotherium africanum* et *Hypomylos phelizoni*) décrits dans cette localité sont les premiers représentants de cette lignée dans le Mésozoïque de l'Afrique [Sigogneau-Russell, 1991b, 1992].

Les relations paléogéographiques de la faune Anoual restent difficiles à cerner : si les théropodes et les mammifères par exemple semblent suggérer l'existence d'échanges avec la Laurasia, d'autres taxons ont en revanche le cachet d'un endémisme persistant, voire même de long isolement.

Vertébrés du Crétacé supérieur des Kem Kem

Les localités cénomano-turonniennes des Kem Kem, dans le sud-est marocain, sont connues depuis que le paléontologue français René Lavocat a découvert des fossiles dans cette région entre 1948 et 1951. Parmi les découvertes les plus spectaculaires figure notamment un squelette partiel du grand sauropode *Rebbachisaurus garasbae* [Lavocat 1954]. Plusieurs missions ont été entreprises par la suite par différentes équipes [Serenio *et al.*, 1996 ; Dutheil, 1999, Rage et Dutheil, 2008 ; Serenio et Larsson, 2009 ; Cavin *et al.*, 2010 ; Ibrahim *et al.*, 2010 ; Martill *et al.*, 2011 ; Martill et Ibrahim, 2012 ; Ibrahim *et al.*, in prep.] et de nombreux spécimens achetés à des particuliers ont été décrits [Russell, 1996 ; Dal Sasso *et al.*, 2005 ; Holliday et Gardner, 2012 ; et autres].

L'importance de ces sites résulte du fait que le début du Crétacé supérieur est très mal représenté dans le registre fossile mondial. Les Kem Kem ont livré un assemblage composite de vertébrés d'une grande variété de taxons aquatiques, amphibiens, terrestres et aériens.

La série est constituée de deux formations, Ifezouane et Aoufous, correspondant à des plaines alluviales et des deltas pour la première, et à des milieux paraliques et des sebkhas pour la seconde. Elles sont surmontées de la Formation Akrabou, constituée de sédiments marins déposés lors de la grande transgression du CénoMano-Turonien [Ettachfani et Andreu, 2004 ; Ettachfani, 2008]. La majorité des spécimens semble provenir du sommet de la Formation Ifezouane. Cet assemblage, comprenant des sélaciens, des poissons osseux, des amphibiens, des squamates, des tortues, des crocodiles, des dinosaures sauropodes et théropodes ainsi que des ptérosaures. Plus au nord, dans la région de Goulmima, un assemblage de poissons, essentiellement des téléostéens, et de reptiles marins (mosasauroïdes, polycotyliés, elasmosauridés, protostegidés) est connu dans les niveaux du Turonien inférieur. Les sélaciens seraient assez abondants (notamment *Onchopristis numidus*) mais ils n'ont jamais fait l'objet d'étude détaillée jusqu'à présent. Les poissons sarcoptérygiens, sont connus par des représentants de dipneustes (Dipnoi) et de coelacanthes (Actinistia). Les dipneustes appartiennent à deux taxons au moins alors que deux taxons distincts de coelacanthes mawsoniidés se rencontrent couramment [Wenz, 1981 ; Yabumoto et Uyeno, 2005]. Les tortues sont relativement abondantes. Elles sont représentées par des pleurodires (*Hamadachelys*) et des espèces appartenant à des familles éteintes : les euraxemidés, les bothremydidés et les araripemydidés [Gmira, 1995 ; Gaffney *et al.*, 2002 ; Tong et Buffetaut, 1996 ; Tong, 2008]. Les crocodiles sont également abondants et diversifiés. Un mésosuchien, deux notosuchiens, un stomatosuchidé et deux trématochampsidés et un eusuchien ont été répertoriés [Buffetaut, 1994 ; de Broin, 2002 ; Serenio et Larsson 2009 ; Holliday et Gardner, 2012]. Les actinoptérygiens sont diversifiés et comprennent plusieurs taxons de lignées éteintes tels les polyptères, les holostéens ou des groupes encore représentés dans la nature actuelle. Les squamates sont

connus dans le Turonien de Goulmima par un mosasaurioïde qui serait le groupe-frère des Mosasauridae. Il comble une lacune entre les aigialosauridés (essentiellement cénomaniens) et les mosasauridés (connus du Turonien moyen-supérieur à la fin du Maastrichtien) [Bardet *et al.*, 2003a]. Goulmima a livré aussi le premier plésiosaure polycotyliidé en Afrique [Bardet *et al.*, 2003b, 2008]. Une intéressante faune d'amphibiens et de squamates a été décrite en provenance des « Kem Kem beds » [Rage & Dutheil, 2008]. Elle comprend un urodèle qui appartient peut-être aux sirénidés et des anoures – notamment des pipidés – ainsi que des lézards, un genre de serpent primitif, *Simoliophis*, et des représentants des madtsoiidés et peut-être des nigerophiidés. Bien que la plupart des taxons soient représentés par des ossements isolés, la région des Kem Kem a fourni l'un des assemblages de dinosaures les plus diversifiés d'Afrique. Un des premiers dinosaures décrits aux Kem Kem est un sauropode en provenance de la localité de Gara Sbâa, *Rebbachisaurus garasbae* [Lavocat, 1951]. Le spécimen provient vraisemblablement du sommet de la Formation Ifezouane [Cavin *et al.*, ce volume]. Un second sauropode, encore mal connu a été signalé plus récemment. Néanmoins, il semble que les théropodes soient les plus abondamment représentés avec notamment plusieurs taxons géants : *Spinosaurus*, *Carcharodontosaurus* et *Deltadromeus* [Buffetaut, 1989 ; Sereno *et al.*, 1996 ; Russell, 1996], alors qu'aucun ornithischien n'a été décrit [Russell, 1996 ; Sereno *et al.*, 1996] à l'exception d'empreintes qui suggèrent la présence de ce groupe [Sereno *et al.*, 1996]. L'abondance des théropodes dans le registre fossile des Kem Kem par rapport à celui des dinosaures herbivores est largement débattue [Sereno *et al.*, 1996 ; Ibrahim, 2011 ; Lång *et al.*, 2013 contra McGowan et Dyke, 2009 ; Dyke, 2010 ; Cavin *et al.*, 2010]. Les ptérosaures sont représentés par cinq familles dans les Kem Kem (?ptéranodontidés, azhdarchidés, tapejaridés, ornithocheiridés et anhangueridés) et deux espèces ont été nommées essentiellement sur la base de fragments de becs et des dents isolées [Mader et Kellner, 1999 ; Wellnhofer et Buffetaut, 1999 ; Ibrahim *et al.*, 2010].

Vertébrés fossiles des phosphates

Les fossiles des phosphates marocains ont été révélés et popularisés par Arambourg [1934, 1935, 1936, 1937, 1950, 1952 ; Ambroggi et Arambourg, 1951]. Ils représentent l'une des plus riches faunes de vertébrés dans le monde et permettent de mieux appréhender la succession, *in situ*, des lignées et des associations fauniques du Maastrichtien à l'Yprésien. Ils documentent l'histoire évolutive des vertébrés sur environ 25 millions d'années et témoignent de deux crises biologiques majeures, celle de la limite Crétacé-Tertiaire (K/Pg) et celle du Paléocène-Eocène (P/E).

Les travaux d'Arambourg et en particulier sa vaste monographie [Arambourg, 1952], consistent principalement en de remarquables études de la systématique des sélaciens et

de leur signification biostratigraphique pour la datation de la série des phosphates ainsi que de l'étude de divers reptiles. Des recherches récentes ont également mis l'accent sur les sélaciens [Herman, 1973 ; Cappetta, 1981-1992 ; Noubhani, 1993 ; Noubhani et Cappetta, 1992-2002]. Elles ont permis de faire connaître de nombreuses espèces nouvelles et de revoir la position systématique de nombreux taxons décrits et figurés par Arambourg, particulièrement parmi des groupes à diversité relativement élevée (orectolobiformes, carcharhiniformes et myliobatiformes). Les poissons ostéichthyens des phosphates du Maroc sont d'un intérêt majeur du fait que l'on trouve représentés, dans une même zone, une succession de niveaux contenant des fossiles associés à une période continue allant de la fin du Crétacé au début du Tertiaire, ouvrant ainsi une rare fenêtre sur ces périodes-clés de l'évolution des téléostéens. Arambourg [1952], avait déjà identifié une douzaine de familles d'actinoptérygiens représentant les principaux clades de téléostéens ainsi que quelques pycnodontes. Le matériel fossile a depuis été considérablement enrichi. Il demeure largement inédit en dehors de quelques études ponctuelles [Cavin *et al.*, 2000 ; El Houssaini Darif *et al.*, 2009]. Les recherches en cours sur les téléostéens fossiles des phosphates tentent de comprendre les relations phylogénétiques et la dynamique évolutive de ces ichthyofaunes en parallèle avec les changements globaux qui ont marqué cette époque de l'histoire de la Terre. La paléoherpétofaune des phosphates du Maroc représente aujourd'hui une référence mondiale pour les faunes de reptiles marins du Crétacé supérieur – Paléogène inférieur de la marge sud-téthysienne [Bardet *et al.*, 2010]. Plusieurs clades majeurs sont représentés : squamates, crocodylifformes, chéloniens, plésiosaures, dinosaures et ptérosaures. Mosasauridés, crocodylifformes et chéloniens sont les groupes les plus diversifiés, tandis que les plésiosaures et les ptérosaures et, en particulier, les dinosaures sont moins abondants. Parmi ces « reptiles », seules les faunes de squamates (mosasauridés et varanoïdes *incertae sedis*, serpents palaeophidés) étaient bien connues d'Arambourg. Depuis, de nouveaux taxons ont été décrits et des modifications systématiques ont été proposées [Bardet *et al.*, 2008, 2010 ; Schulp *et al.*, 2010]. Les crocodylifformes sont les reptiles les plus abondants et diversifiés du Paléogène [Jouve, 2005 ; Jouve *et al.*, 2005a, b, 2006a, b, 2008a, b]. La plupart des crocodylifformes du Paléogène n'ont été décrit que récemment [voir Jouve *et al.*, 2008b]. Il en va de même pour les chéloniens ; bien que très abondants et diversifiés, leurs représentants des phosphates n'ont été décrits que récemment. Ils se retrouvent dans tous les niveaux stratigraphiques, du Maastrichtien à l'Yprésien. Aujourd'hui les chéloniens des phosphates sont connus par des pleurodires (représentées par des Bothremydidae) et des cryptodires (représentés par des Cheloniidae, un Dermochelyoidea et un Trionychoidea indet.) [Antunes et Broin, 1988 ; Gmira, 1995 ; Hirayama et Tong, 2003 ; Tong et Hirayama, 2004 ; Jalil *et al.*, 2009 ; Gaffney *et al.*, 2006 ; Gaffney et Tong, 2008 ; Bardet *et al.*, 2013].

D'autres groupes, tels que les ptérosaures [Pereda Suberbiola *et al.*, 2003], les dinosaures non aviens [Pereda Suberbiola *et al.*, 2004 ; Buffetaut *et al.*, 2005], les oiseaux [Gheerbrant *et al.*,

2003 ; Bourdon, 2005, 2006a, b, 2011 ; Bourdon *et al.*, 2005, 2008a, b et 2010] et les mammifères étaient totalement inconnus du temps des travaux d'Arambourg. Les dinosaures et les ptérosaures du Crétacé supérieur des phosphates sont les premiers de leurs genres décrits en Afrique [Pereda et Suberbiola *et al.*, 2003, 2004 ; Buffetaut *et al.*, 2005].

Les oiseaux fossiles des phosphates sont représentés par un matériel abondant découvert dans le Paléogène (Thanétien-Yprésien) du bassin des Oulad Abdoun. Cette avifaune représente les plus anciens oiseaux modernes (néornithes) connus de l'Afrique mais aussi les premiers représentants des oiseaux marins modernes [Gheerbrant *et al.*, 2003 ; Bourdon, 2006a, 2006b, 2011 ; Bourdon *et al.*, 2005, 2008a, b, 2010]. A ce titre, ils constituent des éléments clés dans la compréhension de la radiation des oiseaux modernes à l'aube du Cénozoïque. Cette avifaune comprend un minimum de dix espèces et se caractérise par la domination de deux groupes, les phaethontiformes et les oiseaux à pseudo-dents, les odontopterygiformes, les fossiles marocains appartenant à ces derniers comptent parmi les plus anciens représentants de ce groupe éteint [Bourdon, 2005, 2006, 2011 ; Bourdon *et al.*, 2010].

Les fossiles attribués à ces deux groupes constituent les cinq espèces décrites jusqu'à présent et représentées par un matériel abondant et/ou bien préservé dans les phosphates de l'Yprésien (quelques fossiles proviennent du Thanétien).

Les Mammifères continentaux sont le groupe le plus inattendu dans ces dépôts marins de mers épicontinentales. Ils sont parmi les plus anciens placentaires d'Afrique et les plus anciens fossiles connus d'ongulés modernes au monde. Ils sont représentés par des espèces appartenant aux proboscidiens, hyaenodontides (créodontes), hyracoïdes et condylarthres. Les phosphates du Maroc ont livré les premiers représentants des proboscidiens ; les genres *Phosphatherium*, *Daouitherium* et *Eritherium* sont les plus anciens proboscidiens décrits à ce jour [Gheerbrant *et al.*, 1996, 1998, 2002, 2005, 2009, 2012 ; Gheerbrant et Sudre, 2002]. Les restes d'hyracoïdes découverts dans le bassin des Oulad Abdoun appartiendraient à une nouvelle espèce du genre primitif *Seggeurius* auparavant décrit dans l'Eocène inférieur d'Algérie [Gheerbrant *et al.*, 2003]. Les phosphates ont livré également des restes de « condylarthres » ou paenungulés ancestraux témoignant de l'histoire ancienne des ongulés en Afrique. Dans les niveaux thanétiens de Sidi Chennane, au moins deux espèces de ces paenungulés primitifs, représentant probablement des familles entièrement nouvelles, ont été décrites [Gheerbrant *et al.*, 2001, 2010]. Une autre petite forme encore mal connue rappelle les paenungulés mais aussi les afrothères plus primitifs tels que les « condylarthres » louisinins [Gheerbrant *et al.*, 2003]. Dans les phosphates du Maroc ont été décrits aussi les premiers créodontes hyaenodontidés africains [Gheerbrant *et al.*, 2006 ; Solé *et al.*, 2009]. Ces découvertes soutiennent l'hypothèse d'une origine africaine ancienne des Hyaenodontida, longtemps très débattue [Solé *et al.*, 2009 ; Solé, 2013].

Vertébrés paléogènes du bassin d'Ouarzazate

Outre la série paléogène des phosphates, la partie orientale du bassin d'Ouarzazate a livré plusieurs localités avec de riches faunes marines et terrestres de microvertébrés du Paléocène supérieur à l'Éocène moyen [Cappetta *et al.*, 1978, 1987 ; Gheerbrant, 1992 ; Gheerbrant *et al.*, 1992, 1998 ; Tabuce *et al.*, 2005]. Les principales localités reconnues dans la région de Tinerhir et de Boulmane du Dadès sont : Adrar Mgorn 1 (Thanétien), N'Tagourt 2 (Yprésien inférieur) et Aznag (Lutétien). La faune récoltée comprend des sélaciens variés [Cappetta, 1993], des poissons osseux, des amphibiens, des tortues, des crocodyles, et parmi les plus anciens squamates et mammifères placentaires découverts en Afrique. Les mammifères représentent les plus anciens jalons de la radiation des euthériens en Afrique [Gheerbrant, 1988, 1989, 1991, 1992, 1993, 1994, 1995 ; Gheerbrant *et al.*, 1998 a,b ; Sigé *et al.*, 1990 ; Sudre *et al.* 1993]. Ils sont essentiellement illustrés par de petites espèces d'« insectivores » primitifs, dont des euthériens généralisés (Cimolesta, Pantolesta) et de possibles archontes (Adapisoriculidae). Ils comptent également les plus anciens représentants des « créodontes » hyaenodontidés (*Tinerhodon*) et des primates (*Altiatlasius*). Les squamates d'Adrar Mgorn 1 sont parmi les rares connus du Paléocène dans le monde. Cette faune montre dans son ensemble des affinités laurasiatiques [Gheerbrant et Rage, 2006].

Lissamphibiens et lépidosauriens cénozoïques

Les amphibiens et les lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc ont été enregistrés dans deux intervalles de temps bien distincts et séparés par une longue lacune de 35 millions d'années : Paléocène supérieur-Éocène inférieur et Miocène moyen-Holocène.

Les plus anciennes faunes d'amphibiens et de lépidosauriens cénozoïques proviennent du Thanétien (Paléocène supérieur) du bassin d'Ouarzazate et du bassin des phosphates des Oulad Abdoun [Gheerbrant *et al.*, 1993 ; Augé et Rage, 2006]. Les localités d'origine marine du Thanétien d'Oued Zem et Sidi Daoui ont livré quelques restes d'un serpent aquatique (*Palaeophis*). Les localités du Thanétien d'origine terrestre d'Adrar Mgorn 1 et d'Ilimzi ont livré des lézards, dont les amphisbaeniens les plus anciens d'Afrique et parmi les plus anciens au monde, et probablement aussi le plus ancien Boidae d'Afrique. Les localités de l'Éocène inférieur (Yprésien) ne sont pas aussi riches que celles du Thanétien. Elles n'ont fourni que peu d'informations.

La deuxième période (Néogène) montre un étagement de changements qui aboutissent à la faune actuelle. Les faunes du Miocène moyen sont très différentes des faunes antérieures et ne comprenaient que des familles qui vivent encore aujourd'hui. Un événement notable

dans le Miocène moyen a été l'apparition des premiers serpents venimeux d'Afrique du Nord. Cette faune du Miocène moyen montre des affinités eurasiatiques. Au Miocène supérieur, des échanges fauniques directs entre le Maroc et la péninsule ibérique sont attestés [Rage, 1976 ; Szyndlar et Rage, 1990]. L'assemblage de la transition Pliocène-Pléistocène représente une étape vers la faune moderne. La faune de cette période montre des affinités marquées avec celle de la péninsule ibérique [Bailon *et al.*, 2011]. Le début du Pléistocène a été marqué par l'apparition de certaines familles actuelles [Hossini, 2001]. Dès le milieu du Pléistocène, les faunes ont été de plus en plus semblables à celles connues aujourd'hui. Et enfin, au cours de l'Holocène, la composition de la faune et la répartition géographique des taxons sont similaires à celles d'aujourd'hui.

Mammifères du Néogène continental

Le registre fossile du Miocène inférieur et moyen basal est quasi-inexistant au Maroc. Les gisements du Miocène moyen supérieur appartiennent au Mellalien, ce qui correspond à la biozone MN6-MN7/8 en Europe : Beni Mellal [Lavocat, 1961 ; Brunet, 1961, 1971 ; Hoffstetter, 1961 ; Rage, 1976 ; Vergnaud-Grazzini, 1966 ; Heintz, 1973, 1976 ; Remy, 1976 ; Janvier et Muizon, 1976 ; Sigé, 1976 ; Jaeger, 1977a, b ; Ginsburg, 1977a, b, c ; Butler, 2010 ; Werdelin et Peigné, 2010 ; Sanders *et al.*, 2010], Azdal [Benammi et Jaeger, 2001 ; Benammi, 2006], Pataniak 6 [Jaeger, 1974, 1977b ; Jaeger *et al.*, 1973] et Jebel El Ghassoul [Benammi et Jaeger, 1996 ; Benammi, 1997]. Les localités du Miocène supérieur sont plus nombreuses et se répartissent essentiellement entre les biozones MN10 et MN13. Elles se concentrent principalement dans les bassins d'Ouarzazate et Aït Kandoula [Görler et Zucht, 1986 ; Benammi *et al.*, 1995 ; Teson *et al.*, 2010 ; Zouhri *et al.*, 2012], d'autres se trouvant dans le bassin de Taza-Guercif [Jaeger, 1977b] et la plaine du Tadla [Coppens *et al.*, 1978]. Les localités de la fin du Miocène et le début du Pliocène documentent les échanges de faune entre l'Europe du Sud-Ouest et l'Afrique du Nord : Ain Guettara [Brandy et Jaeger, 1980] ; Khendek el Ouaich [Jaeger, 1977b ; Brandy et Jaeger, 1980] et Lissasfa [Geraads, 1998 ; Raynal *et al.*, 1999]. Les localités du Pliocène sont peu nombreuses, particulièrement celles ayant fourni des macromammifères.

Conclusion

Le Maroc est désormais réputé pour son riche patrimoine paléontologique illustré notamment par une remarquable diversité des vertébrés fossiles. Les fossiles du Maroc documentent des étapes clés de l'histoire évolutive des vertébrés, du Dévonien jusqu'au Pléistocène. De grands progrès ont été réalisés ces dernières décennies et de nombreux chantiers (Phosphates, Argana, Anoual, Kem Kem, etc.) dont des nouveaux (Ouarzazate, Ad-Dakhla)

sont en pleine exploitation. Malheureusement, la recherche scientifique sur ces archives de la vie est souvent désorientée par l'exploitation commerciale abusive d'où le danger que des localités importantes soient totalement détruites et épurées des fossiles avant que des études systématiques soient entreprises.

Références

- ALLAIN R., AQUESBI N., DEJAX J., MEYER C., MONBARON M., MONTENAT C., RICHIR P., ROCHDY M., RUSSELL D. & TAQUET P. (2004) – A basal sauropod dinosaur from the Early Jurassic of Morocco – *Compte Rendus Palevol*, **3**, 199-208.
- ALLAIN R. & AQUESBI N. (2008) – Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco – *Geodiversitas*, **2**, 345-424.
- ALLAIN R., TYKOSKI R., AQUESBI N., JALIL N-E., MONBARON M., RUSSELL D. & TAQUET P. (2007) – A basal abelisauroid from the late Early Jurassic of the High Atlas Mountains, Morocco, and the radiation of ceratosaurs - *Journal of Vertebrate Paleontology*, **3**, 610-624.
- AMBROGGI R. & ARAMBOURG C. (1951) – Sur le Maestrichtien et l'Eocène inférieur de la vallée du Sous (Sud Marocain) – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **232**, 170-171.
- AMBROGGI R. & LAPPARENT A. F. de (1954) – Les empreintes de pas fossiles du Maestrichtien d'Agadir – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **10**, 43-57.
- AMIOT R., BUFFETAUT E., TONG H., BOUDAD L. & KABIRI L. (2004) – Isolated theropod teeth from the Cenomanian of Morocco and their paleobiogeographical significance – *Revue de Paléobiologie, vol. spécial* **9**, 143-149.
- AQUESBI N. (1988) – Etude d'un Onychodontiforme (Osteichthyes, Sarcopterygii) du Dévonien moyen (Eifelien) du Maroc – *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4^e Série, Section C*, **10**(2), 181-196.
- ARAMBOURG C. (1934) – Sur la présence d'un crocodilien du genre *Crocodylus* dans les gisements de phosphates du Maroc – *Comptes Rendus sommaires des Scéances de la Société Géologique de France*, **9**, 108-110.
- ARAMBOURG C. (1935) – Note préliminaire sur les vertébrés fossiles des phosphates du Maroc – *Bulletin de la Société géologique de France*, **5**, (5), 413-439.

- ARAMBOURG C. (1936) – Nouvelles observations sur les faunes et la stratigraphie des phosphates du Maroc – *Comptes Rendus sommaires des Séances de la Société Géologique de France*, **6**, 211-212.
- ARAMBOURG C. (1937) – Nouvelles observations sur la série phosphatée du Maroc – *Comptes Rendus sommaires des Séances de la Société Géologique de France*, **7**, 183-184.
- ARAMBOURG, C. (1943) – Notes préliminaire sur quelques Poissons fossiles nouveaux – *Bulletin de la Société Géologique de France* 5^e série, **13**, 281-288.
- ARAMBOURG C. (1950) – Résultats généraux de l'étude des Vertébrés fossiles des phosphates du Maroc – *Comptes Rendus des séances mensuelles de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*, **5**, 70-72.
- ARAMBOURG C. (1952) – Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie) – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **92**, 1-372.
- ARAMBOURG C. (1954) – Les poissons crétacés du Jebel Tselfat – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **118**, 1-188.
- ARAMBOURG C. (1968) – A propos du genre *Clupavus* Aramb. (Rectification de nomenclature) – *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 2^e série, **39**, 6, 1236.
- AUGÉ M. & RAGE J. C. (2006) – Herpetofaunas from the Upper Paleocene and Lower Eocene of Morocco – *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, **92**, 235-253
- BAILON S., RAGE J.C. & STOETZEL E. (2011) – First fossil representative of the salamander crown-group from a Gondwanan continent: *Pleurodeles* cf. *waltli* from the Quaternary of Morocco – *Amphibia-Reptilia* **32** (2), 245-252.).
- BARDET N., HOUSSAY A., RAGE J.-C. & PEREDA SUBERBIOLA X. (2008) – The Cenomanian-Turonian (late Cretaceous) radiation of marine squamates (Reptilia), the role of the Mediterranean Tethys – *Bulletin de la Société géologique de France.*, **179**, 605-622.
- BARDET N., JALIL N.E, LAPPARENT DE BROIN F. de, GERMAIN D., LAMBERT O. & AMAGHZAZ M. (2013) – A Giant Chelonoid Turtle from the Late Cretaceous of Morocco with a Suction Feeding Apparatus Unique among Tetrapods – *Plos One* **8** (7): E63586. doi: 10.1371/journal.pone.0063586
- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X. & JALIL N.-E. (2003b) – A new polycotyloid plesiosaur from the Late Cretaceous (Turonian) of Morocco – *Comptes Rendus Palevol*, **2**, 307-315.
- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X., JOUVE S., BOURDON E., VINCENT P., HOUSSAYE A., RAGE J.-C., JALIL N. E., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2010) – Reptilian assemblages from the latest Cretaceous Palaeogene phosphates of Morocco: from Arambourg to present time – *Historical Biology*, **22**, (1-3), 186-199.

- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X., SCHULP A. & BOUYA B. (2008) – New material of *Carinodens* (Squamata, Mosasauridae) from the Maastrichtian (Late Cretaceous) phosphates of Morocco – *Bulletin of the Fort Hays State University*, Spec. Iss. **3**, 29-36.
- BELTAN L. (1958) – Etude d'un neurocrâne de *Lepidotes* du Bathonien du Maroc – *Bulletin de la Société géologique de France* 7^e série, 8-9x, 1091-1106.
- BELVEDERE M., JALIL N.-E., BREDA A., GATTOLIN G., BOURGET H., KHALDOUNE F. & DYKE G.J. (2013) – Vertebrate footprints from the Kem Kem beds (Morocco): A novel ichnological approach to faunal reconstruction – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology* **383-384**, 52-58. doi: 10.1016/j.palaeo.2013.04.026
- BENAMMI M. (1997) – Nouveaux rongeurs du Miocène continental du Jebel Rhassoul (Moyenne Moulouya, Maroc) – *Geobios*, **30**, 5, 713-723.
- BENAMMI M. (2006) – Nouveaux gisements à rongeurs dans le Miocène moyen continental du Bassin d'Aït Kandoula (Maroc) – *Geobios*, **39**, 589-598.
- BENAMMI M., & JAEGER J.-J. (1996) – Datation par les micromammifères des formations continentales de Jebel Rhassoul (Moyenne Moulouya, Maroc) – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **387**, 57-70.
- BENAMMI M. & JAEGER J.-J. (2001) – Magnetostratigraphy and paleontology of the continental middle Miocene of the Aït Kandoula basin (Morocco) – *Journal of African Earth Sciences* **33**, 335-438.
- BENAMMI M., ORTH B., VIANEY-LIAUD M., CHAIMANEE Y., SUTEETHORN V., FERAUD G., HERNANDEZ J. & JAEGER J.-J. (1995) – Micromammifères et biochronologie des formations néogènes du flanc sud du Haut-Atlas marocain : implications biogéographiques, stratigraphiques et tectoniques – *African Geoscience. Revue*, **2** (2), 279-310.
- BOURCART J., LAPPARENT A.F. De & TERMIER H. (1942) – Un nouveau gisement de Dinosauriens jurassiques au Maroc – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **214**, p. 120.
- BOURDON E. (2005) – Osteological evidence for sister group relationship between pseudo-toothed birds (Aves: Odontopterygiformes) and waterfowls (Anseriformes) – *Naturwissenschaften*, **92**, 586-591.
- BOURDON E., BOUYA B. & IAROCHE M. (2005) – Earliest African Neornithine bird: a new species of Prophaethontidae (Aves) from the Paleocene of Morocco – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 157-170.
- BOURDON E. (2006a) – L'avifaune du Paléogène des phosphates du Maroc et du Togo : diversité, systématique et apports à la connaissance de la diversification des oiseaux modernes (Neornithes) – Unpublish. Ph.D. Thesis, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 330 pp.

- BOURDON E. (2006b) – A new avifauna from the Early Tertiary of the Ouled Abdoun Basin, Morocco: contribution to higher-level phylogenetics of modern birds (Neornithes) – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**, 44A.
- BOURDON E. (2011) – The pseudo-toothed birds (Aves, Odontopterygiformes) and their bearing on the early evolution of modern birds. *In*: The pseudo-toothed birds (Aves, Odontopterygiformes) and their bearing on the early evolution of modern birds (G. J. D. a. G. W. Kaiser). 209-234 – John Wiley & Sons, Ltd.
- BOURDON E., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2008a) – A new seabird (Aves, cf. Phaethontidae) from the Lower Eocene phosphates of Morocco – *Geobios*, **41**, 455-459.
- BOURDON E., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2010) – Pseudo-toothed birds (Aves, Odontopterygiformes) from the Early Tertiary of Morocco – *American Museum Novitates*, **3704**, 1-71.
- BOURDON E., MOURER-CHAUVIRE C., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2008b) – New specimens of *Lithoptila abdounensis* (Aves, Prophaethontidae) from the Lower Paleogene of Morocco – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, 751-761.
- BUFFETAUT E. (1989) – New remains of the enigmatic dinosaur *Spinosaurus* from the Cretaceous of Morocco and the affinities between *Spinosaurus* and *Baryonyx* – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **2**, 79-87.
- BRANDY L.D. & JAEGER J.-J. (1980) – Les échanges de faunes terrestres entre l'Europe et l'Afrique nord-occidentale au Messinien – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Paris, D*, **291** : 465-468.
- BROIN F. de L. (2002) – *Elosuchus*, a new genus of crocodile from the Lower Cretaceous of the North of Africa – *Comptes Rendus Palevol*, **1**, 275-285.
- BROSCHINSKI A. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1996) – Remarkable lizard remains from the Lower Cretaceous of Anoual (Morocco) – *Annales de Paléontologie*, **82**, 3, 147-175.
- BRUNET J. (1961) – Oiseaux : *in* Le gisement de vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc) – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **155**, 105-108.
- BRUNET J. (1971) – Oiseaux miocènes de Beni Mellal (Maroc) ; un complément à leur étude – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **31**, 109-111.
- BUFFETAUT E. (1994) – A new crocodylian from the Cretaceous of southern Morocco – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II*, **319**, 1563-1568.
- BUFFETAUT E., ESCUILLIE F. & POHL B. (2005) – First theropod dinosaur from the Maastrichtian phosphates of Morocco – *Kaupia*, **14**, 3-8.
- BUTLER P. (2010) – Neogene Insectivora, *In* Werdelin L. & Sanders W.J. (Eds.), *Cenozoic African Mammals* – University of California Press Berkeley, 573-580.

- CAMPBELL K. S. W., BARWICK R. E., CHATTERTON B. D. E. & SMITHSON T. R. (2002) – A new Middle Devonian dipnoan from Morocco: structure and histology of the dental plates – *Records of the Western Australian Museum*, **21**, 39-61.
- CAPPETTA H. (1981) – Additions à la faune de sélaciens fossiles du Maroc. 1: Sur la présence des genres *Heptranchias*, *Alopias* et *Odontorhynchus* dans l'Yprésien des Ouled Abdoun – *Geobios*, **14**, (5), 563-575.
- CAPPETTA H. (1983) – Additions à la faune de sélaciens fossiles du Maroc. 2: Révision de *Raja praealba* ARAMBOURG, 1952, espèce de l'Yprésien des Ouled Abdoun – *Tertiary Research*, **5**, (1), 1-8.
- CAPPETTA H. (1984) – Découverte du genre *Gymnura* (Batomorphii, Myliobatiformes) dans le Thanétien des Ouled Abdoun, Maroc. Observations sur la denture de quelques espèces actuelles – *Geobios*, **17**, (5), 631-635.
- CAPPETTA H. (1985) – Sur une nouvelle espèce de *Burnhamia* (Batomorphii, Mobulidae) dans l'Yprésien des Ouled Abdoun, Maroc – *Tertiary Research*, **7**, (1), 27-33.
- CAPPETTA H. (1986a) – Un nouveau genre de sélacien (Batomorphii, Myliobatiformes) de l'Yprésien des Ouled Abdoun, Maroc – *Geobios*, **19**, (5), 635-640.
- CAPPETTA H. (1986b) – Myliobatidae nouveaux (Neoselachii, Batomorphii) de l'Yprésien des Ouled Abdoun, Maroc – *Geologica & Palaeontologica*, **20**, 185-207.
- CAPPETTA H. (1988) – Les Torpéidiniformes (Neoselachii, Batomorphii) des phosphates du Maroc. Observations sur la denture des genres actuels – *Tertiary Research*, **10**, (1), 21-52.
- CAPPETTA H. (1989) – Sélaciens nouveaux ou peu connus du Crétacé supérieur du Maroc – *Mesozoic Research*, **2**, (1), 11-23.
- CAPPETTA H. (1992) – Nouveaux Rhinobatoidei (Neoselachii, Rajiformes) à denture spécialisée du Maastrichtien du Maroc. Remarques sur l'évolution dentaire des Rajiformes et des Myliobatiformes – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **187**, (1), 31-52.
- CAPPETTA H. (1993) – Sélaciens nouveaux (Chondrichthyes, Neoselachii) du Paléocène supérieur de la région d'Ouarzazate, Maroc – *Paläont. Z.*, **67**, 1/2, 109-122.
- CAPPETTA H., JAEGER J.-J., SABATIER M., SIGE B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1978) – Découverte dans le Paléocène du Maroc des plus anciens mammifères euthériens d'Afrique – *Geobios*, **11** (2), 257-263.
- CAPPETTA H., JAEGER J.-J., SIGE B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1987) – Compléments et précisions biostratigraphiques sur la faune paléocène à mammifères et sélaciens du bassin d'Ouarzazate (Maroc) – *Tertiary Research*, **8**, (4), 147-157.

- CARRANO M. T., SAMPSON S. D. & FRSTER C. A. (2002) – The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria, Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar – *Journal of Vertebrate Palontology* **20** (3, supplement)/66A.
- CAU A. MAGANUCO S. (2009) – A new theropod dinosaur, represented by a single unusual caudal vertebra, from the Kem Kem Beds (Cretaceous) of Morocco – *Atti. Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civ. Stor. Nat. Milano*, **150**, 239-257.
- CAVIN L. (1995) – *Goulmimichthys arambourgi* n. g., n. sp., un Pachyrhizodontidae (Actinopterygii, Teleostei) d'une nouvelle localité à nodules fossilifères du Turonien inférieur marocain – *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, série IIa, **321**, 1049-1054.
- CAVIN L. (2001) – Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulmimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco – *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **94**, 509-535.
- CAVIN L., BARDET N., CAPPETTA H., GHEERBRANT E., IAROCHE S.M. & SUDRE J. (2000) – A new Palaeocene albulid (Teleostei, Elopomorpha) from the Ouled Abdoun phosphatic Basin, Morocco – *Geological Magazine*, **137** (5): 583-591.
- CAVIN L., BOUDAD L., DUFFAUD S., KABIRI L., LE LOEUFF J., ROUGET I. & TONG H. (2001) – L'évolution paléoenvironnementale des faunes de poissons du Crétacé supérieur du bassin du Tafilalt et des régions avoisinantes (Sud-Est du Maroc) : implications paléobiogéographiques – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Series IIA Earth and Planetary Sciences*, **333**, 677-683,
- CAVIN, L., BOUDAD, L., TONG, H. & BUFFETAUT, E. (ce volume) – Vertébrés du Crétacé supérieur basal (Cénomaniens-Turonien) du Plateau des Hamadas, SE du Maroc. *In* Paléontologie des vertébrés du Maroc : aperçu historique et travaux récents, ZOUHRI S. (éd.) – *Mémoires de la Société géologique de France*.
- CAVIN L. & FOREY P. L. (2004) – New mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii: Actinistia) remains from the Cretaceous of the Kem Kem beds, Southern Morocco Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity, G. Arratia & A. Tintori (eds.): 493-506
- CAVIN L., TONG H., BOUDAD L., MEISTER C., PIUZ A., TABOUELLE J., AARAB M., AMIOT R., BUFFETAUT E., DYKE G., HUA S. & LE LOEUFF J. (2010) – Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco: an overview – *Journal of African Earth Sciences*, **57**, 5, 391-412.
- CHARROUD M. & FEDDAN B. (1992) – Données préliminaires sur la découverte du gisement de Boulahfa à dinosaures (SW de Boulmane, Moyen Atlas central). *In* : Livre à la mémoire de Georges Choubert. Le Maroc promontoire africain entre la méditerranée et l'Atlantique – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **366**, 448-449.

- CHOUBERT G., FAURE-MURET A. & LEVEQUE P. (1956) – Au sujet des grès de Guettioua et des empreintes de Dinosauriens de la région de l'Oued Rhzef (Atlas marocain) – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **243**, 1639-1642.
- COPPENS Y., MAGLIO V. J., MADDEN C. T. & BEDEN M. (1978) – Proboscidea; pp. 336-367. *In*: Maglio V. J. & Cooke H. B. S., Eds., *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, Cambridge.
- DAL SASSO C., MAGANUCO S., BUFFETAUT E. & MENDEZ M.A. (2005) – New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **4**, 888-896.
- DERYCKE C. (1992) – Microrestes de Sélaciens et autres Vertébrés du Dévonien supérieur du Maroc – *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris*, 4^e série, T. 14, Section C, **1**, 15-61.
- DERYCKE-KHATIR C. (2005) – Microrestes de Vertébrés du Paléozoïque supérieur de la Manche au Rhin – *Publication de la Société Géologique du Nord*, **33**, 1-363.
- DERYCKE C., SPALLETTA C., PERRI M.C. & CORRADINI C. (2008) – Famennian chondrichthyan microremains from Morocco and Sardinia – *Journal of Paleontology*, **82** (5), 984-995.
- DUFFIN C.J. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1993) – Fossil Shark Teeth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco – *Belgian Geological Survey. Professional Paper*, **264**: *Elasmobranches et Stratigraphie*, 175-190.
- DUTHEIL D. B. (1998) – First articulated fossil Cladistia – *Journal of Vertebrate Paleontology*, supplement, **18**, 3, 39A.
- DUTHEIL, D. B. (1999a) – An overview of the freshwater fish fauna from the Kem Kem beds (Late Cretaceous: Cenomanian) of southeastern Morocco – *In*: ARRATIA G. & SCHULTZE H.-P., Eds., *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 553-563
- DUTHEIL D. B. (1999b) – The first articulated fossil cladistian: *Serenoichthys kemkemensis*, gen. et sp. nov., from the Cretaceous of Morocco – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**, 2, 243-246.
- DUTHEIL, D. B. (2001) – New specimens of *Serenoichthys kemkemensis* (Cladistia: Polypteridae) from the Cenomanian of Morocco. P. 25. *In*: Tintori Andrea (eds). III International Meeting on Mesozoic Fishes Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity – Serpiano – Monte San Giorgio (TI-CH), 26-31 August 2001. UNIMI. 78 pp.
- DUTHEIL D. B. (2009) – Two new short-bodies Cladistia (Actinopterygii) from the Kem Kem Beds (Cenomanian of Morocco) – 1st International Congress on North African Vertebrate Palaeontology, Marrakech, Maroc, 23.

- DUTHEIL D. B. & ACKERMANN E. (2004) – Présence du genre *Ptychodus* (Elasmobranchii : Ptychodontidae) dans le Cénomaniens supérieur du Djebel Tselfat (Maroc) – *Colloque à la mémoire de feu Anne Faure-Muret : Evolution des connaissances de la Géologie du Maroc du temps des pionniers à nos jours*, Rabat, Maroc.
- DUTUIT J.-M. (1972a) – Un nouveau genre de stégocéphale du Trias supérieur marocain : *Almasaurus habbazi* – *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle*, (III), **72**, 73-81.
- DUTUIT J.-M. (1972b) – Découverte d'un dinosaure ornithischien dans le Trias supérieur de l'Atlas occidental marocain – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris **275**: 2841-2844.
- DUTUIT J.-M. (1976) – Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. Description des premiers Stégocéphales recueillis dans le Couloir d'Argana (Atlas occidental) – *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Série C, **36**, 1-253.
- DUTUIT J.-M. (1977a) – *Paleorhinus magnoculus*, Phytosaure du Trias supérieur de l'Atlas marocain – *Géologie Méditerranéenne*, **4**, 255-267.
- DUTUIT J.-M. (1977b) – Description du crâne de *Angistorhinus talaini*, n. sp., un nouveau phytosaure du Trias atlasique marocain – *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle*, III, **489**, 297-324.
- DUTUIT J.-M. (1979) – Un pseudosuchien du Trias continental marocain – *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* **65** (11), 55-68.
- DUTUIT J.-M. (1988) – Ostéologie crânienne et ses enseignements, apports géologiques et paléocologiques, de *Moghreberia nmachooensis*, Dicynodonte (Reptilia, Therapsida) du Trias supérieur marocain – *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle*, IV, C3: 227-285.
- DUTUIT J.-M. (1989) – *Azarifeneria barrati*, un deuxième genre de dicynodonte du Trias supérieur marocain – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, (2), **309**, 303-306.
- DUTUIT J.-M. & OUAZZOU A. (1980) – Découverte d'une piste de Dinosaur saurope sur le site d'empreintes de Demnat [Haut-Atlas marocain] – *Mémoire de la Société géologique de France*, numéro spécial, **139**, 95-102.
- DYKE G., (2010) – Palaeoecology: Different Dinosaur Ecologies in Deep Time? – *Current Biology*, **20**, 983-985.
- EL HOUSSAINI DARIF, K., JALIL N.-E., BOUYA, B. & AMAGHZAZ M. (2009) – Deux nouveaux téléostéens des gisements des Phosphates du Maroc (Bassin des Ouled Abdoun, Eocène) : anatomie et systématique – *1st International Congress on North African Vertebrate Palaeontology*, Marrakech, Maroc, 66.
- ETTACHFINI M. (2008) – La transgression au passage Cénomaniens-Turonien sur le domaine atlasique marocain – *Strata*, Série 2, 299 p., 94 fig., 36 pl.

- ETTACHFINI M. & ANDREU B. (2004) – Le Cénomaniens et le Turonien de la plate-forme Préafricaine du Maroc – *Cretaceous Research*, **25**, 277-302.
- EVANS S. E. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1997) – New Sphenodontians (Diapsida : Lepidosauria : Rhynchocephalia) from the Early Cretaceous of North Africa – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17** (1), 45-51.
- EVANS S. E. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (2001) – A stem-group caecilian (Lissamphibia : Gymnophiona) from the Lower Cretaceous of North Africa – *Palaeontology*, **44** (2), 259-273.
- FOREY P. L. (1998) – History of the coelacanth fishes – Chapman & Hall, 419 p.
- GAETANO L. C. & ROUGIER G. W. (2011) – New materials of *Argentoconodon fariatorum* (Mammaliaformes, Triconodontidae) from the Jurassic of Argentina and its bearing on triconodont phylogeny – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**, 4, 829-843
- GAFFNEY E. S. & TONG H. (2008) – Redescription of the skull of *Ummulisani rutgersensis* Gaffney, Tong and Meylan, 2006, a bothremydid side-necked turtle from the Eocene of Morocco – *American Museum Novitates*, **3615**, 1-20.
- GAFFNEY E. S., TONG H. & MEYLAN P. A. (2002) – *Galianemys*, a new side-necked turtle (Pelomelusoidea, Bothremyidae) from the Late Cretaceous of Morocco – *American Museum Novitates*, **3379**, 20 p.
- GAFFNEY E. S., TONG H. & MEYLAN P. S. (2006) – Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremyidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **300**, 1-700.
- GARDNER J. D., EVANS S. E. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (2003) – New albanerpetontid amphibians from the Early Cretaceous of Morocco and Middle Jurassic of England – *Acta Palaeontologica Polonica* **48** (2), 301-319.
- GERAADS D. (1998) – Rongeurs du Mio-Pliocène de Lissasfa (Casablanca, Maroc) – *Geobios*, **31** (2), 229-245.
- GHEERBRANT E. (1988) – *Afrodon chleuhi* nov. gen., nov. sp., 'insectivore' (Mammalia, Eutheria) lipotyphlé (?) du Paléocène marocain : données préliminaires – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, II*, **307** 1303-1309.
- GHEERBRANT E. (1989) – Les mammifères paléocènes du bassin d'Ouarzazate (Maroc) : étude systématique, phylogénique, paléocéologique et paléobiogéographique des plus anciens placentaires d'Afrique – *Mém. Sci. Terre, Thèse de l'Université P. & M. Curie*, **8911**, 1-473
- GHEERBRANT E. (1991) – *Todralestes variabilis* n.g., n. sp., nouveau proteuthérien (Eutheria, Todralestidae fam. nov.) du Paléocène du Maroc – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, II*, **312**, (5), 1249-1255.

- GHEERBRANT E. (1992) – Les mammifères paléocènes du bassin d'Ouarzazate (Maroc). I. Introduction générale et Palaeoryctidae – *Palaeontographica, Abt A*, **224**, 3-6, 67-132.
- GHEERBRANT E. (1993) – Premières données sur les mammifères « Insectivores » de l'Yprésien du Bassin d'Ouarzazate (Maroc : site de N'Tagourt 2) – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 187, 2, 225-242.
- GHEERBRANT E. (1994) – Les mammifères paléocènes du Bassin d'Ouarzazate (Maroc). II. Todralestidae (Eutheria, Proteutheria) – *Palaeontographica, Abt A*, **231**, 4-6, 133-188.
- GHEERBRANT E. (1995) – Les mammifères paléocènes du Bassin d'Ouarzazate (Maroc). III. Adapisoriculidae et autres mammifères (Carnivora, ?Creodonta, Condylarthra, ?Ungulata et *incertae sedis*) – *Palaeontographica, Abt A*, **237**, 1-4, 39-132.
- GHEERBRANT E. (2009) – Paleocene emergence of elephant relatives and the rapid radiation of African ungulates – *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 10717-10721.
- GHEERBRANT E. (2010) – Primitive African ungulates (“Condylarthra” and Paenungulata). In: Primitive African ungulates (“Condylarthra” and Paenungulata) (Werdelin L. and Sanders W.J. eds.) – The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 563-571.
- GHEERBRANT E. B., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2012) – Dental and cranial anatomy of *Eritherium azzouzorom* from the Paleocene of Morocco, earliest known proboscidean mammal – *Palaeontographica Abteilung A*, **297**, (5-6), 151-183.
- GHEERBRANT E., CAPPETTA H., FEIST M., JAEGER J.-J., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M. & SIGE B. (1992) – La succession des faunes de vertébrés d'âge paléocène supérieur et éocène inférieur dans le Bassin d'Ouarzazate. Portée biostratigraphique et paléogéographique – *Newsletter on Stratigraphy*, **28**, 1, 33-58.
- GHEERBRANT E., IAROCHE M., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2006) – Early African hyaenodontid mammals and their bearing on the origin of the Creodonta – *Geological Magazine*, **143**, 475-489.
- GHEERBRANT E. & RAGE J.-C. (2006) – Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **241**: 224-246.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H. (1996) – A Paleocene proboscidean from Morocco – *Nature*, **383**, 68-70.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H. & BIGNOT G. (1998) – *Phosphatherium escuilliei* (Maroc, Thanétien), le plus ancien proboscideen (Mammalia) d'Afrique – *Geobios*, **30**, (2), 247-269.

- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H., IAROCHE S. M., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2002) – A new large mammal from the Ypresian of Morocco: evidence of surprising diversity of early proboscideans – *Acta Geologica Polonica*, **47**, (3), 493-506.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H., IAROCHE S. M. & MOUMNIA. (2001) – First ascertained African “condylarth” mammals (primitive ungulates: cf. *Bulbulodontata* and cf. *Phenacodonta*) from the Earliest Ypresian of the Ouled Abdoun Basin, Morocco – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, (1), 107-117.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H., MOURER-CHAUVIRÉ C., BOURDON E., IAROCHE S. M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2003) – Les localités à mammifères (*Phosphatherium*) des carrières de Grand Daoui, bassin des Ouled Abdoun, Maroc, Yprésien : premier état des lieux – *Bulletin de la Société géologique de France*, **174**, (3), 279-293.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., SEN S., ABRIAL C., MARANDAT B., SIGE B. & VIANEY-LIAUD M. (1998b) – Nouvelles données sur les mammifères du Thanétien et de l’Yprésien du bassin d’Ouarzazate (Maroc) et leur contexte stratigraphique – *Palaeovertebrata* **27**, 155-202.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., TASSY P., AMAGHZAZ M., BOUYA B. & IAROCHE S. M. (2005) – Nouvelles données sur *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia, Proboscidea) de l’Eocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lophodontes – *Geodiversitas*, **27**, 239-333.
- GERMAIN D. (2010) – The Moroccan diplocaulid : the last lepospondyl, the single one on Gondwana – *Historical Biology* **22**, 1-3 : 4-34.
- GINSBURG L. (1977a) – Les carnivores du Miocène de Beni Mellal (Maroc) – *Géologie Méditerranéenne*, **IV** (3), 225-240.
- GINSBURG L. (1977b) – L’Hyracoïde (Mammifère subongulé) du Miocène de Beni Mellal (Maroc) – *Géologie Méditerranéenne*, **IV** (3), 221-254.
- GINSBURG L. (1977c) – *Listriodon juba*, suidé nouveau du Miocène de Beni Mellal (Maroc) – *Géologie Méditerranéenne*, **IV** (3), 241-224.
- GINTER M., HAIRAPETIAN V. & KLUG C. (2002) – Famennian chondrichthyans from the shelves of North Gondwana – *Acta Geologica Polonica* **52** (2), 169-215.
- GMIRA S. (1995) – Etude des Chéloniens fossiles du Maroc. Anatomie-Systématique-Phylogénie – *Cahiers de Paléontologie*. Paris, CNRS Editions. 140 pp.
- GÖRLER J. & ZUCHT M. (1986) – Stratigraphie und Tektonik des Kontinentalen Neogens im süden des Zentralen Hohen Atlas, provinz Ouarzazatz (Morocco) – *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe E (Paläobiologie)*, (A) **66**, 471-494.

- HAHN G. & HAHN R. (2003) – New multituberculate teeth from the Early Cretaceous of Morocco – *Acta Palaeontologica Polonica* **48** (3): 349-356.
- HAMPE O., ABOUSSALAM Z.S. & BECKER R.T. (2004) – *Omalodus* teeth (Elasmobranchii: Omalodontida) from the northern Gondwana margin (middle Givetian: *ansatus* conodont Zone, Morocco). In: G. Arratia, M.V.H. Wilson and R. Cloutier (eds.): *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, 487-504.
- HEINTZ E. (1973) – Un nouveau bovidé du Miocène de Beni Mellal, Maroc : *Benicerus theobaldi* n. g. n. sp. (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) – *Annales des Sciences de l'Université de Besançon, Géologie*, **3**, **18**, 245-248.
- HEINTZ E. (1976) – Les Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène de Beni Mellal, Maroc – *Géologie Méditerranéenne*, **III**, **2**, 91-104.
- HENDRIK K., VOIGT S., HMINNA A., SABER H., SCHNEIDER J. & HMICH D. (2010) – Early Triassic Archosaur-Dominated Footprint Assemblage from the Argana Basin (Western High Atlas, Morocco) – *Ichnos*, **17**, **3** :215-223.
- HERMAN J. (1972) – Contribution à la connaissance de la faune ichthyologique des phosphates du Maroc – *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **95**, **2**, 271-284.
- HMINNA A., VOIGT S., SABER H., SCHNEIDER J.W. & HMICH D. (2012) – On a moderately diverse continental ichnofauna from the Permian Ikakern Formation (Argana Basin, Western High Atlas, Morocco) – *Journal of African Earth Sciences*, **68**: 15-32.
- HIRAYAMA R. & TONG H. (2003) – Osteopygis (Testudines: Cheloniidae) from the Lower Tertiary of the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco – *Palaeontology* **46** (5): 845-856.
- HOFFESTETTER R. (1961) – Les Squamates. In : Le gisement de Vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc) – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **155**, 95-101.
- HOLLIDAY C.M. & GARDNER N.M. (2012) – A New Eusuchian Crocodyliform with Novel Cranial Integument and Its Significance for the Origin and Evolution of Crocodylia – *PLoS ONE* **7** (1): e30471. doi: 10.1371/journal.pone.0030471
- HOSSINI S. (2001) – Les anoures (Amphibiens) du Pléistocène (« Villafranchien ») de Jebel Irhoud (Carrière « Ocre ») – *Annales de Paléontologie* **87** (2) :79-97.
- ELHOUSAINI DARIF K., JALIL N.-E., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2009) – Deux nouveaux Téléostéens des Gisements des Phosphates du Maroc (bassin des Ouled Abdoun, Paléocène) : anatomie et systématique, NAVEP1, Marrakech, p. 74.
- IBRAHIM N. (2011) – Dinosaurs and Other Fossil Vertebrates from the Cretaceous of South Eastern Morocco. Thèse de Doctorat, Univ. College Dublin, 836 p.

- IBRAHIM N., UNWIN D.M., MARTILL D.M., BAIDDER L. & ZOUHRI S. (2010) – A new pterosaur (Pterodactyloidea, Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Morocco – *PLoS ONE*, 2010 ; 5 (5), e10875.
- IBRAHIM N., VARRICCHIO D., SERENO P., WILSON J., DUTHEIL D., MARTILL D., BAIDDER L. & ZOUHRI S. (In press) – Dinosaur Footprints and Other Ichnofauna from the Upper Cretaceous Kem Kem Beds of Morocco – *PLoS ONE*.
- ISHIGAKI S. (1988) – Ishigaki S (1988) – Les empreintes de dinosaures du Jurassique inférieur du Haut Atlas central marroccain – *Notes du Service géologique du Maroc* 44: 79–86.
- JAEGER J.-J. (1974) – Nouvelles faunes de rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène d’Afrique Nord-occidentale – *Annals of the Geological Survey of Egypt*, 4, 263-268.
- JAEGER J.-J. (1977a) – Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni Mellal – *Palaeovertebrata*, 7, 91-125.
- JAEGER J.-J. (1977b) – Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène moyen et supérieur du Maghreb – *Palaeovertebrata*, 8, 1-166.
- JAEGER J.-J., LOPEZ MARTINEZ N., MICHAUX J. & THALER L. (1977c) – Les faunes de micromammifères du Néogène supérieur de la Méditerranée occidentale. Biochronologie, correlations avec les formations marines et échanges intercontinentaux – *Bull. Soc. Géol. France*, XIX (3), 501-506.
- JAEGER J.J., MICHAUX J. & BENJAMIN D. (1973) – Biochronologie du Miocène Moyen et supérieur continental du Maghreb – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris, D*, 277, 2477-2481.
- JAEGER J.J., MICHAUX J. & DAVID B. (1973) – Biochronologie du Miocène moyen et supérieur continental du Maghreb – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris, série D*, 277, 2477-2481.
- JALIL N.-E., DE LAPPARENT DE BROIN F., BARDET N., VACANT R., BOUYA B., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (2009) – *Euclastes acutirostris*, a new species of marine turtle (Cryptodira, Cheloniidae) from the Palaeocene phosphates of Morocco (Oulad Abdoun Basin, Danian-Thanelian) – *Comptes Rendus Palevol*, 8, (5), 447-459.
- JALIL N.E. & DUTUIT J. M. (1996) – Permian captorhinid reptiles from the Argana Formation, Morocco – *Palaeontology*, 39, 907-918.
- JALIL N.-E. & JANVIER P. (2005) – Les pareiasaures (Amniota, Parareptilia) du Permien supérieur du Bassin d’Argana, Maroc – *Geodiversitas* 27 (1): 35-132.
- JALIL N.-E. & PEYER K. (2007) – A new rauisuchian (Archosauria, Suchia) from the Upper Triassic of the Argana Basin, Morocco – *Palaeontology*., 50, 417-430.

- JANVIER P. & DE MUIZON C. (1976) – Lagomorphes du Miocène de Beni Mellal, Maroc – *Géologie Méditerranéenne* **III** (2), 87-90.
- JONES M., EVANS S. & SIGOGNEAU–RUSSELL D. (2003) – Early Cretaceous frogs from Morocco – *Annals of Carnegie Museum*, **72** (2), 65-97.
- JENNY J., JENNY-DESHUSSES C., LE MARREC A. & TAQUET P. (1980) – Découverte d'ossements de Dinosauriens dans le Jurassique inférieur (Toarcien) du Haut Atlas central (Maroc) – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, Série D, **290** : 839-842.
- JENNY Y. ET JOSSEN J. A. (1982) – Découverte d'empreintes de dinosauriens dans le Jurassique inférieur (Pliensbachien) du Haut-Atlas Central (Maroc) – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série II, **294** : 223-226.
- JOUVE S. (2005) – A new description of the skull of *Dyrosaurus phosphaticus* (Thomas, 1893) (Mesoeucrocodylia : Dyrosauridae) from the Lower Eocene of North Africa – *Canadian Journal of Earth Sciences*, **42**, (3), 323-337.
- JOUVE S. BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2005a) – A short-snouted dyrosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia), from the Palaeocene of Morocco – *Palaeontology*, **48**, (2), 359-369.
- JOUVE S., IAROCHE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2005b) – A new crocodyliform dyrosaurid from the Palaeocene of Morocco and a phylogenetic analysis of Dyrosauridae – *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**, (3), 581-594.
- JOUVE S., IAROCHE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2006a) – New material of *Argochampsia krebsi* (Eusuchia: Gavialoidea) and phylogenetic implications – *Geobios*, **39**, (6), 817-832.
- JOUVE S., IAROCHE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2006b) – A new species of *Dyrosaurus* (Crocodylomorpha, Dyrosauridae) from the Early Eocene of Morocco: phylogenetic implications – *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, **148**, (4), 603-656.
- JOUVE S., BARDET N., JALIL N.-E., PEREDA SUBERBIOLA X., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2008a) – The oldest African crocodylian: phylogeny, paleobiogeography, and differential survivorship of marine reptiles through the Cretaceous-Tertiary boundary – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, (2), 409-421.
- JOUVE S., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2008b) – A long-snouted dyrosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Palaeocene of Morocco : Phylogenetic and Palaeobiogeographic implications – *Palaeontology*, **51**, (2), 281-294.
- KAMMERER C., NESBITT S. & SHUBIN N. (2012) – The first silesaurid dinosauriform from the Late Triassic of Morocco – *Acta Palaeontologica Polonica*, **57** (2): 277-284.

- KAUFMAN B. (1998) – Facies, stratigraphy and diagenesis of Middle Devonian reef and mud-mounds in the Mader (eastern Anti-Atlas, Morocco) – *Acta Geologica Polonica*, **48**, 43-106.
- KELLNER A.W.A. & MADER B.J. (1997) – Archosaur teeth from the Cretaceous of Morocco – *Journal of Paleontology*, **7**, 525-527.
- KHALLOUFI B., OUARHACHE D. & LELIÈVRE H. (2010) – New paleontological and geological data about Jbel Tselfat (Upper Cretaceous of Morocco) – *Historical Biology*, **22**, 1-3, 57-70.
- KNOLL F. (2000) – Pterosaurs from the Lower Cretaceous (? Berriasian) of Anoual, Morocco – *Annales de Paléontologie*, **86** (3), 157-164.
- KNOLL F. & RUIZ-OMENÁCA J. I. (2009) – Theropod teeth from the basalmost Cretaceous of Anoual (Morocco) and their palaeobiogeographical significance – *Geology Magazine*, **146** (4), 602-616.
- LAGNAOUI A., KLEIN H., VOIGT S., HMINNA A., SABER H., SCHNEIDER J. W. & WERNEBURG R. (2012) – Late Triassic Tetrapod-Dominated Ichnoassemblages from the Argana Basin (Western High Atlas, Morocco) – *Ichnos*, **19**, 4: 238-253.
- LANG E., BOUDAD L., MAIO L., SAMANKASSOU E., TABOUELLE J., TONG H. & CAVIN L. (2013) – Unbalanced food web in a Late Cretaceous dinosaur assemblage – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **381–382** : 26-32.
- LAPPARENT A. F. de (1942) – Sur les Dinosauriens du Maroc – *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*, **5**, 38.
- LAPPARENT A.F. de (1955) – Etude paléontologique des vertébrés du Jurassique d'El Mers (Moyen Atlas) – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **124**, 7-36.
- LAVOCAT R. (1948) – Découverte de Crétacé à vertébrés dans le soubassement de l'Hammada du Guir (Sud marocain) – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **226**, 1291-1292.
- LAVOCAT R. (1949) – Les gisements de vertébrés crétacés du Sud marocain – *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*, **19**, 125-126.
- LAVOCAT R. (1951) – Découverte de restes d'un grand Dinosaurien sauropode dans le Crétacé du Sud marocain – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **232**, 169-170.
- LAVOCAT R. (1954) – Sur les dinosaures du Continental intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. In: 19^e Congrès géologique International, Alger, 1952, *Comptes Rendus session XII-3*, **15**, 65-68.
- LAVOCAT R. (1961) – Le gisement de Vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc) – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **155**, 1-144.

- LEHMAN J.-P. (1956) – Les Arthrodires du Dévonien supérieur du Tafilalt (Sud Marocain) – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **129**, 1-70.
- LEHMAN J.-P. (1976a) – Nouveaux poissons fossiles du Dévonien du Maroc – *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **62**, 1-34 (ou 23).
- LEHMAN J.-P. (1976b) – Nouveaux poissons dévoniens du Tafilalet (Sud marocain) et de ses environs – *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 283, série D.
- LEHMAN J.-P. (1977) – Sur la présence d'un Ostéolépiforme dans le Dévonien supérieur du Tafilalt – *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **285D**, 151-153.
- LEHMAN J.-P. (1978) – A propos de deux poissons du Famennien du Tafilalt – *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **64**, 143-152.
- LELIÈVRE H. (1984a) – *Atlantidosteus hollardi* n.g., n.sp., nouveau Brachythoraci (Vertébrés, Placodermes) du Dévonien inférieur du Maroc présaharien – *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris*, 4^e série, 6, section C, n° 2, 197-208.
- LELIÈVRE H. (1984b) – *Antinosteus cf. lehmani* LELIEVRE 1984 n.g., n.sp., nouveau brachythoraci du Dévonien Inférieur du Maroc présaharien. Remarques sur la paléobiogéographie des homostéidés de l'Emsien – *Annales de Paléontologie* (extrait), **70**(2), 116-158.
- LELIÈVRE H. (1995) – Description of *Maideria falipoui* n.g., n.sp., a long snouted brachythoracid (Vertebrata, Placodermi, Arthrodira) from the Givetian of Maider (South Morocco), with a phylogenetic analysis of primitive brachythoracids – *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris*, 4^e série, **17**(C) 1-4, 163-207.
- LELIÈVRE H. (2002) – *Phylogénie des Brachythoraci (Vertebrata, Placodermi) et ajustement de la phylogénie à la stratigraphie* – Les sites du Dévonien terminal, la caractérisation de leur milieu de dépôt par analyse de similitude de leur ichthyofaune – Habilitation à Diriger des Recherches, Sciences Naturelles, Université des Sciences et Technologies de Lille, Villeneuve d'Ascq (12 décembre 2002): 191 + xxvii p. [In French]
- LELIÈVRE H. & JANVIER P. (1988) – Un Actinistien (Sarcopterygii, Vertebrata) dans le Dévonien supérieur du Maroc – *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **307**, 1425-1430.
- LELIÈVRE H., JANVIER P. & BLIECK A. (1993) – Silurian-Devonian vertebrate biostratigraphy of Western Gondwana and related terranes (South America, Africa, Armorica-Bohemia, Middle East). In: J. A. Long (Ed.) – *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*, **7**, 139-173.
- LUCAS S. (1998) – The aetosaur *Longosuchus* from the Triassic of Morocco and its biochronological significance – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences – Series IIA – Earth and Planetary Science* **326**, 8, 589–594.

- MAHLER L. (2005) – Record of Abelisauridae [Dinosauria: Theropoda] from the Cenomanian of Morocco – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 236-239.
- MARTILL D. M., IBRAHIM N., BRITO P. M., BAIDER L., ZHOURI S., LOVERIDGE R., NAISH D. & HING R. (2011) – A new Plattenkalk Konservat Lagerstätte in the Upper Cretaceous of Gara Sbaa, south-eastern Morocco – *Cretaceous Research*, **32**, 433-446.
- MARTIN M. (1979a) – Actinoptérygiens, Dipneustes et Crossoptérygiens du Trias Continental supérieur marocain – Thèse de 3^e cycle, Université Paris VII, Paris, 121p
- MARTIN M. (1979b) – Arganodus atlantis et Ceratodus arganensis, deux nouveaux Dipneustes du Trias supérieur continental marocain – *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. Série D, Sciences Naturelles*, **289**, 89-92.
- MARTIN M. (1980a) – *Mauritanichthys rugosus* n. gen et n. sp., Redfieldiidae (Actinopterygi, Chondrostei) du Trias supérieur continental marocain – *Geobios*, **13**, 3, 437-440.
- MARTIN M. (1980b) – *Dipteronotus gibbosus* (Actinopterygii, Chondrostei), nouveau colobodontidé du Trias supérieur continental marocain – *Geobios*, **13**, 3, 445-449.
- MARTIN M. (1981) – Les Dipneustes et les Actinistiens du Trias supérieur continental marocain – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)*, **69**, 1-30.
- MARTIN M. (1982) – Les actinoptérygiens (Perleidiformes et Redfieldiiformes) du Trias supérieur continental du couloir d'Argana (Atlas occidental, Maroc) – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **162**, 2, 352-372.
- MARTIN M. (1984) – Deux Lepidosirenidae (Dipnoi) crétacés du Sahara, *Protopterus humei* (Priem) et *Protopterus protopteroïdes* (Tabaste) – *Paläontologische Zeitschrift*, **58**, 3-4, 265-277.
- MASROUR M., PEREZ-LORENTE F., FERRY S., IÇAME N. & GROSHNEY D. (2013) – First dinosaur tracks from Lower Cretaceous of Western High Atlas (Morocco) – *Geogaceta* **53**, 33-36.
- MONBARON M. (1983) – Dinosauriens du Haut-Atlas central (Maroc) : Etat des recherches et précisions sur la découverte d'un squelette complet de grand Cétiosaure – *Actes de la Société jurassienne d'Emulation* (Porrentruy) : 203-234.
- MONBARON M. & TAQUET P. (1981) – Découverte du squelette complet d'un grand Cétiosaure (Dinosaure, Sauropode) dans le Bassin jurassique de Tilougguit (Haut-Atlas central, Maroc) – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II*, **292**, 243-246.
- MONBARON M, RUSSELL, D. A. & TAQUET P. (1999) – *Atlasaurus imelakei* n.g., n.sp., a brachiosaurid-like sauropod from the Middle Jurassic of Morocco – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, **329**, 519-526.

- MADER B.J. & KELLNER A.W.A. (1999) – A new Anhanguerid pterosaur from the Cretaceous of Morocco – *Boletim do museu Nacional (Nova Serie), Geologica* **45**, 1-11.
- MCGOWAN A.J. & DYKE G.J. (2009) – A surfeit of theropods in the Moroccan Late Cretaceous? Comparing diversity estimates from field data and fossil shops – *Geology*, **37**, 843-846.
- MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2009) – A new Late Cretaceous Macrosemiid fish (Neopterygii, Halecostomi) from Morocco, with temporal and geographical range extensions for the family – *Palaeontology*, **52**, 429-440.
- MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2010) – New paraclupeid fishes (Teleostei, Clupeomorpha, Ellimmichthyiformes) from the Upper Cretaceous of Morocco – *Fifth meeting on Mesozoic fishes*, Saltillo, Mexico, 1-7th August. Abstract published In: K. A. González-Rodríguez & G. Arratia, Eds, *Fifth meeting on Mesozoic fishes- Global Diversity and Evolution*, Abstract book and Field Guides, Universidad Autonoma del Estado de Hidalgo, 72.
- MURRAY A. M. & WILSON M. V. H. (2011) – A new species of *Sorbinichthys* (Teleostei, Clupeomorpha, Ellimmichthyiformes) from the Late Cretaceous of Morocco – *Canadian Journal of Earth Sciences* **48**, 1-9.
- MURRAY A, WILSON M. & CHATTERTON B. (2007) – A Late Cretaceous actinopterygian fauna from Morocco – *Journal Vertebrate Paleontology*, **27**, 122A.
- NOUBHANI A. (1993) – Les sélaciens des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien). Systématique, biostratigraphie, évolution et dynamique des faunes. – Dipl. Doct., Univ. Montpellier II, 1-293.
- NOUBHANI A. & CAPPETTA H. (1992) – Evolution de la taille et de la morphologie des dents dans deux lignées de sélaciens : application biostratigraphique – *Tertiary Research*, **14**, (1), 1-18.
- NOUBHANI A. & CAPPETTA H. (1994) – Révision des Rhombodontidae (Neoselachii, Batomorphii) des bassins à phosphate du Maroc – *Palaeovertebrata*, **23**, (1-4), 1-49.
- NOUBHANI A. & CAPPETTA H. (1995) – Batoïdes nouveaux ou peu connus (Neoselachii: Rajiformes, Myliobatiformes) des phosphates maastrichtiens et paléocènes du Maroc. In « Elasmobranches et Stratigraphie », J. Herman & H. Van Waes eds – *Belgian Geological Survey, Professional Papers*, **278**, 157-183.
- NOUBHANI A. & CAPPETTA H. (1997) – Les Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Myliobatiformes (Elasmobranchii, Neoselachii) des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien basal). Systématique, biostratigraphie, évolution et dynamique des faunes – *Palaeo Ichthyologica*, **8**, 1-327.

- NOUBHANI A. & CAPPETTA H. (2002) – *Metlaouia* Noubhani and Cappetta, 1997 (Chondrichthyes: Orectolobiformes) preoccupied by *Metlaouia* Dumont, 1928 (Insecta: Lepidoptera) – *Acta Palaeontologica Polonica*, **47**, (4), 684.
- NOURI J., DIAZ-MARTINEZ I. & PÉREZ-LORENTE F. (2011) – Tetradactyl Footprints of an Unknown Affinity Theropod Dinosaur from the Upper Jurassic of Morocco – *PloS ONE* **6** (12) :e26882. Doi :10. 1371/journal.pone.0026882
- NOVAS F.E., DALLA VECCHIA F. & PAIS D.F. (2005) – Theropod pedal unguals from the Late Cretaceous (Cenomanian) of Morocco, Africa – *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.*, **7**, 167-175.
- PEREDA SUBERBIOLA X., BARDET N., JOUVE S., IAROCHE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2003) – A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco – *Geological Society of London, Special Publication*, **217**, 79-90.
- PEREDA SUBERBIOLA X., BARDET N., IAROCHE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2004) – The first record of a sauropod dinosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco – *African Journal of Earth Sciences*, **40**, 81-88.
- PITTET F., CAVIN L. & POYATO-ARIZA F. J. (2010) – A New Ostariophysan Fish from the early Late Cretaceous (Cenomanian) of SE Morocco, with a Discussion of its Phylogenetic Relationships. In: T. Grande, Ed., *A comprehensive review of Gonorynchiformes and of Ostariophysan relationships*. Science Publishers, Inc., pp. 332-355.
- PLATEAU H., GIBOULET G. & ROCH E. (1937) – Sur la présence d’empreintes de Dinosauriens dans la région de Demnat (Maroc) – *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*, **7**, 241-242.
- PEYER K. & ALLAIN R. (2010) – A reconstruction of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco – *Historical Biology*, **22**, 134-141.
- RAGE J.-C. (1976) – Les Squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc – *Géologie Méditerranéenne*, **III** (2), 57-70.
- RAGE J.C. & DUTHEIL D. B. (2008) – Amphibians and squamates from the Cretaceous (Cenomanian) of Morocco. A preliminary study, with description of a new genus of pipid frog – *Palaeontographica, Abteilung A*, **285**, 1-22.
- RAYNAL J.P., LEFÈVRE D., GERAADS D. & EL GRAOUI M. (1999) – Contribution du site de Lissasfa (Casablanca, Maroc) à une nouvelle interprétation du Mio-Pliocène de la Méseta – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences. Série 2, Sciences de la Terre et des Planètes*, **329** (8), 617-622.
- REMY J.A. (1976) – Présence de *Deinotherium* sp. Kaup (Proboscidea, Mammalia) dans la faune miocène de Beni Mellal (Maroc) – *Géologie Méditerranéenne*, **3**, 109-114.

- REMY J.-A. & BENAMMIM. (2006) – Présence d'un Gomphotheriidae indet. (Proboscidea, Mammalia) dans la faune vallésienne d'Afoud AF6 (Bassin d'Aït Kandoula, Maroc), établie d'après la microstructure de l'émail d'un fragment de molaire – *Geobios*, **39**, 555-562.
- ROCH E. (1950) – Histoire stratigraphique du Maroc – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **80**, 1-435.
- RICHTER A. (1994) – Lacertilia aus der Unteren Kreide von Uña und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko) – *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe E (Paläobiologie)*, **14**, 1-147.
- RÜCKLIN M. (2010) – A new Frasnian placoderm assemblage from the eastern Anti-Atlas, Morocco, and its palaeobiogeographical implications – *Palaeoworld*, **19**, 87–93.
- RÜCKLIN M. (2011) – First Selenosteid Placoderms from the eastern Anti-Atlas of Morocco ; osteology, phylogeny and palaeogeographical implications – *Palaeontology*, Vol. 54, Part 1, 25–62.
- RUSSELL D.A. (1996) – Isolated dinosaur bones from the Tafilalt, Morocco – *Bulletin du Muséum National Histoire Naturelle*, **18**, 349-402.
- SAMPSON S.D., WITMER L.M., FORSTER C.A., KRAUSE D.W., O'CONNOR P.M., DODSON P. & RAVOAVY F. (1998) – Predatory dinosaur remains from Madagascar: implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana – *Science*, **280**, 1048-1051.
- SANDERS W. J., GHEERBRANT E., HARRIS J. M., SAEGUSA H. & DELMER C. (2010) – « Proboscidea », pp. 161-251, In : Werdelin L. & Sanders W. J., Eds., *Cenozoic Mammals of Africa*, *The University of California Press*, Berkeley, Los Angeles, London.
- SCHULP A. S., BARDET N. & BOUYA B. (2010) – A new species of the durophagous mosasaur *Carinodens* (Squamata, Mosasauridae) and additional material of *Carinodens belgicus* from the Maastrichtian phosphates of Morocco – *The Netherlands Journal of Geosciences*, **88** (3), 161-167.
- SERENO P. C., DUTHEIL D. B., IAROCHE M., LARSSON H.C.E., LYON G.H., MAGWENE P.M., SIDOR C.A., VARRICCHIO D.J. & WILSON J. A. (1996) – Predatory Dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous Faunal Differentiation – *Science*, **272**, 986-991.
- SERENO P.C. & LARSSON H.C. E. (2009) – Cretaceous crocodyliforms from the Sahara – *ZooKeys* **28**, 1-143. doi: 10.3897/zookeys.28.325.
- SERENO P.C., WILSON J.A. & CONRAD J.L. (2004) – New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous – *Proceedings of the Royal Society. Series B*, **271**, 1325-1330.
- SERENO P.C., WILSON J.A., LARSSON H.C.E., DUTHEIL D.B. & SUES H.-D. (1994) – Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara – *Science*, **266**, 267-271.

- SIGÉ B. (1976) – Les Megadermatidae (Chiroptera, Mammalia) miocènes Beni Mellal, Maroc – *Géologie Méditerranéenne*, **3**, 71-86.
- SIGÉ B., JAEGER J.-J., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1990) – *Altiatlasius koulchii* n.gen., n.sp. primate omomyidé du Paléocène supérieur du Maroc, et les origines des euprimates – *Palaeontographica*, Abt A, 214, 31-56.
- SIGOGNEAU–RUSSELL D. (1989) – Découverte du premier Symmétrodonte (Mammalia) du continent africain – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris Série II **309**: 921-926.
- SIGOGNEAU–RUSSELL D. (1991a) – First evidence of Multituberculata (Mammalia) in the Mesozoic of Africa – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **1991** (2): 119-125.
- SIGOGNEAU–RUSSELL, D. (1991b) – Nouveaux Mammifères theriens du Crétacé inférieur du Maroc – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*. Série II 313: 279-285.
- SIGOGNEAU–RUSSELL D. (1991c) – Découverte du premier mammifère tribosphénique du Mésozoïque africain – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris. Série II **313**: 1635-1640.
- SIGOGNEAU–RUSSELL D. (1992) – *Hypomylos phelizoni* nov. gen. nov. sp., une étape précoce de l'évolution de la molaire tribosphénique (Crétacé basal du Maroc) – *Geobios* **25** (2), 389-393.
- SIGOGNEAU–RUSSELL D. (1995) – Further data and reflexions on the tribosphenid mammals (Tribotheria) from the Early of Cretaceous of Morocco – *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4. Série 16, section C No 2/4, 291-312.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1999) – Réévaluation des Peramura (Mammalia, Cladotheria) sur la base de nouveaux spécimens du Crétacé inférieur d'Angleterre et du Maroc. *Geodiversitas* **21**,1, 93-127.
- SIGOGNEAU–RUSSELL D. (2003) – Diversity of triconodont mammals from the early Cretaceous of North Africa: Affinities of the amphilestids – *Palaeovertebrata* **32** (1), 27-55
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. & ENSOM P. (1998) – *Thereuodon* (Theria, Symmetrodonta) from the Lower Cretaceous of North Africa and Europe, and a brief review of symmetrodonts – *Cretaceous Research* **19**, 3-4, 445-470.
- SIGOGNEAU–RUSSELL D., EVANS S.E., LEVINE J.F., & RUSSELL D.A. (1998) – The Early cretaceous microvertebrate locality of Anoual, Morocco: A glimpse at the small vertebrate assemblages of Africa. In: S.G. Lucas, J. I. Kirkland, and J.W. Estep, (eds.), Lower and Middle Terrestrial Ecosystems – *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* **14**, 177-181.

- SIGOGNEAU-RUSSELL D., MONBARON M. & KAENEL E., DE (1990) – Nouvelles données sur le gisement à mammifères mésozoïques du Haut-Atlas Marocain – *Geobios*, **23**, 4, 461-483.
- SOLÉ F. (2013) – New proviverrine genus from the Early Eocene of Europe and the first phylogeny of Late Paleocene-Middle Eocene hyaenodontidans (Mammalia) – *Journal of Systematic Palaeontology* **11**, 4, 375-398. doi: 10.1080/14772019.2012.686927
- SOLÉ F., GHEERBRANT E. B., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2009) – Further evidence of the African Antiquity of hyaenodontid (“Creodonta” Mammalia) evolution – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **156**, 827-846.
- SUDRE J., JAEGER J.-J., SIGE B. & VIANEY-LIAUD M. (1993) – Nouvelles données sur les condylarthres du Thanétien et de l’Yprésien du Bassin d’Ouarzazate (Maroc) – *Geobios*, **26**, 5, 609-615.
- SZYNDLAR Z. & RAGE J.C. (1990) – West Palearctic cobras of the genus *Naja* (Serpentes : Elapidae) : interrelationships among extinct and extant species – *Amphibia-Reptilia*, **11**(4): 385-400.
- STEYER J. S. & JALIL N.E. (2009) – First evidence of a temnospondyl in the late Permian of the Argana Basin, Morocco – *Special Papers on Palaeontology*, **81**, 155-160.
- SCHULP A. S., BARDET N. & BOUYA B. (2010) – A new species of the durophagous mosasaur *Carinodens* (Squamata, Mosasauridae) and additional material of *Carinodens belgicus* from the Maastrichtian phosphates of Morocco – *The Netherlands Journal of Geosciences*, **88** (3), 161-167.
- TABUCE R., ADNET S., CAPPETTA H., NOUBHANI A. & QUILLÉVERE F. (2005) – Aznag (Bassin d’Ouarzazate, Maroc), nouvelle localité à sélaciens et mammifères de l’Eocène moyen d’Afrique (Lutétien) – *Bulletin de la Société Géologique de France* **176**, 381-400.
- TAQUET P. (2010) – The dinosaurs of Maghreb: the history of their discovery – *Historical Biology*, **22**, 88-99.
- TERMIER H. (1936) – *Études géologiques sur le Maroc central et le Moyen-Atlas septentrional* – *Notes et Mémoires du Service de Mines, Carte Géologique du Maroc* **33**, 1-156.
- TERMIER H., GUBLER J. & LAPPARENT A.F. de (1940) – Les reptiles et les poissons du Bathonien d’El Mers (Moyen Atlas marocain) – *Compte Rendus de l’Académie des Sciences, Paris*, **210**, 768.
- TERMIER H. (1942) – Données nouvelles sur le Jurassique rouge à Dinosauriens du Grand et Moyen Atlas – *Bulletin de la Société géologique de France*, **12**, 199-207.
- TESÓN E., PUEYO E. L., TEIXELL A., BARNOLAS A., AGUSTÍ J. & FURIÓ M. (2010) – Magnetostratigraphy of the Ouarzazate Basin: Implications for the timing of deformation

and mountain building in the High Atlas Mountains of Morocco – *Geodinamica Acta* 2010, 23 (4). doi: 10.3166/ga.23.151-165

- TONG H. (2008) – Les tortues du Cénomanién continental des Kem Kem et leurs implications paléobiogéographiques – *Deuxième Rencontre sur la Valorisation et la Préservation du Patrimoine Paléontologique*, Meknès, 9-13 May. Abstracts volume, pp. 69-70.
- TONG H. & BUFFETAUT E. (1996) – A new genus and species of pleurodiran turtle from the Cretaceous of southern Morocco – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **199**, 133-150.
- TONG H. & HIRAYAMA R. (2004) – First Cretaceous dermochelyid turtle from Africa – *Revue de Paléobiologie*, **9**, 55-59.
- VERGNAUD-GRAZZINI C. (1966) – Les Amphibiens du Miocène de Beni Mellal – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* **27**, 198, 43-69.
- VOIGT S., HMINNA A., SABER H., SCHNEIDER J. W. & KLEIN H., (2010) – Tetrapod Footprints from the uppermost level of the Permian Ikakern Formation (Argana Basin, Western High Atlas, Morocco) – *Journal of African Earth Sciences*, **57**, 470-478.
- WELLNHOFER P. & BUFFETAUT E. (1999) – Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco – *Paläontologische Zeitschrift* **73**, 133-142.
- WENZ S. (1981) – Un coelacanth géant, *Mawsonia lavocati* Tabaste, de l'Albien-base du Cénomanién du Sud marocain – *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* **67**, 1-20.
- WERDELIN L. & PEIGNÉ S. (2010) – Carnivora. In *Cenozoic Mammals of Africa* (Werdelin and Sanders, Eds.) – University of California Press, Berkeley, 609-663.
- YABUMOTO Y. & UYENO T. (2005) – New Materials of a Cretaceous Coelacanth, *Mawsonia lavocati* Tabaste from Morocco – *Bulletin of the National Sciences Museum, Series C*, **31**, 39-49.
- ZOUHRI S., GERAADS D., EL BOUGHABI S. & EL HARFI A. (2012) – Discovery of An Upper Miocene Vertebrate fauna near Tizi N'Tadderth, Skoura, Ouarzazate basin (Central High Atlas, Morocco) – *Compte Rendu Palevol* **11**, 455-461

Paléobiodiversité des gnathostomes (chondrichthyens, acanthodiens et actinoptérygiens) du Dévonien du Maroc (NW Gondwana)

Claire DERYCKE¹

- 1 Université de Lille 1, Laboratoire Géosystèmes (UMR 8217 CNRS), UFR Sciences de la Terre – Villeneuve d’Ascq (France)

► **Mots-clés** – Maroc, vertébrés, Dévonien, chondrichthyens, acanthodiens, actinoptérygiens.

► **Résumé** – Bien que les placodermes aient été abondamment récoltés dans le Dévonien supérieur du Maroc, le groupe le plus représenté de gnathostomes s’avère correspondre aux chondrichthyens, le plus souvent sous la forme de microrestes. Dans le Famennien, la plus grande abondance en nombre de spécimens est enregistrée au cours de la transgression à la base de la zone à *expansa* avec des espèces de chondrichthyens telles que « *Symmorium* » *glabrum*, *Phoebodus gothicus*, *Stethacanthus* sp., *Protacrodus serra*, *Thrinacodus tranquillus*, et *Jalodus australiensis*. Les radiations au sein de ce groupe, au cours du Famennien, montre une périodicité notable se concluant par une apogée dans la zone à *trachytera-postera* correspondant à la plus grande richesse spécifique (3,22) ainsi qu’à la plus grande diversité spécifique (3,08). Ces valeurs, plus faibles que celles trouvées en Ardenne au moment de l’apogée qui s’avère plus tardive (zone à *postera-expansa*), suggèrent que les grands placodermes, prédateurs présents au Maroc, auraient exercé une régulation notable sur les requins. La caractérisation du paléoenvironnement révèle une profondeur intermédiaire pour le Maroc entre, d’une part l’Ardenne, et d’autre part la Montagne Noire et les Monts-Ste-Croix. Les affinités paléogéographiques confortent l’idée de la proximité du Sud-Laurussia et du Nord-Gondwana au Dévonien supérieur, tandis qu’au Famennien, Armorica semble avoir isolé l’Ardenne de la mer varisque. Les acanthodiens (Emsien-Famennien) et les actinoptérygiens, peu nombreux, sont aussi inventoriés.

Devonian gnathostomata (chondrichthyans, acanthodians, actinopterygians) paleobiodiversity from Morocco (NW Gondwana)

► **Key-words** – Morocco, vertebrates, Devonian, chondrichthyans, acanthodians, actinopterygians.

► **Abstract** – The paleobiodiversity of chondrichthyans in the Devonian concerns 48 taxa with 363 specimens collected from the Emsian to the Famennian in Morocco (fig. 4). The first shark published comes from the Famennian of the Meseta region [Termier, 1936] but the material originated mainly from eastern Anti-Atlas. Like in the Carnic Alps [Randon *et al.*, 2007] and in the Ardennes [Derycke-Khatir, 2005], the highest numbers of specimens of « *Symmorium* » *glabrum*, *Phoebodus gothicus*, *Stethacanthus* sp., *Protacrodus serra*, *Thrinacodus tranquillus* and *Jalodus australiensis*, are registered in *expansa-praesulcata* zone promoted by the early *expansa* transgression [Ginter *et al.*, 2002]. The specific richness in the Famennian of the Tafilalt was estimated at 7 (43 taxa, 89,5% of all taxa) and the specific diversity (or Shannon index) at 3,7 (fig. 3a). These data are very high compared to present data in open marine environment (for example around 2,45 for specific richness) [Zhu *et al.*, 2011]. The tempo of radiations is regular with 4 faunas corresponding to the conodont zonations (*crepida-rhomboidea*, *marginifera*, *trachytera-postera* and *expansa-praesulcata*) (fig. 4). The peaks of specific richness (3,22) and of specific diversity (3,08) registered in *trachytera-postera* zone (fig. 3b) are lower than values obtained in the Ardenne (6,05 and 4,37 in *postera-expansa* zone). Predators like placoderms, well represented in Morocco (around 40% of placoderms-sharks), may have exerted negative feed-back on sharks. With the percentage of crushing tooth in the Famennian (13%), the Tafilalt appears shallower than the Montagne Noire or Holly Cross Mountains whereas it is deeper than Belgium Ardenne (with 48% of crushing tooth). The more cosmopolitan species are *Phoebodus gothicus* and *Jalodus australiensis*. The proximity of south Laurussia and north Gondwana during the end of the Devonian is confirmed by common taxa between south Morocco, Montagne Noire, Thuringia and Holly Cross Mountains whereas Armorica was a barrier between the Ardenne and the open ocean (fig. 6).

Machaeracanthus spines and scales have been the only acanthodian remains collected in the Emsian levels [Klug *et al.*, 2008] whereas scales of *Climatiidae* and *Acanthodidae* [Derycke-Khatir, 2005; Derycke *et al.*, 2008] and also tooth-whorls of *Ischnacanthidae* have been found in the Famennian levels [Derycke-Khatir, 2005; Ginter *et al.*, 2002].

Palaeozoic actinopterygians have recently been published for the first time [Derycke *et al.*, 2008].

مراجعة أسماك القرشيات الشوكية وحميات الزعانف للعصر الديفوني بالمغرب المغرب، العصر الديفوني، الفقاريات، الأسماك المصفحة، الأسماك الغضروفية، القرش

كلمات مفتاح – القرشيات الشوكية، أسماك ذات الزعانف.

ملخص – على الرغم من أن الأسماك المصفحة (المدرعة، ذوات الجلد المصفح أو لوحيات الأدمة)، تم جمعها على نطاق واسع في العصر الديفوني العلوي بالمغرب، فإن المجموعة الأكثر تمثيلا للفقاريات الفكية (أت الفم) (تفك ل هي الأسماك الغضروفية (الشلقيات)، التي توجد عادة على شكل بقايا دقيقة و مجهرية، الوفرة الكبيرة، من حيث عدد العينات، التي تم تسجيلها خلال العصر الفاميوني، كانت إبان التجاوز البحري، «التوسع المبكر»، و تهم الأسماك الغضروفية ممثلة بعدة أنواع مثل: «سيموريوم» كلابروم، فوب ديس كوتيكيس، ستيكتانتيس نوع غير محدد، بروتكوديس سيرا، ترينكوديس ترنكي ليس و جالوديس أسترايانسيس.

خلال هذه المجموعة ل فية التكي شعاعات الإفاميني ت بين أنه كانت هناك دورية ملحوظة تنتهي بالأوج في مجال «تراكي تيرا بوسستيرا» وذلك بأكثر ثروة و تنوع للأنواع، هذا العدد من الأنواع الذي هو، مع ذلك، أقل مما هو عليه بمنطقة الأردن، فرنسا، خلال أوجها الذي يظهر أنه جاء متأخرا (مجال « بوسستيرا إكسبانسا»)، يوحي بأن الأسماك المصفحة، حيوانات مفترسة موجودة أيضا بالمغرب، كانت تمارس سيطرة كبيرة و رقابة ملحوظة على أسماك القرش.

و من جهة، اللأردين بين أ وسيط كان عمق المحيط يكشف بأن البيئة القديمة خديد خصائص جهة أخرى، الجبل الأسود و مونت-سانت-كروا، الانتماءات و الصلات الجغرافية القديمة تعزز فرضية قرب جنوب أوراسيا من شمال كوندوانا خلال العصر الديفوني العلوي، بينما يبدو، خلال الفاميوني، أن منطقة الأرموريك كانت قد عزلت الأردن عن البحر الفاريسكي (الهيرسيني)، و رغم ضآلة أعدادهم، فقد تم أيضا جرد القرشيات الشوكية (العصر الإمسيي-الفاميوني والأسماك ذات الزعانف .

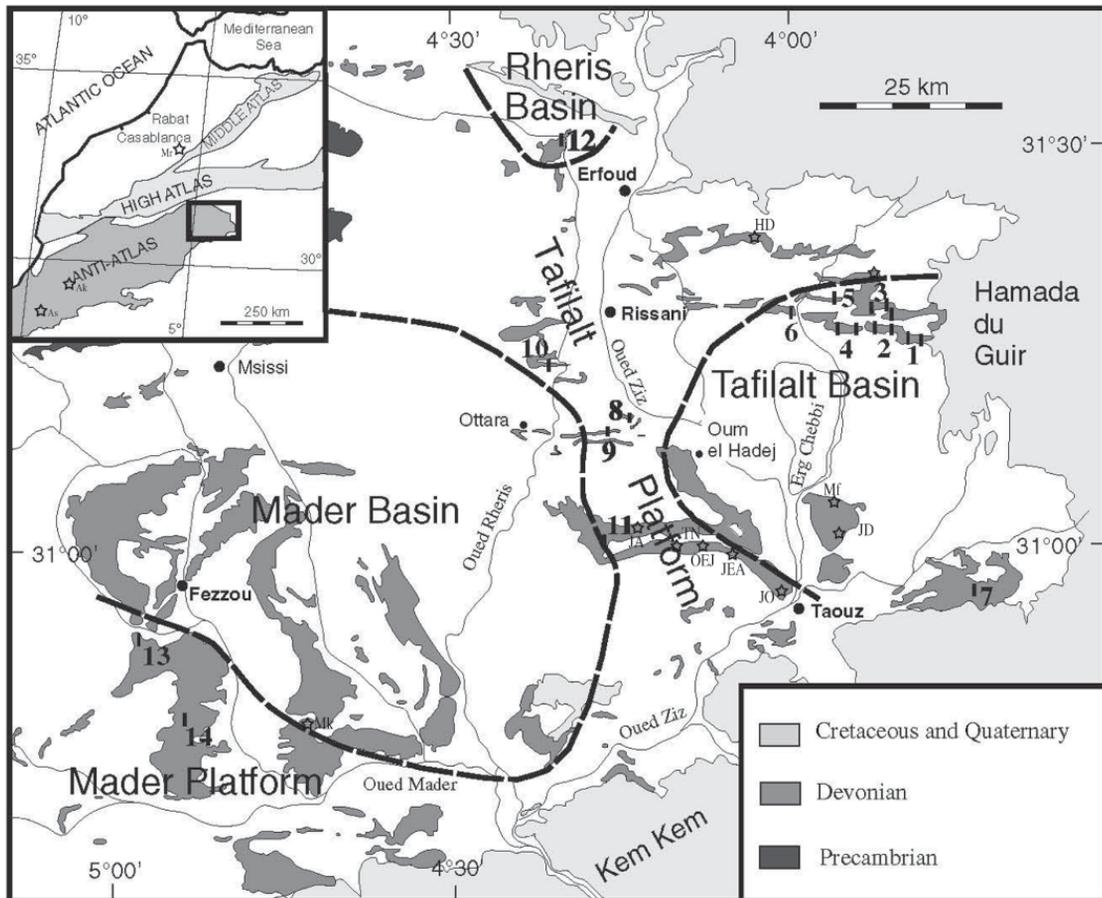
Introduction

La Meseta constitue un des segments orogéniques des Variscides marocaines au sein desquelles affleurent les terrains paléozoïques. La zone Meseta Ouest correspond à une succession de bassins dévono-carbonifères découpés par des failles de direction NE-SW. La zone de nappe où s'est mis en place le bassin d'Azrou-Khenifra constitue la zone septentrionale la plus proche de la Meseta Est [Michard *et al.*, 2010]. La localité de Mrirt (Mr, fig. 1) en limite de la Meseta Ouest et du Moyen-Atlas (Meseta Est), redécouverte récemment dans la littérature, a fourni le premier vertébré paléozoïque publié du Maroc [Termier, 1936, pl. X, p. 379]. Il s'agit d'un fragment d'aiguillon trouvé dans le Famennien [« anticlinorium Ziar-Azrou » *sensu* Termier, 1936], seule mention de vertébré paléozoïque de cette région.

D'autre part, l'Anti-Atlas est considéré comme une ceinture d'avant-pays et une marge passive renversée du NW Gondwana [Michard *et al.*, 2010]. Individualisé dès l'Ordovicien, l'Anti-Atlas voit sa structuration et sa sédimentation, contrôlées par des décrochements orientés E-W et réactivés plusieurs fois au cours du Paléozoïque [Belka *et al.*, 1999]. Les séries sédimentaires y sont pratiquement continues du Cambrien inférieur au Carbonifère supérieur [Destombes *et al.*, 1985 *in* Kaufmann, 1998]. La paléogéographie de l'Anti-Atlas Est correspondait à une alternance de bassins et de plates-formes (fig. 1) mis en place dès le Dévonien inférieur [Hollard, 1967 ; Wendt *et al.*, 1984 ; *in* Belka *et al.*, 1999 ; Belka *et al.*, 1997 ; Rücklin, 2011]. L'essentiel du matériel de vertébrés gnathostomes paléozoïques du Maroc provient du Dévonien largement exposé dans l'Anti-Atlas Est (Tafilalt, Maïder) et plus précisément du Dévonien moyen et supérieur alors que les dépôts carbonatés deviennent plus fréquents [Kaufmann, 1998]. De manière plus sporadique, des vertébrés sont aussi signalés dans le Dévonien inférieur et moyen de la plaine du Dra (Anti-Atlas Ouest, fig. 1) [Lehman 1976a ; Lelièvre, 1984].

Chondrichthyens

Les plus anciens chondrichthyens du Maroc, ont été signalés dans l'Emsien de la plaine du Dra (région d'Akka et d'Assa) avec des placodermes Brachythoraci [Lelièvre, 1984a]. Un aiguillon et des plaques dentaires ont été publiés provenant de l'Eifélien terminal de la plaine du Dra (SW Anti-Atlas) [Lehman, 1976a]. Les Chondrichthyens, principalement présents sous forme de microrestes, sont aussi connus dans les niveaux du Givétien à El Atrous (sud Tafilalt) [Hampe *et al.*, 2004] et à Mrakib (sud Maïder) [Kaufmann, 1998], première mention de vertébré dans le Maïder (contrairement à Derycke *et al.* [2008]). Lehman [1976b] a découvert des aiguillons de *Ctenacanthus* dans les niveaux du Frasnien du Tafilalt (entre le Jebel Amessaoui et le Jebel Titert, nord-est de l'Anti-Atlas). Dans le Frasnien moyen de l'Anti-Atlas Est, une dent de chondrichthyen est signalée [Rücklin, 2010 : 88].



► **Figure 1.** Carte du Maroc et de l'Anti-Atlas d'après [Rücklin, 2010] avec localités du Frasnien : 1 : Ouidane Chebbi, 2 : Achguig South, 3 : Achguig, 4 : Khorb-el-Atil, 5 : Achguig Tahtani, 6 : Hassi Tisserdimine, 7 : Hassi Nebech, 8 : Bou El Kikhe, 9 : Jebel Bou Ifarherioun, 10 : Mech Irdane, 11 : Oued Talilit, 12 : Lahmida, 13 : Mimsarn, 14 : Ait ou Nebgui. Localités supplémentaires d'après [Lelièvre, 1984 ; Derycke, 1992 ; Ginter *et al.*, 2002 ; Derycke *et al.*, 2008 ; Klug *et al.*, 2008]. * Mr : Mrirt ; Ak : Akka ; As : Assa ; Hd : Hamar Laghdad ; Mf : Mfis ; JD : Jbel Debouâa ; JA : Jbel Amessaoui ; TN : Tizi Nersas ; OEJ : Oum El Jerane ; JEA : Jebel Atrous ; JO : Jebel Ouaoufilal ; Mk : Mrakib.

Figure 1. Map of Morocco and Anti-Atlas from [Rücklin, 2010] with Frasnian localities: 1: Ouidane Chebbi, 2: Achguig South, 3: Achguig, 4: Khorb-el-Atil, 5: Achguig Tahtani, 6: Hassi Tisserdimine, 7: Hassi Nebech, 8: Bou El Kikhe, 9: Jebel Bou Ifarherioun, 10: Mech Irdane, 11: Oued Talilit, 12: Lahmida, 13: Mimsarn, 14: Ait or Nebgui. Additional localities after [Lelièvre, 1984; Derycke, 1992; Ginter *et al.*, 2002; Derycke *et al.*, 2008; Klug *et al.*, 2008]. * Mr: Mrirt; Ak: Akka; As: Assa; Hd: Hamar Laghdad; Mf: Mfis; JD: Jbel Debouâa; JA: Jbel Amessaoui; TN: Tizi Nersas; OEJ: Oum El Jerane; JEA: Jebel Atrous; JO: Jebel Ouaoufilal; Mk: Mrakib.

Les premiers restes de chondrichthyens publiés du Maroc proviennent du Famennien (limite Meseta-Moyen-Atlas) [Termier, 1936]. Cette référence, retrouvée récemment, correspondrait à un fragment d'aiguillon de *Ctenacanthus* (rapporté à *Onchus* par Termier) accompagné d'une lame mince. Le Famennien, largement exposé dans le Tafilalt, montre des éléments de tailles centimétriques tels que des dents (*Orodus*), des aiguillons (*Ctenacanthus*) et une mâchoire [Lehman, 1977 ; Lelièvre et Janvier, 1988 ; Derycke, 1992 ; Lelièvre, 2002], mais aussi un grand nombre de microrestes de chondrichthyens. Le Tafilalt en a fourni le plus grand nombre avec différentes localités comme Hamar Laghdad, Mfis, Jbel Debouâa, Jbel Amessaoui, Jbel Titert [Derycke, 1992] et deux localités près de Taouz [plate-forme sud Tafilalt, Ginter *et al.*, 2002]. Enfin, quelques microrestes ont été extraits du Famennien du Maïder [Kaufmann, 1998 ; Derycke *et al.*, 2008].

Systematique

Classe CHONDRICHTHYES Huxley, 1880

Sous-classe ELASMOBRANCHII Bonaparte, 1838

Ordre OMALODONTIDA Turner, 1997

Famille incertae sedis

Genus OMALODUS Ginter and Ivanov, 1992

Omalodus schultzei Hampe *et al.*, 2004

2 dents, El Atrous, zone supérieure à *ansatus* (zone moyenne à *varcus*), Givétien moyen [Hampe *et al.*, 2004].

Ordre PHOEBODONTIDA Ginter, Hairapetian and Klug, 2002

Famille PHOEBODONTIDAE Williams *in* Zangerl, 1981

Genus PHOEBODUS St John and Worthen, 1875

Phoebodus fastigatus Ginter and Ivanov, 1992

4 dents, zone supérieure à *disparilis*, Givétien, Tafilalt [Hampe *et al.*, 2004].

4 dents, début de la zone à *hemiansatus* à la zone inférieure à *varcus*, Aferdou el Mrakib [Kaufmann, 1998].

Phoebodus gothicus Ginter, 1990

1 dent (*Phoebodus politus*), Mfis, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

7 dents inédites, zone à *crepida* à zone à *postera*, Khorb-el-Atil, Ouidane Chebbi, bassin du Tafilalt [C. Crônier, com. orale].

Phoebodus gothicus gothicus Ginter, 1990

35 dents ; 17 à Oum El Jerane, zone moyenne à terminale à *expansa* et 18 à Tizi Nersas, zone terminale à *expansa*, Famennien, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002] (fig. 2 : 6).

Phoebodus limpidus Ginter, 1990

2 dents, Tizi Nersas, zone terminale à *expansa*, Famennien, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

Phoebodus typicus Ginter and Ivanov, 1995

5 dents, Oum El Jerane, fin de la zone terminale à *crepida* ou début de la zone à *rhomboidea*, Famennien, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

Phoebodus turnerae

1 dent inédite, Khorb-el-Atil, Ouidane Chebbi, bassin du Tafilalt, zone à *crepida* à zone à *postera* [C. Crônier, com. orale].

Ph. sp

1 dent isolée, Oued Chebbi, zone à *Palmatolepis marginifera* à zone à *Palmatolepis costatus* (moyenne à *expansa* à *praesulcata*), Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Ph? sp

Hamar Laghdad, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Genus THRINACODUS St. John and Worthen, 1875

Genus THRINACODUS St. John and Worthen, 1875

Thrinacodus tranquillus Ginter, 2000

14 dents ; 8 à Oum El Jerane, zone moyenne à terminale à *expansa* et 6 à Tizi Nersas, zone terminale à *expansa*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

1 dent, coupe de Mrakib, Famennien, zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera*, bassin du Maïder [Derycke *et al.*, 2008] (fig. 2 : 1-2).

Thrinacodus incurvus

2 dents inédites, Khorb-el-Atil, Ouidane Chebbi, bassin du Tafilalt, zone à *crepida* à zone à *postera* [C. Crônier, com. orale].

Thrinacodus ferox Turner, 1982

1 dent, Oued Chebbi, zone à *Palmatolepis marginifera* à zone à *Palmatolepis costatus* (zone moyenne à *expansa* à zone moyenne à *praesulcata*), Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992]

Thrinacodus cf ferox Turner, 1982

4 dents ; 3 à Oum El Jerane, zone moyenne à terminale à *expansa* et 1 à Tizi Nersas, zone terminale à *expansa*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

Thrinacodus incurvus

2 dents inédites, Khorb-el-Atil, Ouidane Chebbi, bassin du Tafilalt, zone à *crepida* à zone à *postera* [C. Crônier, com. orale].

Famille JALODONTIDAE Ginter *et al.*, 2002

Genus JALODUS Ginter, 1999

Jalodus australiensis Ginter *et al.*, 2002,

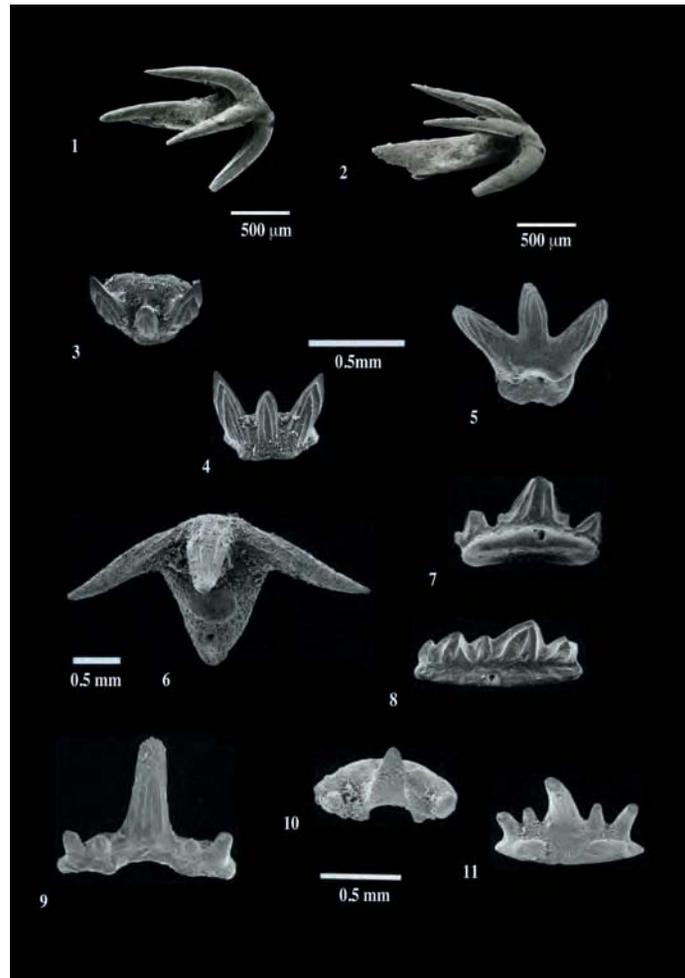


Figure 2. Exemples de microrestes de chondrichthyens du Famennien du Maroc. 1-2 *Thrinacodus tranquilus*, Mrakib, zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera* [Derycke *et al.*, 2008, fig. 4 : 1 et 2] ; 3-5 *Jalodus australiensis* Oum El Jerane (3-4), Tizi Nersas (5) [Ginter *et al.*, 2002, pl. 8 : F, G et D, échelle ambiguë] ; 6 *Phoebodus gothicus*, Oum El Jerane (pl. 8 : L, échelle ambiguë) ; 7-8 *Protacrodus serra*, Tizi Nersas (pl. 11 : B et C, sans échelle) ; 9-11 “*Symmorium*” *glabrum*, Oum El Jerane (pl. 9 : F, G et C).

Figure 2. Some chondrichthyan microremains already published from the Famennian of Morocco. 1-2 *Thrinacodus tranquilus*, Mrakib, Upper trachytera-Lower postera zones [Derycke *et al.*, 2008, fig. 4: 1, 2]; 3-5 *Jalodus australiensis*, Oum El Jerane (3-4), Tizi Nersas (5), [Ginter *et al.*, 2002, pl. 8: F, G and D, ambiguous scale]; 6 *Phoebodus gothicus*, Oum El Jerane (pl. 8: L, ambiguous scale); 7-8 *Protacrodus serra*, Tizi Nersas (pl. 11: B and C, without scale); 9-11 “*Symmorium*” *glabrum*, Oum El Jerane (pl. 9: F, G and C).

10 dents ; 7 à Oum El Jerane, zone moyenne à terminale à *expansa* et 3 à Tizi Nersas, zone terminale à *expansa*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002] (fig. 2 : 3-5).

Ordre EUSELACHII Hay, 1902

Famille CTENACANTHIDAE Dean, 1909

Genus CTENACANTHUS Agassiz, 1835

Ctenacanthus clarki Newberry, 1889

1 aiguillon, Mfis, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Ct. clarki ?

1 aiguillon, Jbel Debouâa, zone à *Palmatolepis velifer* ou à *P. styriacus* (supérieure à *marginifera* à zone inférieure à *expansa*), Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Ct. venustus Eastman, 1902

1 aiguillon, Jbel Amessaoui, Dévonien supérieur, plate-forme du Tafilalt [Lehman, 1977 ; Derycke, 1992].

Ct. cf wrighti

1 aiguillon, Jbel Amessaoui, Jbel Titert, plate-forme du Tafilalt, Famennien [Lehman, 1977 ; Derycke, 1992].

Ct. sp

8 dents isolées, Hamar Laghdad, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Ct.? sp

4 écailles isolées, Hamar Laghdad, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Ct. ?

1 fragment d'aiguillon (*Onchus*) et 1 lame, Sidi Bou Ignoussen, Mrirt, limite Meseta marocaine-Moyen Atlas, nappe de Khenifra, Famennien [Termier, 1936].

Super famille PROTACRODONTOIDEA Zangerl, 1981

Genus PROTACRODUS Jaekel, 1921

Protacrodus serra Ginter *et al.*, 2002

36 dents ; 5 à Oum El Jerane, zone terminale à *expansa* et 31 à Tizi Nersas, zone terminale à *expansa*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002] (fig. 2 : 7-8).

Protacrodus vetustus Jaekel, 1921

4 dents à Oum El Jerane, fin de la zone terminale à *crepida* ou début de la zone à *rhomboidea*, Famennien terminal, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

Protacrodus sp

1 dent à Hamar Laghdad, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Ordre SYMMORIIDA Zangerl, 1981

Famille DENAEIDAE Berg, 1940

Genus COBELODUS Zangerl, 1973

***Cobelodus* sp**

1 dent, Mrakib section, bassin du Maïder, Famennien, zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera* [Derycke *et al.*, 2008].

Genus DENAEA Pruvost, 1922

***Denaea* ? sp**

2 dents, Mrakib section, bassin du Maïder, Famennien, zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera* [Derycke *et al.*, 2008].

Famille SYMMORIIDAE Dean, 1909

Genus SYMMORIUM Cope, 1893

« *Symmorium* » *glabrum*

90 dents ; 84 à Oum El Jerane, zone moyenne à terminale à *expansa* et 6 à Tizi Nersas, zone terminale à *expansa*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002] (fig. 2 : 9-11).

« *Symmorium* » sp B

8 dents à Oum El Jerane, fin de la zone terminale à *crepida* ou début de la zone à *rhomboidea*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

***Symmorium* sp**

Série dentaire, Achguig, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Lelièvre, 2002].

SYMMORIIDAE gen et sp indet.

1 denticule, coupe de Mrakib, bassin du Maïder, Famennien, zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera* [Derycke *et al.*, 2008].

Famille STETHACANTHIDAE Lund, 1974

Genus STETHACANTHUS Newberry, 1889

***Stethacanthus thomasi* Turner, 1982**

3 dents, Hamar Laghdad, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

***Stethacanthus cf thomasi* Turner, 1982**

7 dents, Oum El Jerane, zone terminale à *crepida* ou début de la zone à *rhomboidea*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

***Stethacanthus* sp**

1 dent, Mrakib section, bassin du Maïder, Famennien, zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera* [Derycke *et al.*, 2008].

***Stethacanthus* spp**

68 dents ; 32 à Oum El Jerane, zone moyenne à terminale à *expansa* et 36 à Tizi Nersas, zone terminale à *expansa*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

***Stethacanthus* ? sp A**

4 dents, Hamar Laghdad, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Stethacanthus ? sp B

1 dent, Hamar Laghdad, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

SYMMORIIDA indet.

2 germes dentaires, coupe de Mrakib, bassin du Maïder, Famennien, zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera* [Derycke *et al.*, 2008].

Ordre ORODONTIDA De Koninck, 1878

Famille ORODONTIDAE De Koninck, 1878

Orodus varicostatus St-John and Worthen, 1875

Dents isolées, Jbel Amessaoui, Dévonien supérieur, plate-forme du Tafilalt [Derycke, 1992].

Orodus cf cinctus Lehman, 1977

Famennien, Tafilalt.

Orodus sp

Dent isolée, Jbel Amessaoui, Dévonien supérieur, plate-forme du Tafilalt [Derycke, 1992].

Hercynolepis ? sp

1 écaille associée avec MCD 5, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Hamar Laghdad, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Ordre INCERTAE SEDIS

ELASMOBRANCHII INCERTAE SEDIS

Genus CLAIRINA Ginter, 1999

Clairina marocensis (Derycke, 1992)

3 dents (*Phoebodus marocensis*), Hamar Laghdad, *P. rhomboidea* ou *P. marginifera*, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992] et 1 dent, Tizi Nersas, zone terminale à *expansa*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

ELASMOBRANCHII indet.

1 dent, Mrakib section, zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera*, Famennien, bassin du Maïder [Derycke *et al.*, 2008].

Ordre INCERTAE SEDIS

Genus CLADOLEPIS Wells, 1944

Cladolepis sp

1 écaille, Mfis, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Forme hybodontide

Hybodontidae ?

3 écailles, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Hamar Laghdad, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

Chondrichthyes indet.

1 aiguillon incomplet, Eifélien, Dévonien moyen du Dra [Lehman, 1976a].

1 dent, Frasnien moyen, Tafilalt [Rücklin, 2010].

Conclusion chondrichthyens

Mis à part quelques macrorestes tels que des dents, des aiguillons [Lehman, 1977 ; Derycke, 1992], une mâchoire de *Symmorium* sp. (Famennien d'Achguig) et des éléments d'*Alienacanthus* (Famennien supérieur, Jbel Debouâa) [Lelièvre et Grogan, 2002], les chondrichthyens récoltés au Maroc sont représentés essentiellement par des microrestes.

Les plus anciens restes de chondrichthyens du Maroc proviennent de l'Emsien/Eifélien de la vallée du Dra [Lehman, 1976a ; Lelièvre, 1984]. Quelques éléments isolés ont été récoltés dans les terrains de l'Emsien au Frasnien, dans l'est de l'Anti-Atlas [Kaufmann, 1998 ; Hampe *et al.*, 2004] alors que la majorité du matériel provient du Famennien (surtout dans le Tafilalt) [Derycke, 1992 ; Ginter *et al.*, 2002].

Paléobiodiversité (figs 3-4)

Au Maroc, l'inventaire des chondrichthyens du Dévonien concerne 48 taxons et au minimum 363 spécimens répertoriés. Une augmentation de la richesse et de la diversité est enregistrée au cours du Famennien qui comprend 43 taxons sur 48 (c'est-à-dire 89 %). L'évaluation de la richesse spécifique (Nb taxa-1/LnNb spécimens) de l'ensemble du Famennien du Maroc donne une valeur de 7 (fig. 3a), alors que celle du Famennien de Belgique est de 8,7. De même, la diversité spécifique du Famennien du Maroc reste élevée (indice de Shannon = 3,69) (fig. 3a) mais moins que celle du Famennien de l'Ardenne (indice de Shannon = 4,67).

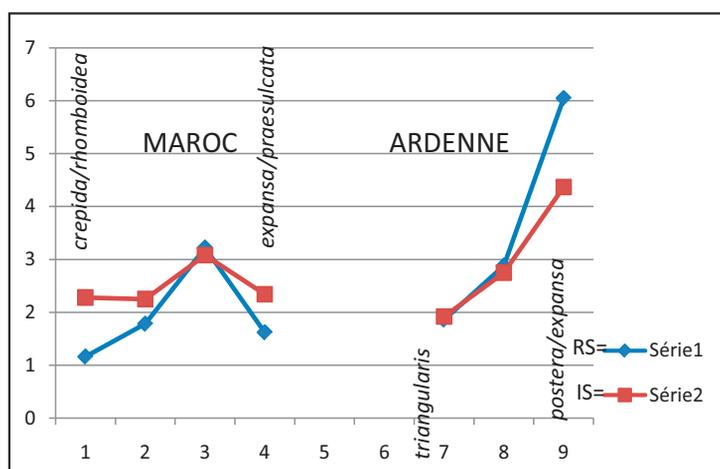
Au total, 7 Phoebodontiformes, 7 Ctenacanthida, 3 Protacrodontoidea, 13 Symmoriida, 5 Orodontida et 4 Thrinacodontidae sont comptabilisés, les autres groupes étant moins représentés. Dans le Famennien du Maroc, les Symmoriida dominent avec 56 % des spécimens, pourcentage proche de celui trouvé auparavant dans le Famennien du Maïder (55 %) [Derycke *et al.*, 2008], alors qu'ils sont totalement absents du Famennien de Belgique [Derycke-Khatir, 2005]. Les taxons les plus représentés en nombre de spécimens dans le Famennien tels que « *Symmorium* » *glabrum* (90, fig. 3 : 9-11), *Phoebodus gothicus* (43, fig. 3 : 6), *Protacrodus serra* (36, fig. 3 : 7-8), *Thrinacodus tranquillus* (15, fig. 3 : 1-2) et *Jalodus australiensis* (10, fig. 3 : 3-5), montrent un pic d'abondance dans la zone à *expansa-praesulcata* (figs 3a, 4). Déjà observés en

Diversité spécifique Maroc	Nb indiv	Nb/nbtotal	Log2(nbind/ nbtotlz)	
<i>Phoebodus gothicus</i>	43	0,12321	-3,02081	-0,37219
<i>Phoebodus limpidus</i>	2	0,00573	-7,44725	-0,04267
<i>Phoebodus typicus</i>	5	0,01433	-6,12482	-0,08777
<i>Phoebodus turnerae</i> ?	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Ph.</i> sp	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Ph.</i> ? sp	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Jalodus australiensis</i>	10	0,02865	-5,12532	-0,14684
<i>Ctenacanthus clarki</i>	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Ctenacanthus</i> ? <i>clarki</i>	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Ctenacanthus venustus</i>	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Ct.</i> wrighti	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Ct.</i> sp	8	0,02292	-5,44725	-0,12485
<i>Ct</i> ? sp	4	0,01146	-6,44725	-0,07388
<i>Ct</i> ?	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Protacrodus serra</i>	36	0,10315	-3,27718	-0,33804
<i>Pr. vetustus</i>	4	0,01146	-6,44725	-0,07388
<i>P.</i> sp	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Cobelodus</i> sp	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Denaea</i> ? sp	3	0,00859	-6,86313	-0,05895
« <i>Symmorium</i> » <i>glabrum</i>	90	0,25788	-1,95523	-0,50421
<i>Symmorium</i> sp B	8	0,02292	-5,44725	-0,12485
<i>Symmorium</i> sp	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
Symmoridae indet	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Symmorida</i> indet	2	0,00573	-7,44725	-0,04267
<i>Stethacanthus thomasii</i>	3	0,00859	-6,86313	-0,05895
<i>St. cf thomasii</i>	8	0,02292	-5,44725	-0,12485
<i>Stethacanthus</i> sp	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Stethacanthus</i> spp	68	0,19484	-2,35964	-0,45975
<i>Stethacanthus</i> ? sp A	4	0,01146	-6,44725	-0,07388
<i>Stethacanthus</i> ? sp B	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Orodus varicostatus</i> + ?	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Orodus cf cinctus</i>	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Orodus</i> sp	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Hercynolepis</i> ?	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Clairina marocensis</i>	4	0,01146	-6,44725	-0,07388
<i>Thrinacodus tranquillus</i>	15	0,04298	-4,54019	-0,19514
<i>Thrinacodus ferox</i> +cf	5	0,01433	-6,12482	-0,08777
<i>Thrinacodus incurvus</i>	2	0,00573	-7,44725	-0,04267
Elasmobranchii indet	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
<i>Cladolepis</i>	1	0,00286	-8,44977	-0,02417
Hybodontidae ?	3	0,00859	-6,86313	-0,05895
Chondrichthyes indet	2	0,00573	-7,44725	-0,04267
total	349		RS = 7	IS = 3,69271

Nb: Nombre de spécimens

► **Figure 3a.** Diversité spécifique ou indice de Shannon du Famennien du Maroc. Nb : Nombre de spécimens.
Figure 3a. Specific diversity or Shannon index from the Famennian of Morocco. Nb: number of specimens.

Maroc	richesse spécifique	diversité spécifique (IS)
crepida/rhomboida	1,16	2,28
marginifera	1,78	2,25
trachytera/postera	3,22	3,08
expansa/praesulcata	1,62	2,34
Ardenne		
triangularis	1,86	1,92
rhomboida/marginifer	2,88	2,75
postera/expansa	6,05	4,37



► **Figure 3b.** Graphique de diversité spécifique ou indice de Shannon (IS) en rouge et richesse spécifique (RS) en bleu par zone de conodontes : zone à *crepida-rhomboida*, zone à *marginifera*, zone à *trachytera-postera*, zone à *expansa-praesulcata* du Famennien du Maroc.

Figure 3b. Graphic of specific diversity or Shannon index (IS) in red and specific richness (RS) in blue by conodont zones: *crepida-rhomboida* zone, *marginifera* zone, *trachytera-postera* zone, *expansa-praesulcata* zone from the Famennien of Morocco.

Ardenne [Derycke-Khatir, 2005] et dans les Alpes carniques [Randon *et al.*, 2007], ces maxima d'abondance peuvent être mis en relation avec la transgression *early expansa* [Ginter *et al.*, 2002].

Les indices de diversité Richesse spécifique (RS) et Diversité spécifique (IS ou indice de Shannon) ont ensuite été calculés par zones de conodontes pour traiter des données correspondant à des périodes de temps plus courtes afin de se rapprocher des données actuelles même en milieu pélagique [Zhu *et al.*, 2011] (fig. 3b). La richesse spécifique permet d'estimer les variations temporelles du peuplement, elle tient compte du nombre d'espèces et du nombre total de spécimens ($RS = \text{nbre espèces} - 1 / \text{Log Nbre total de spécimens}$). La richesse spécifique du Famennien du Maroc augmente régulièrement jusqu'à un maximum dans la zone à *trachytera-postera* (de 1,16 à 3,22) avant de diminuer dans la zone à *expansa-praesulcata* (1,62). L'indice de Shannon (IS) ou diversité spécifique exprime la diversité en fonction du nombre d'espèces et

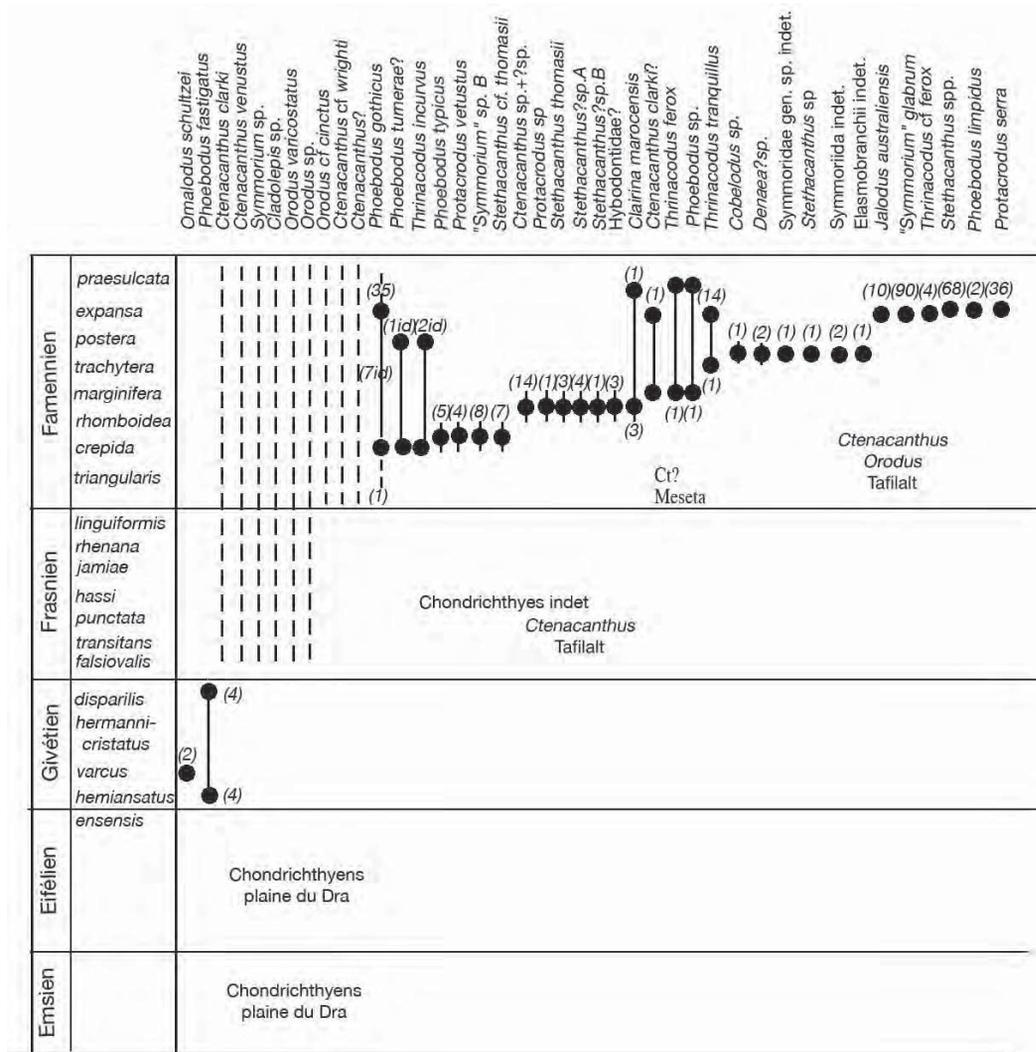


Figure 4. Distribution stratigraphique des requins dévoniens du Maroc avec nombre de spécimens entre parenthèses [Données de Derycke, 1992 ; Ginter *et al.*, 2002 ; Hampe *et al.*, 2004 ; Kaufmann, 1998 ; Lehman, 1976 ; Rücklin, 2010 ; Termier, 1936].

Figure 4. Stratigraphical sharks distribution in the Devonian of Morocco with the number of specimens in parentheses [Data from Derycke, 1992; Ginter *et al.*, 2002; Hampe *et al.*, 2004; Kaufmann, 1998; Lehman, 1976; Rücklin, 2010; Termier, 1936].

l'abondance des spécimens au sein de chaque espèce ($-\Sigma \text{Nb}$ spécimens par taxon / Nb total de spécimens $\times \text{Log}_2 \text{Nb} / \text{Nbrtotal}$) ; il est complété par l'indice d'équitabilité (IE) qui donne la répartition plus ou moins équilibrée des individus au sein des espèces [Grall et Coïc, 2006]. Le premier indice évolue de 2,28 dans la zone à *crepida-rhomboidea* ; 2,25 dans la zone à *marginifera* ;

3,08 dans la zone à *trachytera-postera* à 2,34 dans la zone à *expansa-praesulcata* (fig. 3b). La richesse et la diversité spécifique augmentent lors de conditions favorables correspondant à la zone à *trachytera-postera* au Maroc alors qu'elles sont décalées à la zone à *postera-expansa* en Ardenne (RS = 6,05 et IS = 4,37) (fig. 3b). Les valeurs élevées obtenues en Ardenne pourraient correspondre d'une part à des conditions environnementales plus favorables (plus équatoriales et moins profondes, cf paléoenvironnement). D'autre part, la présence de prédateurs tels que les grands placodermes (environ 40 % de l'ensemble placodermes-requins au Maroc) exerceraient une régulation négative sur les requins au Maroc alors que les placodermes ne représenteraient qu'environ 20 % de l'ensemble placodermes-requins en Ardenne, caractérisé par l'absence de *Dunkleosteus* et de *Titanichthys* (contrairement à Rücklin [2010: 91]).

Biostratigraphie (fig. 4)

Certaines formes décrites auparavant dans le Carbonifère (ex *Cobelodus* et *Denaesa*) voient leur premier enregistrement dans le Famennien du Maïder (Mrakib) (zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera* [Derycke *et al.*, 2008]).

La périodicité des radiations de chondrichthyens dans le Famennien du Tafilalt correspond aux zones de conodontes. Alors que trois radiations successives sont observées dans le Famennien de l'Ardenne (zone à *triangularis* : 4 taxons-5 spécimens/zone à *rhomboidea-marginifera* : 7 taxons-7 spécimens/zone à *postera-expansa* : 25 taxons-42 spécimens), au Maroc, 4 assemblages successifs de chondrichthyens sont dénombrés au cours du Famennien : dans les zones à *crepida-rhomboidea* avec 7 taxons (27 spécimens), à *rhomboidea-marginifera* avec 10 taxons (32 spécimens), à *trachytera-postera* (9 taxons et 10 spécimens) et enfin à *expansa*, zone la plus riche en nombre de taxons (12) et de spécimens (260) représentant une véritable apogée (fig. 4). Cette période, à corréliser avec la transgression globale à la base de la zone à *expansa* [Ginter *et al.*, 2002] constitue aussi une période d'abondance pour les chondrichthyens en Belgique (25 taxons) [Derycke-Khatir, 2005] et dans les Alpes carniques [Randon *et al.*, 2007] avant l'événement du Hangenberg.

Paléoenvironnement

La faune du Famennien du bassin du Maïder montre une forte proportion de dents cladodontes (89%) et une absence de dents broyeuses, caractérisant ainsi un approfondissement relatif de ce bassin par rapport à celui du Tafilalt [Derycke *et al.*, 2008].

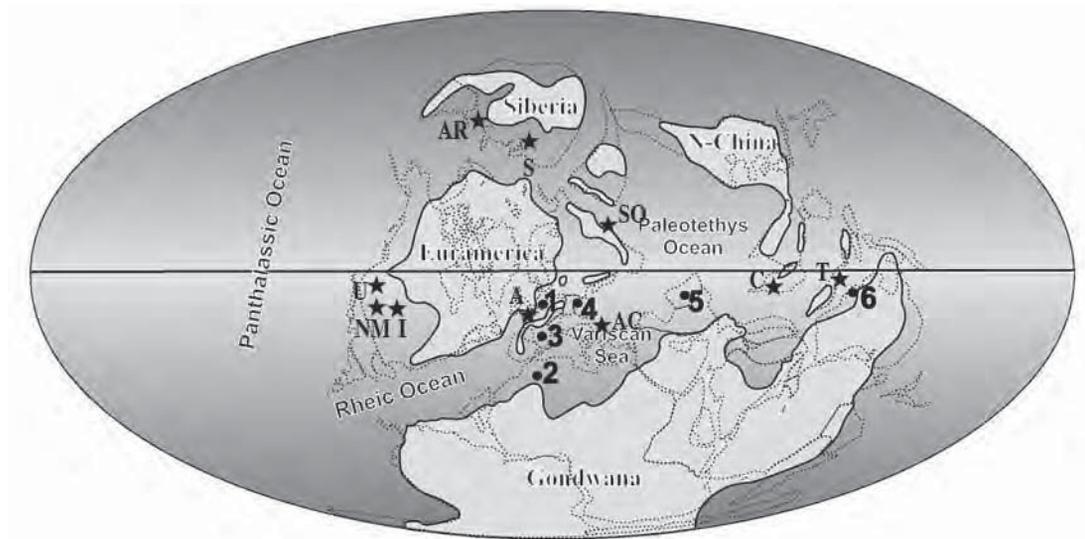
En considérant, cette fois l'ensemble du Famennien du Maroc et en comptabilisant le nombre de spécimens, on trouve 13 % de dents broyeuses (Protacrodontes et Orodontes) alors que ces dernières sont beaucoup plus nombreuses en Ardenne belge avec 48 % (Protacrodontes,

Paléobiodiversité des gnathostomes du Dévonien du Maroc

	USA	Maroc	Ardenne	Montagne N	Alpes Carn	Massif Rhénan Thuringe	Monts Ste Croix	Sud Oural	Iran	Arménie	Nord Thaïlande	Chine sud
<i>Phoebodus gothicus</i>	2	43		11		11 X	103	5	15	82		X
<i>Phoebodus limpidus</i>	28	2		11	5/4	4	21	X				X
<i>Phoebodus typicus</i>		5								2 ?		
<i>Phoebodus turnerae</i> ?		1	X				2	18		4 ?		
<i>Ph. sp</i>		1	X	22			55					X
<i>Ph ? sp</i>		1										
<i>Jalodus australiensis</i>		10	2 ?	13	6/5	104	47	4	3		14	X
<i>Ctenacanthus clarki</i>		1										
<i>Ctenacanthus ? clarki</i>		1										
<i>Ctenacanthus venustus</i>		1										
<i>Ct. wrighti</i>		1										
<i>Ct. sp</i>		8	X									
<i>Ct ? sp</i>		4	X									
<i>Ct ?</i>		1										
<i>Protacrodus serra</i>		36								3		
<i>Pr. vetustus</i>	10	4		1		1	6					
<i>Pr. sp</i>	4	1	X	13	3/1	13	18		78			X
<i>Cobelodus sp.</i>		1										
<i>Denaea ? sp</i>		3	X									
« <i>Symmorium</i> » <i>glabrum</i>		90		41	1	40	17	X				
<i>Symmorium sp B</i>		8										
<i>Symmorium sp.</i>	6	1	X									
<i>Symmoridae</i> indet		1										
<i>Symmorida</i> indet		2										
<i>Stethacanthus thomasii</i>		3										
<i>St. cf thomasii</i>		8										
<i>Stethacanthus sp</i>	7	68	?	16		17	?	?		28		?
<i>Stethacanthus ? sp A</i>		4										
<i>Stethacanthus ? sp B</i>		1										
<i>Orodus varicostatus+ ?</i>		1										
<i>Orodus cf cinctus</i>		1										
<i>Orodus sp</i>		1	X									X
<i>Hercynolepis ?</i>		1 ?	3 ?	X		X	X					
<i>Clairina marocensis</i>		4		14	1	2	X					
<i>Thrinacodus tranquillus</i>		15		18			20		35			
<i>Thrinacodus ferox+cf</i>	10	5		2			4			7	3	X
<i>Thrinacodus incurvus</i>		2										
<i>Elasmobranchii</i> indet		1										
<i>Cladolepis</i>		1										
<i>Hybodontidae ?</i>		3										
<i>Chondrichthyes</i> indet		2										
total		349										

► **Figure 5.** Comparaison du nombre de spécimens de chondrichthyens dans le Famennien du Maroc avec d'autres localités.

Figure 5. Comparison between the number of specimens of famennian chondrichthyans from Morocco with other localities.



► **Figure 6.** Carte paléogéographique du Dévonien supérieur [reprise de Rücklin, 2010 d'après Scotese, 2003 et Dopieralska, 2003]. A : Ardenne/Massif schisteux rhénan, 1 : Bad Wildungen/Thuringe, Allemagne ; 2 : Anti-Atlas Est, Sud Maroc ; 3 : Montagne Noire, France ; 4 : Monts Ste Croix, Pologne ; AC : Alpes carniques ; 5 : Iran/Arménie ; C : Chine du Sud ; T : Thaïlande, 6 : Gogo Australie, AR : Arctique russe ; SO : Sud Oural ; S : Sibérie ; U : Utah ; NM : Nouveau Mexique ; I : Iowa.

Figure 6. Palaeogeographic map for the Late Devonian [Rücklin, 2010 after Scotese, 2003 and Dopieralska, 2003]. A: Ardenne/ Rhenish Massif, 1: Bad Wildungen/Thuringia, Germany; 2: Eastern Anti-Atlas, Southern Morocco; 3: Montagne Noire, France; 4: Holy Cross Mountains, Poland; AC: Carnic Alps; 5: Iran/Armenia; C: Southern China; T: Thailand, 6: Gogo Australia, AR: Russian Arctic; SO: Southern Ural; S: Siberia; U: Utah; NM: New Mexico; I: Iowa.

Orodontes et Polyacrodontes). Le Famennien du Maroc correspond ainsi à un environnement plus profond que celui de l'Ardenne. Par contre, le Tafilalt s'avère moins profond que la Montagne Noire, les Monts-Ste-Croix (Pologne) mais aussi que les Alpes carniques dont l'environnement correspond au biofaciès à palmatolepid-bispathodid, environnements pélagiques/océaniques [Randon *et al.*, 2007 ; Ginter *et al.*, 2002].

Paléobiogéographie (figs 5-6)

Les formes cosmopolites sont rares dans le Givétien [Luksevics *et al.*, 2010] mis à part les deux taxons de requins trouvés au Maroc (*Omalodus*, zone à *varcus* et *Phoebodus fastigatus*, zone supérieure à *disparilis* et début de la zone à *hemiansatus* à la zone inférieure à *varcus*) [Hampe *et al.*, 2004] qui ont une large répartition de Laurussia à la Sibérie.

Dès le Frasnien, les ichthyofaunes du sud marocain montrent des affinités avec des localités en Allemagne (Badwildungen, Hesse) [Rücklin, 2010], constatation toujours valable au

Famennien avec la Thuringe. Un groupe de localités au sud d'Armorica (figs 5, 6) montrent un maximum de taxons communs : l'Anti-Atlas (point 2), la Montagne Noire (point 3, 11 taxons communs dont 8 espèces), les Monts Ste Croix (point 4, 12 taxons dont 9 espèces) et la Thuringe/Massif rhénan (point 1, 8 taxons dont 6 espèces). Curieusement les Alpes carniques (AC) relativement proches ne comprennent que 5 taxons communs avec le Maroc (4 espèces). De même, l'Ardenne (A, 9 taxons mais seulement 2 espèces) semble isolée, Armorica jouant le rôle de barrière (passage Est privilégié). Ceci semble en contradiction avec la disparition de la province armoricaine pendant le Famennien par fusion à la marge gondwanne, mise en évidence par l'abondance de forme pélagique-cosmopolite [Young, 2003 ; Robardet, 2003 in Lebedev et Zakharenko, 2010].

Des taxons tels que *Phoebodus*, *Protacrodus* et *Stethacanthus* sont considérés comme des formes cosmopolites de la Palaeotethys [Burrow *et al.*, 2010] et les chondrichthyens *Protacrodus* et *Phoebodus*, répartis sur les côtes de Laurentia jusqu'en Chine, dominant la catégorie des poissons cosmopolites au Famennien [Lebedev *et al.*, 2010]. Ils sont datés de l'intervalle Givétien-Frasnien dans l'Est-Gondwana alors que ces genres sont tous famenniens au Maroc (excepté *Ph. fastigatus*). D'autres requins pélagiques cosmopolites de la Téthys tels que *Jalodus australiensis* et *Thrinacodus ferox* sont d'âge carbonifère en Australie [Burrow *et al.*, 2010] et famennien au Maroc.

Les espèces présentes au Maroc les plus cosmopolites correspondent à *Phoebodus gothicus* se répartissant de l'ouest Euramerica à la Chine du sud [Hampe et Schindler, 2004] et à *Jalodus australiensis* du Maroc au Sud de la Thaïlande-Chine sud (zone à *expansa*). A la fin du Dévonien, de nombreux chondrichthyens ont une distribution paléotéthysienne surtout après la radiation post Frasnien/Famennien des requins : *Thrinacodus*, *Jalodus*, phoebodontes, protacrodontes, symmoriides, stethacanthes, ctenacanthes, hybodontiformes et parfois néosélaciens [Burrow *et al.*, 2010]. Le pourcentage des formes cosmopolites augmente pendant le Famennien entre Armorica et Nord Gondwana alors que Laurentia reste une province isolée [Lebedev et Zakharenko, 2010]. Ces analyses confortent l'idée de proximité du Nord Gondwana et Sud Laurussia au Dévonien supérieur [Young, 1987 ; Rücklin, 2010].

Les structures des communautés dépendent des conditions de dispersion et des niveaux marins. Ainsi, l'approfondissement augmente le cosmopolitisme alors qu'une régression augmente l'endémisme par isolement [Turner et Young, 1997 ; Zhao et Zhu, 2007 ; in Lebedev *et al.*, 2010]. Ainsi, l'Ardenne belge montre un fort endémisme lié au contexte paléogéographique, Armorica constituant une barrière pour la dispersion des requins et surtout celle des grands placodermes. L'Ardenne belge constitue une plate-forme en zone équatoriale propice aux requins de type broyeur alors que le Maroc (Tafilalt) mais aussi les Monts-Ste-Croix et la Montagne Noire correspondent à la mer varisque en domaine plus ouvert (fig. 6).

Acanthodiens

Les premiers acanthodiens au Maroc sont représentés sous la forme d'aiguillons de *Machaeracanthus*, communs dans l'Emsien du Tafilalt [Lehman, 1977] ainsi que d'écailles retrouvées avec des Placodermes [Klug *et al.*, 2008]. Lehman a attribué les aiguillons de l'Emsien supérieur du Tafilalt à *M. peracutus*, *M. major*, *M. sulcatus* et *M. longaevus*. Cependant, *M. peracutus* s'avère plutôt être d'âge eifélien près d'Akka où plusieurs aiguillons de *Machaeracanthus* ont été retrouvés [Lehman, 1976a : pl. I, B in Lelièvre, 1984a, fig. 1]. Lehman remettait lui-même en doute la validité de ces espèces et Klug *et al.* [2008 : 158] proposent de les mettre en synonymie avec *M. cf peracutus*. Des restes d'acanthodiens sont aussi signalés dans l'Emsien supérieur (zone à *Polygnathus laticostatus*) de la plaine du Dra (localités Akka et Assa) [Lelièvre, 1984a : 198].

Des écailles et spirales dentaires d'acanthodiens proviennent du Famennien du Tafilalt [Derycke, 1992 ; Derycke-Khatir, 2005 ; Ginter *et al.*, 2002 : 178]. Enfin, une écaille isolée a été récoltée dans le Famennien du Maïder [Derycke *et al.*, 2008], seule mention du groupe pour cette région.

Classe ACANTHODII Owen, 1846

Ordre ACANTHODIDA Berg, 1940

Famille ACANTHODIDAE Huxley, 1861

Acanthodes sp cf *A. guizhouensis* Wang and Turner, 1985

2 écailles, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Hamar Laghdad, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke-Khatir, 2005].

Ordre CLIMATIIDA

Famille CLIMATIIDAE

Climatiidae indet

100 aines d'écailles, Oum El Jerane, fin de la zone terminale à *crepida* à fin de la zone à *marginifera* ou fin de la zone terminale à *crepida* au début de la zone à *rhomboidea*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

Ordre ISCHNACANTHIFORMES Berg, 1940

ISCHNACANTHIDA

Famille ISCHNACANTHIDAE

Ischnacanthidae gen et sp indet

1 spirale dentaire, Hamar Laghdad, zone à *Palmatolepis rhomboidea* ou à *P. marginifera*, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Derycke, 1992].

1 spirale dentaire, Oum El Jerane, fin de la zone terminale à *crepida* à fin de la zone à *marginifera* ou fin de la zone terminale à *crepida* au début de la zone à *rhomboidea*, plate-forme du Tafilalt [Ginter *et al.*, 2002].

ACANTHODII gen et sp indet

1 écaille, coupe de Mrakib, zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera*, Famennien, bassin du Maïder [Derycke *et al.*, 2008].

ACANTHODII INDET.

Machaeracanthus Newberry, 1857

M. longaevus, *M. major*, *M. peracutus*, *M. sulcatus* [Lehman 1976, 1977]

M. longaevus M. sulcatus Emsien, Oued Chebbi, Tafilalt [Lehman, 1977]

Machaeracanthus cf peracutus

Fragments d'aiguillons, 90 à Ouidane Chebbi, 21 à Hassi Chebbi, 7 à Jebel Ououfilal, 8 à El Atrous, zone à *kitabicus (dehicens)* à zone à *gronbergi (excavatus)*, début de l'Emsien, Tafilalt [Klug *et al.*, 2008].

3 aiguillons, Eifélien, Dévonien moyen du Dra [Lehman, 1976a].

Machaeracanthus sp

Écailles articulées, El Atrous, zone à *kitabicus (dehicens)*, plate-forme du Tafilalt [Klug *et al.*, 2008].

Machaeracanthus

Aiguillons, Eifélien près Akka [Lehman, 1976a : pl. I, B in Lelièvre, 1984a].

Conclusion acanthodiens

Machaeracanthus est d'attribution taxonomique incertaine, parfois rapproché des chondrichthyens [Goujet, comm. orale], mais Burrow et collaborateurs [2010] ont montré des ressemblances avec les acanthodiens ischnacanthiformes. Il constitue un élément typique du Gondwana et commun dans l'Emsien du Maroc participant à la radiation des gnathostomes ce qui aurait eu des incidences sur l'évolution des ammonoïdes [Klug *et al.*, 2008]. L'ichthyofaune famennienne contient des écailles et quelques rares spirales d'acanthodiens [Derycke, 1992 ; Ginter *et al.*, 2002 ; Derycke *et al.*, 2008].

Actinoptérygiens

Quelques restes (écailles, dents) constituent la première figuration d'actinoptérygien paléozoïque du Maroc [Derycke *et al.*, 2008]. De très nombreuses dents et écailles provenant aussi du bassin de Maïder et présentes dans les collections de l'Université de Bologne n'ont pas été figurées (Claudia Spaletta, comm. orale).

Classe OSTEICHTHYES Huxley, 1880

Sous-classe ACTINOPTERYGII Cope, 1887

ACTINOPTERYGII indet

4 écailles, 1 hemilepidotrichium, 2 dents, zone supérieure à *trachytera* à zone inférieure à *postera*, Famennien, coupe de Mrakib, bassin du Maïder [Derycke *et al.*, 2008].

Actinopterygii

Actinopterygii gen et sp indet, Hamar Laghdad, Dévonien supérieur, bassin du Tafilalt [Lelièvre, 2002].

Conclusion générale

Les niveaux dévoniens du Maroc, et particulièrement du Dévonien supérieur, sont riches en « poissons à mâchoires » (gnathostomes). Les niveaux du Frasnien et du Famennien ont fourni des placodermes [Lehman, 1956 ; Lelièvre, 1984, 1995 ; Belka *et al.*, 1999 ; Rücklin, 2010, 2011] mais aussi des chondrichthyens [Derycke, 1992 ; Ginter *et al.*, 2002] et des sarcoptérygiens [Lehman 1977, 1978 ; Lelièvre et Janvier, 1986]. Les acanthodiens et les actinoptérygiens sont plus anecdotiques.

Bien que les fossiles soient rarement complets, les nombreux restes découverts permettent une estimation de la diversité en vertébrés au cours du Dévonien. La grande majorité des vertébrés provient du Dévonien de l'Anti-Atlas nord-est.

Les roches fossilifères, généralement des calcaires plus ou moins gréseux, sont caractéristiques de milieux de dépôts marins, dans des environnements de bords de plates-formes et de bassins.

Les chondrichthyens s'avèrent les plus nombreux en nombre de spécimens et de taxons. Quatre radiations se mettent en place au cours du Famennien avec une apogée de diversité dans la zone à *trachytera-postera*. Les valeurs de diversité et de richesse spécifiques au Maroc, inférieures à celles trouvées en Ardenne, s'expliqueraient par un « feed-back » négatif des placodermes sur les requins, évoluant dans un milieu plus profond.

Les placodermes constituent le deuxième groupe le plus représenté [Lelièvre, 2002].

La recherche d'« agnathes cuirassés » ou « ostracodermes » sensu Janvier [1998] (principalement ostéostracés) constitue sans doute un enjeu dans les niveaux du Dévonien inférieur et moyen, voire plus anciens.

Parmi les gnathostomes, les premiers chondrichthyens munis de dents sont repérés en Espagne, puis au Gondwana sud (Bolivie, Afrique du Sud) et en Amérique du Nord [Turner et Miller, 2005]. Le plus ancien chondrichthyen du NW Gondwana (Sud Algérie) provient de niveaux gréseux d'âge Emsien [Derycke et Goujet, 2011]. Les niveaux d'âge équivalent du Maroc sont donc susceptibles de fournir ce type de matériel. Ayant fourni quelques indices, les régions de la Meseta et de l'Anti-Atlas sud-ouest mériteraient d'être explorés plus systématiquement.

La marge nord Gondwana constitue une zone de transition migratoire entre la Laurussia et l'Est Gondwana [province à Porolépiformes avec région à Phyllolepides-Tétrapodes au Famennien, Lebedev et Zakharenko, 2010] dans la dispersion pendant le « great Devonian interchange » entre Gondwana et Laurussia, étayée par la répartition de plusieurs groupes [Young, 2006 *in* Young, 2010].

Remerciements

La contribution d'Elisabeth Locatelli a été particulièrement précieuse pour la bibliographie. Patrick Auguste et Eric Armynot du Châtelet, ont participé aux discussions sur la diversité et la richesse spécifiques (Université de Lille 1, Laboratoire Géosystèmes (UMR 8217 CNRS), UFR Sciences de la Terre). Eric Wegrzynowski (Laboratoire d'Informatique Fondamentale de Lille (LIFL) et FIL) a procuré quelques rappels en mathématiques. L'idée de cet article revient à Samir Zourhi (Département de Géologie (Paléontologie) Université Hassan II – Casablanca). Remerciements chaleureux à tous ainsi qu'aux deux rapporteurs Daniel Goujet et Bouziane Khalloufi qui ont contribué à l'amélioration du manuscrit.

Acknowledgments. – Warmfull acknowledgments to Elisabeth Locatelli for bibliography, to Patrick Auguste and Eric Armynot du Châtelet, for discussions on diversity and richness, to Eric Wegrzynowski (Laboratoire d'Informatique Fondamentale de Lille (LIFL) et FIL) for mathematic help, to Samir Zourhi for asking this synthesis (Département de Géologie (Paléontologie) Université Hassan II – Casablanca) and to reviewers Daniel Goujet and Bouziane Khalloufi for the improvement of the manuscrit.

Références

- BELKA Z., KAZMIERCZAK M. & KAUFMANN B. (1997) – Tectonic control on the sedimentation, volcanic activity and the growth of mud mounds in the Palaeozoic of the eastern Anti-Atlas, Morocco. *In*: R. Feist, Ed., *First International Conference on North Gondwanan Mid-Palaeozoic Biodynamics* (IGCP Project 421), Program and Abstracts. p. 9. Vienna.
- BELKA Z., KLUG C., KAUFMANN B., KORN D., DÖRING S., FEIST R. & WENDT J. (1999) – Devonian conodont and ammonoid succession of the eastern Tafilalt (Ouidane Chebbi section), Anti-Atlas, Morocco – *Acta Geol. Pol.*, **49** (1), 1-23.
- BURROW C.J., DESBIENS S., EKRT B. & SÜDKAMP W.H. (2010) – A new look at *Machaeracanthus*. *In*: D. K. Elliott, J. G. Maisey, X. Yu & D. Miao, Eds, *Morphology, Phylogeny and Paleobiogeography of Fossil Fishes* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, 59-84.
- BURROW C.J., TURNER S. & YOUNG G.C. (2010) – Middle Palaeozoic microvertebrate assemblages and biogeography of East Gondwana (Australasia, Antarctica) – *Palaeoworld*, **19**, 37-54.
- DERYCKE C. (1992) – Microrestes de Sélaciens et autres Vertébrés du Dévonien supérieur du Maroc – *Bull. MNHN*, Paris, 4^e série, T. **14**, Section C, n° 1, 15-61.
- DERYCKE-KHATIR C. (2005) – Microrestes de Vertébrés du Paléozoïque supérieur de la Manche au Rhin – *Publ. SGN*, **33**, 1-363.
- DERYCKE C., SPALLETTA C., PERRI M.C. & CORRADINI C. (2008) – Famennian chondrichthyan microremains from Morocco and Sardinia – *J. Paleont.*, **82**(5), 984-995.
- DERYCKE C. & GOUJET D. (2011) – Multicuspidate shark teeth associated with chondrichthyan and acanthodian scales from the Emsian (Devonian) of southern Algeria – *Geodiversitas*, **33**(2), 209-226.
- DESTOMBES J., HOLLARD H. & WILLEFERT S. (1985) – Lower Paleozoic rocks of Morocco. *In*: C. Holland, Ed., *Lower Paleozoic rocks of northwestern and western Africa* – Wiley and Sons Publishers, New York, 91-336.
- GINTER M., HAIRAPETIAN V. & KLUG C. (2002) – Famennian chondrichthyans from the shelves of North Gondwana – *Acta Geol. Pol.*, **52**(2), 169-215.
- GINTER M., HAIRAPETIAN V. & GRIGORYAN A. (2011) – Chondrichthyan microfossils from the Famennian and Tournaisian of Armenia – *Acta Geol. Pol.*, **61** (2), 153-173.
- GRALL J. & COÏC N. (2006) – Synthèse des méthodes d'évaluation de la qualité du benthos en milieu côtier – Institut Universitaire Européen de la Mer – Université de

Bretagne Occidentale. Laboratoire des sciences de l'Environnement MARin 2006 – REF. Ifremer DYNECO/VIGIES/06-13/REBENT, 1-90.

- HAMPE O., ABOUSSALAM Z.S. & BECKER R.T. (2004) – *Omalodus* teeth (Elasmobranchii: Omalodontida) from the northern Gondwana margin (middle Givetian: *ansatus* conodont Zone, Morocco). In: G. Arratia, M.V.H. Wilson and R. Cloutier, Eds., *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, 487-504.
- HAMPE O. & SCHINDLER T. (2004) – Late Famennian fish remains from the Refrath 1 Borehole (Bergisch Gladbach-Paffrath Syncline; Ardennes-Rhenish Massif, Germany) – *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, **251**, 267-289.
- HOLLARD H. (1967) – Le Dévonien du Maroc et du Sahara nord-occidental. In: D.H. Oswald, Ed., *International Symposium on the Devonian System*, Calgary, vol. 1 – *Alberta Society. Petroleum Geology*, 203-244.
- JANVIER P. (1998) – Les vertébrés avant le Silurien – *Géobios*, **30**(7), 931-950.
- KAUFMANN B. (1998) – Facies, stratigraphy and diagenesis of Middle Devonian reef- and mud-mounds in the Maïder (eastern Anti-Atlas, Morocco) – *Acta Geol. Pol.*, **48**(1), 43-106.
- KLUG C., KRÖGER B., KORN D., RÜCKLIN M., SCHEMM-GREGORY M., DE BAETS K. & MAPES R.H. (2008) – Ecological change during the early Emsian (Devonian) in the Tafilalt (Morocco), the origin of the Ammonoidea, and the first african Pyrgocystid Edrioasteroids, Machaerids and Phyllocarids – *Palaeontographica A*, **283**, 83-176.
- LEBEDEV O.A., LUKŠEVIČS E. & ZAKHARENKO G.V. (2010) – Palaeozoogeographical connections of the Devonian vertebrate communities of the Baltica Province. Part II. Late Devonian – *Palaeoworld*, **19**, 108-128.
- LEBEDEV O.A. & ZAKHARENKO G.V. (2010) – Global vertebrate-based palaeozoogeographical subdivision for the Givetian-Famennian (Middle-Late Devonian): Endemism-cosmopolitanism spectrum as an indicator of interprovincial faunal exchanges – *Palaeoworld*, **19**, 186-205.
- LEHMAN J.-P. (1956) – Les Arthrodires du Dévonien supérieur du Tafilalt (Sud Marocain) – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **129**, 1-70.
- LEHMAN J.-P. (1976a) – Nouveaux poissons fossiles du Dévonien du Maroc – *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **62**, 1-34 (ou **23**).
- LEHMAN J.-P. (1976b) – Nouveaux poissons dévoniens du Tafilalet (Sud marocain) et de ses environs – *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **283**, série D.
- LEHMAN J.-P. (1977) – Sur la présence d'un Ostéolépiforme dans le Dévonien supérieur du Tafilalt – *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **285D**, 151-153.

- LEHMAN J.-P. (1978) – A propos de deux poissons du Famennien du Tafilalt – *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **64**, 143-152.
- LELIEVRE H. (1984a) – *Atlantidosteus hollardi* n.g., n.sp., nouveau Brachythoraci (Vertébrés, Placodermes) du Dévonien inférieur du Maroc présaharien – *Bull. MNHN*, Paris, 4^e série, **6**, section C, n° 2, 197-208.
- LELIEVRE H. (1984b) – *Antinosteus* cf. *lehmani* LELIEVRE 1984 n.g., n.sp., nouveau brachythoraci du Dévonien Inférieur du Maroc présaharien. Remarques sur la paléobiogéographie des homostéidés de l'Emsien – *Annales de Paléontologie* (extrait), **70**(2), 116-158.
- LELIÈVRE H. (1995) – Description of *Maideria falipoui* n.g., n.sp., a long snouted brachythoracid (Vertebrata, Placodermi, Arthrodira) from the Givetian of Maïder (South Morocco), with a phylogenetic analysis of primitive brachythoracids – *Bull. MNHN*, Paris, 4^e série, **17**(C) 1-4, 163-207.
- LELIEVRE H. (2002) – Phylogénie des Brachythoraci (Vertebrata, Placodermi) et ajustement de la phylogénie à la stratigraphie – Les sites du Dévonien terminal, la caractérisation de leur milieu de dépôt par analyse de similitude de leur ichthyofaune – Habilitation à Diriger des Recherches, Sciences Naturelles, Université des Sciences et Technologies de Lille, Villeneuve d'Ascq (12 décembre 2002): 191 + xxvii p. [In French]
- LELIEVRE H. & GROGAN E.D. (2002) – *Alienacanthus*, New Ways to Build and Feed a Placoderm? In: G. C. Young, Ed., *Lower Vertebrates from the Palaeozoic*. First International Palaeontological Congress, Sydney, Australia, July 2002 – Proceedings of Symposium 6 [Palaeozoic Vertebrates]. iv + 123 pp. Fossils & Strata no. 50. Oslo: Taylor & Francis. Symposium, Sydney, Australia, 2004.
- LELIEVRE H. & JANVIER P. (1986) – L'Eusthénoptéridé (Osteichthyes, Sarcopterygii) du Famennien (Dévonien supérieur) du Tafilalt (Maroc) : nouvelle description – *Bull. MNHN*, Paris, **3**, 351-365.
- LELIEVRE H. & JANVIER P. (1988) – Un Actinistien (Sarcopterygii, Vertebrata) dans le Dévonien supérieur du Maroc – *Compte-Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **307**, 1425-1430.
- LELIÈVRE H., JANVIER P. & BLIECK A. (1993) – Silurian-Devonian vertebrate biostratigraphy of Western Gondwana and related terranes (South America, Africa, Armorica-Bohemia, Middle East). In: J. A. Long, Ed., *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography*, **7**, 139-173.
- LUKŠEVIČS E., LEBEDEV O.A. & ZAKHARENKO G.V. (2010) – Palaeozoogeographical connections of the Devonian vertebrate communities of the Baltica Province. Part I. Eifelian-Givetian – *Palaeoworld*, **19**, 94-107.

- MICHARD A., SOULAIMANI A., HOEPFFNER C., OUANAÏMI H., BAIDDER L., RJIMATI E.C. & SADDIQI O. (2010) – The southwestern branch of the Variscan belt: Evidence from Morocco – *Tectonophysics*, **492**, 1-24.
- RANDON C., DERYCKE C., BLIECK A., PERRI M.C. & SPALLETTA C. (2007) – Late Devonian-Early Carboniferous vertebrate microremains from the Carnic Alps, northern Italy – *Geobios*, **40**(6), 809-826.
- ROBARDET M. (2003) – The Armorica “microplate”: fact or fiction? Critical review of the concept and contradictory palaeobiogeographical data – *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **195**, 125-148.
- RÜCKLIN M. (2010) – A new Frasnian placoderm assemblage from the eastern Anti-Atlas, Morocco, and its palaeobiogeographical implications – *Palaeoworld*, **19**, 87-93.
- RÜCKLIN M. (2011) – First Selenosteid Placoderms from the eastern Anti-Atlas of Morocco; osteology, phylogeny and palaeogeographical implications – *Palaeontology*, **54**, Part 1, 25-62.
- TERMIER H. (1936) – Etudes géologiques sur le Maroc central et le Moyen Atlas septentrional – *Notes et Mémoires Service des Mines et de la Carte géologique*, tomes **I-IV** (33), 1-1566.
- TURNER S. & MILLER R.F. (2005) – New ideas about old sharks – *American Scientist*, **93**, 244-252.
- TURNER S. & YOUNG G.C. (1997) – Devonian vertebrate faunal response to eustatic sea-level changes in East Gondwana. In: House M.R., Ziegler W., Eds., *On Sea-Level Fluctuations in the Devonian* – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **199**, 117-127.
- WENDT J., AIGNER T. & NEUGEBAUER J. (1984) – Cephalopod limestone deposition on a shallow pelagic ridge: the Tafilalt-platform (Upper Devonian, eastern Anti-Atlas, Morocco) – *Sedimentology*, **31**, 601-625.
- YOUNG G.C. (1987) – Devonian palaeontological data and the Armorica problem – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **60**, 284-304.
- YOUNG G.C. (2003) – North Gondwana mid-Palaeozoic connections with Euramerica and Asia: Devonian vertebrate evidence – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **242**, 169-185.
- YOUNG G.C. (2006) – Biostratigraphic and biogeographic context for tetrapod origins during the Devonian: Australian evidence – *Alcheringa*, Special Issue **1**, 409-428.
- YOUNG G.C. (2010) – Analytical methods in palaeobiogeography, and the role of early vertebrate studies – *Palaeoworld*, **19**, 160-173.

- ZHAO W.J. & ZHU M. (2007) – Diversification and faunal shift of Siluro-Devonian vertebrates of China – *Geological Journal*, **42**, 351-369.
- ZHU J., DAI X. & CHEN Y. (2011) – Species composition and diversity of pelagic fishes based on a longline fishery catch in the North Pacific Ocean – *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, **29**(2), 261-269.

Une revue des placodermes et sarcoptérygiens du Dévonien du Maroc

Martin RÜCKLIN^{1,2} et Gaël CLÉMENT³

- 1 Naturalis Biodiversity Center, 2300 RA Leiden, The Netherlands, martin.rucklin@naturalis.nl
- 2 School of Earth Sciences, University of Bristol, Wills Memorial building, Queens Road, BS8 1RJ, Bristol, United Kingdom
- 3 Muséum national d'Histoire naturelle, UMR CR2P 7207 CNRS, MNHN, Univ. Paris 06, 57 rue Cuvier, CP 38, F-75005, Paris, France, gclement@mnhn.fr

► **Mots-clés** – Dévonien, Maroc, Paléobiogéographie, Placodermes, Sarcoptérygiens, Vertébrés.

► **Résumé** – Les terrains sédimentaires dévoniens du Maroc sont célèbres pour leurs fossiles d'invertébrés et de vertébrés d'une qualité de préservation exceptionnelle. Les placodermes du Dévonien inférieur du Maroc sont importants scientifiquement car ils apportent des informations inédites sur l'évolution des premiers vertébrés à mâchoires. Les vertébrés sont relativement abondants dans le Dévonien supérieur de l'Anti-Atlas Marocain, avec la présence de nombreux placodermes souvent de grande taille tels que *Titanichthys* et *Dunkleosteus*. La récente découverte dans le Frasnien du Maroc de fossiles de vertébrés préservés en trois dimensions a permis d'affiner les connaissances anatomiques des placodermes. La présence de ces formes marocaines, également connues sur le mégacontinent Laurussie, renforce l'hypothèse d'un contact étroit entre les mégacontinents Laurussie et Gondwana au cours du Dévonien supérieur, menant à une représentation paléogéographique différente de celles proposées par les modèles géophysiques.

A review of the placoderms and sarcopterygians from the Devonian of Morocco

► **Key-words** – Devonian, Morocco, Palaeobiogeography, Placoderms, Sarcopterygians, Vertebrates.

► **Abstract** – The Devonian of Morocco is famous for its outcrops of sedimentary rocks yielding outstandingly preserved fossils. The first finds of vertebrates in the Palaeozoic of Morocco were made in the Erfoud region, Tafilalt, by Clariond, L., Marçais, J. and Termier, H. in 1937. Three of the major Devonian outcrop areas yielding vertebrate fossils in Morocco are the Tafilalt and Maider Basins and the Dra Valley. Another Devonian outcrop area with vertebrate remains is M'rirt in central Morocco. In the Tafilalt and Maider, the Devonian is virtually complete from the Emsian to the Famennian, and vertebrate remains occur randomly throughout the entire series.

Recent investigations resulted in transects from basin to platform environments that were sampled for vertebrates, and new taphonomy and sedimentology evidences for the ecology of the first jawed vertebrates were provided. All these data are compared with vertebrate occurrences from lagerstätten of Europe and their stratigraphic ranges are considered in a global palaeobiogeographic view.

The Emsian (Lower Devonian) of the Dra valley (near Akka and Assa), Tafilalt and Maider has yielded the following placoderm vertebrates: *Atlantidosteus hollardi*, *Antineosteus lehmani*, and a supposed rhenanid. Placoderms from the Early Devonian of Morocco are crucial since they provide unique insights into the early evolution of jawed vertebrates.

The Eifelian (Middle Devonian) of the Dra valley has yielded remains of onychodontiform and dipnorhynchid sarcopterygians, the acanthodian *Machaeracanthus* cf. *peracutus*, as well as the placoderms *Maderia falipoui*, *Eastmanosteus* sp., *Hollandosteus marocanus* and an undetermined coccosteid.

The Upper Devonian outcrops of Morocco, in particular those of the Tafilalt and Maider, have yielded rich vertebrate faunas. The Late Devonian of the Dra valley has hitherto yielded only very few arthrodire and chondrichthyan remains. The Frasnian of the Maider is relatively well exposed north-east of Fezzou, near Jebel Issoumour, whereas in the Tafilalt it is not so well exposed and was classically thought to be sterile for vertebrate remains. This has changed through recent investigations and a rich vertebrate fauna is described from the Tafilalt. The first occurrence of a sarcopterygian osteolepidid in Africa is reported here on the basis of an isolated snout from Oued Talilit, as well as new vertebrate occurrences from the Frasnian of M'rirt, Central Morocco. The Famennian is well exposed in the Tafilalt, where placoderm remains are relatively abundant with occurrences of *Dunkleosteus*, *Tafilalichthys*, *Titanichthys*, as well as of undetermined mylostomatids



and selenosteids. Rare actinistian and tristichopterid sarcopterygian remains are also reported from this region.

Vertebrate remains are well known from the Anti-Atlas of Morocco, with remains of the apex predator *Dunkleosteus* and other placoderm and sarcopterygian fishes from the Late Devonian. The Moroccan occurrences of these forms, also known from the northern megacontinent Laurussia, provides evidence for a close contact between the two megacontinents Laurussia and Gondwana during the Late Devonian, and a palaeogeography that is somewhat different from the reconstructions based on geophysical data. The Devonian vertebrates from Morocco constitute a unique window into the early evolution of jawed vertebrates and provide crucial hints at the palaeoenvironment and palaeoecology that prevailed during this important evolutionary step.

الأسماك المصفحة للعصر الديفوني بالمغرب

كلمات مفتاح: فقاريات، أسماك مصفحة، جغرافية الانتشار الإحيائي القديم، العصر الديفوني، المغرب.

ملخص – تُشتهر الصخور الرسوبية للعصر الديفوني بالمغرب بمستحاثاتها للفقاريات، المحفوظة بشكل استثنائي، الأسماك المصفحة للديفوني السفلي هي ذات أهمية علمية خاصة بحيث أنها توفر معطيات جديدة عن تطور أول الفقاريات الفكية، بقايا الفقاريات وفيرة نسبيا في رواسب الديفوني العلوي لجبال الأطلس الصغير حيث يوجد العديد من الأسماك المصفحة مثل دانكليوستييس، الحيوان المفترس المربع لتلك الأزمنة، وقد أدى الاكتشاف الأخير في رواسب العصر الفرانسني، لمستحاثات فقاريات محفوظة، تقريبا في مجملها، أدى وساعد على صقل وتحسين المعرفة التشرحية، في ثلاثة أبعاد، لتطور الفقاريات الفكية الأولى. وجود هذه الأنواع المغربية، والمعروفة أيضا في القارة العظمى، أوراسيا، يقوي ويدعم فرضية وجود اتصال وثيق بين هذه الأخيرة وقارة الكوندوانا، خلال الديفوني المتأخر، مما أدى إلى إعطاء نظرة للجغرافية القديمة مغايرة لتلك التي اقترحتها، سابقا، النماذج الجيوفيزيائية.

مستحاثات العصر الديفوني للمغرب تفتح نافذة، فريدة من نوعها في العالم، لنمو وتطور الفقاريات الفكية الأولى، بحيث أنها تقدم معلومات حاسمة بشأن الظروف البيئية والإيكولوجية لهذه المرحلة من المراحل الكبرى في تاريخ وتطور الفقاريات.

Historique des recherches sur les vertébrés dévoniens du Maroc

Les premières découvertes de vertébrés paléozoïques eurent lieu dans la région d'Erfoud dans le Tafilalt par Louis Clariond, Jean Marçais, et Henri Termier en 1937 [Lehman, 1956]. Henri Termier eut de grandes difficultés à convaincre ses collègues que ces énormes os fossiles n'étaient pas ceux de dinosaures, mais bien ceux de grands placodermes arthrodires, tel *Titanichthys* [Janvier, 1996]. Toutefois, ce matériel n'a pas été immédiatement décrit en détail, son étude ayant été reportée en raison de la Seconde Guerre Mondiale [Lehman, 1956]. En 1950, une expédition du Service Géologique du Maroc accompagnée de Jean-Pierre Lehman a permis la mise au jour de très nombreux spécimens de placodermes dans la région du Tafilalt. Plusieurs articles furent alors publiés, principalement sur les restes de vertébrés du Dévonien supérieur [Lehman, 1956, 1976, 1977a, b, 1978]. Les premières descriptions de ces fossiles, ont posé les bases des recherches sur l'anatomie et la taxonomie de la faune de vertébrés du Dévonien du Maroc.

A partir de nouvelles découvertes et de dons de collectionneurs privés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, Hervé Lelièvre a décrit des nouveaux taxons de placodermes du Dévonien inférieur [Lelièvre, 1984a, b, 1991, 1995 ; Lelièvre et Janvier, 1986 ; Lelièvre *et al.*, 1993]. Utilisant la technique de la préparation par acide faible, Hervé Lelièvre a étudié en détail l'anatomie et la morphologie de nouveaux taxons et affiné celles de taxons supposés bien connus, lui permettant ainsi de compléter la connaissance de la faune de vertébrés dévoniens et d'affiner la taxonomie. Les microrestes de chondrichthyens et d'acanthodiens, découverts entre autres dans les résidus des préparations acides des grands vertébrés, ont été décrits par Claire Derycke [Derycke, 1992, Derycke *et al.*, 2008 ; voir aussi ce volume].

Grâce aux expéditions géologiques et paléontologiques initiées par l'Université de Tübingen et le Ministère de l'Énergie et des Mines de Rabat depuis les années 1980, un travail a été initié sur le Dévonien supérieur de l'Anti-Atlas Marocain, en particulier sur les localités à vertébrés datées du Frasnien. Le but principal était la découverte, la description et l'étude de nouveaux taxons dans leur contexte paléoenvironnemental. Des transects ont été effectués avec échantillonnages des vertébrés fossiles dans les terrains sédimentaires, du bassin à la plate-forme continentale, incluant des études sédimentologiques et taphonomiques permettant ainsi de mieux comprendre l'écologie des premiers vertébrés à mâchoires.

Une étude détaillée des placodermes du Maroc, tels que les Selenosteidae, a été complétée par des analyses phylogénétiques [Rücklin, 2011]. En tenant compte des calages stratigraphiques et des connaissances sur les gisements à conservation exceptionnelle

contemporains ayant livré des placodermes, l'ensemble des données a été combiné afin d'en déduire des considérations paléobiogéographiques et des reconstitutions paléogéographiques [Rücklin, 2010].

Abréviations institutionnelles

GPIT, Geologisch Paläontologische Institut, Tübingen ; **MNHN**, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Localités fossilifères et stratigraphie

Trois régions principales ont livré des fossiles de vertébrés dévoniens : les bassins du Tafilalt et du Maider, et la vallée du Dra (fig. 1). Les deux premières font partie de la région la plus à l'ouest du bassin de Béchar (Béni-Abbès), et la dernière de la région la plus à l'est du bassin de Tindouf. Ce dernier bassin s'étend vers l'ouest jusqu'au Sahara Occidental (fig. 1). Un autre affleurement dévonian présentant des fossiles de vertébrés est celui de M'irt, dans le centre du Maroc (fig. 1).

Dans les régions du Tafilalt et du Maider, le Dévonian s'étend pratiquement de l'Emsien (Dévonian inférieur) jusqu'au Famennien (Dévonian supérieur), avec des restes de vertébrés présents sporadiquement sur l'ensemble de la section. Les fossiles de vertébrés, datés de l'Emsien sont retrouvés dans les « premiers dépôts calcaires », au sein de nodules et de niveaux argilo-calcaires [Klug *et al.*, 2008 ; Lelièvre, 1984a, b]. Au Dévonian supérieur (fig. 2) les bassins sont séparés les uns des autres par des rampes carbonatées [Wendt et Belka, 1991 ; Lubeseder *et al.*, 2010].

Dévonian inférieur

Les terrains d'âge emsien de la vallée du Dra (près d'Akka et d'Assa), du Tafilalt et du Maider ont fourni les vertébrés suivants :

Classe PLACODERMI McCoy, 1848

Ordre RHENANIDA Broili, 1930

?Rhenanida gen. et sp. indet

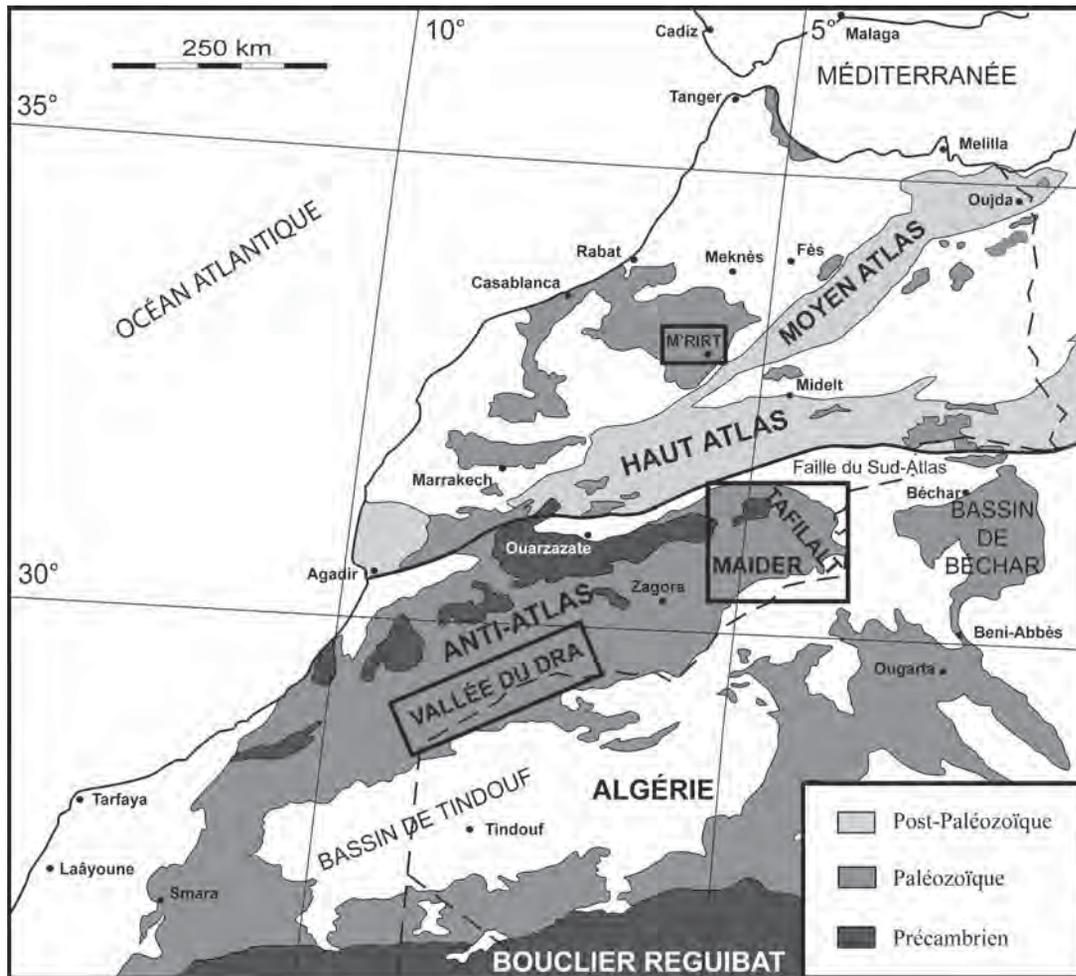
Ordre ARTHRODIRA Woodward, 1891

Sous-Ordre BRACHYTHORACI Gross, 1932

Famille indet.

Atlantidosteus hollardi Lelièvre, 1984 (fig. 3C)

Antineosteus lehmani Lelièvre, 1984 (fig. 3A, B)



► **Figure 1.** Carte du Maroc [d'après Kaufmann, 1998] avec localisation des sites à vertébrés dévoniens (Tafilalt, Maider, vallée du Dra et M'irt).

Figure 1. Map of Morocco [after Kaufmann, 1998] with the Devonian vertebrate-bearing localities (Tafilalt, Mader, Dra Valley and M'irt).

Classe ACANTHODII Owen, 1846

Nostolepis sp.

Haplacanthus sp.

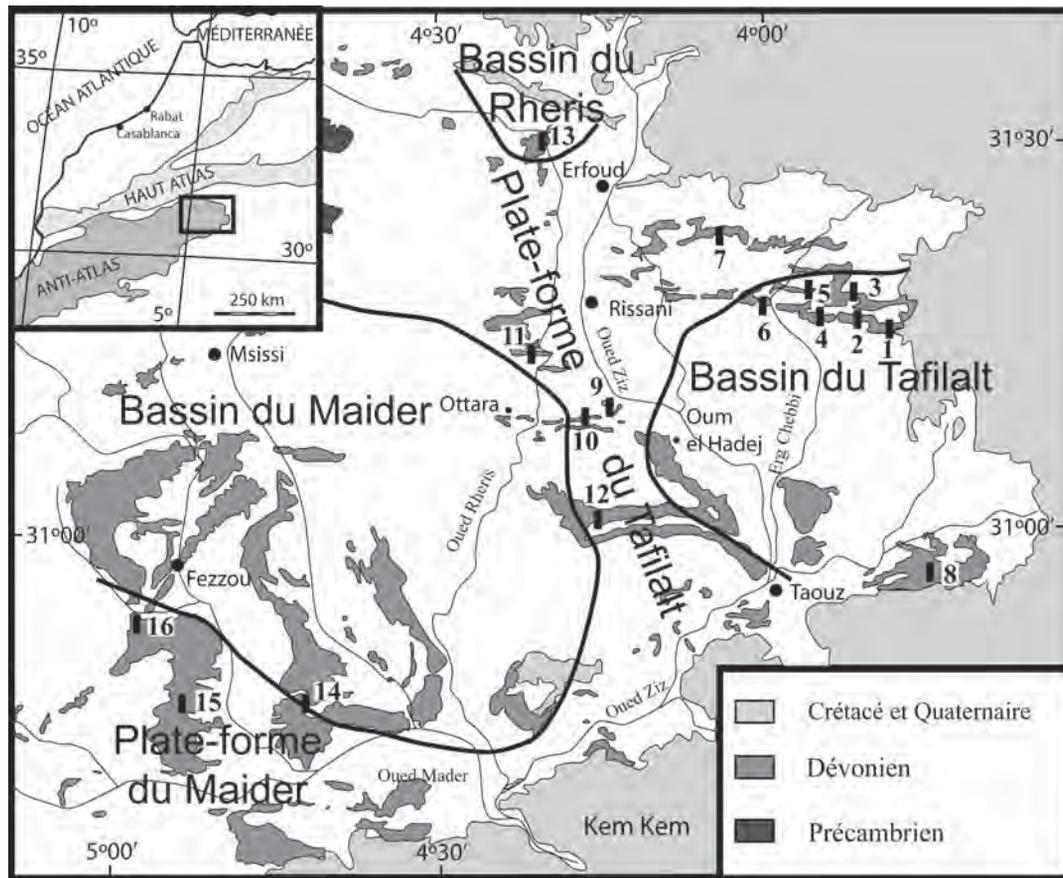
Acanthodidae gen. et sp. indet.

Machaeracanthus Newberry, 1857

M. sulcatus Lehman, 1976

Machaeracanthus cf. *M. peracutus* Newberry (fig. 3D, E)

Machaeracanthus sp.



► **Figure 2.** Carte détaillée des régions du Tafilalt et du Maider avec les localités fossilifères [d'après Rücklin, 2008]. 1 – Ouidane Chebbi, 2 – Achguig Sud, 3 – Achguig, 4 – Khorb el Atil, 5 – Achguig Tahtani, 6 – Hassi Tisserdimine, 7 – Hamar Laghdad, 8 – Hassi Nebech, 9 – Bou El Kikhe, 10 – Jebel Bou Ifarherioun, 11 – Mech Irdane, 12 – Oued Talilit, 13 – Lahmida, 14 – Madene Em Mrakib, 15 – Ait ou Nebgui, 16 – Mimsarn.

Figure 2. Detailed map of the Tafilalt and Mader with Devonian vertebrate-bearing localities [after Rücklin, 2008]. 1 – Ouidane Chebbi, 2 – Achguig Sud, 3 – Achguig, 4 – Khorb el Atil, 5 – Achguig Tahtani, 6 – Hassi Tisserdimine, 7 – Hamar Laghdad, 8 – Hassi Nebech, 9 – Bou El Kikhe, 10 – Jebel Bou Ifarherioun, 11 – Mech Irdane, 12 – Oued Talilit, 13 – Lahmida, 14 – Madene Em Mrakib, 15 – Ait ou Nebgui, 16 – Mimsarn.

Remarques sur les placodermes du Dévonien inférieur

Les placodermes *Atlantidosteus* et *Antineosteus* (Arthrodira, Brachythoraci, fig. 3A-C) sont considérés comme proches parents des genres Australiens *Goodradigbeeon* et *Taemasosteus* [Young, 2003]. Ces formes sont des Brachythoraci basaux, faisant partie des Migmatocephala, un clade groupe-frère des Eubrachythoraci dans l'analyse phylogénétique de Lelièvre

[1995]. Ces taxons sont alors importants pour l'interprétation de l'anatomie des vertébrés à mâchoires. Les caractères anatomiques diagnostiques de *Antineosteus lehmani* sont 1) une plaque pinéale avec des expansions latérales dirigées vers les plaques préorbitaires et 2) la région dorsale de l'orbite entièrement délimitée par la plaque postorbitaire [Lelièvre, 1984b]. Le toit crânien est large et aplati, en continuité avec l'armure thoracique. L'ornementation des plaques dermiques, composée de tubercules costulés, est typique de ce genre et permet la détermination de fragments isolés [Klug *et al.*, 2008, pl. 17, fig. 3].

Le genre *Atlantidosteus* est considéré comme plus dérivé, et groupe-frère du genre européen et nord-américain *Homostius* [Lelièvre, 1984a]. Ils présentent tous les deux une lame suborbitaire allongée et non ornementée [Young, 2003]. Le matériel de l'holotype est composé d'une plaque suborbitaire avec une lame fortement incurvée médialement, et d'une haute lame postorbitaire ornementée de très petits tubercules [fig. 3C, Lelièvre, 1984a].

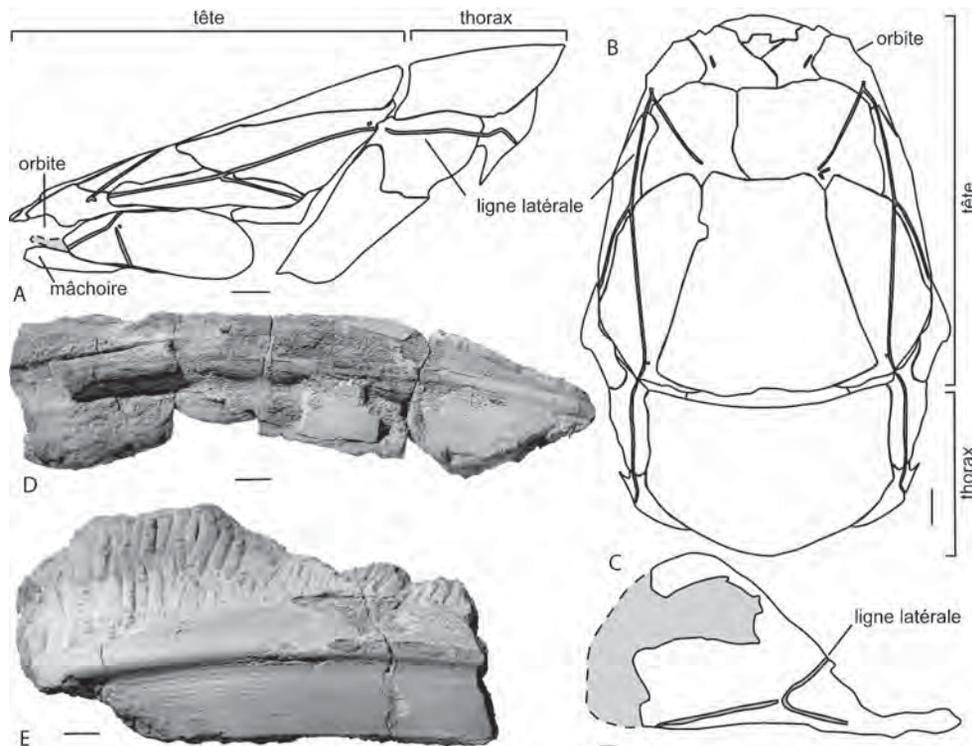
La présence de placodermes Rhenanida dans l'Emsien est en attente de confirmation et de description [Lelièvre *et al.*, 1993]. Ces spécimens ont une grande importance pour la compréhension de l'évolution des vertébrés car ils sont considérés soit comme faisant partie des membres les plus basaux des gnathostomes soit comme le groupe frère des acanthothoracides, considéré comme le clade le plus basal des placodermes [Goujet et Young 1995, 2004].

Remarques sur les acanthodiens du Dévonien inférieur

L'abondance d'épines isolées des acanthodiens *Machaeracanthus sulcatus* et *Machaeracanthus* cf. *M. peracutus* (fig. 3D, E) confirme la distribution globale des *Machaeracanthus* dans le Dévonien inférieur [Klug *et al.*, 2008]. Récemment *Antineosteus* et *Machaeracanthus* ont été retrouvés dans le bassin à Ouidane Chebbi, dans l'est du Tafilalt [Klug *et al.*, 2008]. Il est à noter qu'un spécimen de *Machaeracanthus* cf. *M. peracutus* a été découvert avec l'ensemble de ses épines des nageoires paires, bien que Burrow *et al.* [2010] considèrent la possibilité de l'existence de doubles paires d'épines aux nageoires pectorales. Des empreintes de squamation de *Machaeracanthus* sp. montrent une couverture d'écailles complète chez cet acanthodien [Klug *et al.*, 2008, planche 13, figures 12, 13].

Dévonien moyen

L'Eifelien de la Vallée du Dra a fourni des restes de sarcoptérygiens onychodontiformes [Lehman, 1976, 1977b ; Aquesbi, 1988], associés avec des restes de l'acanthodien *Machaeracanthus* cf. *M. peracutus*. Dans les bassins du Tafilalt et du Maider, les restes de vertébrés eiféliens sont retrouvés en association avec les coraux tabulés *Favosites* sp. et les goniatites *Anarcestes lateseptatus*.



- **Figure 3.** Placodermes et acanthodiens de l'Emsien du Maroc. A, B) *Antineosteus lehmani* [d'après Lelièvre, 1984b], C) plaque sous-orbitaire d'*Atlantidosteus hollardi* [d'après Lelièvre, 1984a], D, E) *Machaeracanthus* cf. *M. peracutus* [d'après Klug *et al.*, 2008]. Les lignes interrompues et la surface grisée représentent les zones manquantes. Echelles : 10 mm.
- **Figure 3.** Placoderm and acanthodian specimens from the Emsian of Morocco. A, B) *Antineosteus lehmani* [after Lelièvre, 1984b], C) suborbital plate of *Atlantidosteus hollardi* [after Lelièvre, 1984a], D, E) spines of *Machaeracanthus* cf. *M. peracutus* [from Klug *et al.*, 2008]. Dashed line and grey shaded area represent the missing parts. Scale bars equal 10 mm.

Classe PLACODERMI McCoy, 1848
 Ordre ARTHRODIRA Woodward, 1891
 Sous-Ordre BRACHYTHORACI Gross, 1932
 Famille COCCOSTEIDAE
 Coccosteidae gen. et sp. indet.
 Famille DUNKLEOSTEIDAE Stensiö, 1963
 Eastmanosteus sp.
 Famille indet.
 Maideria falipoui Lelièvre, 1995
 ARTHRODIRA indet.
 Hollardosteus marocanus Lehman, 1976

Classe ACANTHODII Owen, 1846

Machaeracanthus sp.

Machaeracanthus cf. *M. peracutus*

Classe OSTEICHTHYES Huxley, 1880

Sous-Classe SARCOPTERYGII Romer, 1955

Famille DIPNORHYNCHIDAE Berg, 1940

Dipnotuberculus gnathodus Campbell *et al.*, 2002

Famille ONYCHODONTIDAE Woodward, 1891

Onychodontiformes gen. et sp. indet.

Remarques sur les placodermes et sarcoptérygiens du Dévonien moyen

Hollardosteus est un genre de placodermes aux affinités incertaines, bien qu'il puisse être considéré comme un grand brachythoracide à ornementation tuberculée, avec un inférognathal de type dunkleostéide portant une cuspide antérieure bien développée [Lelièvre *et al.*, 1993].

Le dipneuste *Dipnotuberculus gnathodus* [Campbell *et al.*, 2002], du Givétien du Jebel Issoumour dans le bassin du Maider, montre des affinités avec le genre *Dipnorhynchus* du Dévonien inférieur (Emsien) d'Europe et d'Australie, l'un des genres de dipneustes parmi les plus basaux.

Des restes d'onychodontiformes sont parfois signalés dans le Dévonien du Maroc mais un seul spécimen a été décrit [Lehman, 1976 ; Aquesbi, 1988]. Ce spécimen, découvert dans la région d'Akka, au nord-est de Tindouf, reste en nomenclature ouverte bien qu'il ressemble aux genres *Grossius* (du Dévonien moyen d'Espagne) et *Onychodus* (connu entre autres dans le Dévonien moyen et supérieur d'Amérique du Nord, d'Asie, d'Europe et d'Australie).

Dévonien supérieur

Les affleurements du Dévonien supérieur du Maroc, en particulier ceux du Tafilalt et du Maider, ont livré une riche faune de vertébrés [Lehman, 1956, 1976, 1977a, b, 1978]. Le Dévonien supérieur de la Vallée du Dra a, en comparaison, fourni peu de restes d'arthrodires et de chondrichthyens.

Frasnien

Le Frasnien du Maider est relativement bien exposé au nord-est de Fezzou, près du Jebel Issoumour. Au contraire, le Frasnien du Tafilalt est comparativement peu étendu et

était classiquement connu pour ne pas avoir livré de fossiles de vertébrés, jusqu'aux récentes investigations ayant révélées de nouvelles localités à vertébrés [Rücklin, 2010, 2011]. Deux niveaux fossilifères sont classiquement reconnus : le niveau inférieur caractérisé par les goniatites *Manticoceras* sp. et *Beloceras kayseri*, et le niveau supérieur composé de schistes argileux avec le genre de goniatites *Cheiloceras*. Ces deux niveaux ont livré des restes de chondrichthyens (*Ctenacanthus* sp.) et de nombreux placodermes tels que *Holonema* sp., *Aspidichthys* sp. et un Selenosteidae gen. et sp. indet. L'âge frasnien supérieur du niveau inférieur est confirmé par les travaux de Rücklin [2010, 2011], tandis que le niveau supérieur est désormais très certainement à attribuer au Famennien (obs. pers. MR).

La composition de la faune de vertébrés du Frasnien du Tafilalt est actualisée comme suit :

- Classe PLACODERMI McCoy, 1848
- Ordre PTYCTODONTIDA Gross, 1932
- Famille PTYCTODONTIDAE Woodward, 1891
 - Ptyctodus* sp.
- Ordre ARTHRODIRA Woodward, 1891
- Sous-Ordre BRACHYTHORACI Gross, 1932
- Famille SELENOSTEIDAE Dean, 1901
 - Enseosteus marocanensis* Rücklin, 2011 (fig. 4A)
 - Walterosteus lelievrei* Rücklin, 2011
 - Rhinosteus* cf. *R. parvulus*
 - Draconichthys elegans* Rücklin, 2011 (fig. 4B)
- Famille LEIOSTEIDAE Stensiö, 1963
 - Erromenosteus* sp.
- Famille TREMATOSTEIDAE Gross, 1932
 - Brachyosteus* sp.
- Famille BRACHYDEIRIDAE Gross, 1932
 - Brachydeirus* sp.
 - Oxyosteus* sp.
- Famille DINICHTHYIDAE Newberry, 1885
 - Gen. et sp. indet
- Famille MYLOSTOMATIDAE Woodward, 1891
 - Dinomylostoma* sp.
- Famille HOLONEMATIDAE Obruchev, 1932
 - Holonema* sp.
- ARTHRODIRA incertae sedis
 - Aspidichthys* sp.
- Classe SARCOPTERYGII Romer, 1955
 - Osteolepididae indet. (fig. 4C-E)

Remarques sur les placodermes et sarcoptérygiens du Frasnien

L'abondante et diversifiée faune de placodermes du Frasnien du Maroc est également remarquable par la qualité des spécimens découverts, souvent conservés en trois dimensions, en particulier des armures thoraciques et des crânes complets. La préparation de ces spécimens par la technique de l'attaque par acide faible a permis des descriptions anatomiques très détaillées [Rücklin, 2011].

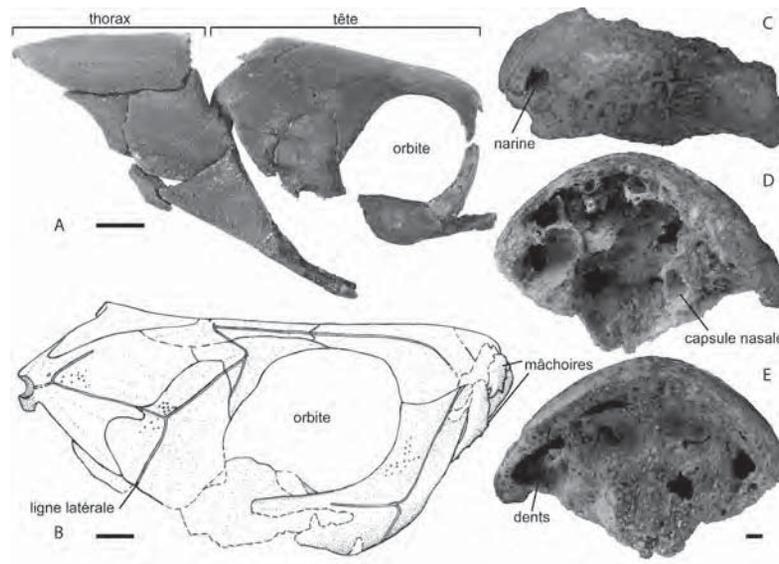
Les Selenosteidae sont des arthrodières dérivés montrant une large région orbitaire, un contact antérieur réduit entre les éléments dorsaux et ventraux de la ceinture pectorale, et un élargissement de la région d'attache de la nageoire pectorale sur le scapulocoracoïde. Ces spécificités anatomiques autorisent une flexibilité importante de la nageoire pectorale, entraînant des possibilités de mouvements amples et une mobilité efficace. Les placodermes sélénostéides dont les mâchoires présentent de forts denticules, tel *Draconichthys elegans* (fig. 4B), étaient probablement des prédateurs carnivores efficaces.

Les Ptyctodontidae sont des placodermes latéralement aplatis avec un contact dermique bien développé entre le crâne et le thorax. Ces formes, présentant également un rostre allongé, possèdent un fort élargissement des os des mâchoires laissant supposer un mode de manducation de type broyeur.

Les Ptyctodontidae ont également des os des mâchoires élargis, avec des alternances de lamelles de dentine, et partagent avec les Mylostomatidae un mode de manducation de type durophage.

Les placodermes de grande taille sont représentés par des restes de Dinichthyidae et par des plaques dermiques très épaisses et fortement tuberculées de l'énigmatique *Aspidichthys*, longtemps considéré comme un Holonematidae, mais aux affinités phylogénétiques non encore élucidées.

Un petit museau incomplet de sarcoptérygien ostéolépidide (fig. 4C-E) a été découvert en 2007, dans le Frasnien supérieur (Zone à conodontes *linguiformis*) de l'Oued Talilit (synclinal d'Amessoui). Ce spécimen, préparé à l'acide formique dilué, ne présente malheureusement aucun caractère anatomique permettant de lui attribuer un rang taxonomique plus précis. Le museau est large, recouvert de cosmine, et présente une large narine antérieure de forme circulaire. Les surfaces de recouvrement pour les vomers sont étendues et sans relief, les cavités internasales ainsi que la crête médiane internasale sont peu développées. Les capsules nasales sont observables en vue dorsale, la région dorsale du museau ayant été détruite par l'érosion. Ce spécimen représente le premier signalement d'un ostéolépidide dans le Dévonien d'Afrique.



► **Figure 4.** Les placodermes sélénostéides A) *Enseosteus maroccanensis* [Rücklin, 2011], B) *Draconichthys elegans* [Rücklin, 2011] et l'ostéolépidide indéterminé (MNHN.F.MCD208) du Frasnien de l'Oued Talilit (Amessoui), C) vue antérieure, D) vue dorsale et E) vue ventrale. Echelles : 10 mm (A, B) et 1 mm (C-E).
Figure 4. *Selenosteoid placoderms* A) *Enseosteus maroccanensis* [Rücklin, 2011], B) *Draconichthys elegans* [Rücklin, 2011], and the indetermined osteolepidid (MNHN.F.MCD208) from the Frasnian of Oued Talilit (Amessoui), in C) anterior, D) dorsal and D) ventral views. Scale bar equals 10 mm (A, B) and 1 mm (C-E).

Au cours de cette même mission de recherche de 2007 des restes de placodermes ont été mis en évidence dans le Frasnien supérieur de M'irt, dans le centre du Maroc.

Famennien

Le Famennien est bien exposé dans le Tafilalt, avec des restes de vertébrés relativement abondants mais peu diversifiés. Ces restes sont associés à des conodontes de la zone à *Palmatolepis marginifera*, qui s'étend du Famennien 2 au Famennien 3.

Classe PLACODERMI McCoy, 1848
 Ordre ARTHRODIRA Woodward, 1891
 Sous-Ordre BRACHYTHORACI Gross, 1932
 Famille SELENOSTEIDAE Dean, 1901
 Selenosteidae gen. et sp. indet.
 Famille DUNKLEOSTEIDAE Stensiö, 1963

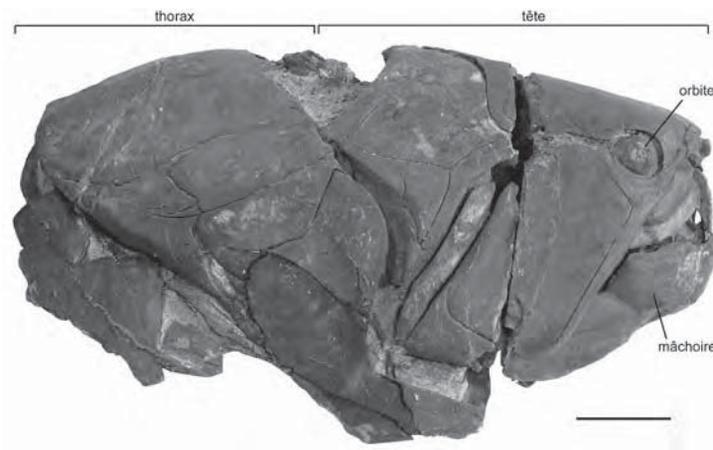
Dunkleosteus marsaisi Lehman, 1956
Dunkleosteus terrelli (Newberry, 1873) (fig. 5)
Famille MYLOSTOMATIDAE Woodward, 1891
Tafilalichthys lavocati Lehman, 1956
Mylostomatidae gen. et sp. indet.
Famille TITANICHTHYIDAE Dean, 1901
Titanichthys termieri Lehman, 1956
Classe SARCOPTERYGII Romer, 1955
Actinistia gen. et sp. indet.
Tristichopteridae gen. et sp. indet.

Remarques sur les placodermes et sarcoptérygiens du Famennien

Les restes de vertébrés famenniens sont dominés par de grandes plaques dermiques, et parfois des crânes et armures thoraciques complets, du genre de placoderme *Dunkleosteus* (fig. 5). Ces prédateurs sont caractérisés par : une grande taille, de très petites orbites, un contact entre les plaques marginale et centrale, une faible échancrure de la plaque centrale pour recevoir la plaque postorbitaire, une petite plaque spinale très courbe, de larges plaques gnathales comprenant un infragnathal avec une cuspidé antérieure bien développée et une région occlusale postérieure acérée, et une paire de supragnathaux en contact avec le parasphénoïde [Carr et Hlavin, 2010]. Le matériel du Maroc comprend des spécimens en trois dimensions avec la région nasale et les plaques gnathales en position anatomique (fig. 5).

Tafilalichthys lavocati est un grand arthrodire eubrachythoracide possédant un toit crânien proportionnellement plus large que long. Une large échancrure postérieure du toit crânien délimite la marge antérieure d'un espace nuchal prononcé entre le crâne et l'armure thoracique. Cette dernière présente une plaque médiane dorsale avec un processus médial antérieur développé. La marge postérieure de la plaque postérolatérale est échancrée, formant ainsi une partie d'une large ouverture pour la nageoire pectorale.

D'imposants restes de *Titanichthys termieri*, avec une longueur totale de la tête et de l'armure thoracique estimée à deux mètres, sont caractérisés par une courte et large plaque nuchale, un épaissement de la marge postérieure de la plaque nuchale pour les muscles élévateurs de la tête, et un contact crânio-thoracique bien développé [Denison, 1978]. La plaque médiane dorsale de l'armure thoracique présente une marge antérieure concave, deux processus de chaque côté, ainsi qu'une forte expansion de la marge postérieure.



- **Figure 5.** *Dunkleosteus terrelli* (GPIT/PD/9) du Famennien du Jebel Bou Ifarherioun, en vue latérale droite. Echelle : 10 cm.
- **Figure 5.** *Dunkleosteus terrelli* (GPIT/PD/9) from the Famennian of Jebel Bou Ifarherioun, in right lateral view. Scale bar equals 10 cm.

Quelques rares éléments dermiques, d'un sarcoptérygien actinistien (coelacanthe), dont la région antérieure d'un crâne, ont été découverts au moment de la préparation par acide faible des restes de *Dunkleosteus marsaisi* d'Hamar Lagdad et de l'Oued Chebbi [Lelièvre et Janvier, 1988]. Ce spécimen est anatomiquement proche du coelacanthe basal *Diplocercides*, connu dans le Frasnien d'Iran et d'Allemagne (e.g. Bad Wildungen et Bergisch-Gladbach), et peut-être dans le Carbonifère d'Irlande et d'Ecosse [Forey, 1998].

Un sarcoptérygien tétrapodomorphe tristichoptéride, probablement proche du genre *Eusthenopteron*, a d'abord été décrit par Lehman [1977a, 1978] puis redécrit par Lelièvre et Janvier [1986]. Le spécimen, provenant d'Achguig dans le Tafilalt, présente la région postéroventrale de la joue, ainsi que la mâchoire inférieure et la série operculo-gulaire en connexion anatomique. Les dents sont de type polyplocodonte et présentent des bords carénés. Les écailles arrondies sont très fines et ornementées de nombreuses rides sinueuses [Lelièvre et Janvier, 1986]. Des prospections régulières dans le Dévonien supérieur d'Achguig n'ont jusqu'à présent pas permis la découverte de matériel complémentaire de tétrapodomorphes.

Paléobiogéographie

Les compositions et affinités des assemblages fauniques de placodermes et de sarcoptérygiens du Maroc changent significativement au cours du Dévonien, autorisant ainsi certaines considérations paléobiogéographiques. Les assemblages fauniques du Dévonien

inférieur et moyen présentent des affinités gondwaniennes marquées, incluant également des relations avec le terrane Armorica [Young, 1987]. L'acanthodien *Machaeracanthus*, fréquemment retrouvé dans les ichthyofaunes dévoniennes du Gondwana, est commun dans l'Emsien du Maroc [Klug *et al.*, 2008]. La présence simultanée du genre d'arthrodires *Atlantidosteus* au Maroc et en Australie [Young, 2003] suggère une affinité gondwanienne commune et une répartition le long des marges nord et est du Gondwana. L'absence au Maroc de taxons caractéristiques de l'Emsien et de l'Eifelien de Laurussie pourrait être en accord avec l'hypothèse d'un large Océan Rhéique séparant les mégacontinents Gondwana et Laurussie.

Ces affinités particulières du Dévonien inférieur et moyen du Maroc changent brutalement au Frasnien avec les présences dans le Tafilalt et le Maider des arthrodires *Enseosteus*, *Walterosteus*, *Rhinosteus*, *Brachydeirus*, *Oxyosteus*, *Brachyosteus* et *Aspidichthys*, et peut-être du coelacanthe *Diplocercides*, également communs dans la localité de Bad Wildungen (Allemagne) en Laurussie [fig. 6 ; Rücklin, 2010]. Ces affinités proches entre les assemblages du Dévonien supérieur de Laurussie et du Gondwana pourraient indiquer qu'aucune barrière géographique n'était plus présente entre les deux mégacontinents et que l'océan les séparant se réduisait progressivement au cours du Dévonien supérieur (fig. 6).



► **Figure 6.** Reconstitution paléogéographique globale au Dévonien supérieur [d'après Rücklin 2010]. 1 – Bad Wildungen, Allemagne, 2 – Anti-Atlas, Maroc, 3 – Montagne Noire, France, 4 – Holy Cross Mountains, Pologne, 5 – Iran, 6 – Gogo, Australie.

Figure 6. Global palaeogeographical reconstruction for the Late Devonian [after Rücklin 2010]. 1 – Bad Wildungen, Germany, 2 – Anti-Atlas, Morocco, 3 – Montagne Noire, France, 4 – Holy Cross Mountains, Poland, 5 – Iran, 6 – Gogo, Australia.

A partir du Dévonien supérieur, l'abondance de larges arthrodiens tels que *Dunkleosteus* et *Titanichthys*, répandus au Maroc et en Laurussie (principalement en Amérique du Nord, Belgique et Pologne), leur présence limitée à l'ouest du Gondwana à partir du Famennien, et leur absence sur la marge est du Gondwana pourraient indiquer un fort rapprochement des deux mégacontinents, avec un contact dans l'est ayant pu former une barrière géographique [Young, 1987].

Il est cependant important de noter que l'étude des restes des vertébrés du Lochkovien-Praguien pourrait indiquer qu'un rapprochement entre la Laurussie et le Gondwana aurait déjà eu lieu au Dévonien inférieur [Dupret *et al.*, 2011].

Conclusions

Les assemblages de vertébrés du Maroc, inhabituellement abondants et diversifiés, sont principalement dominés par les placodermes. La préservation exceptionnelle des spécimens, parfois en trois dimensions, permet d'affiner les connaissances anatomiques et phylogénétiques. Les placodermes sont parmi les premiers vertébrés à mâchoires et forment ainsi un groupe d'étude majeur pour la compréhension de cette étape clé de l'évolution des vertébrés. Les distributions paléobiogéographiques des assemblages de vertébrés marocains au cours du Dévonien permettent de mieux comprendre les affinités gondwaniennes des faunes du Dévonien inférieur et moyen et la proximité géographique entre le Gondwana et la Laurussie pendant le Dévonien supérieur.

Remerciements

Les soutiens financiers ont été alloués à M. R. par la Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG), SYNTHESYS, les actions Marie-Curie, Freunde der Universität Tübingen, Von Kettner Stiftung, Karlsruhe et par le projet de M. D. Brazeau du Conseil Européen de Recherche sur le septième programme cadre (FP/2007-2013) / ERC numéro 311092. L'aide financière des travaux de terrain en 2007 pour M. R., G. C., P. Gerrienne (Liège) et B. Meyer-Berthaud (Montpellier) a été apportée par le projet Eclipse II « Le processus de terrestrialisation : modélisation des interactions complexes à l'interface biosphère – géosphère ». Cet article est une contribution à l'ANR TERRES (ANR-2010-BLAN-607-03), qui a fait suite au projet Eclipse II.

Nos plus sincères remerciements à B. Meyer-Berthaud (Montpellier) et P. Gerrienne (Liège) pour leurs contributions aux recherches de terrain au Maroc en 2007. S. Sonderfeld

(London), C. Rücklin (Stuttgart), B. Ziegler (Hörbranz), S. Lubeseder (Kassel), J. Rath (Stuttgart), R. Messbacher (Kassel), I. Ibrahim (Erfoud), N. Fjer (Karlsruhe) sont également remerciés pour leurs participations aux missions de recherche dans les terrains dévoniens du Maroc. J. Wendt (Tübingen), C. Klug (Zürich), D. Korn (Berlin) et E. Frey (Karlsruhe) ont soutenu le travail de M. R. Nous remercions également très chaleureusement Carine Randon (Université Paris 6) pour la datation précise du site Frasnien de l'Oued Talilit.

Nous aimerions également exprimer notre reconnaissance à V. Dupret (Uppsala) et P. Janvier (Paris) qui ont bien voulu relire le manuscrit et nous faire part de leurs commentaires et suggestions.

Nos plus sincères remerciements sont dus à Mohammed Haddane et Fatima Bouyayahoui du Ministère de l'Énergie et des Mines de Rabat pour l'obtention des permis et l'autorisation d'exportation des spécimens collectés. Nos remerciements sincères S. Zouhri (Casablanca) pour l'organisation de ce volume.

Références

- AQUESBI N. (1988) – Etude d'un onychodontiforme (Osteichthyes, Sarcopterygii) du Dévonien moyen (Eifelien) du Maroc – *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4^e Série, Section C, **10**(2), 181-196.
- BURROW C. J., DESBIENS S., EKRT B. & SÜDKAMP W.H. (2010) – A new look at *Machaeracanthus*. In: D.K. ELLIOTT, J.G. MAISEY, X. YU D. MIAO D., Eds., *Morphology, Phylogeny and Paleobiogeography of Fossil Fishes* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, 59-84.
- CAMPBELL K.S.W., BARWICK R.E., CHATTERTON B.D.E. & SMITHSON T.R. (2002) – A new Middle Devonian dipnoan from Morocco: structure and histology of the dental plates – *Records of the Western Australian Museum*, **21**, 39-61.
- CARR R.K. & HLAVIN W.J. (2010) – Two new species of *Dunkleosteus* Lehman, 1956, from the Ohio Shale Formation (USA, Famennian) and the Kettle Point Formation (Canada, Upper Devonian) and a cladistic analysis of the Eubrachythoraci (Placodermi, Arthrodira) – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **159**, 195-222.
- DENISON R.H. (1978) – Placodermi. *Handbook of paleoichthyology*, Volume 2 – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 128 p.
- DERYCKE C. (1992) – Microrestes de sélaciens et autres vertébrés du Dévonien supérieur du Maroc – *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle*, Paris, 4^e série, 14, section C (1), 15-61.

- DERYCKE C., SPALLETTA C., PERRI M.C. & CORRADINI C. (2008) – Famennian chondrichthyan microremains from Morocco and Sardinia – *Journal of Paleontology*, **82**(5), 984-995.
- DUPRET V.C., MARTINEZ-PÉREZ C. & BOTELLA, H. (2011) – First Gondwanan record of actinolepids (Vertebrata: Placodermi: Arthrodira) from the Lochkovian (Early Devonian) of Spain and its palaeobiogeographic significance – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **310**(3-4), 273-282.
- FOREY P.L. (1998) – History of the coelacanth fishes – Chapman & Hall, 419 p.
- GOUJET D. & YOUNG G.C. (1995) – Interrelationships of placoderms revisited – *Geobios*, Mem. Spec. **19**, 89-95.
- GOUJET D. & YOUNG G.C. (2004) – Placoderm anatomy and phylogeny: new insights – In: G. ARRATIA, M.V.H. WILSON & R. CLOUTIER, Eds., Recent advances in the origin and early radiation of vertebrates – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, 109-126.
- JANVIER P. (1996) – Early vertebrates. Oxford monographs on geology and geophysics, 33 – Oxford University Press, Oxford, 360 p.
- KAUFMAN B. (1998) – Facies, stratigraphy and diagenesis of Middle Devonian reef- and mud-mounds in the Mader (eastern Anti-Atlas, Morocco) – *Acta Geologica Polonica*, **48**, 43-106.
- KLUG C., KRÖGER B., KORN D., RÜCKLIN M., SCHEMM-GREGORY M., DE BAETS K. & MAPES R.H. (2008) – Ecological change during the early Emsian (Devonian) in the Tafilalt (Morocco), the origin of the Ammonoidea, and the first pyrgocystid edrioasteroids, machaerids and phyllocarids – *Palaeontographica*, Abt. A, **283**, 83-176.
- LEHMAN J.-P. (1956) – Les arthrodirés du Dévonien supérieur du Tafilalt (Sud marocain) – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **129**, 1-70.
- LEHMAN J.-P. (1976) – Nouveaux poissons fossiles du Dévonien du Maroc – *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **62**, 1-34.
- LEHMAN J.-P. (1977a) – Sur la présence d'un ostéolépiforme dans le Dévonien supérieur du Tafilalt – *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **285**, 151-153.
- LEHMAN J.-P. (1977b) – Nouveaux arthrodirés du Tafilalt et de ses environs – *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **63**, 105-132.
- LEHMAN J.-P. (1978) – A propos de deux poissons du Famennien du Tafilalet – *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **64**, 143-152.

- LELIÈVRE H. (1984a) – *Atlantidosteus hollardi* n. g., n. sp., nouveau Brachythoraci (Vertébrés, Placodermes) du Dévonien inférieur du Maroc présaharien – *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4^e Série, Section C, **6**(2), 197-208.
- LELIÈVRE H. (1984b) – *Antineosteus lehmani* n. g., n. sp., nouveau Brachythoraci du Dévonien inférieur du Maroc présaharien – *Annales de Paléontologie, Vertébrés*, **70**(2), 116-158.
- LELIÈVRE H. (1991) – New information on the structure and the systematic position of *Tafilalichthys lavocati* (placoderm, arthrodire) from the Late Devonian of Tafilalt, Morocco. In: M.M. CHANG, Y.H. LIU & G.R. ZHANG, Eds., Early vertebrates and related problems of evolutionary biology – *Science Press*, Beijing, 121-130.
- LELIÈVRE H. (1995) – Description of *Maideria falipoui* n. g., n. sp., a long snouted brachythoracid (Vertebrata, Placodermi, Arthrodira) from the Givetian of Maider (South Morocco), with a phylogenetic analysis of primitive brachythoracids – *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, 4^e série, Section C, **17**, 163-207.
- LELIÈVRE H. & JANVIER P. (1986) – L'eusthénoptéridé (Osteichthyes, Sarcopterygii) du Famennien (Dévonien supérieur) du Tafilalt (Maroc): nouvelle description – *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4^e série, Section C, **8**(3), 351-365.
- LELIÈVRE H. & JANVIER P. (1988) – Un Actinistien (Sarcopterygii, Vertebrata) dans le Dévonien supérieur du Maroc – *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Paléontologie, Série 2*, **307**, 1425-1430.
- LELIÈVRE H., JANVIER P. & BLIECK A. (1993) – Silurian-Devonian vertebrate biostratigraphy of western Gondwana and related terranes (South America, Africa, Armorica-Bohemia, Middle East). In: J.A. LONG, Ed. Palaeozoic vertebrate biostratigraphy and biogeography – *Belhaven Press*, London, 139-173.
- LUBESSEDER S., RATH J., RÜCKLIN M. & MESSBACHER R. (2010) – Controls on Devonian hemi-pelagic limestone deposition analyzed on cephalopod ridge to slope sections, Eastern Anti-Atlas, Morocco – *Facies*, **56**, 295-315.
- RÜCKLIN M. (2008) – Placoderms from the Frasnian Kellwasser facies of southern Morocco: osteology, phylogeny, taphonomy and palaeobiogeographical implications. Unpublished Ph.D. dissertation. University of Tübingen, 121p.
- RÜCKLIN M. (2010) – A new Frasnian placoderm assemblage from the eastern Anti-Atlas, Morocco, and its palaeobiogeographical implications – *Palaeoworld*, **19**, 87-93.
- RÜCKLIN M. (2011) – First selenosteid placoderms from the eastern Anti-Atlas of Morocco; osteology, phylogeny and palaeogeographical implications – *Palaeontology*, **54**, 25-62.

- WENDT J. & BELKA Z. (1991) – Age and depositional environment of Upper Devonian (Early Frasnian to Early Famennian) Black Shales and Limestones (Kellwasser Facies) in the eastern Anti-Atlas, Morocco – *Facies*, **25**, 51-90.
- YOUNG G.C. (1987) – Devonian palaeontological data and the Armorica problem – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **60**, 283-304.
- YOUNG G.C. (2003) – A new species of *Atlantidosteus* Lelièvre, 1984 (Placodermi, Arthrodira, Brachythoraci) from the Middle Devonian of the Broken River area (Queensland, Australia) – *Geodiversitas*, **25**(4), 681-694.

Les vertébrés du Permien et du Trias du Maroc (bassin d'Argana, Haut Atlas occidental) : une fenêtre ouverte sur l'évolution autour de la grande crise fini-paléozoïque

Fatima KHALDOUNE¹, Nour-Eddine JALIL^{1,2}, Damien GERMAIN^{1,2},
J. Sébastien STEYER²

- 1 Département de géologie "Biodiversité et Dynamique des Écosystèmes", Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad, Boulevard du Prince Moulay Abdellah B.P. 2390, Marrakech 40000, Maroc.
- 2 Sorbonne Universités, CR2P CNRS-MNHN-UPMC Paris 6, Département Histoire de la Terre, MNHN, CP 38, 8, rue Buffon Paris, 75005 France

► **Mots-clés** – Actinopterygii, Lepospondyli, Temnospondyli, Amniota, Permien, Trias, liste faunique, biostratigraphie, Pangée.

► **Résumé** – Le bassin d'Argana (Haut Atlas occidental, Maroc) contient une immense série de sédiments continentaux s'étendant du Permien moyen-supérieur au Jurassique inférieur. Cette série est subdivisée en huit unités lithostratigraphiques, de l'unité T1 à la base (à l'est) jusqu'à l'unité T8 au sommet (à l'ouest). Elle correspond essentiellement à des conglomérats, grès et siltites, et porte la trace d'événements extensifs liés à l'ouverture de l'océan Atlantique. Ce bassin a fourni de nombreux fossiles qui documentent une période clé de l'histoire évolutive des vertébrés, incluant la plus grande crise que la Terre n'ait jamais connue, la crise Permien-Trias. Ces restes de vertébrés proviennent de sept niveaux répartis dans quatre unités lithostratigraphiques. La comparaison des assemblages fauniques de ces unités avec des formations géologiques contemporaines et bien documentées a permis de préciser l'âge des niveaux fossilifères du bassin.

Deux niveaux fossilifères sont connus dans l'unité T2 (Membre de Tourbihine). L'un, daté du Permien supérieur, a livré des parareptiles paréiasaures (*Arganaceras vacanti*, Pareiasauria gen. et sp. indéterminés 1 et 2), des eureptiles captorhinidés (*Acrodonta irerhi* et un Moradisaurinae indéterminé), un amphibien lépospondyle (« *Diplocaulus* » *minimus*) et un temnospondyle (gen. et sp. indet.). L'autre niveau, sous le premier, a récemment livré des restes d'un captorhinidé moradisauriné (en cours d'étude). L'unité T3 (Membre de Tanameurt) n'a fourni que des ichnofossiles chirothéroïdes (*Synaptichnium*, *Chirotherium*, *Brachychirotherium*, *Isochirotherium*) qui suggèrent un âge Trias inférieur (Olénékien). Le sommet de l'unité T4 (Membre d'Aglégéal) du Trias moyen (Anisien) a livré un temnospondyle cyclotosauridé proche d'*Eocyclotosaurus* (en



cours d'étude). L'unité T5 (Membre Irohalène) a livré le plus grand nombre de vertébrés du bassin d'Argana. A sa base, un fragment de maxillaire attribué à un reptile rhynchosaure a été récemment découvert, juste au dessus du passage T4-T5 (en cours d'étude). Plus haut, la base de la T5 a livré des actinoptérygiens (*Dipteronotus gibbosus*, *Mauritanichthys rugosus*, cf. *Ischnolepis*, cf. *Procheirichthys*, cf. *Atopocephala*), des sarcoptérygiens Dipnoi (*Arganodus atlantis*) et Actinistia (Latimerioidei gen. et sp. indet.), des temnospondyles Metoposauridae (*Dutuitosaurus ouazzoui*) et Almasauridae (*Almasaurus habbazi*), des synapsides Dicynodontia (*Moghreberia nmachouensis*, *Azarifeneria barrati* et *A. robustus*), un archosauromorphe (*Azendohsaurus laaroussii*) initialement décrit comme un dinosaure ornithischien ou «prosauropode», un phytosaure (*Arganarhinus magnoculus*) et des archosaures Aetosauria et Raurisuchia (*Arganasuchus dutuiti*). Le sommet de l'unité T5 a fourni des temnospondyles Metoposauridae (*Arganasaurus lyazidi*, *Metoposaurus azerouali*), un phytosaure (*Angistorhinus talainti*) et un dinosauriforme Silesauridae.

The vertebrates from the Permian and Triassic of Morocco (Argana basin, western High Atlas): an open window on evolution around the end-Paleozoic crisis

► **Key-words** – Actinopterygii, Lepospondyli, Temnospondyli, Amniota, Permian, Triassic, faunal list, biostratigraphy, Pangea

► **Abstract** – The Argana Basin (western High Atlas mountains, Morocco) provides exceptional exposures of Permian to Early Jurassic nonmarine deposits. These sediments are subdivided into eight lithostratigraphic units (called “T”), from T1 the earliest outcropping to the East, to T8, the latest outcropping to the West. These units consist of large amounts of sediments, mostly composed of conglomerates, sandstones, and siltstones deposited in the extensive context of the South Atlantic rifting. The Argana basin has yielded (and is still yielding) the only significant vertebrate fauna from the Permian-Triassic of North Africa. Our understanding of the Permian-Triassic terrestrial vertebrates of North Africa is indeed derived from numerous sites in the Argana basin. Moreover, the numerous vertebrate ichno- and body-fossils from the Argana basin document a key evolutionary period including the mother of mass extinction, i.e. the end Permian biotic crisis (“PT crisis”). These vertebrates are found in seven stratigraphic levels spread into four lithostratigraphic units (T2, T3, T4 and T5).

The comparison of the fossiliferous content of these units with those of other coeval and well documented formations allows to precise the ages of these Moroccan fossiliferous levels.

The T2 unit (Tourbihine Member) provides fossils from two stratigraphic levels: a captorhinid moradisaurine from a lower level, study in progress, and an upper Late Permian fauna that includes parareptiles (e.g. the pareiasaur *Arganaceras vacanti*), captorhinid eureptiles (*Acrodonta irerhi* and a moradisaurine indet.), lepospondyl amphibians (“*Diplocaulus*” *minimus*) and a temnospondyl indet. The Lower Triassic (Olenekian) T3 unit (Tanameurt Member) has yielded ichnofossils represented by chirotherioid traces (*Synaptichnium*, *Chirotherium*, *Brachychirotherium*, *Isochirotherium*). The top of the Middle Triassic (Anisian) T4 unit (Aglégal Member) has yielded an *Eocyclotosaurus*-like cyclotosaurid temnospondyl (study in progress). The Upper Triassic T5 unit (Irohalène Member) is the most fossiliferous interval of the basin with three fossiliferous levels. A lower level, near the contact with the underlying T4 unit, has recently yielded a maxillary portion of a rhynchosaur reptile (study in progress). The middle level of the T5 unit, and the richest, has yielded actinopterygians (*Dipteronotus gibbosus*, *Mauritanichthys rugosus*, cf. *Ischnolepis*, cf. *Procheirichthys*, cf. *Atopocephala*); sarcopterygian Dipnoi (*Arganodus atlantis*) and Actinistia (*Latimerioidei* gen. et sp. indet.); temnospondyl metoposaurids (*Dutuitosaurus ouazzoui*) and almasaurids (*Almasaurus habbazi*); synapsids represented by the dicynodonts *Moghreberia nmachouensis*, *Azarifeneria barrati*

and *Azarifeneria robustus*; an archosauromorph (*Azendohsaurus laarousii*) previously described as an ornithischian or a prosauropod dinosaur; a phytosaur (*Arganarhinus magnoculus*); at least an aetosaurian and a rauisuchian (*Arganasuchus dutuiti*) archosaurs. The upper level, at the top of the T5 unit, has yielded metoposaurid temnospondyls (*Arganasaurus lyazidi*, *Metoposaurus azerouali*); a phytosaur (*Angistorhinus talainti*) and a dinosauriform silesaurid.

- **Abbreviated English version** – The Argana basin (western High Atlas mountains, Morocco), roughly between Marrakech and Agadir, is about 80 km x 15km in size. It recorded a thick sedimentary series extending from the Middle-Late Permian to the Early Jurassic. In between, most of the series (and most of the outcrops) are represented by continental Triassic fossiliferous redbeds.

The first geological studies of the basin date from L. Gentil [1905] and E. Roch [1930] and focused on mining geology (copper, uranium and oil). Tixeront [1973], redrawing the geological map of the region, recognized eight lithostratigraphic units (T1-T8) belonging to three formations (Fm.): the Permian Ikakern Fm. (T1-T2) lying unconformably on the Paleozoic (Cambrian to Devonian and locally Stephanian) metamorphic and volcanic basement, the Early to Late Triassic Timezgadiouine Fm. (T3-T5), and the Late Triassic Bigoudine Fm. (T6-T8), covered by Late Triassic-Early Jurassic or Early Jurassic basalts. Recent petrographical and/or sedimentological studies replaced the basin in its paleogeographical and paleoenvironmental context [e.g., Tourani *et al.*, 2000; Mader & Redfern, 2011].

Vertebrate fossils were first described from the Argana basin by Arambourg & Duffaud [1960] who reported on the presence of “amphibians stereospondyls”, prosauropod and therapsid amniotes. Since then, important material has been collected in the 1960’s and 1970’s by the French paleontologist J.M. Dutuit [e.g., Dutuit, 1972a, b, 1976a, 1989a, b]. Today, the Permian and Triassic vertebrate faunas from Argana are considered as the richest and most diversified from North Africa. Our « vertebrate » team performs multidisciplinary studies with geologists, taphonomists, and ichnologists from Morocco and France, to better understand the paleoenvironmental evolution of this basin in space and time. Here, we present an updated review of the Permian and Triassic vertebrate fauna listed according to the lithostratigraphic units (T), in order to precise the biostratigraphic correlations and ages:

- T2, Tourbihine Member (0-1000m), is represented by micro-conglomeratic sandstones. It yielded the peculiar boomerang-shaped skull diplocaulid lepospondyl “*Diplocaulus*” *minimus* (holotype MNHN.F.ARG 501, skull and first presacral vertebrae); an undetermined temnospondyl (MHNM-ARG01, partial skull roof); the pareiasaurian *Arganaceras vacanti* (holotype MNHN.F.ARG 518, a subcomplete yet disarticulated skull); two others pareiasaurians (postcranial remains); the small captorhinid *Acrodonta irerhi* (holotype MNHN.F.ARG 506, partial right maxilla); and an indeterminate moradisaurine represented by dental plates (MNHN.F.ARG 507-508). This fauna, particularly the derived pareiasaur *A. vacanti*, suggests a Late Permian age.
- T3, Tanameurt Member (0-10m), is represented by volcanoclastic conglomerates deposited by braided rivers. Our recent field work revealed a typical Olenekian (Early Triassic) ichnofauna composed of well-preserved chirotherioid tracks [Tourani *et al.*, 2010].

- The top of T4, Aglégal Member (800-1500m), is represented by coarse sandstones with rounded quartzitic grains. It yielded a new *Eocyclotosaurus*-like cyclotosaurid temnospondyl (e.g., MNHN.F.ARG 1051, posterior portion of a skull) (study in progress) and a reptilian ichnofauna [Klein *et al.*, 2011]. This paleontological content suggests an Anisian age (Middle Triassic).
- T5, Irohalène Member (200-500m), is represented by cyclically stacked mud-, silt-, and sand-stones deposited into flood plains and meandering systems [Hofmann *et al.*, 2000; Tourani *et al.*, 2000]. T5 is the most fossiliferous unit from the Argana Basin. Its rich and well-preserved paleontological content has been discovered in three small intervals along the section: i) just above the T4 - T5 boundary, ii) at the bottom and iii) at the top:

i) Just above the T4-T5 boundary, a rhynchosaur fragment has been recently discovered by our team (study in progress).

ii) The base of T5 yielded the most complete and diversified fauna comprising actinopterygians (*Dipteronotus gibbosus* – holotype MNHN.F.ALM 301, part and counterpart of a subcomplete skeleton with scales, cf. *Procheirichthys*, cf. *Perleidus*, *Mauritanichthys rugosus* – holotype MNHN.F.ALM 312, subcomplete skeleton, cf. *Ischmolepis*, cf. *Atopocephala*), sarcopterygians (*Arganodus atlantis* – holotype MNHN.F.TAL 303, complete skull – and a latimerioideian indet.), numerous temnospondyls (the almasaurid *Almasaurus habbazi* – lectotype MNHN.F.ALM 42, subcomplete skull –, and the metoposaurid *Dutuitosaurus ouazzoui* – lectotype a skull MNHN.AZA 4-1 and its associated post cranial remains MNHN.AZA 4-3 to 12 and MNHN.AZA4-22 to 53), several kannemeyeriid dicynodonts (*Moghreberia nmachouensis* – lectotype MNHN.F.ALM 280, subcomplete skull –, *Azarifeneria robustus* – holotype MNHN.F.ALM 167, partial mandible –, *Azarifeneria barrati* – holotype MNHN.F.AZA 366, posterior skull portion), the archosauromorph *Azendohsaurus laaroussii* (holotype MNHN.F.ALM 353, partial left hemi-mandible) which is not a dinosaur, the phytosaur *Arganarhinus magnoculus* (holotype MNHN.F.ALM 1, a small subcomplete skull), an aetosaur represented by dermal osteoderms (MNHN.F.ALM 508, 509 et 510), and the rauisuchian *Arganasuchus dutuiti* (holotype MNHN.F.AZA 904, right pubis).

iii) The top of T5 yielded the metoposaurid temnospondyls *Metoposaurus azerouali* (lectotype MNHN.F.ARG 5, complete skull and associated mandible) and *Arganasaurus lyazidi* (lectotype MNHN.F.ALM 205, a subcomplete skull), the phytosaurian *Angistorhinus talainti* (lectotype MNHN.F.TAL 1, a complete skull), and a recently described dinosauriform silesaurid.

All these faunas suggest a Late Triassic age (Carnian) for the T5 Unit.

- No diagnostic skeletal remain was found in the Bigoudine Formation. According to the microflora (*Pseudenzonalasporites summus*, *Patinasporites densus*), the Tadart Ouadou Sandstone Member (T6) can be correlated with the Oukaimeden Sandstone Formation [Tourani *et al.*, 2000]. This microflora suggests a Late Carnian to Early Norian age. The Sidi Mansour mudstone Member (T7) has yielded microflora of Late Carnian to earliest Norian age (*Paracirculina quadruplicis*; *Camerosporites secatus*) [Tourani *et al.*, 2000]. An Early Norian age is also suggested for the Hassein Mudstone Member (T8) [Tourani *et al.*, 2000].

الفقاريات البرمية والترياسية بالمغرب (حوض أركاننا، الأطلس الكبير الغربي) : نافذة مفتوحة عن التطور حول الأزمة الإحيائية عند نهاية الحقبة القديمة

كلمات مفتاح - أسماك شعاعية الزعانف : برمانيات ليوسبونديلية : برمانيات تمسنوبونديلية : سلويات : العصر البرمي : العصر الترياسي : الطبقات الحيوية : بالجييا.

ملخص - يقع حوض أركاننا (bassin d'Argana) بالأطلس الكبير الغربي جنوب غرب مدينة مراكش التي يبعد عنها بحوالي 125 كلم. وهو يمتد من مدينة إمنتانوت شمالا إلى أمسكرود جنوبا، إذ يشكل مرا طوله 80 كلم و عرضه 15 كلم.

يتميز هذا الحوض بسلسلة هائلة من الصخور الرسوبية القارية التي تمتد على مدى فترة جيولوجية تقدر ب 50 مليون سنة من أواخر العصر البرمي (Permien supérieur) الى بداية العصر الجوراسي (Jurassique inférieur). تنقسم هذه السلسلة من الرواسب إلى ثمان وحدات ليتوستراتيغرافية متتالية (Unités lithostratigraphiques). من الوحدة T1 في القاعدة (شرق الحوض) الى الوحدة T8 في القمة (غرب الحوض).

تتكون الصخور الرسوبية لحوض أركاننا أساسا من رصيص (conglomérats) وأحجار رملية (grès) وطمى (siltites). وتحمل آثارا جيولوجية تمكننا من رصد المراحل الأولى لإنفتاح المحيط الأطلسي. وهي تنفرد بمجموعة الأحداث والحقائق التي تؤكد قيمتها العلمية والتراثية. فقد مكنت الدراسات الجيولوجية وعلم الإحاثنة بحوض أركاننا من اكتشاف عدد كبير من بقايا الفقاريات المتحجرة التي تمثل حاليا أكبر مجموعة من الفقاريات البرمية والترياسية بإفريقيا الشمالية. توثق هذه المجموعة الهامة من المستحاثات فترة رئيسية من تاريخ تطور الفقاريات التي يمكن رصدها و تتبعها طوال 50 مليون سنة والتي كانت مسرحا لأكبر أزمة إحيائية عرفها تاريخ كوكب الأرض. وهي الأزمة الإحيائية ما بين العصرين البرمي والترياسي.

وجدت هذه المستحاثات في سبعة مستويات طبقية مختلفة و موزعة على اربعة وحدات ليتوستراتيغرافية (T2, T3, T4 و T5). و لقد مكنت مقارنة التجمع الحيواني لهذه الوحدات مع تشكيلات جيولوجية أخرى معاصرة لها وجدّ موثقة في عدة مناطق من العالم (أمريكا الشمالية، إفريقيا الجنوبية وروسيا بالنسبة للعصر البرمي واوروبا، أمريكا الشمالية و إفريقيا الجنوبية بالنسبة للعصر الترياسي) من تحديد عمر المستويات المستحاثية بحوض أركاننا.

تحتوي الوحدة T2 (أو عضو توربجين: Membre Tourbihine) على مستويين مستحاثيين. يتواجد المستوى الأول بالقمة وهو ينتمي إلى العصر البرمي المتأخر. تشكل الزواحف الجانبية (Parareptilia) والزواحف الحقيقية (Eureptilia) بالإضافة إلى البرمانيات (Amphibiens) أهم الطوائف التي تم العثور عليها بهذا المستوى. فمن بين الزواحف الجانبية نجد البارياصوريا (Pareiasauria) وهي مثلة أساسا بنوع أطلق عليه إسم «أركانناصرص فُكانتي» (Arganaceras vacanti). أما الزواحف الحقيقية فهي مثلة بمجموعة كابتورنيدا (Captorhinidae) وخصوصا النوع «أكرودونتا إغيجي» (Acrodonta irerhi). في حين تتجلى الطائفة الأخيرة في برمانيات ليوسبونديلية (amphibiens lépospondyles). التي يمثلها النوع «دبلكولوس مينيموس» ("Diplocaulus" minimus) وتمسنوبونديلية (amphibiens temnospondyles) التي تدل عنها فقط شظية واحدة من سقف الجمجمة لجنس غير محدد (gen. et sp. indet).

خلال إحدى الخزجات الميدانية الحديثة التي قام بها فريقنا بالمنطقة. تم اكتشاف مستوى مستحاثي ثاني بهذه الوحدة، وهو يتواجد مباشرة تحت المستوى الأول. وقد تم فيه العثور على بقايا وفيرة لحيوانات يمكن نسبها إلى مجموعة كابتورندا (مستحاثات في طور الدراسة).

تحتوي الوحدة T3 (أو عضو تامورت : Membre de Tanameurt) فقط على بصمات أقدام الحيوانات وهي منسوبة إلى بصمات «كبروترويد» (والتي تدل ولأول مرة عن وجود العمر الترياسي المبكر (Trias inférieur, Olénékien) بحوض ارگانا.

يحتوي المستوى العلوي للوحدة T4 (أو عضو أكلال : Membre Aglégal) الذي ينتمي إلى العصر الترياسي المتوسط (Trias moyen, Anisien) على بقايا حيوانات برمائية متنسبونديلية سيكلتوزوية (Amphibiens temnospondyles cyclostosaures) قريبة من جنس "ايوسكلوتوزوروس" (*Eocyclotosaurus*) (بقايا في طور الدراسة) .

تعد الوحدة T5 (أو عضو إروهالن : Membre d'Irohalene) الأكثر وفرة من حيث عدد الفقاريات التي وجدت فيها. فقد تم مؤخرا اكتشاف، على مستوى القاعدة فوق الحد الفاصل بين الودعتين T4 و T5، شظية من الفك العلوي نُسبت إلى حيوان زاحف رانكزور (*reptile rhynchosaur*). وفي مستوى أعلى، و دائما في القاعدة، جُذ أسماك شعاعية الزعانف (*Actinoptérygiens*) وهي كالتالي : «ديبرونوتيس جيبوسيس» (*Dipteronotus gibbosus*) : «موريتنيكتيس ريكوسيس» (*Mauritanichthys rugosus*) ؛ «إسكلوبيبس» (*cf. Ischnolepis*) : «برويريكتيس» (*cf. Procheirichthys*) ؛ «أتبسفال» (*cf. Atopocephala*) و أسماك لحمية الزعانف أو الأسماك القمعية (*Sarcoptérygiens*) بنوعها. الرئوية (*Dipnoi*) التي يمثلها النوع "أركانودوس أتلنتيس" (*Arganadus atlantis*) و فصية الزعانف (*Actinistia*) وهي مثله بجنس واحد غير محدد ينتمي إلى مجموعة «لاتيمرويدي» (*Latimerioideigen.etsp.indet*). بالإضافة إلى حيوانات برمائية متنسبونديلية من عائلة ميتوبوزوريدا (*Metoposauridae*) من نوع «ديتوتوزوريس اوعزوي» (*Dutuitosaurus ouazzoui*) و عائلة ألامازوريدا (*Almasauridae*) من نوع «ألامازوروس هبازي» (*Almasaurus habbazi*). ويحتوي هذا المستوى أيضا على شبيهات الثدييات ديسنودونتيا (*Synapsida Dicynodontia*) و هي مثله بثلاثة أنواع : «موغربيريا نمعشونسيس» (*Moghreberia nmachouensis*) ؛ أزاريفناريا باراتي (*Azarifeneria Barrati*) و «أزاريفناريا روبستوس» (*Azarifeneria robustus*) و أركوصورومورفا (*Archosauromorpha*) التي تتمثل خصوصا في النوع «أزندوزوريس لعروسي» (*Azendohsaurus laaroussii*) وفيتوزوريا (*Phytosauria*) من نوع «أركانارينوس مكنوكولوس» (*Arganarhinus magnoculus*) وأركوصوريا أيتوزوريا (*Archosauria Aetosauria*) و ريبوسوكيا (*Rauisuchia*) حيث تتمثل هذه الأخيرة في نوع واحد وهو «أركاناسوكوس ديتوتي» (*Arganasuchus dutuiti*).

على مستوى القمة، تحتوي الوحدة T5 على برماتيات متنسبونديلية ميتوبوزوريدا (*Temnospondyles* (*Metoposauridae*) وهي مثله بنوعين. «أركنزوروس ليازدي» (*Arganasaurus lyazidi*) و «ميتوبوزوروس أزروالي» (*Metoposaurus azerouali*) وفيتوزوريا (*Phytosauria*) التي يمثلها نوع «أجستورونوس تالنتي» (*Angistorhinus talainti*) وأخيرا دينصوريفورم سيليزوريدي واحد (*Dinosauriformes Silesauridae*).

Historique

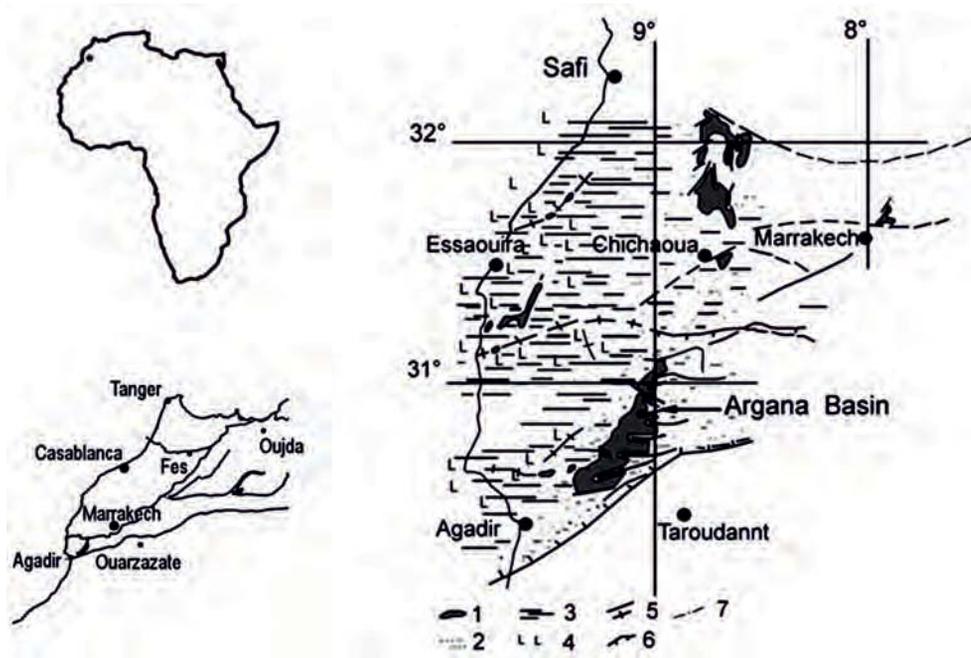
Les premières recherches géologiques dans le bassin d'Argana datent du début du siècle dernier avec les travaux de L. Gentil [1905] et E. Roch [1930]. D'autres travaux consacrés à la recherche minière (Cuivre, Uranium) ont été menés par le Bureau de Recherches et de Participations Minières (A. Ben Abdelkader, W. Chazen, E. Fauvelt, J.P. Snoep) et par M. Saadi du Service d'Études des Gîtes Minéraux de la Direction des Mines et de la Géologie de Rabat, à la prospection du cuivre (D. Majet en 1947 et G. Pouit entre 1959 et 1964) et à la recherche pétrolière (F. Duffaud entre 1958 et 1964) [*in* Tixeront, 1973]. Les premières études lithostratigraphiques dans le bassin ont été effectuées par Duffaud [1960] et Duffaud *et al.* [1966]. En 1973, Tixeront reconnaît huit unités lithostratigraphiques (T1 à T8) pour l'ensemble du bassin, unités figurant sur la carte géologique de la région [Tixeront, 1973, fig. 2A]. Ces unités appartiennent à trois formations. L'ensemble est surmonté par des basaltes (dits «Basaltes d'Argana»). Une étude sédimentologique détaillée du bassin d'Argana est venue compléter cette étude lithostratigraphique [Brown, 1980]. Plus récemment, des études sédimentologiques [Hofman *et al.*, 2000 ; Tourani *et al.*, 2000 ; Mader et Redfern, 2011] et pétrographiques (sur les basaltes d'Argana) [Aït Chayeb et Youbi, 1998] ont permis de replacer les grandes structures du bassin dans leur contexte paléogéographique et paléoenvironnemental.

Contexte Géologique

Le bassin d'Argana se situe sur le versant occidental du Haut Atlas, à 125 km au sud-ouest de Marrakech. Il forme une bande d'affleurements de couleur rouge brique s'étendant NNE-SSW depuis Imi n'Tanout (« la bouche du puits » en Berbère) au nord jusqu'à Amskroud au sud (fig. 1). Il s'agit d'une vaste dépression appelée « Couloir d'Argana » qui s'étend sur environ 80 km de long sur 15 km de large.

Au sud de la ville d'Ameskroud, les séries rouges du bassin d'Argana sont surmontées en discordance par les dépôts cénozoïques du bassin de Souss. Au nord du bassin (c'est-à-dire au sud de la ville d'Imi n'Tanout), ces séries buttent contre les dépôts crétacés. À l'ouest, elles disparaissent sous les dépôts carbonatés jurassico-crétacés transgressifs qui constituent le plateau des Ida-ou-Bouzia et Ida-ou-Tanan par lequel l'Atlas atteint l'Atlantique. À l'est, la partie permienne de ces couches rouges repose en discordance sur le Paléozoïque (encaissant cambrien à dévonien et localement stéphanien) des massifs anciens du Haut Atlas Central, affectés par l'orogénèse hercynienne [Brown 1980 ; Tourani *et al.* 2000].

Les sédiments du bassin d'Argana portent la trace d'événements synsédimentaires distensifs. Les failles normales synsédimentaires et le volcanisme constituent la signature d'un



► **Figure 1.** Le bassin d'Argana, Nord du Maroc. 1, affleurements triasiques ; 2, conglomérats, grès ; 3, argiles ; 4, évaporites ; 5, axe des principales failles ; 6, marge du rift ; 7, limite des zones de sédimentation.
Figure 1. The Argana basin, Morocco. 1, Triassic outcrops; 2, conglomerates, sandstones; 3, mudstones; 4, evaporites; 5, main fault axis; 6, rift margin; 7, limit of the sedimentation area.

rift intracontinental qui aboutira à la fragmentation de la Pangée et à la Formation de l'Océan Atlantique au Jurassique [Beauchamp, 1988 ; Medina, 1991, 1994 ; Smoot, 1991 ; Olsen 1997 ; Hofmann *et al.*, 1997 ; Aït Chayeb et Youbi, 1998]. Dans une étude des bassins côtiers triasico-liasiques du Maroc occidental réalisée à partir de profils de sismique-réflexion, Le Roy *et al.* [1997] ont établi une chronologie du rifting à travers la marge atlantique marocaine. Leurs résultats montrent que la fracturation, due à la réactivation extensive d'anciens accidents hercyniens, apparaît au Carnien ou peut-être avant. Ce premier stade a affecté les zones bordières de la zone atlasique (partie Est du bassin d'Essaouira et bassin du Sous). Ensuite, le rifting se propage à travers la marge. Depuis le Trias supérieur, cette marge a agi comme une marge passive sur la côte Est de l'océan Atlantique [Piqué *et al.*, 1998]. Elle peut être subdivisée en plusieurs segments de rift de direction E-W, comme le segment «El Jadida-Agadir» formé d'un ensemble de demi-grabens est-ouest. Tixeront [1973] et Brown [1980] signalent des structures similaires (horsts et grabens E-W) dans le bassin d'Argana, structures bordées par la faille d'Imi n'Tanout au nord et celle de Tizi n'Test au sud. Ces structures ont joué un rôle majeur dans l'évolution du bassin.

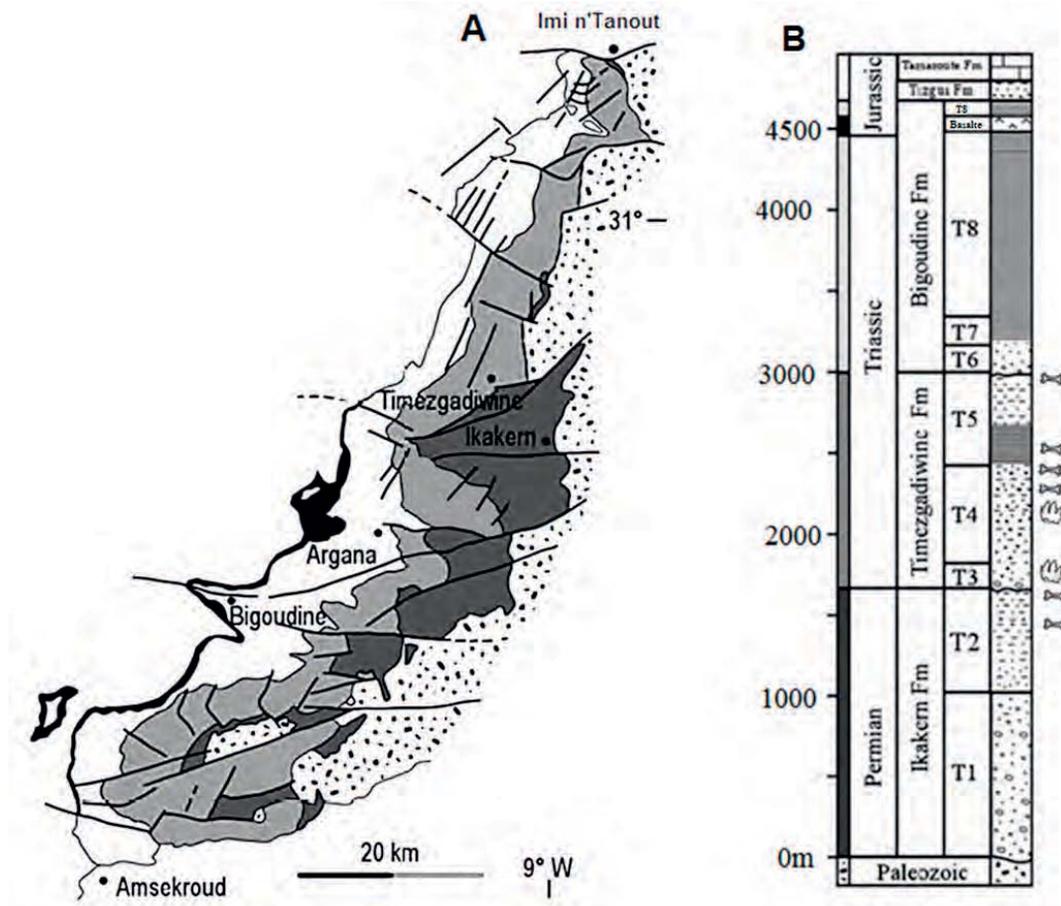


Figure 2. (A), carte géologique et (B), stratigraphie des séries du Permien-Trias-Lias du bassin d'Argana avec les niveaux à os et empreintes. (Carte géologique et stratigraphie modifiées d'après Tourani *et al.* [2011]).

Figure 2. (A), geological map and (B), stratigraphy of the Permian-Triassic-Liasic series of the Argana basin with the bones and footprints-yielding horizons. (Geological map and stratigraphy modified from Tourani *et al.* [2011]).

Les affleurements du bassin d'Argana sont subdivisés en huit unités lithostratigraphiques (T1 à T8) appartenant à trois formations principales qui sont, de la base au sommet et de l'est vers l'ouest : la Formation d'Ikakern (Permien moyen-supérieur) formée par les unités T1 (Membre de la rivière Driss) et T2 (Membre de Tourbihine) ; la Formation de Timezgadiwne formée par les unités T3 (Membre de Tanameurt, Olénékien), T4 (Membre d'Aglégel, Anisien) et T5 (Membre d'Irohalène, Carnien) ; la Formation de Bigoudine formée par les unités T6 (Membres de Tadrart Ouadou, Carnien supérieur–Norien basal), T7 (Membre de Sidi Mansour, Norien inférieur) et T8 (Membre de Hasseine probablement Norien inférieur) (fig. 2A et B).

Formation d'Ikakern

La Formation d'Ikakern repose en discordance angulaire sur les schistes et quartzites du socle paléozoïque du Haut Atlas, sur un encaissant cambrien à dévonien et localement sur des dépôts du Carbonifère supérieur. Elle consiste en des conglomérats de cône de déjection (T1) suivis d'une alternance de grès grossiers, siltites et argiles correspondant à des milieux de dépôts de type rivières à méandres et de plaine d'inondation (T2) [Hofmann *et al.*, 2000 ; Tourani *et al.*, 2000].

Membre de la Rivière Driss (T1)

Le Membre de la Rivière Driss, d'une puissance de 0 à 1500 m, est limité au niveau du graben central d'Argana entre le village d'Iferd au sud et celui de Timezgadiouine au nord. Ses conglomérats basaux sont de faible épaisseur au sud de l'horst de Tirkou, au sein du graben de Tizi n'Maachou et le long du flanc Nord de l'horst d'Imi n'Tanout (fig. 2). Ils sont représentés par des roches à texture immature, moyennement à mal triée, avec une matrice de sable grossier, de limons et d'argiles [Jones, 1975]. Au niveau du graben d'Argana, ces conglomérats forment deux corps de compositions légèrement différentes. Le corps Nord, plus épais, se compose de quartzites, de fragments de roches phyllithiques, de veines de quartz et de roches ignées, tandis que celui du sud se compose de quartzites et de fragments de roches calcaires, ignées et phyllitiques. Dans ces corps, les clastes sont de formes variées et peuvent être localement arrondis. La matrice est formée de quartz, quartzite et phyllites.

Membre de Tourbihine (T2)

Ce Membre, d'une puissance de 0 à 1000 m, affleure peu entre Iferd et Timezgadiouine (fig. 2). Sa limite supérieure est une discordance qui le sépare du Membre de Tanameurt (T3). Les clastes et la matrice ressemblent à ceux du Membre de la Rivière Driss mais les clastes y sont plus petits. Ce membre se distingue par des cycles de dépôt épais de 5 à 20 m [Brown, 1980]. Chaque cycle se compose de plusieurs lits de grès conglomératiques.

Formation de Timezgadiouine

Elle comprend trois membres : le Membre de Tanameurt (T3) correspondant à des conglomérats volcanoclastiques de rivières anastomosées, le Membre d'Aglégal (T4) correspondant à des argiles interstratifiées avec siltites et grès de playa et de rivières éphémères et le Membre d'Irohalène (T5) correspondant à des cycles d'argiles, siltites et grès de plaine d'inondation et de rivières à méandres [Hofmann *et al.*, 2000 ; Tourani *et al.*, 2000].

Membre de Tanameurt (T3)

Les conglomérats de Tanameurt (0-10 m) s'étendent à travers le graben central d'Argana depuis la faille de Timezgadiouine au nord, jusqu'à celle d'Iferd au sud (fig. 2). Ce membre, discordant avec l'unité sous-jacente (T1 et localement T2), est caractérisé par une abondance de fragments de roches volcaniques et d'autres éléments en plus faible proportion.

Membre d'Aglégal (T4)

Contrairement aux dépôts précédents confinés notamment au niveau du graben central d'Argana, ce membre s'étend tout au long du bassin, affleurant aussi bien au niveau des horsts qu'au niveau des grabens. D'Imi n'Tanout à Tirkou, il maintient une puissance constante (800 m environ), puis s'épaissit progressivement pour atteindre 1500 m depuis Tirkou vers Ameskrout (fig. 2). Ce membre repose avec un contact continu sur le membre sous-jacent (T3) ou localement en discordance sur la Formation Ikakern ou le socle paléozoïque [Hofmann *et al.*, 2000]. Il se distingue par des grès à gros grains sub-arrondis composés essentiellement de quartz et d'autres fragments de roches ignées et de roches métamorphiques [Brown, 1980].

Membre d'Irohalène (T5)

Ses deux limites, inférieure avec le Membre Aglégal et supérieure avec la Formation Bigoudine, sont normales. D'Imi n'Tanout au nord à Ameskrout au sud, son épaisseur varie : 500 m au-dessus des grabens, 200 m au-dessus des horsts. Cette variation d'épaisseur s'accompagne d'un changement de nature des dépôts [Brown, 1980]. Au sein de ce membre, les bancs gréseux alternent avec des niveaux d'argiles silteuses à illite et chlorite. Les bancs gréseux augmentent progressivement de fréquence et de puissance vers le haut de la formation, tandis que le pourcentage en ciment carbonaté diminue des calcaires sableux (90 % de ciment) aux grès quartziques roses (10% de ciment) [Tixeront, 1973]. Des ripple-marks parfois dissymétriques sont visibles, suggérant que les apports viennent de l'Est [Tixeront, 1973].

Formation de Bigoudine

Elle comprend également trois membres : le Membre de Tadart Ouadou (T6) qui consiste à la base en des conglomérats de rivières anastomosées suivis de grès éoliens, et les Membres Sidi Mansour (T7) et Hasseine (T8) qui consistent en des dépôts de type playa avec des dépôts cycliques : cycles d'argiles, siltites et grès.

Membre de Tadart Ouadou (T6)

Ce membre s'est déposé dans un contexte extensif fortement influencé par un régime climatique de faible latitude (10° à 20° nord) [Mader et Redfern, 2011]. Il est composé de trois corps gréseux lenticulaires : le premier est situé près de la limite Sud de la vallée, le deuxième à proximité du village d'Argana et le troisième s'étend vers le sud à partir du contact de faille avec le Crétacé au nord du bassin. Ce dernier affleure peu, en discontinuité le long de la partie nord de la vallée, et atteint les dimensions des deux corps précédents à l'extrémité Nord du bassin. Ensemble, ces trois corps lenticulaires forment un seul membre (Membre de Tadart Ouadou) qui couvre le membre sous-jacent (T5) avec un contact concordant ou localement discordant. Chacun de ces trois corps se compose de grés à texture mature et de conglomérats polygéniques à la base [Brown, 1980].

Une analyse sédimentologique récente suggère une suite variable de faciès et de stades de dépôt [Mader et Redfern, 2011]. Le stade initial se caractérise, au centre de la vallée et au nord-ouest, par des dépôts grossiers (cône de déjection et rivière anastomosée), au nord, les sédiments sont de type éolien, enfin au sud les dépôts correspondent à des faciès fluviatiles éphémères. Au deuxième stade, un système fluvatile éphémère avec de vastes plaines d'inondation se rencontre au centre et au sud de la vallée, tandis que les dépôts principalement éoliens et de type playa se rencontrent au nord. Vers la fin de ce stade, une phase de sédimentation éolienne marquée a eu lieu tout le long du bassin. Le troisième stade se caractérise à l'échelle du bassin par une incision de 8 m au nord et 6 m au sud marquant le début d'écoulements fluviatiles continus. Le dernier stade est connu par la prédominance de phénomènes fluviaux de sens nord vers le sud au centre et au sud de la vallée.

Membre de Sidi Mansour (T7)

Il correspond à une fine séquence brune carbonatée et argilo-silteuse, atteignant son épaisseur maximale au niveau du graben central. Sa couleur serait due à une richesse relative en matière organique, mais des dépôts indiquent des phénomènes d'oxydation plutôt continus. Ce membre contient, à la base et au sommet, de petits lits riches en cuivre (environ 0,6-1m d'épaisseur chacun).

Membre de Hasseine (T8)

Variable en épaisseur, de 200 m au sud-ouest du horst de Tirkou à 1100 m au niveau du graben central, ce membre est caractérisé par des illites, quartz et une faible teneur en chlorite, halite, gypse et anhydrite [Brown, 1980].

Les Membres de Sidi Mansour (T7) et de Hasseine (T8) se sont formés dans des environnements de lacs éphémères et de vasières salées avec des apports fluviaux et éoliens périodiques [Hofmann *et al.*, 2000].

Basaltes d'Argana

La partie sommitale de la Formation de Bigoudine inclut des coulées basaltiques qui s'étendent de Doussoulil au sud jusqu'à Aït Khettab au nord (fig. 2). Ces coulées stratifiées, organisées en deux unités de même nature et séparées par un niveau ferrugineux, ont été mises en place dans un contexte aérien à sub-aérien [Aït chayeb et Youbi, 1998]. Chaque coulée est matérialisée par un faciès vacuolaire au sommet et un faciès massif à la base et au centre [Aït chayeb et Youbi, 1998], et montrent l'influence des structures de type horst et graben au moment de dépôt [Brown, 1980].

L'âge de ces coulées basaltiques reste controversé. La comparaison avec d'autres affleurements de même nature, ainsi que des datations géophysiques suggèrent un âge Trias supérieur - Lias inférieur [Aït Chayeb et Youbi, 1998 ; Marzoli *et al.* 2004 ; Knight *et al.* 2004 ; Verati *et al.* 2007 ; Deenen *et al.* 2010, 2011]. Pour ces auteurs, les coulées basaltiques du bassin d'Argana sont antérieures à ou synchrones avec l'extinction T-J. D'autres études en revanche considèrent ces coulées basaltiques postérieures à l'extinction T-J et les datent du Jurassique inférieur [Tourani *et al.*, 2000 ; Olsen *et al.* 2000, 2002a, 2002b, 2003, 2011 ; Whiteside *et al.* 2007].

Vertébrés du bassin d'Argana

Contexte évolutif

Les premiers tétrapodes (vertébrés à membres munis de doigts) sont connus depuis le Dévonien moyen [Janvier et Clément, 2010 ; Niedźwiedzki *et al.*, 2010]. Très vite, ils connaissent une apparente radiation évolutive comme le suggère leur diversité issue de plusieurs localités à travers le monde (Estonie, Canada, Ecosse, Australie, Russie, Groenland, Belgique, Pennsylvanie, Chine) [Coates *et al.*, 2008]. Ces premiers tétrapodes dévoniens sont aquatiques, leurs membres en forme de pagaies semblent plus aptes à la vie dans l'eau que sur la terre ferme. A partir du Carbonifère, les tétrapodes présentent des innovations anatomiques plus terrestres ainsi qu'une importante diversité et disparité, avec notamment les premiers tétrapodes à membres secondairement réduits ou absents [Andrews et Carroll, 1991] et les



premiers tétrapodes affranchis du milieu aquatique, les amniotes (synapsides, parareptiles et eureptiles). Il faut attendre le Permien pour que le groupe connaisse, pour la première fois de son histoire, une répartition géographique mondiale. Auparavant, les localités qui ont livré les premiers tétrapodes étaient limitées à la région paléo-équatoriale. L'assemblage final de la Pangée et sa dérive vers le Nord ont en effet permis la fonte de la calotte antarctique ainsi qu'une continentalisation extrême favorisant la dispersion des faunes. Les premiers tétrapodes plantivores apparaissent à la fin du Carbonifère (e.g. Diadectomorpha et Edaphosauridae) [Sues et Reisz 1998 ; Kissel et Reisz, 2004 ; Reisz *et al.*, 2010]. Mais ce n'est qu'au Permien que les écosystèmes terrestres présentent une structure d'interactions trophiques « moderne » avec une importante communauté d'amniotes plantivores et un nombre comparativement réduit de carnivores. Ces premiers tétrapodes plantivores ont eu certainement un important impact sur le couvert végétal et les écosystèmes terrestres de l'époque dans lesquels les consommateurs primaires n'étaient alors représentés que par des arthropodes. Au cours de la crise Permien-Trias, statistiquement la plus importante connue, environ 96 % des espèces marines disparaissent. Au cours du Trias et après une période de survivance, les tétrapodes subissent un renouvellement faunique majeur [cf. Steyer, 2009]. Les écosystèmes terrestres ne sont plus dominés par les synapsides, mais par le groupe des archosaures qui se diversifie rapidement dès le Trias moyen. C'est aussi au Trias qu'apparaissent les premiers représentants des groupes qui ont dominé, par la suite, les écosystèmes terrestres : les dinosaures, les ptérosaures, les crocodylomorphes, mais aussi les lépidosaures, les tortues et les mammifères.

Les connaissances des vertébrés fossiles du Permien et du Trias du Maroc proviennent du bassin d'Argana. En effet, ce bassin a fourni un matériel fossilifère aussi riche que diversifié et forme aujourd'hui la collection la plus importante en vertébrés du Permien et du Trias de toute l'Afrique du Nord. Ce matériel provient d'au moins une trentaine de gisements (fig. 3) numérotés en chiffres romains, pour les gisements découverts et travaillés par J.M. Dutuit et suivant l'ordre chronologique de leurs découvertes [Dutuit, 1976a]. La position géographique du bassin d'Argana sur la marge nord-africaine du Gondwana, au centre de la Pangée, lui confère une importance toute particulière pour comprendre la biodiversité au cours du Permien et du Trias ainsi que la distribution et les migrations des faunes terrestres au cours de ces deux périodes. Par ailleurs, l'abondance et la diversité des fossiles récoltés dans le bassin d'Argana ainsi que les nombreux indices fossilifères trouvés lors de nos récents travaux, laissent supposer que la richesse de ces gisements est probablement équivalente à celle des célèbres gisements permien et triasiques des États-Unis, d'Argentine, d'Afrique du Sud et de Russie.

Le but de cet article est de donner une liste faunique complète et actualisée de tous les vertébrés du bassin d'Argana connus par des restes osseux et de discuter de leurs implications stratigraphiques. La quasi-totalité des fossiles de cette liste est conservée au Muséum National



Figure 3. Principaux gisements permien et triasiques du bassin d'Argana. Les chiffres romains représentent les gisements fossilifères selon la numérotation de Dutuit [1976a].

Figure 3. Main Permian and Triassic localities in the Argana basin. Roman numbers indicate the fossiliferous sites according to Dutuit's [1976a] numbering system.

d'Histoire Naturelle (MNHN), à Paris. Néanmoins, une collection de référence sur les vertébrés fossiles du bassin d'Argana est en cours de constitution au Muséum d'Histoire Naturelle de Marrakech, Université Cadi Ayyad (MHNM).

Numérotation

Après l'abréviation de l'institution, ces fossiles sont préfixés par les trois premières lettres de la localité la plus proche de leur découverte dans le cas du MNHN.F (Paris) (ALM pour Alma, TAL pour Talaïnt, AZA pour Azarifen ou ARG pour Argana) ou par ARG pour les collections du Muséum de Marrakech (MHNM-ARG) (en référence au bassin d'Argana). La liste ci-dessous est donnée par niveau stratigraphique.

Niveaux stratigraphiques et liste faunique

Membre Tourbihine (T2)

Lepospondyli Zittel, 1888

Nectridea Miall, 1875

Diplocaulidae Cope, 1881

Diplocaulus Cope, 1877

"Diplocaulus" minimus Dutuit, 1988a

Holotype – MNHN.F.ARG 501, crâne et premières vertèbres présacrées. Ce crâne manque presque tout le palais. La mandibule est partielle.

Matériel de référence – MNHN.F.ARG 500, crâne dépourvu de sa partie antéorbitaire, mais présentant une portion du palais ; MNHN.F.ARG 502, portion de crâne avec mandibule partielle ; MHNM-ARG02a et b, une vertèbre caudale et une présacrée.

Occurrence – Gisement XXII de Dutuit, sommet du Membre Tourbihine, environ 1,5 km du village d'Ireghi (fig. 3).

Commentaire – *"Diplocaulus" minimus* est une espèce de petite taille en comparaison avec les autres espèces du même genre (longueur du crâne 55 mm pour une largeur de 145 mm). Son toit crânien est comparable à celui de *D. magnicornis* du Permien inférieur des États-Unis [Dutuit, 1988a]. Les diplocaulidés sont connus par 12 espèces [Bossy et Milner, 1998]. Dans le Carbonifère supérieur, sont connues *Keraterpeton galvani* (Irlande), *Keraterpeton longstoni* et *Batrachiderpeton reticutum* (Angleterre), *Diceratosaurus brevirostris*, et *Diplocaulus salamandroides* (Amérique du Nord). Dans le Permien inférieur, sont connues *Diplocaulus magnicornis*,

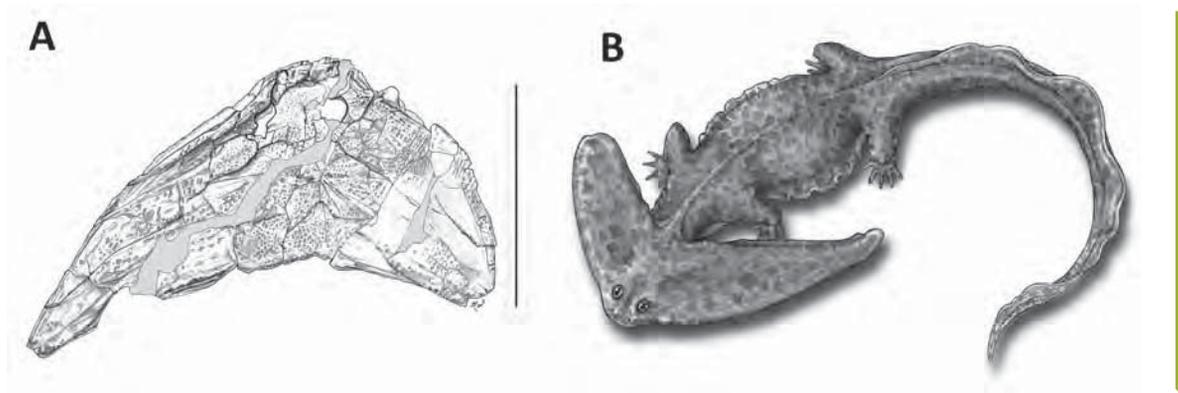


Figure 4. “*Diplocaulus*” *minimus* Dutuit, 1988a (sommets du Membre Tourbihine, Permien supérieur). (A), Dessin interprétatif du crâne MNHN.F.ARG 502 en vue dorsale (modifié d’après Germain [2010]) ; (B), reconstitution de Ch. Letenneur (MNHN). Échelle = 5cm.

Figure 4. “*Diplocaulus*” *minimus* Dutuit, 1988a (top of the Tourbihine Member, Upper Permian). (A), Interpretative drawing of the skull MNHN.F.ARG 502 in dorsal view (modified from Germain [2010]); (B), reconstruction by Ch. Letenneur (MNHN). Scale bar = 5 cm.

Diplocaulus brevirostris, *Diplocaulus recurvatus*, *Diplocaulus primus* et *Diploceraspis burkei* (États-Unis) et à la base du Permien moyen des États-Unis on trouve *Diplocaulus parvus*. “*D.*” *minimus* est donc le seul représentant gondwanien des nectridiens – et des léponspondyles par ailleurs. Il est aussi le plus tardif. Une récente révision systématique suivie d’une analyse phylogénétique [Germain, 2008, 2010] suggère que *Batrachiderpeton* est plus proche des nectridiens à longues «cornes» qu’il ne l’est de *Diceratosaurus*. Cette analyse suggère également que *Diplocaulus* est paraphylétique, la forme marocaine, “*D.*” *minimus*, étant plus proche de *Diploceraspis* que des autres espèces de *Diplocaulus* (fig. 5).

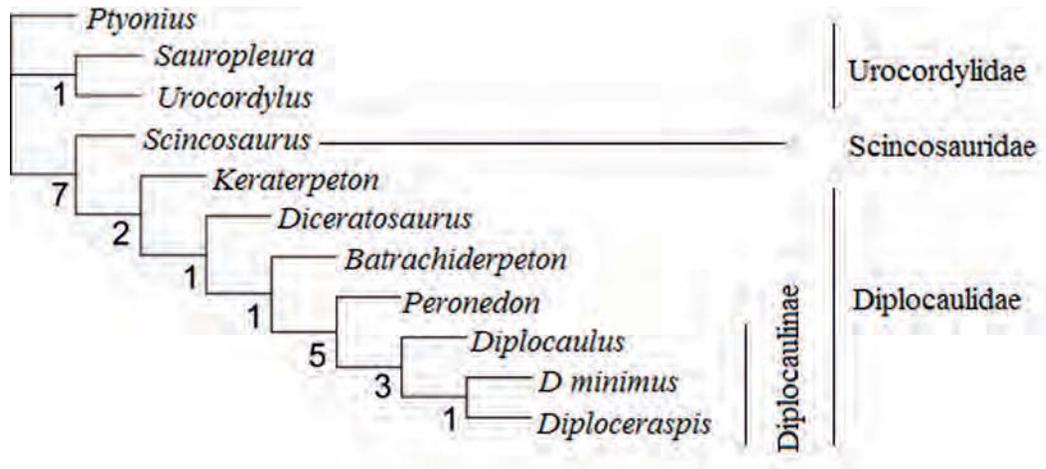
Temnospondyli Zittel, 1888

Temnospondyli indet.

Matériel – MHNM-ARG01, fragment de toit crânien.

Occurrence – Une centaine de mètres au nord du gisement XXII et légèrement au-dessus du niveau stratigraphique de ce dernier.

Commentaire – ce spécimen représente une portion du toit crânien d’un temnospondyle (fig. 6). Il s’agit du postpariétal gauche articulé avec le tabulaire (hypothèse 1) ou du supratemporal articulé avec l’intertemporal (hypothèse 2) [Steyer et Jalil, 2009, fig. 6B]. L’ornementation et les sutures suggèrent un individu adulte attribué à un temnospondyle non-stéréospondyle indéterminé. Même si l’état de conservation de MHNM-ARG01 ne permet pas une attribution taxinomique précise, ce fossile porte des implications paléobiogéographiques



► **Figure 5.** Relations phylogénétiques des nectridiens. *Diplocaulus* est codé d'après *D. magnicornis*. *D. minimus* est le taxon marocain (d'après Germain [2008, 2010]). Les indices de Bremer sont indiqués à chaque nœud.
Figure 5. Phylogenetic relationships of the nectridians. *Diplocaulus* is scored from *D. magnicornis*. *D. minimus* is the Moroccan taxon (modified after Germain [2008, 2010]). Bremer supports are indicated for each node.

intéressantes puisqu'il montre la présence des temnospondyles dans le Paléozoïque d'Afrique du Nord [Steyer et Jalil, 2009].

Amniota Haeckel, 1866

Parareptilia Olson, 1947

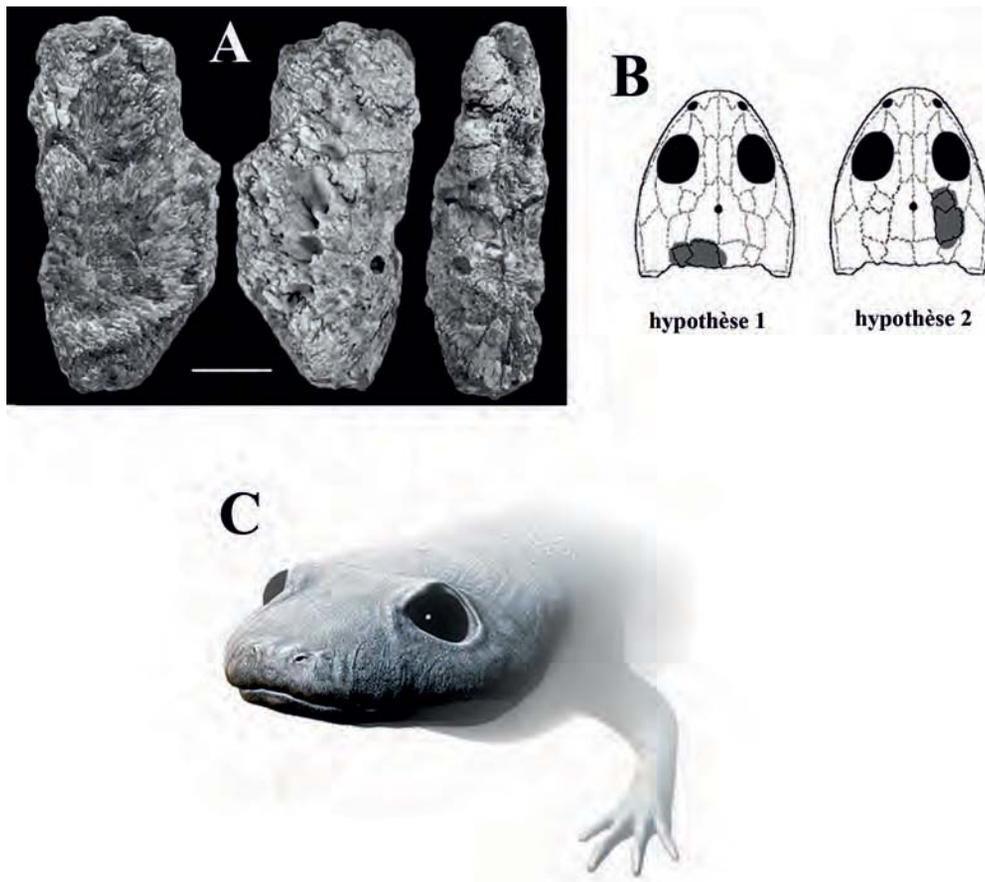
Procolophonomorpha Romer, 1964

Pareiasauria Seeley, 1888

Arganaceras Jalil & Janvier, 2005

Arganaceras vacanti Jalil & Janvier, 2005

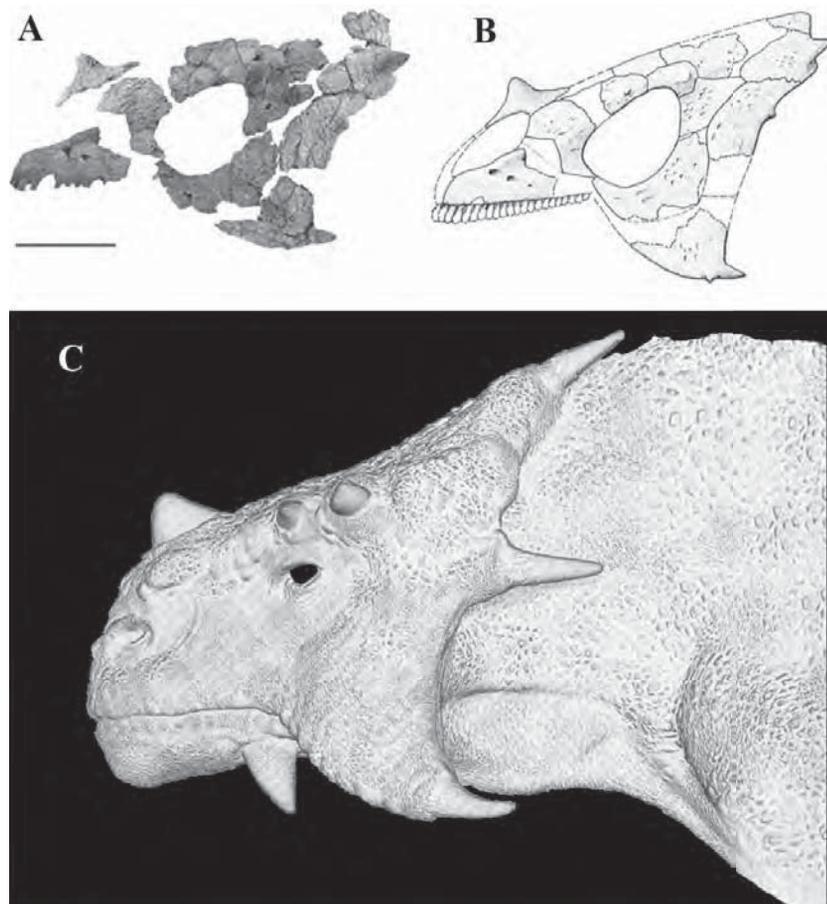
Holotype – MNHN.F.ARG 518, crâne subcomplet désarticulé comprenant le dermocrâne, le neurocrâne et la partie postérieure de l'hémi-mandibule droite : MNHN.F.ARG 518-1, nasal gauche ; MNHN.F.ARG 518-2, lacrymal gauche ; MNHN.F.ARG 518-3, maxillaire gauche ; MNHN.F.ARG 518-4, fragment de toit crânien et bord orbitaire gauche partiel ; MNHN.F.ARG 518-5, fragment de la partie temporale du toit crânien formée par l'os surnuméraire, le supratemporal et le squamosal gauche ; MNHN.F.ARG 518-6 et 7, partie distale du quadratojugal gauche ; MNHN.F.ARG 518-8, maxillaire droit ; MNHN.F.ARG 518-9, fragment (face droite) de toit crânien formé par le supratemporal et une partie du squamosal ; MNHN.F.ARG 518-10, postpariétal et supraoccipital ; MNHN.F.ARG 518-11, palatin gauche ; MNHN.F.ARG 518-12,



► **Figure 6.** *Temnospondyli indet.* (Membre de Tourbihine, Permien supérieur). MHNM-ARG01 (A), fragment de la partie postérieure du toit crânien en vues dorsale, ventrale et latérale. (B), dessins interprétatifs du spécimen avec ses emplacements possibles sur le toit crânien. (C) Reconstitution d'un temnospondyl d'après Marc Boulay. Échelle = 1 cm. (A et B), D'après Steyer et Jalil [2009]. (C), Reconstitution de Marc Boulay (Cossima Productions) (www.marcboulay.fr).

Figure 6. *Temnospondyli indet.* (Tourbihine Member, Upper Permian). A, MHNM-ARG01, fragment of the posterior portion of a skull roof in dorsal, ventral and lateral views. (B), interpretative drawings of the specimen with its possible locations in the skull table (hypotheses 1 and 2, see text). (C), reconstruction of a temnospondyl. Scale bar = 1 cm. (A and B), After Steyer and Jalil [2009]. (C) After Marc Boulay (Cossima Productions) (www.marcboulay.fr).

plancher du neurocrâne formé du basioccipital et du parabasisphénoïde ; MNHN.F.ARG 518-13, exoccipital gauche ; MNHN.F.ARG 518-14, exoccipital droit ; MNHN.F.ARG 518-15, carré gauche ; MNHN.F.ARG 518-16, épiptérygoïde ; MNHN.F.ARG 518-17, processus paroccipital gauche ; MNHN.F.ARG 518-18, stapes ; MNHN.F.ARG 518-19, partie postérieure



► **Figure 7.** *Arganaceras vacanti* Jalil & Janvier, 2005 (Membre Tourbihine, Permien supérieur). (A), MNHN.F.ARG 518-1 à 20, holotype, moitié gauche d'un crâne subcomplet et désarticulé; (B), reconstitution d'*Arganaceras vacanti*. Échelle = 10 cm. (A et B) d'après Jalil et Janvier [2005]. (C) d'après Marc Boulay V.04 – Cossima Productions (www.marcboulay.fr).

Figure 7. *Arganaceras vacanti* Jalil & Janvier, 2005 (Tourbihine Member, Upper Permian). (A), MNHN.F.ARG 518-1 to 19, holotype, subcomplete and disarticulated left half of a skull; (B), reconstruction. Scale bar = 10cm. (A et B) After Jalil et Janvier 2005. (C) d'après Marc Boulay V.04 – Cossima Productions (www.marcboulay.fr).

de l'hémi-mandibule droite formée par l'angulaire, le surangulaire, le préarticulaire et l'articulaire ; MNHN.F.ARG 518-20, jugal gauche.

Occurrence – Gisement XXII, environ 1,5 km du village d'Ireghi.

Commentaire – *Arganaceras vacanti* est un paréiasaure thérischien très dérivé et étroitement apparenté à *Elginia mirabilis* du Permien terminal d'Écosse. Ces deux espèces partagent des caractères dérivés dont la présence de grands processus corniformes sur le toit crânien [Jalil

et Janvier, 2005]. *Arganaceras vacanti* et *Elginia* pourraient être rapprochés du pareiasaure non nommé du Kupferschiefer (Permien terminal d'Allemagne) sur la base d'une synapomorphie (os surnuméraires développés s'étendant postérieurement au-delà des postpariétaux).

Pareiasauria gen. et sp. indet.1

Matériel – MNHN.F.ARG 514, -ARG 515 et -ARG 517, trois individus connus uniquement par des restes postcrâniens :

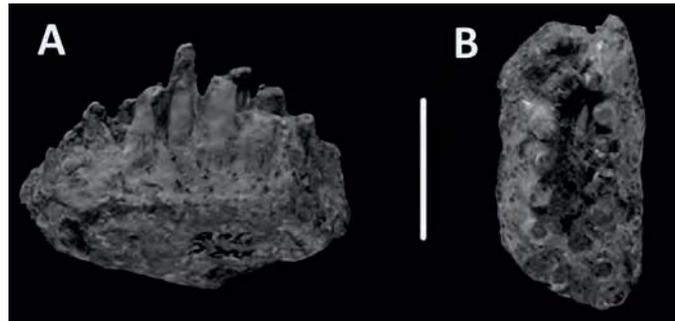
- MNHN.F.ARG 514, individu juvénile, est représenté par : MNHN.F.ARG 514-1, série de cinq vertèbres présacrées et une sacrée en connexion, ostéodermes et fragments de côtes ; MNHN.F.ARG 514-2, deux vertèbres caudales antérieures en connexion et associées à leurs côtes ; MNHN.F.ARG 514-3, trois vertèbres caudales antérieures en connexion associées à leurs côtes ; MNHN.F.ARG 514-4, neuf vertèbres caudales en connexion associées à leurs côtes ; MNHN.F.ARG 514-5, ischion droit ; MNHN.F.ARG 514-6, ilion gauche ; MNHN.F.ARG 514-7, ischion gauche partiel ; MNHN.F.ARG 514-8, pubis gauche partiel ; MNHN.F.ARG 514-9, humérus droit ; MNHN.F.ARG 514-10, humérus gauche partiel ; MNHN.F.ARG 514-11 et 12, extrémités proximales de côtes droites ; MNHN.F.ARG 514-13 à 16, extrémités proximales de côtes gauches ; MNHN.F.ARG 514-17 à 19, ostéodermes isolés ; MNHN.F.ARG 514-24, extrémité proximale de fémur gauche ; MNHN.F.ARG 514-25, clavicule gauche ; MNHN.F.ARG 514-26, clavicule droite ; MNHN.F.ARG 514-27, ?fragment de côte ; MNHN.F.ARG 514-28 et 29, fragments de côtes ; MNHN.F.ARG 514-30, vertèbre dorsale associée à des ostéodermes ; MNHN.F.ARG 514-31, deux vertèbres dorsales ; MNHN.F.ARG 514-32 et 33, ostéodermes.
- MNHN.F.ARG 515, individu immature, est représenté par : MNHN.F.ARG 515-1, vertèbre cervicale ou dorsale très antérieure subcomplète ; MNHN.F.ARG 515-2, vertèbre cervicale ou dorsale très antérieure ; et MNHN.F.ARG 515-3 arc neural partiel.
- MNHN.F.ARG 517, individu adulte, est représenté par : MNHN.F.ARG 517-1, ilion gauche associé à la plaque pubo-ischiatique gauche ; MNHN.F.ARG 517-2 : tibia gauche ; MNHN.F.ARG 517-3, côte cervicale.

Occurrence – Gisement XXII.

Commentaire – Ce matériel appartient à des individus d'âges somatiques différents. Aucune différence morphologique ne permet de les attribuer à des taxons distincts [Jalil et Janvier, 2005]. Ils appartiennent probablement à *A. vacanti*, identification à confirmer par la découverte de restes crâniens et postcrâniens associés.

Pareiasauria gen. et sp. indet.2

Matériel – Individu représenté par des restes postcrâniens: MNHN.F.ARG 504, humérus gauche ; MNHN.F.ARG 505, extrémité proximale d'un fémur gauche ; MNHN.F.ARG 509, deux



► **Figure 8.** *Acrodonta irerhi* Dutuit, 1976b, (Membre Tourbihine, Permien supérieur). MNHN.F.ARG 506, holotype, maxillaire droit en vues linguale (A) et occlusale (B). Échelle = 1 cm.

Figure 8. *Acrodonta irerhi* Dutuit, 1976b, (Tourbihine Member, Upper Permian). MNHN.F.ARG 506, holotype, right maxilla in lingual (A) and occlusal (B) views. Scale bar = 1cm.

vertèbres caudales antérieures en connexion ; MNHN.F.ARG 510, intercentre et trois vertèbres présacrées ; MNHN.F.ARG 511, trois vertèbres dorsales en connexion sans leurs centra ; MNHN.F.ARG 512, trois vertèbres caudales en connexion mal conservées ; MNHN.F.ARG 513, pelvis gauche en connexion avec une partie de la plaque pubo-ischiatique du pelvis droit.

Occurrence – Localité dite N'Tikida entre les villages d'Argana au sud et de Timezgadiouine au nord, à environ 2 km d'Ireghi.

Commentaire – Ces restes postcrâniens ont été décrits et associés dans un premier temps à des restes crâniens d'un moradisauriné [Jalil et Dutuit, 1996]. Aujourd'hui cette hypothèse est rejetée, et l'ensemble de ce matériel est attribué à un paréiasaure gen. et sp. indet. Ce matériel appartient probablement à un seul individu certainement différent du Pareiasauria gen. et sp. indet.1. [Jalil et Janvier, 2005].

Eureptilia Olson, 1947

Captorhinidae, Case 1911

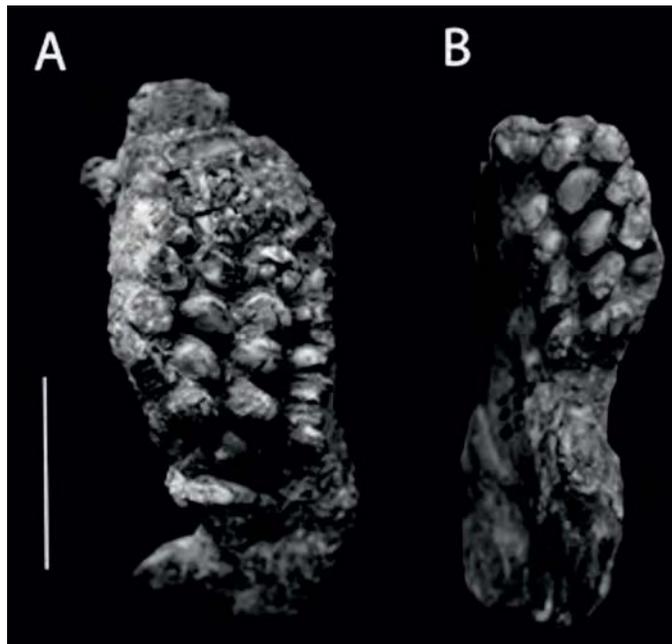
Acrodonta Dutuit, 1976b

Acrodonta irerhi Dutuit, 1976b

Holotype – MNHN.F.ARG 506, maxillaire droit partiel portant trois rangées dentaires.

Occurrence – Éboulis au voisinage du village d'Ireghi, entre les villages de Timezgadiouine et d'Argana.

Commentaire – Il s'agit d'un captorhinidé de taille moyenne avec trois rangées de dents marginales (fig. 8). Excepté pour une dent, les bases dentaires de la rangée médiane sont ankylosées et donc invisibles. Les dents sont coniques, longues, droites et pointues. *A. irerhi*



► **Figure 9.** *Moradisaurinae* gen. et sp. indet. (Membre Tourbihine, Permien supérieur), MNHN.F.ARG 507 (A) et ARG 508 (B) en vue occlusale. Échelle = 2cm. D'après Jalil et Dutuit [1996].

Figure 9. *Moradisaurinae* gen. et sp. indet. (Tourbihine member, Upper Permian), MNHN.F.ARG 507 (A) and ARG 508 (B) in occlusal view. Scale bar = 2 cm. After Jalil and Dutuit [1996].

diffère des autres captorhinidés par son acrodontie, d'où le nom du genre [Dutuit, 1976b ; Jalil et Dutuit, 1996].

Moradisaurinae Ricqlès & Taquet, 1982

Moradisaurinae gen. et sp. indet.

Matériel – MNHN.F.ARG 507, plateau dentaire d'un maxillaire droit ; (MNHN.F.ARG 508) plateau dentaire d'un maxillaire gauche.

Occurrence – Localité dite N'Tikida entre les villages d'Argana au sud et de Timezgadiouine au nord.

Commentaire – Ces deux plateaux maxillaires sont plus grands et nettement différents du maxillaire d'*Acrodonta irerhi*. Le spécimen le mieux conservé (MNHN.F.ARG 508, fig. 9) est long de 44 mm et large de 21 mm. Les plateaux maxillaires sont élargis et aplatis. MNHN.F.ARG 508, latéralement convexe comme chez *Moradisaurus grandis* du Permien du Niger, présente au moins quatre rangées dentaires, tandis que MNHN.F.ARG 507 n'en présente que trois. Ces

rangées sont parallèles entre elles et au bord lingual. Les dents sont coniques, plus basses, plus émoussées et plus robustes que celles d'*Acrodonta irerhi* [Jalil et Dutuit, 1996].

Membre de Tanameurt (T3)

Ce membre n'a livré que des ichnofossiles qui correspondent à des traces chirothéroïdes (*Synaptichnium*, *Chirotherium*, *Brachychirotherium*, *Isochirotherium*). La description et la comparaison de ces ichnotaxa avec ceux d'autres régions du Trias inférieur et moyen suggèrent un âge olénékien pour leur site et par conséquent pour l'unité T3 [Tourani *et al.*, 2010]. Ces restes ont permis la première mention du Trias inférieur dans le bassin d'Argana.

Sommet du Membre Aglégal (T4)

Temnospondyli Zittel, 1888

Stereospondyli Zittel, 1888

Capitosauroida Watson, 1919 *sensu* Schoch & Milner, 2000

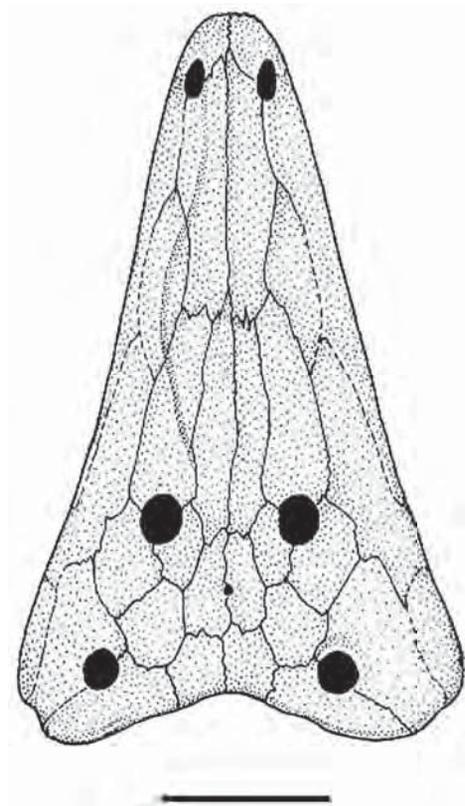
Cyclotosauridae Shishkin, 1964 *sensu* Schoch & Milner, 2000

Matériel – MNHN.F.ARG 1051, partie postérieure du crâne portant les post-pariétaux, le tabulaire et le squamosal ainsi que l'occiput et la partie postérieure du palais ; MNHN.F.ARG 1052, portion gauche du toit crânien avec l'orbite, portion du palais et interclavicule associée ; MNHN.F.ARG 1053, portion gauche du toit crânien avec l'orbite et le contour antérolatéral de l'échancrure otique ; MNHN.F.ARG 1054, hémi-mandibule gauche avec la partie la plus antérieure de la mandibule droite adjacente ; MNHN.F.ARG 1055, hémi-mandibule droite partielle ; MNHN.F.ARG 1056, portion postérieure de l'hémi-mandibule droite ; MNHN.F.ARG 1057, angulaire droit isolé ; MNHN.F.ARG 1058, partie antérieure du dentaire portant des dents.

Occurrence – Gisement XXIX situé près du village de Mamlal.

Commentaire – L'échancrure otique complètement fermée et la forme basse de l'occiput suggèrent un cyclotosauridé heylerosauriné (fig. 10). Une étude préliminaire a permis d'attribuer ce matériel au genre *Eocyclotosaurus* ou à une forme proche, et supporte un âge anisien pour le Membre Aglégal [Jalil *et al.*, 2009]. Ce spécimen est le premier temnospondyle cyclotosauridé du Maroc. Une étude plus détaillée (en cours) permettra de préciser l'anatomie, l'identification précise et les relations phylogénétiques de ce cyclotosauridé.

En plus des restes osseux, le Membre Aglégal a livré des empreintes de tétrapodes qui ont été attribuées à *Chirotherium barthii*, *Isochirotherium coureli*, *Synaptichnium* isp., *Atreipus-Grallator*, *Rotodactylus* isp., *Rhynchosauroides* isp., et *Procolophonichnium* isp. suggérant les



► **Figure 10.** *Eocyclotosaurus lehmani* (Trias moyen, Anisien, de France), crâne en vue dorsale. [D'après Schoch et Milner, 2000] Echelle = 5 cm.

Figure 10. *Eocyclotosaurus lehmani* (Middle Triassic, Anisian, France). Skull in dorsal view. [After Schoch and Milner, 200] Scale bar = 5cm.

premiers archosaures, dinosaumorphes, lépidosaumorphes et probablement thérapside ou procolophonoidés [Klein *et al.*, 2011].

Base du Membre Irohalène (T5)

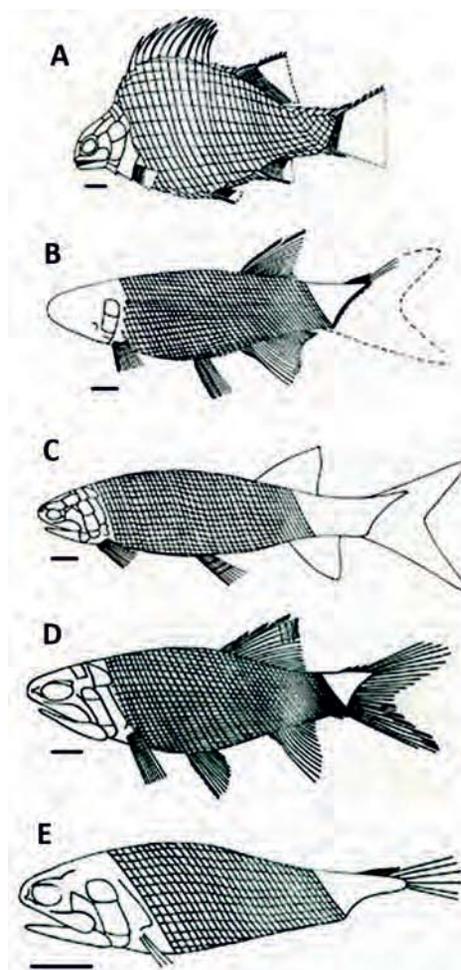
Actinopterygii Cope, 1887

Perleidiformes Berg, 1937

Colobodontidae Andersson, 1916

Dipteronotus Egerton, 1854

Dipteronotus gibbosus Martin, 1980a



► **Figure 11.** Actinopterygii du bassin d'Argana (Membre d'Irohalène, Trias supérieur, Carnien). Reconstitutions de (A), *Dipteronotus gibbosus* ; (B), cf. *Procheirichthys* ; (C), *Mauritanichthys rugosus* ; (D), cf. *Ischnolepis* ; (E), cf. *Atopocephala*. Modifié d'après Martin [1979a]. Échelle = 1 cm.

Figure 11. Actinopterygii of the Argana basin, (Irohalène Member, Upper Triassic, Carnian). Reconstructions of (A), *Dipteronotus gibbosus*; (B), cf. *Procheirichthys*; (C), *Mauritanichthys rugosus*; (D), cf. *Ischnolepis*; (E), cf. *Atopocephala*. Modified from Martin [1979a]. Scale bar = 1 cm.

Holotype – MNHN.F.ALM 301 a et b, empreinte et contre-empreinte d'un individu subcomplet.

Matériel de référence – MNHN.F.ALM 302 a et b, empreinte et contre-empreinte d'un individu subcomplet ; MNHN.F.306-309, restes fragmentaires.

Occurrence – Gisement XI, localité d'Alili n'yfis (« le laurier-rose de la hyène » en Berbère), près du village d'Alma.

Commentaire – Il s’agit d’un poisson de petite taille (65 mm de long) caractérisé par une série de crêtes dorsales allongées et contiguës sur la partie ascendante du tronc. Avant sa découverte au Maroc, le genre *Dipteronotus* n’était connu que dans le Trias moyen d’Angleterre (*Dipteronotus cyphus*) et dans le Buntsandstein supérieur (Scythien-Anisien) de France et d’Allemagne (*Dipteronotus aculeatus*) [Jörg, 1969 ; Gall *et al.*, 1974 ; Martin, 1979a, b, 1980a, 1982a ; Milner *et al.*, 1990]. L’espèce marocaine *Dipteronotus gibbosus* diffère des formes européennes par son écaillure, la structure de ses nageoires et le sommet arrondi de son angle dorsal [Martin, 1980a]. Pour Gardiner [1988], *Dipteronotus gibbosus* est probablement plus proche de *D. culeatus* que de *D. cyphus* [Gardiner, 1988]). Néanmoins, en décrivant *D. olgiatii* du Trias moyen italien, Tintori [1990] suggère de placer *D. gibbosus* dans le genre *Pseudobeaconia* sur la base de son contour dorsal ascendant lisse et légèrement courbé, ses crêtes allongées – et séparées les unes des autres – sur la partie descendante de son angle dorsal, face à la nageoire dorsale.

Procheirichthys Wade, 1935

cf. *Procheirichthys*

Matériel – MNHN.F-ALM 317-320, plusieurs individus incomplets.

Occurrence – Gisement XI.

Commentaire – Ces restes sont en mauvais état de conservation. Ils ont été attribués avec beaucoup de réserves au genre *Procheirichthys* (fig. 11B) [Martin, 1979a, 1980a, 1982a].

Perleidus Alessandri, 1910

cf. *Perleidus*

Matériel – MNHN.F-ALM 316, crâne mal conservé avec quelques rangées d’écailles [Martin 1979a].

Occurrence – Gisement XI.

Commentaire – Ce grand crâne présente une longue mandibule antérieurement fine. Le préopercule est très long et très incliné par rapport au genre *Procheirichthys*. Ce crâne est plus long que haut et les écailles cleithrales grandes et hautes. C’est sur la base de ces deux derniers caractères qu’il a été attribué au genre *Perleidus* [Martin, 1980a, 1982a].

Redfieldiiformes Berg, 1940

Redfieldiidae Berg, 1940

Mauritanichthys Martin, 1980b

Mauritanichthys rugosus Martin, 1980b

Holotype – MNHN.F-ALM 312, squelette subcomplet avec un crâne assez mal conservé et une cassure au niveau de la nageoire anale.

Matériel de référence – MNHN.F.ALM 313, squelette partiel (nageoire anale, région orbitaire et rostrale absentes) ; MNHN.F.ALM 314, squelette partiel (partie antérieure du crâne et nageoire dorsale absentes) ; MNHN.F.ALM 315, os fragmentaires.

Occurrence – Gisement XI.

Commentaire – Il s'agit d'un poisson fusiforme d'environ 15 cm de long et dont la hauteur maximale est située juste en arrière de la tête (fig. 11C) [Martin, 1979a : fig. 57, 1980a, 1982b].

Les Redfieldiiformes sont connus dans le Trias inférieur (zone à Assemblage faunique à *Cynognathus*) du Karoo sud-africain (*Atopocephala*, *Daedalichthys*, *Helichthys*), le Trias moyen de Zambie (*Ischnolepis*) et de Brookvale en Australie (*Schizurichthys*, *Brookvalia*, *Phlyctaenichthys*, *Geitonichthys*, *Molybdichthys*) et le Trias supérieur d'Amérique du Nord (*Lasalichthys*, *Redfieldius*, *Synorichthys*, *Cionichthys*, *Dictyopyge*) [Martin, 1982a ; Schaeffer, 1984 ; Gardiner, 1993]. Les genres américains sont proches et ne diffèrent que légèrement des genres sud-américains [Martin, 1980b, 1982a]. L'espèce marocaine *Mauritanichthys rugosus* est plus proche des formes nord-américaines *Lasalichthys* (Trias supérieur du Groupe Chinle, Fm. Dockum) et *Synorichthys* (Trias supérieur, Groupe Chinle, Fm. Dockum, Super-groupe Newark) sur la base de son petit postrostral ovale et du contact antérieur de ses nasaux [Martin, 1979a, 1980b ; Schaeffer 1984 ; Murry, 1986].

Brookvaliidae Berg, 1940

Ischnolepis Haughton, 1934

cf. *Ischnolepis*

Matériel – MNHN.F.ALM 310, -ALM 311a et b, deux spécimens fragmentaires.

Occurrence – Gisement XI.

Commentaire – La mandibule, allongée mais n'atteignant pas l'extrémité du rostral est postérieurement fine et courbée vers le haut. Elle s'amincit au niveau de la symphyse [Martin, 1979a].

Atopocephala Brough, 1934

cf. *Atopocephala*

Matériel – MNHN.F.ALM 321, squelette désarticulé et mal conservé.

Occurrence – Gisement XI.

Commentaire – Un frontal très long et un préopercule robuste suggèrent une attribution au genre *Atopocephala*. Ce squelette se distingue par un appareil operculaire et une ceinture scapulaire plus puissants [Martin, 1979a].

Sarcopterygii Romer, 1955

Dipnoi Müller, 1845

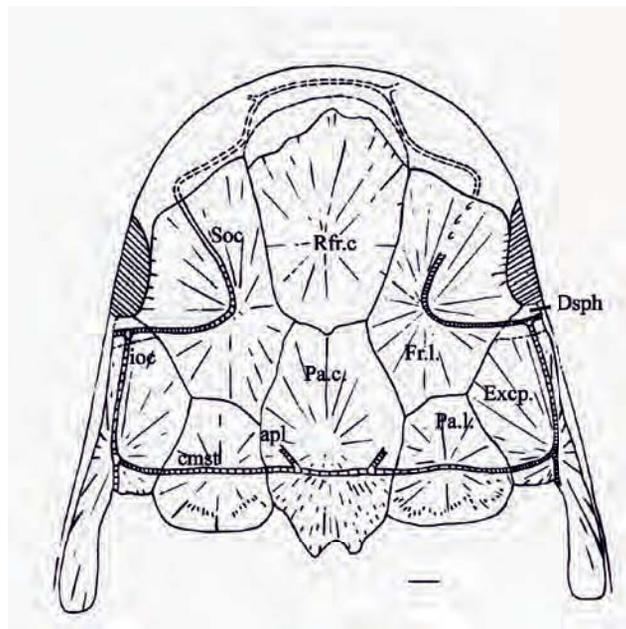
Arganodontidae Martin, 1982b

Dans sa description des dipneustes des localités X et XI, Martin [1979 b] identifie deux espèces ; *Arganodus atlantis* représentée par un abondant matériel crânien (voir ci-bas) et *Ceratodus arganensis*.

Pour cet auteur, *Ceratodus arganensis* est une forme juvénile qui se distingue par la morphologie de ses plaques dentaires. Ces dernières évoquent les plaques dentaires de *Ceratodus capensis* du Karoo sud-africain. Toutefois, en raison de l'âge immature du spécimen décrit, la position taxinomique de *Ceratodus arganensis* restait imprécise (Martin, 1982a, b, c). Cette espèce est aujourd'hui considérée comme invalide et tout le matériel des dipneustes d'Argana est attribué à une seule espèce (voir ci-dessous).

Arganodus Martin, 1979b

Arganodus atlantis Martin, 1979b



► **Figure 12.** *Arganodus atlantis* Martin, 1979b (Membre Irohalène, Trias supérieur, Carnien), reconstitution du toit crânien. Abréviations : apl, « pit line » antérieure ; cmst., commissure supratemporale ; Dsph, dermosphénotique ; Excp., extrascapulaire ; Fr.l., frontal latéral ; ioc, canal infraorbitaire ; Pa.c., pariétal central ; Pa.l., pariétal latéral ; Rfr.c, rostrofrontal central ; Soc., canal supraorbitaire. D'après Martin [1979a]. Échelle = 1cm.

Figure 12. *Arganodus atlantis* Martin, 1979b (Irohalène Member, Upper Triassic, Carnian), reconstruction of the skull roof. Abbreviations: apl, anterior pit line; cmst., supratemporal commissure; Dsph., dermosphenotic; Excp. extrascapular; Fr.l, lateral frontal; ioc, infraorbital canal; Pa.c., central parietal; Pa.l. lateral parietal; Rfr.c., central rostrifrontal; Soc., supraorbital canal. After Martin [1979a]. Scale bar = 1 cm.

Holotype – MNHN.F.TAL 303, crâne dermique subcomplet (fig.12).

Matériel de référence – Matériel crânien abondant, MNHN.F.TAL 301, MNHN.F.TAL 302, MNHN.F.TAL 304 à 309 et MNHN.F.TAL 311 à 324 comprenant des mandibules et plaques dentaires ; restes initialement attribués à « *Ceratodus arganensis* » Martin, 1979b : MNHN.F.TAL 327, plaque dentaire supérieure gauche (holotype de « *Ceratodus arganensis* » Martin, 1979b) ; TAL 325a et b : plaques dentaires droite et gauche ; TAL 326 : empreinte interne du frontal central ; TAL 328 : os dermoptérotique et TAL 329 : frontal latéral.

Occurrence – Gisements X et XI (un peu plus au sud), dans les environs d'Alma.

Commentaire – *A. atlantis* possède de petites plaques dentaires munies de sept crêtes tranchantes. Ces plaques ont la forme d'un triangle rectangle à angle droit arrondi. Les os dermiques sont minces et dépourvus d'ornementations [Martin, 1979b]. Dans les mêmes gisements, Martin [1979b] décrit une autre espèce, « *Ceratodus arganensis* », essentiellement sur la base d'une plaque dentaire supérieure gauche (MNHN.F.TAL 327). Kemp [1998] n'a constaté aucune différence diagnostique justifiant la distinction de deux espèces. Elle a attribué tout ce matériel au genre *Asiatoceratodus*. La re-interpretation des homologues crâniennes chez les dipneustes a permis à Cavin *et al.* [2007] de montrer que *Arganodus* reste un genre valide qu'il a classé avec le clade comprenant *Protopterus*, *Ptychoceratodus* et *Gosfordia* qui est le groupe-frère de '*Ptychoceratodus philippsi*'. Dans cette analyse, *Asiatoceratodus* a été placé avec *Paraceratodus* dans le même clade que *Ceratodus*.

Actinistia Cope, 1871

Latimerioidei Schultze, 1993

Latimerioidei gen. et sp. indet.

Matériel – MNHN non catalogué, fragment de mandibule, malheureusement introuvable dans les collections.

Occurrence – Gisement X, environs d'Alma.

Commentaire – Ce fragment ressemble à celui du latimérioidéen *Diplurus newarki* du Trias supérieur états-unien [Martin, 1979a, 1981].

Temnospondyli Zittel, 1888

Stereospondyli Zittel, 1888

Almasauridae Dutuit, 1972a

Almasaurus Dutuit, 1972a

Almasaurus habbazi Dutuit, 1972a

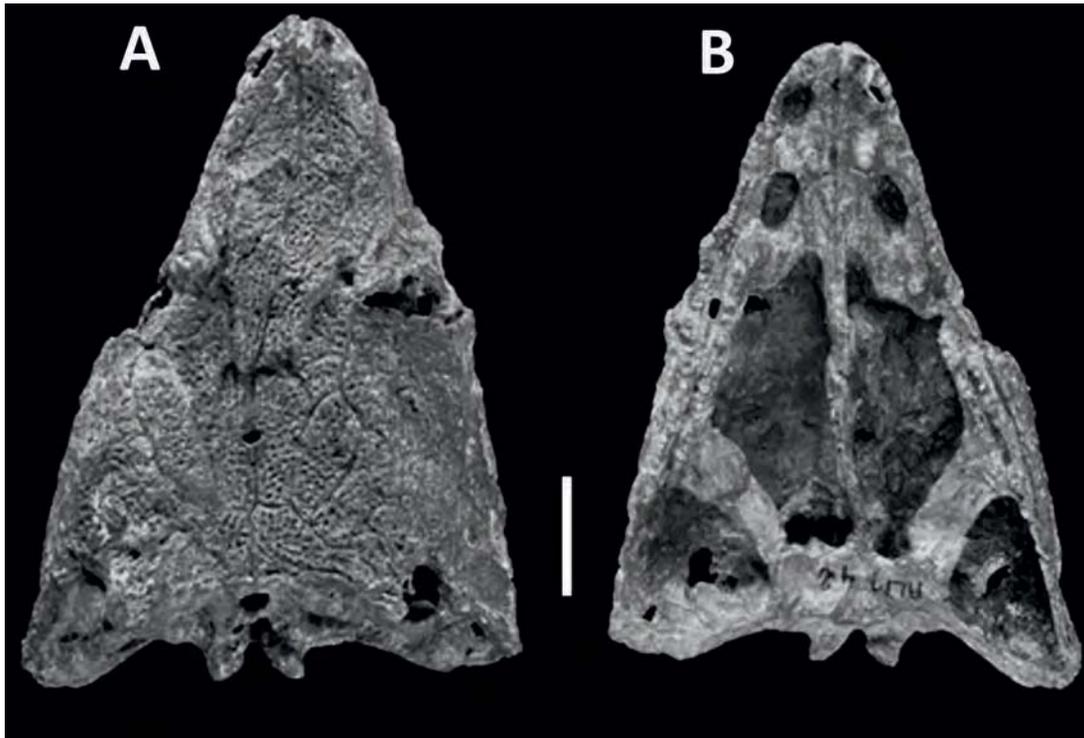


Figure 13. *Almasaurus habbazi* Dutuit, 1972 (Membre Irohalène, Trias supérieur, Carnien). MNHN.F.ALM 42, lectotype, crâne subcomplet en vues dorsale (A) et palatale (B). Échelle = 1 cm.

Figure 13. *Almasaurus habbazi* Dutuit, 1972a (Irohalène Member, Upper Triassic, Carnian). MNHN.F.ALM 42, subcomplete skull in dorsal (A) and palatal (B) views. Scale bar = 1 cm.

Lectotype – Dutuit [1972a, 1976a] n’a pas désigné d’holotype. Nous considérons ici comme lectotype MNHN.F.ALM 42 (« A » de Dutuit [1972a, 1976a], crâne subcomplet ; matériel associé : MNHN.F.ALM 43 (« B »), arrière crâne ; MNHN.F.ALM 44 (« C »), partie antérieure de crâne et hémi-mandibule ; MNHN.F.ALM 62 (« D »), partie antérieure de crâne et hémi-mandibules ; et MNHN.F.ALM 45 (« E »), crâne et hémi-mandibule.

Occurrence – Gisement XI, environs d’Alma.

Commentaire – *A. habbazi* est un petit temnospondyle au crâne triangulaire. Ce crâne est aplati dans sa moitié antérieure et sensiblement moins large que long. Le museau est étroit et légèrement relevé au niveau des narines. Les orbites, trapézoïdes, sont très latérales et situées dans un plan incliné à environ 45° par rapport au toit crânien. Les narines sont en position terminale, presque jointives, séparées par un simple pont osseux (fig. 13).

D'après Schoch [2008], *Almasaurus* est taxon-frère du clade (Metoposauridae + *Callistomordax*) avec qui il partage une synapomorphie à savoir une surface carrée (quadrangulaire) de l'intercentrum.

Metoposauridae Watson, 1919

Dutuitosaurus Hunt, 1993

Dutuitosaurus ouazzoui (Dutuit, 1976a) Hunt, 1993

Lectotype – Dans sa description initiale, Dutuit [1976a] n'a pas désigné d'holotype. Néanmoins dans sa révision des métoposaures, Hunt [1993] a désigné MNHN.F XIII/18/66 comme lectotype. MNHN.F XIII/18/66 porte aujourd'hui le numéro de collection



► **Figure 14.** *Dutuitosaurus ouazzoui* (Dutuit, 1976a) Hunt, 1993 (Membre Irohalène, Trias supérieur, Carnien). Crâne en vue dorsale (MNHN.F.ALM 269) d'après Dutuit [1976a]. Échelle = 10 cm.

Figure 14. *Dutuitosaurus ouazzoui* (Dutuit, 1976a) Hunt, 1993 (Irohalène Member, Upper Triassic, Carnian). Skull in dorsal view (MNHN.F.ALM 269) after Dutuit [1976a]. Scale bar = 10 cm.

MNHN.F.AZA4 et correspond à un bloc contenant deux crânes dont un (MNHN.F.AZA4-1) est associé à un squelette post-crânien presque complet [Dutuit, 1976a : pl. 33]. C'est ce spécimen (MNHN.F.AZA 4-1) et tous les éléments post-crâniens associés (MNHN.F.AZA 4-3 à 12 et MNHN.F.AZA4-22 à 53) qui sont désignés ici comme lectotype.

Matériel associé : *D. ouazzoui*, représentée par l'une des collections les plus complètes en métoposaures, est représenté par environ soixante-dix crânes dont certains associés à leurs squelettes post-crâniens, parfois presque complet. Des centaines de spécimens sont inventoriés, cependant Dutuit [1976a] a fondé sa description sur essentiellement sur 12 spécimens portant les numéros de plâtre suivants : MNHN.F.XIII/36/65, toit crânien ; MNHN.F.XIII/x/65, crâne ; MNHN.F.XIII/y/65, crâne ; MNHN.F.XIII/14/66(2), crâne ; MNHN.F.XIII/14/66(4), crâne ; MNHN.F.XIII/14/66(5), crâne ; MNHN.F.XIII/z/66, crâne ; MNHN.F.XIII/17/66, crâne ; MNHN.F.XIII/13/66, deux individus de petite taille et subcomplets ; MNHN.F.XIII/5/66, individu complet ; MNHN.F.XIII/4/66, individu complet ; et MNHN.F.XIII/12/65, ensemble contenant cinq crânes et squelettes postcrâniens.

Occurrence – Gisement XIII, près du village d'Azarifen.

Commentaire : L'espèce *Dutuitosaurus ouazzoui* est représentée par plusieurs individus présentant différents stades de croissance, juvénile à adulte [Dutuit, 1976a]. Hunt [1993] crée le genre *Dutuitosaurus* pour l'espèce « *Metoposaurus* » *ouazzoui* Dutuit, 1976a. L'espèce *D. ouazzoui* est la plus basale des métoposauridés [Hunt, 1993]. Contrairement à tous les autres métoposaures, elle présente un pleurocentre ossifié bien individualisé au niveau des vertèbres présacrées [Dutuit, 1976a ; Hunt, 1993]. Une analyse histologique et squelettochronologique réalisée sur une dizaine de fémurs montre que les adultes étaient relativement moins aquatiques que les juvéniles et qu'ils enregistraient des alternances importantes au niveau du paléoclimat local très saisonnier [Steyer *et al.*, 2004].

Amniota Haeckel, 1866

Therapsida Broom, 1905

Dicynodontia Owen, 1860

Kannemeyeriidae Huene, 1948

Moghreberia Dutuit, 1980

Moghreberia nmachouensis Dutuit, 1980

Lectotype – MNHN.F.ALM 280, crâne subcomplet avec arrière-crâne partiel, narines presque invisibles, racines dentaires en place et canine droite complète [Dutuit, 1988b]. Dans sa description initiale, Dutuit [1980] n'a pas désigné d'holotype mais un syntype correspondant à deux crânes, sans préciser leurs numéros de collection [Dutuit, 1980]. La désignation de

MNHN.ALM 280 comme « holotype » de l'espèce par Dutuit [1988b] vaut désignation de lectotype suivant l'article 74.6 de l'ICZN.

Matériel associé – Quinze pièces crâniennes et deux pièces mandibulaires décrites par Dutuit [1988b] : MNHN.F.ALM 37, extrémité antérieure d'un massif facial ; MNHN.F.ALM 7, extrémité antérieure du maxillaire droit ; MNHN.F.ALM 8, maxillaire droit avec canine ; MNHN.F.ALM 9, maxillaire droit partiel avec canine ; MNHN.F.ALM 10, arrière-crâne partiel ; MNHN.F.ALM 11, fragment de squamosal gauche ; MNHN.F.ALM 12, squamosal gauche ; MNHN.F.ALM 13, squamosal ; MNHN.F.ALM 15, maxillaire droit avec canine ; MNHN.F.ALM 36, fragment du massif facial ; MNHN.F.ALM 38, mandibule partielle ; MNHN.F.ALM 39, squamosal droit ; MNHN.F.ALM 80, mandibule partielle ; MNHN.F.ALM 267, fragment de squamosal droit ; MNHN.F.ALM 268, arrière-crâne ; MNHN.F.ALM 264, extrémité antérieure de maxillaire gauche ; MNHN.F.ALM 281, portion de crâne.

Occurrence – Gisement XI, près d'Alma.

Commentaire – *Moghreberia nmachouensis* est caractérisé par un complexe squamoso-occipital court et bas, une mandibule basse, des canines très antérieures, des interpariétaux réduits et deux crêtes occipitales (une majeure et une mineure) [Dutuit, 1988b]. De nombreuses études ont suggéré que *Moghreberia* et *Placerias* seraient synonymes [Cox, 1991 ; Lucas, 1998a, 1998b ; Lucas et Wild, 1995]. L'analyse de Kammer *et al.* [2011], montre que *Moghreberia* et *Placerias* sont deux genres distincts formant un clade supporté par sept synapomorphies : crête palatale postérieure médiane avec une zone antérieure aplatie et élargie ; processus postérolatéral du palatal mince et allongé ; pariétaux bien exposés sur le toit crânien et relativement plats ; portion zygomatique du squamosal avec une expansion dorsoventrale postérieure à la barre postorbitale ; contact absent entre le périotique et pariétal ; postorbitaux ne s'étendant pas sur toute la longueur de la barre intertemporale, de telle sorte que la partie postérieure de la barre est formée seulement par les pariétaux ; et absence d'une dépression circulaire centrale sur le condyle occipital. L'étude (en cours) d'un abondant matériel récemment préparé et comprenant des restes crâniens et post-crâniens permettra une meilleure connaissance des relations phylogénétiques de *M. nmachouensis*.

Azarifeneria Dutuit, 1989a

Azarifeneria barrati Dutuit, 1989a

Holotype – MNHN.F.AZA 366, arrière-crâne partiel avec basicrâne et complexe pariéto-squamosal partiel.

Occurrence – Gisement XII près d'Azarifen, Sud-Est d'Imi n'Tanout.

Commentaire – *A. barrati* serait proche de *Stahleckeria potens* de la Formation de Santa Maria au Brésil [Dutuit, 1989a].

Azarifeneria robustus Dutuit, 1989b

Holotype – MNHN.F.ALM 167, mandibule partielle.

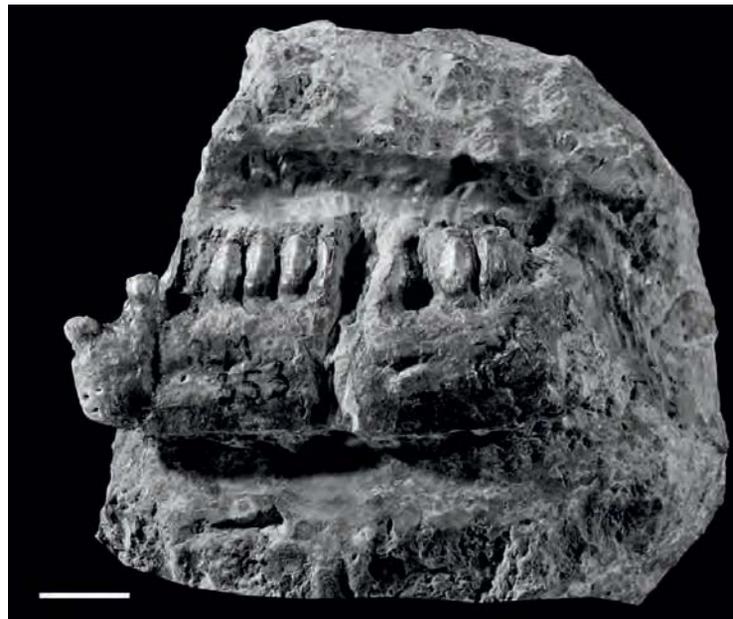
Occurrence – Gisement XI, près d’Alma.

Commentaire – Si la partie symphysaire de la mandibule d’*A. robustus*, plus courte et plus haute (rapport longueur/largeur = 0.5) que *M. nmachouensis* (rapport de 1.35), a permis de la distinguer de ce dernier taxon, aucune comparaison directe n’est possible entre le matériel attribué à *Azarifeneria barrati* (deux pièces de la partie postérieure d’un crâne) et à l’espèce-type *A. robustus* (fragment de mandibule). Il n’est pas exclu que ces deux espèces soient synonymes. Comme suggéré par Lucas et Wild [1995] et Fröbisch [2009], il n’est pas exclu non plus qu’*Azarifeneria* soit synonyme junior de *Moghreberia*. L’étude en cours des dicynodontes d’Argana nous permettra de répondre à ces questions.

Archosauromorpha Huene, 1946 *sensu* Benton, 1985

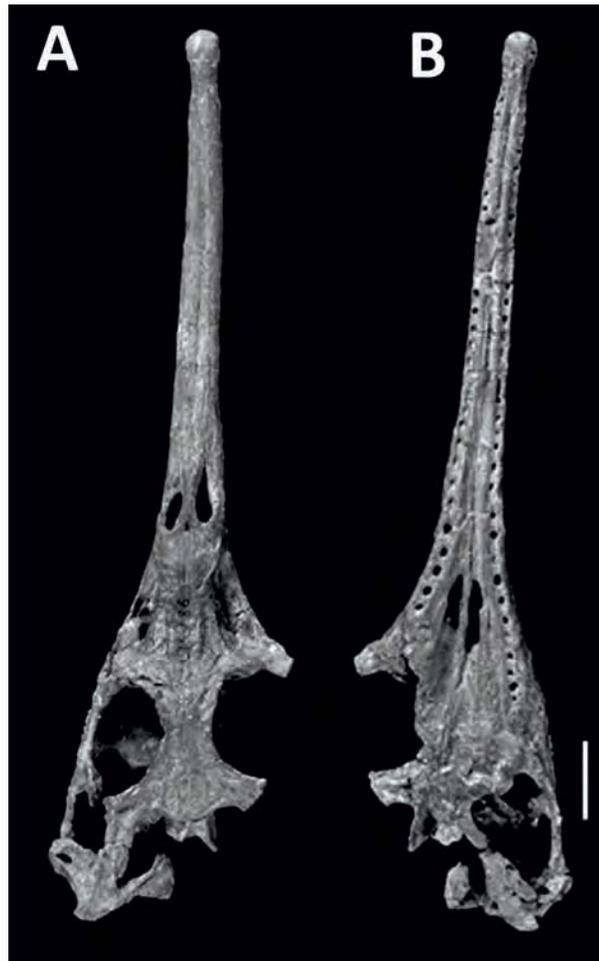
Azendohsaurus Dutuit, 1972b

Azendohsaurus laaroussii Dutuit, 1972b



► **Figure 15.** *Azendohsaurus laaroussii* Dutuit, 1972b (Membre d’Irohalène, Trias supérieur, Carnien), MNHN.F.ALM 353, holotype, héli-mandibule droite en vue latérale. Échelle = 1cm.

Figure 15. *Azendohsaurus laaroussii* Dutuit, 1972b (Irohalène Member, Upper Triassic, Carnian), MNHN.F.ALM 353, holotype, right hemi-mandible in lateral view. Scale bar = 1cm.



► **Figure 16.** *Arganarhinus magnoculus* (Dutuit, 1977a) Long & Murry, 1995 (Membre Irohalène, Trias supérieur, Carnian), MNHN.F.ALM 1, holotype, crâne, en vues dorsale (A) et palatale (B). Échelle = 1 cm.

Figure 16. *Arganarhinus magnoculus* (Dutuit, 1977a) Long & Murry, 1995 (Irohalène Member, Upper Triassic, Carnian), MNHN.F.ALM 1, holotype, skull, in dorsal (A) and palatal (B) views. Scale bar = 1cm.

Holotype – MNHN.F.ALM 353 (numéroté «MTD XVI 1» par Dutuit, 1972b), hémimandibule gauche partielle.

Matériel de référence – MNHN.F.ALM 425-4 et MNHN.F.ALM 424-5 (numérotés «MTD-XVI 2» et «MTD XVI 3» respectivement, par Dutuit, 1972b), deux dents isolées. Gauffre [1993] a décrit 14 fragments de dentaires, huit fragments de maxillaires et neuf dents isolées dont les principaux spécimens sont : MNHN.F.ALM 351, dentaire gauche subcomplet en vue linguale ; 355-3, maxillaire gauche partiel en vue linguale ; MNHN.F.ALM 365-20, dentaire droit partiel en vue linguale ; MNHN.F.ALM MNHN.F.ALM 365-21, maxillaire droit partiel.

Occurrence – Gisement XVI à environ 1,5 km d’Azendoh.

Commentaire – L’identité et la position systématique d’*A. laaroussii* ont été fortement débattues : Dutuit [1972b], lors de l’érection de l’espèce, en fait un dinosaure ornithischien proche de *Fabrosaurus australis* de l’Hettangien sud-africain. Cette position taxonomique a été immédiatement contestée par Thulborn [1973, 1974] puis par Bonaparte [1976] et Gauffre [1993] qui considèrent *A. laaroussii* comme un dinosaure «prosauropode». Galton [1985, 1990], Weishampel [1990] et Hunt et Lucas [1994] remarquent, dans le matériel attribué, deux morphologies dentaires différentes et suggèrent donc qu’*A. laaroussii* est un taxon composite : un «prosauropode» et un ornithischien. Cette hypothèse est rejetée depuis Gauffre [1993] qui a remarqué que les deux morphologies dentaires sont bien présentes sur le même fragment de mâchoire. Gauffre [1993] a également montré qu’*A. laaroussii* n’est pas un ornithischien puisqu’il est dépourvu d’un prédentaire, qu’il ne présente pas de surface d’abrasion des dents, ni ne possède d’émargination médiale du maxillaire. Il a considéré *A. laaroussii* comme un «prosauropode» en se basant sur la présence : (i) d’un processus dorsal robuste du maxillaire avec une base se situant sur la moitié antérieure du maxillaire, (ii) d’un ensemble de petits foramens sur le maxillaire et (iii) de dents atteignant leur hauteur maximale entre le quart et le tiers antérieur de la rangée dentaire.

Plus tard, la découverte de restes postcrâniens étroitement associés aux restes du crâne d’*A. laaroussii* et l’examen préliminaire de ces restes ont montré qu’*A. laaroussii* n’est pas un dinosaure : aucune des synapomorphies des Dinosauria n’est présente sur le matériel disponible [Jalil et Knoll, 2002].

Flynn *et al.* [1999] ont signalé la présence, dans le Trias supérieur de Madagascar, d’un «prosauropode» proche d’*A. laaroussii* qu’ils ont nommé *A. madagaskarensis* [Flynn *et al.*, 2010]. Les restes crâniens de cette espèce révèlent qu’elle serait un archosauromorphe plus proche des archosauriformes que des autres archosauromorphes (tels que les Rhynchosauria, *Trilophosaurus* et *Prolacerta*) [Flynn *et al.*, 2010].

A. laaroussii et *A. madagaskarensis* partagent les caractères dérivés suivants (i) crête proéminente longitudinale sur la face médiale du maxillaire ; (ii) fosse sur la surface médiale du maxillaire juste en arrière du processus dorsal ; (iii) constriction entre la racine et la couronne dentaire et (iv) expansion antéropostérieure des couronnes dentaires commençant à leur base.

Un nouveau matériel crânien et postcrânien, étroitement lié aux spécimens décrits par Dutuit [1972b], est en cours de préparation et d’étude. Il permettra de préciser les relations phylogénétiques d’*A. laaroussii*.

Archosauriformes Gauthier, Kluge & Rowe, 1988

Phytosauria Meyer, 1861

Arganarhinus Long et Murry, 1995

Arganarhinus magnoculus (Dutuit, 1977a) Long et Murry, 1995

Paleorhinus magnoculus Dutuit, 1977a

Holotype – MNHN.F.ALM 1, crâne complet.

Occurrence – Gisement XVI.

Commentaire – Ce petit crâne est attribué au genre *Paleorhinus* [Dutuit, 1977a]. Il se distingue par ses orbites relativement grandes et la position très antérieure des narines externes [Dutuit, 1977a]. Long et Murry [1995] ont suggéré que ces deux caractères, avec la réduction de la fenêtre antéorbitaire et de la fenêtre temporale latérale, justifient la création d'un autre genre qu'ils nomment *Arganarhinus*. Néanmoins, pour Fara et Hungerbühler [2000], de grandes orbites et des narines antérieures indiquent plutôt un stade juvénile. Ces auteurs, prudents, identifient donc MNHN.F.ALM 1 comme un phytosaure primitif juvénile et indéterminé. Or, l'examen de MNHN.F.ALM1 a montré que ce spécimen présente aussi des caractères d'un individu adulte à sub-adulte : fenêtres antéorbitaires et fenêtres temporales de petite taille et présence d'une ornementation sur le toit crânien bien visible sur le contour des orbites notamment. Les sutures dermiques sont partiellement visibles, notamment la ligne de suture médiane du toit crânien. Cette combinaison de caractères est unique à MNHN.F.ALM1 et de ce fait nous partageons l'avis de Long et Murry [1995] et considérons *Arganarhinus* comme un genre valide.

Archosauria Cope, 1869

Suchia Krebs, 1974

Aetosauria Marsh, 1884

Aetosauria gen. et sp. indet.

Matériel – MNHN.F.ALM 508, 509 et 510, trois ostéodermes dorso-latéraux.

Occurrence – Gisement XVI.

Commentaire – Ces ostéodermes se présentent sous la forme de lames aplaties, pointues et légèrement courbes. Ils ressemblent aux ostéodermes latéraux de *Longosuchus meadei* et ont de ce fait été attribués à cette espèce [Lucas, 1998c]. Or d'après Parker *in* Rayfield *et al.* [2009], ces spécimens ne présentent aucun des caractères diagnostiques de *Longosuchus*. De plus, Parker et Martz [2010] ont décrit ces ostéodermes avec une corne latérale comprimée dorsoventralement et légèrement recourbée, morphologie plus cohérente avec les aétosaures paratypothoracisines.

Rauisuchia Huene, 1942

Arganasuchus dutuiti Jalil & Peyer, 2007

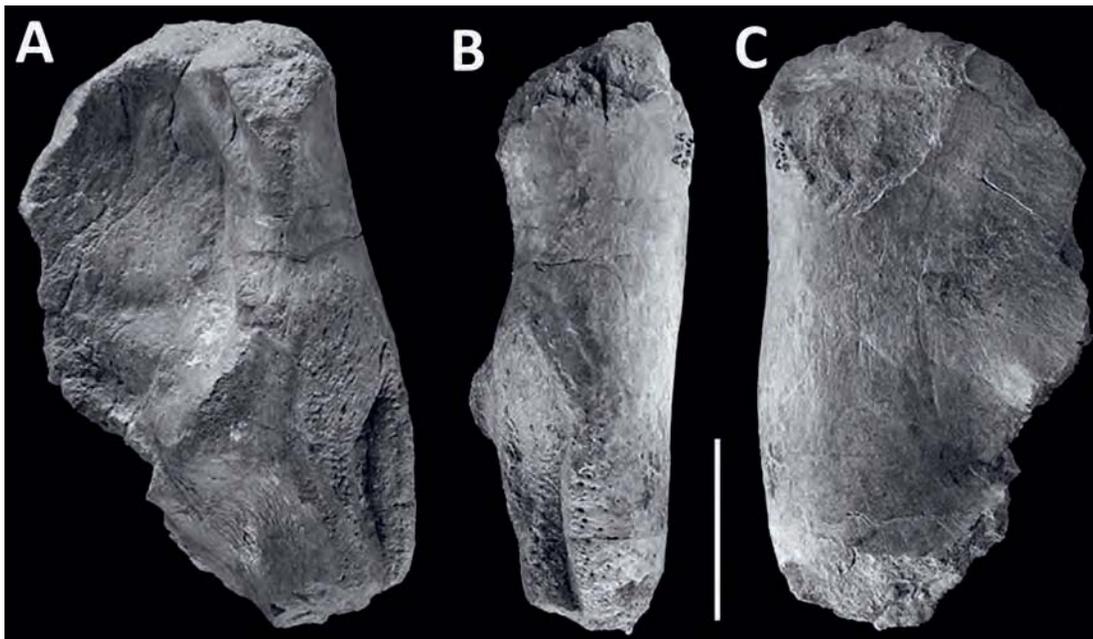


Figure 17. *Arganasuchus dutuiti* Jalil & Peyer, 2007 (Membre Irohalène, Trias supérieur, Carnien), MNHN.F.AZA 904, holotype, pubis droit en vues latérale (A), antérieure (B) et médiale (C). Échelle = 5 cm.

Figure 17. *Arganasuchus dutuiti* Jalil & Peyer, 2007 (Irohalène Member, Upper Triassic, Carnian), MNHN.F.AZA 904, holotype, right pubis in lateral (A), anterior (B) and medial (C) views. Scale bar = 5cm.

Holotype – MNHN.F.AZA 904, pubis droit.

Matériel de référence – MNHN.F.ALM 1, maxillaire gauche ; MHN-ALM 2, partie antérieure d'une hémi-mandibule gauche associée à un jugal droit ; MNHN.F.ALM 3, partie antérieure d'une hémi-mandibule droite ; MNHN.F.ALM 5, partie antérieure d'une hémi-mandibule gauche ; MNHN.F.ALM 6, partie antérieure d'une hémi-mandibule gauche ; MNHN.F.AZA 407-1-5, côtes dorsales isolées ; MNHN.F.AZA 408-1-3, dents isolées ; MNHN.F.AZA 900, fémur droit ; MNHN.F.AZA 901, fibula droite ; MNHN.F.AZA 902, vertèbre cervicale ; MNHN.F.AZA 903-1 à 3, côtes isolées ; MNHN.F.AZA 904, partie proximale d'un pubis droit ; MNHN.F.AZA 905, arc neural ; MNHN.F.AZA 906, partie proximale d'un tibia.

Occurrence – Les spécimens ALM proviennent du gisement XI près d'Alma, et les spécimens AZA proviennent du gisement XVII près d'Azarifen.

Commentaire – *A. dutuiti* est un grand rautsuchié au crâne étroit. Il partage un caractère dérivé avec *Batrachotomus* du Trias d'Allemagne et *Fasolasuchus* du Trias supérieure d'Argentine à savoir un long processus antérieur du maxillaire. Il ressemble à *Batrachotomus* et *Postosuchus*

par son pubis dont le bord dorsal est convexe et la partie anté-acétabulaire large [Jalil et Peyer, 2007].

Dans l'analyse de Brusatte *et al.* [2010], *Arganasuchus* est placé avec les *Rauisuchoidea* dans le clade formé par *Fasolasuchus*, *Stagonosuchus*, *Ticinosuchus*. Pour França *et al.* [2011], il semble plus proche du clade incluant *Batrachotomus* et *Postosuchus*, conformément à l'opinion de Jalil et Peyer [2007].

Sommet du Membre Irohalène (T5)

Temnospondyli Zittel, 1888

Stereospondyli Zittel, 1888

Metoposauridae Watson, 1919

Metoposaurus Lydekker, 1890

Metoposaurus azerouali Dutuit, 1976a

Lectotype – MNHN.F.ARG 5, crâne complet avec ses deux hémi-mandibules.

Matériel de référence – MNHN.F.ARG 3 [Dutuit, 1976a, planche XXXVIIA et B, XXXVIII A et B] hémi-mandibule droite ; MNHN.F.ARG4 [Dutuit, 1976a, planche XXXVIIC, XXXVIIC et XXXIXA et B], partie antérieure d'une hémi-mandibule gauche.

Occurrence – Gisement XV près d'Imzilh.

Commentaire – *M. azerouali* se caractérise par un crâne très grand avec des os dermiques très épais et profondément ornementés. Ses orbites sont petites par rapport à celles de *D. ouazzoui*. Ses choanes sont situées postérieurement et ses dents marginales sont petites.

Arganasaurus Hunt, 1993

Arganasaurus lyazidi (Dutuit, 1976a)

Metoposaurus lyazidi, Dutuit, 1976a

Lectotype – MNHN.F.ALM 205

Matériel de référence – Dutuit [1976a] a décrit les spécimens suivants : MNHN.F.ALM 201 [Dutuit, 1976a ; Planche XLVIIA], crâne ; MNHN.F.ALM 206 [Dutuit, 1976a ; Planche XLIXC], crâne ; MNHN.F.ALM 215 [Dutuit, 1976a ; Planche LB et C], crâne ; MNHN.F.ALM 216 [Dutuit, 1976a ; Planche XLVIII B et C], crâne.

Occurrence – Gisement XIX dans les environs d'Alma.



► **Figure 18.** *Angistorhinus talainti* Dutuit, 1977b (Membre Irohalène, Trias Supérieur, Carnien). MNHN.F.TAL 1, lectotype, crâne sub-complet en vues dorsale (A) et palatale (B). Echelle = 4 cm.

Figure 18. *Angistorhinus talainti* Dutuit 1979b (Irohalène Member, Upper Triassic, Carnian). MNHN.F.TAL 1, lectotype, complete skull in dorsal (A) and lateral (B) views. Scale bar = 5cm.

Commentaire – *A. lyazidi* se caractérise par la participation du lacrymal au bord postérieur de la narine externe [Dutuit, 1976a].

Archosauriformes Gauthier, Kluge & Rowe, 1988

Phytosauria Meyer, 1861

Angistorhinus Mehl, 1913

Angistorhinus talainti Dutuit, 1977b

Lectotype – MNHN.F.TAL 1, crâne complet.

Matériel de référence – MNHN.F.TAL 2 et 3, deux crânes ; MNHN.F.TAL 4 à 7, quatre hémimandibules ; MNHN.F.TAL 8 à 11, fragments mandibulaires.

Occurrence – Gisement VIII à environ 2 km de Talaiint.

Commentaire – *A. talainti* présente des caractères typiques du genre *Angistorhinus* : squamosaux étalés vers l'arrière, fenêtres temporales supérieures étroites, courte crête pré-nariale et petites fenêtres post-temporales [Dutuit, 1977b]. Les autres espèces du genre proviennent du Trias supérieur du Texas et Wyoming: *A. grandis* Mehl, 1913, *A. alticephalus* Stovall & Wharton, 1936, *A. gracilis* Mehl, 1915 et *A. maximus* Mehl, 1928. Pour Long et Murry [1995], *A. talainti* diffère des autres espèces d'*Angistorhinus* par une fenêtre temporale très allongée et très étroite, fenêtre temporale en forme de fente (slit-like), région postorbitale prolongée et processus squamosal postérieur relativement large. Pour ces auteurs, ces différences peuvent faire d'«*Angistorhinus*» *talainti* un nouveau genre. Hungerbühler et Sues [2001] ont suggéré que *Angistorhinus* et *Rutiodon* seraient synonymes, mais cette hypothèse n'est pas supportée par les analyses de Stocker [2010].

Archosauria Cope 1869

Ornithodira Gauthier, 1986

Dinosauromorpha Benton, 1985

Dinosauriformes Novas, 1992

Silesauridae Nesbitt, Sidor, Irmis, Angielczyk, Smith et Tsuji, 2010

Diodorus Kammerer, Nesbitt et Shubin, 2012

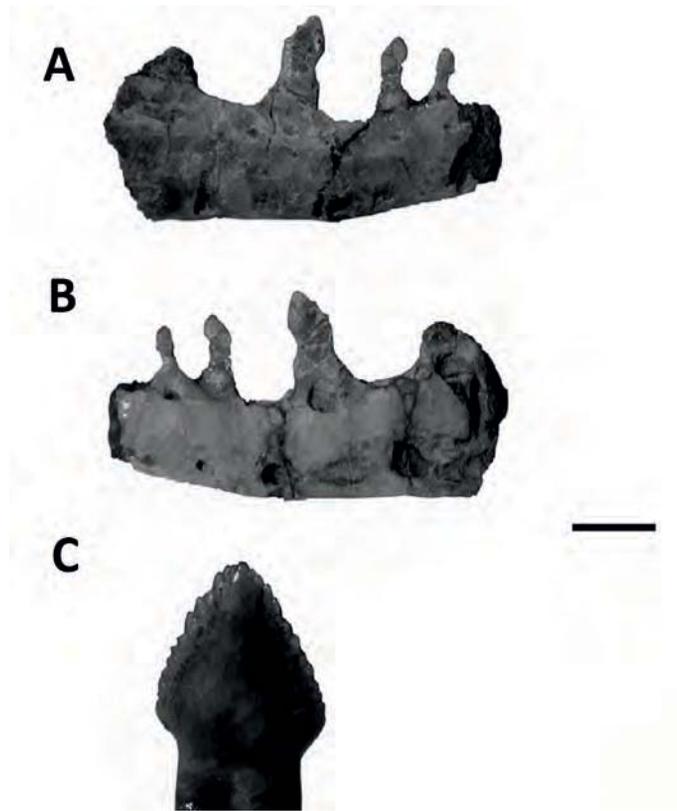
Diodorus scytobrachion Kammerer, Nesbitt et Shubin, 2012

Holotype – MHNM.F.ARG 30, partie antérieure d'un dentaire droit.

Matériel de référence – MNHN.F.ARG 31 à 33, dents isolées ; MHNM.F.ARG 34 et 35, deux humérus MHNM.F.ARG 36, métatarse ; MHNM.F.ARG 37, fémur.

Occurrence – Environ 2,9 km à l'Est du village d'Imziln.

Commentaire – Ce silesaure, récemment décrit sur la base d'un matériel fragmentaire (un dentaire droit, des dents isolées, deux humérus, un métatarse et un fémur) est le premier représentant du groupe dans le bassin d'Argana [Kammerer *et al.*, 2012]. Avec ses dents triangulaires et denticulées, il se distingue des autres archosaures par une encoche au-dessous de la tête fémorale et des dents fusionnées dans leurs alvéoles comme chez l'archosauromorphe non-archosauriforme *Proterosuchus* et chez tous les autres silesauridés sauf peut être *Lewisuchus*. Il se distingue des autres silesauridés par des dents antérieurement inclinées qui diminuent en



► **Figure 19.** *Diodorus scytobrachion* Kammerer *et al.*, (2012) (Membre Irohalène, Trias supérieur, Carnien), MHNM-ARG 30, holotype, dentaire droit en vues latérale (A) et médiale (B). Échelle = 1 cm. (C), MHNM-ARG 31, dent isolée (sans échelle). D'après Kammerer *et al.* [2012].

Figure 19. *Diodorus scytobrachion* Kammerer *et al.* (2012) (Irohalène Member, Upper Triassic, Carnian), MHNM-ARG 30, holotype, right dentary in lateral (A) and medial (B) views. Scale bare = 1 cm. (C), MHNM-ARG 31, isolated tooth (not to scale). After Kammerer *et al.* [2012].

taille vers l'extrémité antérieure du dentaire et par une crête latérale distincte parallèle au bord alvéolaire du dentaire [Kammerer *et al.*, 2012].

Formation Bigoudine

Les trois membres de cette formation n'ont livré aucun reste osseux diagnostique mais des éléments de microflore. La microflore du Membre Tadrarat Ouadou (T6) (*Pseudenzonalasporites summus*, *Patinasporites densus* ainsi que des formes proches de *Minutosaccus*) est corrélée avec celle des Grès de l'Oukaimeden [Tourani *et al.*, 2000]. Ceci suggère un âge carnien supérieur-Norien basal pour l'unité T6. Le Membre Sidi Mansour (T7) a fourni une microflore plus

riche. La coexistence de *P. densus* avec *Paracirculina quadruplicis* et *Camerosporites secatus* dans le Membre Sidi Mansour (T7), conjuguée au fait qu'ils soient trouvés au-dessus d'un niveau à *P. summus*, suggère un âge carnien supérieur à Norien basal pour le Membre T7. De plus, la présence sporadique de *Spiritisorites spirabilis* indique un âge carnien supérieur ou plus récent [Tourani et al., 2000]. Le Membre Hasseine (T8) est probablement Norien basal [Tourani et al., 2000].

Biostratigraphie et Paléogéographie

Depuis les premières études sur le Trias du Haut Atlas et jusqu'à très récemment, l'âge des séries rouges du bassin d'Argana a été débattu. En effet, en l'absence de preuves paléontologiques directes, il a été difficile d'arriver à un consensus sur leur âge précis.

Sur la base d'arguments indirects, Duffaud *et al.* [1966] attribuent la Formation d'Ikakern au Permien. De Koning [1957], attribuant des végétaux des niveaux supérieurs au taxon triasique « *Voltzia heterophylla* » suggère lui un âge triasique pour la totalité des Formations du bassin d'Argana. Ces restes de « *Voltzia* » ne furent jamais décrits et ne sont pas conservés en collection. Par ailleurs, des rameaux feuillés du genre *Ullmannia* (caractéristique du Permien supérieur) sont facilement confondables avec ceux de *Voltzia* si l'on ne dispose que de restes fragmentaires et/ou mal conservés (J. Broutin, comm. pers.). Cette mention de « *Voltzia* » fit néanmoins référence et fut largement acceptée, en dépit des restes de vertébrés permien trouvés dans les niveaux de base du bassin d'Argana [Jones, 1975 ; Dutuit, 1976b, c]. Ainsi, les empreintes de pas de tétrapodes du Membre Tourbihine furent attribuées à des *Rhynchosauroides*, reptiles diapsides du Trias [Jones, 1975 ; Brown, 1980], probablement plus sur la base d'arguments stratigraphiques que sur des caractères propres à ces traces. Dutuit [1976c, d], décrivant un Diplocaulidae dans le Membre Tourbihine, considérait encore la totalité du bassin d'Argana d'âge triasique. Plus tard, même si l'âge permien du Membre Tourbihine a bien été démontré, un âge plus précis restait difficile à établir [Dutuit, 1988a ; Milner, 1993 ; Jalil, 1995, 1999 ; Jalil et Dutuit 1996 ; Olsen *et al.*, 2000]. Les Diplocaulidés sont connus uniquement du Pennsylvanien terminal à la base du Permien moyen. Leur coexistence avec des reptiles captorhinomorphes évolués avait alors conduit à deux hypothèses biostratigraphiques pour l'âge du Membre Tourbihine (T2) [Jalil, 1999 ; Jalil et Dutuit, 1996]. La première, fondée sur la présence des diplocaulidés, favorise un âge permien inférieur [Dutuit, 1988a ; Milner, 1993]. La deuxième hypothèse, fondée sur la présence des captorhinidés moradisaurinés, favorise un âge allant de la fin du Permien inférieur au début du Permien moyen. La coexistence d'un diplocaulidé et d'un moradisauriné dans la Formation Chickasha (Permien supérieur, Oklahoma) supporte mieux l'hypothèse d'un âge Permien moyen pour le Membre Tourbihine.

La découverte de paréiasaures a permis de préciser l'âge du Membre Tourbihine : sur la base des relations phylogénétiques du paréiasaure marocain, de la distribution stratigraphique des paréiasaures, un âge permien supérieur, probablement tatarien supérieur, est proposé pour le sommet du Membre Tourbihine [Jalil et Janvier, 2005]. Les paréiasaures les plus généralisés (*Bradysaurus baini*, *B. seeleyi*, *Nochelesaurus* et *Embrithosaurus*) sont les plus anciens. Ils sont connus dans les zones à Assemblage à *Tapinocephalus* et *Priesterognathus* (Permien moyen à supérieur) [Lee, 1995 ; Smith et Keyser, 1995a, b]. Le paréiasaure du bassin d'Argana est étroitement apparenté à *Elginia mirabilis* (Permien terminal d'Ecosse), et ces deux espèces auraient pour espèce-sœur le paréiasaure non nommé du Kupferschiefer également du Permien terminal. *Arganaceras* a donc le plus d'affinités avec les paréiasaures les plus tardifs : le paréiasaure du Kupferschiefer (corréléable avec la zone à assemblage à *Dicynodon*, Tatarien supérieur) et *Elginia* (Permien terminal) [Jalil et Janvier 2005]. Sur ces bases, un âge tatarien supérieur est donc proposé pour le sommet du Membre Tourbihine. Des empreintes de tétrapodes, attribuées à *Hylodichnus* et *Pachypes* suggèrent un âge permien moyen à supérieur pour le Membre Tourbihine [Voigt *et al.*, 2010].

L'assemblage faunique (temnospondyles, paréiasaures et moradisaurinés) de la Formation d'Ikakern rappelle celui de la Formation de Moradi (Permien supérieur) au nord du Niger qui a livré des temnospondyles (*Saharastega moradiensis*, *Nigerpeton ricqlesi*) [Sidor *et al.*, 2005 ; Steyer *et al.*, 2006 ; Damiani *et al.*, 2006] ; des paréiasaures (*Bunostegos akokanensis*) [Taquet, 1976 ; Sidor *et al.*, 2003 ; Tsuji *et al.*, 2013] ; des captorhinidés moradisaurinés (*Moradisaurus grandis*) [Ricqlès et Taquet, 1982; O'Keefe *et al.*, 2005] ainsi que des dents d'un thérapside gorgonopsien [Smiley *et al.*, 2008]. Comme les temnospondyles du Niger (l'édopôidé *Saharastega moradiensis* et le cochléosauridé *Nigerpeton ricqlesi*), les diplocaulidés du bassin d'Argana sont les derniers représentants de leur groupe qui a connu son apogée au Carbonifère supérieur-Permien inférieur. Ces conditions similaires dans les deux bassins, associées à la rareté des gorgonopsiens, supportent l'hypothèse d'un endémisme régional au nord et à l'ouest de l'Afrique au Permien moyen-supérieur [Sidor *et al.*, 2003 ; Steyer *et al.*, 2006 ; Sidor *et al.*, 2009 ; Germain, 2010]. Cet apparent endémisme s'explique par un biais taphonomique, un isolement lié à une barrière topographique et/ou au climat aride prévalant aux faibles latitudes dès le Permien moyen. Cette aridification s'accroît au cours du Permien supérieur [Sidor *et al.*, 2009]. La reconstitution de la Pangée de Ziegler *et al.* [1997] suggère une chaîne hercynienne de 2000 m d'altitude à l'Ouest de l'Afrique et à la fin du Permien.

Le Trias inférieur a toujours été considéré comme absent dans le couloir d'Argana jusqu'à la découverte de traces chirothéroïdes suggérant un âge Olénékien pour les conglomérats de Tanameurt (T3) [Tourani *et al.*, 2010].

Le Membre d'Aglégal (T4) a été daté du Trias moyen par des charophytes et des ostracodes (Anisien–Ladinien) [Medina *et al.*, 2001] et des temnospondyles proches du genre *Eocyclotosaurus* (Anisien) [Jalil *et al.*, 2009].

Le Membre Irohalène (T5), le plus fossilifère de toute la série d'Argana, a livré une faune (métoposauridés, almasauridés, dicynodontes, phytosaures, rauisuchiens) typique du Trias supérieur. La comparaison de cette faune avec celles d'autres formations a permis de préciser l'âge carnien, pour ce membre [Jalil, 1999, 2001]. L'assemblage du Membre Irohalène ressemble en effet à celui du Trias supérieur d'Amérique du Nord (Formation Chinle) et d'Europe (Krasiejów et Woźniki, Pologne) [Lucas, 1998a ; Irmis, 2005 ; Sulej *et al.*, 2011] :

- la Formation de Chinle du Carnien inférieur-Trias terminal [Lucas, 1998a] a livré [d'après Irmis, 2005] un Colobodontidae indet. ; le dipneuste *Arganodus* sp. ; des Actinistia indet. dont *Chinlea* sp., un actinistien proche de *Diplurus* [Yabumoto, 2008] et comparé à l'actinistien du bassin d'Argana [Martin, 1981] ; les temnospondyles métoposauridés *Buettneria perfecta*, *Apachesaurus gregorii* ; les archosauromorphes *Trilophosaurus buettneri*, *T. jacobsi* ; les archosauriformes *Tecovasaurus murreyi*, *Crosbysaurus harrisae* ; les phytosaures *Paleorhinus* sp., *Leptosuchus adamanensis*, *L. grosbiensis*, *L. gregorii*, *Pseudopalatus pristinus*, *P. buceros*, *P. mccauleyi* ; les rauisuchiens *Postosuchus kirkpatricki* ; les aétosaures *Desmatosuchus haplocerus*, *D. smalli*, "*D.* *chamaensis*", *Acaenasuchus geoffreyi*, *Stagonolepis welllesi*, *Stagonolepis* sp., *Typhothorax coccinarum*, *Paratyphothorax* sp. et des formes évoquant *Paratyphothorax* («*Paratyphothorax*-like forms») ; le dinosauriforme *Chinlesaurus bryansmalli* et un autre dinosauriforme indet. (dont la partie distale d'un tibia similaire à celui de *Silesaurus*), *Eoraptor* et *Herrerasaurus* ; et enfin le dicynodonte *Placerias hesternus*.
- le Trias supérieur de Krasiejów en Pologne a livré les temnospondyles *Metoposaurus diagnosticus* «*krasiejowensis*» [Sulej, 2002] et *Cyclotosaurus intermedius* [Sulej et Majer, 2005] ; le phytosaure *Paleorhinus* cf. *arenaceus* [Dzik et Sulej, 2007] ; l'aétosaure *Stagonolepis olenkae* [Sulej, 2010] ; le rauisuchidé *Polonosuchus silesiacus* [Sulej, 2005; Brusatte *et al.*, 2009] et le dinosauriforme *Silesaurus opolensis* [Dzik, 2003]. Récemment un nouvel assemblage à temnospondyles, dicynodontes (Kannemeyeriiformes) et archosauriformes [Sulej *et al.*, 2011] a été reconnu à Woźniki dans les environs de Czestochowa (Pologne). Les archosauriformes sont représentés par le phytosaure *Paleorhinus* (dents et probables ostéodermes), un archosaure et un dinosauriforme (région proximale d'un fémur ressemblant à celui de *Silesaurus opolensis*). Associé à cet assemblage, un temnospondyle (*Cyclotosaurus* sp.) a également été mentionné.

Conclusion

Le bassin d'Argana a livré une faune de vertébrés du Permien et du Trias extrêmement riche et diversifiée. Ces vertébrés sont représentés notamment par des diplocaulidés, des temnospondyles, des thérapside (dicynodontes), des parareptiles (paréiasaures), des reptiles captorhinidés dont un moradisauriné, des archosauriformes (phytosaures, aétosaures et rauisuchiens) et un dinosauroïde (silésauridé).

La comparaison avec d'autres assemblages bien documentés a permis de préciser l'âge des niveaux fossilifères du bassin d'Argana : ils s'étalent du Permien supérieur au Trias supérieur (Carnien). Le Trias inférieur (Olénékien) et le Trias moyen sont également présents dans le bassin d'Argana. La découverte de nouveaux niveaux fossilifères (rhynchosaure à la limite T4/T5 ; moradisauriné dans des niveaux permien situés sous ceux à paréiasaures et captorhinidés) apporte des éléments nouveaux pour une meilleure connaissance de la biostratigraphie du bassin et de la biodiversité nord-gondawanienne au cours du Permien et du Trias.

Remerciements

Les auteurs remercient R. Vacant (MNHN, Paris) pour son aide sur le terrain et la préparation du matériel ; P. Janvier, S. Sen et P. Taquet (CNRS-MNHN, Paris) pour leur autorisation d'étude des collections MNHN ; B. Battail, C. Sagne pour leur aide durant notre étude ; R. Allain pour l'aide fournie à FK pour l'accès aux collections ; A. Tourani, N. Benaouiss (Faculté des Sciences Semlalia, Marrakech) pour leur aide et leurs conseils sur la sédimentologie du bassin d'Argana ; F. Medina (CNRST, Rabat) ; G. Gand (Université de Dijon) pour leurs conseils et aides sur le terrain ; messieurs le caïd et le chikh de Timezgadiouine pour leurs accueil et aide et le Ministère de l'énergie et des mines du Maroc pour les autorisations de terrain fournies aux collègues français. La reconstitution de *D. minimus* est de C. Letenneur et les photos de C. Lemzaouda. FK remercie la *Society of Vertebrate Paleontology* qui lui a décerné le *2010 Bryan Patterson Memorial Grant Award* qui lui a permis de financer ses travaux de terrain. Les commentaires, précis et pertinents, des rapporteurs J. Falconnet (MNHN) et J. Desojo (Museum national d'histoire naturelle d'Argentine) ont grandement amélioré la qualité de cet article. Nous remercions également Marc Boulay (Cossima Productions) pour la reconstitution du temnospondyle permien (fig.6 C) et d'*Arganaceras* (fig.7 C).

Références

- AÏT CHAYEB E.H. & YUBIN. (1998) – Données lithostratigraphiques et pétrographiques sur le volcanisme triasico-liasique du bassin d'Argana (Haut-Atlas occidental, Maroc) – *Africa Geoscience Review*, **5**, 67-73.
- ALESSANDRI D. (1910) – Studii sui pesci triasici della Lombardia – *Memoire della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale*, **7** (1), 1-145.
- ANDERSSON E. (1916) – Über einige Trias-Fische aus der Cava Trefontane, Tessin – *Bulletin of the Geological Institution of the University of Uppsala*, **15**, 13-33.
- ANDREWS S.M. & CARROLL R.L. (1991) – The order Adelospondyli: Carboniferous lepospondyl amphibians – *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **82**, 239-275
- ARAMBOURG C. & DUFFAUD F. (1960) – Note sur la découverte d'un gisement de vertébrés continentaux dans le Trias du Haut Atlas occidental – *Bulletin de la Société Géologique de France, Série 7*, **2**, 172-177.
- BEAUCHAMP J. (1988) – Triassic sedimentation and rifting in the High Atlas (Morocco), In: W. Manspeizer (Ed.), *Triassic-Jurassic Rifting – Dev. Geotectonics*, **22**, 477-497.
- BENTON M.J. (1985) – Classification and phylogeny of the diapsid reptiles – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **84**, 97-164.
- BERG L. S. (1937) – A classification of fish-like vertebrates – *Izvestiâ Akademii nauk SSSR*, **4**, 1277-1280.
- BERG L.S. (1940) – Classification of fishes, both recent and fossil – *Travaux de l'Institut de Zoologie de l'Académie des Sciences de l'URSS*, **2**, 1-517.
- BONAPARTE J.-F. (1976) – *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of the Ornithischia – *Journal of Paleontology*, **50**, 808-820.
- BROOM R. (1905) – On the Permian and Triassic faunas of South Africa – *Geological Magazine*, **5**, 29-30.
- BROUGH J. (1934) – On the structure of certain catopterygoid fishes – *Proceedings of the Zoological Society of London*, **104** (3), 559-572.
- BROWN R.H. (1980) – Triassic rocks of Argana valley, southern Morocco, and their regional structural implications – *Bulletin of American Association of Petroleum Geologists*, **64**, 988-1003.
- BRUSATTE S. L., BENTON M. J., DESOJO J.B. & LANGER M. C. (2010) – The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida) – *Journal of Systematic Palaeontology*, **8** (1), 3-47.

- BRUSATTE S.L., BUTLER R.J., SULEJ T. & NIEDŹWIEDZKIL G. (2009) – The taxonomy and anatomy of rauisuchian archosaurs from the Late Triassic of Germany and Poland – *Acta Palaeontologica Polonica*, **54**, 221-230.
- CASE E. C. (1911) – A revision of the Cotylosauria of North America – *The Publication of the Carnegie Institution of Washington*, **145**, 1-122.
- CAVIN L., SUTEETHORN S., BUFFERAUT E. & TONG H. (2007) – New Thai Mesozoic lungfish (Sarcopterygii, Dipnoi) with an insight into post-Palaeozoic dipnoan evolution – *Zoological Journal of the Linnean Society* **149**, 141-177.
- COATES M. I., RUTA M. & FRIEDMAN M. (2008) – Ever since owen: Changing Perspectives on the early evolution of tetrapods – *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 571-592
- COPE E. D. (1869) – Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America – *Transactions of the American Philosophical Society. Soc.*, **14**, 1-252.
- COPE E.D. (1871) – Contribution to the ichthyology of the Lesser Antilles – *Transactions of the American Philosophical Society*, **14**, 445-483.
- COPE E.D. (1877) – A continuation of researches among the Batrachia of the Coal Measures of Ohio – *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia.*, **16**, 573-578.
- COPE E.D. (1881) – Catalogue of Vertebrata of the Permian Formation of the United States – *The American Naturalist*, **15**, 162-164.
- COPE E.D. (1887) – Zittel's Manual of Palaeontology – *The American Naturalist*, **21**, 1014-1019.
- COX C.B. (1991) – The Pangea dicynodont *Rechnisaurus* and the comparative biostratigraphy of Triassic dicynodont faunas – *Palaeontology* **34**, 767-784.
- DAMIANI R., SIDOR C.A., STEYER J.-S., SMITH R.M.H., LARSSON H.C.E., MAGA A. & IDE O. (2006) – The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger. V. The primitive temnospondyl *Saharastega moradiensis* – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**, 559-572
- DEENEN M. H. L., KRIJGSMAN W. & RUHL M. (2011) – The quest for chron E23r at Partridge Island, Bay of Fundy, Canada: CAMP emplacement postdates the end-Triassic extinction event at the North American craton – *Canadian Journal of Earth Sciences*, **48**, 1282-1291.
- DEENEN M. H. L., RUHL BONIS M., KRIJGSMAN W., KUERSCHNER WM., REITSMA M. & VAN BERGEN M.J. (2010) – A new chronology for the-Triassic mass extinction – *Earth and Planetary Letters*, **291**, 113-125.

- DE KONING G. (1957) – Géologie des Ida-ou-Zal (Maroc). Stratigraphie, pétrographie et tectonique de la partie SW du bloc occidental du Massif ancien du Haut Atlas – University Leide, Leide, **23**, 1-209.
- DUFFAUD F. (1960) – Contribution à l'étude stratigraphique du bassin secondaire du Haut Atlas occidental (Sud-Ouest marocain) – *Bulletin de la Société Géologique de France*, (7), **II**, 728-734.
- DUFFAUD F., BRUN L. & PLAUCHUT B. (1966) – Le bassin du Sud-Ouest marocain. In: REYRE D., Ed., Bassins sédimentaires du littoral africain. 1^{ère} partie : Littoral atlantique – *Association des Services géologiques africains*, Paris, 5-26.
- DUTUIT J.-M. (1972a) – Un nouveau genre de stégocéphale du Trias supérieur marocain : *Almasaurus habbazi* – *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, (III), **72**, 73-81.
- DUTUIT J.-M. (1972b) – Découverte d'un dinosaure ornithischien dans le Trias supérieur de l'Atlas occidental marocain – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, (D), **275**, 2841-2844.
- DUTUIT J.-M. (1976a) – Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. Description des premiers stégocéphales recueillis dans le Couloir d'Argana (Atlas occidental) – *Mémoires du Muséum Nationale d'Histoire Naturelle*, (C), **26**, 1-253.
- DUTUIT J.-M. (1976b) – Il est probable que les rynchocéphales sont représentés dans la faune du Trias marocain – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, (D), **283**, 483-486.
- DUTUIT J.-M. (1976c) – Où en est la stratigraphie à base paléontologique de la Formation rouge d'Argana (Atlas occidental) – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **6**, 272-273.
- DUTUIT J.-M. (1976d) – Découverte d'Amphibiens Lépospondyles dans la série inférieure de la Formation rouge d'Argana (Atlas marocain) – *Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **283**, 1733-1734
- DUTUIT J.-M. (1977a) – *Paleorhinus magnoculus*, phytosaure du Trias supérieur de l'Atlas marocain – *Annales de l'Université de Provence, Géologie Méditerranéenne*, **4**, 255-267.
- DUTUIT J.-M. (1977b) – Description du crâne de *Angistorhinus talainti*, n. sp., un nouveau phytosaure du Trias atlasique marocain – *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, (III), **489**, 297-324.
- DUTUIT J.-M. (1980) – Principaux caractères d'un genre de dicynodonte du Trias marocain – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Série D, Sciences naturelles*, **290** (10), 655-658.

- DUTUIT J.-M. (1988a) – *Diplocaulus minimus* n. sp. (Amphibia : Nectridea), lépospondyle de la Formation d'Argana dans l'Atlas occidental marocain – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, (II), **307**, 851-854.
- DUTUIT J.-M. (1988b) – Ostéologie crânienne et ses enseignements, apports géologique et paléoécologique, de *Moghreberia nmachouensis*, dicynodonte (Reptilia, Therapsida) du Trias supérieur marocain – *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, (IV), C3, 227-285.
- DUTUIT J.-M. (1989a) – *Azarifeneria barrati*, un deuxième genre de dicynodonte du Trias supérieur marocain – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, (2), **309**, 303-306.
- DUTUIT J.-M. (1989b) – Confirmation des affinités entre le Trias supérieur marocain et sud-américain : découverte d'un troisième dicynodonte (Reptilia, Théropsida), *Azarifeneria robustus*, n. sp., de la Formation d'Argana (Atlas occidental) – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, (II), **309**, 1267-1270.
- DZIK J. (2003) – A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 556-74.
- DZIK J. & SULEJ T. (2007) – A review of the early Late Triassic Krasiejów biota from Silesia, Poland – *Palaeontographica Polonica*, **64**, 3-27.
- EGERTON P. G. (1854) – On a fossil fish from the upper beds of the new red sandstone at Bromsgrove – *Quarterly journal of the Geological Society of London*, 10, 367-371.
- FARA E. & HUNGERBÜHLER A. (2000) – *Paleorhinus magnoculus* from the Upper Triassic of Morocco, a juvenile primitive phytosaur (Archosauria) – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, (2), **331**, 831-836.
- FLYNN J.J., NESBITT S.J., PARRISH J.M., RANIVOCHARIMANA R. & WYSS A.R. (2010) – A new species of *Azendohsaurus* (Diapsida : Archosauromorpha) from the Triassic Isalo Group of southeastern Madagascar : cranium and mandible – *Palaeontology*, **53**, 669-688.
- FLYNN J.J., PARRISH J.M., RAKOTOSAMIMANANA B., SIMPSON W.F., WHATLEY R.B. & WYSS A.R. (1999) – A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs – *Science*, **286**, 763-765.
- FRANÇA M.A., FERIGOLO & LANERM.C. (2011) – Associated skeletons of a new Middle Triassic "Rauisuchia" from Brazil – *Naturwissenschaften*, **98** (5), 389-395.
- FRÖBISCH J. (2009) – Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas. – *Earth-Science Reviews*, **95**, 119-157
- GALL J.-C., GRAUVOGEL L. & LEHMAN J.-P. (1974) – Faune du Buntsandstein. V- Les poissons fossiles de la collection Grauvogel-Gall – *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, **60**, 129-145.

- 
- GALTON P.M. (1985) – Diet of prosauropod dinosaurs from the Late Triassic and Early Jurassic – *Lethaia*, **18**, 105-123.
 - GALTON P.M. (1990) – Basal Sauropodomorpha-Prosauropoda, *In*: D.B. Weishampel P. Dodson & H. Osmólska (Eds.), the Dinosauria – *University of California Press*, Berkeley, 320-344.
 - GARDINER B.G. (1988) – A new *Cleithrolepis* from the Triassic of Central Cyrenaica, north-east Libya. *In*: A. El Arnauti B. Owens & B. Thusus (Eds.) – Subsurface palynostratigraphy of Northeast Libya – *Garyounis University Publications*, Benghazi, 259-265.
 - GARDINER B.G. (1993) – Osteichthyes: basal actinopterygians. *In*: M. J. Benton (Ed.), The Fossil Record – *Chapman & Hall*, London, 611-619.
 - GAUTHIER J.A. (1986) – Saurischian monophyly and the origin of birds – *Memoirs of the California Academy of Sciences*, **8**, 1-55.
 - GAUTHIER J. A., KLUGE A.G., & ROWE T. (1988) – Amniote phylogeny and the importance of fossils – *Cladistics*, **4**, 105-209.
 - GAUFFRE F.-X. (1993) – The prosauropod dinosaur *Azendohsaurus laaroussii* from the Upper Triassic of Morocco. – *Palaeontology*, **36**, 897-908.
 - GENTIL L. (1905) – Observations géologiques dans le sud marocain – *Bulletin de la Société Géologique de France*, (IV), **5**, 521-523.
 - GERMAIN D. (2008) – Anatomie des lépospondyles et origine des lissamphibiens – *Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 398 p.
 - GERMAIN D. (2010) – The Moroccan diplocaulid: the last lepospondyl, the single one on Gondwana, *In*: Proceedings of the First International Congress on north African Vertebrate Palaeontology – Morocco 2009 – *Historical Biology*, **22**, 4-39.
 - HAECKEL E. (1866) – Generelle Morphologie Der Organismen. Allgemeine Grundzüge der Organischen Formen-Wissenschaft, Mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie – Zweiter Band Reimer, Berlin, 462p.
 - HAUGHTON S. H. (1934) – On some Karoo fishes from central Africa – *Annals of the south African Museum*, **31** (1), 97-104.
 - HOFMANN A., GAUPP R. & TOURANI A. (1997) – Sedimentary facies and depositional environment of Triassic to Lower Jurassic syn-rift cyclical deposits of the Argana valley, Weterne High Atlas, Morocco – 18th IAS, regional meeting of Sedimentology, Hedelberg, p. 165.
 - HOFMANN A., TOURANI A. & GAUPP R. (2000) – Cyclicity of Triassic to Lower Jurassic continental red beds of the Argana valley, Morocco: implications for palaeoclimate and basin evolution – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **161**, 229-266.

- HUENE F.F. von (1942) – Die fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien, 1928/29 – Beck, München, 332 p.
- HUENE F.F. von (1946) – Die grossen Stämme der Tetrapoden in den geologischen Zeiten – *Biologisches Zentralblatt*, **65**, 266-275.
- HUENE F.F. von. (1948) – Short review of the lower tetrapods. *In*: A.L.DU TOIT, (Ed.), Robert Broom Commemorative Volume – *Royal Society of South Africa*, Cape Town, 65-106.
- HUNGERBÜHLER A. & SUES H.D. (2001) – Status and phylogenetic relationships of the Late Triassic phytosaur *Rutiodon carolinensis* – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, 64A.
- HUNT A.P. (1993) – Revision of the Metoposauridae (Amphibia: Temnospondyli) and description of a new genus from Western North America. *In*: M.MORALES, (Ed.), Aspects of Mesozoic geology and paleontology of the Colorado Plateau – *Museum of Northern Arizona Bulletin*, **59**, 67-97.
- HUNT A.P. & LUCAS S.G. (1994) – Ornithischian dinosaurs from the Upper Triassic of the United States – *In*: N.C. Fraser & H.-D. Sues, (Eds.), In the shadow of the dinosaurs. Early Mesozoic tetrapods – *Cambridge University Press*, Cambridge, 227-241.
- IRMIS R.B. (2005) – The vertebrate fauna of the Upper Triassic of the Chinle Formation Northern Arizona, *In*: S.J. Nesbitt, W.G. Parker, & R.B. Irmis, (Eds.), Guidebook to the Triassic Formations of the Colorado Plateau in northern Arizona: Geology, Paleontology, and History, 2005 – *Mesa Southwest Museum Bulletin*, **9**, 63-88.
- JALIL N.-E. (1995) – Preliminary review of the Permo-Triassic vertebrates from the Argana Formation, Morocco, with particular reference to the presence of a ?Lower Permian captorhinid reptiles – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**, suppl. 3, Abstract, 10A.
- JALIL N.-E. (1999) – Continental Permian and Triassic vertebrate localities from Algeria and Morocco and their stratigraphical correlations – *Journal of African Earth Sciences*, **29**, 219-226.
- JALIL N.-E. (2001) – Les vertébrés permien et triasiques d’Afrique du Nord, avec une description de nouveaux parareptiles pareiasaures (Amniota, Parareptilia, Pareiasauria) du Permien du Maroc. Liste faunique, relations phylogénétiques et implications biostratigraphiques – Thèse d’État, Université Cadi Ayyad, Marrakech, 201p.
- JALIL N.-E. & DUTUIT J.-M. (1996) – Permian captorhinid reptiles from the Argana Formation, Morocco – *Palaeontology*, **39**, 907-918.
- JALIL N.-E. & JANVIER P. (2005) – Les pareiasaures (Amniota, Parareptilia) du Permien supérieur du bassin d’Argana, Maroc – *Geodiversitas*, **27**, 35-132.
- JALIL N.-E., JANVIER P. & STEYER J.-S. (2009) – A new cyclotosaurid (amphibia, temnospondyli) from the Triassic of Argana basin (High Atlas mountains, Morocco),

biostratigraphic implications. In: *1^{er} Congrès international sur la Paléontologie des Vertébrés du Nord de l'Afrique*, Marrakech, p. 28-29.

- JALIL N.-E. & KNOLL F. (2002) – Is *Azendohsaurus laaroussii* (Carnien, Morocco) a dinosaur? – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**, 70A.
- JALIL, N.-E. & PEYER K. (2007) – A new rauisuchian (Archosauria, Suchia) from the Upper Triassic of the Argana basin, Morocco – *Palaeontology*, **50**, 417-430.
- JANVIER P. & CLÉMENT G. (2010) – Muddy tetrapod origins – *Nature*, 463,7, 40-41.
- JONES D.F. (1975) – Stratigraphy, environments of deposition, petrology, age, and provenance of the basal red beds of the Argana valley, western High Atlas Mountains, Morocco – Master's Thesis, New Mexico Institute of Mining and Technology, Socorro, 148p.
- JÖRG F. (1969) – Ein Fischfauna aus dem Oberen Buntsandstein (Unter-Trias) von Karlsruhe-Durlach (Nordbaden) – *Beitrage Naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland*, 28, 87-102.
- KAMMERER C. F., ANGIELCZYK K. D. & FRÖBISCH J. (2011) – A comprehensive taxonomic revision of *Dicynodon* (Therapsida, Anomodontia) and its implications for dicynodont phylogeny, biogeography, and biostratigraphy – *Journal of Vertebrate Paleontology* (**31**), Suppl(6), 1-158.
- KAMMERER C.F., NESBITT S.J. & SHUBIN N.H. (2012) – The first dinosauriforme (Silesauridae) from the Late Triassic of Morocco – *Acta Palaeontologica Polonica*, **57** (2), 277-284.
- KEMP A. (1998) – Skull structure in post-Paleozoic lungfish – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**, 43-63.
- KISSEL R. A. & REISZ R. R. (2004) – Synapsid fauna of the Upper Pennsylvanian Rock Lake Shale near Garnett, Kansas and the diversity pattern of early amniotes – In: G. Arratia, M.V.H. Wilson & R. Cloutier (Eds.), *Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates* – Friedrich Pfeil, München, pp. 409-430.
- KLEIN H., VOIGT S., SABER H., SCHNEIDER J.W., HMINNA A., FISCHER J., LAGNAOUI A. & BROSIG A. (2011) – First occurrence of a Middle Triassic tetrapod ichnofauna from the Argana basin (western High Atlas, Morocco) – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **307**, 218-231.
- KNIGHT K.B., NOMADE S., RENNE P.R., MARZOLI A., BETRAND, H. & YOUNI, N. (2004) – The Central Atlantic Magmatic Province at the Triassic-Jurassic boundary : paleomagnetic and ⁴⁰Ar/³⁰Ar evidence from Morocco for brief, episodic volcanism – *Earth and Planetary Science Letters*, **228**, 143-160.
- KREBS B. (1974) – Die Archosaurier – *Naturwissenschaften*, **61**, 17-24.

- LE ROY P., PIQUÉ A., LE GALL B., AÏT BAHIM L., MORABET A.M. & DEMNATI A. (1997) – Les bassins côtiers triasico-liasiques du Maroc occidental et la diachronie du rifting intracontinental de l’Atlantique central – *Bulletin de la Société Géologique de France*, **168**, 637-648.
- LEE M.S.Y. (1995) – Historical burden in systematics and the interrelationships of «parareptiles» – *Biological Reviews*, **70**, 459-547.
- LONG R.A. & MURRY P.A. (1995) – Late Triassic (Carnian and Norian) tetrapods from the southwestern United States – *Bulletin of New Mexico Museum of Natural History and Sciences*, **4**, 1-254.
- LUCAS S.G. (1998a) – Global Triassic tetrapod biostratigraphy and biochronology – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **143**, 347-384.
- LUCAS S.G. (1998b) – *Placerias* (Reptilia, Dicynodontia) from the Upper Triassic of the Newark Supergroup, North Carolina, USA, and its biochronological significance – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Mh*, **7**, 432-448.
- LUCAS S.G. (1998c) – The aetosaur *Longosuchus* from the Triassic of Morocco and its biochronological significance – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris*, (2), **326**, 589-594.
- LUCAS S. G. & WILD R. (1995) – A Middle Triassic dicynodont from Germany and the biochronology of Triassic dicynodonts – *Stuttgarter Beiträge für Naturkunde* (**220**), 1-16.
- LYDEKKER R. (1890) – Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum of Natural History. Part IV. *Containing the orders Anomodontia, Ecaudata, Caudata, and Labyrinthodontia; and supplement* – *British Museum of Natural History*, London, 296 p.
- MADER N. & REDFERN J. (2011) – A sedimentological model for the continental Upper Triassic Tadrart Ouadou Sandstone Member: recording an interplay of climate and tectonics (Argana valley; South-West Morocco) – *Sedimentology*, **5**, 1247-1282.
- MARTIN M. (1979a) – Actinoptérygiens, dipneustes et crossoptérygiens du Trias continental supérieur marocain – Thèse de Doctorat, Université Paris VII, Paris, 121 p.
- MARTIN M. (1979b) – *Arganodus atlantis* et *Ceratodus arganensis*, deux nouveaux dipneustes du Trias supérieur continental marocain – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris*, (D), **289**, 89-92.
- MARTIN M. (1980a) – *Dipteronotus gibbosus* (Actinopterygii, Chondrostei), nouveau Colobodontidae du Trias supérieur continental marocain – *Geobios*, **13**, 445-449.
- MARTIN M. (1980b) – *Mauritanichthys rugosus* n. g. n. sp., Redfieldiidae (Actinopterygii, Chondrostei) du Trias supérieur continental marocain – *Geobios*, **13**, 437-440.

- 
- MARTIN M. (1981) – Les dipneustes et actinistiens du Trias supérieur continental marocain – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (Geologie und Paläontologie)*, **69**, 1-29.
 - MARTIN M. (1982a) – Les actinoptérygiens (Perleidiformes et Redfieldiiformes) du Trias supérieur continental du Couloir d'Argana (Atlas occidental, Maroc) – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **162**, 352-372.
 - MARTIN M. (1982b) – Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des Dipneustes postpaléozoïques – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, (2), **294**, 611-614.
 - MARTIN M. (1982c) – Nouvelles données sur la systématique et la phylogénie des Dipneustes postpaléozoïques, conséquences stratigraphiques. *Geobios*, Mémoire spécial **6**, 53-64.
 - MARSH O.C. (1884) – The classification and affinities of dinosaurian reptiles – *Nature*, **31**, 68-69.
 - MARZOLI A., BERTRAND H., KNIGHT K.B., CIRILLI S., BURATTI N., VÉRATI C., NOMADE S., RENNE P.R., YOUNI N., MARTINI R., ALLENBACH K., NEUWERTH R., RAPAILLE C., ZANINETTI L. & BELLIENI G. (2004) – Synchrony of the Central Atlantic magmatic province and the Triassic–Jurassic boundary climatic and biotic crisis – *Geology*, **32**, 973-976.
 - MEDINA F. (1991) – Superimposed extensional tectonics in the Argana Triassic Formations (Morocco), related to the early rifting of the central Atlantic – *Geological Magazine*, **128** (5), 525-536.
 - MEDINA F. (1994) – Evolution structurales du Haut Atlas occidental et des régions voisines du Trias à l'actuel, dans le cadre de l'ouverture de l'Atlantique central et de la collision Afrique-Europe – Université Mohamed V, Thèse d'Etat, 272p.
 - MEDINA F., VACHARD D., COLIN J.-P., OUARHACHE D.D. & AHMAMOU M. 2001 – Charophytes et ostracodes du niveau carbonaté de Taourirt Imzilen (Membre d'Aglegal, Trias d'Argana) ; implications stratigraphiques – *Bulletin de l'Institut scientifique, Rabat*, **23**, 21-26.
 - MEHL M.G. (1913) – *Angistorhinus*, a new genus of Phytosauria from the Trias of Wyoming – *J. Geol.*, **21**, 186-191.
 - MEHL M.G. (1915) – The Phytosauria of the Triassic – *Journal of Geology*, **23**, 129-165
 - MEHL M.G. (1928) – The Phytosauria of the Wyoming Triassic – *Dennison University Bulletin*, **23**, 141-172.
 - MEYER H.V. (1861) – Reptilien aus dem Stubensandstein des obern Keupers – *Palaeontographica*, **6**, 253-346.

- MIAL L.C. (1875) – Report of the Committee, consisting of Professor Huxley, LL. D., F.R.S., Professor Harkness, F.R.S., Henry Woodward, F.R.S., James Thompson, John Briggs & L. C. Miall, on the structure and classification of the labyrinthodonts. Drawn up by L. C. Miall, secretary to the committee – *Report of the Forty-Fourth Meeting of the British Association for the Advancement of Science; held in Belfast in August 1874*, Murray, London, 149-192.
- MILNER A. R. (1993) – Biogeography of Paleozoic tetrapods. In J. A. Long (Ed.), *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography – Belhaven Press*, London, 324-353.
- MILNER A. R., GARDINER B. G., FRASER, N. C. & TAYLOR M. A. (1990) – Vertebrates from the Triassic Otter Sandstone Formation of Devon – *Palaeontology*, **33**(4), 873-892.
- MÜLLER J. (1845) – Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden, und über das natürliche System der Fische – *Archiv für Naturgeschichte*, **11**, 91-141.
- MURRY P. A. (1986) – Vertebrate paleontology of the Dockum Group, western Texas and eastern New Mexico – In: K. Padian (Ed.). *The beginning of the age of the dinosaurs. Faunal change across the Triassic-Jurassic boundary*, pp. 109-137 – *Cambridge University Press*, Cambridge.
- NESBITT S. J., SIDOR C. A., IRMIS R. B., ANGIELCZYK K. D., SMITH R. M. H. & TSUJI, L. A. (2010) – Ecologically distinct dinosaurian sister-group demonstrates early diversification of Ornithodira – *Nature*, **464**, 95-98.
- NIEDŹWIEDZKI, G., SZREK, P., NARKIEWICZ, K., NARKIEWICZ, M. & AHLBERG, P. E. (2010) – Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland – *Nature*, **463**, 7, 43-48.
- NOVAS F. E. (1992) – Phylogenetic relationships of the basal dinosaurs, the Herrerasauridae – *Palaeontology*, **35**, 51-62.
- O'KEEFE F. R., SIDOR C. A., LARSSON H. C. E., MAGA A. & IDE O. (2005) – The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – III, Morphology and ontogeny of the hindlimb of *Moradisaurus grandis* (Reptilia, Captorhinidae) – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 309-319.
- OLSON E. C. (1947) – The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles – *Fieldiana Geology*, **11**, 1-53.
- OLSEN P. E. (1997) – Stratigraphic record of the Early Mesozoic breakup of Pangea in the Laurasia-Gondwana rift system – *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **25**, 337-401.
- OLSEN P. E., KENT D. V., FOWELL S. J., SCHLISCHE R. W., WITHJACK M. O. & LETOURNEAU P. M. (2000) – Implications of a comparison of the stratigraphy and depositional environments of the Argana (Morocco) and Fundy (Nova Scotia, Canada)

Permian-Jurassic basins – In : M. Oujidi & M. Et-Touhami (Eds.), Le Permien et le Trias du Maroc : Actes de la Première Réunion du Groupe Marocain du Permien et du Trias – *Hilal Impression*, Oujda, 165-183

- OLSEN P.E., KENT D.V., SUES H.D., KOEBERL C., HUBER H., MONTANARI A., RAINFORTH E.C., FOWELL S.J., SZAJNA M.J. & HARTLINE B.W. (2002a) – Ascent of dinosaurs linked to an iridium anomaly at the Triassic-Jurassic boundary – *Science*, **296**, 1305-1307.
- OLSEN P.E., KOEBERL C., HUBER H., MONTANARI A., FOWELL S.J., ET-TOUHAMI M. & KENT D.V. (2002b) – Continental Triassic-Jurassic boundary in central Pangea: recent progress and discussion of an Ir anomaly. In: C. Koerberl, K.G. MacLeod (Eds.), Catastrophic Events and Mass Extinctions: Impacts and Beyond, pp. – *Geological Society of America, Special Paper Volume 356*. Boulder, Colorado, 502–522.
- OLSEN, P.E., KENT D.V., ET-TOUHAMI M. & PUFFER J. (2003) – Cyclo-, magneto-, and biostratigraphic constraints on the duration of the CAMP event and its relationship to the Triassic–Jurassic boundary – *Geophysical Monograph*, **136**, 7-32.
- OLSEN P.E., KENT D.V. & WHITESIDE J.H. (2011) – Implications of the Newark Supergroup-based astrochronology and geomagnetic time scale (Newark-APTS) for the tempo and the mode of diversification of Dinosauria – *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **101**, 201-229.
- OWEN R. (1860) – On the orders of fossil and recent Reptilia and their distribution in time – *Report of the Twenty-Ninth Meeting of the British Association for the Advancement of Science; held in Aberdeen in September 1859*, Murray, London, 153-166.
- PARKER W. G. & MARTZ J. W. (2010) – Using positional homology in aetosaur (Archosauria: Pseudosuchia) Osteoderms to evaluate the taxonomic Status of *Lucasuchus hunti* – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(4), 1100-1108.
- PIQUÉ A., LE ROY P. & AMRHAR M. (1998) – Transpressive synsedimentary tectonics associated with ocean opening: the Essaouira-Agadir segment of the Moroccan Atlantic margin – *Journal of Geological Society of London*, **155**, 913-928.
- RAYFIELD E.Y. J., BARRETT P. M. & MILNER A. R. (2009) – Utility and validity of middle and late Triassic “land vertebrate faunachrons” – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**(1), 80-57.
- REISZ R. R., FRÖBISCH J., BERMAN D. S. & HENRICI A. C. (2010) – New Permo-Carboniferous caseid synapsids from North America and Europe, and their evolutionary significance. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30** (Supp 2), 150A.

- RICQLÈS A. de & TAQUET P. (1982) – La faune de vertébrés du Permien supérieur du Niger. I. Le captorhinomorphe *Moradisaurus grandis* (Reptilia, Cotylosauria) – Le crâne – *Annales de Paléontologie*. (Vertébrés, Invertébrés), **68**, 33-106.
- ROCH E. (1930) – Études géologiques dans la région méridionale du Maroc occidentale – *Notes et Mémoires du Service des Mines et Carte géologique du Maroc*, **51**, 1-542.
- ROMER A.S. (1955) – Herpetichthyes, Amphibioidei, Choanichthyes or Sarcopterygii? – *Nature*, **176** (4472), p.126.
- ROMER A.S. (1964) – Diadectes an amphibian? – *Copeia*, **1964**, 718-719.
- SCHAEFFER B. (1984) – On the relationships of the Triassic-Liassic redfieldiiform fishes – *American Museum Novitates*, **2795**, 1-18.
- SCHOCH R.R. (2008) – A new stereospondyl from the German Middle Triassic, and the origin of the Metoposauridae – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **152** (1), 79-113.
- SCHOCH R.R. & MILNER, A.R. 2000 – Stereospondyli. In: P. Wellnhofer (Ed.), *Handbuch der Paläoherpétologie*, **3B** – Pfeil, München, 203 p.
- SCHULTZE H. P. (1993) – Osteichthyes: Sarcopterygii. In M.J.BENTON (Eds.), *The Fossil Record 2* – Chapman & Hall, London, pp. 657-663.
- SEELEY H. G. (1888) – Researches on the structure, organisation, and classification of the fossil Reptilia. VI. On the anomodont Reptilia and their allies – *Proceedings of the Royal Society of London*, **44**, 381-383.
- SHISHKIN M. A. (1964) – Suborder Stereospondyli. In *Fundamentals of Palaeontology, Amphibia, Reptilia, Aves*, Y.A. Orlov (Ed.), 88-122 – Moscow, Nauka.
- SIDOR C.A., BLACKBURN D.C. & GADO B. (2003) – The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – II, Preliminary description of a new pareiasaur – *Palaeontologia Africana*, **39**, 45-52.
- SIDOR C.A., O'KEEFE F.R., DAMIANI R., STEYER J.-S., SMITH R.M.H., LARSSON H.C.E., SERENO P.C., OUMAROU I. & MAGA A. (2005) – Permian tetrapods from the Sahara show climate-controlled endemism in Pangaea – *Nature*, **434**, 886-889.
- SIDOR C.A., STEYER J.-S., SMITH R.M.H., TABOR N.J. (2009) – Vertebrate fauna of the Upper Permian Moradi Formation of Niger. In: *1^{er} Congrès international sur la Paléontologie des Vertébrés du Nord de l'Afrique*, Marrakech, p. 12.
- SMILEY T., SIDOR C.A., MAGA A. & IDE O. (2008) – The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger. VI. First evidence of a gorgonopsian therapsid. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, 543-547.

- SMITH R.M.H. & KEYSER A.W. (1995a) – Biostratigraphy of the *Tapinocephalus* Assemblage Zone. In : Rubidge (Ed.), Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup) – *South African Committee for Stratigraphy*, Ser. 1, 8-12.
- SMITH R.M.H. & KEYSER A.W. (1995b) – Biostratigraphy of the *Pristerognathus* Assemblage Zone. In Rubidge (ed.), Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup) – *South African Committee for Stratigraphy*, Ser. 1, pp. 13-17.
- SMOOT J.P. (1991) – Sedimentary facies and depositional environments of early Mesozoic Newark Supergroup basin, eastern North America – *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **84**, 369-423.
- STEYER J.-S. (2009) – *La Terre avant les dinosaures* – Belin – Pour la Science, Paris, 204 p.
- STEYER J.-S., DAMIANI R., SIDOR C.A., O'KEEFE F.R., LARSSON H.C.E., MAGA A. & IDE O. (2006) – The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger. IV. *Nigerpeton ricqlesi* (Temnospondyli: Cochleosauridae), and the edopoid colonization of Gondwana – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**, 18-28.
- STEYER J.-S. & JALIL N.-E. (2009) – First evidence of a temnospondyl in the Late Permian of the Argana basin, Morocco – *Palaeontology*, special paper, **81**, 155-160.
- STEYER J.-S., LAURIN M., CASTANET J. & RICQLÈS A. de (2004) – First histological and skeletochronological data on temnospondyl growth: palaeoecological and palaeoclimatological implications – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **206**, 193-201.
- STOCKER M.R. (2010) – A new taxon of phytosaur (Archosauria: Pseudosuchia) from the Late Triassic (Norian) Sonsela Member (Chinle Formation) in Arizona, and a critical reevaluation of *Leptosuchus* Case, 1922 – *Palaeontology*, **53**, 997-1022.
- STOVALL J.W. & WARTON J.B. (1936) – A new species of phytosaur from Big Spring, Texas – *Journal of Geology*, **44**, 183-192.
- SUES H.-D. & REISZ R. R. (1998) – Origins and early evolution of herbivory in tetrapods – *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 141-145.
- SULEJ T. (2002) – Species discrimination of the Late Triassic temnospondyl amphibian *Metoposaurus diagnosticus* – *Acta Palaeontologica Polonica*, **47**, 535-546.
- SULEJ T. (2005) – A new rauisuchian reptile (Diapsida: Archosauria) from the Late Triassic of Poland – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 78-86.
- SULEJ T. (2010) – The skull of an early Late Triassic aetosaur and the evolution of the stagonolepidid archosaurian reptiles – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **158**, 860-881.

- SULEJ T., BRONOWICZ R., TAŁANDA M. & NIEDŹWIEDZKIL G. (2011) – A new dicynodont-archosaur assemblage from the Late Triassic (Carnian) of Poland – *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **101**, 261-269.
- SULEJ T. & MAJER D. (2005) – The temnospondyl amphibian *Cyclotosaurus* from the Late Triassic of Poland – *Palaeontology*, **48**, 157-170.
- TAQUET P. (1976) – *Géologie et paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger)* – CNRS, Paris, 191 p.
- THULBORN R.A. (1973) – Teeth of ornithischian dinosaurs from the Upper Jurassic of Portugal – *Serviços Geológicos de Portugal Memoria*, **22**, 89-134.
- THULBORN R.A. (1974) – A new heterodontosaurid dinosaur (Reptilia: Ornithischia) from the Upper Triassic Red Beds of Lesotho – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **55**, 151-175.
- TINTORI A. (1990) – *Dipteronotus olgiatii* n. sp. (Actinopterygii, Perleidiformes) from the Kalkschieferzone of Ca' del frate (N. Italy) – *Atti Ticinensi di Scienze della Terra*, **33**, 191-197.
- TIXERONT M. (1973) – Lithostratigraphie et minéralisations cuprifères et uranifères stratiformes, syngénétiques et familières des formations détritiques permo-triasiques du couloir d'Argana, Haut-Atlas occidental (Maroc) – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **249**, 147-177.
- TOURANI A., BENAOUISS N., GAND G., BOURQUIN S., JALIL N.-E., BROUTIN J., BATAIL B., GERMAIN D., KHALDOUNE F., SEBBAN S., STEYER J.-S. & VACANT R. (2010) – Evidence of an Early Triassic age (Olenekian) in Argana basin (High Atlas, Morocco) based on new chirotherioid traces – *Comptes Rendus Palevol*, **9**, 201-208.
- TOURANI A., LUND J.J., BENAOUISS & GAUPP R. (2000) – Stratigraphy of Triassic syn-rift deposition in Western Morocco – In: G.H Bachmann. & I. Lerche, (Eds.), *Epicontinental Triassic*, Volume 2, International Symposium, Halle, 21-23 September 1998 – *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie I*, **9-10**, 1193-1215.
- TSUIJ L.A., SIDOR C.A., STEYER J.S., SMITH R.M.H., TABOR N. & IDE O. (2013) – The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – VII. Cranial anatomy and relationships of *Bunostegos akokanensis* (Pareiasauria) – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **33** (4), 747-763.
- VERATI C., RAPAILLE C., FÉRAUD G., MARZOLI ., BERTRAND H & YOUNI N. (2007) – $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages and duration of the Central Atlantic Magmatic Province volcanism in Morocco and Portugal and its relation to the Triassic-Jurassic boundary – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **244**, 308-325.

- 
- VOIGT S., HMINNA A., SABER H., SCHNEIDER J.W. & KLEIN H. (2010) – Tetrapod footprints from the uppermost level of the Permian Ikakern Formation (Argana basin, western High Atlas, Morocco) – *Journal of Earth Sciences*, **57**, 470-478.
 - WADE R. T. (1935) – Fossil fishes of Brookvale New South Wales – *Trustee of the British Museum* (ed), 89 p.
 - WATSON D.M.S. (1919) – The structure, evolution, and origin of the Amphibia – The “orders” Rachitomi and Stereospondyli – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **209**, 1-73.
 - WEISHAMPEL D.B. (1990) – Dinosaurian distribution – In : D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska, (Eds.), *The Dinosauria* – *University of California Press, Berkeley*, 63-139.
 - WHITESIDE J.H. OLSEN P.E., KENT D.V, FOWEL S.J. & ET-TOUHAMI M. (2007) – Synchrony between the Central Atlantic magmatic province and the Triassic-Jurassic mass-extinction event – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **244**, 345-367.
 - YABUMOTO Y. (2008) – A new Mesozoic coelacanth from Brazil (Sarcopterygii, Actinistia) – *Paleontological Research*, **12** (4), 329-343.
 - ZIEGLER A.M., HULVER M.L. & ROWLEY D.B. (1997) – Permian world topography and climate. In: I.P. Martini, (Ed.), *Late Glacial and Postglacial environmental changes -Quaternary, Carboniferous-Permian and Proterozoic* – *Oxford University Press, New York*, 111-146.
 - ZITTEL K.A. von. (1888) – Teleostei (finis) et Batrachia. In: K.A. Zittel von., (Ed.), *Handbuch der Palaeontologie. 1 Abtheilung. Palaeozoologie. Band III. Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves)* – *Oldenbourg, München & Leipzig*, 257-436 p.

Revue des ichthyofaunes mésozoïques et cénozoïques marocaines

Bouziane KHALLOUFI^{1,2}, Paulo M. BRITO², Lionel CAVIN³,
Didier B. DUTHEIL¹

- 1 Centre de recherche sur la paléobiodiversité et les paléoenvironnements, UMR 7207, Département Histoire de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France
- 2 Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brésil
- 3 Département de Géologie et Paléontologie, Muséum d'histoire naturelle de la Ville de Genève, CP6434, 1211 Genève 6, Suisse

► **Mots-clés** – Poissons fossiles, Actinoptérygiens, Dipneustes, Cœlacanthes, Maroc, Mésozoïque,

► **Résumé** – Les poissons forment un grade d'environ 32 000 espèces actuelles, représenté par six clades : les myxines, les lamproies, les chondrichthyens, les actinoptérygiens, les dipneustes et les cœlacanthes. Connus depuis l'Ordovicien, leur riche histoire évolutive se traduit par une grande diversité morphologique et une adaptation à la majorité des environnements aquatiques. Au Maroc, ces faunes sont représentées dans le registre fossile dès le Dévonien et forment une part importante des assemblages de vertébrés des dépôts continentaux et marins. Cet article propose une revue des principales ichthyofaunes fossiles connues à partir du Mésozoïque, chondrichthyens exclus. Au Trias, la plupart des fossiles proviennent des dépôts continentaux du Couloir d'Argana, d'où sont connus un fragment de mandibule de cœlacanthe, de nombreux restes isolés de dipneustes et quelques spécimens articulés d'actinoptérygiens attribués aux clades éteints des Perleidiformes et des Redfieldiiformes. Au Jurassique, malgré le grand nombre d'affleurements fossilifères signalés, les poissons fossiles restent rares et limités à des écailles ou à des dents. Un neurocrâne de ginglymode a cependant été décrit dans les niveaux bathoniens continentaux d'El-Mers. C'est au Crétacé que la diversité des ichthyofaunes est la plus importante. Le site d'Anoual (Tithonien supérieur - Berriasien inférieur) présente des microrestes de cœlacanthes, de pycnodontes et peut-être d'ostéoglossomorphes, ce qui constituerait la plus ancienne mention de ce groupe. Les niveaux continentaux du Continental Intercalaire, également connus sous le nom de Kem Kem beds, sont célèbres pour leurs crocodiles et leurs dinosaures théropodes géants. Ils ont permis la collecte d'une grande quantité de dents de dipneustes, et de restes, quelques fois en connexion, de cœlacanthes, de ginglymodes, d'halécomorphes et de nombreux téléostéens, dont des ostéoglossomorphes, des ichthyodectiformes et des tselfatiiformes. Au sein de ces niveaux, datés probablement du Cénomaniens inférieur, une petite lentille argilites au Jbel Oum Tkout, dans un gisement nommé OT1, correspond à un milieu de dépôt dulçaquicole. Au moins trois formes de polyptères, un téléostéen *incertae sedis* et un acanthomorphe y sont signalés, associés



à des restes de clupéomorphes et de nombreuses autres formes indéterminées. Le site d'Agoult, récemment découvert, contient un potentiel fossilifère important avec plus d'une vingtaine d'espèces reconnues. Un macrosemiiforme, le seul connu au Crétacé supérieur, un ostariophyse, trois clupéomorphes et trois acanthomorphes y ont été décrits mais la plupart des formes restent pour le moment inédites. Une dalle cénomano-turonienne d'origine marine, surplombant les niveaux des Kem Kem beds, recèle la faune du Turonien inférieur de Goulmima. Préservée sous forme de nodules, elle comprend un ichthyodectiforme, un albuliforme, un crossognathiforme, des aulopiformes juvéniles et une espèce d'*Araripichthys*. Plus au nord, à proximité de la ville de Meknès, les affleurements du Jbel Tselfat forment une série de gisements ponctuels éparpillés dans une nappe de charriage. Ces dépôts, issus d'un environnement marin profond, sont datés de la limite Cénomanién-Turonien. Vingt-et-un taxons y représentent les principaux clades de téléostéens (clupéomorphes, élopomorphes, ostariophyses, acanthomorphes, aulopiformes et stomiatiformes) ainsi que les clades des aspidorhynchiformes et des pycnodontes. A la limite Crétacé-Tertiaire, le Plateau des Phosphates, à l'ouest du pays, s'étend stratigraphiquement du Maastrichtien au Lutétien. L'assemblage crétacé est dominé par les pycnodontes, les aulopiformes et les ichthyodectiformes alors que la faune cénozoïque se rapproche davantage des assemblages actuels, notamment par une grande diversité de perciformes. Quelques restes de perciformes ont également été décrits dans les niveaux éocènes d'Ad-Dakhla, plus au sud ; ce matériel reste pour le moment constitué d'écailles et de dents. Le registre fossile particulièrement bien représenté au Crétacé et à la base du Cénozoïque permet de mettre en évidence le phénomène de diversification des téléostéens au Crétacé supérieur, qui se produit à une échelle globale, ainsi que les changements fauniques lors de la transition Crétacé-Paléogène avec la mise en place d'une faune marine riche en acanthomorphes, proche des faunes actuelles dès l'Eocène.

A review of the Mesozoic and Cenozoic Moroccan ichthyofaunas

► **Key-words** – Fossil fishes, Actinopterygians, Lungfishes, Coelacanths, Morocco, Mesozoic, Cenozoic, Ichthyofaunas

► **Abstract** – Fishes form a non-monophyletic group of about 32,000 extant species, currently represented by six clades: hagfishes, lampreys, chondrichthyans, actinopterygians, lungfishes and coelacanths. Known since the Ordovician, their rich evolutionary history is reflected by a high morphological diversity and an adaptation to the majority of aquatic environments. In Morocco, ichthyofaunas are known since the Devonian and form an important part of the vertebrate assemblages of marine and continental deposits. The present paper provides a review of the main fossil Moroccan ichthyofaunas from the Mesozoic and the Cenozoic, excluding the chondrichthyans.

In the Triassic, the majority of fossils come from the continental deposits of Argana Corridor and fishes are known by fragments of coelacanth jaws and numerous isolated remains of the lungfish *Arganodus (Asiatoceratodus) atlantis*. Some articulated specimens of actinopterygians are assigned to the extinct clades of Perleidiformes, represented by “*Dipteronotus*” *gibbosus*, and Redfieldiiformes, with *Mauritanichthys rugosus*. In the Jurassic, despite the large number of fossiliferous outcrops reported, fishes are rare and limited to scales or teeth. Pycnodont teeth were reported near Tazarine and a *Lepidotes*-like braincase, related to the ginglymodian *Scheenstia mantelli*, was described in the Bathonian continental levels of El-Mers. The fossil fish diversity is more important in the Cretaceous localities. The site of Anoual (Upper Tithonian – Lower Berriasian) has yielded micro remains of coelacanths, pycnodonts and possible osteoglossomorphs, which would represent the earliest mention of this group. The levels of the “Continental Intercalaire”, also known as Kem Kem beds, are famous for their giant crocodiles and theropod dinosaurs. They allowed the collection of a large number of lungfish teeth attributed to *Ceratodus humei* and *Neoceratodus africanus*. Other remains, sometimes articulated, belong to the coelacanth *Mawsonia lavocati*, the gar *Atractosteus falipoui*, the halecomorph *Calamopleurus africanus*, the ginglymodian ‘*Lepidotes*’ *pankowskii*, the osteoglossomorph *Palaeonopterus greenwoodi*, the tselatiiform *Concavotectum moroccensis*, the ichthyodectiform *Aidachar pankowskii*, etc. In these levels, a small clayey lens in the Jbel Oum Tkout, in a locality named OT1, corresponds to a freshwater depositional environment with a very peculiar fauna. At least three forms of polypterid fishes (including *Serenoichthys kemkemensis*, the oldest known articulated bichir) are known, as well as the actinopterygian *Diplospondichthys moreaui*, characterized by diplospondylous vertebras and a reduced caudal skeleton, the oldest known freshwater acanthomorph *Spinocaudichthys oumtkoutensis*, and many other articulated specimens and isolated scales under study. The site of Agoult, recently discovered, contains an important fossiliferous assemblage with more than twenty recognized species. *Agoultichthys chattertoni*, the only macrosemiid represented in the Late Cretaceous, the clupeavid *Lusitanichthys africanus*, the clupeomorphs *Sorbinichthys africanus*, *Thorectichthys maroccensis* and *Thorectichthys rhadinus* and the

acanthomorphs *Errachidia pentaspinosa*, *Homalopagus multispinosus* and *Maghrebichthys nelsoni* have been described but most taxa are yet unpublished. The Turonian marine locality of Goulmima is composed by levels overlaying the Kem Kem beds, resulting from the Cenomanian-Turonian transgression. The fauna is preserved in nodules and includes an ichthyodectiform (*Ghrisichthys bardacki*), an albuliform (*Osmeroides rheris*), a crossognathiform (*Goulmimichthys arambourgi*), aulopiforms (juvenile *Enchodus* specimens) and a species of *Araripichthys* (*A. corythophorus*). Further north, near the city of Meknes, the Jbel Tselfat outcrops form a series of one-time deposits scattered in a thrust sheet. These deposits, representing a deep marine environment, are dated as the Cenomanian-Turonian boundary. The twenty-one actinopterygian taxa known represent the major clades of teleosts. Aulopiforms are diversified and represented by the dercetid *Rhynchodercetis yovanovitchi*, the ichthyotringid *Ichthyotringa africana* and the enchodontoids *Enchodus venator* and *Rharbichthys ferox*. Four taxa of acanthomorphs have been described, the polymixiids *Omosoma tselfatensis* and *Omosomopsis sinum* and the trachichthyids *Lissoberyx anceps* and *Stichoberyx polydesmus*. Other teleost clades are represented by clupeomorphs (*Armigatus* sp.), elopomorphs (*Davichthys lacostei*), ichthyodectiforms (*Heckelichthys vexillifer*), stomiatiforms (*Paravinciguerrria praecursor*), pachyrhizodontoids (*Elopopsis microdon* and *Tingitanichthys heterodon*), basal ostariophysans (*Clupavus maroccanus*), tselfatiiforms (*Tselfatia formosa*) and some teleosts *incertae sedis* (*Idrissia jubae*, *Protostomias maroccanus* and *Kernichthys daguini*). Pycnodonts and aspidorynchids are also found in these deposits, with the species *Nursallia gutturosum* and *Belonostomus* aff. *crassirostris*, respectively. The Plateau des Phosphates, in the western part of the country, exhibits layers dated from Maastrichtian to Lutetian, crossing the Cretaceous-Tertiary boundary. The Cretaceous assemblage is dominated by aulopiforms (including various species of *Enchodus* and remains of the dercetid *Stratodus apicalis*) but pycnodonts and ichthyodectiforms are also present. The Cenozoic fauna is taxonomically closer to extant assemblages, including a wide variety of perciforms (mainly scombrids, trichiurids and xiphiids). Remains of perciforms, represented by scales and teeth, have also been described from the Eocene levels of Ad-Dakhla, southern part of Morocco.

The faunal succession in Morocco provides an illustration of the main faunal changes during an important part of the actinopterygian history. The Triassic fauna is composed by various “paleonisciform” fishes with body covered with ganoid scales, cranial bones deeply fused and heterocercal tail. Jurassic outcrops are poorly informative, with remains of pycnodonts and ginglymods, two clades well represented in Jurassic localities worldwide. Most of the Cretaceous localities are rich and represent various palaeoenvironments irregularly distributed with Early Cretaceous assemblages, until the Lower Cenomanian, preserved in continental deposits and the younger ones preserved in marine environments. The continental Lower Cenomanian units of Kem Kem beds show a fauna closely related to South American faunas, especially from Brazil. The marine localities of Agoult and Jbel Tselfat exhibit affinities with Central Tethysian assemblages and with some faunas of South Atlantic. The Goulmima fauna is more related to western Tethys and South Atlantic. Two main events connected to the actinopterygian diversification are illustrated with the Moroccan faunas: the first one is the replacement of continental faunas of Lower Cenomanian, formed by *old* lineages, by more derivate marine taxa, linked with environmental

and biogeographic changes. The second event is the change of the faunal marine composition at the Cretaceous-Paleogene transition. In the Plateau des Phosphates, the Maastrichtian faunas are typically Cretaceous in composition, with an important diversity and an abundance of aulopiforms, the occurrence of pycnodonts and ichthyodectiforms. Since the Danian, the faunas are mainly formed by acanthomorphs, especially perciforms. Despite its moderated geographical extension, Morocco provides interesting elements for a better understanding of the evolutionary history of fishes. Most of the fossiliferous localities are still prospected, leaving good perspectives for their future study.

مراجعة المجموعات السمكية لحقبي الحياة المتوسطة (الميزوزوي) والحديثة (السينوزوي)

كلمات مفتاح - المغرب. الحقب الوسيط. حقب الحياة الحديثة. الفقاريات. المجموعة السمكية الأحفورية. الأسماك ذات الزعانف. الأسماك ذات الرئتين. أسماك سولكانث.

ملخص - تشكل الأسماك، في التصنيف العلمي للكائنات الحية، درجة مكونة من حوالي 32 000 نوعا تعيش في الوقت الراهن. ممثلة بستة فروع: اللافكيات (الميكسين وأنكليسات البحر)، القرشيات. الأسماك ذات الزعانف. الأسماك ذات الرئتين. و السولكانث. إن التاريخ التطوري الغني لهذه الأسماك والذي يعود إلى العصر الأوردوفيسي. ينعكس في التنوع الشكلي والتكيف على معظم البيئات المائية. في المغرب. تظهر هذه المجموعات في السجل الاستحاثي (الأحفوري) منذ العصر الديفوني. وتشكل جزءا هاما من الأرشيف الاستحاثي للفقاريات بالرواسب القارية والبحرية على حد سواء.

يهدف هذا الفصل إلى تسليط الضوء على للمجموعات الرئيسية للأسماك المعروفة منذ بداية الحقب الوسيط. مع استبعاد الأسماك الغضروفية.

خلال العصر الترياسي. معظم المستحاثات تأتي من الرواسب القارية لمر أركانة التي عُثر فيها على جزء من الفك السفلي للسولكانث والعديد من البقايا المعزولة لأسماك ذات الرئتين مع بعض العينات المفصلة للأسماك ذات الزعانف المصنفة بالفرعين المنقرضين «البيريلدفورم» و «الريدفيلدفورم».

في العصر الجوراسي. وعلى الرغم من وجود عدد كبير من التنوعات الاستحاثية المذكورة (في المؤلفات أو الأبحاث). تبقى مستحاثات الأسماك نادرة وتقتصر على الحراشف أو الأسنان. إلا أنه تم وصف «جمجمة عصبية» (التي تأوي المخ) للبيدوتاس في طبقات قارية. مؤرخة للطابق الباتوني. بمنطقة المرس.

لعل العصر الطباشيري هو الأكثر أهمية من ناحية تنوع ووفرة المجموعات السمكية. موقع أنوال (التيوني العلوي - البرياسي السفلي) يعرض بقايا دقيقة للسولكانث والبيكنودونت وربما الأوستيوكلسمورف. الشيء الذي سيكون أول ذكر لهذه المجموعة. الطبقات القارية للطبقة المُفحمة المعروفة باسم «أسرة كم كم» والتي تشتهر بالتماسيح والديناصورات اللاحمة ذات الأقدام العملاقة. قد سمحت من جمع كمية كبيرة من الأسنان لأسماك ذات الرئتين وبقايا. لا تزال في كثير من الأحيان متصلة فيما بينها. السولكانث. البيسوستيس. الهاليكمورف. السيميونتيفورم والعديد من الأسماك المكتملة العظام (تليوستوميات) بما في ذلك الأوستيوكلسمورفات. الإكتيودكتيمورفات والنسلفاتيمورفات. ضمن هذه الطبقات. التي ربما يعود تاريخها إلى العصر السينوماني السفلي. هناك عدسة صغيرة تدعى وُت 1 والتي هي بيئة بحيرات حيث تبدو الحياة البرية متوطنة للغاية. لقد عُرفت على الأقل ثلاثة أشكال من البوليبتيير ونوع من التليوستوميات جنبا إلى جنب مع العديد من البقايا الدقيقة. الحجر اللوحي السينوماني-التيروني. من أصل بحري والمطل على طبقات الكم كم. يتضمن مجموعة حيوانية (فونة) التيروني السفلي لمنطقة كلميمية المحفوظة على شكل عقيدات ويحتوي على الإكتيودكتيفورم. الألبيفورم. صغار الألوولوبيفورم ونوع من الأزربيبيشثيس. موقع أوكولت. المكتشف مؤخرا. يحتوي بالفعل على إمكانية استحاثية كبيرة بحيث عُرّف هناك على أكثر من عشرين نوعا. وقد وصف هناك نوع الماكروسيميدي. المعروف فقط بأواخر العصر الطباشيري. وأحد الكليبيومورفات إلا أن معظم الأشكال لا تزال غير منشورة في الوقت الراهن. وفي أقصى الشمال. بالقرب من مدينة مكناس. تشكل نتوءات جبل تسلفات سلسلة من المواقع العرضية المتناثرة عبر كتلة الدفع. هذه الرواسب هي من بيئة بحرية عميقة ومؤرخة بالحد الفاصل بين السينوماني-التيروني. اثنان وعشرون صنفا تمثل الفروع الرئيسية للأسماك المكتملة العظام (كليبيومورفات. أيلومورفات. أوستاريوفيسات. أكانتمورفات. أولوبيفورمات إلى جانب أقدم ستومياتفورم معروف حتى الآن). ويوجد أيضا بعض الأسبيدوراكفورمات والبيكنودونتات.

تتميز الفترة الانتقالية من العصر الطباشيري للحقب الثالث بترسيبات الفوسفات، « هضبة الفوسفات » بالميسينا الغربية، التي تشكلت منذ الماستريختي حتى اللوتيسي المبكر. يهيمن على التجمع الاستحاثي للعصر الطباشيري أسماك البيكونودونت والأولوبفورمات والإكتيودكتيفورمات، في حين أن فونة حقب الحياة الحديثة (السينوزوي) هي أقرب من الفونات الحالية، بما في ذلك مجموعة متنوعة من فصيلة البيرسيفورم، و كان قد وصفت بعض بقايا هذه الأخيرة بأقصى الجنوب (الصحراء، منطقة الداخلة) في طبقات العصر الفجري؛ إلا أن هذه البقايا تقتصر في الوقت الراهن، على الحراشف والأسنان.

السجل الاستحاثي، الممثل تمثيلا جيدا خصوصا خلال العصر الطباشيري و بداية الحقب الثالث، يسمح بتسليط الضوء على التنوع والتنوع للأسماك المكتملة العظام في أواخر العصر الطباشيري و التي حدثت على الصعيد العالمي، فضلا عن التغيرات الفونية في الفترة الانتقالية من العصر الطباشيري إلى العصر الفجري القديم مع تكون مجموعات بحرية سمكية غنية لطائفة الأكتنمورفات تقترب من التجمعات في الطبيعة الراهنة.

Introduction

Les poissons forment un assemblage hétéroclite et paraphylétique de près de 32 000 espèces actuelles. Au sens large, le terme de poisson s'applique à l'ensemble des crâniates non-tétrapodes et comprend dans la faune actuelle six clades distincts : Hyperotreti (myxines), Hyperoartia (lamproies), Chondrichthyes (requins, raies, chimères), Actinopterygii (poissons osseux à nageoires rayonnées), Actinistia (coelacanthes) et Dipnoi (dipneustes). Connus depuis l'Ordovicien, le registre fossile s'enrichit d'une multitude de groupes éteints tels que les Placodermi et les Acanthodii, munis de mâchoires, et les Osteostracea, Galeaspida, Thelodonta, Heterostracea, Astraspida, Myllokunmingiida, etc., qui en étaient dépourvus [Janvier, 1996, 2007]. Cette histoire évolutive riche se traduit par une distribution actuelle mondiale, dans la plupart des milieux aquatiques et certaines formes, dites diadromes, peuvent passer d'environnements d'eau douce à marins (ou inversement) au cours de leur vie. Tous respirent grâce à des branchies l'oxygène dissous dans l'eau et de nombreux taxons sont en plus capables de respiration aérienne [Graham, 1997], sous forme de respiration cutanée (comme chez le périophthalmes) ou par l'utilisation de branchies spécialisées, d'une vessie natatoire modifiée (lépisostés, arapaimas, etc.) ou de véritables poumons (polyptères) qui peuvent être alvéolés (dipneustes).

Au Maroc, cette diversité, particulièrement bien représentée dans le registre fossile, s'exprime depuis le Dévonien. Cet article propose une revue des principales faunes marocaines de poissons fossiles, sans toutefois aborder les chondrichthyens et les formes paléozoïques (qui font l'objet de chapitres distincts dans cet ouvrage, voir Bardet *et al.* ; Derycke *et al.* ; Gheerbrant *et al.*, ce volume). Les localités (fig. 1) sont décrites dans un premier temps et les taxons associés sont ensuite détaillés selon un ordre systématique (fig. 2, Annexe 1).

Abréviations institutionnelles

BHN : Musée d'Histoire naturelle de Lille (France) ; **BMNH** : Natural History Museum, Londres (Angleterre) ; **MDE** : Musée des Dinosaures, Espéraza (France) ; **MHNM** : Muséum d'Histoire Naturelle de Marrakech (Maroc) ; **MNHN** : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (France) ; **Poi-SGM** : Collections de Paléontologie du Service Géologique du Maroc (Ministère de l'Énergie, des Mines, de l'Eau et de l'Environnement, Rabat, Maroc) ; **UERJ** : Universidade do Estado do Rio de Janeiro (Brésil).

Principales localités marocaines à poissons fossiles

Trias

Le principal ensemble fossilifère du Trias marocain est le Couloir d'Argana (figs. 1, 3), situé à une centaine de kilomètres au nord-est de la ville d'Agadir. La plupart des fossiles



► **Figure 1.** Carte du Maroc avec les principaux sites fossilifères mésozoïques et cénozoïques. L'ensemble rouge correspond au Bassin d'Argana. L'ensemble bleu correspond au Plateau des Phosphates (Oulad Abdoun, Ganntour, Meskala, Sous, Oued Ed-Dahab). L'ensemble orange correspond aux Kem Kem beds. Pour plus de détails sur l'étendue de ces zones, se reporter respectivement à Khaldoune *et al.*, Bardet *et al.*, Cavin *et al.*, ce volume.

Figure 1. Map of Morocco with the main Mesozoic and Cenozoic fossiliferous localities. The red area corresponds to the Argana Basin. The blue area corresponds to the Plateau des Phosphates (Oulad Abdoun, Ganntour, Meskala, Sous, Oued Ed-Dahab). The orange area corresponds to the Kem Kem beds. For further details about these areas, see respectively Khaldoune *et al.*, Bardet *et al.*, Cavin *et al.*, this volume.

de vertébrés connus proviennent de campagnes menées par le paléontologue Jean-Michel Dutuit entre 1961 et 1975. Depuis quelques années, de nombreux travaux réalisés par des équipes franco-marocaines continuent d'enrichir les collections [Khaldoune *et al.*, ce volume]. L'ichthyofaune collectée a fait l'objet de descriptions par Martin [1979a, 1979b, 1980a, 1980b, 1981, 1982] et se compose de nombreux restes isolés de dipneustes et de quelques actinoptérygiens en connexion (notamment des Redfieldiiformes et des Perleidiformes). Un fragment attribué à un Coelacanthidae indéterminé a également été décrit.

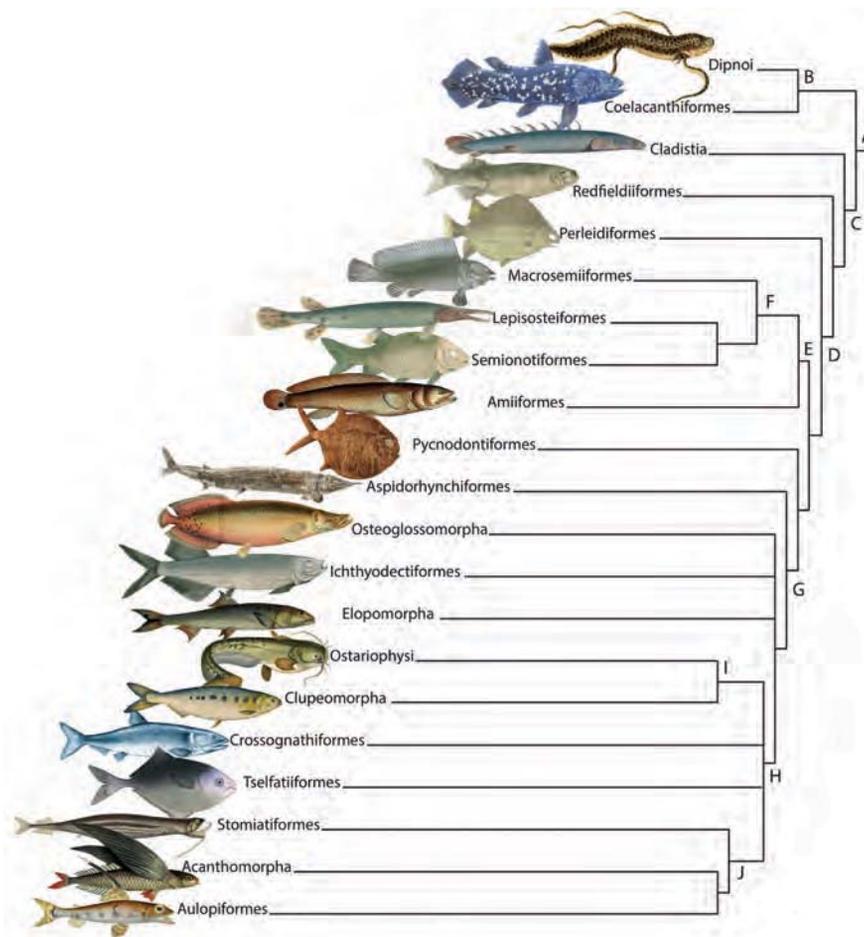
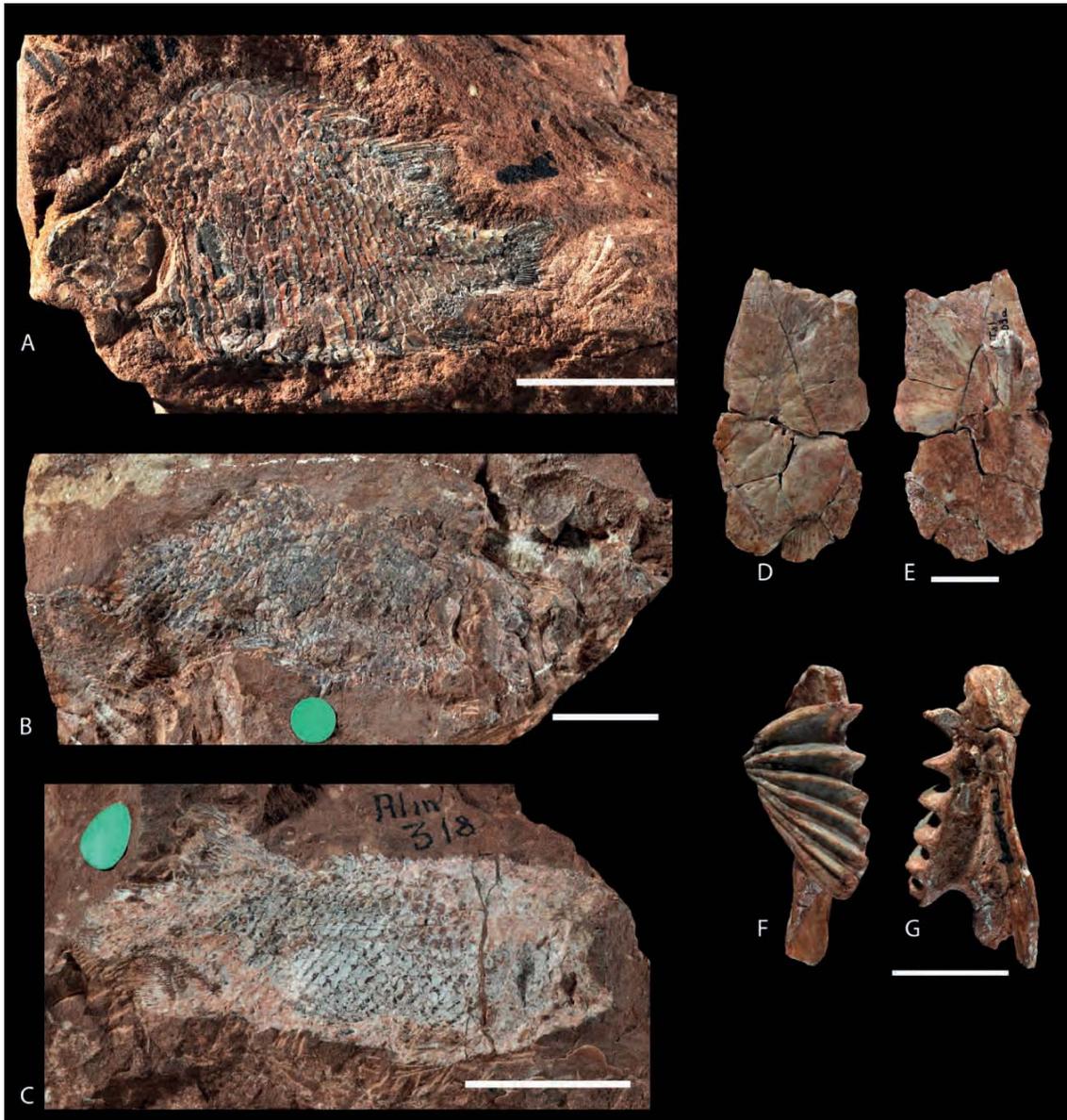


Figure 2. Relations phylogénétiques entre les clades de poissons fossiles marocains. Clades nommés aux nœuds : Osteichthyes (A), Sarcopterygii (B), Actinopterygii (C), Neopterygii (D), Holostei (E), Ginglymodi (F), Teleostei (G), Clupeocephala (H), Otocephala (I), Euteleostei (J). Relations phylogénétiques d'après Patterson [1977], Arratia [1999], Cavin [2001a], Taverne et Gayet [2005], Grande [2010] et Xu et Wu [2012]. Illustrations modifiées d'après Schneider [1801], Agassiz [1833-1844], Valenciennes [1836-1849], Lyell [1847], Schomburgk [1852], Heckel [1856], Sowerby [1857], Gervais et Boulart [1877], Hutchinson [1973], Bartram [1977], Duheim [in Séret, 1997], Cavin [2001a] et Taverne et Gayet [2005]. Les illustrations ne sont pas à l'échelle.

Figure 2. Phylogenetic relationships between Moroccan fossil fish clades. Named clades at nodes: Osteichthyes (A), Sarcopterygii (B), Actinopterygii (C), Neopterygii (D), Holostei (E), Ginglymodi (F), Teleostei (G), Clupeocephala (H), Otocephala (I), Euteleostei (J). Phylogenetic relationships from Patterson [1977], Arratia [1999], Cavin [2001a], Taverne and Gayet [2005], Grande [2010] and Xu and Wu [2012]. Illustrations modified from Schneider [1801], Agassiz [1833-1844], Valenciennes [1836-1849], Lyell [1847], Schomburgk [1852], Heckel [1856], Sowerby [1857], Gervais and Boulart [1877], Hutchinson [1973], Bartram [1977], Duheim [in Séret, 1997], Cavin [2001a] and Taverne and Gayet [2005]. Illustrations are not at scale.



► **Figure 3.** Ichthyofaune du Bassin d'Argana, Carnien. **A.** « *Dipteronotus* » *gibbosus*, holotype, MNHN. F. ALM 301a. **B.** *Mauritanichthys rugosus*, MNHN. F ALM 313. **C.** aff. *Procheirichthys*. MNHN. F ALM 318. **D-G.** « *Arganodus* » *atlantis*. **D-E.** Frontal latéral droit, MNHN. F. TAL 303a. **D.** Vue dorsale. **E.** Vue ventrale. **F-G.** Préarticulaire droit. **F.** Vue dorsale. **G.** Vue ventrale. Echelle : 2 cm.

Figure 3. Ichthyofauna of the Argana Basin, Carnian. **A.** “*Dipteronotus*” *gibbosus*, MNHN. F. ALM 301a, holotype. **B.** *Mauritanichthys rugosus*, MNHN. F ALM 313. **C.** aff. *Procheirichthys*. MNHN. F ALM 318. **D-G.** “*Arganodus*” *atlantis*. **D-E.** Right lateral frontal, MNHN. F. TAL 303a. **D.** Dorsal view. **E.** Ventral view. **F-G.** Right prearticular. **F.** Dorsal view. **G.** Ventral view. Scale: 2 cm.

Suivant la nomenclature adoptée sur le site [voir Khaldoune *et al.*, ce volume], les fossiles ont été retrouvés dans les gisements X et XI, situés dans le membre T5 de la Formation Timezgadiouine. Ce membre est daté par Jalil [1999] du Trias supérieur, probablement du Carnien.

Jurassique

Les restes de poissons jurassiques sont peu communs malgré le grand nombre d'affleurements fossilifères décrits. La faune de ces derniers est souvent constituée d'ammonites et de bivalves et seules quelques dents ou écailles de poissons sont épisodiquement signalées, sans détermination plus poussée (par exemple Lapparent, 1955 ; Colo, 1961 ; Igmoullan *et al.*, 2001 ; Mojon *et al.*, 2009 ; fig. 4A, B).

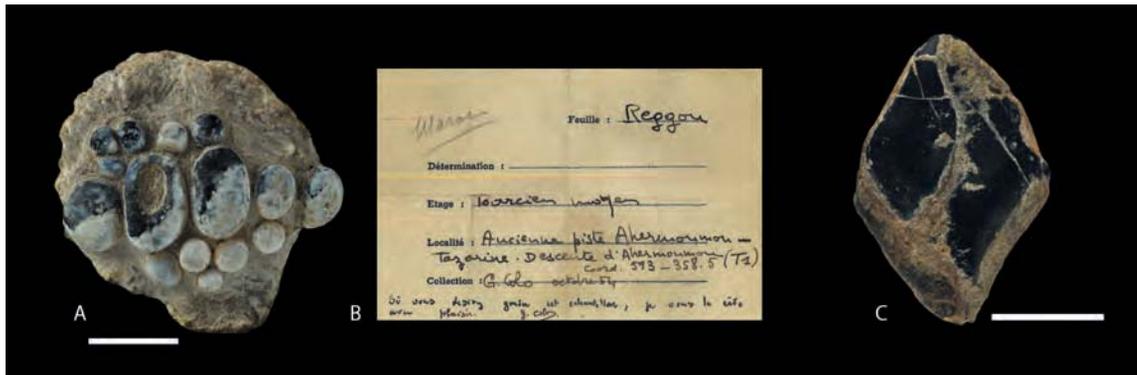
Le site continental deltaïque d'El-Mers (fig. 1), daté du Bathonien moyen-supérieur (voir Soufiani et Fedan, 2002 pour une stratigraphie détaillée du site) est surtout connu pour ses fossiles de théropodes, de sauropodes et de crocodiliens décrits par Termier *et al.* [1940] et Lapparent [1955]. Quelques restes épars d'actinoptérygiens, dont de nombreuses écailles ganoïdes, sont signalés (fig. 4C). Beltan [1957] y a décrit le neurocrâne d'un ginglymode et un fragment de mâchoire de ce même groupe est cité par Lapparent [1955].

Crétacé

La plupart des poissons fossiles marocains connus datent du Crétacé. Les gisements, en grande partie encore fouillés, continuent de livrer de nombreuses formes inédites.

L'assemblage fossile d'Anoual (fig. 1) est connu suite à des tamisages effectués à proximité de la ville de Talsint. Le site appartient à l'unité des « Couches Rouges » et est daté du Tithonien supérieur-Berriasien inférieur sur la base de nannofossiles calcaires [Sigogneau-Russell *et al.*, 1990] et de charophytes [Mojon *et al.*, 2009]. Le milieu de dépôt correspond à une plaine deltaïque et fluviatile [Haddoumi *et al.*, 2008]. Aux nombreux restes de mammifères sont associés des éléments de poissons, notamment des dents d'hybodontes, des plaques dentaires de dipneustes, de possibles fragments de coelacanthes, des dents de pycnodontes, des écailles ganoïdes et des dents broyeuses de ginglymodes et des squamules attribuées à des écailles d'ostéoglossomorphes. La présence de Cypriniformes a été évoquée sans cependant être confirmée [Sigogneau-Russell *et al.*, 1990].

Dans le Plateau des Hamadas [Lavocat, 1954 ; Zouhri *et al.*, 2008], situé au sud-est du Maroc dans une région frontalière avec l'Algérie (fig. 1), la Formation gréseuse Ifezouane et la Formation marneuse Aoufous forment une unité appelée Continental Intercalaire ou Kem Kem beds [Kilian, 1931 ; Sereno *et al.*, 1996, voir Cavin *et al.*, 2010 et Cavin *et al.*, ce volume pour un détail sur l'historique, la stratigraphie et la faune de ces formations]. Ce vaste dépôt



► **Figure 4.** Ichthyofaune jurassique d'Ahermoumou et El-Mers. **A.** Pavé dentaire de pycnodonte, MNHN. F. PSA 67, Ahermoumou, Toarcien. **B.** Note de Gabriel Colo, très probablement adressée à Camille Arambourg, au sujet du pavé dentaire d'Ahermoumou. **C.** Ecaille ganoïde, MNHN. F. PSA 214, El-Mers, Bathonien. Echelle (A, C) : 1cm.

Figure 4. Jurassic ichthyofauna of Ahermoumou and El-Mers. **A.** Pycnodont's dentition, MNHN. F. PSA 67, Ahermoumou, Toarcian. **B.** Note from Gabriel Colo, probably addressed to Camille Arambourg, about the dentition of Ahermoumou. **C.** Ganoid scale, MNHN. F. PSA 214, El-Mers, Bathonian. Scale (A, C): 1 cm.

continental est reconstitué comme un milieu deltaïque et saumâtre, et de nombreux restes de grands reptiles ont notamment été mis au jour. La faune de poissons (fig. 5, 6) forme une part importante de l'assemblage de vertébrés et se compose de plusieurs espèces de dipneustes et de coelacanthes, ainsi que de nombreux actinoptérygiens dont quatre espèces de ginglymodes, une d'halécomorphe et des restes de polyptères. Les téléostéens, moins diversifiés, sont connus notamment par un ostéoglossomorphe, un ichthyodectiforme et un tselfatiiforme. Les fossiles sont le plus souvent désarticulés bien que des spécimens en connection anatomique ne sont localement pas rares. Faute de biomarqueurs stratigraphiques précis, l'âge des Kem Kem beds reste encore incertain mais la faune de vertébrés indiquerait un âge Cénomaniens inférieur [Serenio *et al.*, 1996 ; Cavin *et al.*, 2010 ; Le Loeuff *et al.*, 2012].

Au sein de l'Unité supérieure des Kem Kem beds, une petite lentille argileuse datée du Cénomaniens inférieur, sur un gisement appelée OT1 pour Jbel Oumt Tkout, livre une faune particulière constituée de plantes, de mollusques, d'insectes, de crustacés, d'élasmobranches et d'actinoptérygiens [Dutheil, 1999a ; Garassino *et al.*, 2006]. Elle correspond à un dépôt dulçaquicole très calme où la fossilisation a probablement été très rapide, comme en témoignent les nombreux restes de tissus mous préservés, dont des fibres musculaires [Dutheil, 1999a] ou des organes. Cette très bonne conservation a récemment permis à ce matériel de servir de modèle à une analyse chimique exploratoire par imagerie de fluorescence X, pour caractériser les éléments traces incorporés par les différents tissus et le sédiment lors de la fossilisation

[Gueriau *et al.*, 2014]. Le site comprend entre autres plusieurs espèces de polyptères, retrouvées articulées, ainsi que quelques formes inédites d'actinoptérygiens, comme *Diplospondichthys* et *Spinocaudichthys* (fig. 7).

Au sommet de la colline de Gara Sbâa, le site d'Agoult (fig. 1) forme un niveau à calcaire finement lité daté du Cénomanién supérieur ou du Turonien inférieur. Initialement décrit en 1999 par Cavin et Dutheil et Cavin [1999a] sous le nom de Daoura, la localité a depuis fait l'objet de nombreux travaux [Murray *et al.*, 2007, 2013a ; Murray et Wilson, 2009, 2010, 2011, 2013, 2014 ; Garassino *et al.*, 2008 ; Guinot *et al.*, 2008 ; Wilson *et al.*, 2009 ; Bannikov *et al.*, 2010 ; Cavin *et al.*, 2001, 2010 ; Martill *et al.*, 2011 ; Engel *et al.*, 2012 ; Wilson et Murray, 2013 ; Krassilov et Bacchia, 2013 ; voir aussi Cavin *et al.*, ce volume]. Un Clupavidae, un Macrosemiidae, trois clupéomorphes et trois acanthomorphes nouveaux y ont été décrits [Cavin, 1999a ; Murray et Wilson, 2009, 2011, 2013, 2014] mais l'assemblage comprend jusqu'à vingt-cinq taxons différents d'actinoptérygiens, en cours d'étude.

Des gisements situés aux alentours de la ville de Goulmima (fig. 1) contiennent des nodules calcaires. Ils se sont formés lors de la transgression cénomano-turonienne et se rencontrent maintenant dans les niveaux marno-calcaire d'une dalle carbonatée surplombant les niveaux des Kem Kem beds [Cavin, 1995 ; Cavin *et al.*, 2001, 2010, ce volume]. Ces nodules contiennent parfois des restes subcomplets de poissons et une préparation adéquate permet d'obtenir des spécimens préservés en trois dimensions. Les espèces trouvées sont attribuées aux Aulopiformes, aux Ichthyodectiformes, aux Crossognathiformes, aux Elopomorpha ainsi qu'à l'énigmatique genre *Araripichthys* (fig. 8).

Au nord du pays, à quelques kilomètres du site archéologique de Volubilis et de la ville de Moulay Idriss Zerhoun, s'étend une vaste nappe de charriage sur les flancs nord et est de la ride du Jbel Tselfat (fig. 1). Ces niveaux charriés renferment des lambeaux de schistes bitumineux déposés lors d'un évènement global de sédimentation massive à la limite Cénomanién-Turonien [défini par Schlanger et Jenkyns, 1976] dans un environnement marin profond. Ils affleurent ponctuellement en deux sites appelés Aïn el Kerma et Sigda (qui ne diffèrent principalement que par le faciès des schistes) et ont été prospectés dès 1934 par le paléontologue français Camille Arambourg [voir Arambourg, 1954]. La faune collectée (figs. 9-13) comprend une vingtaine d'espèces appartenant aux principaux clades de téléostéens (élopiformes, clupéomorphes, ostariophyses, acanthomorphes, aulopiformes, stomiatiformes, etc.) mais un pycnodonte et un aspidorhynchiforme sont également présents [Arambourg, 1943, 1954 ; Khalloufi *et al.*, 2010].

Plus à l'ouest, le Plateau des Phosphates [Zouhri *et al.*, 2008], objet d'une intense exploitation industrielle, est très riche en restes de vertébrés (fig. 1). La série s'étend du Maastrichtien au Lutétien et se retrouve dans cinq bassins distincts : Oulad Abdoun, Ganntour, Meskala, Sous



► **Figure 5.** Ichthyofaune des Kem Kem beds, Cénomaniens (1). **A.** *Atractosteus falipoui*, UERJ-PMB.67. Echelle : 5 cm. **B.** *Calamopleurus africanus*, holotype, BMNH 64809. Neurocrâne, vue dorsale. **C.** *Lepidotes pankowskii*, holotype, BMNH P.66856. Crâne. Echelle (A) : 5 cm, (B-C) : 2 cm.

Figure 5. Ichthyofauna of Kem Kem beds, Cenomanian (1). **A.** *Atractosteus falipoui*, UERJ-PMB.67. **B.** *Calamopleurus africanus*, holotype, BMNH 64809. Neurocranium, dorsal view. **C.** *Lepidotes pankowskii*, holotype, BMNH P.66856. Skull. Scale (A): 5 cm, (B-C): 2 cm.

et Oued Ed-Dahab (Laâyoune). Ces niveaux appartiennent à un vaste ensemble phosphaté présent en Afrique du Nord et qui s'étend plus largement du Proche-Orient au Brésil [Bardet *et al.*, ce volume]. L'assemblage d'actinoptérygiens a été décrit par Arambourg en 1935 et 1952 sur la base de dents et d'autres fragments osseux isolés (figs. 14, 15) mais il contient également des spécimens en connexion anatomique, plus récemment collectés. Ce nouveau matériel étant en cours d'étude [voir Bardet *et al.*, ce volume], la plupart des déterminations suivantes sont reprises des travaux d'Arambourg [1935, 1952] et d'Herman [1972].

Cénozoïque

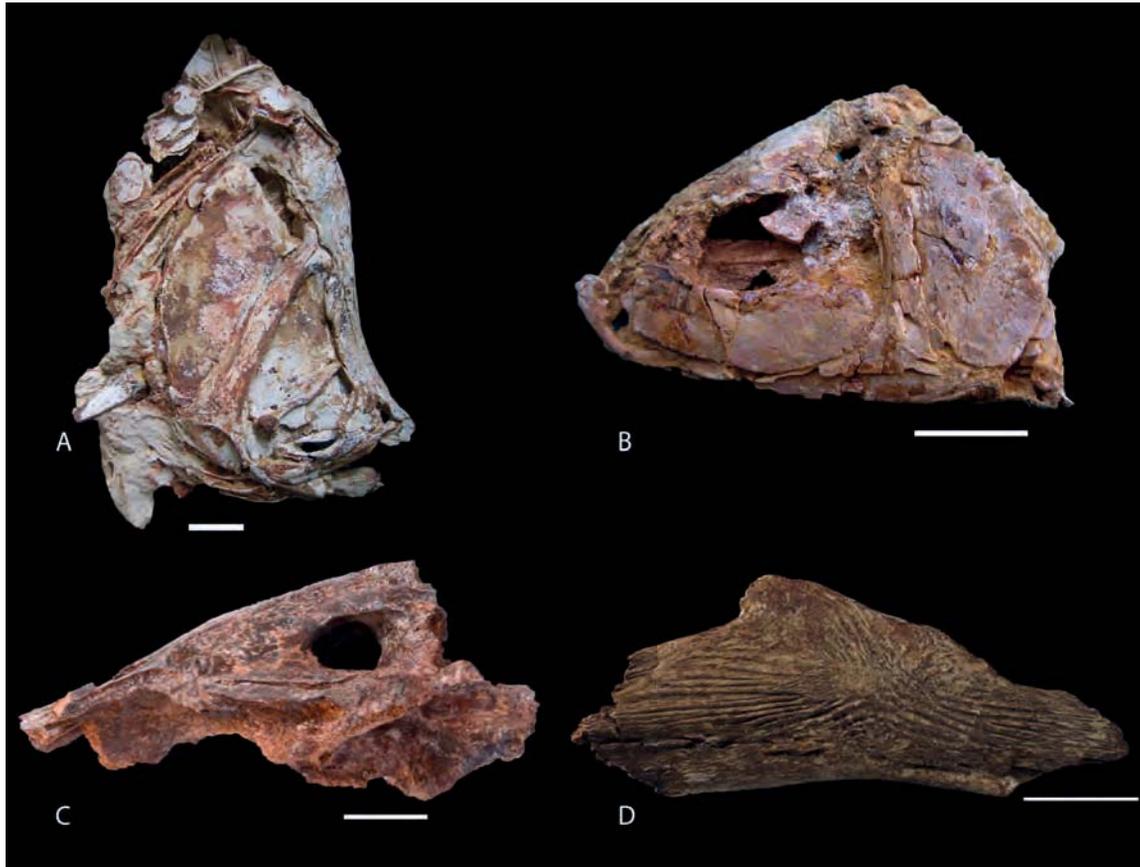
A l'exception des Bassins phosphatés, dont la série supérieure s'étend jusqu'au Lutétien, les localités cénozoïques marocaines sont rares et relativement pauvres en fossiles d'actinoptérygiens, de cœlacanthes ou de dipneustes. Aux alentours d'Ad-Dakhla (fig. 1), au sud-ouest du pays, une série de gisements a récemment été décrite [Adnet *et al.*, 2010]. Les sites correspondent en partie à Rio de Oro, ancienne dénomination de cette région où quelques restes fossiles avaient ponctuellement été signalés [par exemple Joleaud, 1907 ; Ortlieb, 1975]. Deux couches fossilifères gréseuses sont recensées par Adnet *et al.* [2010] et ont permis la collecte, après lavage, d'éléments isolés de vertébrés. L'assemblage est principalement constitué de dents de requins mais quelques restes d'actinoptérygiens et de mammifères sont trouvés. La faune, quasi-similaire dans les deux niveaux, semble datée du Bartonien-Priabonien (Eocène moyen-supérieur) et correspond à un milieu marin, peut-être peu éloigné des côtes.

Taxons

Actinistia

Actuellement représentés par deux espèces de cœlacanthes du genre *Latimeria* (l'une localisées dans le sud-ouest de l'Océan Indien, l'autre en Indonésie), les actinistiens ont connu une histoire évolutive riche et ancienne illustrée par une quarantaine de genres datés du Dévonien au Crétacé [Forey, 1998 ; Johanson *et al.*, 2006 ; Zhu *et al.*, 2012]. Ils restent pour le moment totalement absents du registre fossile au Cénozoïque. Les fossiles sont généralement retrouvés dans des environnements marins ouverts, littoraux ou dulçaquicoles et de nombreuses formes possédaient un poumon fonctionnel, qui pouvait être calcifié [Williamson, 1849 ; Brito *et al.*, 2010] ; il n'en subsiste chez *Latimeria* qu'un vestige utilisé comme réserve de graisse [Millot et Anthony, 1958, 1965].

Dans les niveaux triasiques du Bassin d'Argana, Martin [1979a, 1981] a attribué un fragment de mandibule à un Coelacanthidae indéterminé et quelques restes d'actinistiens sont retrouvés à Anoual [Sigogneau-Russell *et al.*, 1990], mais les formes marocaines proviennent principalement des Kem Kem beds. Tabaste [1963] y a décrit sous le nom de *Mawsonia lavocati* un fragment de mandibule ornementé appartenant à un individu qui atteignait probablement deux mètres de longueur (fig. 6D). De nombreux restes crâniens provenant de la même région ont par la suite été décrits par Wenz [1980, 1981], Cavin et Forey [2004] et Yabumoto et Uyeno [2005]. Ce genre est ailleurs connu au Crétacé inférieur et au Cénomani en Afrique (Égypte, Niger, République démocratique du Congo, voir Forey [1998] ; Libye, Le Loeuff *et al.*, [2010]) et au Brésil (Formations de Bahia et Santana). Un second Mawsoniidae, non nommé et provenant également des Kem Kem beds, a été décrit par Cavin et Forey en 2004 à



► **Figure 6.** Ichthyofaune des Kem Kem beds, Cénomanien (2). **A.** *Concavotectum moroccensis*, holotype, MDE F37. Crâne. **B.** *Erfoudichthys rosae*, holotype, MDE F43. Crâne. **C.** *Palaeonotopterus greenwoodi*, holotype, BMNH P64799. Crâne incomplet. **D.** *Mawsonia lavocati*, holotype, MNHN. F. MRS 78. Angulaire. Echelle (A) : 5 cm, (B-C) : 2 cm, (D) : 1 cm.

Figure 6. Ichthyofauna of Kem Kem beds, Cenomanian (2). **A.** *Concavotectum moroccensis*, holotype. MDE F37. Skull. **B.** *Erfoudichthys rosae*, holotype, MDE F43. Skull. **C.** *Palaeonotopterus greenwoodi*, holotype, BMNH P64799. Incomplete skull. **D.** *Mawsonia lavocati*, holotype, MNHN. F. MRS 78. Angular. Scale (A): 5 cm, (B-C): 2 cm, (D): 1 cm.

partir d'un neurocrâne incomplet. Il présente quelques affinités avec le coelacanthe brésilien *Axelrodichthys araripensis*.

Dipnoi

Les dipneustes sont aujourd'hui représentés par trois genres et six espèces dulçaquicoles, retrouvées en Amérique du Sud, en Afrique et en Australie. Du Dévonien au Trias, leur

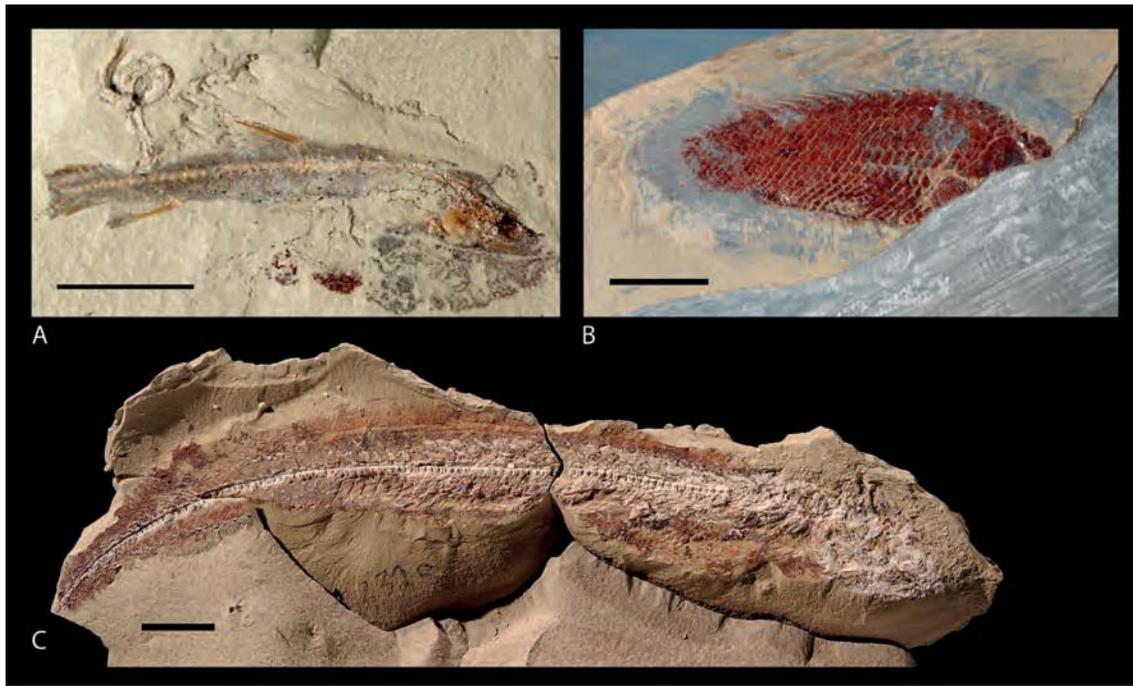
répartition était beaucoup plus importante. Initialement marins, les dipneustes sont devenus essentiellement dulçaquicoles à partir du Permien [Cavin *et al.*, 2007]. Leur nom français de dipneustes indique leur capacité à adopter une « double respiration » et leur nom anglais de *lungfish* souligne la possibilité qu'ils ont, grâce à de véritables poumons alvéolés, de respirer l'air. Les lépidosiréniformes, regroupant le lépidosirène sud-américain et les protoptères africains, peuvent ainsi survivre hors de l'eau, en période de sécheresse, en s'enveloppant dans un cocon de mucus dans un terrier creusé dans la boue [Fishman *et al.*, 1986]. Comme les cœlacanthes, ils appartiennent au clade des Sarcopterygii et possèdent à ce titre une nageoire dite monobasale, qui n'est reliée aux ceintures que par un seul os : l'humérus pour la nageoire pectorale et le fémur pour la nageoire pelvienne.

Les restes de dipneustes sont très fréquents dans le Couloir d'Argana (fig. 3D-G). Martin [1979a, b, 1981] y avait initialement décrit deux espèces nouvelles : *Arganodus atlantis* et *Ceratodus arganensis*, principalement à partir d'os crâniens. Les différences minimales entre ces deux formes (crêtes dentaires courbées chez *C. arganensis*, plus grandes et rectilignes chez *A. atlantis*) ont conduit Kemp [1998] à considérer *C. arganensis* comme un synonyme d'*A. atlantis* et à l'inclure dans le genre *Asiatoceratodus*. Cette position n'est pas totalement partagée par Cavin *et al.* [2007], qui considère le genre *Arganodus* comme valide. Schultze [2004] utilise également le genre *Arganodus* dans une analyse phylogénétique, où il apparaît peu apparenté à *Asiatoceratodus* tandis qu'Agnolin [2010] reste fidèle à la taxonomie de Kemp.

Les plaques dentaires de dipneustes sont également fréquentes dans les Kem Kem beds. Au moins deux formes distinctes sont retrouvées : *Ceratodus humei* (espèce créée par Priem en 1914 à partir de dents du Campanien d'Égypte) et *Neoceratodus africanus* [Tabaste, 1963 ; Martin, 1984a, b ; Cavin *et al.*, 2010, voir également Cavin *et al.*, ce volume]. Certains caractères, comme le nombre de crêtes dentaires (d'après Tabaste [1963] *N. africanus* possède cinq à sept crêtes par dent, *C. humei* seulement quatre), permettent de les identifier. Toutefois, ces différences morphologiques restent limitées et un grand nombre de dents présentent une morphologie ambiguë qui empêche de les rattacher formellement à l'un des deux taxons [voir Churcher et Iuliis, 2001].

Des formes proches d'*Arganodus atlantis* et *Neoceratodus africanus* sont retrouvées en Uruguay, dans les dépôts de la Formation Tacuarembó, datés du Kimméridgien ou du Crétacé inférieur [Soto et Perea, 2010]. Des formes apparentées à *N. africanus* sont également décrites dans diverses localités crétacées d'Afrique du Nord et du Brésil (voir Soto et Perea, 2010, pour une discussion).

Quelques restes de dipneustes sont signalés à Anoual [Sigogneau-Russell *et al.*, 1990], apparentés à la famille des Ptychoceratodontidae mais sans détermination plus poussée pour le moment.



- **Figure 7.** Ichthyofaune du Jbel Oum Tkout (OT1), Cénomaniens. **A.** *Spinocaudichthys oumtkoutensis*, holotype, Poi-SGM 20a. **B.** *Serenoichthys kemkemensis*, holotype, POI-SGM 1a. **C.** *Diplospondichthys moreau*, holotype, Poi-SGM 60a. Echelle : 1 cm. Photo B par Dutheil/Paleopixel®
- **Figure 7.** Ichthyofauna of Jbel Oum Tkout (OT1), Cenomanian. **A.** *Spinocaudichthys oumtkoutensis*, holotype, Poi-SGM 20a. **B.** *Serenoichthys kemkemensis*, holotype, POI-SGM 1a. **C.** *Diplospondichthys moreau*, holotype, Poi-SGM 60a. Scale: 1 cm. Photo B by Dutheil/Paleopixel®

Cladistia

Composés de deux genres, les polyptères (*Polypterus*, une dizaine d'espèces) et le poisson roseau (*Erpetoichthys*, une espèce), les Cladistia ne se rencontrent actuellement qu'en Afrique. Leurs principales caractéristiques sont la présence d'une nageoire dorsale divisée en plusieurs éléments indépendants appelés pinnules, de nageoires pectorales possédant un lobe charnu et la présence de deux poumons utilisés pour respirer l'air dans les eaux peu oxygénées. Ces attributs particuliers ont longtemps été la cause d'un débat sur leur position phylogénétique mais ils sont aujourd'hui inclus au sein des actinoptérygiens, dont ils constituent le groupe le plus basal [Stensiö, 1921 ; Daget, 1950 ; Jarvik, 1980 ; Venkatesh *et al.*, 2001, voir Dutheil, 2000 pour un historique]. La divergence entre Cladistia et les autres lignées d'actinoptérygiens (les Actinopteri) est ancienne, datant du Dévonien ou avant, mais les premiers fossiles, surtout des écailles et des fragments de rayons épineux de pinnules décrits en Afrique et en

Amérique du Sud, ne sont connus qu'à partir du Crétacé supérieur [Stromer, 1936 ; Schaal, 1984 ; Gayet et Meunier, 1991, 1992 ; Dutra et Malabarba, 2001 ; Smith *et al.*, 2006 ; Otero *et al.*, 2006 ; Grandstaff *et al.*, 2012, *etc.*, voir Gayet *et al.*, 2002 pour une liste partielle des taxons fossiles]. Les seules formes fossiles articulées connues proviennent du Miocène du Tchad (une espèce décrite par Otero *et al.* [2006]) et du Crétacé du Maroc, où au moins trois espèces distinctes sont identifiées.

Les formes articulées marocaines proviennent toutes du Cénomanién inférieur des argilites du Jbel Oum Tkout et seule l'espèce *Serenoichthys kemkemensis* [fig. 7B] a pour le moment été décrite par Dutheil [1998, 1999b]. Elle est initialement connue par deux spécimens incomplets (la tête est manquante) et possède un corps plus trapu que les formes actuelles, long de quelques centimètres seulement, et couvert de larges écailles ganoïdes. Quelques autres spécimens ont par la suite été attribués à cette même espèce [Dutheil, 2001]. Les restes articulés de deux autres espèces ont été signalées plus récemment [Dutheil, 2009].

Quelques épines dorsales isolées trouvées dans les Kem Kem beds sont citées et attribuées par Dutheil [1999a] aux genres *Bartschichthys*, connu par ailleurs au Santonien-Coniacien du Niger et à l'Albien-Cénomanién du Brésil, et *Sudania*, connu au Cénomanién du Soudan [Dutheil, 1999a ; Candeiro *et al.*, 2011].

Redfieldiiformes

Ce clade éteint contient une quinzaine d'espèces découvertes principalement dans des gisements continentaux du Trias et du Jurassique inférieur, en Australie, en Afrique et en Amérique du Nord [Schaeffer, 1984]. Ses représentants possèdent un corps allongé couvert d'écailles ganoïdes et des os crâniens massifs et ornementés. Les nageoires sont bordées d'écailles modifiées appelées fulcres et la nageoire caudale est légèrement dissymétrique [Hutchinson, 1973 ; Schaeffer, 1984]. Ils sont connus au Maroc dans le Couloir d'Argana, où Martin [1979a, 1980a, 1982] a décrit le genre et l'espèce *Mauritanichthys rugosus* (fig. 3B). Cette forme de petite taille possède des os dermiques ornementés, une orbite située très antérieurement et une mâchoire bien développée. Le neurocrâne ne présente qu'une paire de pariétaux trapézoïdaux, contrairement à d'autres genres de Redfieldiiformes qui possèdent, de manière dérivée, deux paires de pariétaux [voir Schaeffer, 1984]. Ce genre est considéré par Martin [1979a, 1980a] et Schaeffer [1984] comme très proche de *Lasalichthys* et *Synorichthys*, tous deux retrouvés au Trias supérieur des Etats-Unis. *Mauritanichthys* partage notamment avec *Lasalichthys* une réduction de l'os post-rostral permettant un contact entre les nasaux.

Quelques fragments plus incomplets, provenant également du Couloir d'Argana, sont attribués avec doutes aux genres *Ischnolepis* et *Atopocephala* par Martin [1979a].



► **Figure 8.** Ichthyofaune de Goulmima, Turonien. **A.** *Ghrisichthys bardacki*, MHNM GLM 003. **B.** *Crossognathiforme indéterminé*, MHNM GLM 001. **C.** *Araripichthys corythophorus*, holotype, BHN 2 P 35. Echelle (A, B) : 5 cm, (C) : 2 cm.

Figure 8. Ichthyofauna of Goulmima, Turonian. **A.** *Ghrisichthys bardacki*, MHNM GLM 003. **B.** Indeterminate crossognathiform, MHNM GLM 001. **C.** *Araripichthys corythophorus*, holotype, BHN 2 P 35. Scale (A, B): 5 cm, (C): 2 cm.

Perleidiformes

Comme l'ensemble des taxons suivants, les Perleidiformes appartiennent au clade des Neopterygii, dont ils constituent des représentants basaux [Xu et Wu, 2012]. Ils sont représentés dans le Couloir d'Argana par l'espèce « *Dipteronotus* » *gibbosus* (fig. 3A), décrite par Martin [1979a, 1980b, 1982]. L'holotype est subcomplet et possède un corps élevé, surtout dans sa partie antérieure, ainsi que deux « nageoires dorsales ». La première est en réalité formée d'une série de dix écailles faitières modifiées, très allongées. La seconde nageoire est composée de fulcres et de rayons, et se situe très postérieurement, à proximité d'une nageoire caudale en apparence homocerque (le lobe supérieur, généralement plus allongé que le lobe inférieur chez les actinoptérygiens basaux, est réduit chez *D. gibbosus*). L'appartenance de cette espèce au genre *Dipteronotus* a cependant été mise en doute par Tintori [1990] qui l'apparente davantage à *Pseudobeaconia*, la courbure du profil dorsal apparaissant beaucoup moins prononcée chez la forme marocaine que chez les représentants du genre *Dipteronotus*. Martin [1979a, 1980b] a également attribué quelques restes plus incomplets, présentant notamment une nageoire pelvienne allongée et une nageoire pectorale peu développée, toutes deux munies de fulcres frangeants, au genre *Procheirichthys* [fig. 3C]. Un spécimen au crâne plus allongé est quant à lui

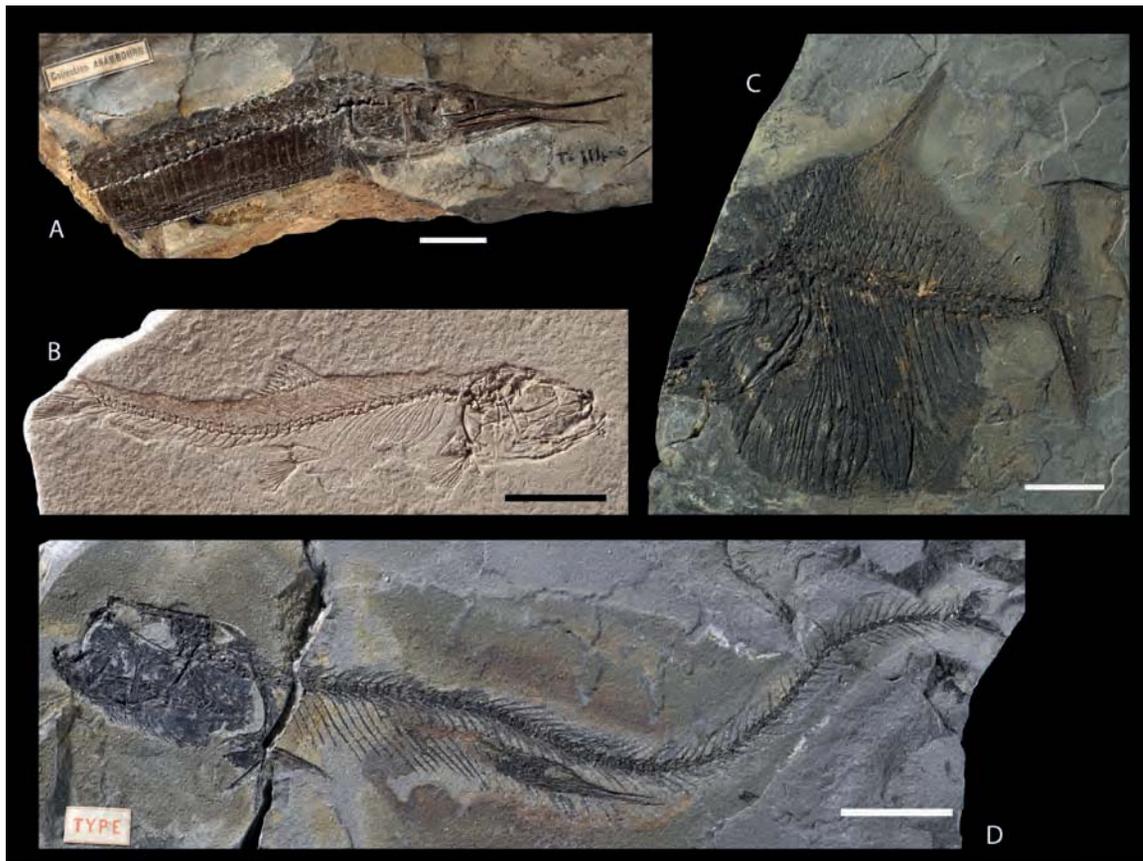


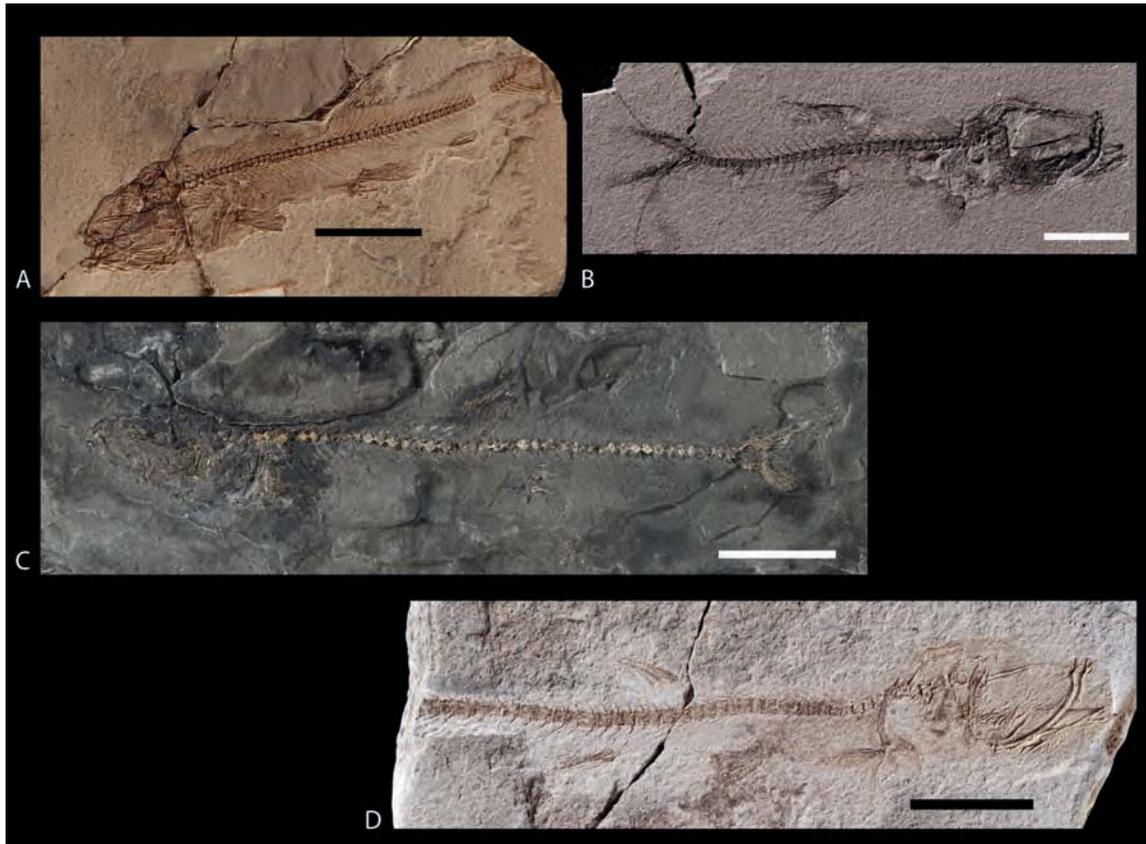
Figure 9. Ichthyofaune du Jbel Tselfat, limite Cénomanién-Turonien (1). **A.** *Belonostomus* aff. *crassirostris*, MNHN.F.DTS 114G. **B.** *Clupavus maroccanus*, holotype, MNHN. F. DTS 243G. **C.** *Nursallia gutturosum*, holotype, MNHN. F. DTS 60D. **D.** *Protostomias maroccanus*, holotype, MNHN. F. DTS 18D. Echelle (A, B) : 1 cm, (C, D) : 2 cm.

Figure 9. Ichthyofauna of Jbel Tselfat, Cenomanian-Turonian boundary (1). **A.** *Belonostomus* aff. *crassirostris*, MNHN.F.DTS 114G. **B.** *Clupavus maroccanus*, holotype, MNHN. F. DTS 243G. **C.** *Nursallia gutturosum*, holotype, MNHN. F. DTS 60D. **D.** *Protostomias maroccanus*, holotype, MNHN. F. DTS 18D. Scale (A, B): 1 cm, (C, D): 2 cm.

rapproché du genre *Perleidus* ; la préservation est cependant jugée insuffisante par Lombardo [1995] pour confirmer l'appartenance à ce genre.

Ginglymodi

Ce taxon comprend trois clades, les Lepisosteiformes, les Macrosemiiformes et les Semionotiformes selon Grande [2010], ou les Lepisosteiformes et les Semionotiformes (qui



► **Figure 10.** Ichthyofaune du Jbel Tselfat, limite Cénomanién-Turonien (2). **A.** *Davichthys lacostei*, holotype, MNHN. F. DTS 219D. **B.** *Idrissia jubae*, holotype, MNHN. F. DTS 135G. **C.** *Kermichthys daguini*, holotype, MNHN. F. DTS 125D. **D.** *Paravinciguerrria praecursor*, MNHN. F. DTS 201G. Echelle (A, C) : 2 cm, (B, D) : 1cm.

Figure 10. Ichthyofauna of Jbel Tselfat, Cenomanian-Turonian boundary (2). **A.** *Davichthys lacostei*, holotype, MNHN. F. DTS 219D. **B.** *Idrissia jubae*, holotype, MNHN. F. DTS 135G. **C.** *Kermichthys daguini*, holotype, MNHN. F. DTS 125D. **D.** *Paravinciguerrria praecursor*, MNHN. F. DTS 201G. Scale (A, C): 2 cm, (B, D): 1cm.

contiennent les Macrosemiidae) selon López-Arbarelo [2012]. Seuls les Lepisosteiformes sont représentés aujourd'hui par deux genres : *Lepisosteus*, quatre espèces, et *Atractosteus*, trois espèces. Les formes actuelles sont regroupées au sein des Lepisosteidae. Elles possèdent un crâne étiré en rostre et leur mâchoire supérieure est flanquée d'une série d'os infraorbitaires dentés fusionnés au maxillaire [Grande, 2010]. Les Lepisosteiformes les plus dérivés sont, avec le blennie *Andamia*, les seuls actinoptérygiens à posséder des vertèbres opisthocœles, c'est-à-dire munies d'un corps vertébral convexe sur la face antérieure et concave sur la face postérieure [Nelson, 2006]. Ils sont également les seuls actinoptérygiens actuels, avec les polyptères, à posséder des écailles ganoïdes.

Au moins trois espèces de Lepisosteiformes fossiles sont originaires des Kem Kem beds. La plus étudiée est une forme originellement décrite par Cavin et Brito en 2001 sous le nom d'*Oniichthys falipoui*, avant d'être incluse dans le genre *Atractosteus* par Grande en 2010 (fig. 5A). Ce taxon est connu par quelques spécimens subcomplets dans un bel état de préservation ; seul le squelette caudal reste pour le moment inconnu. Comme la plupart des Lepisosteiformes, les os crâniens sont ornementés. Comme chez les formes actuelles d'*Atractosteus*, le rostre est massif (à la différence de *Lepisosteus* qui possède un rostre plus étiré et gracile) et les différences avec les autres espèces du même genre concernent notamment le nombre de plaques post-orbitales, plus réduit chez *A. falipoui*.

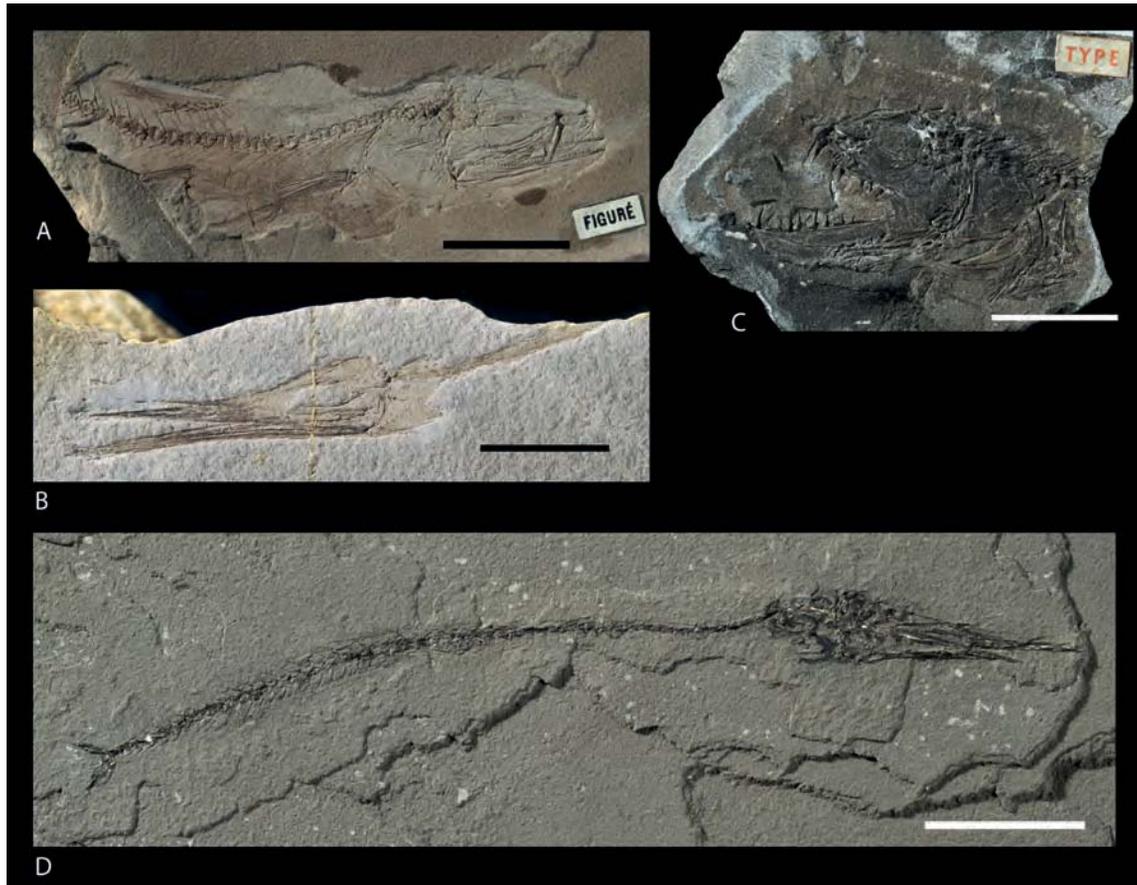
Deux autres espèces ont été décrites par Grande [2010] : *Obaichthys africanus*, aux écailles ornementées de crêtes et de rainures de ganoïne et *Dentilepisosteus? kemkemensis*, dont l'attribution générique reste incertaine, aux écailles également ornementées de crêtes mais avec un bord postérieur formé d'une série de pointes. Ces deux genres, *Obaichthys* et *Dentilepisosteus*, se rencontrent aussi dans l'Albien du Membre Romualdo de la Formation Santana, au Brésil [Grande, 2010].

Un neurocrâne incomplet retrouvé à El-Mers a été rapproché de l'espèce *Lepidotes mantelli* par Beltan en 1957, notamment par ses pariétaux dissymétriques et ses frontaux allongés et ornementés antérieurement. Ce taxon, actuellement placé dans le genre *Scheenstia*, est depuis peu considéré comme un lépisostéiforme [voir López-Arbarello, 2012].

Les Semionotiformes, représentés pas l'unique genre *Semionotus* dans l'analyse de Grande [2010] et constituant le groupe frère des Lepisosteiformes selon Grande [2010] et López-Arbarello [2012], regroupent des formes fossiles trouvées dans des dépôts marins ou continentaux, dans lesquels leurs épaisses écailles ganoïdes se préservent bien. Les formes marocaines sont toutefois rares.

Quelques écailles rhomboïdes attribuées au genre *Lepidotes* et un fragment de mâchoire denté, rappelant également ce genre, sont retrouvés dans les niveaux bathoniens d'El-Mers [Termier *et al.*, 1940 ; Lapparent, 1955]. Ce matériel, ainsi que le crâne attribué à *Scheenstia mantelli* (voir plus haut), doivent toutefois être révisés pour confirmer leur détermination.

Forey *et al.* [2011] ont décrit l'espèce *Lepidotes pankowskii* à partir d'un crâne remarquablement préservé, originaire des Kem Kem beds (fig. 5C) ; sa taille indique un individu de près 1,60 m de long. Ce crâne présente une extension de la série des os suborbitaires en avant du niveau de l'orbite, caractère unique au sein des Ginglymodi. Les os sont peu ornementés et apparaissent totalement dénués de ganoïne. Il faut noter que si les formes jurassiques de *Lepidotes* ont des os crâniens couverts d'une épaisse couche de ganoïne, celle-ci a tendance à régresser chez les formes crétacées, pour se limiter à des ornements localisés. L'absence de ganoïne chez *L. pankowskii* pourrait cependant n'être due qu'aux conditions de fossilisation



► **Figure 11.** Ichthyofaune du Jbel Tselfat, limite Cénomanién-Turonien (3). **A.** *Rhabichthys ferox*. MNHN. F. DTS 161G. **B.** *Ichthyotringa africana*, holotype, MNHN. F. DTS 225. **C.** *Enchodus venator*, holotype, MNHN. F. DTS 157D. **D.** *Rhynchodercetis yovanovitchi*, holotype, MNHN. F. DTS 9G. Echelle (A, C, D) : 2 cm, (B) : 1 cm.

Figure 11. Ichthyofauna of Jbel Tselfat, Cenomanian-Turonian boundary (3). **A.** *Rhabichthys ferox*. MNHN. F. DTS 161G. **B.** *Ichthyotringa africana*, holotype, MNHN. F. DTS 225. **C.** *Enchodus venator*, holotype, MNHN. F. DTS 157D. **D.** *Rhynchodercetis yovanovitchi*, holotype, MNHN. F. DTS 9G. Scale (A, C, D): 2 cm, (B): 1 cm.

ou à l'érosion [Forey *et al.*, 2011]. L'attribution de cette espèce devra être testée à la lumière des récentes analyses phylogénétiques des Ginglymodi [Cavin, 2010 ; López-Arbarello, 2012 ; Deesri *et al.*, 2014].

Les Macrosemiiformes, inclus au sein des Semionotiformes par López-Arbarello [2012], sont connus du Trias au Crétacé [Bartram, 1977 ; Tintori et Renesto, 1983 ; Murray et Wilson, 2009]. L'unique famille connue, les Macrosemiidae, comprend une vingtaine d'espèces notamment caractérisées par un corps allongé, une nageoire dorsale très étendue, parfois dédoublée, et une mâchoire relativement courte. La forme marocaine décrite, qui est également

la seule connue au Crétacé supérieur, provient du site d'Agoult et a été nommée *Agoultichthys chattertoni* par Murray et Wilson en 2009. Son corps est très effilé et possède, au sein des Macrosemiiformes, le plus grand nombre de rangées d'écailles le long du corps. Sa nageoire dorsale, formée de deux lobes, comprend également plus de rayons que les autres espèces du clade. La description originale n'est fondée que sur l'holotype, mais quelques spécimens originaires de la même localité ont par la suite été cités par différents auteurs [Bannikov *et al.*, 2010 ; Martill *et al.*, 2011 ; Murray *et al.*, 2013a].

Halecomorphi

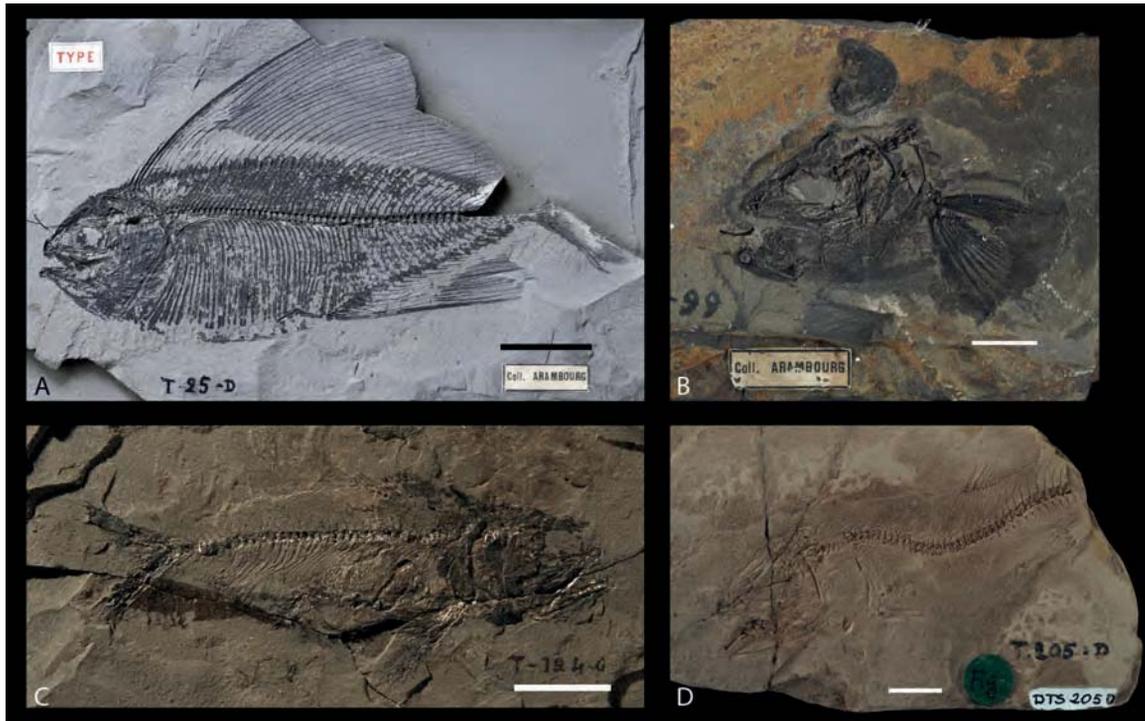
Ce groupe, qui forme avec les Ginglymodi le clade des Holostei, est connu depuis le Permien et est très diversifié dans le registre fossile [Grande et Bemis, 1998 ; Hurley *et al.*, 2007 ; Grande, 2010]. Il n'est actuellement représenté que par l'amie chauve ou poisson-castor (*Amia calva*), espèce rencontrée dans les lacs du Canada et des Etats-Unis. Les formes fossiles sont quant à elles principalement retrouvées en milieu marin jusqu'au Crétacé inférieur. Les halécomorphes sont caractérisés par une double articulation de la mâchoire, impliquant à la fois l'os carré et le symplectique (ce type d'articulation n'est ailleurs connu chez les actinoptérygiens que chez l'aspidorhynchiforme *Vinctifer*, voir Brito [1988]). Bien souvent, la mâchoire est développée et munie de puissantes dents caniniformes.

Le seul halécomorphe formellement identifié au Maroc est l'Amiidae *Calamopleurus africanus* (fig. 5B), provenant des Kem Kem beds et décrit par Forey et Grande en 1998. Le matériel publié se résume à un crâne incomplet ainsi qu'à deux restes fragmentaires d'occiput et de dentaire. Comme pour de nombreux spécimens originaires des Kem Kem beds, la localité précise de collecte reste indéterminée. Ce genre est retrouvé dans les bassins du Crétacé inférieur du Brésil avec les espèces *C. cylindricus* à Ceará et *C. mawsoni* dans la Formation Ilhas, dans l'Etat de Bahia [Grande et Bemis, 1998]. Leurs différences sont peu nombreuses et *C. africanus* se distingue de l'espèce-type *C. cylindricus* notamment par une plaque gulaire et des frontaux plus étroits ainsi qu'un supramaxillaire légèrement plus allongé. L'espèce *C. mawsoni* n'étant connue que par un unique spécimen dépourvu de crâne, il n'est pour le moment pas possible de la comparer avec *C. africanus*.

Des restes correspondant à un ou deux taxons d'Amiiformes sont signalés à Agoult par Bannikov *et al.* [2010], Murray *et al.* [2013a] et Wilson et Murray [2013] et quelques dents attribuées à un Caturidae sont décrites par Dutheil [1999a, 2000] dans les Kem Kem beds.

Pycnodontiformes

Ce clade, exclusivement fossile, est l'un des plus fréquents dans les assemblages du Mésozoïque mais un grand nombre de formes ne restent connues que par des dents



► **Figure 12.** Ichthyofaune du Jbel Tselfat, limite Cénomanién-Turonien (4). **A.** *Tselfatia formosa*, holotype, MNHN. F. DTS 25D. **B.** *Heckelichthys vexillifer*, MNHN. F. DTS 99. **C.** *Tingitanichthys heterodon*, holotype, MNHN. F. DTS 124G. **D.** *Elopopsis microdon*, MNHN. F. DTS 205D. Echelle (A, C) : 2 cm, (B, D) : 1 cm.

Figure 12. Ichthyofauna of Jbel Tselfat, Cenomanian-Turonian boundary (4). **A.** *Tselfatia formosa*, holotype, MNHN. F. DTS 25D. **B.** *Heckelichthys vexillifer*, MNHN. F. DTS 99. **C.** *Tingitanichthys heterodon*, holotype, MNHN. F. DTS 124G. **D.** *Elopopsis microdon*, MNHN. F. DTS 205D. Scale (A, C): 2 cm, (B, D): 1 cm.

isolées ou des dentitions partielles, dont les attributions systématiques restent incertaines [voir Poyato-Ariza, 2003]. Classiquement, les pycnodontes ont un corps discoïde et élevé, possèdent une nageoire caudale bien développée et des dents vomériennes et préarticulaires molariformes. Nursall [1996] attribue cette morphologie à une adaptation aux environnements littoraux qui nécessitent une nage de précision avec de brusques changements de direction par rapport à une nage rapide. Les dernières formes connues se rencontrent à l'Eocène [Casier, 1966 ; Longbottom, 1984 ; Blot, 1987 ; Poyato-Ariza et Wenz, 2002].

Un pavé dentaire isolé, appartenant à un pycnodonte indéterminé, a été collecté par le géologue Gabriel Colo en 1954 dans les niveaux toarciens de la région de Tazarine, sur l'ancienne piste menant à Ahermoumou (Ribat el Kheir). Il n'a pour le moment fait l'objet d'aucune description (fig. 4A, B).

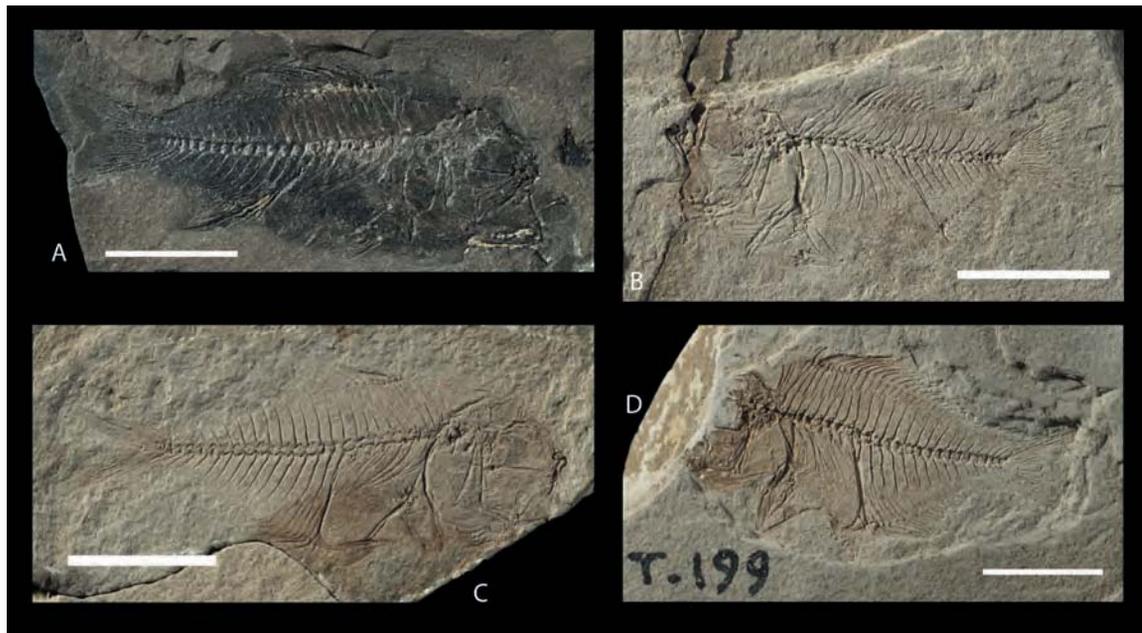
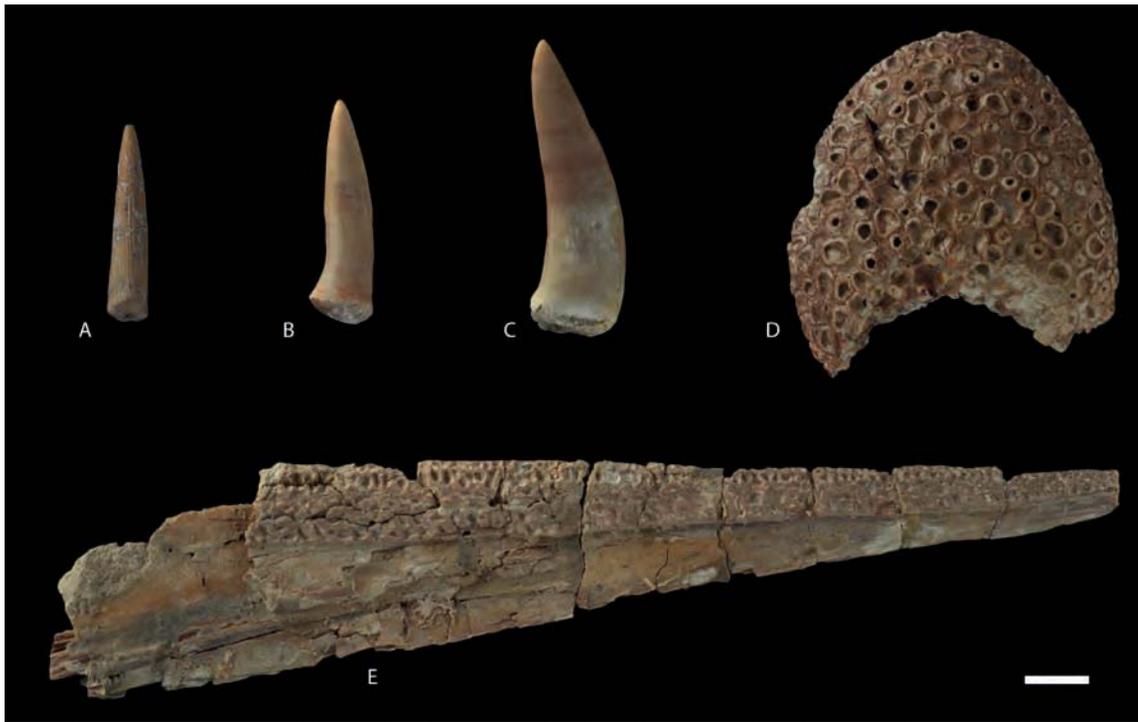


Figure 13. Ichthyofaune du Jbel Tselfat, limite Cénomanién-Turonien (5). **A.** *Stichoberyx polydesmus*, holotype, MNHN. F. DTS 197G. **B.** *Lissoberyx anceps*, holotype, MNHN. F. DTS 224D. **C.** *Omosomopsis simum*, holotype, MNHN. F. DTS 222G. **D.** *Omosoma tselfatensis*, holotype, MNHN. F. DTS 199. Echelle (A) : 2 cm, (B-D) : 1 cm.

Figure 13. Ichthyofauna of Jbel Tselfat, Cenomanian-Turonian boundary (5). **A.** *Stichoberyx polydesmus*, holotype, MNHN. F. DTS 197G. **B.** *Lissoberyx anceps*, holotype, MNHN. F. DTS 224D. **C.** *Omosomopsis simum*, holotype, MNHN. F. DTS 222G. **D.** *Omosoma tselfatensis*, holotype, MNHN. F. DTS 199. Scale (A): 2 cm, (B-D): 1 cm.

De nombreux spécimens fragmentaires ou subcomplets, provenant du Jbel Tselfat, ont été décrits par Arambourg [1954] sous le nom de *Paleobalistum gutturosum* (fig. 9C). Cette espèce est incluse dans le genre *Nursallia* par Blot [1987] et Poyato-Ariza et Wenz [2002]. Elle est aisément reconnaissable par la morphologie des dernières pièces hypochordales, constituant du squelette caudal, en forme de raquette, par des indentations au niveau des arcocentres (parties des vertèbres entourant la notochorde) ainsi que par des nageoires dorsale et anale étendues. Ce taxon présente de nombreuses affinités avec une forme signalée dans les niveaux du Turonien inférieur du site de Vallecillo, au Mexique [Blanco et Frey, 2001 ; Ifrim *et al.*, 2005 ; voir Alvarado-Ortega *et al.*, 2006 pour une discussion].

Quelques restes de pycnodontes sont signalés à Goulmima [Cavin, 1997a, b ; Cavin *et al.*, ce volume]. Quelques spécimens subcomplets sont cités et figurés à Agoult [Cavin et Dutheil, 1999 ; Martill *et al.*, 2011 ; Murray *et al.*, 2013a ; Cavin *et al.*, ce volume] et au moins trois espèces



► **Figure 14.** Ichthyofaune du Plateau des Phosphates, Maastrichtien. **A.** *Enchodus elegans*, Ganntour, MNHN. F. PSA 209. **B.** *Enchodus bursauxi*, Moh Chleuh-3, MNHN. F. PSA 208. **C.** *Enchodus libycus*, Oued Zem, MNHN. F. PSA 210. **D.** *Eodiaphodus granulosis*, Khouribga MNHN. F. PSA 213. **E.** *Stratodus apicalis*, Sidi Ali ben Larbi, MNHN. F. PSA 31. Echelle : 1 cm.

Figure 14. Ichthyofauna of the Plateau des Phosphates, Maastrichtian. **A.** *Enchodus elegans*, Ganntour, MNHN. F. PSA 209. **B.** *Enchodus bursauxi*, Moh Chleuh-3, MNHN. F. PSA 208. **C.** *Enchodus libycus*, Oued Zem, MNHN. F. PSA 210. **D.** *Eodiaphodus granulosis*, Khouribga MNHN. F. PSA 213. **E.** *Stratodus apicalis*, Sidi Ali ben Larbi, MNHN. F. PSA 31. Scale: 1 cm.

y sont reconnues par Bannikov *et al.* [2010]. Des restes indéterminés sont également retrouvés à Anoual [Sigogneau-Russell *et al.*, 1990].

L'espèce *Phacodus punctatus*, décrite par Dixon [1850] dans l'English Chalk anglais (Turonien) mais également connue au Santonien et au Campanien des Etats-Unis et dans le Turonien du Brésil [Hooks *et al.*, 1999], a été signalée par Arambourg [1952] dans le Maastrichtien du Bassin des Oulad Abdoun et des Ganntour. Le matériel marocain publié se résume à des dents isolées et quelques os de la mâchoire. Les restes d'autres pycnodontes indéterminés sont également signalés dans les niveaux maastrichtiens et cénozoïques des bassins phosphatés, sans détermination précise [Arambourg, 1952].



Figure 15. Ichthyofaune du Plateau des Phosphates, Paléocène **A.** *Eutrichiurides termieri*, Oued Oussen, Paléocène/Eocène, MNHN. F. PTA 204. **B.** *Trichiurus plicidens*, Ganntour, Yprésien, MNHN. F. PTA 203. **C.** *Eutrichiurides orpiensis*, Imin'Tanout, Danien, MNHN. F. PTA 202. **D.** *Scomberodon dumonti*, Oued Zem, Yprésien, MNHN. F. PTA 201. **E.** *Sphyraenodus chouberti*, Oued Oussen, Paléocène/Eocène, MNHN. F. PTA 200. **F.** *Xiphiorhynchus priscus*, Oulad Abdoun, Yprésien, MNHN. F. PTA 25. Echelle : 1 cm.

Figure 15. Ichthyofauna of the Plateau des Phosphates, Paleocene. **A.** *Eutrichiurides termieri*, Oued Oussen, Paleocene/Eocene, MNHN. F. PTA 204. **B.** *Trichiurus plicidens*, Ganntour, Ypresian, MNHN. F. PTA 203. **C.** *Eutrichiurides orpiensis*, Imin'Tanout, Danian, MNHN. F. PTA 202. **D.** *Scomberodon dumonti*, Oued Zem, Ypresian, MNHN. F. PTA 201. **E.** *Sphyraenodus chouberti*, Oued Oussen, Paleocene/Eocene, MNHN. F. PTA 200. **F.** *Xiphiorhynchus priscus*, Oulad Abdoun, Ypresian, MNHN. F. PTA 25. Scale: 1cm.

Teleostei

L'ensemble des taxons suivants (à l'exception de *Diplospondichthys* et *Stromerichthys*) appartient au clade des téléostéens, qui représente plus de 99 % des espèces actuelles d'actinoptérygiens. La monophylie du groupe repose sur une synapomorphie consensuelle, la

présence d'une série d'ossifications paires à la base du squelette caudal appelées uroneuraux. Quelques autres caractères sont proposés, bien que discutés, comme la connexion des deux premiers hypuraux sur le même centrum ural ou la présence d'un prémaxillaire mobile [De Pinna, 1996 ; Arratia, 1999].

Aspidorhynchiformes

Formé de l'unique famille des Aspidorhynchidae, ce clade comprend quatre genres connus au Jurassique et au Crétacé [Brito, 1997 ; Bartholomai, 2004]. Sa position phylogénétique – groupe-frère des téléostéens ou téléostéens basaux –, reste débattue principalement à cause de l'interprétation du squelette caudal et l'éventuelle présence d'uroneuraux [Brito, 1997 ; Arratia, 1999].

Le premier Aspidorhynchidae décrit au Maroc a été rapproché de l'espèce *Belonostomus crassirostris* par Arambourg [1954] sur la base de deux spécimens originaires du Jbel Tselfat (fig. 9A). Cette forme est reconnaissable par son corps allongé et couvert d'écailles ganoïdes, dont celles de la rangée médiane beaucoup plus hautes que les autres. Le crâne se prolonge en un rostre et la mâchoire supérieure est plus allongée que la mandibule. L'espèce a initialement été décrite par Costa [1854-1856] à partir de matériel du Cénomaniens italien de Pietraroia.

Le genre a récemment été signalé dans le site d'Agoult [Bannikov *et al.*, 2010 ; Martill *et al.*, 2011].

Elopomorpha

Ce taxon principalement marin comprend aujourd'hui des formes très variées (tarpons, grandgousiers, anguilles, etc.) dont la larve, en forme de feuille et souvent transparente, est appelée leptocéphale. Les représentants fossiles retrouvés au Maroc appartiennent à deux groupes distincts, les Elopiformes et les Albuliformes.

Les Elopiformes comprennent actuellement deux genres (*Elops* et le tarpon *Megalops*) distribués en deux familles qui sont retrouvées dans le registre fossile marocain. L'espèce *Davichthys lacostei* (fig. 10A), un Elopidae, a été décrite au Jbel Tselfat par Arambourg [1954] dans le genre *Holcolepis*, avant d'être révisée par Forey [1973]. C'est une forme longue de quelques centimètres qui possède une mâchoire munie de petites dents disposées en plusieurs rangées. L'espèce se retrouve également en Italie [Leonardi, 1966] et le genre dans les sites cénomaniens libanais d'Hakel et d'Hadjoula [Forey, 1973]. Un taxon proche de *Davichthys* est signalé à Agoult [Bannikov *et al.*, 2010].

Deux neurocrânes préservés en trois dimensions, originaires du Danien du Bassin des Oulad Abdoun, sont rapprochés par El Houssaini Darif *et al.* [2009] de la famille des

Megalopidae. Ils rappellent le genre *Protarpon* de l'Eocène du London Clay, en Angleterre, notamment par un contact entre les pariétaux et un développement prononcé des ptérotiques et des fosses post-temporales ainsi qu'un toit crânien à la surface relativement plane.

Les Albuliformes, avec trois familles et une trentaine d'espèces actuelles, sont inféodés aux eaux marines tropicales et épisodiquement saumâtres et douces [Nelson, 2006]. Le registre fossile marocain comprend plusieurs formes distinctes. *Osmeroides rheris*, décrit à partir de spécimens de Goulmima par Cavin [1997a], possède un crâne allongé et principalement caractérisé par un opercule très développé et un toit crânien fortement ornementé. Comme les autres membres de la famille éteinte des Osmeroididae, les os crâniens sont épais, la fossa dilatator profonde et le parasphénoïde bien développé.

Dans les sites daniens du Bassin des Oulad Abdoun, *Phosphonatator oxyrhinchus* (décrit par Cavin *et al.* [2000]) est un Albulidae peu dérivé dont seul le neurocrâne est connu ; il correspond probablement à un animal de près de deux mètres de long. Il présente la première vertèbre soudée au neurocrâne et se différencie des autres membres de la famille par certains détails du neurocrâne, comme un septum orbitaire non ossifié. De nombreuses dents retrouvées dans les niveaux daniens des Oulad Abdoun et dans les niveaux thanétiens et yprésiens de l'ensemble des bassins phosphatés ont été attribuées par Arambourg [1952] à l'espèce *Albula oweni* ; elles pourraient appartenir à *Phosphonatator oxyrhinchus* [Cavin *et al.*, 2000].

Une forme voisine de l'Albulidae *Lebonichthys* (connu à Sahel Alma et à Namoura, au Liban, voir Forey [1973] et Forey *et al.* [2003]) est retrouvée à Agoult [Bannikov *et al.*, 2010] mais n'a pas encore fait l'objet d'une description.

Trois espèces des bassins phosphatés sont référées aux Phyllodontidae, famille éteinte d'Albuliformes qui se distingue par la présence simultanée de plusieurs générations superposées de dents pharyngiennes [voir Estes, 1969 ; Forey, 1973]. *Phylloodus toliapicus* est retrouvé dans les niveaux thanétiens et yprésiens des Oulad Abdoun, des Ganntour et de Meskala, *Eodiaphyodus granulosis* (fig. 14D) dans les niveaux maastrichtiens de l'ensemble des bassins et dans les niveaux daniens des Oulad Abdoun, des Ganntour et de Meskala tandis que l'espèce *Pseudoegertonia salvani*, connue par des dents mais également par des restes non dentaires isolés, est abondante dans une grande partie des bassins à partir du Danien [Arambourg, 1952].

Osteoglossomorpha

Les membres de ce clade possèdent un complexe dentaire particulier impliquant plusieurs os de la mâchoire dont le basihyal, support de la langue et le parasphénoïde, qui forme le palais ; ce caractère est à l'origine de la racine grecque de leur nom scientifique

(« langue osseuse »). Ils sont exclusivement rencontrés aujourd’hui dans des environnements d’eau douce, à l’exception de quelques formes de Notopteridae qui peuvent vivre dans des eaux saumâtres [Nelson, 2006].

Le plus ancien membre connu de la famille des Notopteridae est *Palaeonotopterus greenwoodi*, décrit par Forey [1997] à partir de restes retrouvés dans les Kem Kem beds (fig. 6C). L’anatomie de l’espèce a été précisée par une série de révisions fondée sur du matériel supplémentaire [Taverne et Maisey, 1999 ; Taverne, 2000, 2004a ; Cavin et Forey, 2001]. La morphologie de cette famille est particulière puisque la nageoire anale est très développée et se confond avec la nageoire caudale, qui est réduite. Comme les formes actuelles de Notopteridae, *P. greenwoodi* possède une ouverture du canal sensoriel otique qui débouche au-dessus de l’œil, dans l’os frontal. L’espèce était probablement durophage d’après la morphologie de ses plaques dentaires linguales munies de plusieurs couches de petites dents qui formaient une surface d’abrasion continue et extrêmement résistante [Meunier *et al.*, 2013].

Quelques restes d’Osteoglossiformes indéterminés sont cités par Sigogneau-Russell *et al.* [1990] dans le site d’Anoual. Ces restes sont formés de squamules, qui résultent de la désarticulation des écailles réticulées caractéristiques de ces poissons. Si cette présence se confirme, il s’agit de la plus ancienne mention d’Osteoglossomorpha. D’autres localités africaines ont produit des squamules d’ostéoglossomorphes, en particulier la Formation cénomanienne de Wadi Milk au Soudan [Werner, 1994] et le site coniacien-santonien d’In Beceten au Niger [Gayet et Meunier, 1983].

Dans les bassins phosphatés, quelques débris osseux dont des dents et des fragments de mâchoire sont attribués à l’Osteoglossidae *Brychetus muelleri* par Arambourg [1952]. Ces restes proviennent des niveaux yprésiens du Bassin des Oulad Abdoun et sont aisément identifiables, comme le rapporte Arambourg [1952, p. 244] par leurs « grandes dents coniques creuses, serrées les unes contre les autres et dont la base, élargie, est fortement comprimée latéralement ». Comme de nombreux Osteoglossiformes, la base de la dent est entourée d’une fine couche osseuse tandis que son apex présente un capuchon d’acrodine (voir Bonde, 2008 pour une discussion). Cette forme est aussi connue dans l’Eocène du London Clay où elle constituait le premier Osteoglossidae décrit en milieu marin [Agassiz, 1845 ; Woodward, 1901]. L’espèce a été également signalée au Niger et aux Etats-Unis [Taverne, 2009].

Ichthyodectiformes

Connus uniquement à l’état fossile, les ichthyodectiformes sont des prédateurs majoritairement marins et caractérisés par un corps très allongé avec des nageoires dorsale et anale courtes et rejetées postérieurement. Ils sont connus du Jurassique moyen au Crétacé supérieur [Patterson et Rosen, 1977 ; Forey et Cavin, 2007 ; Cavin *et al.*, 2013] et certains genres,

comme la forme nord-américaine *Xiphactinus*, pouvaient dépasser les cinq mètres de long. Leur squelette caudal présente souvent une insertion forte des rayons de la nageoire caudale ; cette morphologie, appelée hypurostégie, est retrouvée chez des espèces actuelles comme le thon et indique généralement une nageoire caudale puissante adaptée à une nage soutenue.

Heckelichthys vexillifer (fig. 12B) est décrit au Jbel Tselfat par Arambourg [1954] et Taverner [1986, 2008]. Il s'agit d'un ichthyodectiforme de petite taille – long d'une trentaine de centimètres –, décrit en 1856 par le zoologiste autrichien Johann Jakob Heckel et initialement inclus dans le genre *Chirocentrites* à partir de matériel du Crétacé supérieur de Komen, en Slovénie. Cette espèce se différencie des formes voisines par un crâne légèrement allongé, un toit crânien concave et un préopercule dont la branche ventrale est très étendue. Comme de nombreux ichthyodectiformes, *H. vexillifer* possède une mâchoire prognathe bien développée avec une articulation quadrato-mandibulaire située très antérieurement. Aucune trace de dents n'est observée sur les spécimens connus ; elles sont soit absentes soit petites et non préservées.

Dans les niveaux turoniens de Goulmima, l'espèce *Ghrisichthys bardacki* (fig. 8A), incluse à l'origine par Cavin [1997a] dans le genre *Ichthyodectes*, est connue par de nombreux spécimens subcomplets [voir Cavin *et al.*, 2013]. Ce taxon se caractérise notamment par les proportions relatives de ses dents, qui sont de taille constante sur les os prémaxillaire, maxillaire et dentaire, ainsi que par la présence d'un premier rayon à la nageoire pectorale très développée.

Un autre ichthyodectiforme, *Aidachar pankowskii*, inclus initialement dans le genre *Cladocyclus* par Forey et Cavin [2007] et attribué à *Aidachar* par Mkhitarian et Averianov [2011], est connu dans les Kem Kem beds. Il apparaît très proche de *Cladocyclus gardneri* du Crétacé inférieur du Brésil et ne s'en différencie que par quelques caractères, tels que le crâne plus ramassé et le neurocrâne dépourvu de fenêtre. L'autre espèce du genre *Aidachar*, *A. paludalis*, provient du Turonien d'Ouzbékistan et partage avec la forme marocaine un crâne portant une double facette articulaire pour l'hyomandibulaire [Mkhitarian et Averianov, 2011].

A Agoult, une espèce de *Cladocyclus* probablement inédite est signalée et figurée par Martill *et al.* [2011]. Bannikov *et al.* [2010] citent quant à eux une forme proche d'*Eubiodes*.

Dans les niveaux maastrichtiens des bassins phosphatés, quelques vertèbres évoquant au moins deux genres d'Ichthyodectidae sont décrites par Arambourg [1952]. Ces vertèbres pourraient correspondre, en partie, à quelques restes non décrits de Saurodontidae retrouvés plus récemment dans les niveaux maastrichtiens du Bassin des Oulad Abdoun [voir Bardet *et al.*, ce volume]. Plusieurs des genres de cette famille (comme *Saurodon*, *Saurocephalus* et *Prosaurodon*) possèdent un os en avant du dentaire, le prédentaire, qui termine la mandibule par un petit rostre. La famille n'est connue en Afrique que dans les niveaux campaniens de la Formation Duwi, près de l'oasis d'Ad-Dakhla, en Égypte [Youssef *et al.*, 2011].

Crossognathiformes

Les Crossognathiformes constituent un groupe éteint dont la monophylie et les affinités phylogénétiques sont débattues [Taverne, 1989 ; Cavin, 2001a ; Arratia, 2008 ; Cumbaa et Murray, 2008]. Ils sont connus du Jurassique au Crétacé et peut-être à l'Eocène [Taverne, 1980], et trois formes sont pour le moment connues au Maroc, toutes datées du Crétacé supérieur.

Goulmimichthys arambourgi, premier téléostéen décrit à Goulmima (en 1995 par Cavin), possède un corps pouvant atteindre une trentaine de centimètres, un crâne fusiforme et une crête supraoccipitale s'étendant vers l'arrière. Le genre est également connu par l'espèce *G. roberti*, dans le gisement du Turonien inférieur de Vallecillo, au Mexique [Blanco et Cavin, 2003].

L'espèce *Elopopsis microdon* (fig. 12D), décrite par Heckel en 1856 dans les niveaux cénomaniens de Komen (Slovénie), est commune au Jbel Tselfat [Arambourg, 1954]. De taille inférieure à *G. arambourgi*, elle possède un crâne plus trapu. Comme son épithète spécifique l'indique, elle est caractérisée par la taille réduite de ses dents, à l'exception d'une dent plus volumineuse portée par le prémaxillaire, propre au clade des Pachyrhizodontoidei [Cavin, 2001a ; Khalloufi, 2010b].

Tingitanichthys heterodon (fig. 12C) n'est connu que par deux spécimens au Jbel Tselfat et quelques rares autres dans les sites contemporains de Cinto Euganeo et Floreste, en Italie [Arambourg, 1954 ; Leonardi, 1966 ; Sorbini, 1976]. Il se reconnaît à sa nageoire dorsale très étendue qui démarre juste en arrière du crâne, ainsi qu'à ses nageoires pectorales très développées possédant chacune un rayon hypertrophié et segmenté en biseau. Des formes morphologiquement très proches, de plus grande taille, sont observées à Vallecillo (Turonien inférieur, Mexique).

Clupeomorpha

Les membres de ce clade, qui comprend en autres les sardines et les anchois, se reconnaissent par une petite serrature osseuse ventrale. Les fossiles sont connus depuis le Crétacé inférieur [Grande, 1985] et certains genres, comme *Armigatus* ou *Diplomystus*, sont très communs dans les assemblages fossiles téthysiens du Cénomaniens et du Turonien, notamment au Liban, en Croatie, en Italie, au Portugal et au Maroc [Leonardi, 1966 ; Radovic, 1975 ; Grande, 1985 ; Jonet, 1981 ; Forey *et al.*, 2003]. Deux spécimens ont été signalés par Arambourg [1954] au Jbel Tselfat. Bien qu'imparfaitement préservés, ils présentent quelques caractères du genre *Armigatus*, tels que la morphologie de leurs pièces hypohyales, formant l'extrémité antérieure de l'arc hyoïde, plus hautes que longues [Forey *et al.*, 2003 ; Khalloufi, 2010b].

L'espèce *Sorbinichthys africanus*, décrite par Murray et Wilson [2011], provient d'Agoult ; elle se reconnaît par ses nageoires dorsale et anale aux rayons très allongés ainsi que par la

présence d'un espace important, le diastème hypural, entre les lobes inférieur et supérieur du squelette caudal. Ce genre n'était auparavant connu qu'au Cénomaniens de Namoura, au Liban, par l'espèce *S. elusivo* (décrite par Bannikov et Bacchia en 2000). De nombreux autres clupéomorphes sont cités à Agoult [Cavin et Dutheil, 1999 ; Bannikov *et al.*, 2010 ; Martill *et al.*, 2011], principalement attribuables à *Thorectichthys* (décrit par Murray et Wilson en 2013). Composé de deux espèces, *T. marocensis* et *T. rhadinus*, ce genre possède un corps élevé et une nageoire anale étendue. Les deux espèces diffèrent entre elles principalement par des caractères méristiques et un corps légèrement plus allongé pour *T. rhadinus*.

Deux formes inédites de clupéomorphes ont été signalées par Dutheil [1999a] dans les argilites du Jbel Oum Tkout, dont l'une rattachée au genre *Diplomystus* (la présence d'une troisième série d'écussons, postérieure à la nageoire dorsale, rapproche plutôt cette forme du genre *Triplomystus*, qui n'a été décrit par Forey *et al.* qu'en 2003). La seconde forme présente un corps plus allongé.

Ostariophysi

Ce groupe comprend les Anotophysi (une quarantaine d'espèces actuelles de poissons lait et apparentés) et les Otophysi (carpes, silures, piranhas, anguilles électriques). Proches parents des clupéomorphes [Lecointre et Nelson, 1996], les ostariophyses représentent aujourd'hui près de 8000 espèces dont seule une centaine est marine [Nelson, 2006]. Le registre fossile est connu depuis le Crétacé mais ne contient à cette époque que des formes principalement trouvées dans des dépôts marins [Fara *et al.*, 2007, 2010 ; Brito et Mayrinck, 2008]. Au moins deux à trois espèces fossiles sont connues au Maroc.

Erfoudichthys rosae (fig. 6B) est un téléostéen des Kem Kem beds connu par un crâne isolé [Pittet *et al.*, 2010]. Il présente certains caractères de Gonorynchiformes (un clade d'Anotophysi), tels que de fortes dents portées par l'entoptérygoïde, mais la combinaison de ses autres caractères crâniens rend délicat la reconnaissance de ses affinités. Une analyse cladistique préliminaire le place en groupe souche des Chanidae, ou à l'extérieur des Ostariophysi [Pittet *et al.*, 2010].

Murray *et al.* [2013a] citent un spécimen en provenance d'Agoult qu'ils apparentent éventuellement aux Chanoidei, principalement d'après la morphologie du squelette caudal.

Les deux autres espèces sont des Otophysi. La principale caractéristique de ce clade est une modification des quatre premières vertèbres en une structure unique appelée appareil de Weber et qui permet, grâce à une chaîne d'osselets, la transmission des sons de la vessie natatoire à l'oreille interne.

Clupavus maroccanus (fig. 9B), deuxième espèce la plus commune au Jbel Tselfat (après l'aulopiformes *Rhynchodercetis*), a été décrit par Arambourg [1950, 1954, 1968] comme un Clupeidae [voir aussi Taverne, 1977]. La présence d'un possible appareil de Weber, proposée par Gayet [1981, 1985] puis Taverne [1995], le place au sein des Otophysi mais cette position reste très débattue [Fink *et al.*, 1984 ; Gayet, 1986 ; Fink et Fink, 1996 ; Brito et Mayrinck, 2008]. Bien que nombreux, les spécimens connus présentent un état de préservation limité qui rend difficile l'interprétation de cette structure. Le genre compte une autre espèce, *C. brasiliensis*, décrite à partir des niveaux aptiens de la Formation Marizal, au Brésil, par Silva Santos [1985a, voir aussi Taverne, 1977] ; cette dernière forme est peu étudiée.

Un taxon provenant du site d'Agoult a été décrit par Cavin [1999a] sous le nom de *Lusitanichthys africanus*. Très proche morphologiquement de *Clupavus*, dont il ne se différencie que par un détail de la mâchoire, la forme du supramaxillaire postérieur, et un détail du squelette caudal, la finesse des épines neurales préurales 3 et 2, le genre est également présent au Portugal où il a été initialement décrit [Gayet, 1981]. *Clupavus* et *Lusitanichthys* sont les seuls représentants de la famille des Clupavidae.

Tselfatiiformes

Une trentaine d'espèces du Crétacé constituent le clade des Tselfatiiformes. Relativement fréquentes dans certaines localités téthysiennes, leur position au sein des téléostéens reste encore débattue [Cavin, 2001a ; Taverne et Gayet, 2005].

Tselfatia formosa (fig. 12A) a été décrite en provenance du Jbel Tselfat [Arambourg, 1943, 1954]. Sa morphologie apparaît adaptée à une nage rapide, avec des nageoires dorsale et anale très développées et une hypurostégie du squelette caudal. Si la plupart des spécimens sont de petite taille (moins d'une vingtaine de centimètres), certains individus, incomplètement préservés, devaient mesurer plus d'un mètre. De nombreux os de la mâchoire et du suspensorium portent des dents de très petite taille, le toit crânien est ornementé et une singulière série d'éléments allongés, reliant la mandibule à la ceinture pectorale, est interprétée comme une série de muscles ou de ligaments ossifiés [Arambourg, 1954 ; Taverne, 1999, 2004b ; Fielitz et Shimada, 1999]. L'espèce est également signalée en Italie, aux Etats-Unis, en Croatie, en Allemagne et au Mexique [Sorbini, 1974, 1976 ; Bardack et Teller-Marshall, 1980 ; Rindone, 1988 ; Maisch et Lehmann, 2000 ; Blanco *et al.*, 2001].

Un second tselfatiiforme marocain, *Concavotectum moroccensis* (fig. 6A), est décrit dans les Kem Kem beds par Cavin et Forey [2008] à partir de nombreux restes isolés. Un crâne, d'une vingtaine de centimètres, est connu ; il présente une morphologie assez particulière, avec un profil latéral concave (d'où le nom de genre), des mâchoires édentées (alors que celles de *Tselfatia* sont munies de nombreuses plages de petites dents) et des frontaux qui s'élargissent

antérieurement (chez les téléostéens, les frontaux sont généralement plus étroits à l'avant qu'à l'arrière, voir De Pinna, 1996). Cette espèce reste, avec *Paranogmius doederleini* du Cénomanién inférieur d'Égypte et de Libye, l'un des seuls tsselfatiiformes retrouvés en milieu continental [Cavin et Forey, 2008].

Stomiatiformes

Actuellement, les Stomiatiformes sont pour la plupart inféodés aux milieux marins profonds, bathy- et mésopélagiques. Ils présentent un grand nombre d'adaptations liées à ce type d'environnement, comme un squelette allégé ou la présence d'organes bioluminescents répartis sur la tête et le long du corps, les photophores. Le registre fossile est avéré au Cénozoïque mais reste mal connu au Mésozoïque [Weitzman, 1967 ; Prokofiev, 2005 ; Carnevale, 2008 ; Carnevale et Rindone, 2011]. La seule espèce retrouvée au Maroc est *Paravinciguerrria praecursor* (fig. 10D), décrite au Jbel Tselfat par Arambourg [1954]. Les quelques spécimens connus présentent un squelette très finement ossifié mais aucune trace de photophores ni même d'écailles n'est observée, peut-être simplement à cause d'un défaut de préservation. Certains caractères, comme le suspensorium élargi et allégé ainsi que les mâchoires très étendues et munies de fines et longues dents tendent à les rapprocher des Stomiatiformes actuels [Arambourg, 1954 ; Weitzman, 1967 ; Prokofiev, 2005 ; Khalloufi, 2010a, b ; Carnevale et Rindone, 2011]. L'espèce constitue la seule mention confirmée du groupe au Mésozoïque [Khalloufi, 2010a, b ; Carnevale et Rindone, 2011] et elle est également signalée dans les niveaux contemporains de Cinto Euganeo et de Sicile, en Italie [Sorbini, 1976 ; Carnevale et Rindone, 2011].

Aulopiformes

Aujourd'hui constitués de formes marines benthiques ou vivant en milieu profond, les Aulopiformes étaient présents dans divers milieux et très diversifiés au Crétacé supérieur [Nelson, 2006 ; Silva et Gallo, 2011]. De nombreux représentants sont ainsi retrouvés au Jbel Tselfat, à Goulmima, à Agoult et dans les bassins phosphatés.

Le genre *Enchodus* (Enchodontidae) possède une très large distribution paléogéographique et comprend plus d'une vingtaine d'espèces dont un grand nombre ne restent connues que par des dents isolées [Chalifa, 1996 ; Fielitz, 2004 ; Silva et Gallo, 2011].

Enchodus venator (fig. 11C), trouvé au Jbel Tselfat, est représenté par quelques crânes et des spécimens articulés de petite taille. Comme chez de nombreuses formes du genre, la tête est volumineuse et les os du toit crânien, de la série operculaire et de la mandibule sont ornés de stries profondes. La mâchoire est très développée et fortement dentée, avec notamment une puissante dent sur l'os palatin. Ce crochet palatin est rectiligne et possède une face externe peu arquée et lisse, et une face interne convexe et striée, ce qui le différencie des

crochets palatins d'autres espèces d'*Enchodus*, comme *E. libycus* [voir Arambourg, 1954]. Une forme apparentée est signalée dans le bassin de Pelotas, au Brésil [Coelho *et al.*, 2002].

De nombreux petits spécimens, très proches d'*E. venator*, sont signalés par Cavin [1999b] à Goulmima, dont un retrouvé dans le contenu stomacal d'un spécimen de *Goulmimichthys arambourgi*. Leur taille, associée à une ornementation légère du toit crânien et à la faible ossification de certains os, suggèrent qu'il s'agisse de spécimens juvéniles.

Arambourg [1952] a signalé et décrit de nombreux fossiles d'*Enchodus* en provenance des bassins phosphatés. *Enchodus libycus* (fig. 14C) est connu par des restes fréquents dont des vertèbres, des hypuraux et des fragments de mâchoires. Ces éléments, ainsi que des crochets palatins pouvant dépasser cinq centimètres de long, correspondent à un prédateur de grandes dimensions. Les dents d'*E. libycus* sont striées verticalement alors que celle d'une deuxième espèce, *E. bursauxi* (fig. 14B), sont lisses. Une troisième forme, *E. elegans* (fig. 14A), est plus petite et présente des dents beaucoup plus rectilignes. Quelques vertèbres enfin, probablement attribuables à *Enchodus*, sont citées mais sans détermination spécifique. Ces différentes formes proviennent des niveaux maastrichtiens de la plupart des bassins phosphatés (sauf *E. bursauxi*, seulement connu aux Oulad Abdoun et aux Ganntour). Leur abondance pourrait en faire un marqueur biostratigraphique puisqu'à Benguézir (Bassin des Ganntour), *E. elegans* semble absent des niveaux du Maastrichtien supérieur alors qu'*E. libycus* et *E. bursauxi* ne sont pas retrouvés au Maastrichtien inférieur [Cappetta *et al.*, sous presse]. Quelques spécimens d'*E. elegans*, de petite taille, se retrouvent également dans les niveaux daniens de quelques sites ; il s'agit de l'une des rares mentions cénozoïques du genre [voir aussi Rana *et al.*, 2004 ; Silva et Gallo, 2011]. Cependant, les dépôts daniens contiennent souvent des dents de sélaciens remaniées du Maastrichtien [Cavin *et al.*, 2000], et il est probable que les dents d'*Enchodus* correspondent également à des fossiles remaniés des sédiments crétacés sous-jacents.

A Agoult, Bannikov *et al.* [2010] signalent au moins deux espèces d'*Enchodus*, une espèce d'*Eurypholis* (un genre dont certains os de la série operculaire et de la ceinture pectorale portent une forte épine postérieure), une espèce de *Nematonotus* (un Aulopidae principalement connu au Cénomaniens du Liban, voir Forey *et al.* [2003]) et une forme apparentée à *Yabrudichthys* (un aulopiforme aux affinités incertaines). Martill *et al.* [2011] y signalent également une forme de *Saurorhamphus*, forme voisine d'*Eurypholis* mais qui possède un crâne étiré en un rostre massif.

Au Jbel Tselfat, Arambourg [1954] a décrit l'espèce *Rharbichthys ferox* (fig. 11A) comme un Enchodontidae et cette position, soutenue ou réfutée par quelques travaux [Bertin et Arambourg, 1958 ; Leonardi, 1966 ; Goody, 1969 ; Sorbini, 1976 ; Taverne, 1985 ; Fielitz, 2004 ; Silva et Gallo, 2011], reste encore débattue. L'espèce se reconnaît aisément à son crochet palatin extrêmement développé ainsi qu'à sa mâchoire étendue. Les os du toit crânien sont minces et non ornements. L'espèce est aussi connue en Italie [Leonardi, 1966 ; Sorbini, 1976] et le genre

est signalé à Agoult [Bannikov *et al.*, 2010] et dans le Bassin de Pelotas, au Brésil [Figueiredo *et al.*, 2001 ; Coelho *et al.*, 2002 ; Gallo *et al.*, 2006].

La famille des Dercetidae est caractérisée par un corps anguilliforme bordé latéralement d'écussons osseux dermiques et par un crâne prolongé par un rostre effilé. L'espèce *Rhynchodercetis yovanovitchi* (fig. 11D), décrite par Arambourg [1943, 1954], est représentée par de très nombreux restes au Jbel Tselfat, la plupart du temps limités à des os du rostre, mais les crânes isolés et les spécimens subcomplets ne sont pas rares. Elle se différencie des autres formes de Dercetidae par un rostre plus développé (avec la partie supérieure plus allongée que la partie mandibulaire) ainsi que par des pariétaux très réduits et une unique rangée d'écussons sur chaque flanc. L'espèce est également connue en Italie (à Cinto Euganeo et en Sicile, voir Leonardi, 1966 ; Sorbini, 1976 ; Taverne, 1987). Des restes attribués à *Rhynchodercetis* ont été signalés à Agoult par Cavin et Dutheil [1999], Murray *et al.* [2007, 2013a], Cavin *et al.* [2010] et Martill *et al.* [2011]. En 2010, Bannikov *et al.* y ont cité au moins deux espèces de Dercetidae. Murray *et al.* [2013a] ajoutent une forme peut-être attribuable à *Dercetis*.

Des vertèbres, des fragments de rostre et des restes crâniens incomplets, attribués à l'espèce *Stratodus apicalis* (fig. 14E), sont fréquents dans de nombreux niveaux maastrichtiens des bassins phosphatés, dont les Oulad Abdoun et les Ganntour [Arambourg, 1952].

La famille des Ichthyotringidae est représentée au Jbel Tselfat par l'espèce *Ichthyotringa africana* (fig. 11B, voir Arambourg [1954]). Cette forme originale possède un corps légèrement allongé dont le crâne, effilé et muni d'un rostre, représente la moitié de la longueur totale. L'espèce n'est ailleurs connue qu'à Cinto Euganeo et Floreste, en Italie, localités également datées de la limite Cénomaniens-Turonien [Leonardi, 1966 ; Sorbini, 1976]. Le genre est quant à lui retrouvé en Allemagne, aux Etats-Unis et au Liban [Taverne, 2006].

Acanthomorpha

Ce clade, qui représente aujourd'hui près de 16 000 espèces marines et dulçaquicoles, est caractérisé par la présence de véritables épines sur les nageoires dorsale et anale. Les premières formes sont signalées au Crétacé supérieur [Patterson, 1964, 1993] où elles sont déjà relativement diversifiées.

Le plus ancien acanthomorphe d'eau douce connu, *Spinocaudichthys oumtkoutensis* (fig. 7A), provient du Cénomaniens des argilites du Jbel Oum Tkout. Décrit par Filleul et Dutheil en 2001, il possède un corps allongé, avec une orbite très développée et une mâchoire étendue. Les affinités phylogénétiques de cette espèce sont difficiles à établir car elle présente une combinaison de caractères plésiomorphes, initialement communs à l'histoire évolutive de l'ensemble des acanthomorphes.

Quatre à cinq espèces sont probablement présentes à Agoult, mais seules trois ont pour l'instant été nommées, par Murray et Wilson [2014, voir aussi Murray *et al.*, 2013a, b]. *Errachidia pentaspinosa* et *Homalopagus multispinosus* sont deux formes très proches morphologiquement qui appartiennent aux Aipichthyoidea, une super-famille fossile connue dans de nombreux gisements de l'actuel pourtour méditerranéen. En plus d'une taille plus importante, *H. multispinosus* se distingue de *E. pentaspinosa* par la présence de onze à douze épines dans la nageoire dorsale, contre cinq. Les deux espèces possèdent également 19 rayons principaux à la nageoire caudale, condition commune chez de nombreux téléostéens mais peu fréquente chez les Acanthomorpha. La troisième espèce, *Maghrebichthys nelsoni*, appartient au clade des Polymixiiformes, représenté aujourd'hui par un genre et dix espèces appelées poissons à barbe [Nelson, 2006]. La forme d'Agoult possède huit à neuf épines à la nageoire dorsale, deux supraneuraux ainsi qu'un prémaxillaire et un maxillaire denté, combinaison de caractères qui lui est propre au sein des Polymixiiformes. Une quatrième espèce possédant 10 épines à la nageoire dorsale est décrite en détail par Murray et Wilson [2014] mais sans être nommée. Elle pourrait appartenir aux Aipichthyoidea ou au Polymixiiformes mais l'état de préservation du seul spécimen connu ne permet pas de se prononcer pour le moment. Une figure publiée par Martill *et al.* [2011, fig. 11] indique une forme au corps élevé qui présente une position très antérieure de la ceinture pelvienne, condition dérivée au sein des acanthomorphes. Elle pourrait éventuellement correspondre, d'après Murray et Wilson [2014], à un Aipichthyoidea ou appartenir au quatrième acanthomorphe non nommé de la localité.

Quatre espèces d'acanthomorphes sont retrouvées au Jbel Tselfat mais ne restent connues que par quelques spécimens. Deux d'entre elles, *Omosoma tselfatensis* (fig. 13D) et *Omosomopsis simum* (fig. 13C) appartiennent au clade des Polymixiiformes. Le matériel attribué à ces deux espèces fut initialement décrit sous le nom d'*Omosoma simum* par Arambourg [1954] avant que Gaudant [1978] ne les sépare en deux taxons. Leurs différences sont peu nombreuses et concernent surtout la nageoire dorsale, plus développée chez *O. simum*. Les deux autres espèces retrouvées sur le même site, *Lissoberyx anceps* (fig. 13B) et *Stichoberyx polydesmus* (13A), sont des Beryciformes, un groupe comprenant actuellement les beryx, les poissons soldats et quelques 140 autres espèces [Nelson, 2006]. Ces deux formes marocaines, décrites par Arambourg [1954] et revues par Gaudant [1978], possèdent un opercule dont le bord postérieur est formé de nombreuses épines. *S. polydesmus* présente en outre une ornementation plus marquée des os crâniens, sous forme de rides, et possède des écailles cténoïdes.

Au sein des Acanthomorpha, le très diversifié groupe des Perciformes (plus de 10 000 espèces actuelles, dont les perches, daurades, maquereaux, poissons-chirurgiens, etc., voir Nelson [2006]) est bien représenté dans tous les milieux marins et dulçaquicoles actuels. Sa monophylie est cependant débattue et sa définition pourrait être beaucoup plus restreinte que celle qui lui est classiquement attribuée [voir Wiley et Johnson, 2010 ; Near *et al.*, 2013 ;

Betancur-R *et al.*, 2013 pour une discussion]. Les formes fossiles marocaines proviennent majoritairement des niveaux cénozoïques du Plateau des Phosphates et d'Ad-Dakhla.

Phosphichthys thomasi, décrit par Arambourg [1952] à partir de matériel tunisien, est une espèce de grande taille connue à l'Yprésien des Oulad Abdoun par quelques vertèbres. Elle est considérée comme proche des perches *Lates* et des mérours *Epinephelus* (respectivement inclus dans les Latidae et les Serranidae). Une forme voisine est signalée par Radier [1959] et Patterson et Longbottom [1989] dans les niveaux phosphatés de la Vallée de Tilemsy, au Mali. Un neurocrâne originaire du Thanétien-Yprésien du Bassin des Oulad Abdoun évoque *Phosphichthys* par ses crêtes pariétales courtes et son prootique bien développé [El Houssaini Darif *et al.*, 2009].

Les Scombroidei, inclus au sein des Perciformes, comprennent près de 150 espèces actuelles dont les thons et les maquereaux [Nelson, 2006]. Ils possèdent une mâchoire supérieure fixe qui leur permet de saisir de grandes proies, alors que la condition initiale chez les téléostéens est une mâchoire supérieure protrusible. Deux formes apparentées au genre *Sphyræna* (représenté aujourd'hui par les barracudas) sont décrites par Arambourg [1952] dans les bassins phosphatés, à partir de dents très comprimées. La première, *S. fajumensis*, est connue en Égypte dans de nombreux sites éocènes [Dames, 1883a] et se retrouve dans les niveaux lutétiens des Ganntour. La seconde forme, plus rare, se rencontre dans l'Yprésien des Oulad Abdoun ; elle n'a pas encore été rattachée à une espèce. Toutes deux possèdent des dents pointues et falciformes formant des crochets antérieurs ainsi que des dents latérales plus petites. Les dents de *S. fajumensis* sont légèrement plus grandes et présentent une striation sur la moitié inférieure de la couronne alors que celles de la seconde espèce sont lisses. Le genre *Sphyræna* est également signalé dans l'Eocène d'Ad-Dakhla [Adnet *et al.*, 2010].

Arambourg [1952] a rapproché des dents et des fragments de mâchoires de l'espèce *Cybium dumonti* (fig. 15D), actuellement incluse dans le genre *Scomberodon* (voir Monsch [2004] pour une discussion). Ces restes sont fréquents dans les niveaux thanétiens et yprésiens des Oulad Abdoun et lutétiens des Ganntour. Les dents sont dressées, courtes, larges et dépourvues de cavité pulpaire différenciée ; certaines sont soudées par la racine aux os de la mâchoire.

Quelques petites dents coniques de l'Yprésien des Oulad Abdoun et du Thanétien des Oulad Abdoun et des Ganntour ont servi de base à la description de *Sphyrænodus chouberti* (fig. 15E) par Arambourg [1952]. Le genre avait originellement été décrit à partir de matériel du London Clay anglais [Agassiz, 1833-1844 ; Casier, 1966] ; il est considéré comme un Scombroidei *incertae sedis* [Monsch, 2004].

La famille des Trichiuridae, les poissons sabre, sont aujourd'hui formés d'une quarantaine d'espèces rencontrées dans les grands fonds marins [Nelson, 2006]. Ces poissons possèdent un corps très allongé et aplati latéralement, une nageoire dorsale très étendue et des dents fines

et longues. Quelques restes attribués à *Trichiurides* sont rapportés par Adnet *et al.* [2010] dans des niveaux éocènes d'Ad-Dakhla mais la plupart du matériel marocain connu est originaire des bassins phosphatés, où Arambourg [1952] décrit des restes attribués aux genres *Trichiurus* et *Eutrichiurides*. L'espèce *Trichiurus oshushunensis* est connue par des dents sigmoïdes trouvées dans les niveaux thanéliens et yprésiens de la plupart des bassins. Quelques dents présentant un plissement prononcé de l'émail sont peut-être référées à l'espèce *T. plicidens* (fig. 15B), dans le Lutétien du Bassin des Ganntour et l'Yprésien des Oulad Abdoun et des Ganntour. Le second genre, *Eutrichiurides*, diffère de *Trichiurus* par des dents dépourvues de cavité pulpaire visible et terminées par un capuchon d'émail barbelé transversal. Au moins trois espèces sont retrouvées dans les bassins phosphatés. *E. termieri* (Thanélien des Ganntour et Thanélien-Yprésien des Oulad Abdoun, fig. 15A) possède des dents avec des stries plus ou moins profondes sur une grande partie de leur surface et dénuées de véritable cavité pulpaire. *E. goberti* (Thanélien des Oulad Abdoun) possède des dents ornementées de fines stries régulières, verticales et serrées ; les dents possèdent également un capuchon comprimé qui ne forme pas de barbelure distincte. La section de la dent, subcirculaire à la base, est plus ou moins comprimée au-dessus. Chez l'espèce plus rare *E. orpiensis* (Danien de Meskala, fig. 15C), les dents possèdent un capuchon dont la barbelure est peu visible et leur section est circulaire sur toute la hauteur. La dentine, compacte, ne possède pas de cavité pulpaire et la surface de l'émail semble lisse mais laisse entrevoir de fines stries longitudinales sur une grande partie de sa hauteur.

La famille des Xiphiidae est actuellement représentée par l'espadaon, *Xiphias gladius*, et deux formes sont connues dans les bassins phosphatés. *Xiphiorhynchus priscus* (fig. 15F) est représenté dans les niveaux yprésiens des Oulad Abdoun par des rostrés isolés, dont la section transversale laisse apparaître deux paires de canaux nutritifs [Arambourg, 1952 ; Fierstine et Stringer, 2007]. D'autres rostrés ornementés de profondes stries longitudinales sont attribués à l'espèce *Cylindracanthus rectus* par Arambourg [1952] ; ils sont fréquents à l'Yprésien des Oulad Abdoun et au Lutétien des Ganntour. Ce genre est également signalé à Ad-Dakhla [Adnet *et al.*, 2010].

Des dents coniques et des dents broyeuses, très fréquentes dans les niveaux thanéliens et yprésiens des Oulad Abdoun et des Ganntour, sont attribués par Arambourg [1952] au genre *Sparus*. Ce genre, de la famille des Sparidae, correspond actuellement à la daurade royale. Les dents fossiles marocaines doivent cependant être révisées pour confirmer ou préciser leur détermination.

La famille des Eotrigonodontidae n'est connue qu'à l'état fossile. Elle est incluse au sein des Tetraodontiformes, un clade de Perciformes qui comprend entre autres les fugus, les diodons et les poissons lune. Le matériel connu correspond à de rares dents pharyngiennes isolées et falciformes ainsi qu'à quelques dents orales au bord crénelé, retrouvées dans les

niveaux maastrichtiens des Bassins des Oulad Abdoun et de Meskala [Arambourg, 1952]. Elles sont attribuées au genre *Stephanodus* (et à l'espèce *S. libycus* pour certaines). Herman [1972] cite des restes peu fréquents d'*Eotrigonodon serratus* et de l'Ostraciidae *Ostracion cf. meretrix* dans les niveaux daniens et yprésiens du Bassin des Oulad Abdoun. Tabaste [1963] a créé l'espèce *Eotrigonodon tabroumiti* à partir de quelques dents des Kem Kem beds mais ce matériel pourrait correspondre à des dents pharyngiennes de Semionotiformes [Dutheil, 1999a, 2000].

Actinopterygii incertae sedis

Les formes suivantes restent difficiles à classer et sont pour le moment simplement considérées comme des actinoptérygiens ou des téléostéens à la position systématique indéterminée.

Dans les argilites du Jbel Oum Tkout, l'espèce *Diplospondichthys moreau* (fig. 7C), décrite par Filleul et Dutheil en 2004, est connue par de nombreux spécimens au corps allongé. Les nageoires dorsale et anale semblent dépourvues de ptérygiophores et s'étendent jusqu'à la base du squelette caudal, qui est réduit. Le squelette axial est formé de vertèbres qualifiées de diplospondyles car elles possèdent un centrum divisé en deux parties. La présence de dents pharyngiennes et d'écussons dermiques épineux le long du corps complètent cette mosaïque de caractères qui rend toute tentative de classification complexe. Perçue proche des téléostéens, l'espèce ne semble présenter d'affinités phylogénétiques solides avec aucune forme actuelle ou fossile.

Stromerichthys aethiopicus est connu à partir d'écailles en provenance des Kem Kem beds [Tabaste, 1963]. Un temps rattaché aux Amiiiformes, sa position phylogénétique reste mal connue. Il a été décrit dans les niveaux cénomaniens de Bahariya (Égypte) où dents et écailles n'ont pas été trouvées associées [Weiler, 1935]. Il est probable que les écailles attribuées à cette espèce appartiennent en fait au ginglymode *Obaichthys africanus* récemment décrit par Grande [2010]. Des écailles similaires ont été signalées dans des niveaux du Cénomaniens inférieur de Charentes, en France [voir Vullo et Néraudeau, 2008].

Araripichthys est un genre aux affinités incertaines, caractérisé par un corps élevé recouvert de petites écailles, une nageoire dorsale très développée et des mâchoires édentées. Une première espèce a été décrite en provenance de l'Albien de la Formation Santana, au Brésil, puis une seconde, *Araripichthys corythophorus* (fig. 8C), a été signalée dans le Turonien de Goulmima [Silva Santos, 1985b ; Cavin, 1997a]. Plus récemment, le genre a été reconnu dans l'Aptien du Venezuela [Maisey et Moody, 2001] et dans l'Albien et le Turonien du Mexique [Alvarado-Ortega et Brito, 2011 et Blanco et Cavin, 2003 respectivement].

Idrissia jubae (fig. 10B) est un téléostéen de petite taille, à la tête volumineuse et aux mâchoires munies de petites dents. Il est retrouvé au Jbel Tselfat et est également connu à

Floreste, en Italie [Arambourg, 1954, Leonardi, 1966]. Le peu de spécimens décrits, leur faible état de préservation et l'absence de caractères réellement exclusifs ne permettent pas de statuer précisément sur ses relations phylogénétiques. Un temps perçu comme un Stomiiformes, l'espèce est considérée comme un Teleostei *incertae sedis* [voir Arambourg, 1954 ; Weitzman, 1967 ; Prokofiev, 2005 ; Khalloufi, 2010a, b].

La position phylogénétique d'une autre espèce du Jbel Tselfat, *Kermichthys daguini* (fig. 10C), reste problématique. Décrite par Arambourg en 1954 sous le genre *Thrissopater*, elle était initialement considérée comme un « trait d'union » entre les Elopidae et les Clupeomorpha, avant d'être incluse dans les « Salmoniformes » par Taverne [1993]. Certains auteurs y voient plutôt un Euteleostei basal [Fielitz, 2002 ; Gallo *et al.*, 2009], un important groupe de téléostéens possédant une petite ossification paire au niveau du squelette caudal, le stégural. Seul un spécimen est connu au Maroc et un autre est signalé à Floreste par Leonardi [1966], tous deux assez mal préservés. L'espèce possède un corps et une tête allongés et de grandes écailles cycloïdes. Peu de caractères lui sont propres, si ce n'est une fusion des trois dernières vertèbres et d'un uroneural, au niveau du squelette caudal [Arambourg, 1954 ; Taverne, 1993 ; Khalloufi, 2010b].

L'espèce *Protostomias maroccanus* (fig. 9D), placée au sein des Stomiiformes lors de sa description originale [Arambourg 1943, 1954, voir aussi Taverne, 1991] est actuellement considérée comme un téléostéen aux affinités phylogénétiques incertaines [Prokofiev, 2005 ; Khalloufi, 2010a, b]. Sa morphologie est particulière, avec un corps très allongé, des nageoires impaires réduites et situées très postérieurement, une hypertrophie des plaques osseuses infraorbitaires et surtout une mâchoire courte mais qui porte d'imposantes dents caniniformes. La plupart des spécimens subcomplets retrouvés ont une proie entière dans leur cavité abdominale, restes d'un dernier repas. Cette espèce partage de nombreuses similitudes avec les genres *Pronotacanthus*, *Spaniodon* et *Thrissopteroides*, connus au Santonien de Sahel Alma (Liban).

Le genre *Gaudryella*, bien connu au Liban [Patterson, 1970 ; Forey *et al.*, 2003], est signalé à Agoult par Bannikov *et al.*, [2010]. Il est placé dans une position indéterminée et basale au sein des Euteleostei [Fielitz, 2002], après avoir été entre autre considéré comme un clupéomorphe et un « salmoniforme » [Pictet et Humbert, 1866 ; Patterson, 1970].

Discussion – évolution des paléichthyofaunes au cours du temps

Malgré une superficie limitée, le Maroc offre une grande diversité de sites paléontologiques, dont la plupart sont encore activement fouillés. L'abondance et l'étendue

des régions fossilifères s'expliquent en partie par la topographie actuelle du pays, largement montagneux, et par le climat, chaud et sec une partie de l'année. De telles conditions, associées à l'érosion des roches par l'action du chergui et d'autres vents forts, sont très favorables au dégagement des affleurements.

Le Trias, dont la connaissance se résume principalement aux fossiles du Couloir d'Argana, contient une faible diversité de poissons par comparaison avec les fossiles de tétrapodes récoltés [voir Khaldoune *et al.*, ce volume]. Les restes de dipneustes dominent l'ichthyofaune et les quelques actinoptérygiens présents appartiennent à des groupes basaux (Perleidiformes et Redfieldiiformes) qui n'ont plus de représentants actuels. Perleidiformes et Redfieldiiformes étaient auparavant inclus dans le grade des Paleonisciformes, dont le morphotype présente classiquement un crâne aux os massifs et peu mobiles, un corps couvert d'écailles ganoïdes, un squelette axial incomplètement ossifié et une nageoire caudale hétérocerque. Ce morphotype, très commun du Carbonifère au Trias (par exemple les faciès Muschenkalk allemands et français, le site italo-suisse du Monte San Giorgio mais également les bassins houillers carbonifères anglais de Commentry), se retrouve épisodiquement dans quelques rares sites du Jurassiques inférieur (tel que le Newark Supergroup américain) et devient absent dès le Jurassique moyen. Le registre jurassique marocain est pauvre et les restes, principalement composés de microfossiles très résistants (écailles ganoïdes, dents), indiquent des conditions de préservation peu favorables. Le biais de préservation est donc important et seule la présence de *Ginglymodi* et de *Pycnodontes* est confirmée. Ces clades sont parmi les plus abondants dans les assemblages jurassiques et permettent difficilement de situer les relations biogéographiques du Maroc, alors localisé sur la marge méridionale de la Téthys. Au niveau mondial, les faunes jurassiques renferment principalement des néoptérygiens basaux (holostéens, pycnodontes), nombreux, et une diversité croissante de téléostéens basaux. Cette tendance globale se confirme dans les localités du Crétacé marocain, exception faite d'Anoual. Dans ce site, malgré la présence très probable de téléostéens, l'assemblage d'actinoptérygiens reste largement dominé par les écailles ganoïdes. Le biais de préservation y est toutefois encore important.

A la base du Crétacé supérieur, les Kem Kem beds offrent un bel échantillonnage d'actinoptérygiens avec certains clades actuels, comme les *Lepisosteidae* et les *Notopteridae*, dont les formes marocaines sont parmi les plus anciens représentants. D'autres clades typiquement crétacés, comme les *tselfatiiformes* et les *ichthyodectiformes*, ajoutent en plus un cachet marin à cette faune essentiellement continentale ; la reconstitution du site comme un milieu deltaïque et saumâtre s'en trouve confirmée. Cet assemblage présente des affinités phylogénétiques fortes avec les faunes brésiliennes qui permettent de reconstituer l'histoire biogéographique de l'Afrique et de l'Amérique du Sud à la suite de la dislocation du

Gondwana occidental [voir Cavin *et al.*, 2010, ce volume ; Maisey, 2000, 2011] et l'ouverture de l'Atlantique Sud.

Au Cénomanién supérieur et au Turonien inférieur, le niveau de la mer et la température des eaux de surface sont globalement très élevés. Les localités marocaines connues sont principalement marines, ce qui entraîne un important biais lors de la comparaison avec les sites plus anciens, majoritairement continentaux. La faune est cependant très différente avec une prédominance de téléostéens, qui deviennent alors très diversifiés. Les pycnodontes et les formes à écailles ganoïdes sont plus rares et de ces derniers, seuls un *Aspidorhynchidae* peu fréquent est connu au Jbel Tselfat (et également signalé à Agoult) et un *Macrosemiidae* à Agoult. Le registre fossile au Maroc est à cette époque un bon reflet des faunes du Crétacé supérieur puisque la plupart des clades suprafamiliaux d'actinoptérygiens connus à cette époque y sont représentés, avec seulement quelques exceptions comme les myctophiformes ou les anguilliformes. Les formes marocaines restent cependant peu dérivées par rapport aux espèces actuelles et sont généralement en position basale au sein de leur clade respectif. L'abondance des taxons retrouvés au Crétacé supérieur concorde avec ce qui est connu dans d'autres régions, comme en Angleterre, et de manière générale à un niveau mondial [Cavin *et al.*, 2007 ; Lloyd et Friedman, 2012]. Le remplacement observé au sein des faunes d'actinoptérygiens du Maroc de la base du Crétacé supérieur d'espèces dulçaquicoles, appartenant plutôt à d'anciennes lignées, par des faunes marines composées de taxons plus dérivés est lié à des changements des connexions paléogéographiques et à des changements environnementaux. Mais cette succession est également une illustration, à une échelle régionale, du phénomène de diversification des actinoptérygiens qui semble se dérouler principalement en milieu marin. Elle constitue un contre-exemple à la récente hypothèse suggérant des origines dulçaquicoles pour les lignées d'actinoptérygiens suivies de dispersions en milieu marin [Vega et Wiens, 2012]. Les argilites dulçaquicoles du Jbel Oum Tkout constitue cependant une intéressante exception avec une faune qu'il est difficile de commenter tant elle paraît singulière. Les clupéomorphes et les acanthomorphes, taxons généralement rencontrés dans des milieux marins au Crétacé supérieur, cotoient les polyptères et les ostéoglossomorphes dans un milieu reconstitué comme un lac ou une mare. L'absence de gisement contemporain présentant des conditions environnementales comparables explique probablement l'originalité de cette faune et rend complexe toute étude de ses relations biogéographiques.

Bien que rapprochées dans le temps, les faunes marocaines du Cénomanién supérieur-Turonien diffèrent entre elles par leur composition et leurs relations biogéographiques. La faune d'Agoult présente des affinités avec la Téthys Centrale, indiquant l'arrivée de la transgression cénomano-turonienne par le nord-est, alors que la faune de Goulmima présente des affinités avec les assemblages de l'Atlantique Sud et de la Téthys occidentale, indiquant probablement une connexion marine à l'ouest. Quelques gisements de l'Atlantique Sud,

comme les Formations brésiliennes de Cotinguiba et de Pelotas, possèdent également des faunes à forte influence téthysienne constituées notamment d'Enchodontidae, de Dercetidae et du pycnodonte *Nursallia* [Gallo *et al.*, 2006, 2011]. Ces affinités renforcent l'idée d'une connexion entre le sud de l'Atlantique Sud et la Téthys Centrale, peut-être via un corridor transsaharien situé à l'est du Maroc, entre l'Algérie et le Gabon, par l'intermédiaire du Fossé de la Benoué. Cette connexion, mise en évidence essentiellement par des ammonites [Meister *et al.*, 1992, 2003], se prolonge à l'ouest jusqu'au bassin de Sergipe au Brésil. La position paléogéographique du Jbel Tselfat, issu d'une nappe de charriage, reste imprécise mais la localité devait être située sur la marge sud de la Téthys. Sa faune paraît proche des assemblages de la Téthys Centrale (Liban, Croatie, Italie) et occidentale (Mexique). La présence de formes plus rares (comme *Protostomias*) et l'abondance de certains taxons (comme les aulopiformes) rappellent la faune du site libanais de Sahel Alma, daté du Santonien et également reconstitué comme un environnement marin profond.

Dès la fin du Crétacé, les bassins phosphatés offrent des dépôts relativement continus du Maastrichtien au Lutétien. Les faunes sont bien distinctes en fonction des niveaux et leur succession permet de mieux comprendre la mise en place des faunes cénozoïques, déjà très apparentées aux faunes actuelles. Pycnodontes et aulopiformes sont nombreux au Maastrichtien et constituent la majorité des restes d'actinoptérygiens retrouvés, les autres taxons, peu fréquents, étant principalement rapportés aux ichthyodectiformes et aux albuliformes. Dès la base du Danien, si pycnodontes et Enchodontidae sont encore retrouvés (mais peut-être liés, pour les Enchodontidae, à des remaniements du Crétacé comme cela s'observe pour les dents de sélaciens), les albuliformes et les élopiformes forment les éléments principaux de la faune avec la présence discrète de perciformes (surtout des Trichiuridae) ; ces trois derniers clades seront communs au moins jusqu'à l'Yprésien. A partir du Thanétien, les perciformes sont encore plus diversifiés et constituent l'essentiel de la faune, avec des formes proches des barracudas, des poissons sabres et des espadons actuels. La faune d'Ad-Dakhla, bien que peu diversifiée, est très proche de celle des bassins phosphatés à l'Eocène. La transition Crétacé-Tertiaire est donc marquée au Maroc par un changement faunique bien caractérisé, avec le passage d'une faune marine dominée par les pycnodontes et les téléostéens non-acanthomorphes à une faune marine riche en acanthomorphes et spécialement en perciformes. Cette tendance observée sur les sites marocains est encore une fois très proche de ce qui est observé au niveau mondial. Une étude plus détaillée de la succession des faunes au sein de la série phosphatée devrait permettre de tester les modèles d'extinction et de survivance proposés pour les actinoptérygiens au passage de la limite Crétacé/Paléogène [Cavin, 2001b ; Friedman, 2009].



Conclusion

Les ichthyofaunes marocaines illustrent la succession des faunes continentales de la Pangée et du Gondwana, et des faunes marines de la Téthys. Bien que discontinues et inégalement représentées dans le temps, elles confirment et apportent un complément aux observations réalisées à partir du registre fossile mondial. En particulier, la diversité et la richesse des localités crétacées documentent sur deux points importants de l'histoire des actinoptérygiens : la diversification des téléostéens au Crétacé supérieur et les changements fauniques lors de la transition Crétacé-Paléogène avec le développement des acanthomorphes. L'extension stratigraphique de plusieurs taxons est également étendue avec les découvertes marocaines : certains clades, comme les ostéoglossiformes et les stomiatiformes ont leurs plus anciennes formes connues alors que d'autres, comme les macrosémiiformes, leurs plus récentes. La composition des faunes du Trias et du Jurassique, plus réduite, est moins informative et correspond à la composition des faunes généralement connues à ces périodes. La plupart des localités marocaines fournissent encore de nombreux fossiles et la découverte récente de quelques gisements (comme Agoult ou le Jbel Oum Tkout) offre d'intéressantes perspectives pour leur étude future.

Remerciements

Les auteurs remercient Gaël Clément (MNHN Paris), Martha Richter, Zerina Johanson (BMNH, Londres) et Nour-Eddine Jalil (Univ. Cadi Ayyad, Marrakech) pour l'accès aux collections ; Philippe Loubry, Christian Lemzaouda (MNHN, Paris) et Hélène Bourget pour les photographies ; François Meunier et Jesús Alvarado-Ortega pour la relecture et les commentaires sur le manuscrit ; ainsi que Samir Zouhri (Univ. Hassan II, Casablanca) pour le résumé en arabe et pour avoir proposé l'écriture de ce chapitre. LC a été en partie financé par des bourses du Fonds national suisse pour la recherche scientifique (FNS 200020-146868), BK a en partie été financé par une bourse du CNPQ (150785/2011-9).

Bibliographie

- ADNET S., CAPPETTA H. & TABUCE R. (2010) – A Middle-Late Eocene vertebrate fauna (marine fish and mammals) from southwestern Morocco; preliminary report: age and palaeobiogeographical implications – *Geological Magazine*, **147**, 6, 860-870.
- AGASSIZ L. (1833-1844) – Recherches sur les poissons fossiles – Petitpierre, Neuchâtel. 1420p.
- AGASSIZ L. (1845) – Rapport sur les Poissons Fossiles de l'Argile de Londres – Report on the Fossil Fishes of the London Clay – *Report of the Fourteenth Meeting of the British Association for the Advancement of Science*, York, 279-310.
- AGNOLIN F. (2010) – A new species of the genus *Atlantoceratodus* (Dipnoiformes: Ceratodontoidei) from the Uppermost Cretaceous of Patagonia and a brief overview of fossil dipnoans from the Cretaceous and Paleogene of South America – *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium*, **1**, 2, 162-210.
- ALVARADO-ORTEGA J. & BRITO P.M. (2011) – A new species of *Araripichthys* (Teleostei, Elopoccephala) from the Tlayúa Formation (Cretaceous, Albian), Mexico – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**, 6, 1376-1381.
- ALVARADO-ORTEGA J., GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ K.A., BLANCO-PIÑÓN A., ESPINOSA-ARRUBARENA L. & OVALLES-DAMIÁN E. (2006) – Mesozoic Osteichthyans of Mexico. In: VEGA F.J., NYBORG T.G., PERILLIAT M.D.C., MONTELLANO-BALLESTEROS M., CEVALLOS-FERIZ S.R.S. & QUIROZ-BARROSO S.A., Eds., Studies on Mexican Paleontology – *Topics in Geobiology*, **24**, Springer, 169-207.
- ANDERSSON (=STENSIÖ) E. (1916) – Über einige Trias-Fische aus der Cava Trefontane, Tessin – *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala*, **15**, 13-33.
- ARAMBOURG C. (1935) – Note préliminaire sur les vertébrés fossiles des phosphates du Maroc – *Bulletin de la Société Géologique de France 5e série*, **5**, 413-440.
- ARAMBOURG C. (1943) – Note préliminaire sur quelques Poissons fossiles nouveaux – *Bulletin de la Société Géologique de France 5e série*, **13**, 281-288.
- ARAMBOURG C. (1950) – Nouvelles observations sur les Halécostomes et l'origine des Clupeidae – *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, **231**, 416-418.
- ARAMBOURG C. (1952) – Les Vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc, Algérie, Tunisie) – *Notes et mémoires du Service géologique du Maroc*, **92**, 1-372.
- ARAMBOURG C. (1954) – Les poissons crétacés du Jebel Tselfat – *Notes et mémoires du Service Géologique du Maroc*, **118**, 1-188.

- ARAMBOURG C. (1968) – A propos du genre *Clupavus* Aramb. (Rectification de nomenclature) – *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 2e série*, **39**, 6, 1236.
- ARAMBOURG C. & BERTIN L. (1958) – Super-ordres des holostéens et des halécostomes (Holostei et Halecostomi). *In: GRASSÉ P., Eds., Traité de Zoologie: anatomie, systématique, biologie*. 13, 3 – Agnathes et poissons, anatomie, éthologie et systématique – Masson, Paris, 2173-2203.
- ARRATIA G. (1999) – The monophyly of Teleostei and stem-group teleosts. Consensus and disagreements. *In: ARRATIA G. & SCHULTZE H.P., Eds., Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich*, 265-334.
- ARRATIA G. (2008) – The varasichthyid and other crossognathiform fishes, and the Break-up of Pangaea. *In: CAVIN L., LONGBOTTOM A. & RICHTER M., Eds., Fishes and the Break-up of Pangaea – Special Publications*, **295**, Geological Society, Londres, 71-92.
- BANNIKOV A.F. & BACCHIA F. (2000) – A remarkable clupeomorph fish (Pisces, Teleostei) from a new Upper Cretaceous marine locality in Lebanon – *Senckenbergiana lethaea*, **80**, 3-11.
- BANNIKOV A.F., CARNEVALE G. & ZORZIN R. (2010) – A new Cenomanian marine fish assemblage from southeastern Morocco – *Fifth International Meeting on Mesozoic Fishes*, Saltillo, Mexique, 23.
- BARDACK D. & SPRINKLE G. (1969) – Morphology and Relationships of Saurocephalid Fishes – *Fieldiana - Geology*, **16**, 12, 297-340.
- BARDACK D. & TELLER-MARSHALL S. (1980) – *Tselfatia* new first records from North America and Yugoslavia – *Journal of Paleontology*, **54**, 5, 1075-1083.
- BARDET N., GHEERBRANT E., CAPPETTA H., NOUBHANI A., JOUVE S., BOURDON E., PEREDA SUBERBIOLA X., JALIL N.E., VINCENT P., HOUSSAYE A., SOLÉ F., EL HOUSSAINI DARIF K., ADNET S., RAGE J.C., LAPPARENT DE BROIN F.D., SUDRE J., BOUYA B., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (2014) – Les Vertébrés des Phosphates crétacés-paléogènes (70,6 – 46,6 Ma) du Maroc – *XXX, ce volume*, XX-XX.
- BARTHOLOMAI A. (2004) – The large aspidorhynchid fish, *Richmondichthys sweeti* (Etheridge Jnr and Smith Woodward, 1891) from Albian marine deposits of Queensland, Australia – *Memoirs of the Queensland Museum*, **49**, 521-536.
- BARTRAM A.W.H. (1977) – The Macrosemiidae, a Mesozoic family of holostean fishes – *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, **29**, 137-234.
- BELTAN L. (1957) – Etude d'un neurocrâne de *Lepidotes* du Bathonien du Maroc – *Bulletin de la Société Géologique de France 6e série*, **7**, 8-9, 1091-1106.
- BERG L.S. (1937) – A classification of fish-like vertebrates – *Bulletin de l'Académie des Sciences de l'URSS – Classe des sciences mathématiques et naturelles*, 1277-1280

- BERG L.S. (1940) – Classification of fishes, both recent and fossil – *Travaux de l'Institut Zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS*, **5**, 1-517.
- BERTIN L. & ARAMBOURG C. (1958) – Superordre des Téléostéens (Teleostei). In: GRASSÉ P., Eds., *Traité de Zoologie*. 13(3) – Masson et Cie, Paris, 2204-2500.
- BETANCUR R.R., BROUGHTON R.E., WILEY E.O., CARPENTER K., LÓPEZ J.A., LI C., HOLCROFT N.I., ARCILA D., SANCIANGCO M., CURETON II J. C., ZHANG F., BUSER T., CAMPBELL M.A., BALLESTEROS J.A., ROA-VARON A., WILLIS S., BORDEN W.C., ROWLEY T., RENEAU P.C., HOUGH D.J., LU G., GRANDE T., ARRATIA G. & ORTÍ G. (2013) – The Tree of Life and a New Classification of Bony Fishes – *PLOS Currents Tree of Life*, 2013 Apr 18 [last modified: 2013 Apr 23], Edition 1. doi: 10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccaee75bb165c8c26288.
- BLANCO A. & CAVIN L. (2003) – New Teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo (NE Mexico) – *Comptes Rendus Palevol*, **2**, 5, 299-306.
- BLANCO A. & FREY E. (2001) – First occurrence of *Nursallia* sp. (Pycnodontoidei) in marine sediments of the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo, NE Mexico and its significance – *6th European Workshop on Vertebrate Palaeontology*, Florence et Montevarchi, Italie, 20.
- BLANCO A., STINNESBECK W., LÓPEZ-OLIVIA J.G., FREY E., ADATTE T. & GONZÁLEZ A.H. (2001) – Vallecillo, Nuevo León: una nueva localidad fosilífera del Cretácico Tardío en el noreste de México – *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **18**, 2, 186-199.
- BLEEKER P. (1849) – Bijdrage tot de kennis der ichthyologische fauna van het eiland Madura, met beschrijving van eenige nieuwe soorten – *Verhandelingen van het Bataviaasch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen*, **22**, 8, 1-16.
- BLEEKER P. (1851) – Bijdrage tot de kennis der Chirocentroïdei, Lutodeiri, Butirini, Elopes, Notopteri, Salmones, Echeneoïdei en Ophidini van den Soenda-Molukschen Archipel – *Verhandelingen van het Bataviaasch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen*, **24**, 7, 1-24 + 25-32.
- BLEEKER P. (1856) – Beschrijvingen van nieuwe of weinig bekende vischsoorten van Manado en Makassar, grootendeels verzameld op eene reis naar den Molukschen Archipel in het gevolg van den Gouverneur Generaal Duymaer van Twist – *Acta Societatis Regiae Scientiarum Indo-Neêrlandicae*, **1**, 6, 1-80.
- BLEEKER P. (1859) – Enumeratio specierum piscium hucusque in Archipelago Indico observatarum, adjectis habitationibus citationibusque, ubi descriptiones earum recentiores reperiuntur, nec non speciebus Musei Bleekeriani Bengalensibus, Japonicis, Capensis Tasmanicisque – *Langii & Soc*, 276p.

- BLOT J. (1987) – L'ordre des Pycnodontiformes – *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca*, **V**, 1-211.
- BONAPARTE C.L. (1831) – Saggio di una distribuzione metodica degli animali vertebrati – Antonio Boulzaler, Rome, 144p.
- BONAPARTE C.L. (1835) – Prodromus systematis ichthyologiae – *Nuovi Annali delle Scienze naturali Bologna*, **Ser. 1, ann. 2**, v. 4 [1840], 181-196, 272-277.
- BONAPARTE C.L. (1845) – Specchio generale del sistema ittologico – *Atti della sesta Riunione degli Scienziati Italiani, Milano*, 386-390.
- BONDE N. (2008) – Osteoglossomorphs of the marine Lower Eocene of Denmark – with remarks on other Eocene taxa and their importance for palaeobiogeography. *In: CAVIN L., LONGBOTTOM A. & RICHTER M., Eds., Fishes and the Break-up of Pangaea – Special Publications*, **295**, Geological Society, Londres, 253-310.
- BRITO P.M. (1988) – La structure du suspensorium de *Vinctifer*, poisson actinoptérygien mésozoïque : remarques sur les implications phylogénétiques – *Geobios*, **21**, 6, 819-823.
- BRITO P.M. (1997) – Révision des Aspidorhynchidae (Pisces, Actinopterygii) du Mésozoïque : ostéologie, relations phylogénétiques, données environnementales et biogéographiques – *Geodiversitas*, **19**, 4, 681-772.
- BRITO P.M. & MAYRINCK DE D. (2008) – Overview of the Cretaceous Marine Otophysi (Teleostei-Ostariophysi) – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, suppl.3, 56A-57A.
- BRITO P.M., MEUNIER F.J., CLÉMENT G. & GEFFARD-KURIYAMA D. (2010) – The histological structure of the calcified lung of the fossil coelacanth *Axelrodichthys araripensis* (Actinistia: Mawsoniidae) – *Palaeontology*, **53**, 6, 1281-1290.
- CANDEIRO C.R.A., FANTI F., THERRIEN F. & LAMANNA M.C. (2011) – Continental fossil vertebrates from the mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) Alcântara Formation, Brazil, and their relationship with contemporaneous faunas from North Africa – *Journal of African Earth Sciences*, **60**, 3, 79-92.
- CAPPETTA H., BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X., ADNET S., AKKRIM D., AMALIK M. & BENABDALLAH A. (sous presse) – Marine vertebrate faunas from the Maastrichtian phosphates of Benguérir (Ganntour basin, Morocco): biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoecology – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- CARROLL R.L. (1988) – Vertebrate Paleontology and Evolution – W. H. Freeman and Company, New York, 698p.
- CARNEVALE G. (2008) – Miniature deep-sea hatchetfish (Teleostei: Stomiiformes) from the Miocene of Italy – *Geological Magazine*, **145**, 1, 73-84.

- CARNEVALE G. & RINDONE A. (2011) – The teleost fish *Paravinciguerrria praecursor* Arambourg, 1954 in the Cenomanian of north-eastern Sicily – *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **50**, 1, 1-10.
- CASIER E. (1966) – Faune ichthyologique du London Clay. Trustees of the British Museum (Natural History), London. xiv+496p.
- CAVIN L. (1995) – *Goulmimichthys arambourgi* n. g., n. sp., un Pachyrhizodontidae (Actinopterygii, Teleostei) d'une nouvelle localité à nodules fossilifères du Turonien inférieur marocain – *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences, série IIa*, **321**, 1049-1054.
- CAVIN L. (1997a) – Nouveaux Teleostei du gisement du Turonien inférieur de Goulmima (Maroc) – *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, **325**, 10, 719-724.
- CAVIN L. (1997b) – Supposed and direct evidence of trophic relationships within the marine fish community of the Lower Turonian of Goulmima, Morocco – *1st European Workshop on Vertebrate Palaeontology*, http://2dggf.dk/publikationer/dggf_on_line/vol_1/lionelca.htm.
- CAVIN L. (1999a) – A new Clupavidae (Teleostei, Ostariophysi) from the Cenomanian of Daoura (Morocco) – *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, **329**, 9, 689-695.
- CAVIN L. (1999b) Occurrence of a juvenile teleost *Enchodus* sp., in a fish gut content from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Special Papers in Palaeontology*, **60**, 57-62.
- CAVIN L. (2001a) – Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulmimichthys arambourgi* Cavin, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco – *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **94**, 509-535.
- CAVIN L. (2001b) – Effects of the Cretaceous-Tertiary event on bony fishes. In: BUFFETAUT E. & KOEBERL C., Eds., Geological and Biological Effects of Impact Events – Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 141-158.
- CAVIN L. (2010) – Diversity of Mesozoic Semionotiformes and the origin of gars (Lepisosteidae) – *Naturwissenschaften*, **97**, 1035-1040.
- CAVIN L., BARDET N., CAPPETTA H., GHEERBRANT E., IAROCHÈNE M. & SUDRE J. (2000) – A new Palaeocene albulid (Teleostei: Elopomorpha) from the Ouled Abdoun phosphatic basin, Morocco – *Geological Magazine*, **137**, 5, 583-591.
- CAVIN L., BOUDAD L., DUFFAUD S., KABIRI L., LE LOEUFF J., ROUGET I. & TONG H. (2001) – L'évolution paléoenvironnementale des faunes de poissons du Crétacé supérieur du bassin du Tafilalt et des régions avoisinantes (Sud-Est du Maroc) : implications paléobiogéographiques – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences – Series IIA – Earth and Planetary Sciences*, **333**, 677-683.

- CAVIN L., BOUDAD L., TONG H. & BUFFETAUT E. (2014) – Vertébrés du Crétacé supérieur basal (Cénomaniens-Turonien) du Plateau des Hamadas, SE du Maroc – *XXX, ce volume*, XXX-XXX.
- CAVIN L. & BRITO P.M. (2001) – A new Lepisosteidae (Actinopterygii: Ginglymodi) from the Cretaceous of the Kem Kem beds, southern Morocco – *Bulletin de la Société géologique de France*, **172**, 5, 661-670.
- CAVIN L. & DUTHEIL D.B. (1999) – A new Cenomanian ichthyofauna from Southeastern Morocco and its relationships with the other early Late Cretaceous Moroccan faunas – *Geologie en Mijnbouw*, **78**, 261-266.
- CAVIN L., FOREY P. & GIERSCH S. (2013) – Osteology of *Eubiodectes libanicus* (Pictet & Humbert, 1866) and some other ichthyodectiformes (Teleostei): phylogenetic implications – *Journal of Systematic Palaeontology*, **11**, 2, 115-177.
- CAVIN L. & FOREY P.L. (2001) – Osteology and systematic affinities of *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey 1997 (Teleostei: Osteoglossomorpha) – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **133**, 1, 25-52.
- CAVIN L. & FOREY P.L. (2004) – New mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii: Actinistia) remains from the Cretaceous of the Kem Kem beds, Southern Morocco. *In*: ARRATIA G. & TINTORI A., Eds., *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 493-506.
- CAVIN L. & FOREY P.L. (2008) – A new tselatiiform teleost from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of the Kem Kem beds, Southern Morocco. *In*: ARRATIA G., SCHULTZE H.P. & WILSON M.V.H., Eds., *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 199-216.
- CAVIN L., SUTEETHORN V., BUFFETAUT E. & TONG H. (2007) – A new Thai Mesozoic lungfish (Sarcopterygii, Dipnoi) with an insight into post-Palaeozoic dipnoan evolution – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **149**, 141-177.
- CAVIN L., TONG H., BOUDAD L., MEISTER C., PIUZ A., TABOUELLE J., AARAB M., AMIOT R., BUFFETAUT E., DYKE G., HUA S. & LE LOEUFF J. (2010) – Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco: an overview – *Journal of African Earth Sciences*, **57**, 5, 391-412.
- CHALIFA Y. (1996) – New species of *Enchodus* (Aulopiformes: Enchodontidae) from the Northern Negev, Israel, with comments on evolutionary trends in the Enchodontoidei. *In*: ARRATIA G. & SCHULTZE H.P., Eds., *Mesozoic Fishes 1 – Systematics and Paleogeology* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 349-367.

- CHANG M.M. & CHOU C.C. (1977) – On Late Mesozoic fossil fishes from Zhejiang Province, China – *Memoirs of the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica* **12**, 1-60.
- CHURCHER C.S. & IULIIS DE G. (2001) – A new species of *Protopterus* and a revision of *Ceratodus humei* (Dipnoi: Ceratodontiformes) from the Late Cretaceous Mut Formation of Eastern Dakhleh Oasis, Western Desert of Egypt – *Palaeontology*, **44**, 2, 305-323.
- COELHO P.M., GALLO V. & FIGUEIREDO DE F. (2002) – Remarks on the enchodontid fishes from the Atlântida Formation, Pelotas Basin – *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **74**, 2, 361-370.
- COLO G. (1961) – Contribution à l'étude du Jurassique du Moyen Atlas septentrional – *Notes et mémoires du Service Géologique du Maroc*, **139**, 1-227.
- COPE E.D. (1871a) – Contribution to the Ichthyology of the Lesser Antilles – *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, **14**, 3, 445-483.
- COPE E.D. (1871b) – Observations on the Systematic Relations of the Fishes – *The American Naturalist*, **5**, 8/9, 579-593.
- COPE E.D. (1873) – On the Families of Fishes of the Cretaceous Formation of Kansas – *Proceedings of the American Philosophical Society held at Philadelphia for the promoting useful knowledge*, [1872], **12**, 86, 327-357.
- COPE E.D. (1887) – Geology and Palaeontology – Zittel's Manuel of Palaeontology – *The American Naturalist*, **21**, 11, 1014-1019.
- COSTA O.G. (1854-1856) – Paleontologia del Regno di Napoli, Parte II. Stabilimento Tipographico di G. Cataneo, Naples, 380p.
- CROOK A.R. (1892) – Ueber einige fossile Knochenfische aus der mittleren Kreide von Kansas – *Palaeontographica*, **39**, 107-124.
- CUMBAA S.L. & MURRAY A.M. (2008) – New Late Cretaceous pachyrhizodontid and enchodontoid fishes and associated ichthyofauna from the Northwest Territories, Canada. In: ARRATIA G., SCHULTZE H.P. & WILSON M.V.H., Eds., *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 229-256.
- DAGET J. (1950) – Révision des affinités phylogénétiques des Polyptéridés – *Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire*, **36**, 1-178.
- DAIMERIES A. (1888) – Notes ichthyologiques (Système Landénien) – *Annales de la Société Royale malacologique de Belgique - Bulletin des séances de la Société Royale Malacologique de Belgique*, **23**, XLII-XLIII.

- DAIMERIES A. (1891) – Notes ichthyologiques – *Annales de la Société Royale malacologique de Belgique – Bulletin des séances de la Société Royale Malacologique de Belgique*, **26**, LXXIII-LXXVII.
- DAMES W. (1883a) – Über eine tertiäre Wirbelthierfauna von der westlichen Insel des Birket-el-Qurun im Fajum (Aegypten) – *Sitzungsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, **6**, 129-153.
- DAMES W. (1883b) – Ueber *Ancistrodon* Debey – *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft*, **35**, 4, 656-670.
- DARTEVELLE E. & CASIER E. (1949) – Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines. II – *Annales du Musée du Congo belge. Série A (Minéralogie, Géologie, Paléontologie)*, **2**, 2, 201-256.
- DEESRI U., LAUPRASERT K. SUTEETHORN V., WONGKO K. & CAVIN L. (2014) – A new species of the ginglymodian fish *Isanichthys* (Actinopterygii, Holostei) from the Late Jurassic Phu Kradung Formation, northeastern Thailand – *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**, 2, 313-331. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2012.0013>.
- DE PINNA M.C.C. (1996) – Teleostean monophyly. In: STIASSNY M.L.J., PARENTI L.R. & JOHNSON G.D., Eds., *Interrelationships of Fishes* – Academic Press, San Diego, Londres, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto, 147-162.
- DERYCKE C., LELIÈVRE H. & CLÉMENT G. (2014) – Paléobiodiversité des gnathostomes du Dévonien du Maroc – XXX, **ce volume**, XXX-XXX.
- DIXON F. (1850) – The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous Formations of Sussex. Longman, Brown, Green and Longman, Londres, 422p.
- DUTHEIL D.B. (1998) – First articulated fossil Cladistia – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**, supplement 3, 39A.
- DUTHEIL D.B. (1999a) – An overview of the freshwater fish fauna from the Kem Kem beds (Late Cretaceous: Cenomanian) of southeastern Morocco. In: ARRATIA G. & SCHULTZE H.P., Eds., *Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 553-563.
- DUTHEIL D.B. (1999b) – The first articulated fossil cladistian: *Serenoichthys kemkemensis*, gen. et sp. nov., from the Cretaceous of Morocco – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**, 2, 243-246.
- DUTHEIL D.B. (2000) – Les Cladistia du Cénomanién continental du Sud-est marocain et les ichthyofaunes associées – Implications biostratigraphiques, taphonomiques, paléocéologiques et paléobiogéographiques – Diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris, 110p.

- DUTHEIL D.B. (2001) – New specimens of *Serenoichthys kemkemensis* (Cladistia: Polypteridae) from the Cenomanian of Morocco – *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Palaeoenvironments and Biodiversity*, Serpiano, Italie.
- DUTHEIL D.B. (2009) – Two new short-bodies Cladistia (Actinopterygii) from the Kem Kem Beds (Cenomanian of Morocco) – *1st International Congress on North African Vertebrate Palaeontology*, Marrakech, Maroc, 23.
- DUTRA M.F.A. & MALABARBA M.C.S.L. (2001) – Peixes do Albiano-Cenomaniano do Grupo Itapecuru no estado do Maranhão, Brasil. In: ROSSETTI D.D.F., GÓES A.M. & TRUCKENBRODT W., Eds., O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú – *Coleção Friedrich Katzer*, Museu Paraense Emílio Goeldi, 191-208.
- EL HOUSSAINI DARIF K., JALIL N.E., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2009) – Deux nouveaux téléostéens des gisements des Phosphates du Maroc (Bassin des Ouled Abdoun, Eocène) : anatomie et systématique – *1st International Congress on North African Vertebrate Palaeontology*, Marrakech, Maroc, 66.
- ENGEL M.S., MCKELLAR R.C., GIBB S. & CHATTERTON B.D.E. (2012) – A new Cenomanian-Turonian (Late Cretaceous) insect assemblage from southeastern Morocco – *Cretaceous Research*, **35**, 88-93.
- ESTES R. (1969) – Studies on Fossil Phylloodont Fishes: Interrelationships and Evolution in the Phylloodontidae (Albuloidei) – *Copeia*, **2**, 317-331.
- FARA E., GAYET M. & TAVERNE L. (2007) – Les Gonorynchiformes fossiles : distribution et diversité – *Cybium*, **31**, 2, 125-132.
- FARA E., GAYET M. & TAVERNE L. (2010) – The Fossil Record of Gonorynchiformes. In: GRANDE T., POYATO-ARIZA F.J. & DIOGO R., Eds., Gonorynchiformes and Ostariophysan Relationships. A Comprehensive Review – *Series on Teleostean Fish Biology*, Science Publisher, Enfield, Jersey, Plymouth, 173-226.
- FIELITZ C. (2002) – A new Late Cretaceous (Turonian) basal euteleostean fish from Lac des Bois of the Northwest Territories of Canada – *Canadian Journal of Earth Sciences*, **39**, 11, 1579-1590.
- FIELITZ C. (2004) – The phylogenetic relationships of the †Enchodontidae (Teleostei, Aulopiformes). In: ARRATIA G., WILSON M.V.H. & CLOUTIER R., Eds., Recent Advances in the Origin and Early Radiation of Vertebrates – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 619-634.
- FIELITZ C. & SHIMADA K. (1999) – A new species of *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiiformes) from the Upper Cretaceous Carlile Shale of Western Kansas – *Journal of Paleontology*, **73**, 3, 504-511.

- FIERSTINE H.L. & STRINGER G.L. (2007) – Specimens of the Billfish *Xiphiorhynchus* van Beneden, 1871, from the Yazoo Clay Formation (Late Eocene), Louisiana – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, 1, 226-231.
- FIGUEIREDO DE F.J., GALLO V. & COELHO P.M. (2001) – First occurrence of *Rharbichthys* (Teleostei: Enchodontidae) in the Upper Cretaceous of Pelotas Basin (Atlântida Formation), Southern Brazil – *Boletim do Museu Nacional Nova Serie Geologia*, **61**, 1-8.
- FILLEUL A. & DUTHEIL D.B. (2001) – *Spinocaudichthys oumtkoutensis*, a freshwater acanthomorph from the Cenomanian of Morocco – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, 4, 774-780.
- FILLEUL A. & DUTHEIL D.B. (2004) – A peculiar diplospondylous actinopterygian fish from Cretaceous of Morocco – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 2, 290-298.
- FINK S.V. & FINK W.L. (1996) – Interrelationships of ostariophysan fishes (Teleostei). In: STIASSNY M.L.J., PARENTI L.R. & JOHNSON G.D., Eds., *Interrelationships of Fishes* – Academic Press, San Diego, Londres, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto, 209-249.
- FINK S.V., GREENWOOD P.H. & FINK W.L. (1984) – A Critique of Recent Work on Fossil Ostariophysan Fishes – *Copeia*, **1984**, 4, 1033-1041.
- FISHMAN A.P., PACK A.I., DELANEY R.G. & GALANTE R.J. (1986) – Estivation in *Protopterus*. In: BEMIS W.E., BURGGREN W.W. & KEMP N.E., Eds., *The biology and evolution of lungfishes* – *Journal of Morphology, Centennial Supplement*, 237-248.
- FOREY P.L. (1973) – A revision of the elopiform fishes, fossil and recent – *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology, supplement 10*, 1-222.
- FOREY P.L. (1997) – A Cretaceous notopterid (Pisces: Osteoglossomorpha) from Morocco – *South African Journal of Science*, **93**, 564-569.
- FOREY P.L. (1998) – History of the coelacanth fishes. Chapman & Hall, Londres, 419p.
- FOREY P.L. & CAVIN L. (2007) – A new species of *Cladocycclus* (Teleostei, Ichthyodectiformes) from the Cenomanian of Morocco – *Palaeontologia Electronica*, **10**, 3, 12A, 1-10.
- FOREY P.L. & GRANDE L. (1998) – An African twin to the Brazilian *Calamopleurus* (Actinopterygii: Amiidae) – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **123**, 2, 179-195.
- FOREY P., LITTLEWOOD D., RITCHIE P. & MEYER A. (1996) – Interrelationships of Elopomorph fishes. In: STIASSNY M., PARENTI L. & JOHNSON G., Eds., *Interrelationships of fishes* – Academic Press, New York, 175-192.
- FOREY P.L., LÓPEZ-ARBARELLO A. & MACLEOD N. (2011) – A New Species of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Morocco – *Palaeontologia Electronica*, **14**, 1, 7A, 1-12.

- FOREY P.L., YIL., PATTERSON C. & DAVIS C.E. (2003) – Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon – *Journal of Systematic Palaeontology*, **1**, 4, 227-330.
- FRIEDMAN M. (2009) – Ecomorphological selectivity among marine teleost fishes during the end-Cretaceous extinction – *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 13, 5218-5223.
- GALLO V., FIGUEIREDO DE F.J. & AZEVEDO S.A. (2009) – *Santanasalmo elegans* gen. et sp. nov., a basal euteleostean fish from the Lower Cretaceous of the Araripe Basin, northeastern Brazil – *Cretaceous Research*, **30**, 6, 1357-1366.
- GALLO V., FIGUEIREDO DE F.J. & CARVALHO M.S.S.D. (2011) – Síntese da paleoictiofauna marinha das bacias costeiras do Brasil e comentários sobre a paleoictiofauna cronocorrelata da margem oeste da África. In: GALLO V., BRITO P.M., DA SILVA H.M.A. & FIGUEIREDO DE F.J., Eds., *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África* – Interciência, Rio de Janeiro, 113-131.
- GALLO V., FIGUEIREDO DE F.J. & COELHO P.M. (2006) – Paleoictiofauna da Formação Atlântida, Cretáceo Superior da Bacia de Pelotas, Sul do Brasil. In: GALLO V., BRITO P.M., SILVA H.M.A. & FIGUEIREDO DE F.J., Eds., *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas* – Editoria Interciência, Rio de Janeiro, 113-13.
- GARASSINO A., PASINI G. & DUTHEIL D.B. (2006) – *Cretapenaeus berberus* n. gen., n. sp. (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) from the Late Cretaceous (Cenomanian) of southeastern Morocco – *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano* **147**, I, 3-17.
- GARASSINO A., ANGELI DE A. & PASINI G. (2008) – New decapod assemblage from the Upper Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Gara Sbaa, southeastern Morocco – *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano* **149**, I, 37-67.
- GAUDANT M. (1978) – Contribution à une révision des poissons crétacés du Jbel Tselfat (Rides préifaines, Maroc) – *Notes et mémoires du Service géologique du Maroc*, **39**, 272, 79-124.
- GAYET M. (1981) – Contribution à l'Étude Anatomique et Systématique de l'Ichthyofaune Cénomaniennne du Portugal. Deuxième partie : les Ostariophysaires – *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **67**, 2, 173-190.
- GAYET M. (1985) – Contribution à l'Étude Anatomique et Systématique de l'Ichthyofaune Cénomaniennne du Portugal. Troisième partie : Complément à l'étude des Ostariophysaires – *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **71**, 1, 91-118.

- GAYET M. (1986) – *Ramallichthys* Gayet du Cénomanién inférieur marin de Ramallah (Judée), une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi – *Mémoires du Museum national d'histoire naturelle, série C, sciences de la Terre*, **51**, 1-81.
- GAYET M. & MEUNIER F.J. (1983) – Ecailles actuelles et fossiles d'Osteoglossiformes (Pisces, Teleostei) – *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, **297**, 867-870.
- GAYET M. & MEUNIER F.J. (1991) – First discovery of Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polypteriformes) outside of Africa – *Geobios*, **24**, 4, 463-466.
- GAYET M. & MEUNIER F.J. (1992) – Polyptérisiformes (Pisces, Cladistia) du Maastrichtien et du Paléocène de Bolivie – *Geobios*, **M.S. n°14**, 159-168.
- GAYET M., MEUNIER F.J. & WERNER C. (2002) – Diversification in Polypteriformes and Special Comparison With the Lepisosteiformes – *Palaeontology*, **45**, 2, 361-376.
- GERVAIS P. (1852) – Zoologie et Paléontologie françaises (Animaux vertébrés) ou Nouvelles recherches sur les animaux vivants et fossiles de la France. 2 – Arthus Bertrand, Paris, 150p.
- GERVAIS H. & BOULART R. (1877) – Les Poissons. Synonymie – Descriptions – Mœurs – Frai – Pêche – Iconographie des espèces composant plus particulièrement la Faune française. 3. Les Poissons de Mer – Deuxième Partie – J. Rothschild, Paris, 292p.
- GHEERBRANT E., CAPPETTA H., RAGE J.C. & TABUCE R. (2014) – Les faunes de vertébrés marins et terrestres du Paléogène du Bassin d'Ouarzazate, Maroc – **ce volume**.
- GOODY P. C. (1969) – The relationships of certain Upper Cretaceous teleosts with special reference to the myctophoids – *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology, Supplement 7*, 1-255.
- GRAHAM J.B. (1997) – Air-Breathing Fishes: Evolution, Diversity, and Adaptation. Academic Press, San Diego, 299p.
- GRANDE L. (1982) – A revision of the fossil genus †*Dipomystus* with comments on the interrelationships of clupeomorph fishes – *American Museum Novitates*, **2728**, 1-34.
- GRANDE L. (1985) – Recent and extant clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of Clupeoids – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **181**, 2, 231-372.
- GRANDE L. (2010) – An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy: the resurrection of Holostei – *Copeia*, **Special Publication 6**, 1-863.
- GRANDE L. & BEMIS W.E. (1998) – A Comprehensive Phylogenetic Study of Amiid Fishes (Amiidae) Based on Comparative Skeletal Anatomy. An Empirical Search for

- Interconnected Patterns of Natural History – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **Memoir 4**, 1, 1-690.
- GRANDSTAFF B.S., SMITH J.B., LAMANNA M.C., LACOVARA K.J. & ABDEL-GHANI M.S. (2012) – *Bawitius*, gen. nov., a Giant Polypterid (Osteichthyes, Actinopterygii) from the Upper Cretaceous Bahariya Formation of Egypt – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **32**, 1, 17-26.
 - GREENWOOD P.H., ROSEN D.E., WEITZMAN S.H. & MYERS G.S. (1966) – Phyletic studies of teleostean fishes with a provisional classification of living forms – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **131**, 4, 339-455.
 - GUERIAU P., MOCUTA C., DUTHEIL D.B., COHEN S.X., THIAUDIÈRE D., The OT1 Consortium, CHARBONNIER S., CLEMENT G. & BERTRAND L. (2014) – Trace Elemental Imaging of Rare Earth Elements Discriminates Tissues at Microscale in Flat Fossils – *PLoS ONE* **9**, 1, e86946.
 - GUINOT D., ANGELI DE A. & GARASSINO A. (2008) – Marocarcinidae, a new eu-brachyuran family, and *Marocarcinus pasinii* n. gen., n. sp. from the Upper Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Gara Sbaa, southeastern Morocco (Crustacea, Decapoda, Brachyura) – *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano* **149**, I, 25-36.
 - GÜNTHER A.C.L.G. (1880) – An introduction to the study of fishes – Adam and Charles Black, Edimbourg, 720p.
 - HADDOUMI H., CHARRIÈRE A., ANDREU B. & MOJON P.O. (2008) – Les dépôts continentaux du Jurassique moyen au Crétacé inférieur dans le Haut Atlas oriental (Maroc) : paléoenvironnements successifs et signification paléogéographique – *Carnets de Géologie*, **Article 2008/06**, 1-29.
 - HAUG E. (1905) – Paléontologie. In: FOUREAU F., Ed., Documents scientifiques de la Missions saharienne, Mission Foureau-Lamy. 2 – *Publication de la Société de Géographie*, Masson et Cie, Paris, 751-832.
 - HAY O.P. (1929) – Second Bibliography and Catalogue of Fossil Vertebrata of North America. Vol. I – *Publications of the Carnegie Institute of Washington*, **390**, 1-916.
 - HECKEL J.J. (1856) – Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische Österreichs. Abhandlung II – *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, **11**, 1, 187-274.
 - HERMAN J. (1972) – Contribution à la connaissance de la faune ichthyologique des phosphates du Maroc – *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **95**, 2, 271-284.

- HOOKS III G.E., SCHWIMMER D.R. & WILLIAMS G.D. (1999) – Synonymy of the pycnodont *Phacodus punctatus* Dixon, 1850, and its occurrence in the Late Cretaceous of the southeastern United States – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**, 3, 588-590.
- HURLEY I.A., MUELLER R.L., DUNN K.A., SCHMIDT E.J., FRIEDMAN M., HO R.K., PRINCE V.E., YANG Z., THOMAS M.G. & COATES M.I. (2007) – A new time-scale for ray-finned fish evolution – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 1609, 489-498.
- HUTCHINSON P. (1973) – Revision of the redfieldiiform and perleidiiform fishes from the Triassic of Bekker's Kraal (South Africa) and Brookvale (New South Wales) – *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, **22**, 3, 233-354.
- IFRIM C., FREY E., STINNESBECK W., BUCHY M.C., GONZÁLEZ GONZÁLEZ A.H. & LÓPEZ OLIVA J.G. (2005) – The fish assemblage in Early Turonian carbonates at Vallecillo N.L., México – *Paleos Antiguo*, **1**, 43-51.
- IGMOUILLAN B., SADKI D., FEDAN B. & CHELLAI E.H. (2001) – Evolution géodynamique du Haut-Atlas de Midelt (Maroc) pendant le Jurassique : un exemple d'interaction entre la tectonique et l'eustatisme – *Bulletin de l'Institut scientifique, Rabat, section Sciences de la Terre*, **23**, 47-54.
- JALIL N.E. (1999) – Continental Permian and Triassic vertebrate localities from Algeria and Morocco and their stratigraphical correlations – *Journal of African Earth Sciences*, **29**, 1, 219-226.
- JANVIER P. (1996) – Early vertebrates. Oxford University Press, Oxford, 408p.
- JANVIER P. (2007) – Living Primitive Fishes and Fishes From Deep Time. In: MCKENZIE D.J., FARREL A.P. & BRAUNER C.J., Eds. Fish Physiology, Volume 26: Primitive Fishes – Academic Press, San Diego, 1-51.
- JARVIK E. (1980) – Basic structure and evolution of vertebrates. Vol. 1 – Academic Press, Londres, 575p.
- JOHANSON Z., LONG J.A., TALENT J.A., JANVIER P. & WARREN J.W. (2006) – Oldest coelacanth, from the Early Devonian of Australia – *Biology Letters*, **2**, 3, 443-446.
- JOHNSON D.G. & PATTERSON C. (1993) – Percomorph Phylogeny: A Survey of Acanthomorphs and a New Proposal – *Bulletin of Marine Science*, **52**, 1, 554-626.
- JOLEAUD L. (1907) – Notes sur quelques dents de Poissons fossiles du Rio de Oro (Sahara occidental) – *Bulletin de la Société Géologique de France 4^e série*, **7**, 514-516.
- JONET S. (1981) – Contribution à l'étude des Vertébrés du Crétacé portugais et spécialement du Cénomaniens de l'Estrémadure – *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **67**, 2, 191-306.

- JORDAN D.S. (1905) – A guide to the study of fishes. 2 – Henry Holt and Company, New York, 599p.
- JORDAN D.S. & GILBERT C.H. (1882) – Synopsis of the Fishes of North America – Washington Government Printing Office, 1018p.
- KEMP A. (1998) – Skull structure in post-Paleozoic lungfish – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**, 1, 43-63.
- KHALDOUNE F., GERMAIN D., JALIL N.E. & STEYER S. (2014) – Les vertébrés du Permien et du Trias du Maroc (Bassin d'Argana, Haut Atlas occidental) : fenêtre ouverte sur l'évolution autour de la grande crise fini-paléozoïque – **ce volume**.
- KHALLOUFI B. (2010a) – To be or not to be a Mesozoic stomiiform. Three candidates from Jbel Tselfat (Cenomanian-Turonian, Morocco) – *Fifth International Meeting on Mesozoic Fishes*, Saltillo, Mexique, 59.
- KHALLOUFI B. (2010b) – Révision de l'ichthyofaune du Crétacé supérieur du Jbel Tselfat, Maroc – Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 346p.
- KHALLOUFI B., OUARHACHE D. & LELIÈVRE H. (2010) – New paleontological and geological data about Jbel Tselfat (Upper Cretaceous of Morocco) – *Historical Biology*, **22**, 1-3, 57-70.
- KILIAN C. (1931) – Des principaux complexes continentaux du Sahara – *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*, **9**, 109-111.
- KRASSILOV V. & BACCHIA F. (2013) – New Cenomanian florule and a leaf mine from southeastern Morocco: Palaeoecological and climatological inferences – *Cretaceous Research*, **40**, 218-226.
- LAPPARENT DE A.F. (1955) – Etude paléontologique des vertébrés du Jurassique d'El Mers (Moyen Atlas) – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **124**, 1-36.
- LAVOCAT R. (1954) – Reconnaissance géologique dans les hammadas des confins algéro-marocains du Sud – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **116**, 1-148.
- LE LOEUFF J., LÄNG E., CAVIN L. & BUFFETAUT E. (2012) – Between Tendaguru and Bahariya: on the age of the Early Cretaceous dinosaur sites from the Continental Intercalaire and other African formations – *Journal of Stratigraphy*, **36**, 2, 486-502.
- LE LOEUFF J., METAIS E., DUTHEIL D.B., RUBINO J.L., BUFFETAUT E., LAFONT F., CAVIN L., MOREAU F., TONG H., BLANPIED C. & SBETA A. (2010) – An Early Cretaceous vertebrate assemblage from the Cabao Formation of NW Libya – *Geological Magazine*, **147**, 750-759.
- LECOINTRE G. & NELSON G. (1996) – Clupeomorpha, sister-group of Ostariophysii. In: STIASSNY M.L. J., PARENTI L.R. & JOHNSON G.D., Eds., Interrelationships of

Fishes – Academic Press, San Diego, Londres, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto, 193-207.

- LEONARDI A. (1966) – L'ittiofauna cenomaniana di Floresta – Messina – *Palaeontographia Italica*, **LX**, 33-67.
- LLOYD G.T. & FRIEDMAN M. (2012) – A survey of palaeontological sampling biases in fishes based on the Phanerozoic record of Great Britain – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **372**, 5-17.
- LOMBARDO C. (1995) – *Perleidus altolepis* (Actinopterygii, Perleidiformes) from the Kalkschieferzone of Ca' Del Frate (N. Italy) – *Geobios*, **M.S. n° 19**, 211-213.
- LONGBOTTOM A.E. (1984) – New Tertiary pycnodonts from the Tilemsi valley, Republic of Mali – *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **38**, 1-26.
- LOOMIS F.B. (1900) – Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochenfische aus der Kreide-Formation von Kansas – *Palaeontographica*, **46**, 213-283+ix.
- LÓPEZ-ARBARELLO A. (2012) – Phylogenetic Interrelationships of Ginglymodian Fishes (Actinopterygii: Neopterygii) – *PLoS ONE*, **7**, 7, e39370.
- LYELL C. (1847) – On the structure and Probable Age of the Coal-Field of the James River, near Richmond, Virginia – *The Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **3**, 1, 261-280.
- LYDEKKER R. (1889) Part III –Palæozoology Vertebrata. In: NICHOLSON H.A. & LYDEKKER R., Eds – A manual of palaeontology for the use of students with a general introduction on the principles of palæontology, Vol. 2. Third edition – William Blackwood and sons, Edimbourg, Londres, 889-1474.
- MAISCH M.W. & LEHMANN J. (2000) – *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943 (Teleostei) from the Upper Cretaceous of Lower Saxony (Northern Germany) – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **8**, 499-512.
- MAISEY J.G. (2000) – Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous – *Cretaceous Research*, **21**, 2-3, 281-314.
- MAISEY J.G. (2011) – Northeastern Brazil: out of Africa? In: CARVALHO I.S. & LANA C.C., Eds., *Paleontologia: Cenários de Vida*. 4 – Interciência, Rio de Janeiro, 515-529.
- MAISEY J.G. & MOODY J.M. (2001) – A Review of the Problematic Extinct Teleost Fish *Araripichthys*, with a Description of a New Species from the Lower Cretaceous of Venezuela – *American Museum Novitates*, **3324**, 1-27.
- MARTILL D.M., IBRAHIM N., BRITO P.M., BAIDER L., ZOUHRI S., LOVERIDGE R., NAISH D. & HING R. (2011) – A new Plattenkalk Konservat Lagerstätte in the Upper Cretaceous of Gara Sbaa, south-eastern Morocco – *Cretaceous Research*, **32**, 433-446.

- MARTIN M. (1979a) – Actinoptérygiens, Dipneustes et Crossoptérygiens du Trias Continental supérieur marocain – Thèse de 3e cycle, Université Paris VII, Paris, 121p.
- MARTIN M. (1979b) – *Arganodus atlantis* et *Ceratodus arganensis*, deux nouveaux Dipneustes du Trias supérieur continental marocain – *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. Série D, Sciences naturelles.*, **289**, 89-92.
- MARTIN M. (1980a) – *Mauritanichthys rugosus* n. gen et n. sp., Redfieldiidae (Actinopterygi, Chondrostei) du Trias supérieur continental marocain – *Geobios*, **13**, 3, 437-440.
- MARTIN M. (1980b) – *Dipteronotus gibbosus* (Actinopterygi, Chondrostei), nouveau colobodontidé du Trias supérieur continental marocain – *Geobios*, **13**, 3, 445-449.
- MARTIN M. (1981) – Les Dipneustes et les Actinistiens du Trias supérieur continental marocain – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)*, **69**, 1-30.
- MARTIN M. (1982) – Les actinoptérygiens (Perleidiformes et Redfieldiiformes) du Trias supérieur continental du couloir d'Argana (Atlas occidental, Maroc) – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **162**, 2, 352-372.
- MARTIN M. (1984a) – Révision des Arganodontidés et des Néocératodontidés (Dipnoi, Ceratodontiformes) du Crétacé africain – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **169**, 225-260.
- MARTIN M. (1984b) – Deux Lepidosirenidae (Dipnoi) crétacés du Sahara, *Protopterus humei* (Priem) et *Protopterus protopteroïdes* (Tabaste) – *Paläontologische Zeitschrift*, **58**, 3-4, 265-277.
- MEISTER C., ALZOUMA K., LANG J. & MATHEY B. (1992) – Les ammonites du Niger (Afrique occidentale) et la transgression transsaharienne au cours du Cénomaniens-Turonien – *Geobios*, **25**, 1, 55-100.
- MEISTER C., MBINA MOUNGUENGUI M. & LANG J. (2003) – Les ammonites du Cénomano-Turonien du bassin côtier nord-gabonais: systématique et intérêt paléogéographique pour la liaison Téthys-Atlantique Sud – *Revue de Paléobiologie, Genève*, **22**, 1, 341-355.
- MEUNIER F., DUTHEIL D.B. & BRITO P.M. (2013) – Histological study of the median lingual dental plate of the Cretaceous fish *Palaeonotopterus greenwoodi* (Teleostei: Osteoglossomorpha) from the Kem-Kem beds, Morocco – *Cybium*, **37**, 1-2, 121-125.
- MILLOT J. & ANTHONY T. (1958) – Anatomie de *Latimeria chalumnae*. 1. Squelette et muscles – CNRS, Paris, 122p.
- MILLOT J. & ANTHONY T. (1965) – Anatomie de *Latimeria chalumnae*. 2. Système nerveux et organes des sens – CNRS, Paris, 131p.

- MKHITARYAN T.G. & AVERIANOV A.O. (2011) – New material and phylogenetic position of *Aidachar paludalis* Nesov, 1981 (Actinopterygii, Ichthyodectiformes) from the Late Cretaceous of Uzbekistan – *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **315**, 2, 181-192.
- MOJON P.O., HADDOUMI H. & CHARRIÈRE A. (2009) – Nouvelles données sur les Charophytes et Ostracodes du Jurassique moyen-supérieur - Crétacé inférieur de l'Atlas marocain – *Carnets de Géologie*, **Mémoire 2009/03**, 1-39.
- MONSCH K.A. (2004) – Revision of the scombroid fishes from the Cenozoic of England – *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **95**, 445-489.
- MÜLLER J.P. (1845) – Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden, und über das natürliche System der Fische – *Archiv für Naturgeschichte*, 11, 1, 91-141.
- MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2009) – A new Late Cretaceous macrosemiid fish (Neopterygii, Halecostomi) from Morocco with temporal and geographical range extensions for the family – *Palaeontology*, **52**, 2, 429-440.
- MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2010) – New paraclupeid fishes (Teleostei: Clupeomorpha: Ellimmichthyiformes) from the Upper Cretaceous of Morocco – *Fifth International Meeting on Mesozoic Fishes*, Saltillo, Mexique, 72.
- MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2011) – A new species of *Sorbinichthys* (Teleostei: Clupeomorpha: Ellimmichthyiformes) from the Late Cretaceous of Morocco – *Canadian Journal of Earth Sciences*, **48**, 1-9.
- MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2013) – Two new paraclupeid fishes (Clupeomorpha: Ellimmichthyiformes) from the Upper Cretaceous of Morocco. In: ARRATIA G., SCHULTZE, H.P. & WILSON M.V.H., Eds., *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 267-290.
- MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2014) – Four new basal acanthomorph fishes from the Late Cretaceous of Morocco – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **34**, 1, 34-48.
- MURRAY A.M., WILSON M.V.H. & CHATTERTON B. (2007) – A Late Cretaceous actinopterygian fauna from Morocco – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, suppl.3, 122A.
- MURRAY A.M., WILSON M.V.H., Gibb S. & Chatterton B.D.E. (2013a) – Additions to the Late Cretaceous (Cenomanian/Turonian) actinopterygian fauna from the Agoult locality, Akrabou Formation, Morocco, and comments on the palaeoenvironment. In: ARRATIA G., SCHULTZE H.P. & WILSON M.V.H., Eds., *Mesozoic Fishes 5 Global Diversity and Evolution* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 525-548.
- MURRAY A.M., WILSON M.V.H., GRANDE T. & BORDEN W.C. (2013b) – The limits and relationships of fossil Polymixiiformes (Teleostei: Acanthomorpha) – *Mesozoic Fishes 6 – Diversification and Diversity Patterns*, Vienne, Autriche, 52.

- NEAR T.J., DORNBURG A., EYTAN R.I., KECK B.P., SMITH W.L., KUHN K.L., MOORE J.A., PRICE S.A., BURBRINK F.T., FRIEDMAN M. & WAINWRIGHT P.C. (2013) – Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes – *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 31, 12738-12743.
- NELSON J.S. (1994) – Fishes of the world. Third edition – John Wiley & Sons, Inc., New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapour, 624p.
- NELSON J.S. (2006) – Fishes of the world. Fourth edition – John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, 601p.
- NURSALL J.R. (1996) – Distribution and ecology of pycnodont fishes. *In*: ARRATIA G. & VIOHL G., Eds., *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoeology* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 115-124.
- ORTLIEB L. (1975) – Recherches sur les formations plio-quaternaires du littoral Ouest-saharien (28° 30' -20° 40' lat. N) – *Travaux et Documents de l'ORSTOM*, **48**, 1-268.
- OTERO O. & GAYET M. (1996) – Anatomy and phylogeny of the Aipichthyoidea nov. of the Cenomanian Tethys and their place in the Acanthomorpha (Teleostei) – *Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie Abhandlungen* **202**, 313-344.
- OTERO O., LIKIUS A., VIGNAUD P. & BRUNET M. (2006) – A new polypterid fish: *Polypterus faraou* sp. nov. (Cladistia, Polypteridae) from the Late Miocene, Toros-Menalla, Chad – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **146**, 2, 227-237.
- PATTERSON C. (1964) – A review of Mesozoic acanthopterygian fishes, with special reference to those of the English Chalk – *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Serie B. Biological Sciences*, **247**, 213-482.
- PATTERSON C. (1970) – Two Upper Cretaceous salmoniform fishes from the Lebanon – *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **19**, 5, 205-296.
- PATTERSON C. (1977) – The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. *In*: HECHT P.C., GOODY P.C. & HECHT B.M., Eds., *Major Patterns in Vertebrate Evolution* – Plenum Press, New York, 579-643.
- PATTERSON C. (1993) – An overview of the early fossil record of acanthomorphs – *Bulletin of Marine Science*, **52**, 1, 29-59.
- PATTERSON C. & LONGBOTTOM A.E. (1989) – An Eocene Amiid Fish from Mali, West Africa – *Copeia*, **1989**, 4, 827-836.
- PATTERSON C. & ROSEN D.E. (1977) – Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **158**, 2, 81-172.

- PICTET F.J. & HUMBERT A. (1866) – Nouvelles recherches sur les poissons fossiles du Mont Liban – J.B. Baillière et Fils - F. Savy, Genève. XIX+115p.
- PITTET F., CAVIN L. & POYATO-ARIZA F.J. (2010) – A New Teleostean Fish from the Early Late Cretaceous (Cenomanian) of SE Morocco, with a Discussion of Its Relationships with Ostariophysans. *In: GRANDE T., POYATO-ARIZA F.J. & DIOGO R., Eds., Gonorynchiformes and Ostariophysan Relationships. A Comprehensive Review – Series on Teleostean Fish Biology, Science Publisher, Enfield, Jersey, Plymouth, 339-362.*
- POYATO-ARIZA F.J. (2003) – Dental characters and phylogeny of pycnodontiform fishes – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 4, 937-940.
- POYATO-ARIZA F.J. & WENZ S. (2002) – A new insight into pycnodontiform fishes – *Geodiversitas*, **24**, 1, 139-248.
- PRIEM F. (1914) – Sur des Vertébrés du Crétacé et de l’Eocène d’Égypte – *Bulletin de la Société Géologique de France 4^e série*, **14**, 366-382.
- PROKOFIEV A.M. (2005) – Systematics and Phylogeny of the Stomiiform Fishes (Neoteleostei: Stomiiformes) from the Paleogene–Neogene of Russia and Adjacent Regions – *Journal of Ichthyology*, **45**, suppl. 1, S89-S162.
- QUAAS A. (1902) – Beitrag zur Kenntniss der Fauna der obersten Kreidebildungen in der libyschen Wüste (Overwegischichten und Blätterthone) – *Palaeontographica*, **30**, 4, 153-336.
- RADIER H. (1959) – Contribution à l’étude géologique du Soudan oriental (A.O.F) – *Bulletin du Service de géologie et de prospection minière*, **26**, 1-556.
- RADOVICIC J. (1975) – Some new Upper Cretaceous teleosts from Yugoslavia, with special reference to localities, geology and palaeoenvironment – *Palaeontologia Jugoslavica*, **17**, 1-55.
- RAFINESQUE C.S. (1815) – Analyse de la nature, ou tableau de l’univers et des corps organisés – Jean Barravecchia, Palerme, 224p.
- RAFINESQUE C.S. (1818) – Description of three new genera of fluviatile fish, *Pomoxis*, *Sarchirus*, and *Exoglossum* – *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **1**, 2, 417-422.
- RANA R.S., KUMAR K. & SINGH H. (2004) – Vertebrate fauna from the subsurface Cambay Shale (Lower Eocene), Vastan Lignite Mine, Gujarat, India – *Current Science*, **87**, 12, 1726-1733.
- RINDONE A. (1988) – *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943 (Pisces – Osteichthyes), presente nel Cretaceo di Floresta (Messina) – *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, **15**, 554-556.
- ROMER A.S. (1955) – Herpetichthyes, Amphibioidei, Choanichthyes or Sarcopterygii? – *Nature*, **176**, 4472, 126.

- ROSEN D.E. (1973) – Interrelationships of higher euteleostean fishes. *In: GREENWOOD P.H., MILES R.S. & PATTERSON C., Eds., Interrelationships of fishes – Zoological Journal of the Linnean Society*, Academic Press, Londres, 397-513.
- Rosen D.E. & Patterson C. (1969) – The structure and relationships of the paracanthopterygian fishes – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **141**, 3, 357-474.
- SAGEMEHL M. (1885) – Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische – III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weber'schen Apparat versehenen Physostomenfamilien – *Morphologisches Jahrbuch*, **10**, ii+1-119.
- SCHAAL S. (1984) – Oberkretazische Osteichthyes (Knochenfische) aus dem Bereich von Bahariya und Kharga, Ägypten, und ihre Aussagen zur Palökologie und Stratigraphie – *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A: Geologie und Paläontologie*, **53**, 1-79.
- SCHAEFFER B. (1984) – On the Relationships of the Triassic-Liassic Redfieldiiform Fishes – *American Museum Novitates*, **2795**, 1-18.
- SCHLANGER S.O. & JENKYNS H.C. (1976) – Cretaceous Oceanic Anoxic Events: Causes and consequences – *Geologie en Mijnbouw*, **55**, 3-4, 179-184.
- SCHNEIDER J.G. (1801) – M. E. Blochii Systema ichthyologiae Iconibus CX Illustratum. Sanderiano, Berlin. CX + 570p.
- SCHOMBURGK R.H. (1852) – Ichthyology. Fishes of British Guiana. Part I. 1. *In: JARDINE W. Ed., The Naturalist's Library – Volume XXXIX – W. H. Lizars, Edimbourg ; Henry G. Bohn, Londres*, 263p.
- SCHULTZ L.P. (1948) - *In SCHULTZ L.P. & STERN E., Ed. The ways of fishes – Van Norstrand, New York (Toronto et Londres)*, 264 p.
- SCHULTZE H.P. (1993) – Osteichthyes: Sarcopterygii. *In: BENTON, M. J., Ed., The Fossil Record 2 – Chapman & Hall, Londres, Glasgow, New York, Tokyo, Melbourne, Madras*, 657-663.
- SCHULTZE H.P. (2004) – Mesozoic sarcopterygians. *In: ARRATIA G. & TINTORI A., Eds., Mesozoic Fishes 3 - Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich*, 463-492.
- SERENO P.C., DUTHEIL D.B., IAROCHÈNE M., LARSSON H.C.E., LYON G.H., MAGWENE P.M., SIDOR C.A., VARRICCHIO D.J. & WILSON J.A. (1996) – Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation – *Science*, **272**, 5264, 986-991.
- SERET B. (1997) – La SFI et le Coelacanthé ! – *Cybiurn*, **21**, 3, 297-298.

- SIGOGNEAU-RUSSELL D., MONBARON M. & KAENEL DE E. (1990) – Nouvelles données sur le gisement à mammifères mésozoïques du Haut-Atlas Marocain – *Geobios*, **23**, 4, 461-483.
- SILVA H.M.A. & GALLO V. (2011) – Taxonomic review and phylogenetic analysis of Enchodontoidei (Teleostei: Aulopiformes) – *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**, 2, 483-511.
- SILVA SANTOS R.D. (1985a) – *Clupavus brasiliensis* n. sp. (Teleostei, Clupeiformes) do Cretáceo Inferior – Formação Marizal, estado de Bahia – *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Ministerio das Minas e Energia – Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro. Série Geologia*, **27**, 155-159.
- SILVA SANTOS R.D. (1985b) – *Araripichthys castilhoi* novo gênero e espécie de Teleostei da Formação Santana, Chapada do Araripe, Brasil – *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Ministerio das Minas e Energia – Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro. Série Geologia – Seção Paleontologia e Estratigrafia*, **27**, 2, 133-145.
- SMITH J.B., GRANDSTAFF B.S. & ABDEL-GHANI M.S. (2006) – Microstructure of polypterid scales (Osteichthyes: Actinopterygii: Polypteridae) from the Upper Cretaceous Bahariya Formation, Bahariya Oasis, Egypt – *Journal of Paleontology*, **80**, 6, 1179-1185.
- SORBINI L. (1974) – Un nuovo giacimento di pesci fossili cretacei nel territorio di Cinto Euganeo (Padova, Nord Italia). Nota preliminare – *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, **1**, 538-540.
- SORBINI L. (1976) – L'ittiofauna cretacea di Cinto Euganeo (Padova – Nord Italia) – *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, **3**, 479-567.
- SOTO M. & PEREA D. (2010) – Late Jurassic lungfishes (Dipnoi) from Uruguay, with comments on the systematics of gondwanan ceratodontiforms – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, 4, 1049-1058.
- SOUFIANI N. & FEDAN B. (2002) – Les dépôts bathoniens du synclinal d'El Mers (Moyen Atlas, Maroc) : unités formationnelles, analyse et cadre géodynamique – *Bulletin de l'Institut scientifique, Rabat, section Sciences de la Terre*, **24**, 1-14.
- SOWERBY G.B. (1857) – Popular history of the aquarium of marine and fresh-water animals and plants – Lovell Reeves, Londres, 327p.
- STENSIÖ E.H.O. (1921) – Triassic Fishes from Spitzbergen part I. Adolf Holzhausen, Vienne. 307p.
- STROMER E. (1936) – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. VII. Baharije-Kessel und -Stufe mit deren Fauna und Flora. Eine ergänzende Zusammenfassung – *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung, Neue Folge*, **33**, 1-102.

- TABASTE N. (1963) – Etude de restes de poissons du Crétacé saharien – *Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire, Mélanges ichthyologiques*, **68**, 436-485.
- TAVERNE L. (1977) – Ostéologie de *Clupavus maroccanus* (Crétacé supérieur du Maroc) et considérations sur la position systématique et les relations des Clupavidae au sein de l'ordre des Clupéiformes sensu stricto (Pisces, Teleostei) – *Geobios*, **10**, 5, 697-722.
- TAVERNE L. (1980) – Ostéologie et position systématique du genre *Platinx* (Pisces, Teleostei) de l'Eocène du Monte Bolca (Italie) – *Bulletin de l'Académie Royale de Belgique (Classe des Sciences), série 5*, **66**, 11, 873-889.
- TAVERNE L. (1985) – Les Aulopiformes (Pisces, Teleostei) du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. I. Ostéologie et affinités systématiques de *Rharbichthys* Arambourg, C., 1954 – *Académie Royale de Belgique. Bulletin de la Classe des Sciences 5^e série*, **LXXI**, 1-2, 26-46.
- TAVERNE L. (1986) – Ostéologie et affinités systématiques de *Chirocentrites vexillifer* du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. Considérations sur la phylogénie des Ichthyodectiformes, Poissons Téléostéens du Jurassique et du Crétacé – *Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, **116**, 1, 33-54.
- TAVERNE L. (1987) – Ostéologie de *Cyranichthys ornatissimus* nov. gen. du Cénomaniens du Zaïre et de *Rhynchodercetis yovanovitchi* du Cénomaniens de l'Afrique du Nord ; les relations intergénériques et la position systématique de la famille néocrétacique marine des Dercetidae (Pisces, Teleostei) – *Rapport annuel, Musée royal d'Afrique centrale, Département de Géologie et de Minéralogie*, **85-86**, 93-112.
- TAVERNE L. (1989) – *Crossognathus* Pictet, 1858 du Crétacé inférieur de l'Europe et systématique, paléozoogéographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord. (Téléostéens) du Crétacé et du Tertiaire – *Palaeontographica Abteilung A*, **207**, 79-105.
- TAVERNE L. (1991) – Révision du genre *Protostomias*, téléostéen stomiiforme crétacique de la Mésogée eurafricaine – *Biologisch Jaarboek Dodonaea*, **59**, 57-76.
- TAVERNE L. (1993) – Révision de *Kermichthys daguini* (Arambourg, 1954) nov. gen., téléostéen salmoniforme du Crétacé de la Mésogée eurafricaine – *Biologisch Jaarboek Dodonaea*, **60**, 76-95.
- TAVERNE L. (1995) – Description de l'appareil de Weber du Téléostéen crétacé marin *Clupavus maroccanus* et ses implications phylogénétiques – *Belgian Journal of Zoology*, **125**, 2, 267-282.
- TAVERNE L. (1999) – Révision de *Zanclites xenurus*, téléostéen (Pisces, Tselfatiiformes) marin du Santonien (Crétacé supérieur) du Kansas (Etats-Unis) – *Belgian Journal of Zoology*, **129**, 2, 421-438.

- TAVERNE L. (2000) – Nouvelles données ostéologiques et phylogénétiques sur *Palaeonopterus greenwoodi*, notoptéridé (Teleostei, Osteoglossomorpha) du Cénomanién inférieur continental (Crétacé) du Maroc – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie and Paläontologie)*, **293**, 1-24.
- TAVERNE L. (2004a) – On a complete hyomandibular of the Cretaceous Moroccan notoptérid *Palaeonopterus greenwoodi* (Teleostei, Osteoglossomorpha) – *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie and Paläontologie)*, **348**, 1-7.
- TAVERNE L. (2004b) – Ostéologie de *Pentanogmius evolutus* (Cope, 1877), n. comb. (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin des Etats-Unis. Remarques sur la systématique du genre *Pentanogmius* Taverne, 2000 – *Geodiversitas*, **26**, 1, 89-113.
- TAVERNE L. (2006) – Révision d'*Ichthyotringa africana*, poisson marin (Teleostei, Aulopiformes) du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. Considérations sur les relations phylogénétiques du genre *Ichthyotringa* – *Belgian Journal of Zoology*, **136**, 1, 31-41.
- TAVERNE L. (2008) – Considerations about the Late Cretaceous genus *Chirocentrites* and erection of the new genus *Heckelichthys* (Teleostei, Ichthyodectiformes) – A new visit inside the ichthyodectid phylogeny – *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique - Sciences de la Terre*, **78**, 209-228.
- TAVERNE L. (2009) – *Ridewoodichthys*, a new genus for *Brychaetus caheni* from the marine Paleocene of Cabinda (Africa): re-description and comments on its relationships within the Osteoglossidae (Teleostei, Osteoglossomorpha) – *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique (Sciences de la Terre)*, **79**, 147-153.
- TAVERNE L. & GAYET M. (2005) – Phylogenetical relationships and paleozoogeography of the marine Cretaceous Tselfatiiformes (Teleostei, Clupeocephala) – *Cybium*, **29**, 1, 65-87.
- TAVERNE L. & MAISEY J.G. (1999) – A notoptérid skull (Teleostei, Osteoglossomorpha) from the continental early Cretaceous of southern Morocco – *American Museum Novitates*, **3260**, 1-12.
- TERMIER H., GUBLER J. & LAPPARENT DE A.F. (1940) – Reptiles et Poissons du Bathonien d'El-Mers (Moyen-Atlas marocain) – *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, **210**, 768-770.
- THIOLLIÈRE V. (1858) – Note sur les poissons fossiles du Bugey, et sur l'application de la méthode de Cuvier à leur classement – *Bulletin de la Société Géologique de France - 2^e série*, **15**, 782-794.
- TINTORI A. (1990) – *Dipteronotus olgiatii* n. sp. (Actinopterygii, Perleidiformes) from the Kalkschieferzone of Ca' Del Frate (N. Italy) (Preliminary note) – *Atti Ticinensi di Scienze della Terra*, **33**, 191-197.

- TINTORI A. & RENESTO S. (1983) – The Macrosemiidae (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Triassic of Lombardy (N. Italy) – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **89**, 2, 209-222.
- VALENCIENNES A. (1836-1849) – Les Poissons (Atlas). In: CUVIER G., Ed. Le règne animal distribué d’après son organisation. Vol. 4 – Fortin, Masson et Cie, Paris, 120pl.
- VALENCIENNES A. (1847) – In CUVIER G. & VALENCIENNES A., Ed. Histoire naturelle des poissons, Tome XIX [1846] – Bertrand, Paris, 544p.
- VAN BENEDEN P.J. (1871) – Recherches sur quelques poissons fossiles de Belgique – *Bulletin de l’Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique – 2^e série*, **31**, 493-518.
- VEGA G.C. & WIENS J.J. (2012) – Why are there so few fish in the sea? – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, DOI: [10.1098/rspb.2012.0075](https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0075).
- VENKATESH B., ERDMANN M.V. & BRENNER S. (2001) – Molecular synapomorphies resolve evolutionary relationships of extant jawed vertebrates – *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 20, 11382-11387.
- VULLO R. & NÉRAUDEAU D. (2008) – Cenomanian vertebrate assemblages from southwestern France: a new insight into the European mid-Cretaceous continental fauna – *Cretaceous Research*, **29**, 5-6, 930-935.
- WEILER W. (1935) – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens – II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman) – 16. Neue Untersuchungen an den Fischresten – *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung*, **32**, 1-57.
- WEITZMAN S.H. (1967) – The Origin of the Stomioid Fishes With Comments on the Classification of Salmoniform Fishes – *Copeia*, **3**, 507-540.
- WENZ S. (1980) – A propos de *Mawsonia*, Coelacanth géant du Crétacé inférieur d’Afrique et du Brésil – *Mémoires de la Société Géologique de France*, **139**, 187-190.
- WENZ S. (1981) – Un coelacanth géant, *Mawsonia lavocati* Tabaste, de l’Albien-base du Cénomani du sud marocain – *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, **67**, 1, 1-20.
- WERNER C. (1994) – Die kontinentale Wirbeltierfauna aus der unteren Oberkreide des Sudan (Wadi Milk Formation) – *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen*, **E**, 13, 221-249.
- WHITE E.I. (1926) – Eocene fishes from Nigeria – *Bulletin of the Geological Survey of Nigeria*, **10**, 1-87.
- WHITE E.I. (1935) – Fossil fishes of the Sokoto province – *Bulletin of the Geological Survey of Nigeria* [1934], **14**, 1-78.

- WILLIAMSON W.C. (1849) – On the Microscopic Structure of the Scales and Dermal Teeth of some Ganoid and Placoid Fish – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **139**, 435-475.
- WILEY E.O. & JOHNSON G.D. (2010) – A teleost classification based on monophyletic groups. In: NELSON J.S., SCHULTZE H.-P. & WILSON M.V.H., Eds., Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 123-182.
- WILSON M.V.H. & MURRAY A.M. (2013) – Two new amioid fishes from the early Late Cretaceous Akrabou Formation of Morocco and their phylogenetic significance – *Mesozoic Fishes 6 – Diversification and Diversity Patterns*, Vienne, Autriche, 67.
- WILSON M.V.H., MURRAY A.M., CHATTERTON B.D.E. & GIBBS S. (2009) – Late Cretaceous actinopterygians fishes from Morocco – *1st International Congress on North African Vertebrate Palaeontology - Program & abstracts*, Marrakech, Maroc, 44.
- WOODWARD A.S. (1890) – The fossil fishes of the Hawkesbury Series at Gosford – *Memoirs of the Geological Survey of New South Wales, Paleontology*, **4**, 1-57.
- WOODWARD A.S. (1901) – Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). 4, containing the Actinopterygian Teleostemi of the Suborders Isospondyli (in part), Ostariophysii, Apodes, Percosoces, Hemibranchii, Acanthopterygii and Anacanthini. Londres, 636p.
- XU G. & WU F. (2012) – A deep-bodied ginglymodian fish from the Middle Triassic of eastern Yunnan Province, China, and the phylogeny of lower neopterygians – *Chinese Science Bulletin*, **57**, 1, 111-118.
- YABUMOTO Y. & UYENO T. (2005) – New Materials of a Cretaceous Coelacanth, *Mawsonia lavocati* Tabaste from Morocco – *Bulletin of the National Science Museum. Series C, Geology & paleontology*, **31**, 39-49.
- YOUSSEF M., SALLAM H., FRIEDMAN M., O'CONNOR P. & SERTICH J. (2011) – A saurodontid fish from the Late Cretaceous of Dakhla Oasis, Western Desert, Egypt – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**, suppl.2, 218.
- ZHU M., YU X., LU J., QIAO T., ZHAO W. & JIA L. (2012) – Earliest known coelacanth skull extends the range of anatomically modern coelacanths to the Early Devonian – *Nature Communication*, **3**, 772.
- ZOUHRIS., KCHIKACHA., SADDIQIO., ELHAÏMER F.Z., BAIDDER L. & MICHARDA. (2008) – The Cretaceous-Tertiary Plateaus. In: MICHARDA A., SADDIQI O., CHALOUAN A. & FRIZON DE LAMOTTE D., Eds., Continental Evolution: The Geology of Morocco. Structure, Stratigraphy, and Tectonics of the Africa-Atlantic-Mediterranean Triple Junction – *Lecture Notes in Earth System Sciences*, 116, Springer Verlag, Berlin Heidelberg, 331-358.

Annexe 1. Liste faunique

Seuls les taxons identifiés au niveau générique ou spécifique sont indiqués.

SARCOPTERYGII Romer, 1955

COELACANTHIFORMES Berg, 1937

Mawsoniidae Schultze, 1993

- *Mawsonia lavocati* Tabaste, 1963 [**Kem Kem beds, Cénomaniens inf.**]

DIPNOI Müller, 1845

Ceratodontidae Günther, 1871

- *Arganodus (Asiatoceratodus?) atlantis* Martin, 1979b [**Couloir d'Argana, Carniens inf.**]
- *Neoceratodus*
- *Ceratodus humei* Priem, 1914 [**Kem Kem beds, Cénomaniens inf.**]

ACTINOPTERYGII Cope, 1887

ACTINOPTERYGII INCERTAE SEDIS

- *Diplospodichthys moreaui* Filleul & Dutheil, 2004 [**OT1, Cénomaniens inf.**]
- *Stromerichthys aethiopicus* Weiler, 1935 [**Kem Kem beds, Cénomaniens inf.**]

CLADISTIA Cope, 1871a

Polypteridae Bonaparte, 1835

- *Serenoichthys kemkemensis* Dutheil, 1999 [**OT1, Cénomaniens inf.**]
- *Bartschichthys* sp. [**Kem Kem beds, Cénomaniens inf.**]
- *Sudania* sp. [**Kem Kem beds, Cénomaniens inf.**]

REDFIELDIIFORMES Berg, 1940

Redfieldiidae Berg, 1940

- *Mauritanichthys rugosus* Martin, 1980a [**Couloir d'Argana, Carniens inf.**]
- Brookvaliidae Berg, 1940
- cf. *Atopocephala* [**Couloir d'Argana, Carniens inf.**]
- cf. *Ischnolepis* [**Couloir d'Argana, Carniens inf.**]

PERLEIDIFORMES Berg, 1937

Colobodontidae Andersson (Stensiö), 1916

- « *Dipteronotus* » *gibbosus* (Martin, 1980b) [**Couloir d'Argana, Carniens inf.**]

- cf. *Perleidus* [Couloir d'Argana, Carnien inf.]
- cf. *Procheirichthys* [Couloir d'Argana, Carnien inf.]

GINGLYMODI Cope, 1871b

- LEPISOSTEIFORMES Hay, 1929

- *Scheenstia* cf. *mantelli* (Agassiz, 1833-1844) [El Mers, Bathonien]

Lepisosteidae Bonaparte, 1835

- *Atractosteus falipoui* (Cavin & Brito, 2001) [Kem Kem beds, Cénomaniens inf.]

Obaichthyidae Grande, 2010

- *Dentilepisosteus? kemkemensis* Grande, 2010 [Kem Kem beds, Cénomaniens inf.]
- *Obaichthys africanus* Grande, 2010 [Kem Kem beds, Cénomaniens inf.]

- MACROSEMIIFORMES Carroll, 1988

Macrosemiidae Thiollière, 1858

- *Agoultichthys chattertoni* Murray & Wilson 2009 [Agoult, Cénomaniens sup. – Turonien inf.]

- SEMIONOTIFORMES Arambourg & Bertin 1958

Semionotidae Woodward, 1890

- *Lepidotes pankowskii* Forey, López-Arbarello & MacLeod, 2011 [Kem Kem beds, Cénomaniens inf.]
- ?*Lepidotes* [El Mers, Bathonien]

AMIIFORMES Hay, 1929

Amiidae Bonaparte, 1831

- *Calamopleurus africanus* Forey & Grande, 1998 [Kem Kem beds, Cénomaniens inf.]

PYCNODONTIFORMES Berg, 1937

- *Phacodus punctatus* Dixon, 1850 [Oulad Abdoun, Ganntour, Maastrichtien]

Pycnodontidae Agassiz, 1833-1844

- *Nursallia gutturosum* (Arambourg, 1954) [Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien]

TELEOSTEI Müller, 1845

STEM TELEOSTEI

- ASPIDORHYNCHIFORMES Berg, 1937

Aspidorhynchidae Bleeker, 1859

- *Belonostomus* aff. *crassirostris* Costa, 1854-1856 [Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien]
- *Belonostomus* sp. [Agoult, Cénomaniens sup. – Turonien inf.]

TELEOSTEI INCERTAE SEDIS

- *Idrissa jubae* Arambourg, 1954 [**Jbel Tselfat, limite Céno-mano-Turonien**]
- *Kermichthys daguini* (Arambourg, 1954) [**Jbel Tselfat, limite Céno-mano-Turonien**]
- *Protostomias maroccanus* Arambourg, 1943 [**Jbel Tselfat, limite Céno-mano-Turonien**]

Araripichthyidae Silva Santos, 1985b

- *Araripichthys corythophorus* Cavin, 1997a [**Goulmima, Turonien inf.**]

- OSTEOGLOSSOMORPHA Greenwood, Rosen, Weitzman & Myers, 1966

Osteoglossidae Bonaparte, 1845

- *Brychetus muelleri* Agassiz, 1845 [**Oulad Abdoun, Yprésien**]

Notopteridae Bleeker, 1851

- *Palaeonotopterus greenwoodi* Forey, 1997 [**Kem Kem beds, Céno-manien inf.**]

- ICTHYODECTIFORMES Bardack & Sprinkle, 1969

- *Aidachar pankowskii* (Forey & Cavin, 2007) [**Kem Kem beds, Céno-manien inf.**]
- *Heckelichthys vexillifer* (Heckel, 1856) [**Jbel Tselfat, limite Céno-mano-Turonien**]

Ichthyodectidae Crook, 1892

- *Ghrisichthys bardacki* (Cavin, 1997a) [**Goulmima, Turonien inf.**]

- ELOPOMORPHA Greenwood, Rosen, Weitzman & Myers, 1966

Elopiformes sensu Forey et al., 1996

Elopidae Valenciennes, 1847

- *Davichthys lacostei* (Arambourg, 1954) [**Jbel Tselfat, limite Céno-mano-Turonien**]

Megalopidae Jordan & Gilbert, 1882

- *Protarpon* sp. [**Oulad Abdoun, Danien**]

Albuliformes sensu Forey et al., 1996

Albulidae Bleeker, 1849

- *Phosponatator oxyrhinchus* Cavin, Bardet, Cappetta, Gheerbrant, Iarochène & Sudre, 2000 [**Oulad Abdoun, Danien ; ?Ganntour, ?Meskala, ?Chichaoua, Danien - Yprésien**]

Osmeroididae Forey, 1973

- *Osmeroides rheris* Cavin, 1997a [**Goulmima, Turonien inf.**]

Phyllodontidae Darteville & Casier, 1949

- *Phyllodus toliapicus* Agassiz, 1833-1844 [**Oulad Abdoun, Ganntour, Meskala, Thanétien – Yprésien**]
- *Eodiaphyodus granulosus* Arambourg, 1952 [**Plateau des Phosphates, Maastrichtien ; Oulad Abdoun, Ganntour, Meskala, Danien**]
- *Pseudoegertonia* sp. [**Oulad Abdoun, Ganntour, Thanétien**]

- 
- CROSSOGNATHIFORMES Taverne, 1989
 - *Elopopsis microdon* Heckel, 1856 [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]
 - *Tingitanichthys heterodon* (Arambourg, 1954) [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]
 - Pachyrhizodontidae Cope, 1873
 - *Goulmimichthys arambourgi* Cavin, 1995 [**Goulmima, Turonien inf.**]

 - CLUPEOMORPHA Greenwood, Rosen, Weitzman & Myers, 1966
 - Ellimmichthyiformes Grande, 1982
 - Armigatidae Murray & Wilson, 2013
 - *Armigatus* sp. [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]
 - Paralupeidae Chang & Chou, 1977
 - *Thorectichthys marocensis* Murray & Wilson, 2013 [**Agoult, Cénomaniens sup. – Turonien inf.**]
 - *Thorectichthys rhadinus* Murray & Wilson, 2013 [**Agoult, Cénomaniens sup. – Turonien inf.**]
 - Sorbinichthyidae Bannikov & Bacchia, 2000
 - *Sorbinichthys africanus* Murray & Wilson, 2011 [**Agoult, Cénomaniens sup. – Turonien inf.**]

 - OSTARIOPHYSI Sagemehl, 1885
 - Erfoudichthys rosae* Pittet, Cavin & Poyato-Ariza., 2010
 - Clupavidae Bertin & Arambourg, 1958
 - *Clupavus maroccanus* Arambourg, 1968 [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]
 - *Lusitanichthys africanus* Cavin, 1999a [**Agoult, Cénomaniens sup. – Turonien inf.**]

 - TSELFATIIFORMES Nelson, 1994
 - Plethodidae Loomis, 1900
 - *Concavotectum moroccensis* Cavin & Forey, 2008 [**Kem Kem beds, Cénomaniens inf.**]
 - *Tselfatia formosa* Arambourg, 1943 [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]

 - STOMIATIFORMES Rosen, 1973
 - *Paravinciguerrria praecursor* Arambourg, 1954 [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]

 - AULOPIIFORMES Rosen, 1973
 - Dercetidae Lydekker, 1889
 - *Rhynchodercetis yovanovitchi* Arambourg, 1943 [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]
 - *Stratodus apicalis* Cope, 1873 [**Plateau des Phosphates, Maastrichtien**]
 - Enchodontidae Lydekker, 1889
 - *Enchodus bursauxi* Arambourg, 1952 [**Oulad Abdoun, Ganntour, Maastrichtien**]

- *Enchodus elegans* Dartevelle & Casier, 1949 [**Plateau des Phosphates, Maastrichtien, Danien ?**]
 - *Enchodus libycus* (Quaas, 1902) [**Plateau des Phosphates, Maastrichtien**]
 - *Enchodus venator* Arambourg, 1954 [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]
 - *Rharbichthys ferox* Arambourg, 1954 [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]
- Ichthyotringidae Jordan, 1905
- *Ichthyotringa africana* Arambourg, 1954 [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]

- ACANTHOMORPHA Rosen, 1973

- *Spinocaudichthys oumtkoutensis* Filleuil & Dutheil, 2001 [**OT1, Cénomaniens inf.**]

Aipichthyoidea Otero & Gayet, 1996

- *Errachidia pentaspinosa* Murray & Wilson, 2014 [**Agoult, Cénomaniens sup. – Turonien inf.**]
- *Homalopagus multispinosus* Murray & Wilson 2014 [**Agoult, Cénomaniens sup. – Turonien inf.**]

Polymixiiformes Rosen & Patterson, 1969

Polymixiidae Bleeker, 1859

- *Omosoma tselfatensis* Gaudant, 1978 [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]
- *Omosomopsis simum* (Arambourg, 1954) [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]

Pycnosteroididae Patterson, 1964

- *Maghrebichthys nelsoni* Murray & Wilson, 2014 [**Agoult, Cénomaniens sup. – Turonien inf.**]

Beryciformes Günther, 1880

Trachichthyidae Bleeker, 1856

- *Lissoberyx anceps* (Arambourg, 1954) [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]
- *Stichoberyx polydesmus* (Arambourg, 1954) [**Jbel Tselfat, limite Cénomano-Turonien**]

Perciformes *sensu* Johnson & Patterson, 1993

- *Phosphichthys thomasi* Arambourg, 1952 [**Oulad Abdoun, Yprésien**]
- *Sphyraenodus chouberti* Arambourg, 1952 [**Oulad Abdoun, Thanétien-Yprésien ; Ganntour, Thanétien**]

Scombridae Rafinesque, 1815

- *Scomberodon dumonti* Van Beneden, 1871 [**Oulad Abdoun, Thanétien-Yprésien ; Ganntour, Lutétien**]

Sparidae Rafinesque, 1818

- *Sparus* sp. [**Oulad Abdoun, Ganntour, Thanétien-Yprésien**]

Sphyraenidae Rafinesque, 1815

- *Sphyraena fajumensis* (Dames, 1883a) [Ganntour, Lutétien]
- *Sphyraena* sp. [Oulad Abdoun, Yprésien ; Ad-Dakhla, Eocène moyen-sup.]

Trichiuridae Rafinesque, 1815

- *Eutrichiurides goberti* Arambourg, 1952 [Oulad Abdoun, Thanétien]
- *Eutrichiurides orpiensis* (Daimeries, 1888) [Sous, Danien]
- *Trichiurus oshushunensis* White, 1926 [Plateau des Phosphates, Thanétien-Yprésien]
- *Trichiurus* ? *plicidens* Arambourg, 1952 [Oulad Abdoun, Yprésien ; Ganntour, Yprésien-Lutétien]
- *Eutrichiurides termieri* Arambourg, 1952 [Oulad Abdoun, Thanétien-Yprésien, Ganntour, Thanétien]
- *Trichiurides* sp. [Ad-Dakhla, Eocène moyen-sup.]

Xiphiidae Rafinesque 1815

- *Cylindracanthus rectus* (Agassiz, 1833-1844) [Oulad Abdoun, Yprésien, Ganntour, Lutétien]
- *Cylindracanthus* sp. [Ad-Dakhla, Eocène moyen-sup.]
- *Xiphiorhynchus priscus* (Agassiz, 1833-1844) [Oulad Abdoun, Yprésien]

Tetraodontiformes Berg, 1940

Eotrigonodontidae White, 1935

- *Eotrigonodon serratus* (Gervais, 1852) [Oulad Abdoun, Yprésien]
- *Eotrigonodon tabroumiti* Tabaste, 1963 [Kem Kem beds, Cénomaniens inf.]
- *Stephanodus libycus* (Dames, 1883b) [Oulad Abdoun, Sous, Maastrichtien]
- *Stephanodus* sp. [Oulad Abdoun, Sous, Maastrichtien]

Ostraciidae Rafinesque, 1815

- *Ostracion* cf. *meretrix* Daimeries, 1891 [Oulad Abdoun, Yprésien]

Les dinosaures du Maroc – aperçu historique et travaux récents

Nizar IBRAHIM¹, Samir ZOUHRI², Paul C. SERENO¹

1 Department of Organismal Biology and Anatomy, University of Chicago, Chicago, Illinois, USA

2 Laboratoire de Géosciences, Faculté des Sciences Aïn Chock, Université Hassan II, Casablanca, Maroc

► **Mots-clés** – Dinosaures, Maroc, Mésozoïque

► **Résumé** – Les sites fossilifères du Maroc conservent des fossiles de dinosaures d’une importance considérable pour l’étude de l’évolution et de la paléobiogéographie de ce groupe. Les premières découvertes, réalisées entre 1925 et 1955, dans le Jurassique des montagnes de l’Atlas et le Crétacé de la région des Kem Kem au Sud-Est du pays ont livré un matériel important de sauropodes, ainsi que plusieurs sites à empreintes. Après une période de faible activité, les travaux liés à la cartographie de l’Atlas marocain ont relancé les recherches et ont apporté des informations importantes au sujet de l’évolution des sauropodes, avec en point d’orgue la découverte du sauropode *Atlasaurus imelakei*. Par la suite, de nouveaux projets de recherche dans la région des Kem Kem ont livré des spécimens de plusieurs théropodes géants : *Spinosaurus*, *Carcharodontosaurus* et *Deltadromeus*. Des nouvelles reconstitutions confirment que ces taxons sont parmi les plus grands prédateurs terrestres connus. Plus récemment, des découvertes dans le Jurassique inférieur du Haut Atlas ont amélioré la qualité du registre fossile des dinosaures à cette époque, grâce notamment à la description du sauropode basal *Tazoudasaurus naimi*, et du probable abélisaure *Berberosaurus liassicus*. *Tazoudasaurus* représente un des plus anciens sauropodes connus. Au cours de la dernière décennie, aussi bien les sites du Haut Atlas que ceux des Kem Kem sont redevenus des points focaux de projets de recherche. Leur position stratigraphique et leur diversité contribuent à l’importance scientifique des taxons marocains qui vont continuer à jouer un rôle important dans l’étude des dinosaures africains.

The Dinosaurs of Morocco – historical review and recent work

► **Key-words** – Dinosaurs, Morocco, Mesozoic

► **Extended summary** – Fossiliferous sites in Morocco have yielded remains that are of considerable importance to the study of dinosaur evolution and paleobiogeography. Many important sites are located in the Atlas mountains and in a southeastern desertified region called the Kem Kem. Dinosaur fossils from Morocco are often exquisitely preserved and record a high level of taxonomic diversity. At least three sauropods and four theropods have been described and include predatory dinosaurs in the largest tier of body size.

The first expeditions took place between 1925 and 1955 in Jurassic outcrops of the Atlas Mountains. Important sauropod material was discovered and described as a new species of *Cetiosaurus*, although surely distinct from the latter European genus. Another large sauropod, *Rebbachisaurus garasbae*, was described from Cretaceous outcrops of the Kem Kem region in the southeast of the country. Whereas the anatomy of this genus remains poorly known, members of the same group have been reported from other parts of Africa, South America, and Europe, adding to our understanding of the morphology and evolutionary history of the group.

In the 1960s and 1970s, there was little research or fieldwork. Dutuit described a new putative dinosaur, *Azendohsaurus laaroussi*, a taxon now regarded as a basal archosauromorph of uncertain affinities

In the 1970s and 1980s new research and field exploration resulted in the discovery of the sauropod *Atlasaurus imelakei*, a possible brachiosaurid related to *Brachiosaurus* and *Giraffatitan*. *Atlasaurus* precedes these taxa by at least 10 million years during a poorly sampled geological interval.

In the 1990s and 2000s, new research efforts in the Kem Kem region yielded new remains of the large theropods *Spinosaurus*, *Carcharodontosaurus* and *Deltadromeus*. *Spinosaurus*, a piscivorous theropod with tall dorsal spines first described from Egypt, is now known from a partial skeleton and several isolated specimens found in the Kem Kem region. The poorly known *Sigilmassasaurus* is here considered to be a synonym of *Spinosaurus*. *Carcharodontosaurus* was identified as an allosauroid with close relatives on other continents. The slender build of *Deltadromeus* is exceptional, its affinities still uncertain. An abelisaurid theropod similar to *Rugops primus* from Niger has also been recorded. Naming taxa on fragmentary isolated fossils from the Kem Kem has limitations. A recently named theropod, *Kemkemia auditorei*, is now thought to represent a crocodylomorph. Theropod remains and footprints are particularly abundant in the Kem Kem sequence, strongly dominating the fossil and ichnofossil records. This may reflect a real Cretaceous signal of taxonomic diversity and abundance rather than a bias from time averaging or collecting.



Recent discoveries in the Early Jurassic of the High Atlas include the basal sauropod *Tazoudasaurus naimi* and the possible abelisauroid *Berberosaurus liassicus*. *Tazoudasaurus*, one of the oldest known sauropods, is known from multiple individuals and several ontogenetic stages. The material sheds light on sauropod evolution during the late Early Jurassic, an interval scarcely represented among terrestrial deposits worldwide. Its skull most closely resembles that of the basal sauropod *Vulcanodon* from southern Africa. The contemporaneous theropod *Berberosaurus* may represent the oldest known abelisauroid.

Cretaceous phosphate deposits in the Middle Atlas have yielded isolated dinosaur fossils among the bones and teeth of marine vertebrates.

The rock record in Morocco also preserves ichnological data documenting behaviors and taxa unknown from the body fossil record. Tracksites in the Moroccan Atlas are attributed to theropod, sauropod and stegosaur dinosaurs. An extensive track horizon has also been described from the Cretaceous Kem Kem sequence that preserves theropod, sauropod, and ornithischian prints.

Discoveries from other parts of Africa and, in particular, from sites elsewhere in the Sahara Desert often amplify or complement the Moroccan fossils. Because of the breadth of their stratigraphic/ temporal range and the quality of some of the specimens, Moroccan dinosaurs will continue to play a crucial role in understanding African dinosaurs as a whole. As fossil collections grow within Morocco, a museum movement has taken hold that in the coming years will likely result in the creation of important destinations for scientists and tourists.

ديناصورات المغرب: لحة تاريخية واستنتاج للأبحاث الأخيرة

كلمات مفتاح - ديناصورات، الحقب الوسيط، المغرب.

ملخص - تحتوي مواقع الديناصورات بالمغرب على مستحاثات (احافير) ذات أهمية كبيرة لدراسة تطور والجغرافية الإحيائية (انتشار الأنواع) القديمة لهذه المجموعة، الرائعة جدا. وكانت الاكتشافات الأولى قد تمت بين عامي 1925 و 1955 في رواسب العصر الجوراسي لجبال الأطلس الكبير والعصر الطباشيري لمنطقة كمكم في الجنوب الشرقي للمملكة. وثم الحصول حينئذ على كميات هامة من مستحاثات الصوروبوديات بما في ذلك عدة مسارات من آثار (بصمات) الأقدام لهذه الزواحف العملاقة. بعد فترة جمود طويلة للأنشطة العلمية، ساعدت أعمال رسم خرائط جبال الأطلس المغربية على إعادة إحياء الأبحاث الاستحاثية التي وفرت معلومات جديدة وهامة عن تطور الصوروبوديات. بلغت ذروتها باكتشاف أطلسسوريس إملاكيي. بعد ذلك، أدمشترع بحثية جديدة بمنطقة كمكم إلى اكتشاف عدة عينات من الديناصورات ذات الأقدام العملاقة بما في ذلك سبينوسوريس، كركارودونتوسوريس و ديلنادرومبيس. وتبعاً لعمليات إعادة تشكيل الحيوانات المنقرضة، فإن هذه الأنواع هي من بين أكبر الحيوانات المفترسة التي عاشت على الأرض.

قد مكنت الاكتشافات الأخيرة في العصر الجوراسي للأطلس الكبير من تحسين نوعية السجل الأحفوري للديناصورات لهذه الأزمنة الماضية، وذلك بفضل وصف، على وجه الخصوص، أقدم صوروبودي معروف، تازوداسوريس ناعمي، والأبيليسور المحتمل، أبيليسوريس لياسيكيس. لقد أضحت مواقع الأطلس الكبير وكم كم، بفعل موقعها الطبقاتي (الإستراتغرافي) وتنوع محتواها الأحفوري، من النقاط المحورية لمشاريع البحث العلمي التي أجريت في العقود الأخيرة. وبهذا تكون الأصناف الموجودة بالمغرب قد ساهمت وستواصل الإسهام بمعطيات جديدة في دراسة الديناصورات الأفريقية.

Introduction

Le Maroc est en passe de devenir une région incontournable pour l'étude de l'évolution des dinosaures du Gondwana. Ce développement découle d'une part du fait que des fossiles représentant plusieurs groupes différents ont été trouvés et d'autre part du fait que les ossements sont parfois remarquablement bien conservés. Au cours des dernières années la liste des espèces de dinosaures marocains, quoique moins impressionnante que celle des États-Unis ou de la Chine pour le moment, ne cesse de s'enrichir. Plusieurs sites à ossements et à empreintes sont connus aujourd'hui, surtout dans le Moyen Atlas et le Sud-Est du pays. Il existait au Maroc au moins trois lignées différentes de sauropodes dès le Jurassique inférieur et moyen et au moins autant de lignées de théropodes. Parmi les espèces trouvées au Maroc figurent deux des plus grands carnivores terrestres connus (fig. 1), ainsi que plusieurs genres d'herbivores connus par des squelettes remarquablement complets.

Les dinosaures découverts au Maroc et dans toute l'Afrique du Nord, y compris les pays sud-sahariens comme le Niger [Lapparent, 1960 ; Taquet, 1976 ; Sereno *et al.*, 1994, 1998] mais aussi dans le reste de l'Afrique, comme la Tanzanie [Janensch, 1914; Aberhan *et al.*, 2002], apportent des données très importantes sur l'évolution de ce groupe et sont souvent aussi très importants pour établir des modèles paléobiogéographiques du Mésozoïque [Sereno *et al.*, 1994, 1998 ; Calvo and Salgado, 1995 ; Remes, 2006 ; Cavin *et al.*, 2010].

Ici, nous présentons un aperçu historique de la diversité des dinosaures les plus importants trouvés au Maroc, plus ou moins dans l'ordre chronologique de leur description, ainsi que plusieurs nouvelles reconstitutions de ces animaux. Puisque certains taxons n'ont pas encore été décrits et figurés en détail, notre contribution consacre plus d'attention aux genres mieux connus et à ceux que nous avons étudiés. Pour une contribution moins centrée sur le Maroc et à une échelle géographique différente, Taquet [2010] offre un aperçu historique de la découverte des dinosaures du Maghreb.

Liste des dinosaures sauropodes et théropodes marocains considérés valides dans cet article :

Sauropodes

Ordre Sauropoda Marsh, 1878

Famille Vulcanodontidae Cooper, 1984

Tazodasaurus naimi Allain *et al.*, 2004

Famille ?Cetiosauridae Lydekker, 1888

'*Cetiosaurus*' *mogrebiensis* LAPPARENT, 1955



► **Figure 1.** Les géants du Crétacé marocain : deux *Carcharodontosaurus* à la poursuite d'un grand *Rebbachisaurus*. Le théropode géant *Carcharodontosaurus*, dont les ossements ont été trouvés dans les mêmes niveaux que les restes de *Rebbachisaurus*, était peut-être un prédateur de ce sauropode. Illustration par Davide Bonadonna, sous le conseil scientifique de Nizar Ibrahim ; conception : Nizar Ibrahim et Davide Bonadonna. Illustration basée sur le matériel fossile connu et des taxons proches.

Figure 1. *Giants of the Moroccan Cretaceous: two Carcharodontosaurus chase a large Rebbachisaurus. The giant theropod Carcharodontosaurus, known from remains found in the same deposits as the type specimen of Rebbachisaurus, may have preyed on this sauropod. Illustration by Davide Bonadonna, under the scientific advice of Nizar Ibrahim; design: Nizar Ibrahim and Davide Bonadonna. Artwork based on known fossil material and closely related taxa.*

Eusauropoda Upchurch, 1995

Atlasaurus imelakei MONBARON et al., 1999

Super Famille Diplodocoidea Marsh, 1884

Famille Rebbachisauridae Bonaparte, 1997

Rebbachisaurus garasbae LAVOCAT, 1954

Théropodes

Ordre Theropoda Marsh, 1881

- Infraordre Ceratosauria Marsh, 1884
 Abelisauria Novas, 1992
 Superfamille Abelisauroida Bonaparte, 1991
Berberosaurus liassicus ALLAIN *et al.*, 2007
- Famille Abelisauridae Bonaparte et Novas, 1985
 Abelisauridae indet
- Superfamille Spinosauroida Stromer, 1915
 Famille Spinosauridae Stromer, 1915
Spinosaurus cf. aegyptiacus STROMER, 1915
- Superfamille Allosauroida Currie et Zhao, 1993
 Famille Carcharodontosauridae Stromer, 1931
Carcharodontosaurus saharicus DEPÉRET et SAVORNIN, 1927 ; STROMER, 1931
- ?Coelurosauria, von Huene, 1914
Deltadromeus agilis SERENO *et al.*, 1996

Premières découvertes

Les premiers fossiles de dinosaures du Maroc furent trouvés en 1925 à El Mers dans le Moyen-Atlas [Taquet, 2010] et ensuite décrits par Termier [1936]. Les travaux de prospections et de fouilles systématiques entrepris par la suite, aussi bien dans le Moyen-Atlas que dans le Haut-Atlas Central, ont abouti à la découverte de gisements ichnologiques [Plateau *et al.*, 1937] et d'ossements divers [Termier *et al.*, 1940 ; Bourcart *et al.*, 1942 ; Lapparent, 1942 ; Termier, 1942]. Les fossiles récoltés dans les gisements bathoniens de Tamguert N'Tarit, dans la région d'El Mers ont permis à Lapparent [1955] de décrire un nouveau taxon de sauropode, '*Cetiosaurus mogrebiensis*', qui, très probablement, appartient à un genre différent du taxon anglais *Cetiosaurus* [Monbaron *et al.*, 1999]. Ainsi la plupart des caractères mentionnés par Lapparent sont soit très répandus chez les sauropodes, ou bien difficiles à confirmer parce que des éléments importants sont mal préservés [Upchurch et Martin, 2003]. Il s'agit d'un sauropode relativement basal, au corps massif. L'âge (Bathonien) de ce dinosaure est confirmé par des ammonites trouvées dans les niveaux marins intercalés dans la série détritique. Une description de ce taxon, qui reste un des sauropodes les moins bien connus, est en cours [Allain *et al.*, 2004 ; Lang, 2008]. Le matériel consiste en au moins trois individus différents [Upchurch et Martin, 2003] et pourrait appartenir à deux sauropodes distincts [Lang, 2008].

À la même période, les recherches menées dans l'Anti-Atlas sur les Hamadas du Draa et des Kem Kem par Lavocat [1948, 1949, 1951, 1954a] ont fourni un riche matériel de vertébrés

fossiles. Il a été trouvé, entre autre, dans des terrains rapportés à l'Albien ou au Cénomanién, des dents et éléments crâniens et postcrâniens de dinosaures théropodes et sauropodes [Russell, 1996 ; Sereno *et al.*, 1996 ; Cavin *et al.*, 2010 ; Ibrahim *et al.*, 2010]. Le matériel de sauropode, provenant surtout du site de Gara Sbaa, a permis à Lavocat [1954b] de décrire un nouveau taxon de dinosaure herbivore, *Rebbachisaurus garasbae*, basé sur un squelette partiel. Les vertèbres de ce taxon sont assez allongées. Elles sont pourvues de fines lamelles osseuses, et de larges fosses et cavités [Russell, 1996]. Le crâne de ce sauropode reste inconnu, comme la plupart de la partie axiale et appendiculaire du squelette. En attendant la redescription complète de l'ensemble des éléments de *Rebbachisaurus* [Wilson et Allain, in prep.], ce taxon reste, pour le moment, une forme énigmatique au sein de sa famille, les Rebbachisauridae. Il semble que cette lignée de dinosaures, caractérisée surtout par la forme de leur omoplate et leurs vertèbres dorsales, était très répandue [Salgado *et al.*, 2004 ; Sereno *et al.*, 2007], surtout sur les continents de l'hémisphère sud [voir Mannion, 2009 pour des exemples de l'hémisphère nord]. De nouvelles découvertes dans le Crétacé du Niger [Sereno *et al.*, 1999] et de l'Amérique du Sud [Salgado *et al.*, 2004] offrent une idée plus pertinente de la morphologie générale de *Rebbachisaurus* (fig. 1). Le genre *Limaysaurus* [Salgado *et al.*, 2004] en particulier, connu sous le nom de *Rebbachisaurus tessonei* [Calvo et Salgado, 1995] dans le passé, semble être proche du genre marocain. La forme du Niger, *Nigersaurus taqueti* [Sereno *et al.*, 1999, 2007], est caractérisée par un crâne plus large dans la partie antérieure que dans la partie postérieure. Cette dernière espèce a une denture exceptionnelle, consistant en une batterie de centaines de dents arrangées de façon rectiligne sur la face antérieure de la mâchoire. Il est possible que le crâne de *Rebbachisaurus* ressemble aussi bien à celui de *Nigersaurus*, qu'à celui des sauropodes proches de *Diplodocus* (fig. 1). Ainsi des dents isolées trouvées dans les Kem Kem, qui peuvent probablement être rapportées à *Rebbachisaurus*, rappellent celles de *Dicraeosaurus* [Janensch, 1914] et *Diplodocus* [Upchurch *et al.*, 2004], en ce qui concerne leur taille relativement grande et leur forme arrondie en coupe transversale. Dans sa morphologie générale, *Rebbachisaurus* ressemblait probablement à *Limaysaurus* et à *Nigersaurus*, mais était probablement plus grand que les autres membres des Rebbachisauridae. Récemment, Whitlock [2011] a placé *Rebbachisaurus* dans une position basale au sein des Rebbachisauridae, en dehors des sous-familles Nigersaurinae et Limaysaurinae.

La période calme et la découverte du géant de l'Atlas

Pendant les deux décennies suivantes (années 1960 et 1970), les recherches de dinosaures au Maroc se sont arrêtées si l'on excepte la découverte par Dutuit [1972] dans le Trias supérieur du bassin d'Argana de fossiles d'un petit reptilien, *Azendohsaurus laaroussii*. L'étude détaillée de ce taxon par Gauffre [1993] a étayé les arguments de l'appartenance de cette espèce aux 'prosauropodes'. *Azendohsaurus* serait de ce fait le plus ancien genre appartenant au groupe

des sauropodomorphes, et donc l'un des premiers dinosaures connus. Les dents, fusionnées, ont effectivement une ressemblance remarquable avec des dents de sauropodomorphes. Les affinités de ce reptile ont été discutées [Jalil et Knoll, 2002] et il semblerait qu'*Azhendohsaurus* ne soit pas un dinosaure mais plutôt un Ornithodira *incertae sedis*. Une nouvelle espèce d'*Azhendohsaurus*, trouvée à Madagascar, suggère qu'il s'agit probablement d'un archosauromorphe [Flynn *et al.*, 2010]. Les caractères cranio-dentaires d'*Azhendohsaurus* sont probablement le résultat de convergences anatomiques.

Les travaux de cartographie géologique, entrepris à la fin des années 1970 et au début des années 1980 dans la région d'Azilal, ont relancé les découvertes. Deux gisements de dinosauriens ont ainsi été signalés par Jenny *et al.* [1980] dans le Toarcien des bassins d'Azilal et de Wazzant. Le gisement de Wazzant a livré des ossements de petit sauropode et les éléments de plusieurs squelettes d'un théropode de petite taille alors que le gisement d'Azilal a livré des ossements d'un sauropode de taille moyenne, probablement *Tazoudasaurus* [Allain et Aquesbi, 2008]. Le spécimen le plus important, trouvé dans les couches du Jurassique moyen (Bathonien-Callovien), est le squelette du grand sauropode *Atlasaurus imelakei* [Monbaron et Taquet, 1981 ; Monbaron, 1983 ; Monbaron *et al.*, 1999] (fig. 2). Le site fossilifère de Wawmda, où a été découvert *Atlasaurus*, se situe à la bordure du synclinal de Tilougguit qui fait partie des larges structures synclinales du Haut Atlas Central où se sont déposés des sédiments détritiques et rubéfiés, communément appelées « Couches rouges » [Monbaron *et al.*, 1999]. Les ossements de ce squelette, presque complet, et comprenant une partie du crâne, ont été mis au jour dans une lentille gréso-pélimitique [Monbaron *et al.*, 1999]. L'importance de cette découverte réside, en plus du fait que le squelette est presque complet, dans le fait que ce spécimen précède d'une dizaine de millions d'années les faunes classiques de sauropodes du Jurassique supérieur connues en Amérique du Nord [Chure *et al.*, 1998] et en Afrique de l'Est [Janensch, 1941 ; Aberhan *et al.*, 2002]. Ce dinosaure fut, dans un premier temps, rapproché par Monbaron et Taquet [1981] à la même espèce décrite par Lapparent [1955] dans le Moyen Atlas ('*Cetiosaurus' moghrebiensis*). Une étude plus détaillée de l'anatomie de son squelette a révélé de grandes différences entre ce dernier et ceux de tous les autres sauropodes jurassiques, y compris l'espèce marocaine d'El Mers [Monbaron *et al.*, 1999]. Le « géant de l'Atlas » a donc été attribué à un nouveau genre et à une nouvelle espèce, *Atlasaurus imelakei* (imelake : de l'arabe, géant) par Monbaron *et al.* [1999]. Un des aspects anatomiques les plus marqués d'*Atlasaurus* est la taille des membres antérieurs, qui sont allongés dans cette espèce par rapport aux membres postérieurs, un caractère qui se retrouve aussi chez les brachiosaures. Du point de vue morphologique, *Atlasaurus* semble donc être plus proche des genres *Brachiosaurus* et *Giraffatitan* [Taylor, 2009] qui apparaissent environ 15 millions d'années plus tard, que de tout autre sauropode connu [Monbaron *et al.*, 1999]. Cependant, comparé aux proportions des Brachiosauridae, le crâne d'*Atlasaurus* est grand et le cou est plus court.



► **Figure 2.** *Atlasaurus imelakei*, le géant de l'Atlas. Image du squelette exposé à Rabat (photo : Ronan Allain).
Figure 2. *Atlasaurus imelakei*, the giant of the Atlas. Picture of the mounted skeleton in Rabat (photograph by Ronan Allain).

Les relations phylogénétiques exactes d'*Atlasaurus* sont encore discutées. Récemment, Moser *et al.* [2006] le placent proche des camarasaures (« Camarasauromorpha »). Puisque le spécimen type n'a pas été décrit en détail, la systématique et la paléobiologie de ce taxon restent peu connues. Les circonférences du corps des os longs (humérus et fémur) semblent indiquer un poids d'environ 22,5 tonnes [Monbaron *et al.*, 1999]. Une nouvelle étude récemment entreprise sur le poids des sauropodes, au cours de laquelle le squelette d'*Atlasaurus* a été scanné au laser [Stoinski, 2011 ; Stoinski *et al.*, 2011], apportera peut être plus de précision sur le poids de l'animal.

Un animal considérablement plus grand semble être représenté par un fémur d'âge jurassique de plus de 2,36 m de longueur [Charroud et Fedan, 1992], mais celui-ci n'a jamais

été décrit en détail et semble avoir disparu [Allain com. pers.]. Sur la base de la publication de Charroud et Fedan [1992] il s'agit d'un des plus grands os de dinosaures jamais trouvés au monde [Monbaron *et al.*, 1999].

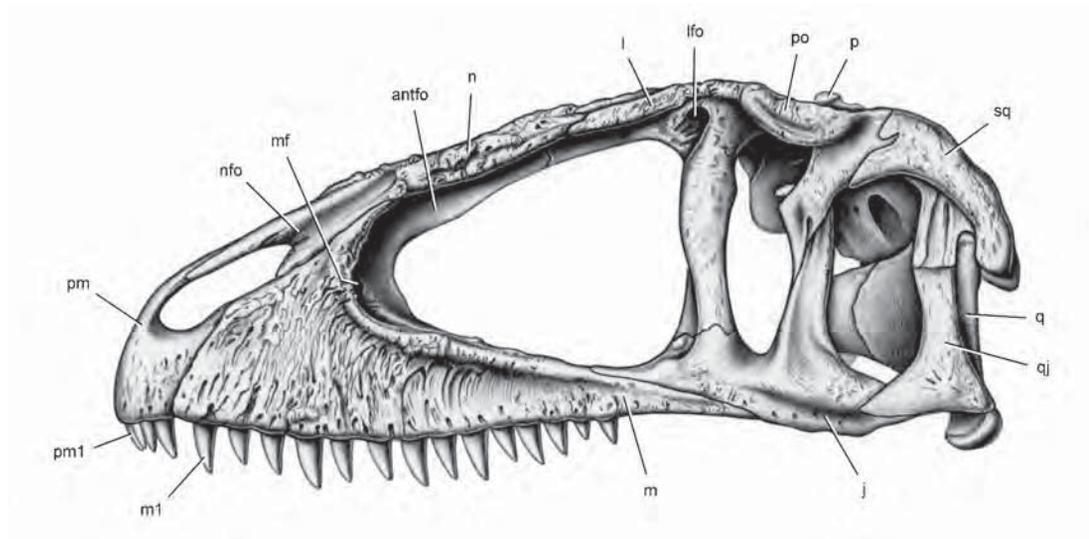
La 'redécouverte' des sites de la région des Kem Kem

Depuis les années 1990, les sédiments continentaux de la région des Kem Kem ont de nouveau fourni à des équipes internationales [Serenio *et al.*, 1996 ; Cavin *et al.*, 2010 ; Ibrahim *et al.*, 2010 ; Ibrahim *et al.*, 2014a] une grande quantité de fossiles divers dont ceux de plusieurs dinosaures, présentés ci dessous.

Carcharodontosaurus saharicus. Un Allosauroidea dont le crâne mesure environ 1,6 m de long, membre de la famille des Carcharodontosauridae. Ce genre, pour le moment confiné en Afrique du Nord, était connu essentiellement par des dents particulières [Depéret et Savornin, 1927] et un squelette partiel découvert en Égypte [Stromer, 1931]. Le spécimen marocain de *Carcharodontosaurus*, un crâne partiel, a récemment été décrit en tant que néotype pour ce genre [Brusatte et Sereno, 2007], puisque le squelette égyptien conservé à Munich a été détruit pendant la Deuxième Guerre Mondiale et que les dents du spécimen type décrites par Depéret et Savornin [1927] ont disparu [Brusatte et Sereno, 2007]. Une nouvelle reconstitution du crâne de *Carcharodontosaurus* est présentée ici (fig. 3). Les dents de ce taxon sont très ornementées avec de larges rainures formées par des plissements dans l'émail de la dent (fig. 4). Les crénelures sur les carènes mésiales et distales sont de tailles différentes. La bordure de l'émail a aussi une forme intéressante et très caractéristique (fig. 4). Les plissements et les crénelures de *Carcharodontosaurus* semblent être plus développées que chez les autres Allosauroidea, mais la fonction de ces structures n'a pas encore été établie.

D'autres membres de la famille des Carcharodontosauridae ont été décrits par la suite dans le monde entier [Currie et Carpenter, 2000 ; Novas *et al.*, 2005a ; Coria et Currie, 2006 ; Brusatte *et al.*, 2009 ; Ortega *et al.*, 2010]. Ils sont caractérisés, entre autre, par des crânes assez étroits et, souvent, des os crâniens ornementés (fig. 3). La forme du prémaxillaire dans la nouvelle reconstitution du crâne (fig. 3) reflète ces nouvelles découvertes. Un membre basal du groupe, *Eocarcharia dinops*, a été décrit au Niger [Serenio et Brusatte, 2008]. La lignée africaine de ce groupe existe donc au moins depuis le Crétacé inférieur (Aptien) sur le continent. Ce sont cependant surtout les taxons d'Amérique du Sud qui ont fourni des informations importantes sur l'ostéologie de ce groupe [Novas *et al.*, 2005a ; Coria et Currie, 2006].

Selon une reconstruction du squelette basée sur plusieurs spécimens rapportés à ce taxon (fig. 5), et en accord avec d'autres estimations [Serenio *et al.*, 1996 ; > 12 m ; et Therrien et Henderson, 2007, ~13 m], *Carcharodontosaurus saharicus* représente un des plus grands prédateurs terrestres connus, avec une longueur estimée ici à plus de 13 mètres. Cette tentative

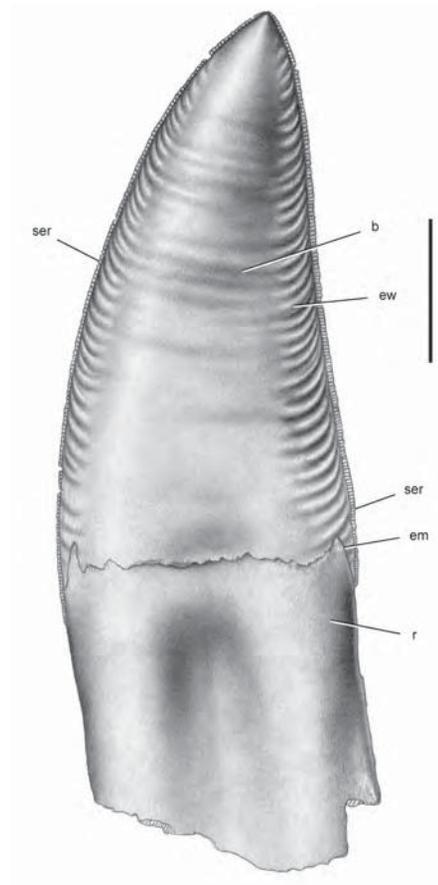


► **Figure 3.** Reconstitution du crâne de *Carcharodontosaurus*, basée sur le matériel décrit par Sereno *et al.* [1996] et *Acrocanthosaurus* [Currie et Carpenter, 2000]. Longueur du crâne : environ 1.55 m. Illustration scientifique : Carol Abraczinskas.

Figure 3. Reconstructed skull of *Carcharodontosaurus saharicus*, based on material described by Sereno *et al.* [1996] and *Acrocanthosaurus* [Currie and Carpenter, 2000]. Length of skull : about 1.55 m. Scientific drawing by Carol Abraczinskas.

Abréviations/Abbreviations : antfo, antorbital fossa/fosse antéorbitaire ; j, jugal ; l, lacrimal ; lfo, lacrimal fossa/fosse du lacrimal ; m, maxilla/maxillaire ; mf, maxillary fenestra/fenêtre maxillaire ; m1, maxillary tooth 1/dent maxillaire 1 ; n, nasal ; nfo, nasal fossa/fosse nasale ; p, parietal/pariétal ; pm, premaxilla/prémaxillaire ; pm1, premaxillary tooth 1/dent prémaxillaire 1 ; po, postorbital ; sq, squamosal ; q, quadrate/carré ; qj, quadratojugal.

de reconstitution, la première publiée à incorporer la majeure partie du matériel rattaché à ce taxon, permet de mieux apprécier la morphologie et les dimensions de ce théropode. Elle est basée sur le matériel crânien décrit par Stromer [1931] et Sereno *et al.* [1996], des vertèbres décrites par Russell [1996], des éléments du squelette appendiculaire figurés et décrits par Stromer [1934] et un morceau de dentaire attribue par Russel aux Abelisauridae [NMC 41774], mais qui, dans sa forme et taille, ressemble plus aux dentaires des *Carcharodontosauridae* [Ibrahim, 2011]. La reconstitution inclut aussi quelques éléments qui ne peuvent être attribués à *Carcharodontosaurus* avec certitude pour le moment, comme notamment des vertèbres caudales isolées, des phalanges et des vertèbres dorsales du Cénomani du Niger, rapportées à *Carcharodontosaurus* par Lavocat [1954]. Par rapport à la plus récente reconstitution du crâne [Sereno *et al.*, 1996], la forme du dentaire est plus ‘carrée’ à son extrémité antérieure (fig. 3), tenant compte de la morphologie connue d’autres *Carcharodontosauridae* [Coria et

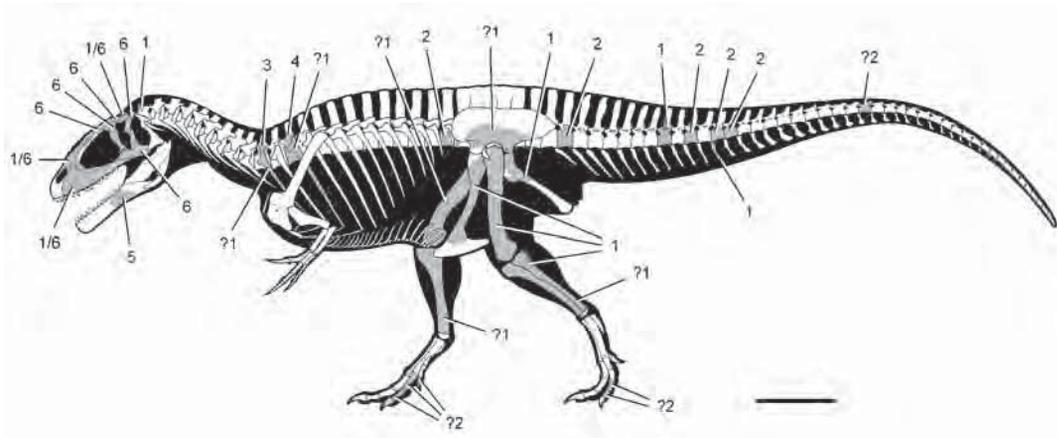


► **Figure 4.** Dent de *Carcharodontosaurus saharicus* [UCRC PV600]. Echelle : 2 cm. Illustration scientifique: Carol Abraczinskas.

Figure 4. Tooth of *Carcharodontosaurus saharicus* [UCRC PV600]. Scale : 2 cm. Scientific drawing by Carol Abraczinskas.

Abréviations/Abbreviations : b, band/bande ; em, enamel margin/bordure de l'émail ; ew, enamel wrinkles/plissements dans l'émail ; ser, serrations/dentelures.

Currie, 2006]. Les parties inconnues du squelette axial, des membres antérieurs, des ceintures scapulaire et pelvienne, aussi bien que la forme et la taille des épines neurales sont basées sur *Acrocanthosaurus*, *Mapusaurus*, *Giganotosaurus* et *Tyrannotitan* [Currie et Carpenter, 2000 ; Novas *et al.*, 2005 ; Coria et Currie, 2006]. *Acrocanthosaurus* est un Allosauroidea connu par des squelettes quasiment entiers et est considéré par la plupart des auteurs comme un Carcharodontosauridae [Serenó *et al.*, 1996 ; Brusatte et Sereno, 2008 ; voir Coria et Currie, 2006 pour une opinion différente]. Les trois autres taxons utilisés ici pour la reconstitution sont universellement rattachés aux Carcharodontosauridae.

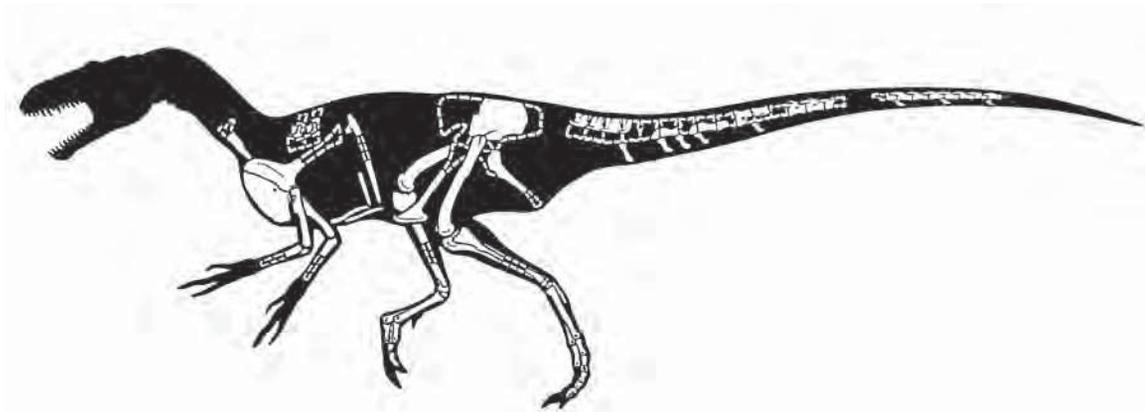


► **Figure 5.** Squelette de *Carcharodontosaurus*, reconstitution. Spécimens utilisés dans la reconstitution : 1, IPHG 1922 X 46 [Stromer, 1931] ; 2, spécimens MNHN sans numéro de collection, figurés par Lapparent [1960] ; 3, NMC 41858 [Russell, 1996] ; 4, NMC 41850 [Russell, 1996] ; 5, NMC 41859 [Russell, 1996] ; 6, UCRC PV 600 [Serenio *et al.*, 1996]. Les points d’interrogation marquent des éléments rapprochés à ce taxon avec plus d’incertitude que les autres. Échelle : 1 m. Reconstitution: Marco Auditore et Nizar Ibrahim.

Figure 5. Skeletal reconstruction of *Carcharodontosaurus*. Specimens used in this reconstruction: 1, IPHG 1922 X 46 [Stromer, 1931]; 2, MNHN specimens with no collection number, figured by Lapparent [1960]; 3, NMC 41790 [Russell, 1996]; 4, NMC 41774 [Russell, 1996]; 5, NMC 41856 [Russell, 1996]; 6, NMC 41857 [Russell, 1996]; 7, NMC 41858 [Russell, 1996]; 8, NMC 41850 [Russell, 1996]; 9, NMC 41859 [Russell, 1996]; 10, UCRC PV 600 [Serenio *et al.*, 1996]. Question marks indicate elements tentatively referred to this taxon. Scale bar: 1 m. Reconstruction: Marco Auditore and Nizar Ibrahim.

La présence d’une deuxième espèce de *Carcharodontosaurus* au Maroc, suggérée récemment par Cau *et al.* [2011], semble improbable, tenant compte de la qualité limitée du matériel, et la possibilité de variabilité individuelle.

Deltadromeus agilis. Un deuxième théropode des Kem Kem décrit par Sereno *et al.* [1996], *Deltadromeus agilis*, est représenté par des ossements postcrâniens dont en particulier des ossements appendiculaires très graciles (fig. 6). *Deltadromeus* a été décrit dans un premier temps comme l’un des premiers représentants de la radiation des coelurosauriens. Cependant, plus récemment, Sereno *et al.* [2002 et 2004] ont réinterprété ce taxon en tant que possible Noasauridae primitif, en se basant sur la morphologie du métatarse IV. Pour le moment, cette classification, ainsi que celle par exemple de Carrano et Sampson [2008] de *Deltadromeus* en tant qu’Abelisauridae, doivent être considérées comme incertaines. Il est possible que les affinités de *Deltadromeus* ne pourront être élucidées avec certitude que lorsque du matériel crânien sera découvert. Le genre *Bahariasaurus* d’Égypte [Stromer, 1934] représente probablement la même

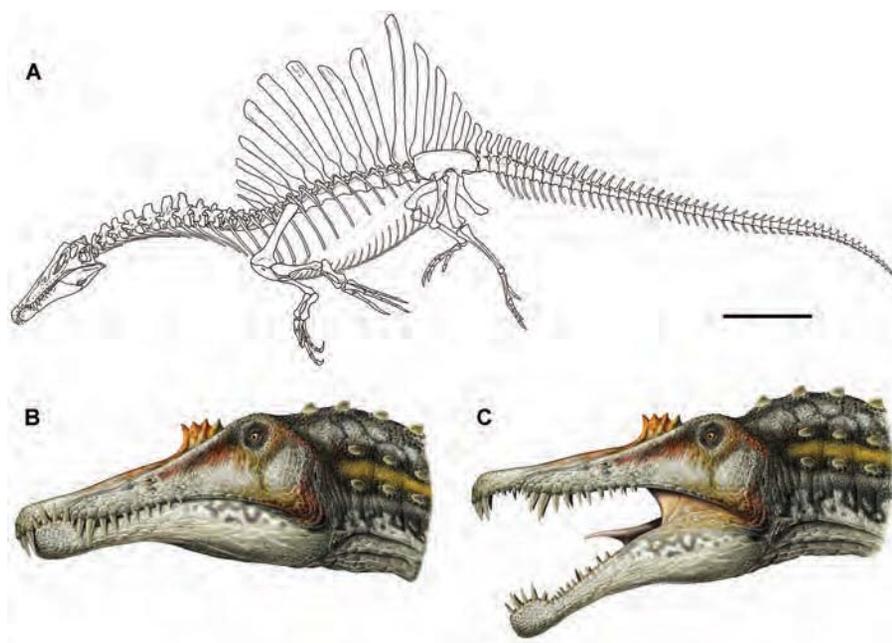


► **Figure 6.** *Deltadromeus agilis*, reproduit de Sereno *et al.* [1996]. Longueur du squelette, environ 7 m.
Figure 6. *Deltadromeus agilis*, from Sereno *et al.* [1996]. Length of skeleton, about 7 m.

forme que *Deltadromeus*, mais est considéré comme par certains un *nomen dubium* puisque le matériel type ne semble pas être diagnostique [Stromer, 1934, 1936; Sereno *et al.*, 1996]. Un fémur long de 122 cm, rapporté à *Bahariasaurus* par Stromer et pratiquement identique à celui du spécimen type de *Deltadromeus*, suggère que ce dinosaure pouvait atteindre une taille proche de celle de *Carcharodontosaurus* [Sereno *et al.*, 1996]. D'un point de vue paléobiologique, il semble hors de doute que, malgré sa taille considérable, *Deltadromeus* représente un des dinosaures les plus agiles découverts à ce jour en Afrique, pourvu de membres extrêmement fins.

Abelisauridae. La présence d'Abelisauridae en Afrique a été sujet à controverse [Russell, 1996 contra Sampson *etal*, 1998 ; Carrano *et al*, 2002] avant que Sereno *et al.* [2004], Mahler [2005] et plus récemment D'Orazi Porchetti *et al.*, [2011] ne prouvent la présence indubitable d'Abelisauridae en Afrique du Nord, entre autre grâce à la description de fragments de mâchoire exhumés dans les terrains du Crétacé de Kem Kem [Mahler, 2005]. Le spécimen décrit en 2005 ressemble fortement à celui de *Rugops primus*, du Cénomanién du Niger [Mahler, 2005] et représenterait un animal d'une taille comparable, soit environ 6 à 7 mètres de longueur, avec un crâne court et ornémenté et des dents relativement petites [Sereno *et al.*, 2004].

Spinosaurus aegyptiacus. Parmi les espèces de théropodes des Kem Kem figure aussi le taxon énigmatique *Spinosaurus* [Stromer, 1915 ; Ibrahim *et al.*, 2014b], un dinosaure au museau étroit et allongé, et pourvu de grandes épines dorsales atteignant environ 2 m de hauteur (fig. 7), découvert en Égypte par le paléontologue allemand Ernst Freiherr Stromer von Reichenbach. Le spécimen type a été détruit pendant la Seconde Guerre Mondiale, le



► **Figure 7.** Squelette (A) et reconstitution de la tête (B, C) de *Spinosaurus*. A) Squelette de *Spinosaurus*, en position de nage. Reconstitution par Marco Auditore B) Tête de *Spinosaurus* avec mâchoire fermée et ouverte (C), reconstitution par Davide Bonadonna, sous le conseil scientifique de Simone Maganuco ; longueur du crâne : environ 1,60 m. Échelle : A) 2 m.

Figure 7. Skeleton (A) and reconstruction of the head (B, C) of *Spinosaurus*. A) Reconstruction of *Spinosaurus*, in swimming pose. Reconstruction by Marco Auditore B) Head of *Spinosaurus* with closed and open jaws (C), reconstruction by Davide Bonadonna, under the scientific advice of Simone Maganuco; length of skull: about 1.6 m. Scale bar in A): 2 m.

même jour que le squelette partiel de *Carcharodontosaurus saharicus*. L'espèce marocaine du genre, *Spinosaurus maroccanus* [Russell, 1996], ne diffère pas de la forme égyptienne décrite par Stromer [1915] et représente probablement la même espèce, *Spinosaurus aegyptiacus* [Sereno *et al.*, 1998; Dal Sasso *et al.*, 2005; Ibrahim et Sereno, 2011 ; Ibrahim *et al.*, 2014b]. Des fossiles de ce genre trouvés au Maroc, décrits par Buffetaut [1989a et b] et plus récemment par Milner [2003], Dal Sasso *et al.* [2005] et Ibrahim *et al.*, 2014b, suggèrent que ce théropode pouvait atteindre une longueur d'environ 15 mètres (fig. 7), des dimensions qui surpassent celles de tous les autres théropodes connus à ce jour [Coria et Salgado, 1996 ; Brochu, 2003]. Le rostre décrit par Dal Sasso *et al.* [2005] ainsi qu'une large mandibule figurée par Milner [2003] dans une description préliminaire permettent aussi plus de précisions dans les reconstructions du crâne de ce taxon (voir fig. 7). La position des narines externes en particulier est remarquable, puisque elles se situent bien plus postérieurement que chez d'autres théropodes (fig. 7).

Therrien et Henderson [2007] ont suggéré que les estimations de la longueur de *Spinosaurus* sont peut être trop exagérées, mais ne mettent pas en doute le fait que *Spinosaurus* doit être considéré comme l'un des plus grands théropodes découverts à ce jour.

La découverte d'autres espèces de Spinosauridae a fourni de nouvelles informations sur la position systématique, la morphologie et le mode de vie probable de *Spinosaurus*. Il forme avec le taxon *Irritator* [Sues *et al.*, 2002] la sous-famille Spinosaurinae, qui peut être différenciée de la sous-famille des Baryonychinae sur la base de caractères dentaires et crâniens [Serenio *et al.*, 1998], comme par exemple le nombre plus élevé de dents chez les Baryonychinae.

Baryonyx walkeri, du Barrémien d'Angleterre est le Spinosauridae le plus complet que l'on connaisse en Europe. Il a fourni d'importantes données sur le régime alimentaire de ces prédateurs. Des restes du poisson *Lepidotes* sp. ont été trouvés dans la cage thoracique de l'animal [Charig et Milner, 1997], indiquant que le museau étroit, semblable à celui de crocodiles piscivores, ainsi que les membres antérieurs puissants et pourvus de grandes griffes, étaient peut être des adaptations à un régime piscivore [voir aussi Taquet, 1984]. Des analyses par éléments finis du rostre de *Baryonyx* suggèrent que le fonctionnement des mâchoires de ce dernier diffère de celui des autres dinosaures théropodes, mais est assez comparable à celui des crocodiles piscivores [Rayfield *et al.*, 2007]. Par ailleurs, la plupart des fossiles de Spinosauridae ont été trouvés dans des dépôts fluviaux ou deltaïques riches en poissons [Milner, 2003]. En effet, les dépôts des Kem Kem marocains représentent un grand système fluvial, dans lequel existait de grands vertébrés aquatiques de plusieurs mètres de longueur, comme par exemple le coelacanth géant *Mawsonia lavocati* [Yabumoto et Uyeno, 2005]. Il a cependant aussi été proposé que le paléoenvironnement des Kem Kem était sujet à des périodes arides [Russell et Paesler, 2003]. Des analyses d'isotopes d'oxygène de dents de dinosaures théropodes et de reptiles aquatiques semblent indiquer que certains spinosaures étaient mieux adaptés à un mode de vie semi-aquatique que les autres theropodés [Amiot *et al.*, 2010]. Il a aussi été suggéré cependant que la forme marocaine est moins adaptée à ce mode de vie que d'autres Spinosauridae [Amiot *et al.*, 2010]. Un squelette partiel décrit en 2014 confirme pour la première fois que le squelette de *Spinosaurus* avait une série d'adaptations pour un mode de vie semi-aquatique : des membres postérieurs courts, des griffes aplaties, peut être reliées avec des palmures, une densité osseuse semblable à celle d'animaux aquatiques ou semi-aquatiques et en particulier la cavité médullaire pratiquement close (Ibrahim *et al.*, 2014b).

Malgré la spécialisation apparente de leur crâne, ces animaux se nourrissaient probablement parfois d'autres types de proie. Des restes du dinosaure *Iguanodon* trouvés dans les environs de la cage thoracique de *Baryonyx* [Charig et Milner, 1997], ainsi qu'une dent de Spinosauridae trouvée dans une vertèbre cervicale de ptérosaure [Buffetaut *et al.*, 2004] confirment cette hypothèse.

Des fossiles de Spinosauridae ont aujourd'hui été mis au jour en Afrique, en Asie, en Europe et en Amérique du Sud, et peut-être même en Océanie [Stromer, 1915 ; Charig et Milner, 1997 ; Sereno *et al.*, 1998 ; Sues *et al.*, 2002 ; Dal Sasso *et al.*, 2005 ; Buffetaut *et al.*, 2008 ; Amiot *et al.*, 2010 ; Barrett *et al.*, 2011 ; Allain *et al.*, 2012 ; Ibrahim *et al.* 2014b].

Le taxon *Sigilmassasaurus brevicollis* [Russell, 1996], décrit sur la base de vertèbres larges et massives provenant de la région des Kem Kem, mais achetés à des particuliers [Russell, 1996] est un synonyme plus récent de *Spinosaurus aegyptiacus*. En effet, des vertèbres identiques à celles de *Sigilmassasaurus* ont été trouvées à proximité de restes de « *Spinosaurus B* » en Égypte et ont aussi été trouvées parmi les restes d'*Ichthyovenator* [Stromer, 1934 ; Ibrahim *et al.* 2014b ; Allain, 2014].

D'autres genres, comme *Kemkemia*, identifié en tant que néothérope par Cau et Maganuco [2009] et provenant des mêmes couches rouges dans la région des Kem Kem, ont été décrits. Le matériel est généralement plus ou moins fragmentaire. Plusieurs auteurs ont décrit de tels ossements, correspondant à des dents ou griffes de dinosaures isolés [Russell, 1996 ; Kellner et Mader, 1997 ; Amiot *et al.*, 2004 ; Novas *et al.*, 2005 ; Richter *et al.*, in press]. Il est difficile d'établir les affinités de ces spécimens, et les hypothèses proposées par les auteurs ne peuvent être considérées que comme très incertaines. Ainsi *Kemkemia* a été réidentifié par la suite comme un crocodyliforme [Lio *et al.*, 2012]. L'identification de dents de Dromaeosauridae par Amiot *et al.* [2004] doit aussi être considérée avec prudence.

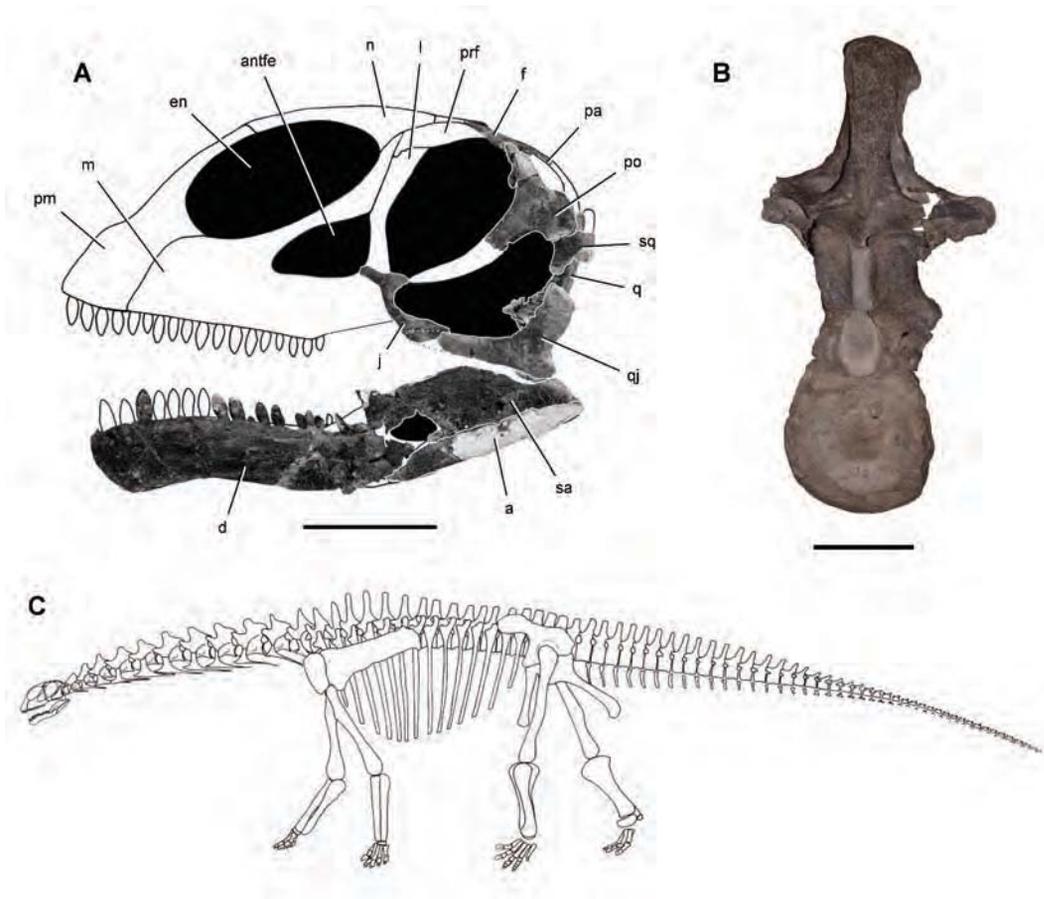
Bien que la plupart des spécimens soient représentés par des ossements isolés, la région des Kem Kem a fourni l'un des assemblages de dinosaures les plus diversifiés d'Afrique. Il semble que les théropodes soient les plus abondamment représentés, suivis par les sauropodes, alors qu'aucun ornithischien n'a été décrit [Russell, 1996 ; Sereno *et al.*, 1996] à l'exception d'empreintes qui suggèrent la présence de ce groupe [Sereno *et al.*, 1996]. Bien que l'abondance des théropodes a récemment été mise en question [McGowan et Dyke, 2009 ; Dyke, 2010], les travaux extensifs réalisés sur le terrain par des équipes internationales en 1995 et 2008 n'ont pas abouti à la découverte de matériel abondant de dinosaures herbivores [Sereno *et al.*, 1996 ; Ibrahim, 2011]. La proposition que la coexistence des grands théropodes des Kem Kem est une illusion due au processus de 'time averaging' [Dyke, 2010] est très improbable, vu que les mêmes genres, ou des genres très proches à ceux des Kem Kem ont été trouvés en Égypte (*Carcharodontosaurus*, *Spinosaurus*, *Deltadromeus*) et au Niger (*Carcharodontosaurus*, *Spinosaurus*, *Rugops*) dans des niveaux d'âges approximativement équivalents [Stromer, 1936 ; Sereno *et al.* 2004 ; Smith et Lamanna, 2006 ; Brusatte et Sereno, 2007 ; Ibrahim 2011 ; Ibrahim *et al.*, 2014]. Il reste à ajouter que, à cette échelle, un biais de collecte favorisant certains groupes, comme il a été invoqué par certains auteurs [McGowan et Dyke, 2009 ; Cavin *et al.*, 2010], semble improbable [Ibrahim, 2010 ; Ibrahim, 2011 ; Läng *et al.*, 2013]. En effet, les collections du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) renferment toutes les collectes de surface

réalisées par Lavocat dans les années 1950 et dans ces collections, les dinosaures ne constituent qu'une relativement petite partie du matériel mais les théropodes y sont présents en très grande majorité.

Nouvelles découvertes

Récemment, les couches du Jurassique inférieur (Lias) du Haut Atlas, dans la région d'Ouarzazate, ont livré les fossiles d'un dinosaure sauropode associés à des restes de dinosaures théropodes d'affinités encore incertaines ainsi que des débris de végétaux divers [Allain *et al.*, 2004]. Ce sauropode, *Tazoudasaurus naimi* [Allain *et al.*, 2004], éclaire l'histoire de ce groupe pendant le Jurassique inférieur, une période très mal connue en raison de la rareté des dépôts continentaux de cette époque. L'âge des dépôts marocains est bien délimité et la stratigraphie des niveaux fossilifères a été décrite en détail [Montenat *et al.*, 2005]. Les fossiles du spécimen type, qui consistent en une mandibule gauche complète dont le dentaire porte 18 dents (fig. 8A), de nombreux autres éléments du crâne et du squelette postcrânien (vertèbres cervicales et dorsales, éléments pectoraux et pelviens ; voir aussi figure 8B et C), en font le sauropode basal le plus complet connu à ce jour. Les dents portant des crénelures, la mandibule ressemblant à celle des 'prosauropodes' et le squelette axial primitif confirme qu'il s'agit d'un des plus anciens sauropodes. En tout, plus d'une dizaine d'individus de stades ontogénétiques différents, représentés par des centaines d'ossements et de fragments, ont été trouvés [Peyer et Allain, 2010]. Il est fort possible que cette espèce soit grégaire [Allain et Aquesbi, 2008]. La taille d'un individu adulte a été estimée à environ une dizaine de mètres, avec un poids de 8 tonnes [Peyer et Allain, 2010]. La mâchoire inférieure ressemble à celles d'autres sauropodes primitifs, connus notamment de Chine. Les genres chinois *Shunosaurus* [Zhang, 1988] et *Abrosaurus* [Ouyang, 1989] ont permis d'effectuer la première reconstitution du crâne de *Tazoudasaurus* [Peyer et Allain, 2010] (fig. 8A). La fenêtre mandibulaire dans ces taxons est pratiquement identique et est bordée par le dentaire, le surangulaire et l'angulaire [Peyer et Allain, 2010]. Il semble que, comme chez *Atlasaurus*, le crâne était assez large dans sa partie postérieure [Peyer et Allain, 2010]. Plusieurs vertèbres cervicales, dorsales et caudales ont aussi été trouvées, ainsi que tout le squelette appendiculaire [Allain et Aquesbi, 2008 ; Peyer et Allain, 2010].

Cette espèce marocaine est cependant particulièrement proche de *Vulcanodon*, sauropode du Toarcien du Zimbabwe [Raath, 1972] et les deux taxons diffèrent très peu - surtout dans l'anatomie des vertèbres caudales. Ainsi les deux taxons sont inclus dans la famille Vulcanodontidae [Allain et Aquesbi, 2008]. L'importance de *Tazoudasaurus* est accentuée par le fait qu'aucun matériel crânien n'est connu pour *Vulcanodon*. Les deux taxons partagent une série de caractères, entre autre la forme de la diaphyse du tibia, fortement comprimée,



► **Figure 8.** *Tazoudasaurus naimi*, (A) reconstitution du crâne avec quelques éléments connus (A) ; (B) vertèbre dorsale du spécimen type ; (C) reconstitution du squelette. A), B) et C) d'après Allain *et al.* [2004] et Peyer et Allain [2010].

Figure 8. *Tazoudasaurus naimi*, (A), skull reconstruction with some known elements shown; (B) dorsal vertebra; (C) reconstruction of the skeleton. A), B) and C) modified from Allain *et al.* [2004] and Peyer and Allain [2010].

Abréviations/Abbreviations : a, angular/angulaire ; antfe, antorbital fenestra/fenêtre antéorbitaire ; d, dentary/dentaire ; en, external naris/narine externe ; f, frontal/frontal ; j, jugal ; l, lacrimal ; m, maxilla/maxillaire ; n, nasal ; pa, parietal/pariétal ; pm, premaxilla/prémaxillaire ; po, postorbital ; prf, prefrontal/préfrontal ; q, quadrate/carré ; qj, quadratojugal ; sq, squamosal ; sa, surangular/surangulaire.

et l'aplatissement dorsoventral des phalanges unguéales postérieures II et III [Allain et Aquesbi, 2004]. Allain et Aquesbi [2008] placent *Tazoudasaurus* et *Vulcanodon* à la base du clade Gravisauria. Les caractères de ces deux espèces confirment la nature des changements majeurs qui se produisaient sur le squelette des sauropodes durant les quelques millions d'années qui séparent le sauropode triasique *Antetonitrus* [Yates et Kitching, 2003] et le sauropode liasique *Tazoudasaurus* d'une part, et le sauropode du Bathonien, *Atlasaurus*, d'autre part [Taquet, 2004]. La main de *Tazoudasaurus* en particulier est très importante, car préservée en articulation. En effet, il est possible d'observer que les métacarpiens étaient étalés et que la main était digitigrade.

Quelques ossements d'un théropode appartenant au groupe des Abelisauroidea ont été trouvés dans les mêmes dépôts, à une centaine de mètres du spécimen type de *Tazoudasaurus*. Il est fort probable que l'ensemble des dinosaures trouvés sur le site de Tazouda a péri suite à une coulée de boue [Allain et Aquesbi, 2008]. Ce théropode basal, nommé *Berberosaurus liassicus*, est représenté par quelques os postcrâniens, notamment une vertèbre cervicale, le sacrum et deux fémurs, et représente peut être le plus ancien Abelisauroidea [Allain *et al.*, 2007], étant plus dérivé que les taxons africains *Elaphrosaurus* et *Spinostropheus* [Serenio *et al.*, 2004], mais plus primitif que les Abélisauridae. L'axis, un postorbitaire, la boîte crânienne et des dents de *Berberosaurus* sont actuellement en cours d'étude (Allain com. pers). Il faudra attendre leur description pour pouvoir évaluer avec plus de précision l'importance de ce petit théropode. Ainsi Carrano et Sampson [2008] ont identifié *Berberosaurus* comme un cératosaure basal, exclu des Neoceratosauria. Xu *et al.* [2009] proposent quant à eux que *Berberosaurus* est un membre des Dilophosauridae. Rauhut [2005] a décrit d'autres spécimens africains, du site de Tendaguru (Jurassique supérieur), qui semblent eux aussi avoir des affinités avec les Abelisauroidea.

Des spécimens de dinosaures théropodes et sauropodes ont aussi été trouvés dans les formations d'Azilal et de Wazzant [Jenny *et al.*, 1980 ; Taquet, 1984]; ces niveaux sont probablement des équivalents latéraux de la série de Toundoute où se situe le site à *Tazoudasaurus* [Allain *et al.*, 2008]. Un petit théropode du Jurassique inférieur de cet intervalle, différent de *Berberosaurus*, est en cours de description [Allain *et al.*, 2007].

La disposition des masses continentales dans le Jurassique inférieur laisse ouvert la possibilité que les dinosaures trouvés dans la région de Tazouda fréquentaient aussi l'Amérique du Nord [Allain *et al.*, 2004].

Au cours de ces dernières années, les phosphates du Crétacé supérieur marocain ont aussi commencé à livrer des premiers fossiles de dinosaures: Pereda Superbiola *et al.* [2004] ont décrit un membre postérieur d'un dinosaure sauropode et Buffetaut *et al.* [2005] signalent

la présence d'une dent isolée de théropode dans le bassin d'Ouled Abdoun qui pourrait avoir des affinités avec les dents de théropodes abelisauridés.

Finale­ment, récemment, une équipe internationale a repris le travail dans la région des Kem Kem [Ibrahim *et al.*, 2010 ; Martill *et al.*, 2011 ; Ibrahim, 2011 ; Martill et Ibrahim, 2012 ; Ibrahim *et al.*, 2014a ; Ibrahim *et al.*, 2014b] et a établi une collection de vertébrés des Kem Kem à la Faculté des Sciences Aïn Chock (Casablanca). Parmi les découvertes figurent aussi des nouveaux spécimens de dinosaures, dont des ossements d'un animal surpassant largement la taille du *Rebbachisaurus* de Lavocat [1954]. Des nouveaux travaux dans la région ont aussi été entrepris par Cavin *et al.* [2010].

Empreintes de dinosaures

L'Atlas marocain abrite des gisements ichnologiques des plus célèbres au monde avec de remarquables empreintes de sauropodes (fig. 9) et de théropodes. De nombreuses pistes



► **Figure 8.** Empreintes de dinosaures d'âge jurassique dans la région d'In Tanout. Photo : Didier Dutheil.

Figure 8. Dinosaur tracks from the Jurassic of Morocco, near In Tanout. Photograph provided by Didier Dutheil.

d'empreintes de dinosaures ont été signalées et décrites dans le Moyen et le Haut Atlas marocains [ex : Ambroggi et Lapparent, 1954 ; Choubert *et al.*, 1956 ; Dutuit et Ouazzou, 1980 ; Jenny et Jossen, 1982 ; Ishigaki, 1986]. Parmi ces empreintes figurent notamment celles de dinosaures du Lias moyen qui ont été décrites en détail par Ishigaki [1986]. Récemment des empreintes de stégosaures ont aussi été décrites [Belvedere et Mietto, 2010].

Un autre site à empreintes, rare au Maroc car d'âge crétacé, a été signalé par Sereno *et al.* [1996] dans la région des Kem Kem et a été décrit en détail récemment [Ibrahim *et al.*, 2014a]. La couche principale se trouve à quelques mètres sous la dalle cénomano-turonienne des Kem Kem [Martill *et al.*, 2011]. Ce site contient un grand nombre d'empreintes de théropodes [Ibrahim *et al.*, 2014a].

Conclusions

La richesse du patrimoine paléontologique du Maroc est due, en grande partie, à la présence de niveaux très mal connus autre part dans le monde. Ainsi, les couches du Jurassique inférieur qui ont conservé *Tazoudasaurus* et celles du début du Crétacé supérieur des Kem Kem représentent des sites d'une grande importance. Plusieurs scénarios sur l'évolution des saurischiens pendant le Jurassique inférieur et le Crétacé reposent en grande partie sur les découvertes marocaines [Sereno *et al.*, 1996 ; Monbaron *et al.*, 1999 ; Mahler, 2005 ; Allain *et al.*, 2007]. L'excellente préservation de certains spécimens a aussi permis de reconstituer l'anatomie de groupes de dinosaures peu connus ailleurs dans le monde, comme par exemple le sauropode basal *Tazoudasaurus*.

Les sauropodes jurassiques marocains, représentés par au moins trois formes différentes, documentent une richesse taxonomique unique en Afrique du Nord. En conjonction avec les nouvelles découvertes d'Algérie [Mahammed *et al.*, 2005 ; Läng et Mahammed, 2010], ces découvertes vont certainement continuer à jouer un rôle important dans les études sur l'évolution des sauropodes du Maghreb.

Les dinosaures des Kem Kem permettent de mieux comprendre l'évolution des saurischiens pendant le Crétacé et offrent aussi des informations sur un environnement énigmatique, caractérisé par la présence de plusieurs grands théropodes dans le même écosystème. Ainsi, la nouvelle reconstitution de *Carcharodontosaurus* confirme qu'il s'agit d'un des plus grands théropodes connus, tout comme *Spinosaurus* et peut-être *Deltadromeus*.

Dans un contexte africain, les dinosaures du Maroc jouent un rôle clé, vu la rareté de sites à vertébrés d'âge mésozoïque connus sur le reste du continent [Ibrahim *et al.*, 2010].

Cependant, des nouveaux sites en Angola [Mateus *et al.*, 2011] ou en Libye [Le Loeuff *et al.*, 2010] par exemple, vont certainement contribuer à une meilleure interprétation du contexte des découvertes marocaines. Les découvertes de l’Afrique du Sud, du Zimbabwe, de Tanzanie, du Niger et Madagascar [Raath, 1972 ; Sereno *et al.*, 1998 ; Sampson *et al.*, 1998 ; Aberhan *et al.*, 1999 ; Yates et Kitching, 2003 ; Sereno *et al.*, 2007], quand à elles, ont déjà offert un aperçu des faunes de dinosaures précédant et suivant les épisodes documentées par les espèces marocaines. Alors que l’exploration du reste du continent africain promet d’éclaircir l’évolution et la paléobiologie des dinosaures du Gondwana, le Maroc reste un pays avec un potentiel considérable : de nombreux sites restent encore à découvrir, et ceux qui sont connus continuent à livrer de nouveaux spécimens.

Il est bien possible que les nouvelles découvertes de dinosaures marocains vont être exposées au Maroc : des premiers pas ont été faits dans cette direction, avec la création de nouvelles collections de recherche au Maroc [Allain *et al.*, 2004, 2007 ; Ibrahim *et al.*, 2010 ; Ibrahim *et al.*, 2014b].

Remerciements

Les auteurs remercient David Varricchio, Didier Dutheil et Jeff Wilson pour des discussions approfondies sur les dinosaures du Maroc. Carol Abraczinskas a contribué à la création des figures et a effectué les dessins scientifiques du crâne et de la dent de *Carcharodontosaurus*. Davide Bonadonna, Marco Auditore et Lukas Panzarin ont effectués certaines des reconstitutions/images. Pour nous avoir permis d’effectuer nos projets de recherche au Maroc nous remercions le Ministère de l’Énergie, des Mines, de l’Eau et de l’Environnement et la Faculté des Sciences Aïn Chock de Casablanca. Notre travail au Maroc a été possible grâce à l’aide de The National Geographic Society, The David and Lucile Packard Foundation, the Eppley Foundation for Research et University College Dublin.

Bibliographie

- ABERHAN M., BUSSERT R., HEINRICH W-D., SCHRANK E., SCHULTKA S., SAMES B., KRIWET J. & KAPILIMA S. (2002). – Palaeoecology and depositional environments of the Tendaguru Beds [Late Jurassic to Early Cretaceous, Tanzania]. – *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin - Geowissenschaftliche Reihe*, 5, 19-44.

- ALLAIN R. (2014). – New material of the theropod *Ichthyovenator* from Ban Kalum type locality (Laos): implications for the synonymy of *Spinosaurus* and *Sigilmassasaurus* and the phylogeny of Spinosauridae. – *Journal of Vertebrate Paleontology, Abstracts*, p. 78.
- ALLAIN R., AQUESBI N., DEJAX J., MEYER C., MONBARON M., MONTENAT C., RICHIR P., ROCHDY M., RUSSELL D. & TAQUET P. (2004). – A basal sauropod dinosaur from the Early Jurassic of Morocco. – *Comptes Rendus Palevol*, **3**, 199-208.
- ALLAIN R., TYKOSKI R., AQUESBI N., JALIL N-E., MONBARON M., RUSSELL D. & TAQUET P. (2007). – A basal abelisauroid from the late Early Jurassic of the High Atlas mountains, Morocco, and the radiation of ceratosaurs. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **3**, 610-624.
- ALLAIN R. & AQUESBI N. (2008).– Anatomy and phylogenetic relationships of *Tazoudasaurusnaimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco. – *Geodiversitas*, **2**, 345-424.
- ALLAIN R., XAISANAVONG T., RICHIR P. & KHENTAVONG B. (2012). – The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of Laos. – *Naturwissenschaften*, **99**, 369-377.
- AMBROGGI R. & LAPPARENT A.F. de (1954). – Les empreintes de pas fossiles du Maestrichtien d'Agadir. – *Notes du Service géologique du Maroc*, **10**, 43-57.
- AMIOT R., BUFFETAUT E., TONG H., BOUDAD L. & KABIRI L. (2004). – Isolated theropod teeth from the Cenomanian of Morocco and their paleobiogeographical significance. – *Revue de Paléobiologie, vol spécial* **9**, 143-149.
- AMIOT R., BUFFETAUT E., LECUYER C., WANG X., BOUDAD L., DING Z., FOUREL E., HUTT S., MARTINEAU F., MEDEIROS M.A., MO J., SIMON L., SUTEETHORN V., SWEETMAN S., TONG H., ZHANG F. & ZHOU Z. (2010). – Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. – *Geology*, **38**, 139-142.
- BARRETT P.M., BENSON R.B.J., RICH T.H. & RICH P.V. (2011). – First spinosaurid dinosaur from Australia and the cosmopolitanism of Cretaceous dinosaur faunas. – *Biology Letters*, **7**, 933-936.
- BELVEDERE M. & MIETTO P. (2012). – First evidence of stegosaurian *Deltapodus* footprints in North Africa (Iouaridene Formation, Upper Jurassic, Morocco). – *Palaeontology*, **53**, 233-240.
- BROCHU C.A.(2003). – Osteology of *Tyrannosaurus rex*: insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull. – *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* **7**, 1-138.

- BRUSATTE S.L. & SERENO P.C. (2007). – A new species of *Carcharodontosaurus* (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Niger and a revision of the genus. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 902-916.
- BRUSATTE S.L., BENSON R.B.J., CHURE D.J., XU X., SULLIVAN C.D. & HONE D.W.E. (2009). – The first definitive carcharodontosaurid (Dinosauria: Theropoda) from Asia and the delayed ascent of tyrannosaurids. – *Naturwissenschaften*, **96**, 1051-1058.
- BUFFETAUT E. (1989a) – New remains of the enigmatic dinosaur *Spinosaurus* from Cretaceous of Morocco and the affinities between *Spinosaurus* and *Baryonyx*. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte.*, **2**, 79-87.
- BUFFETAUT E. (1989b) – New remains of *Spinosaurus* from the Cretaceous of Morocco. – *Archosaurian Articulation*, **9**, 65-68.
- BUFFETAUT E., MARTILL D.M. & ESCUILLE F. (2004). – Pterosaurs as part of a spinosaur diet. – *Nature*, **429**, 33.
- BUFFETAUT E., ESCUILLE F. & POHL B. (2005). – First theropod dinosaur from the Maastrichtian phosphates of Morocco. – *Kaupia*, **14**, 3-8.
- BUFFETAUT E., SUTEETHORN H., TONG H. & AMIOT R. (2008). – An Early Cretaceous spinosaurid theropod from southern China. – *Geological Magazine*, **145**, 745-748.
- BOURCART J., LAPPARENT A.F. De & TERMIER H. (1942). – Un nouveau gisement de Dinosauriens jurassiques au Maroc. – *C. R. Acad. Sci., Paris*, **214**, p. 120.
- CALVO J.O. & SALGADO L. (1995). – *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. a new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. – *Gaia*, **11**, 13-33.
- CARRANO M. T., SAMPSON S. D. & FORSTER C. A. (2002). – The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria, Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**, 510-534.
- CARRANO M.T. & SAMPSON S.D. (2007). – The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). – *Journal of Systematic Palaeontology*, **6**, 183–236.
- CAU A. & MAGANUCO S. (2009). – A new theropod dinosaur, represented by a single unusual caudal vertebra, from the Kem Kem Beds (Cretaceous) of Morocco. – *Atti della Società Italiana di Scienze Naturalie del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, **150**, 239-257.
- CAU A., DALLA VECCHIA F.M. & FABBRI M. (2011). – Evidence of a new carcharodontosaurid from the Upper Cretaceous of Morocco. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **57**, 661-665.
- CAVIN L., TONG H., BOUDAD L., MEISTER C., PUIZ A., TABOUELLE J., AARAB M., AMIOT R., BUFFETAUT E., DYKE G., HUA S. & LE LOEUFF J. (2010). – Vertebrate

- assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco, an overview. – *Journal of African Earth Sciences*, **57**, 391-412.
- CHARROUD M. & FEDDAN B. (1992). – Données préliminaires sur la découverte du gisement de Boulahfa à dinosauriens (SW de Boulmane, Moyen Atlas central). In : Livre à la mémoire de Georges Choubert. Le Maroc promontoire africain entre la méditerranée et l'Atlantique. – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **366**, 448-449.
 - CHARIG A.J. & MILNER A.C. (1997). – *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. – *Bulletin of the Natural History Museum of London (Geol.)*, **53**, 11-70.
 - CHOUBERT G., FAURE-MURET A. & LEVEQUE P. (1956). – Au sujet des grès de Guettoua et des empreintes de Dinosauriens de la région de l'Oued Rhzef (Atlas marocain). – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **243**, 1639-1642.
 - CHURE D.J., CARPENTER K., LITWIN R., HASIOTIS S. & EVANOFF E. (1998). – The flora and fauna of the Morrison Formation. In: K. CARPENTER, D.J. CHURE and J.I. KIRKLAND, Eds., *The Upper Jurassic Morrison Formation: An interdisciplinary study*. – *Modern Geology*, **23**, 507-537.
 - CORIA R.A. & SALGADO L. (1995). – A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. – *Nature*, **377**, 224-226.
 - CORIA R.A. & CURRIE P.J. (2006). – A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. – *Geodiversitas*, **28**, 71-118.
 - CURRIE P.J. & CARPENTER K. (2000). – A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. – *Geodiversitas*, **22**, 207-246.
 - DAL SASSO C., MAGANUCO S., BUFFETAUT E. & MENDEZ M.A. (2005). – New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **4**, 888-896.
 - D'ORAZI PORCHETTI S., NICOSIA U., BIAVA A. & MAGANUCO S. (2011). – New abelisaurid material from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of Morocco. – *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **117**, 3, 463-472.
 - DEPÉRET C. & SAVORNIN J. (1925). – Sur la découverte d'une faune de vertébrés albiens à Timinoun (Sahara occidental). – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **181**, 1108.
 - DUTUIT J.-M. (1972). – Découverte d'un dinosaure ornithischien dans le Trias supérieur de l'Atlas occidental marocain. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **275**, 2841-2844.
 - DUTUIT J.-M. & OUZZOU A. (1980). – Découverte d'une piste de Dinosaur sauropode sur le site d'empreintes de Demnat [Haut-Atlas marocain]. – *Mémoires de la Société Géologique de France, numéro spécial*, **139**, 95-102.

- DYKE G.(2010). – Palaeoecology: Different dinosaur ecologies in deep time? – *Current Biology*, **20**, 983-985.
- FLYNN J.J., NESBITT S.J., PARRISH J.M., RANIVOHARIMANANA L. & WYSS A.R. (2010). – A new species of *Azendohsaurus*[Diapsida: Archosauromorpha] from the Triassic Isalo Group of southwestern Madagascar: cranium and mandible. – *Palaeontology*, **53**, 669-688.
- GAUFFREY (1993). – The prosauropod dinosaur *Azendohsaurus laaroussii* from the Upper Triassic of Morocco. – *Palaeontology*, **36**, 897-908.
- IBRAHIM N. (2010). – A unique ancient ecosystem: the theropod dominated Late Cretaceous Kem Kem dinosaur assemblage of South East Morocco. – *Journal of Vertebrate Paleontology, Abstracts*, 109A.
- IBRAHIM N., UNWIN D.M., MARTILL D.M., BAIDDER L. & ZOUHRI S.(2010). – A new Pterosaur [Pterodactyloidea: Azhdarchidae] from the Upper Cretaceous of Morocco.– *PLoS ONE* 5[5]: e10875. doi: 10.1371/journal.pone.0010875
- IBRAHIM N. (2011). – Dinosaurs and other fossil vertebrates from the Cretaceous of southeastern Morocco. – Thèse de Doctorat, Univ. College Dublin, 836 p.
- IBRAHIM N. & SERENO P.C. (2011). – New data on spinosaurids (Dinosauria: Theropoda) from Africa. – *Journal of Vertebrate Paleontology, Abstracts*, p. 130.
- IBRAHIM N., VARRICCHIO D.J., SERENO P.C., WILSON J.A., DUTHEIL D.B., MARTILL D.M., BAIDDER L. & ZOUHRI S. (2014a). – Dinosaur Footprints and other ichnofauna from the Cretaceous Kem Kem Beds of Morocco. – *PLoS ONE* 9(3): e90751. Doi: 10.1371/journal.pone.0090751
- IBRAHIM N., SERENO P.C., DAL SASSO C, MAGANUCO S, FABBRI M, MARTILL D.M., ZOUHRI S., MYHRVOLD N. & IURINO D.A. (2014b). – Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. – *Science*, 1258750.
- ISHIGAKI S. (1986). – [Dinosaurs of Morocco]. – Tokyo: Tsukiji Shokan, 264 pp. [en Japonais].
- JALIL N-E. & KNOLL F. (2002). – Is *Azendohsaurus laaroussi* (Carnian, Morocco) a dinosaur? – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22** [suppl. to number 3], 70A.
- JANENSCH W. (1914). – Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. – *Archiv für Biontologie*, **3**, 81-110.
- JENNY J., JENNY-DESHUSSES C., LE MARREC A. & TAQUET P. (1980). – Découverte d'ossements de dinosauriens dans le Jurassique inférieur (Toarcien) du Haut Atlas central (Maroc). – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série D*, **290**, 839-842.

- JENNY Y. & JOSSEN J.A. (1982). – Découverte d’empreintes de dinosauriens dans le Jurassique inférieur (Pliensbachien) du Haut-Atlas Central (Maroc). – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris, série II*, **294**, 223-226.
- KELLNER A.W.A. & MADER B.J. (1997).– Archosaur teeth from the Cretaceous of Morocco. – *Journal of Paleontology*, **7**, 525-527.
- LÄNG E. (2008). – Les cétiosaures (Dinosauria, Sauropoda) et les sauropodes du Jurassique moyen : révision systématique, nouvelles découvertes et implications phylogénétiques. – Thèse de Doctorat, Museum national d’histoire naturelle, Paris, 2008, 639 p.
- LÄNG E. & MAHAMMED F. (2010). – New anatomical data and phylogenetic relationships of *Chebsaurus algeriensis* (Dinosauria, Sauropoda) from the Middle Jurassic of Algeria. – *Historical Biology*, **22**, 142-164.
- LÄNG E., BOUDAD L., MAIO L., SAMANKASSOU E., TABOUELLE J., TONG H. & CAVIN L. (2013). – Unbalanced Food web in a Late Cretaceous dinosaur assemblage. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **381-382**, 26-32.
- LAPPARENT A.F. de (1942). – Sur les dinosauriens du Maroc. – *Compte rendu sommaire des séances de la Société géologique de France*, **5**, 38.
- LAPPARENT A.F. de (1955). – Etude paléontologique des vertébrés du Jurassique d’El Mers (Moyen Atlas). – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **124**, 7-36.
- LAPPARENT A.F. de (1960). – Les dinosauriens du « continental intercalaire » du Sahara central. – *Mémoires de la Société géologique de France*, **39**, 1-57.
- LAVOCAT R. (1948). – Découverte de Crétacé à vertébrés dans le soubassement de l’Hamada du Guir (Sud marocain). – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris*, **226**, 1291-1292.
- LAVOCAT R. (1949). – Les gisements de vertébrés crétacés du Sud marocain. – *Compte rendu sommaire des séances de la Société géologique de France*, **19**, 125-126.
- LAVOCAT R. (1951). – Découverte de restes d’un grand dinosaurien sauropode dans le Crétacé du Sud marocain. – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris*, **232**, 169-170.
- LAVOCAT R. (1954a). – Reconnaissance géologique dans les Hammadas des confins algéro-marocains du Sud. – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **116**, 1-147.
- LAVOCAT R. (1954b). – Sur les dinosaures du Continental intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. – *In: 19ème Congrès géologique International, Alger, 1952, Comptes Rendus session XII-3*, **15**, 65-68.
- LE LOEUFF J., MÉTAIS E., DUTHEIL D.B., RUBINO J.L., BUFFETAUT E., LAFONT F., CAVIN L., MOREAU F., TONG H., BLANPIED C. & SBETA A. (2010). – An Early

Cretaceous vertebrate assemblage from the Cabao Formation of NW Libya. – *Geological Magazine*, **147**, 750-759.

- LIO G., AGNOLIN F., CAU A. & MAGANUCO S. (2012). – Crocodyliform affinities for *Kemkemia auditorei* CAU and MAGANUCO 2009 from the Late Cretaceous of Morocco. – *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, **153**, 119-126.
- MAHAMMED F., LANG E., MAMI L., MEKHALI L., BENHAMOU M., BOUTERFA B., KACEMI A., CHERIEF S.A., CHAOUATI H. & TAQUET P. (2005). – The ‘Giant of Ksour’, a Middle Jurassic sauropod dinosaur from Algeria. – *Comptes Rendus Palevol*, **4**, 707-714.
- MAHLER L. (2005). – Record of Abelisauridae [Dinosauria: Theropoda] from the Cenomanian of Morocco. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 236-239.
- MARTILL D.M., IBRAHIM N., BRITO P.M., BAIDDER L., ZOUHRI S., LOVERIDGE R., NAISH D. & HING R. (2011). – A new Plattenkalk Konservat Lagerstätte in the Upper Cretaceous of Gara Sbaa, southeastern Morocco. – *Cretaceous Research*, **32**, 433-446.
- MARTILL D.M. & IBRAHIM N. (2012). – Aberrant rostral teeth of the sawfish *Onchopristis numidus* from the Kem Kem beds (?early Late Cretaceous) of Morocco and a reappraisal of *Onchopristis* in New Zealand. – *Journal of African Earth Sciences*, **64**, 71-76.
- MATEUS O., JACOBS L.L., SCHULP A.S., POLCYN M.J., TAVARES T.S., NETO A.B., MORAIS M.L. & ANTUNES M.T. (2011). – *Angolatitan adamastor*, a new sauropod dinosaur and the first record from Angola. – *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**, 221-233.
- MCGOWAN A.J. & DYKE G.J. (2009). – A surfeit of theropods in the Moroccan Late Cretaceous? Comparing diversity estimates from field data and fossil shops. – *Geology*, **37**, 843-846.
- MILNER A.C. (2003). – Fish-eating theropods, a short review of the systematics, biology and palaeobiogeography of spinosaurs. In: P. HUERTA HURTADO AND F. TORCIDA FERNANDEZ-BALDOR, Eds, *Actas de las II Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno* (2001). – Salas de Los Infantes, Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas, pp. 129-138.
- MONBARON M. (1983). – Dinosauriens du Haut-Atlas central (Maroc) : Etat des recherches et précisions sur la découverte d’un squelette complet de grand Cétiosaure. – *Actes Société Jurassienne d’Emulation (Porrentruy)*, **86**, 203-234.
- MONBARON M. & TAQUET P. (1981). – Découverte du squelette complet d’un grand Cétiosaure (Dinosaure, Sauropode) dans le Bassin jurassique de Tilougguit (Haut-Atlas central, Maroc). – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris, Série II*, **292**, 243-246.

- MONBARON M, RUSSELL D.A. & TAQUET P. (1999). – *Atlasaurus imelakei* n.g., n.sp., a brachiosaurid-like sauropod from the Middle Jurassic of Morocco. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série II*, **329**, 519-526.
- MONTENAT C., MONBARON M., ALLAIN R., AQUESBI N., DEJAX J., HERNANDEZ J., RUSSELL D. & TAQUET P. (2005). – Stratigraphie et paléoenvironnement des dépôts volcano-détritiques à dinosauriens du Jurassique inférieur de Toundoute (Province de Ouarzazate, Haut Atlas - Maroc). – *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **98**, 261-270.
- MOSER M., MATHUR U.B., FURSICH F.T., PANDEY D.K. & MATHUR N. (2006). – Oldest camarasauromorph sauropod (Dinosauria) discovered in the Middle Jurassic (Bajocian) of the Khadir island, Kachchh, western India. – *Paläontologische Zeitschrift*, **80**, 34-51.
- NOVAS F.E., DALLA VECCHIA F. & PAIS D.F.(2005a). – Theropod pedal unguals from the Late Cretaceous (Cenomanian) of Morocco, Africa. – *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, **7**, 167-175.
- NOVAS F.E., DE VALAIS S., VICKERS-RICH P. & RICH T. (2005b). – A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. – *Naturwissenschaften*, **92**, 226-230.
- ORTEGA F., ESCASO F. & SANZ J.L. (2010). – A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. – *Nature*, **467**, 203-206.
- OUYANG H. (1989). – [A new sauropod dinosaur from Dashanpu, Zigong County, Sichuan Province (*Abrosaurus dongpoensis* gen. et sp. nov.)]. – Newsletter of the Zigong Dinosaur Museum, **2**, 10-14. (Traduction anglaise, article original en Chinois).
- PEREDA-SUPERBIOLA X., BARDET N., IAROCHÉNE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2004). – The first record of a sauropod dinosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. – *Journal of African Earth Sciences*, **40**, 81-88.
- PLATEAU H., GIBOULET G. & ROCH E. (1937). – Sur la présence d'empreintes de Dinosauriens dans la région de Demnat (Maroc). – *Compte Rendu sommaire des séances de la Société géologique de France*, **7**, 241-242.
- PEYER K. & ALLAIN R. (2010). – A reconstruction of *Tazoudasaurus naimi* (Dinosauria, Sauropoda) from the late Early Jurassic of Morocco. – *Historical Biology*, **22**, 134-141.
- RAATH M.A.(1972). – Fossil vertebrate studies in Rhodesia: a new dinosaur (Reptilia : Saurischia) from near the Triassic-Jurassic boundary. – *Arnoldia*, **30**, 1-37.
- RAUHUT O.W.M. (2005). – Post-cranial remains of 'coelurosaurs' (Dinosauria, Theropoda) from the Late Jurassic of Tanzania. – *Geological Magazine*, **142**, 97-107.

- RAYFIELDE J., MILNERA C., XUAN V.B. & YOUNG P.G. (2007). – Functional morphology of Spinosaur « crocodile-mimic » Dinosaurs. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, 892-901.
- REMES K. (2006). – Revision of the Tendaguru sauropod *Torniera africana* (Fraas) and its relevance for sauropod paleobiogeography. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**, 651-669.
- RICHTER U., MUDROCH A. & BUCKLEY L.J. (2013). – Isolated theropod teeth from the Kem Kem Beds (Early Cenomanian) near Taouz, Morocco. – *Paläontologische Zeitschrift*, **87**, 291-309
- RUSSELL D.A. (1996). – Isolated dinosaur bones from the Tafilalt, Morocco. – *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle*, **18**, 349-402.
- RUSSELL D.A. & PAESLER M.A. (2003). – Environments of Mid-Cretaceous Saharan dinosaurs. – *Cretaceous Research*, **24**, 569-588.
- SALGADO L., GARRIDO A., COCCA S.E. & COCCA J.R. (2004). – Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada Del León, Neuquén Province, northwestern Patagonia, Argentina. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 903-912.
- SAMPSON S.D., WITMER L.M., FORSTER C.A., KRAUSE D.W., O'CONNOR P.M., DODSON P. & RAVOAVY F. (1998). – Predatory dinosaur remains from Madagascar: implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. – *Science*, **280**, 1048-1051.
- SERENO P.C., WILSON J.A., LARSSON H.C.E., DUTHEIL D.B. & SUES H.-D. (1994). – Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. – *Science*, **266**, 267-271.
- SERENO P. C., DUTHEIL D. B., IAROCHE M., LARSSON H.C.E., LYON G.H., MAGWENE P.M., SIDOR C.A., VARRICCHIO D.J. & WILSON J. A. (1996). – Predatory Dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. – *Science*, **272**, 986-991.
- SERENO P.C., BECK A.L., DUTHEIL D.B., GADO B., LARSSON H.C.E., LYON G.H., MARCOT J.D., RAUHUT O.W.M., SADLEIR R.W., SIDOR C.A., VARRICCHIO D.J., WILSON G.P. & WILSON J.A. (1998). – A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. – *Science*, **282**, 1298-1302.
- SERENO P.C., BECK A.L., DUTHEIL D.B., LARSSON H.C.E., LYON G.H., MOUSSA B., SADLEIR R.W., SIDOR C.A., VARRICCHIO D.J., WILSON G.P. & WILSON J.A. (1999). – Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. – *Science*, **286**, 1342-1347.
- SERENO P.C., WILSON J.A. & CONRAD J.L. (2004). – New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. – *Proceedings of the Royal Society Series B*, **271**, 1325-1330.

- SERENO P.C., WILSON J.A., WITMER L.M., WHITLOCK J.A., MAGA A., IDE O. & ROWE T.A.(2007). – Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. – *PLoS ONE* 2[11], e1230. doi:10.1371/journal.pone.0001230
- SERENO P.C. & BRUSATTE S.L. (2008). – Basal abelisaurid and carcharodontosaurid theropods from the Lower Cretaceous Elrhaz Formation of Niger. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **53**, 15-46.
- SMITH JB & LAMANNA MC (2006). – An abelisaurid from the Late Cretaceous of Egypt: implications for theropod biogeography. – *Naturwissenschaften*, **93**, 242-245.
- STOINSKI S. (2011). – From a skeleton to a 3D dinosaur. In: A.M.T. ELEWA, Ed., Computational paleontology. – Springer, pp 147-164.
- STOINSKI S., SUTHAU T. & GUNGA C. (2011). – Reconstructing body volume and surface area of dinosaurs using laser scanning and photogrammetry. In: N. KLEIN, K. REMES and C.T. GEE, Eds, Biology of the Sauropod dinosaurs: Understanding the life of Giants. – Indiana University Press, pp 94-104.
- STROMER E.(1915). – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromer in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec. – *Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-physikalische Klasse*, **28**, 1-32g
- STROMER E.(1931). – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens.II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 10. Ein Skelett-Rest von *Carcharodontosaurus* nov. gen. – *Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung, Neue Folge*, **9**, 1-23.
- STROMER E.(1936). – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. VII. Baharije-Kessel und –Stufe mit deren Fauna und Flora. Eine ergänzende Zusammenfassung. – *Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung, Neue Folge*, **33**, 1-102.
- SUES H.-D., FREY E., MARTILL D.M. & SCOTT D.M.(2002). – *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**, 535-547.
- TAQUET P. (1976). – Géologie et paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger). – *Cahiers de Paleontologie, Centre National de la Recherche Scientifique, Paris*, 1-191.
- TAQUET P. (1984). – Une curieuse spécialisation du crâne de certains dinosaures carnivores du Crétacé, le museau long et étroit des Spinosauridés. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Serie II*, **299**, 217-222.
- TAQUET P. (2004). – Sur les traces des dinosaures sauropodes de l'Afrique. – *Géochronique*, **19**, 25-28.

- TAQUET P.(2010). – The dinosaurs of Maghreb: the history of their discovery. – *Historical Biology*, **22**, 88-99.
- TERMIER H. (1936). – Etudes géologique sur le Maroc central et le Moyen Atlas septentrional. – *Notes et Mémoires du Service de Mines Carte, Géologique du Maroc* n°33.
- TERMIER H., GUBLER J. & LAPPARENT A.-F. de (1940). – Les reptiles et les poissons du Bathonien d'El Mers (Moyen Atlas marocain). – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **210**, 768.
- TERMIER H. (1942). – Données nouvelles sur le Jurassique rouge à Dinosauriens du Grand et Moyen Atlas. – *Bulletin de la Société Géologique de France*, **XII**, 199-207
- THERRIEN F. & HENDERSON D.M. (2007). – My theropod is bigger than yours... or not: estimating body size from skull length in theropods. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, 108-115.
- UPCHURCH P. & MARTIN J. (2003). – The anatomy and taxonomy of *Cetiosaurus* (Saurischia, Sauropoda) from the Middle Jurassic of England. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 208-231.
- WHITLOCK J.A. (2011). – A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). – *Zoological Journal of the Linnean Society, London*, **161**, 872-915.
- XU X., CLARK J.M., MO J., CHOINIÈRE J., FORSTER C.A., ERICKSON G.M., HONE D.W.E., SULLIVAN C., EBERTH D.A., NESBITT S., ZHAO Q., HERNANDEZ R., JIA C.-K., HAN F.-L. & GUO Y. (2009). – A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. – *Nature*, **459**, 940-944.
- YATES A.M. & KITCHING J.W. (2003). – The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion. – *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **270**, 1753-1758.
- YABUMOTO Y. & UYENO T. (2005). – New materials of a Cretaceous coelacanth, *Mawsonia lavocati* Tabaste from Morocco. – *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo*, **31**, 39-49.
- ZHANG Y. (1988). – The Middle Jurassic dinosaur fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan: sauropod dinosaurs. Vol 1, *Shunosaurus*. – Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, China, 89p.

Microvertébrés de la transition Jurassique-Crétacé du synclinal d'Anoual (Haut Atlas Oriental), Maroc

Samir ZOUHRI¹, Denise SIGOGNEAU-RUSSELL²
et Hamid HADDOUMI³

- 1 Laboratoire de Géosciences, Faculté des Sciences Aïn Chock, Université Hassan II Casablanca Km 8, route d'El Jadida, BP 5366 Maârif, 20100 Casablanca, Maroc.
- 2 Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Histoire de la Terre, CP38, UMR-CNRS 7207, CR2P Centre de Recherches sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France
- 3 Université Mohammed 1^{er}, Département de Géologie, Laboratoire des Géosciences appliquées, 60 000 Oujda, Maroc.

► **Mots clés** – Vertébrés, Jurassique, Crétacé, Anoual, Maroc.

► **Résumé** – Dans le synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, fût découvert en 1983 dans les « Couches rouges » de la transition Jurassique-Crétacé un gisement exceptionnel de microvertébrés. Ce gisement a fourni un assemblage de microvertébrés considéré comme l'un des plus diversifiés des faunes mésozoïques de l'ensemble de l'Afrique. Il comprend des « poissons », des amphibiens, des tortues, des crocodiles, des dinosaures, des ptérosaures et des mammifères parmi les très rares connus au Mésozoïque en Afrique (dont les plus anciens thériens africains). Par sa diversité exceptionnelle et sa situation paléogéographique au nord du Gondwana, le gisement d'Anoual revêt une importance particulière puisqu'il est l'un des plus importants connus à ce jour pour le Crétacé basal.

Microvertebrates at the Jurassic-Cretaceous transition in the Anoual Syncline (Eastern High Atlas, Morocco)

► **Key-words** – Vertebrates, Jurassic, Cretaceous, Anoual, Morocco

► Introduction

Like in other parts of North Africa, Mesozoic continental deposits (“Red Beds”) are widely exposed in several synclines of the High Atlas of Morocco. A Middle Jurassic to Upper Cretaceous age is usually assigned to these deposits, a time interval of utmost significance for the understanding of the faunal and floristic evolution on the planet. In the “Red Beds” of the Anoual Basin, a microvertebrate locality was discovered in the 1980s, which provided one of the most diversified Mesozoic fauna of Africa. As such, it has greatly improved our understanding of this transitional period marked by global diversification of several groups of vertebrates and important geodynamic events.

The purpose of this paper is to present a concise summary of the data obtained at Anoual, confirming the major interest of this locality for exploring the paleobiodiversity and paleoenvironments at the Jurassic-Cretaceous boundary in Gondwana.

Geological setting

The “Red beds” sequence in the Anoual syncline (figs. 1B, 2), in the eastern Atlas of Morocco (fig. 1A) is organized into three main lithostratigraphic units: the Anoual Formation, the Ksar Metlili Formation and the Dekkar Group [Haddoumi *et al.*, 1998; 2008]. The Anoual Formation corresponds to a deltaic plain and alluvial deposits followed by a marine transgression of terminal Lower Bathonian age. The Ksar Metlili Formation that yielded vertebrates is limited by two major sedimentary breaks [Haddoumi *et al.*, 1998; 2008]; it is localized in some subsiding areas and corresponds to another fluvio-deltaic cycle. The vertebrate locality itself was primarily attributed to the Berriasian on account of the nannofossils [Sigogneau-Russell *et al.*, 1990]; more recently, charophytes (Porocharaceans)

were found 5 meters above the locality level [Haddoumi *et al.*, 2008; Mojon *et al.*, 2009], which clarified the stratigraphic attribution by placing the formation within an uppermost Tithonian-lower Berriasian interval. Finally, the Dekkar Group corresponds to a new sedimentary cycle of general extension.

Fauna

The Anoual locality has yielded the most diversified Mesozoic microvertebrate fauna for the whole of Africa [Sigogneau-Russell *et al.*, 1998]. It includes the following groups:

- Sélachians: two species have been recognized, one of them being a new species of *Lissodus*. The other one, *Ergetonodus basanus* DUFFIN and SIGOGNEAU-RUSSELL, 1993, suggests an age slightly younger than that given by other data.

“Fishes” are very abundant (teeth and ganoid scales) and varied: semionotiforms, pycnodonts, osteoglossiforms, cypriniformes. Coelacanth and dipnoi have also been recognized. Amphibians have been the subject of several studies: a new genus of Caecilians

(*Rubricacaecilia monbaroni* EVANS and SIGOGNEAU-RUSSELL 2001) is one of the rare fossils of this group and its oldest representative in Gondwana. The Albanerpetontidae are present with a new genus and species, *Albanerpeton unicus* GARDNER 2001, which indicates that the clade had settled in Africa no later than the basal Cretaceous. Finally, a discoglossid close to the north American genus *Enneabatrachus*, and a new species of the genus *Aygroua* (*A. anoualensis* JONES *et al.* 2003) have been identified, the latter being considered as a primitive pipimorph

- Lepidosaurians: Squamata and Sphenodonts have been preserved. The latter are particularly interesting as being the first post Jurassic representatives in Africa. While a small dentary recalls that of the North American Jurassic genus *Theretairus*, a new genus and species, *Tingitana anoualae* Evans and SIGOGNEAU-RUSSELL 1997, identified on its dental morphology, seems to belong to a line different from that of its Laurasian contemporaries. Presence of Squamata is testified by the genus *Paramacellodus* [Richter, 1994; Broschinski and Sigogneau-Russell, 1996], a lacertilian typical of the Laurasian localities of the Jurassic-Cretaceous transition. Finally, a new species of lizard, *Tarratosaurus anoualensis* BROSHINSKY and SIGOGNEAU-RUSSELL 1996, adds to the diversity of lepidosaurians in this locality.
- Turtles have tentatively been attributed to three taxa, *Chelonii* indet., *Pelomedusoids* indet., *Taquetochelys* sp. [Gmira, 1995]
- Crocodile teeth and fragmentary plates belong to at least two morphotypes [Sigogneau-Russell *et al.*, 1998]

- Dinosaurs: their remains are abundant at Anoual, but very fragmentary. So far, only teeth have been described [Knoll and Ruiz-Omenaca, 2009]. Their morphological diversity suggests the presence of a great variety of forms. So far, three groups have been recognized: Theropoda indet., Maniraptora indet. and Velociraptorinae indet. The similarity of the latter to Laurasian forms suggests a transtethysian passage at the Jurassic-Cretaceous transition.
- Pterosaurs: isolated teeth attest to the presence of two groups. The rarest and most robust were tentatively attributed to the Ornithocheiridae, while the most slender, also more abundant, recall those of the Gnathosaurinae; in this latter case, the Moroccan form would then be the last representative of the subfamily [Knoll, 2000].
- Mammals: they greatly contribute to document the gap between the lowest Jurassic and the Late Cretaceous mammals in Africa. Moreover, twelve of the fifteen genera described so far in this locality are new. Five subclasses have been documented: Multituberculata, 'Triconodonta', 'Symmetrodonta', 'Pantotheria' and Tribosphenida.

Multituberculata are rare in Gondwana, and even more so at Anoual, in contrast to their abundance in the Laurasiatic localities. *Hahnodon taqueti* SIGOGNEAU-RUSSELL 1991 and *Denisonodon moroccensis* HAHN and HAHN 2003, both known by a single tooth, seem to be close to the Paulchoffatiidae. Similarly, several of the 'Triconodonta' can be related to northern forms: *Gobiconodon palaios* SIGOGNEAU-RUSSELL 2003, *Kryptotherium polysphenos* SIGOGNEAU-RUSSELL 2003, while *Ichthyocodon jaworowskorum* SIGOGNEAU-RUSSELL 1995, a possibly aquatic form, has been considered as close to an Argentinian Jurassic genus, *Argentoconodon* [Gaetano and Rougier 2011]. *Dyskritodon* SIGOGNEAU-RUSSELL 1995 remains as an eutriconodont fam. inc. sed. Among the 'Theria', the genera *Thereuodon* SIGOGNEAU-RUSSELL 1989 as well as *Atlasodon* Sigogneau-Russell 1991, *Microderson* Sigogneau-Russell 1991 and *Donodon* SIGOGNEAU-RUSSELL 1991 are still of disputed familial and sometimes ordinal allocations. The presence of peramurans (*Minimus richardfoxi* SIGOGNEAU-RUSSELL 1999 and *Afriquiamus nessovi* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1999) testifies to the vast geographic and stratigraphic distribution of this pre-tribosphenic clade. As for the tribosphenic line itself, two genera, *Tribotherium africanum* SIGOGNEAU-RUSSELL 1991 and *Hypomylos phelizoni* SIGOGNEAU-RUSSELL 1992 were its first representatives described in the Mesozoic of Africa. Their relationships with the ultratethysian forms remain unsettled.

Paleobiogeography

Given the uncertainties of the systematic position and relationships of most of the mammalian taxa, often due to insufficient data, it is difficult to determine the paleogeographic relations of the Anoual fauna: if the theropods, some lower vertebrates and mammals seem



to suggest the existence of exchanges with Laurasia, other taxa point out to a persisting endemism, hence some long isolation.

Conclusion

This presentation, however short, suffices to justify the major importance of the Anoual locality, for its age, its geographic situation and the diversity of its fauna; as such, it is being reexploited and studied

فقاريات المرحلة الانتقالية للعصرين الجوراسي- الطباشيري للطيات المقعرة بأنوال (الأطلس الكبير الشرقي، المغرب)

كلمات مفتاح: فقاريات، الحقب الوسيط، الجوراسي الطباشيري، أنوال، المغرب.

ملخص: في الطية المقعرة لأنوال، شرق الأطلس الكبير، تم اكتشاف، سنة 1983، في "الأسرة الحمراء" للمرحلة الانتقالية الجوراسي-الطباشيري ودائع استثنائية تحتوي على العديد من البقايا الدقيقة للفقاريات. وتشمل هذه الفونة، التي تعتبر واحدة من المجموعات الحيوانية الأكثر تنوعا في الحقب الوسيط بأفريقيا، مجموعة من الأسماك والبرمائيات والسلاحف والتماسيح البتيروصورات (أو البتيروزورات) والديناصورات، والثدييات: هذه الأخيرة تُعد من بين العدد القليل جدا يرواسب الحقب الوسيط بما فيها أقدم المشيميات في أفريقيا.

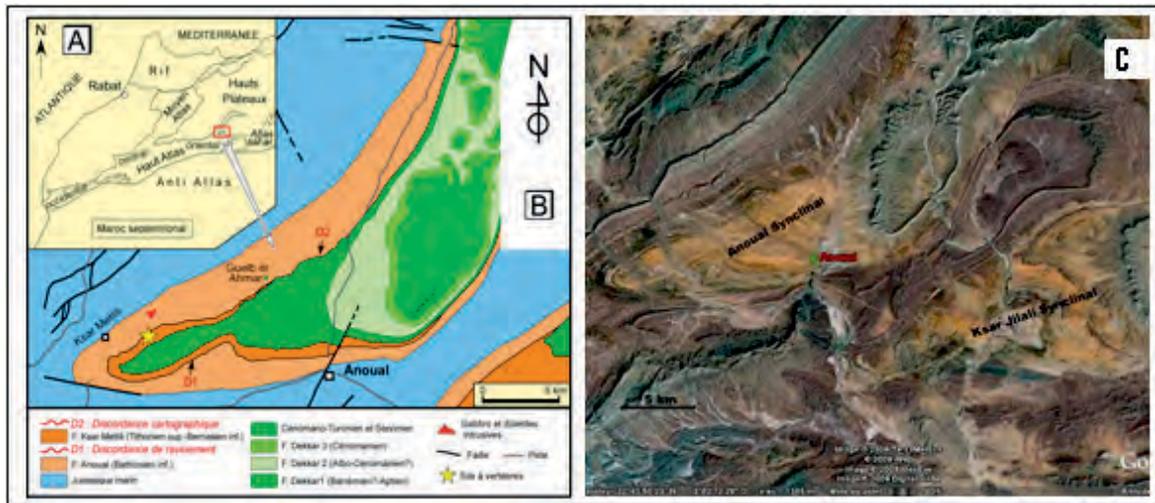
تكتسي رواسب أنوال، من خلال التنوع الاستثنائي والفريد لمستحاثاتها وكذا موقعها في شمال غرب قارة الكوندوانا، أهمية خاصة نظرا لاحتوائها على واحدة من أكبر فونات قاعدة العصر الطباشيري المعروفة حتى الآن.

Introduction

Comme dans d'autres pays du Nord de l'Afrique, des dépôts continentaux du Mésozoïque (souvent qualifiés de « Couches rouges » ou encore de « Continental intercalaire ») affleurent largement dans plusieurs synclinaux du Haut Atlas du Maroc ; ils succèdent à la fermeture du sillon marin atlasique téthysien au cours du Jurassique moyen. Cependant, leur position paléogéographique et leur âge restent assez controversés : une situation entre le Jurassique moyen et le Crétacé supérieur leur est le plus souvent assignée. Incontestablement, cet intervalle de temps est d'une importance capitale pour la compréhension de l'évolution des faunes et des flores de la planète au cours de cette période clé.

Dans le synclinal d'Anoual, Haut Atlas oriental, ces « Couches rouges » sont divisées en trois unités lithostratigraphiques : formation d'Anoual, formation de Ksar Metlili et groupe de Dekkar, séparées par des discordances. Elles documentent donc en partie un intervalle de temps entre le Jurassique moyen et le Crétacé supérieur [Haddoumi *et al.*, 1998 ; 2008]. Dans la formation de Ksar Metlili, dans des dépôts de plaine fluviatile et deltaïque du Jurassique terminal (Tithonien supérieur ?) ou Crétacé basal (Berriasien inférieur ?) fût découvert en 1983 un gisement de microvertébrés qui a livré l'une des faunes les plus diversifiées du Mésozoïque africain : cet assemblage comprend en effet des sélaciens, poissons osseux, dipneustes, amphibiens, tortues, squamates, ptérosaures, dinosaures et mammifères [Sigogneau-Russell *et al.*, 1998]. Cette découverte a permis d'améliorer considérablement nos connaissances sur cette période cruciale, comportant des changements globaux et significatifs de la diversification de plusieurs groupes de vertébrés et de la radiation de plantes à fleurs (angiospermes), changements qui ont profondément modifiés les écosystèmes de notre planète. L'intérêt de cette faune est encore accru par le fait que, sur le plan géodynamique, l'époque représentée correspond à la phase la plus active de la fragmentation du Gondwana, qui a elle même profondément influencé l'évolution des faunes et flores ainsi que leur distribution.

L'extraction de la faune d'Anoual à partir du sédiment encaissant, à travers un procédé chimique précis et tri à la loupe binoculaire du sédiment obtenu, se poursuit depuis une trentaine d'années. La plupart des taxa de cette faune ont fait l'objet d'une étude exhaustive, avec une attention particulière réservée aux mammifères [Sigogneau-Russell., 1989 *et sq.*]. Le but de cet article est de présenter une brève synthèse des résultats de ces travaux, qui ont révélé le bassin d'Anoual comme une région clé pour explorer la paléobiodiversité et les paléoenvironnements de la transition Jurassique-Crétacé des faunes africaines au sein du Gondwana, ainsi que leurs hypothétiques affinités biogéographiques avec le continent Laurasiatique ; ces caractéristiques justifient l'intérêt de la reprise récente des prospections et de fouilles méthodiques dans cette région.



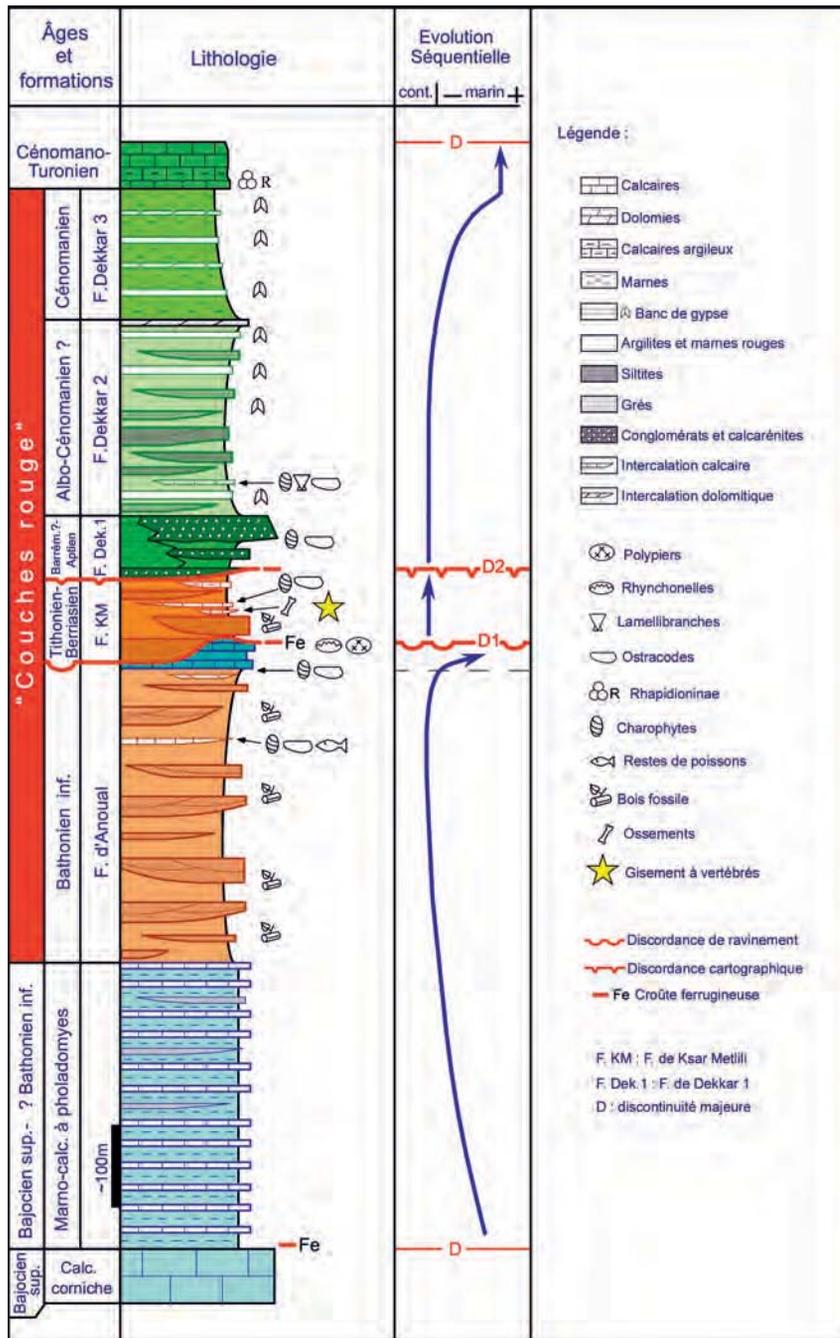
► **Figure 1.** A - Situation d'ensemble du domaine atlasique. B - Carte géologique simplifiée du synclinal d'Anoual et localisation du site à vertébrés. D'après Haddoumi *et al.* [2008], modifié. C – Image satellite des Synclinaux d'Anoual et de Ksar Jilali.

Figure 1. A - Location of the Atlas Belts. B - Simplified geological map of the Anoual syncline and Location of the vertebrate site. After Haddoumi *et al.* [2008]. C – Landsat image of Anoual and Ksar Jilali synclines.

Contexte géologique

Comme indiqué ci-dessus, la série rubéfiée (Couches rouges) de la région d'Anoual (figs 1B et 2), succédant aux dernières formations marines jurassiques, est organisée en trois grands ensembles lithostratigraphiques : la formation d'Anoual, la formation de Ksar Metlili et le groupe de Dekkar, séparés par deux importantes ruptures de l'enregistrement sédimentaire [Haddoumi *et al.*, 1998 ; 2008]. La formation d'Anoual correspond à des dépôts de plaine deltaïque à dominante fluviatile, suivis d'une ultime incursion marine d'âge bathonien inférieur. La formation de Ksar Metlili où se trouve le gisement à vertébrés (figs 1, 2 et 3) est uniquement localisée dans certaines aires subsidentes et représente un deuxième cycle fluvio-deltaïque du Tithonien terminal-Berriasien inférieur. Le groupe de Dekkar traduit l'installation d'une nouvelle aire de sédimentation recouvrant l'ensemble de la région avec trois environnements successifs : cônes alluviaux associés à une sédimentation lacustre du Barrémien ?-Aptien, puis dépôts de plaines alluviales, enfin plaines et lagunes côtières au Cénomane.

Le gisement à vertébrés avait été attribué au Berriasien probable grâce à des nanofossiles [Sigogneau-Russell *et al.*, 1990]. Plus récemment, à 5 mètres au-dessus du gisement (fig. 3), des



► **Figure 2.** Colonne stratigraphique synthétique des "Couches rouges" dans les environs d'Anoual et position stratigraphique du gisement à vertébrés. D'après Haddoumi *et al.* [2008], modifié.

Figure 2. Synthetic stratigraphic log of the "Red Beds" near Anoual and stratigraphic position of the vertebrate site. After Haddoumi *et al.* [2008], modified.



► **Figure 3.** Emplacement du gisement à microvertébrés (a) et du niveau à charophytes (b) du Tithonien terminal-Berriasien basal. Secteur de Ksar Metlili, photo Haddoumi.

Figure 3. Location of the micromammal (a) and characea levels (b) in the uppermost Tithonian-lowermost Berriasian in the Ksar Metlili area, photo Haddoumi.

gyrogonites de charophytes Porocharacées ont été découvertes [Haddoumi *et al.*, 2008 ; Mojon *et al.*, 2009]. Elles correspondent à *Porochara maxima* (dét. Mojon), espèce caractéristique du Tithonien terminal d'Algérie occidentale et du Berriasien inférieur du Jura franco-suisse. La présence de *Porochara maxima* permet de préciser cette attribution stratigraphique en plaçant la formation de Ksar Metlili et donc son gisement à microvertébrés dans un intervalle Tithonien terminal-Berriasien inférieur.

Faunes d'Anoual

Le gisement d'Anoual a fourni une faune de microvertébrés de la transition Jurassique-Crétacé considérée comme l'une des plus diversifiées des faunes mésozoïques de l'ensemble de l'Afrique [Sigogneau-Russell *et al.*, 1998 ; Fig. 1]. Elle comprend des « poissons », des amphibiens, des tortues, des crocodiles, des dinosaures, des ptérosaures et des mammifères. Certains de ces taxa (tortues, crocodiles) n'ont pas encore fait l'objet d'une étude détaillée.

• « Poissons »

Parmi les « poissons », seuls les Sélaciens ont fait l'objet d'une analyse. Les requins hybodontoides recensés dans le gisement d'Anoual représentent deux espèces [Duffin et

Sigogneau-Russell, 1993], dont une nouvelle espèce du genre *Lissodus* d'eau douce ou saumâtre. Cependant ce nouveau taxon n'apporte aucune précision quant à l'âge du gisement. Le deuxième hybodontide d'Anoual (*Egertonodus basanus*) confirme un âge Crétacé inférieur, tout en suggérant une datation un peu plus récente (Valanginien à Aptien) que celle (Berriasien ?) généralement admise pour ce site

Les « poissons » osseux sont amplement représentés par des dents et des écailles ganoïdes qui ont permis de reconnaître le genre *Lepidotes*, des semionotiformes, des pycnodontes, des osteoglossiformes, des dipneustes et probablement aussi des cypriniformes et des coelacanthes.

• Tortues

Les tortues seraient représentées par trois taxa différents identifiés avec beaucoup de réserve d'après des petits fragments de carapaces [Gmira, 1995]: *Chelonii* indet. *Pelomedusoides* indet., cf. *Taquetochelys* sp.

• Crocodiles

Ils sont représentés par des dents isolées et des fragments de plaques suggérant la présence de deux morphotypes différents [Sigogneau-Russell *et al.*, 1998].

• Lissamphibiens

Les Amphibiens sont représentés par des fossiles attribués au groupe des Caeciliens, amphibiens apodes et fouisseurs (Lissamphibiens, Gymnophiones) dont les fossiles sont extrêmement rares, d'où de nombreuses questions quant à l'origine, les relations phylogénétiques et la distribution des premiers représentants de ce groupe. Ce matériel, qui a été rapporté à un nouveau genre et une nouvelle espèce, *Rubricacaecilia monbaroni*, par Evans et Sigogneau-Russell [2001], est le plus ancien représentant de ce groupe au Gondwana.

Les fossiles d'amphibiens d'Anoual englobent aussi des Albanerpetontidae. La première mention de ce clade à Anoual et par conséquent au Gondwana a été soulignée par Broschinski et Sigogneau-Russell [1996]. Par la suite, Gardner *et al.* [2003] ont identifié un nouveau genre et une nouvelle espèce d'Albanerpetontidae (*Anoualperpeton unicus*). Ce taxon fournit un âge minimum du Crétacé basal pour la mise en place du clade en Afrique.

Deux grenouilles ont été également décrites dans ce gisement d'après un matériel qui, bien que fragmentaire, a permis de reconnaître un genre interprété comme étant un discoglossidé proche du genre nord-américain *Enneabatrachus*. Le deuxième taxon serait une nouvelle espèce *Aygroua anoualensis* [Jones *et al.*, 2003] ; définie d'après ses vertèbres procoèles

et sa mâchoire spécialisée. Il représente probablement un mésobatracien et plus précisément un pipimorphe primitif.

• Dinosaurés

L'intérêt des dinosaurés d'Anoual réside d'une part dans le fait que l'évolution des dinosaurés à l'aube du Crétacé est encore très mal connue à l'échelle mondiale [Weishampel *et al.*, 2004] et d'autre part du fait qu'aucun autre site à dinosaurés de cette époque n'est connu dans l'ensemble du Gondwana. Bien que ornithischiens et saurischiens soient très bien représentés à Anoual, seules les dents de théropodes ont été décrites [Knoll et Ruiz-Omenaca, 2009]. Celles-ci sont morphologiquement diversifiées ; suggérant une grande diversité spécifique. La détermination a été limitée à quatre catégories : Theropoda indet., Maniraptoriformes, Maniraptora indet., et Velociraptorinae indet. La plupart de ces taxa pourraient se rapporter aux Dromaeosauridae, ce qui attesterait alors d'une apparition précoce de ce groupe. La présence probable de dromaeosauridés velociraptorinés à Anoual en même temps qu'en Laurasie suggère l'existence d'échanges transsthétysiens à la transition Jurassique-Crétacé.

• Lépidosauriens

Les Lépidosauriens sont représentés à Anoual par un matériel réduit appartenant à des squamates et des sphénodontes. Les sphénodontes constituent un apport très intéressant puisqu'il s'agit des premières archives post-jurassiques du groupe en Afrique. Une partie de ce matériel a été attribuée à un nouveau genre et une nouvelle espèce, *Tingitana anoualae* EVANS et SIGOGNEAU-RUSSELL, 1997 définie sur la base de la morphologie dentaire supérieure ; ce genre semble appartenir à une lignée distincte de ses contemporains laurasiatiques. Un deuxième taxon est représenté dans ce gisement par un petit dentaire qui évoque celui du genre nord-américain *Theretairus* du Jurassique supérieur mais qui n'a pas été déterminé spécifiquement faute de matériel diagnostique suffisant [Evans et Sigogneau-Russell, 1997]. Les deux sphénodontes d'Anoual diffèrent par la taille, le nombre des dents lactéales et la forme du processus coronoïde du dentaire.

Les squamates sont représentés à Anoual par des taxa typique de la transition Jurassique-Crétacé, en particulier le genre *Paramacellodus*, un lacertilien pourvu d'ostéodermes et largement répandu dans les localités laurasiatiques [Richter, 1994 ; Broschinski et Sigogneau-Russell, 1996]. Ce groupe est également représenté par une nouvelle espèce de lézard fouisseur, *Tarratosaurus anoualensis*, Broschinski et Sigogneau-Russell, 1996 et probablement par un autre taxon identifié d'après un os frontal [Broschinski et Sigogneau-Russell, 1996].

• Ptérosaures

Les restes de Ptérosaures d'Anoual consistent en un ensemble de dents isolées attestant la présence de deux groupes distincts d'après leur morphologie [Knoll, 2000]. Les dents les plus rares et les plus robustes sont attribuées sous réserve aux Ornithocheiridés. Les dents les plus nombreuses sont de formes allongées et assez semblables à celles des Gnathosaurinés. Cette identification ne serait pas en désaccord avec l'âge (Crétacé inférieur) suggéré pour la lentille qui a fourni les microvertébrés d'Anoual. En outre, si la présence des Gnathosaurinés est confirmée, la faune Anoual devra être considérée comme contenant les rares et derniers représentants des Gnathosaurinés, tout en étant la première découverte africaine de cette sous famille [Knoll, 2000].

• Mammifères

Les mammifères d'Anoual représentent des taxons décrits pour la première fois en Afrique et même en Gondwana [Sigogneau-Russell *et al.*, 1988 ; Sigogneau-Russell, 1989 ; Sigogneau-Russell, 1991a, b, c, 1992, 1995 ; Sigogneau-Russell *et al.*, 1990 ; Sigogneau-Russell et Ensom, 1998 ; Hahn et Hahn, 2003 ; Sigogneau-Russell, 2003]. Ils ont permis de jaloner le grand vide africain pour les mammifères mésozoïques. Sigogneau-Russell *et al.* [1998] ont donné un aperçu sur l'état d'avancement des travaux concernant ce gisement. Depuis, plusieurs nouveaux taxa ont été rajoutés à la liste faunique de ce gisement. A ce jour, quinze genres de mammifères, dont douze sont nouveaux, ont été décrits. Ils se répartissent en cinq sous-classes : Multituberculata, 'Triconodonta', 'Symmetrodonta', 'Pantotheria' = Cladotheria et Tribosphenida. Enfin de nouvelles espèces sont en cours d'étude.

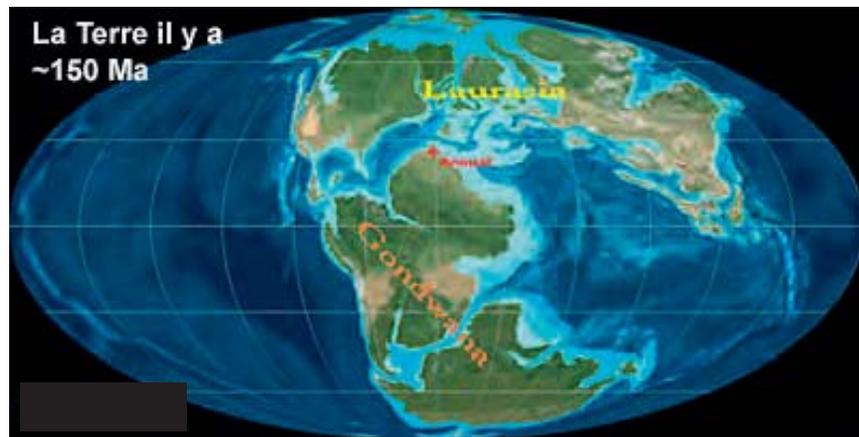
Les fossiles de multituberculés sont rares en Gondwana, confinés au Crétacé supérieur de Madagascar [Krause *et al.*, 1999] et d'Argentine [Kielan *et al.*, 2004] et au Crétacé inférieur du Maroc. Alors que leurs congénères contemporains laurasiatiques sont souvent abondamment représentés, la rareté des multituberculés d'Anoual reste inexplicée. *Hahnodon taqueti* SIGOGNEAU-RUSSELL, 1991 fût le premier multituberculé décrit sur le continent africain. Le second Hahnodontidae d'Anoual, *Denisodon moroccensis*, a été identifié d'après les caractères morphologiques d'une molaire inférieure [Hahn et Hahn, 2003]. Le rapprochement de ces taxons avec les paulchoffatiides laurasiatiques suggère à nouveau des échanges entre l'Afrique et la Laurasia durant le Jurassique et le début du Crétacé [Sigogneau-Russell, 1991].

La faune mammalienne d'Anoual comprend un certain nombre de taxa « non-thériens ». Cet assemblage très hétérogène comporte des formes (*Gobiconodon palaios* et *Kryptotherium polysphenos*) qui peuvent être rattachées aux Triconodontes de Laurasia. En revanche, *Dyskritodon amazighi* représente une famille inconnue en Laurasia. Quant à *Ichthyoconodon*

jaworowskorum, forme très spécialisée, il pourrait s'agir d'une forme semi-aquatique et piscivore [cf. Gaetano et Rougier, 2011].

Les dents de *Thereuodon*, dont une espèce a été décrite dans des niveaux contemporains d'Angleterre, pourrait en fait appartenir à la denture lactéale d'un Dryolestidae. L'unique molaire d'*Atlasodon*, qui unit caractères primitifs et spécialisés, a vu elle aussi son identification disputée. Quant à *Microderson*, il fut originellement placé dans la famille des Spalacotheriidae ; mais les caractères spécialisés de l'unique molaire supérieure publiée la différencient de cette famille. Les fossiles de cette espèce témoignent de la présence au Maroc d'une famille de cladothères limitée jusqu'ici à cette partie nord du Gondwana.

Les 'peramurans' établissent une liaison morphologique entre les 'symmérodontes' et les mammifères tribosphéniques. Il s'agit de représentants d'un grade évolutif dont la vaste répartition géographique et stratigraphique laisse supposer une importante diversification, en même temps qu'une origine précoce de la lignée tribosphénique [Sigogneau-Russell, 1999]. Les genres africains *Minimus* et *Afriquamus* diffèrent des 'Peramurans' laurasiatiques par les caractères morphologiques de leurs molaires. Le genre *Hypomylos* n'est connu que par des molaires inférieures, le genre *Tribotherium* par des molaires inférieures et supérieures qui sont nettement distinctes de celles des Tribothères laurasiatiques. *Tribotherium* fût le premier mammifère tribosphénique (ensemble dont font partie les mammifères modernes) découvert dans le Mésozoïque d'Afrique [Sigogneau-Russell, 1999].



► **Figure 4.** Reconstruction paléogéographique montrant la situation du gisement d'Anoual (Synclinal d'Anoual, Maroc) à la transition Jurassique-Crétacé [Blakey, 2009, modifié].

Figure 4. Paleogeographic reconstruction showing location of the site of Anoual (Anoual Syncline, Morocco). Paleogeographic peri-Tethyan context for the Jurassic-Cretaceous transition [Blakey, 2009, modified].

Paléobiogéographie

La situation paléogéographique d'Anoual fournit des données sur les événements qui ont affecté la dispersion des faunes terrestres au cours de la transition Jurassique-Crétacé. Néanmoins, l'absence dans ce site d'australosphénidiens connus dans le Mésozoïque d'Amérique du Sud, couplée avec la présence de boréosphénidiens, constitue un paradoxe. Finalement, la découverte d'espèces mammaliennes endémiques, alors que l'Atlantique Sud n'est pas encore ouvert, suggère un provincialisme précoce.

Conclusions

Au total, la faune d'Anoual découverte et déjà rendue célèbre depuis les années 80, revêt une importance particulière, à la fois par sa diversité exceptionnelle dont notamment la présence de mammifères parmi les très rares connus au Mésozoïque en Afrique (dont les plus anciens thériens africains) et par sa situation paléogéographique au nord du Gondwana ; ce qui fait de ce gisement l'un des plus importants connus à ce jour pour le Crétacé basal.

Références

- BLAKEY R. (2009). - Global Paleogeography. <http://www2.nau.edu/rcb7/globaltext2.html>.
- BROSCINSKI A. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1996). - Remarkable lizard remains from the Lower Cretaceous of Anoual (Morocco). - *Annales de Paléontologie*, **82**, 3, 147-175.
- DUFFIN C.J. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1993). - Fossil shark teeth from the Early Cretaceous of Anoual, Morocco. - Belgian Geological Survey, Professional Paper, **264**: *Elasmobranches et Stratigraphie*, 175-190.
- EVANS S.E. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1997). - New Sphenodontians (Diapsida: Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Early Cretaceous of North Africa. - *Journal of Vertebrate Paleontology* **17** (1), 45-51.
- EVANS S.E. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (2001). - A stem-group caecilian (Lissamphibia: Gymnophiona) from the Lower Cretaceous of North Africa. - *Palaeontology*, **44** (2), 259-273.
- GAETANO L.C. & ROUGIER G.W. (2011). - New materials of *Argentoconodon fariatorum* (Mammaliaformes, Triconodontidae) from the Jurassic of Argentina and its bearing on triconodont phylogeny. - *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**, 4, 829-843

- GARDNER J.D., EVANS S.E. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (2003). – New albanerpetontid amphibians from the Early Cretaceous of Morocco and Middle Jurassic of England. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **48** (2), 301-319.
- GMIRA S. (1995). – Étude des chéloniens fossiles du Maroc. – *Cahiers de Paléontologie*, Paris, Editions du CNRS.
- HADDOUMI H., ALMÉRAS Y., BODERGAT A.M., CHARRIÈRE A., MANGOLD CH. & BENSILILI K. (1998). – Ages et environnements des Couches rouges d'Anoual (Jurassique moyen et Crétacé inférieur, Haut Atlas oriental, Maroc). – *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences de Paris, série II - Sciences de la terre et des planètes*, **327**, 127-133.
- BROSCINSKI A. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1996). – Remarkable lizard remains from the Lower Cretaceous of Anoual (Morocco). – *Annales de Paléontologie*, **82**, 147-175.
- HADDOUMI H., CHARRIÈRE A., ANDREU B. & MOJON P.O. (2008). – Les dépôts continentaux du Jurassique moyen au Crétacé inférieur dans le Haut Atlas oriental (Maroc) : paléoenvironnements successifs et signification paléogéographique. – *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology - Article 2008/06 (CG2008_A06)*, 1-29.
- HAHN G., HAHN R. (2003). – New multituberculate teeth from the Early cretaceous of Morocco. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **48** (3), 349-356.
- JONES M., EVANS S., SIGOGNEAU-RUSSELL D. (2003). – Early Cretaceous frogs from Morocco. – *Annals of the Carnegie Museum*, **72** (2), 65-97.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., CIFELLI R. L. & LUO Z.-X. (2004). – Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution, and Structure. Columbia University Press, New York, 630 pp.
- KNOLL F. (2000). – Pterosaurs from the Lower Cretaceous (?Berriasian) of Anoual, Morocco. – *Annales de Paléontologie* **86** (3), 157-164.
- KNOLL F. & RUIZ-OMENACA J.I. (2009). – Theropod teeth from the basalmost Cretaceous of Anoual (Morocco) and their palaeobiogeographical significance. – *Geological Magazine*, **146** (4), 602-616
- KRAUSE D.W., ROGERS R.R., FORSTER C.A., HARTMAN J.H., BUCKLEY G.A. & SAMPSON S.D. (1999). – The Late Cretaceous vertebrate fauna of Madagascar: implications for Gondwanan paleobiogeography. – *GSA Today* **9** (8): 1-7.
- MOJON P.O., HADDOUMI H. & CHARRIÈRE A. (2009). – Nouvelles données sur les Charophytes et Ostracodes du Jurassique moyen-supérieur-Crétacé inférieur de l'Atlas marocain. – *Carnets de Géologie / Notebooks on Geology, Brest, Mémoire 2009/03 (CG2009_M03)*, p. 1-39.
- RICHTER A. (1994). – Lacertilia aus der Unteren Kreide von Uña und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko). – *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe E (Paläobiologie)* **14**, 1-147.

- SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1989). – Découverte du premier Symmétrodonte (Mammalia) du continent africain. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série II*, **309**, 921-926.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1991a). – First evidence of Multituberculata (Mammalia) in the Mesozoic of Africa. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1991**, (2), 119-125.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1991b). – Nouveaux mammifères thériens du Crétacé inférieur du Maroc. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série II*, **313**, 279-285.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1991c). – Découverte du premier mammifère tribosphénique du Mésozoïque africain. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série II*, **313**, 1635-1640.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1992). – *Hypomylos phelizoni* nov. gen. nov. sp., une étape précoce de l'évolution de la molaire tribosphénique (Crétacé basal du Maroc). – *Geobios*, **25** (2), 389-393.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1995). – Further data and reflexions on the tribosphenid mammals (Tribotheria) from the Early Cretaceous of Morocco – *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, 4, série 16, section C No 2/4, 291-312.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. (2003). – Diversity of triconodont mammals from the early Cretaceous of North Africa: Affinities of the amphilestids. – *Palaeovertebrata*, **32**, (1), 27-55
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. & ENSOM P. (1998). – *Thereuodon* (Theria, Symmetrodonta) from the Lower Cretaceous of North Africa and Europe, and a brief review of symmetrodonts. – *Cretaceous Research*, **19**, 3-4, 445-470.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D., EVANS S.E., LEVINE J.F. & RUSSELL D.A. (1998). – The Early Cretaceous microvertebrate locality of Anoual, Morocco: A glimpse at the small vertebrate assemblages of Africa. In: S.G. LUCAS, J. I. KIRKLAND and J.W. ESTEP, Eds, Lower and Middle terrestrial ecosystems. – *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **14**, 177-181.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D., MONBARON M. & KAENEL de E. (1990). – Nouvelles données sur le gisement à mammifères mésozoïques du Haut Atlas Marocain. – *Geobios*, **23** (4), 461-483.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D., MONBARON M. & RUSSELL D.E. (1988). – Découverte de mammifères dans le Mésozoïque moyen d'Afrique. – *Comptes Rendus Académie des Science, Paris, Série II*, **307**, 1045-1050.
- WEISHAMPEL D.B., DODSON P. & OSMOLSKA H. (2004) – *The Dinosauria*, 2nd edition – University of California Press, Berkeley/Los Angeles/London, vii-xviii, 861p.

Annexe

Liste faunique

Chondrichthyes: Elasmobranchii:

Hybodontiformes

Lissodus marocensis Duffin et Sigogneau-Russell, 1993

Egertonodus basanus (Egerton, 1845)

Osteichthyes

Holostei

Lepisosteiformes

?Lepisosteiformes indet.

Semionotiformes

Lepidotes sp.

Pycnodontiformes

Pycnodontiformes indet.

Teleostei

Osteoglossomorpha

Osteoglossiformes indet.

Ostariophysi

?Cypriniformes indet.

Sarcopterygii

Coelacanthiformes

Coelacanthiformes indet.

Dipnoi

?Ptychoceratodontidae indet.

Lissamphibia

Albanerpetontidae

Anoualerpeton unicus Gardner, Evans & Sigogneau-Russell, 2003

Gymnophiona

Rubicacaecilia monbaroni Evans & Sigogneau-Russell, 2001

Anura

Discoglossidae

- Aff. *Enneabatrachus* sp. Evans Milner, 1993
- Mesobatrachia
- Aygroua anoualensis* Jones, Evans & Sigogneau-Russell, 2003
- Testudines
- Chelonii indet.,
- ?Pelomedusoides indet.,
- cf. *Taquetochelys* sp
- Lepidosauria
- Rhynchocephalia
- Sphenodontia
- Tingitana anoualae* Evans & Sigogneau-Russell, 1997
- genre et espèce indet.
- Squamata
- Paramacellodus marocensis* Richter, 1994
- Dinosauria
- Ornithischiens
- Saurischia
- Theropoda indet.
- Tetanurae
- Coelurosauria
- Maniraptoriformes indet.
- Maniraptora
- Maniraptora indet. Morphotype I
- Maniraptora indet. Morphotype II
- Maniraptora indet. Morphotype III
- Dromaeosauridae
- Velociraptorinae
- Velociraptorinae indet. Morphotype I
- Velociraptorinae indet. Morphotype II
- Velociraptorinae indet. Morphotype III
- Pterosauria
- Ornithocheiridae, gen. et sp. Indet
- Gnathosaurinae, gen. et sp. Indet
- Mammalia
- Multituberculata
- Plagiaulacida
- Hahnodontidae Sigogneau-Russell, 1991

- 
- Hahnodon taqueti* Sigogneau-Russell, 1991
Denisodon moroccensis Hahn et Hahn, 2003
Hahnodontidae, gen. et sp. Indet.
- Eutriconodonta
- Famille indet
- Dyskritodon amazighi* Sigogneau-Russell, 1995
Ichthyoconodon jaworowskorum Sigogneau-Russell, 1995
Gobiconodon palaios Sigogneau-Russell, 2003
Kryptotherium polysphenos Sigogneau-Russell, 2003
- 'Symmetrodonta'
- Thereuodontidae
- Thereuodon dahmani* Sigogneau-Russell, 1989
- Famille indet.
- Atlasodon monbaroni* Sigogneau-Russell 1991
Microderson laroussii Sigogneau-Russell 1991
- Famille Donodontidae Sigogneau-Russell, 1991
Donodon perscriptoris Sigogneau-Russell, 1991
- Zatheria
- Famille indet.
- Minimus richardfoxi* Sigogneau-Russell, 1999
Afriquiamus nessovi Sigogneau-Ruseell, 1999
- Peramuridae
- Peramus* sp.
- 'Tribotheriens' Butler, 1987
- Famille indét
- Tribotherium africanum* Sigogneau-Russell, 1991
Hypomylos phelizoni Sigogneau-Russell, 1992

Vertébrés du Crétacé supérieur basal (Cénomaniens-Turonien) du plateau des Hamadas, SE du Maroc

Lionel CAVIN¹, Larbi BOUDAD², Emilie LÄNG¹, Haiyan TONG³
et Eric BUFFETAUT⁴

- 1 Département de Géologie et Paléontologie, Muséum d'histoire naturelle de la Ville de Genève, CP 6434, 1211 Genève 6, Suisse.
- 2 Université Moulay Ismail Faculté des Sciences, 50070, Meknès
- 3 Palaeontological Research and Education Centre, Mahasarakham University, Kantarawichai, Mahasarakham, 44150, Thaïlande
- 4 Centre National de la Recherche Scientifique, UMR 8538, Laboratoire de Géologie de l'École Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75231 Paris Cedex 05, France

► **Mots-clés** – Afrique du Nord, Paléobiogéographie, Pisces, Archosauria, Chelonia

► **Résumé** – Le plateau des Hamadas, situé au sud du Haut Atlas marocain, contient de nombreux fossiles de vertébrés qui constituent une succession de faunes provenant d'environnements divers sur une période de près de 10 millions d'années à la base du Crétacé supérieur. La base de la série crétacée est constituée des formations Ifezouane et Aoufous, correspondant à des plaines alluviales et des deltas pour la première, et à des milieux paraliques et de sebkhas pour la seconde. Les fossiles de l'assemblage composite des « Kem Kem beds » se trouvent le long d'une falaise de 250 km située le long de la frontière algérienne et au nord-est de la ville d'Erfoud. Les origines géographique et stratigraphique de nombreuses découvertes scientifiquement importantes sont imprécises car les fossiles sont souvent découverts par les personnes de la région qui les exploitent dans un but commercial. La majorité des spécimens semblent provenir du sommet de la formation Ifezouane. Cet assemblage, comprenant des requins, des poissons osseux, des amphibiens, des squamates, des tortues, des crocodiles, des dinosaures sauropodes et théropodes ainsi que des ptérosaures, fait partie d'un ensemble de faunes continentales rencontrées dans une grande partie de l'Afrique du Nord dans la série nommée « Continental intercalaire ». Les différents assemblages du « Continental intercalaire » sont d'âges variables, s'échelonnant de la base du Crétacé inférieur (peut-être même du Jurassique) jusqu'à la base du Crétacé supérieur. L'assemblage composite des « Kem Kem beds » peut être rapporté au Cénomaniens inférieur sur la base de similitudes taxonomiques avec la faune bien datée de Bahariya en Égypte. Plusieurs traits écologiques caractérisent cet ensemble : 1) une abondance de taxons, en particulier chez les poissons et les dinosaures, représentés par des individus de grande taille ; 2) la présence quasi

exclusive de dinosaures saurischien et 3) la surreprésentation des restes de carnivores par rapport aux herbivores.

Au-dessus de la formation Ifezouane, la formation Aoufous est surmontée de la formation Akrabou, constituée de sédiments marins déposés lors de la grande transgression du Cénomano-Turonien. La faune d'Agoult, située près de cette limite céno-mano-turonienne sur le lieu même où Lavocat découvrit des restes de dinosaures dans les années 1950 (Gara Sbâa), contient des poissons qui vivaient dans un environnement marin restreint, calme et peu profond. Plus au nord, dans la région de Goulmima, un assemblage de poissons, essentiellement des téléostéens, et de reptiles marins (mosasauriformes, polycotylidés, elasmosauridés, protostegidés) est connu dans les niveaux du Turonien inférieur.

D'un point de vue paléobiogéographique, l'assemblage composite des « Kem Kem beds » est proche d'autres faunes d'Afrique du nord et du nord-est du Brésil, indiquant l'existence d'écosystèmes relativement homogènes s'étendant sur de gigantesques régions. La faune d'Agoult montre aussi de fortes affinités avec les faunes de la Téthys centrale et du Nord du Mexique, alors que l'assemblage de Goulmima est proche des faunes de la Téthys occidentale et de la Western Interior seaway et, dans une moindre mesure, de l'Atlantique Sud.

Vertebrates from the early Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of the Hamadas plateau, SE Morocco

► **Key-words** – North Africa, Palaeobiogeography, Pisces, Archosauria, Chelonia

► **Abstract** – The Hamada plateau, situated south of the High Atlas and surrounding the Palaeozoic basins of the Tafilalt and Mader, consists of a series of Late Cretaceous deposits, with brackish to continental sediments at the base topped by marine deposits. The whole series has yielded various vertebrate assemblages. Their spatial and temporal successions allow studying the turnover of the vertebrate faunas in relation to transformations of the environments in a relatively restricted geographical area. The Cretaceous series is divided into three Formations: the Ifezouane, Aoufous and Akrabou formations from the bottom to the top. The compound assemblages of the Kem Kem beds are found mainly at the top of the Ifezouane Fm, and possibly also in the Aoufous Fm. The fossils are collected along a 250 km long cliff extending along the border with Algeria, as well as to the northwest of the town of Erfoud. The stratigraphic and geographical uncertainties associated to most of the discoveries are caused by the fact that most of the valuable scientific finds are made by local people, who do not record properly the spots of the discoveries. The compound Kem Kem beds assemblage comprises a variety of cartilaginous fishes, lobe-finned and ray-finned fishes, amphibians, squamates, turtles, crocodiles, sauropod and theropod dinosaurs, and pterosaurs. This assemblage is part of a large series of continental assemblage found in various parts of North Africa, the “Continental intercalaire” of the French geologists that ranges in age from the Early Cretaceous (possibly Jurassic) to the beginning of the Late Cretaceous. The temporal succession of the assemblage within the “Continental intercalaire” is still problematic, and no evidence for direct dating of the compound Kem Kem beds assemblage has been found so far. However, the similarities between the faunal composition of the Moroccan assemblage with the well dated assemblage of Bahariya, Egypt, indicate likely an early Cenomanian age for both assemblages. Intriguing characteristics of this assemblage are: 1) the abundance of taxa represented by large individuals, in particular in some of the fish and dinosaur groups; 2) a strange composition of the dinosaur assemblage consisting of saurischian taxa only and 3) a large proportion of remains of carnivorous dinosaurs compared to the herbivorous ones. Above the Ifezouane Fm, the Aoufous Fm is topped by carbonate marine deposits containing the ammonite *Neolobites vibrayeanus*, marking the base of the upper Cenomanian, and indicative of the worldwide big transgression of that time. Twenty meters above the *Neolobites* level occurs a shallow marine assemblage in the Kem Kem area, at the very same place as a locality called Gara Sbâa where Lavocat found dinosaur remains in the 1950s. This late Cenomanian or basal Turonian marine assemblage, called Agoult (other names are Daoura, Gara Sbâa, Oued Sebaa), contains a diversified assemblage of fishes, as well as invertebrate and plant remains. On the southern slope of the High Atlas range, to the north



and northeast of the town of Goulmima, a rich marine assemblage comprising ammonites and vertebrates has been described. The ammonite *Mammites nodosoides* indicates a late early Turonian age. The vertebrates, generally preserved in calcareous nodules, consist mainly of teleostean fishes and marine reptiles (mosasauroids, polycotylics, elasmosaurids, protostegids).

The succession of the vertebrate assemblages shows interesting shifts associated to environmental and palaeogeographical changes that occurred during the Cenomanian and the Turonian. The compound Kem Kem beds assemblage represents a mixture of terrestrial and mostly freshwater taxa, with possibly some brackish components. The Ifezouane Fm, in which most of this assemblage is found, corresponds to fluvial plains and deltas. The Aoufous Fm may have been deposited in lagoons and paralic sebkhas. Several taxa of the compound Kem Kem beds have very large distribution areas, extending from Egypt (east) to northeastern Brazil (west). This feature indicates the occurrence of a relatively homogeneous ecosystem spreading over huge areas on North Africa, which was not crossed by the trans-Saharan seaway at that time, and extending to the northern part of South America, although this continent was already separated from Africa by the incipient South Atlantic. The environment of deposition of the Agoult assemblage was a shallow, restricted and still marine environment. The palaeobiogeographic affinities of the fishes of this assemblage are mainly with the Central Tethys (North Morocco, Italy, Slovenia, Lebanon), indicating that the transgression reached that region from the northeast, but also with the assemblage of Vallecillo in Mexico via the central Atlantic. The Goulmima assemblage was deposited in a deeper marine environment, and the abundance of buliminid foraminifers in the sediment may correspond to a bloom that provoked the death and the preservation of the animals. The biogeographical affinities of the vertebrates (fish and reptiles) show some connections with South America, but especially with the western extremity of the Tethys (Colombia, Venezuela, Mexico) and even with the Western Interior Seaway in North America.

الفقریات الاساسیة للکریطاسی الأعلى (الصینومانو- تیرونی) لهضاب الحمادات، الجنوب الشرقي المغربي

الكلمات المفتاح - إفريقيا الشمالية، البایوبیوجرافیة، أسماك، أغشوزوغیا، سلحفیات

ملخص - تضم هضاب الحمادات، المتواجدة جنوب الأطلس الكبير المغربي، عدة أحفوريات من الفقریات والتي تشكل تعاقبا لوحيش مصدره بیئات متنوعة امتدت على فترة تناهز 10 ملايين سنة عند قاعدة الكریطاسی الأعلى. تتكون قاعدة سلسلة الكریطاسی من مستویین هما إفزوان وأوفوس. بخصوص المستوی الأول فهو ينتمي للسهول الغربیة والدلتات، أما الثاني فهو ينتمي لأوساط بقلیكية والسبخات، تتواجد مجموع الأحفوریات المركبة للكم كم على طول جرف يمتد على 250 كلم والمتواجد على طول الحدود الجزائرية وأیضا بالشمال الشرقي لمدينة أرفود. إلا أن المصادر الجغرافیة والاستراتیغرافیة لمجموعة من الاكتشافات تبقى غير مضبوطة بالرغم من أهمیة العلمیة، لأن هذه الأحفوریات غالبا ما تم اكتشافها من طرف ساكنة المنطقة ونستغلها بالتالي بهدف تجاری.

ویبدو أن مصدر جل العینات هي من قمة تكونات إفزوان. هذا المركب الذي يضم القرش، أسماك عظیمة، ضفادع، قشریات، سلاحف، تماسیح، دینصورات رباعیة وثنائیة الأرجل، وأیضا ذوات العضلة الجناحیة. هي تشكل جزءا من مجموع الوحیش القاری الذي وجد في جزء كبير من أفریقیا الشمالية ضمن السلسلة المسماة ب «القاری المقحم».

إن مختلف التجمعات للقاری المقحم هي ذات أعمار متغایرة، إذ تنتم من قاعدة الكریطاسی الأسفل (ومن الممكن أیضا من الجوراسی) وحتى قاعدة الكریطاسی الأعلى.

ویمكن إرجاع التجمع المركب للكم كم إلى الصینومانی الأسفل، وذلك بالاعتماد على الشبه في الأصناف مع الوحیش الذي تم تأریخه بشكل جید بالبحاریة بمصر. وهناك عدة عناصر إكولوجیة تميز هاته المجموعة: (1) سیادة عدة أصناف، وبالخصوص عند الأسماك والدینصورات، وهي مثله بعناصر ذات أحجام كبیرة، (2) حضور شبه حصري للدینصورات السوریشیة، و(3) التواجد المهم لبقایا اللاحمات في علاقة مع العاشبات، ومن الممكن أن تكون هناك مبالغة في بعض هاته الخصوصیات وذلك ارتباطا بعمليات التجمع.

تعلو تكونات أوفوس تكونات أکریو، وهي تتكون من إرسابات بحریة تراکمت أثناء الطغیان المهم للصینومانو- تیرونی، أما وحیش أکولت المتواجدة عند الحدود الصینومانو- تیرونیة في المكان الذي اكتشف فيه Lavocat بقایا الدینصورات في سنة 1950، فهو يتكون من وحیش غني بالأسماك التي تعيش في بیئة بحریة محدودة، هادئة وضعیفة العمق، أما في إجاه الشمال، وبالخصوص في منطقة کولیمة، هناك تجمع من الأسماك، وبالخصوص العظمیات، الزواحف البحریة

(protostegidés, elasmosauridés, mosasauroides polycotylidés) وتتواجد في مستویات التیرونی الأسفل.

ومن جهة النظر البایوبیوجرافیة، فالتجمع المركب للكم كم هو قریب من وحیش آخر بإفریقیا الشمالية وأیضا بالشمال الشرقي للبرازیل. مؤكدا بذلك على تواجد روابط بیئویة نسبیة متجانسة وتمتد على مناطق شاسعة، وبرز وحیش أکولت تشابها كبيرا مع وحیش التیتیس الأوسط وبشمال المكسیك، في حين أن جمع کولیمة فهو قریب من وحیش التیتیس الغربي وغرب الممر البحري الداخلي، لكنه أقل شبها مع الأطلنٹی الجنوبي.

Introduction

Au Maroc, des vertébrés fossiles du Crétacé sont découverts dans deux ensembles sédimentaires distincts (fig. 1) : d'une part le plateau des phosphates, situé principalement au nord de la chaîne atlasique et contenant essentiellement des vertébrés marins du Crétacé terminal, d'autre part le plateau des Hamadas, situé au sud du Haut Atlas, riche en vertébrés de la base du Crétacé supérieur provenant d'environnements continentaux à la base, et marins au-dessus [Zouhri *et al.*, 2008]. Cet article traite des faunes du plateau des Hamadas uniquement. La succession des faunes, leur intérêt pour les reconstitutions paléoenvironnementales et leurs relations paléobiogéographiques sont présentés et discutés.

Les sédiments crétacés du plateau des Hamadas affleurent le long de reliefs qui bordent les bassins paléozoïques du Tafilalt et de Mader. Depuis une trentaine d'années, de très nombreux restes de vertébrés ont été découverts dans diverses localités qui se répartissent le long



Figure 1. Photographie satellitaire du Maroc avec la distribution schématique des dépôts crétacés du Plateau des Phosphates (vert clair) et du Plateau des Hamadas (vert foncé).

Figure 1. Satellite photograph of Morocco showing the simplified distribution of Cretaceous deposits from the Phosphatic plateau (light green) and from the Hamadas Plateau (dark green).

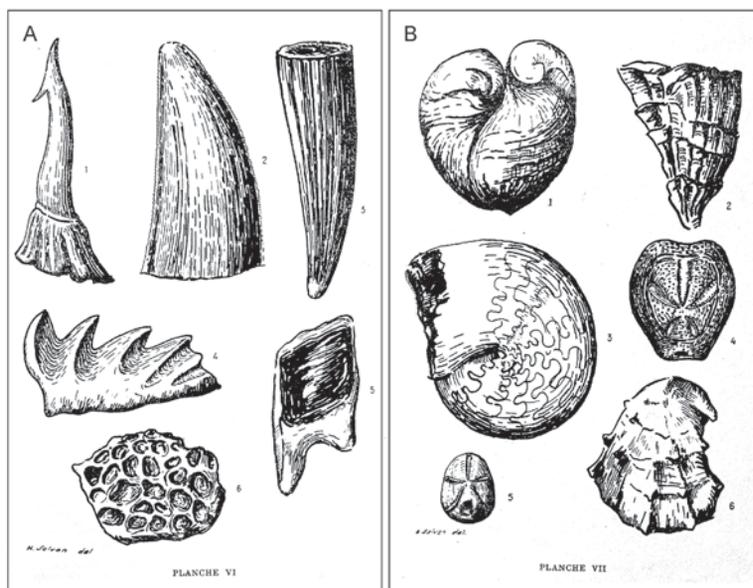
de plus de 250 kilomètres d’affleurements. Malheureusement, la majorité de ces découvertes n’est pas accompagnée des informations géographiques, stratigraphiques et sédimentologiques qui les rendraient pleinement exploitables scientifiquement. Un important travail de terrain reste à effectuer. Nous présentons dans cet article un essai de synthèse qui repose en grande partie sur les données disponibles dans la littérature. Il reprend partiellement, en les replaçant dans un contexte plus large, les données de l’article de Cavin *et al.* [2010]. Les données concernant les poissons osseux sont également présentées, sous une forme plus détaillée, par Khalloufi *et al.* [2014].

Cadre géologique et historique

Au début du Mésozoïque, la région correspondant à la partie occidentale du Sahara était une pénéplaine résultant de l’érosion de la chaîne varisque. A cette époque débute le rifting associé au « Central Atlantic Magmatic Province » (CAMP), dont les traces s’observent aujourd’hui sur le pourtour de l’Atlantique Nord [Michard *et al.*, 2008]. Les sédiments du plateau des Hamadas, dans le sud-est marocain, reposent en discontinuité sur le socle paléozoïque. A la base, la série mésozoïque est constituée d’une unité détritique d’origine deltaïque ou saumâtre, fossilifère, qui se retrouve sur une grande partie de l’Afrique du Nord et fut nommée « Continental intercalaire » par Kilian en 1931. Alors que la base du Continental intercalaire est datée du Crétacé inférieur dans de nombreux pays où elle se rencontre, voire même du sommet du Jurassique moyen au Niger [Rauhut et López-Arbarello, 2009], elle semble être exclusivement d’âge cénomanien (base du Crétacé supérieur) au Maroc [Le Loeuff *et al.*, 2012]. Sur une grande partie de son extension géographique, le « Continental intercalaire » est recouvert par une série carbonatée déposée lors de la grande transgression de la base du Cénomaniens supérieur et caractérisée par la présence de l’ammonite *Neolobites vibrayeanus*. La série se poursuit par des dépôts marins, correspondant à des environnements de plus en plus profonds, qui contiennent de riches faunes d’invertébrés. Depuis une vingtaine d’années, des vertébrés d’âge cénomanien supérieur et turonien inférieur sont également découverts dans ces niveaux. La série carbonatée cénomano-turonienne se reconnaît facilement dans le paysage du bassin du Tafilalt, car elle forme généralement le sommet des hamadas crétacées dans la région de Goulmima - Errachidia - Taouz.

En 1948, Choubert décrit une « trilogie mésocrétacée » constituée, de bas en haut, des « Grès infracénomaniens », des « Marnes à Gypses cénomaniennes », surmontées elles-mêmes des « calcaires cénomano-turonien ». Les deux premières unités de la trilogie correspondent au « Continental intercalaire » de Kilian. Elles sont regroupées et dénommées « Kem Kem

beds » par Sereno *et al.* [1996], en référence à la région des Kem Kem située dans les environs des villages de Tafraout et d'Agoult. Choubert [1948] signale dans le membre moyen de la trilogie la présence de plaques dentaires de dipneustes et d'écailles ganoïdes de poissons (des écailles constituées d'une épaisse assise osseuse recouverte d'une couche d'émail). En 1952, il illustre dans un livret-guide d'excursion [Choubert *et al.*, 1952] – pour la première fois – une petite collection de fragments de vertébrés dont certains ont été découverts par René Lavocat (fig. 2) [Taquet, 2010]. Ce dernier avait effectué depuis 1947 une série de relevés géologiques au cours d'un périple de 10 000 kilomètres mené à pied et de quelques milliers de kilomètres en automobile entre Boudenib et la région du Jbel Ouarkiz [Lavocat, 1954a]. Lors de ces expéditions, il découvre divers restes de vertébrés, dont les premiers dinosaures de cette région. En 1952, Choubert note déjà la similitude de la faune découverte par Lavocat avec celle de l'Oasis de Bahariya, en Égypte, décrite par Stromer au début du XXe siècle et dont l'âge céno-maniens était déjà bien établi [Stromer, 1915, 1917, 1925, 1927, 1933, 1934]. Après Choubert, les sédiments continentaux du sud-est marocain seront encore souvent considérés comme d'âge « infracénomaniens », généralement albiens [par exemple Tabaste, 1963 ou Wenz, 1981].



► **Figure 2.** Figures de Choubert *et al.* [1952]. A : vertébrés de l'assemblage des « Kem Kem beds ». La figure 2 illustre une dent de *Carcharodontosaurus* (*Megalosaurus*) *saharicus*. La figure 3, identifiée comme *Crocodylus* sp., est probablement celle d'un *Spinosaurus*. B : invertébrés du Cénomaniens de la formation Akrabou incluant *Neolobites vibrayeanus* (fig. 3).

Figure 2. Figures from Choubert *et al.* [1952]. A: vertebrate remains from the “Kem Kem beds”. Figure 2 shows a tooth of *Carcharodontosaurus* (*Megalosaurus*) *saharicus*. Figure 3, identified as *Crocodylus* sp., is likely *Spinosaurus*. B: invertebrates from the Akrabou Formation including *Neolobites vibrayeanus* (fig. 3).

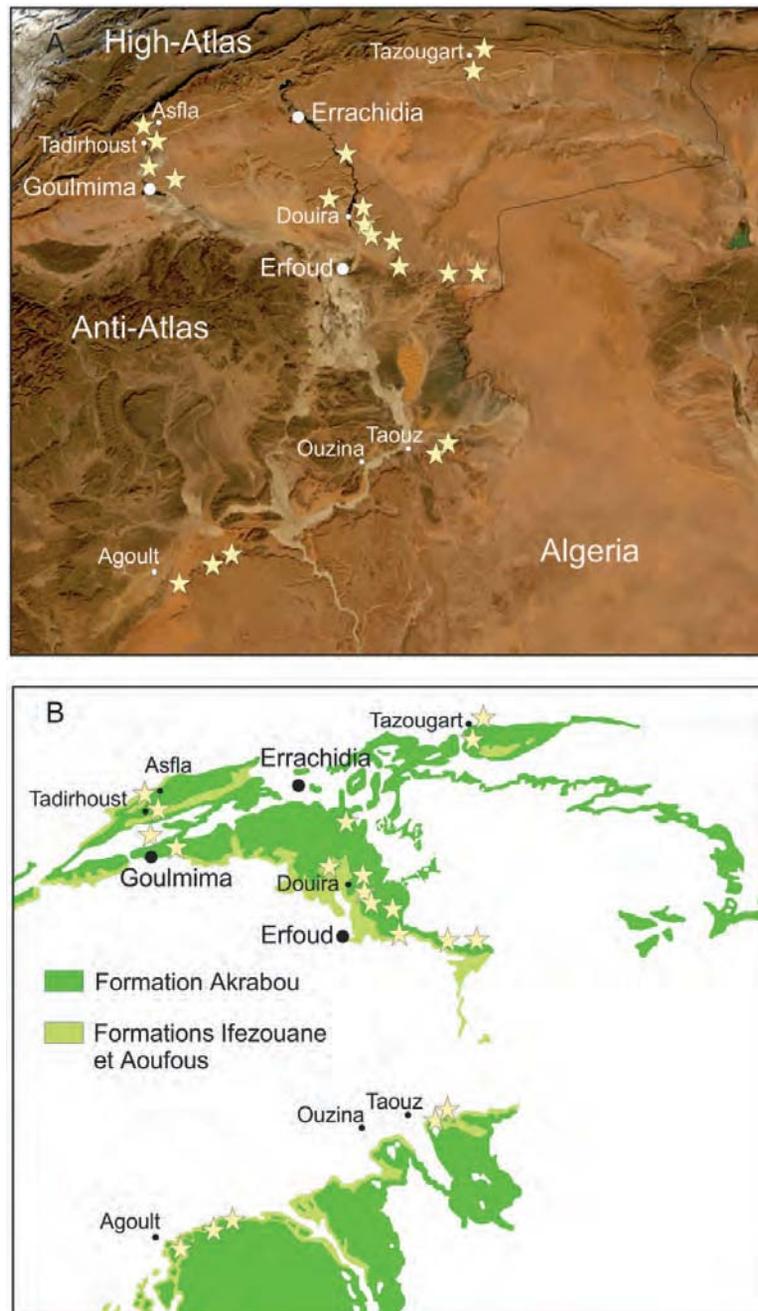
Alors que Choubert et Lavocat étudient le Crétacé situé au sud-est et au sud des bassins paléozoïques du Tafilalt et de Mader, Dubar [1949] reconnaît dans la série crétacée du Sillon Préafricain – délimité au nord par le Haut-Atlas et au sud par l'Anti-Atlas – une succession de trois formations. Il s'agit, du bas vers le haut, de la formation Ifezouane, de nature essentiellement gréseuse, de la formation Aoufous, essentiellement argilo-gréseuse et contenant des marnes vertes à gypses, et de la formation carbonatée Akrabou qui correspond aux calcaires « Cénomano-turonien » signalés plus au sud [Hadri, 1997]. Choubert [1948] considère que ces formations se sont déposées dans un bassin distinct du bassin de Taouz, le bassin Atlasique, où s'est accumulée la « Trilogie Crétacée ». Il estime, cependant, que des connections sporadiques ont pu relier les deux bassins de temps à autre [Choubert *et al.*, 1952]. Lavocat [1948, 1954a] observe la présence de l'« Infracénomane » sous les dépôts tertiaires de l'Hamada du Guir, à l'est du Tafilalt, démontrant ainsi une continuité sédimentaire entre les deux bassins au Crétacé. Il est donc justifié de ne conserver qu'une terminologie pour qualifier les formations crétacées du plateau des Hamadas et, suivant Hadri [1997] (cf. Ettachfini et Andreu [2004]), nous utilisons les dénominations Ifezouane, Aoufous et Akrabou pour dénommer la trilogie de bas en haut (fig. 3).

Les assemblages de vertébrés

La liste complète des taxons de vertébrés et les principales références qui leur sont associées figurent dans les tableaux I, II et III.

L'assemblage composite des « Kem Kem beds »

Cet assemblage regroupe les fossiles de vertébrés découverts dans les formations Ifezouane et Aoufous. La formation Ifezouane, notamment sa partie sommitale, semble être la plus riche en restes de vertébrés d'après les observations effectuées sur le terrain. Elle est constituée essentiellement de sédiments d'origine détritique, des grès à stratifications entrecroisées (fig. 4A), et des microconglomérats peu consolidés. Ces derniers contiennent généralement les fossiles de vertébrés qui sont exploités par les chercheurs locaux (fig. 4B), parfois au péril de leur vie. Ils nomment ces niveaux des « filons », et les fouillent en creusant des galeries qui s'enfoncent à l'intérieur de la falaise, parfois sur plusieurs dizaines de mètres (fig. 4C). A l'affleurement, l'érosion peut concentrer les fossiles qu'on retrouve alors en grand nombre au sein de *kerkoub* ou *kerboub*, du nom des sphères gréseuses de 2 à 10 centimètres de diamètre qui les accompagnent [Lavocat, 1954a] (fig. 4D). La formation située au-dessus de la formation



► **Figure 3.** Les étoiles indiquent les localités visitées. A : Photographie satellitaire de la région du plateau des Hamadas et B : carte géologique simplifiée. Vert clair : formations Ifezouane et Aoufous, vert foncé : formation Akrabou.

Figure 3. A: Satellite photograph showing the Hamadas Plateau area and B: simplified geological map. Light green: Ifezouane and Aoufous formations, dark green: Akrabou Formation. Stars show the visited localities.



Figure 4. A-D : Formation Ifezouane dans la région de Taouz. A : grès à stratification entrecroisée ; B : sommet de la formation Ifezouane avec des entrées de galeries situées à la base de la falaise gréseuse ; C : exploitation d'un « filon » riche en reste de vertébrés à l'intérieur d'une galerie ; D : Kerkoub (les flèches signalent une dent rostrale d'*Onchopristis* et une dent de théropode) ; E-F : Formation Aoufous. E ; région de Douira ; F : faciès à petits gastéropodes.

Figure 4. A-D : Ifezouane Formation in the vicinity of Taouz. A : cross-stratified sandstone ; B : top of the formation with entries of tunnels at the bottom of the sandstone cliff ; C : exploitation of a “vein” rich in vertebrate remains within a tunnel ; D : Kerkoub (arrows show a rostral tooth of *Onchopristis* and a theropod tooth) ; E-F : Aoufous formation. E ; vicinity of Douira ; F : facies with small gastropods.

Ifezouane, la formation Aoufous, est essentiellement marneuse avec des intercalations de calcaires dolomitiques et des niveaux à gypse fibreux ou saccharoïde (fig. 4E). Elle semble plus pauvre en restes de vertébrés, bien que des microrestes puissent être localement abondants dans les niveaux argileux, par exemple dans le gisement de Douira à la sortie méridionale des Gorges du Ziz. L'absence de coquilles calcaires carbonatées indique soit leur dissolution, soit une réelle absence du paléoenvironnement en raison de conditions abiotiques extrêmes. Il pourrait s'agir d'une hypersalinité comme le suggère la présence de gypse. Dans quelques bancs carbonatés, à Douira par exemple, on rencontre cependant des lumachelles monospécifiques de gastéropodes (fig. 4F).

L'assemblage de vertébrés, provenant essentiellement de la formation Ifezouane mais également en partie de la formation Aoufous, contient une grande variété de taxons aquatiques, amphibies, terrestres et aériens. Les sélaciens sont abondants, notamment des dents rostrales du sclérorhynchidé *Onchopristis numidus* (Lavocat qualifie parfois ces dépôts de « grès à *Onchopristis* ».) Sereno *et al.* [1996] et Dutheil [1999a] mentionnent la présence de dents isolées de 7 autres espèces de sélaciens, mais ne les décrivent pas et ne les figurent pas. Une recherche de nouveaux échantillons par tamisage et une révision de la faune de sélaciens est souhaitable. Les poissons sarcoptérygiens, des poissons osseux dont les nageoires sont charnues, sont connus dans les « Kem Kem beds » par des représentants des deux seules lignées présentes au Mésozoïque et subsistant jusqu'à nos jours : les dipneustes (Dipnoi) et les coelacanthes (Actinistia). Les dipneustes sont bien représentés par leurs plaques dentaires isolées, parfois de grande taille, et appartiennent à deux taxons au moins (un autre terme de Lavocat pour qualifier ces dépôts est le « grès à *Ceratodus* ».) Des fragments épais et fortement ornés de toits crâniens, attribuables à deux taxons distincts de coelacanthes, se rencontrent couramment. Ces derniers appartiennent à la famille des mawsoniidés. Ils vivaient dans les eaux douces et saumâtres, contrairement au coelacanth actuel *Latimeria* qui vit dans les eaux océaniques de l'océan Indien. Les actinoptérygiens, les poissons osseux à nageoires rayonnantes, sont diversifiés dans l'assemblage des « Kem Kem beds ». On y rencontre plusieurs taxons de polyptères, les plus anciens connus, ainsi que des membres d'une autre lignée primitive, les holostéens. Certains appartiennent à des groupes encore représentés dans la nature actuelle, tels que des lépisostés aux écailles ganoïdes et un halécomorphe (la lignée qui comprend l'actuelle amie, ou *Amia*, d'Amérique du Nord). Un lépidote de très grande taille est également connu par des écailles isolées et des crânes sub-complets. Aux côtés des polyptères et des holostéens cohabitait une faune relativement diversifiée de téléostéens, le groupe qui comprend la très grande majorité des poissons osseux actuels. Certaines formes appartiennent à des lignées encore présentes aujourd'hui, tel l'ostéoglossomorphe *Palaeonotopterus* pourvu d'un palais massif adapté pour broyer une nourriture coriace, ainsi qu'un possible ostariophysaire basal. D'autres sont des représentants de lignées éteintes, en particulier un ichthyodectiforme et un

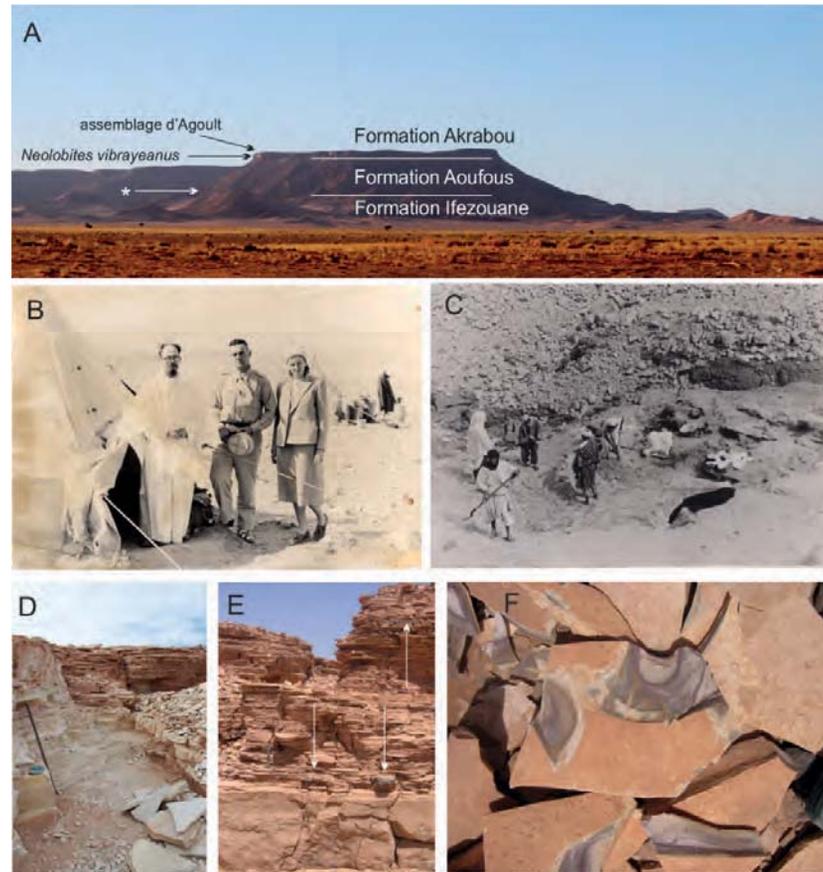
tselfatiiforme. Ce dernier est connu par des individus de grande taille. Leurs mâchoires sont édentées et ils portent de grands peignes branchiaux caractéristiques d'un mode de nutrition par filtration.

Récemment, une faune d'amphibiens et de squamates a été décrite en provenance des « Kem Kem beds » [Rage et Dutheil, 2008]. Elle comprend des sirénidés et des grenouilles – notamment des pipidés - ainsi que des lézards, un genre de serpent primitif, *Simoliophis*, et des représentants des familles des madtsoiidés et nigerophiidés. Les fragments de carapaces de tortues sont relativement abondants dans les « Kem Kem beds », mais des crânes et des carapaces entières sont également découverts, formant parfois des concentrations. Quatre familles de tortues pleurodires sont représentées : *Hamadachelys* appartient à la famille actuelle des podocnémidés, alors que les autres espèces appartiennent à des familles éteintes : les euraxemydidés, les bothremydidés et les araripemydidés. Les crocodiles, connus par leurs dents isolées mais également par des crânes complets, sont abondants et diversifiés. Trois notosuchiens, et trois néosuchiens constituent la diversité actuellement reconnue.

Les « Kem Kem beds » sont surtout fameux pour leurs fossiles de dinosaures. Lavocat [1951, 1954b] a fouillé et décrit pour la première fois un dinosaure sauropode en provenance de la localité de Gara Sbâa au sud du village de Taфраout (fig. 5A). Il s'agit de quelques éléments du squelette d'un même individu que Lavocat a nommé *Rebbachisaurus garasbae*. Le spécimen provient vraisemblablement du sommet de la formation Ifezouane comme l'indique les épais niveaux gréseux figurant derrière la surface de fouille visible sur les photographies d'époque (figs 5 C). Un second sauropode, encore mal connu mais appartenant vraisemblablement aux *Lithostrotia*, a été signalé plus récemment. Les fossiles de dinosaures théropodes sont très abondants. Ils sont représentés essentiellement par des dents isolées, mais des spécimens plus complets et des crânes ont également été trouvés. Cette abondance relative des dinosaures carnivores par rapport aux dinosaures herbivores a été considérée comme une caractéristique propre à l'écosystème des « Kem Kem beds » (voir plus bas). Les dents isolées de théropodes appartiennent essentiellement à deux formes de grande taille, un spinosauridé aux dents coniques (deux taxons sont peut-être présents, mais ils sont encore mal caractérisés) et un carcharodontosauridé aux dents comprimées latéralement. De plus, la présence de deux abélisauroides et d'un dromaeosauridé a été signalée.

Les ptérosaures sont représentés par des fragments isolés, essentiellement des dents et des morceaux de becs. Cinq familles ont été reconnues (ptéranodontidés, azhdarchidés, tapejaridés, ornithocheiridés, dsungapteridés) et deux espèces ont été nommées (tabl. I).

Une lentille d'argile située dans la formation Aoufous au sud du village de Taфраout a livré divers taxons de poissons, accompagnés de plantes, de mollusques, d'insectes et de crustacés [Dutheil, 1999a]. Comme cette association, dénommée OT1, est bien individualisée



- **Figure 5.** Gara Sbâa. A : Vue générale de la colline depuis le nord avec les limites approximatives des formations. L'astérisque représente le niveau probable des fouilles effectuées par René Lavocat en 1950 (mais la localisation est inconnue). B : René Lavocat (à gauche) posant en compagnie de visiteurs dans le désert en Afrique du Nord. Notons que dans la Figure 5A in Cavin *et al.* [2010], le personnage assis n'est pas René Lavocat, comme mentionné erronément dans la légende, mais Jacques Richir, préparateur au Muséum national d'histoire naturelle. C : vue des fouilles conduites par René Lavocat. (B et C avec l'aimable autorisation de feu René Lavocat) ; D-F : Assemblage d'Agoult. D : vue d'une carrière où sont exploités les niveaux de calcaire en plaquettes contenant les poissons (les niveaux les plus riches sont situés à la base de la série exposée.) E : série des calcaires en plaquettes montrant l'intercalation des niveaux de chert ; F : fragments de chert.

Figure 5. Gara Sbâa. A: General view of the hill from the north with the estimated limits between formations. The star shows the probable level excavated by René Lavocat in 1950 (but the exact location is unknown). B: René Lavocat (left) together with visitors in the desert in North Africa. Please note that in the figure 5A in Cavin *et al.* [2010], the man sitting on the ground is not René Lavocat, as wrongly mentioned in the caption, but Jacques Richir, who was preparator at the Muséum national d'histoire naturelle. C: View of the excavation conducted by René Lavocat (B and C, courtesy of the late René Lavocat); D-F: Agoult assemblage. D: view of a quarry containing fossils (the richest levels are situated at the base of the visible series). E: limestone slabs with intercalation of chert; F: pieces of cherts.

Tableau I. Taxons de l'assemblage composite des « Kem Kem beds » et taxons proches dans d'autres localités indiquant des affinités biogéographiques. Les auteurs cités sont ceux qui traitent des taxons, sans qu'ils en soient forcément les inventeurs. Les listes fauniques autres que celle des « Kem Kem beds » ne sont pas complètes, mais ne comprennent que les taxons présentant des affinités avec la faune marocaine.

Table I. Taxa from the compound “Kem Kem beds” assemblage with close relatives from other localities indicating biogeographic affinities. References deal with the quoted taxa, but do not always correspond to the persons who named taxa under concern. Faunal list other than for the “Kem Kem beds” are not complete, but display only the taxa showing affinities with the Moroccan assemblage.

	Maroc	Égypte	Soudan	Brésil	
	Kem Kem beds	Bahariya	Wadi Milk	Alcântara	Santana
Euselachii	<i>Onchopristis numidus</i>	[Stromer, 1917]		[Pereira et Medeiros, 2007]	
	<i>Asteracanthus aegyptiacus</i> [Dutheil, 1999a]	[Stromer, 1927]	[Werner, 1994]		
	<i>Distobatus nutiae</i> [Dutheil, 1999a]	[Werner, 1989]			
	<i>Tribodus</i> sp. [Dutheil, 1999a]	[Werner, 1994]	[Werner, 1994]		<i>T. limae</i> [Brito et Ferreira, 1989]
	' <i>Lissodus</i> ' sp. [Dutheil, 1999a]	<i>L. bartheli</i> [Werner, 1989]			
	<i>Serratolamna amonensis</i> [Dutheil, 1999a]				
	Cretoxyrhinidae indet. [Dutheil, 1999a]				
	<i>Marckgrafia lybica</i> [Dutheil, 1999a]	[Weiler, 1935]			
Dipnoi	<i>Ceratodus humei</i>	[Churcher et De Iuliis, 2001]	[Werner, 1994]		
	" <i>Neoceratodus</i> " <i>africanus</i>	[Churcher et De Iuliis, 2001]		[Medeiros, 2006]	
Actinistia	<i>Mawsonia lavocati</i> [Tabaste, 1963]	<i>M. libyca</i> [Weiler, 1935]		<i>M. sp.</i> [Medeiros, 2006]	<i>M. braziliensis</i> [Yabumoto, 2002]
	cf. <i>Axelrodichthys</i> [Cavin et Forey, 2004]				<i>A. araripensis</i> [Maisey, 1986]
Cladistia	Species 1 [Dutheil, 1999a]		7 genera [Gayet <i>et al.</i> , 2002]		
	Species 2 [Dutheil, 1999a]				
Ginglymodi	<i>Lepidotes pankowskii</i> [Forey <i>et al.</i> , 2011]	cf. <i>Lepidotes</i>		cf. <i>Lepidotes</i>	2 genera
	<i>Obaichthys africanus</i> [Grande, 2010]				<i>Obaichthys decoratus</i> [Wenz et Brito, 1992]
	<i>Dentilepisosteus?</i> <i>kemkemensis</i> [Grande, 2010]				<i>Dentilepisosteus laevis</i> [Grande, 2010]

Vertébrés du Crétacé supérieur basal (Cénomarien-Turonien) du plateau des Hamadas, SE du Maroc

	Maroc	Égypte	Soudan	Brésil
	<i>Atractosteus falipoui</i> [Cavin et Brito, 2001; Grande, 2010]			
Halecomorphi	<i>Calamopleurus africanus</i> [Forey et Grande, 1998]			<i>C. cylindricus</i>
Ichthyodectiformes	<i>Cladocyclus pankowskii</i> [Forey et Cavin, 2007]			<i>C. gardneri</i> [Maisey, 1991]
Osteoglossomorpha	<i>Palaeonotopterus greenwoodi</i> [Cavin et Forey, 2001]		Osteoglossidae [Werner, 1994]	
Notopteridae	indet. [Brito <i>et al.</i> 2009]			
Otocephala	<i>Erfoudichthys rosae</i> [Pittet <i>et al.</i> , 2010]			
Tselfatiiformes	<i>Concavotectum moroccensis</i> [Cavin et Forey, 2008]	<i>Paranogmius doederleini</i> [Weiler, 1935]		
Sirenidae	<i>Kababisha</i> sp. [Rage et Dutheil, 2008]		<i>K. sudanensis</i> [Evans <i>et al.</i> , 1996]	
Pipidae	<i>Oumtkoutia anae</i> [Rage et Dutheil, 2008]			
Anura indet.	Indet. [Rage et Dutheil, 2008]			
Sauria	Indet. [Rage et Dutheil, 2008]			
Ophidia	<i>Simoliophis cf. libycus</i> [Rage et Dutheil, 2008]	S. sp. [Rage et Dutheil, 2008]		
	Matdsoiidae indet. [Rage et Dutheil, 2008]		Matdsoiidae indet. [Rage et Werner, 1999]	
	Nigerophiidae indet. [Rage et Dutheil, 2008]		Nigerophiidae indet. [Rauhut, 1999] et <i>Nubianophis afaahus</i> [Rage et Werner, 1999]	
Euraxemydidae	<i>Dirqadim schaefferi</i> [Gaffney <i>et al.</i> , 2006]			<i>Euraxemys essweini</i> [Gaffney <i>et al.</i> , 2006]
« Podocnemididae »	<i>Hamadachelys esculliei</i> [Tong et Buffetaut, 1996]			<i>Brasilemys josai</i> [Lapparent de Broin, 2000]
Bothremydidae	<i>Galianemys whitei</i> [Gaffney <i>et al.</i> , 2002]	Indet. [Broin, 1988; Gaffney <i>et al.</i> , 2006]		<i>Cearachelys placidoi</i> [Gaffney <i>et al.</i> , 2006]
	<i>G. emringeri</i> [Gaffney <i>et al.</i> , 2002]			
Araripemydidae	<i>Araripemys</i> sp. [Broin, 1988]			<i>A. barretoii</i> [Kischlat et Carvalho, 2000] <i>A. barretoii</i> [Price, 1973]
« Elosuchidae- Pholidosauridae- Dyrosauridae »	<i>Elosuchus cherifiensis</i> [Lapparent de Broin, 2002]			Indet. [Buffetaut, <i>et al.</i> , 1990; Müller <i>et al.</i> , 2011] [Nobre <i>et al.</i> , 2002]

	Maroc	Égypte	Soudan	Brésil
Libycosuchidae	<i>Libycosuchus</i> sp. [Buffetaut, 1976]	<i>Libycosuchus brevirostris</i> [Stromer, 1914]		
Araripesuchidae	<i>Araripesuchus rattoides</i> [Sereno et Larsson, 2009]			<i>A. gomesii</i> [Price, 1959]
Stomatosuchidae	<i>Laganosuchus maghrebensis</i> [Sereno et Larsson, 2009]	<i>Stomatosuchus inermis</i> [Stromer, 1925]		
"Peirosauridae"	<i>Hamadasuchus rebouli</i> [Buffetaut, 1994]			<i>Caririsuchus camposi</i> [Kellner, 1987]
Aegyptosuchidae	<i>Aegisuchus witmeri</i> [Holliday et Gardner, 2012]	<i>Aegyptosuchus peyeri</i> [Stromer, 1933]		
Rebbachisauridae	<i>Rebbachisaurus garasbae</i> [Lavocat, 1954b]	Indet. [Smith <i>et al.</i> , 2001, note 11]		Indet. [Medeiros <i>et al.</i> , 2007]
Lithostrotia	Indet.			
Spinosauridae	<i>Spinosaurus</i> cf. <i>aegyptiacus</i> [Buffetaut, 1989]	[Stromer, 1915]		<i>Oxalaia quilombensis</i> [Kellner <i>et al.</i> , 2011] <i>Irritator challengeri</i> [Martill <i>et al.</i> , 1996], <i>Angaturama limai</i> [Kellner et Campos, 1996]
Carcharodontosauridae	<i>Carcharodontosaurus saharicus</i>	[Stromer, 1931]	Indet. [Rauhut, 1999]	Indet. [Medeiros et Schultz, 2002 ; Medeiros, 2006]
Abelisauroidea	cf. <i>Majungasaurus</i> [Russell, 1996]			
	<i>Deltadromeus agilis</i> [Sereno <i>et al.</i> , 1996]	cf. <i>Deltadromeus agilis</i> [Stromer, 1934 ; Sereno <i>et al.</i> , 1996]		Indet. [Lindoso <i>et al.</i> , 2012]
Dromaeosauridae	Indet. [Amiot <i>et al.</i> , 2004]		Indet. [Rauhut et Werner, 1995]	
Aves	Indet.			
Pteranodontidae	Indet. [Ibrahim <i>et al.</i> , 2010]			
Azhdarchidae	<i>Alanqa saharica</i> [Ibrahim <i>et al.</i> , 2010].			
Tapejaridae	Indet. [Ibrahim <i>et al.</i> , 2010]			<i>Tapejara</i> [Kellner, 1989] ; <i>Tupuxuara</i> [Kellner et Campos, 1988] ; <i>Thalassodromeus</i> [Kellner et Campos, 2002]

	Maroc	Égypte	Soudan	Brésil
Ornithocheiridae	<i>Coloborhynchus moroccensis</i> [Mader et Kellner, 1999]			<i>Ornithocheirus</i> [Wellnhofer, 1987] ; <i>Santanadactylus</i> [De Buissonjé, 1980] ; <i>Brasileodactylus</i> [Kellner, 1984] ; <i>Barbosania</i> [Elgin et Frey, 2011]
Dsungapteroidea	Indet. [Rodrigues <i>et al.</i> , 2011]			<i>Banguela oberlii</i> [Headden et Campos, in press]
Maroc				
OT 1				
Batoidei	Indet. [Dutheil, 1999a]			
Actinopterygii indet.	<i>Diplospondichthys moreaui</i> [Filleul et Dutheil, 2004]			
Cladistia	<i>Serenoichthys kemkemensis</i> [Dutheil, 1999b]			
	Species 3 [Dutheil, 1999a]			
	Species 4 [Dutheil, 1999a]			
Clupeomorpha	<i>Diplomystus</i> sp. [Dutheil, 1999a]			
	Paraclupeidae indet. [Dutheil, 2009]			
	Clupeomorpha indet. [Dutheil, 2009]			
Acanthomorpha indet.	<i>Spinocaudichthys oumtkoutensis</i> [Filleul et Dutheil, 2001]			

géographiquement et stratigraphiquement, elle est considérée ici comme un assemblage à part entière au sein de l'assemblage composite des « Kem Kem beds ». Les poissons présents sont un batoïde, trois polyptères, un téléostéen acanthomorphe et un actinoptérygien, *Diplospondichthys*, qui présente un mélange surprenant de caractères et reste inclassable pour l'instant.

L'assemblage d'Agout

Le contact entre les formations Aoufous et Akrabou est généralement caché par des éboulis mais, dans les quelques affleurements où la transition est visible, elle ne montre pas de discontinuité. La formation Akrabou a été décrite d'un point de vue micropaléontologique par Ettachfini et Andreu [2004], Ettachfini [2008] et Cavin *et al.* [2010]. La présence de l'ammonite *Neolobites vibrayeanus* quelques mètres au-dessus de la base de la formation marque la base du Cénomaniens supérieur (fig. 5A).

En 1999, Cavin et Dutheil décrivent une faunule de poissons dont les provenances géographique et stratigraphique étaient incertaines, mais qui, selon les informations des prospecteurs locaux, se trouvait dans la «falaise crétacée des environs du Oued Daoura». En 2007, Murray *et al.* signalent la présence d'une faunule très similaire, si ce n'est qu'elle est préservée dans des carbonates alors que l'assemblage de Daoura est contenu dans des niveaux plus siliceux (un chert). Ces auteurs nomment la localité Agoult d'après le nom d'un village proche. En 2008, une mission de terrain nous a permis de localiser l'origine exacte de ces fossiles (fig. 5A). Le gisement se situe au sommet de la Gara Sbâa, la localité même où Lavocat a découvert le spécimen type de *Rebbachisaurus garasbae*. Le site est actuellement exploité par des prospecteurs locaux qui extraient les fossiles dans les calcaires en plaquettes (fig. 5D). Des niveaux siliceux s'intercalent entre certains bancs de calcaire en plaquettes et contiennent également des spécimens articulés de poissons (figs 5E et F). Il est donc très probable que la localité signalée sous le nom de Daoura en 1999 soit la même que celle signalée sous le nom d'Agoult (qui, au demeurant, se trouve au même endroit que la localité de Gara Sbâa située au-dessous, dans la formation Ifezouane.) Le village d'Agoult se trouvant plus près de la localité fossilifère que ne l'est l'oued Daoura, et afin d'éviter toute confusion avec le site de Gara Sbâa connu pour ses restes de dinosaures, le nom d'Agoult est retenu pour cet assemblage.

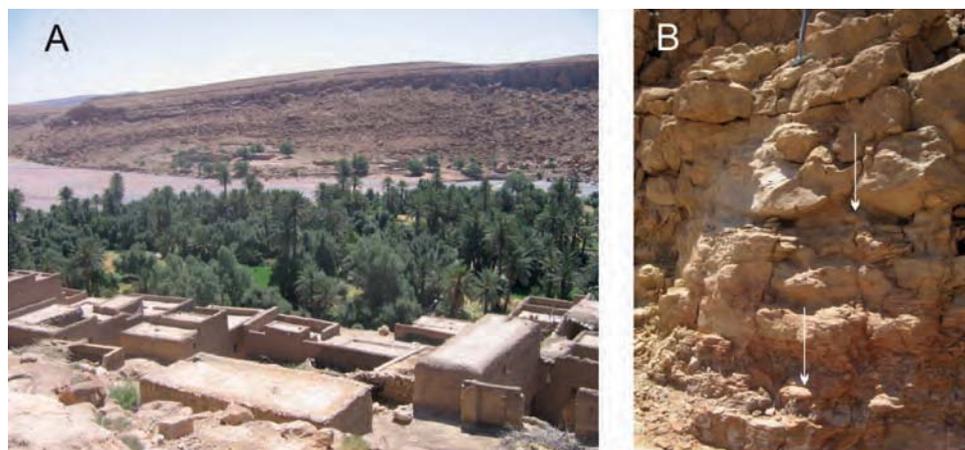
La faune de cette localité comprend des restes végétaux, divers crustacés et des poissons. Parmi ces derniers, en cours d'étude, se trouvent un macrosemiidé, *Agoultichthys*, un pycnodonte, un eutéleostéen, un possible ostariophyse, plusieurs clupéomorphes dont *Sorbinichthys*, des Aulopiformes et des acanthoptérygiens. Il est à souligner qu'un assemblage provenant d'une localité nommée «Oued Sebaa», récemment signalé dans un résumé de congrès [Bannikov *et al.*, 2010], provient très probablement du site d'Agoult comme l'indiquent la similitude des modes de préservation et la liste des taxons déjà reconnus, ainsi que l'homophonie des noms des sites («Sbâa» et «Sebaa»). Ces auteurs mentionnent 25 taxons différents de poissons, mais ceux-ci ne sont pas encore suffisamment connus pour figurer dans le tableau II. Enfin en 2011, Martill *et al.* mentionnent la découverte d'un «nouvel» assemblage, considéré par ces auteurs comme un «Lagerstätte» qui correspond au site d'Agoult, déjà mentionné en 2007 et en 2010 (et même en 1999 sous un autre nom). La liste des taxons cités par Martill *et al.* [2011] est intégrée dans le tableau II.

L'assemblage de Goulmima

Dubar [1949], dans la notice de la carte géologique du Haut-Atlas de la région de Midelt, signale dans le calcaire blanchâtre et marneux du Turonien des «pains de calcaires» contenant parfois des ammonites et des débris de poissons. Depuis une vingtaine d'années, les ammonites – mais également les vertébrés contenus dans ces mêmes niveaux – sont

extraits par des chercheurs locaux pour être vendus. Les localités que nous avons visitées se situent aux alentours de la ville de Goulmima. L'une d'elles est localisée à l'est de la ville alors que les autres sont situées plus au nord, près des villages d'Asfla (fig. 6A) et de Tadirhoust, mais de nombreux autres sites sont fouillés le long d'une falaise qui s'étend parallèlement au versant sud de l'Atlas entre les villes de Goulmima et d'Errachidia. Les restes de vertébrés sont préservés dans des nodules calcaires ovoïdes (fig. 6B). Parfois, les nodules prennent la forme des fossiles qu'ils contiennent ou, lorsque l'animal est de grande taille, plusieurs structures nodulaires se développent le long d'un même squelette. Les nodules se clivent mal (contrairement aux nodules des gisements de la formation Santana au Brésil d'aspect relativement similaire) et une longue préparation mécanique ou chimique (par dissolution de la gangue à l'acide formique dilué après transfert éventuel de la pièce sur résine) est nécessaire pour dégager les fossiles qui sont parfois en excellent état de conservation.

L'assemblage se compose de divers téléostéens appartenant à des lignées éteintes (pachyrhizodontidés, araripichthyidés, osmeroididés) connus par des spécimens complets. Lors des préparations acides, la gangue libère de nombreux microrestes de vertébrés, dont de nombreux fragments d'*Enchodus* et de pycnodontes de très petite taille. Récemment, des pycnodontes de dimension plus importante ont été observés, mais ils n'ont pas encore été décrits. Divers reptiles marins ont également été décrits dont un mosasauridé, deux polycotylidés et un élasmosauridé. Des restes d'une tortue marine de la famille des protostegidés sont en cours d'étude.



- **Figure 6.** A : Le village d'Asfla avec, à l'arrière plan, la dalle cénomano-turonienne ; B : Alternance de bancs calcaires et marno-calcaires dans la formation Akrabou contenant des nodules fossilifères (flèches).
- **Figure 6.** A: The village of Asfla with the Cenomano-Turonian bank visible in the background; B: Alternation of limestone and marly-limestone levels with the fossiliferous nodules (arrows).

Datation, paléoenvironnements et relations paléobiogéographiques

Pendant longtemps, les dépôts du « Continental intercalaire », et en particulier des « Kem Kem beds », ont été considérés d'âge crétacé inférieur, ou « infracénomanién » (cette expression peut signifier « antérieur au Cénomanién » ou « Cénomanién inférieur » selon les auteurs), car contraint par la présence de l'ammonite du Cénomanién supérieur *Neolobites vibrayanus* au-dessus. Comme l'a déjà souligné Choubert *et al.* [1952], puis divers auteurs [Buffetaut, 1989, 2001 ; Tong et Buffetaut, 1996 ; Russell, 1996 ; Sereno *et al.*, 1996 ; Wellnhofer et Buffetaut, 1999], plusieurs des vertébrés de cet assemblage montrent une grande proximité avec la faune du Cénomanién inférieur de Bahariya [Catuneanu *et al.*, 2006] en Égypte. L'assemblage composite des formations Ifezouane et Aoufous se révèle être relativement homogène et isochrone [Läng *et al.*, 2013] et représenterait une des dernières faunes du « Continental intercalaire » saharién. D'autres assemblages nord-africains ont un âge proche, en particulier ceux des formations Wadi Milk au Soudan [Buffetaut *et al.*, 1990 ; Werner, 1994 ; Rauhut, 1999] et Echkar au Niger [Sereno *et al.*, 2004 ; Brusatte et Sereno, 2007]. D'autres sites du « Continental intercalaire », cependant, sont certainement plus anciens, bien que leur datation précise demeure souvent imprécise [Le Loeuff *et al.*, 2012]. Il s'agit en particulier de localités situées au Niger [Taquet, 1976 ; Sereno *et al.*, 1994], au Mali [O'Leary *et al.* 2004], en Algérie [de Lapparent, 1960], en Tunisie [Bouaziz *et al.*, 1988 ; Benton *et al.*, 2000] et en Libye [Le Loeuff *et al.*, 2010]. La formation Tiouraren au Niger est même datée du Jurassique moyen sur la base du degré évolutif des dinosaures [Rauhut et López-Arbarelo, 2009]. Un objectif important des futures études sur le « Continental intercalaire » sera de définir une chronologie cohérente des assemblages de vertébrés au sein de cette épaisse et étendue série continentale.

Les paléoenvironnements des formations Ifezouane et Aoufous (les « Kem Kem beds »), révélés par la sédimentologie et la composition des faunes de vertébrés, sont essentiellement continentaux avec de faibles influences marines. Plus précisément, la formation Ifezouane correspond à des plaines fluviales et à des deltas, alors que les dépôts de la formation Aoufous se sont probablement déposés dans des lagons ou des sebkhas paraliqes. L'assemblage composite des « Kem Kem beds » contient des éléments terrestres (et aériens), aquatiques et amphibiens. Parmi ces derniers, les lissamphibiens sont strictement dulçaquicoles, alors que d'autres, crocodiles et tortues, étaient certainement très aquatiques et, probablement, majoritairement dulçaquicoles (podocnemididés, bothremydidés, euraxemydidés). Il faut signaler ici que le théropode *Spinosaurus* est aussi à classer parmi les vertébrés amphibiens, comme le montrent des analyses récentes des valeurs du $\delta^{18}\text{O}$ du phosphate de ses dents [Amiot *et al.*, 2010a]. Les poissons des « Kem Kem beds » ne sont pas de bons marqueurs

paléoenvironnementaux – si ce n'est qu'ils indiquent la présence de milieux aquatiques – car de nombreux taxons étaient probablement euryhalins. La présence d'individus de grande taille parmi plusieurs des espèces présentes (*Onchopristis*, dipneustes, coelacanthes, *Lepidotes*), ainsi que la présence d'une espèce de grande taille qui se nourrissait probablement par filtration (*Concavotectum*) laissent supposer qu'il existait des plans d'eau étendus (lacs, larges fleuves, etc.). Les taxons également connus en Amérique du Sud au Crétacé « moyen », tels les coelacanthes, les dipneustes, *Tribodus*, *Calamopleurus*, les obaichthyidés, indiquent des phénomènes de vicariances liés à l'ouverture de l'Atlantique sud plutôt qu'ils ne représentent des indicateurs de dispersions marines car, bien que ces genres soient communs aux deux masses continentales, leurs espèces généralement diffèrent (voir plus bas). Seule l'espèce *Onchopristis numidus*, connue de l'autre côté de l'Atlantique dans la formation Alcântara au Brésil [Pereira et Medeiros, 2007], peut représenter une dispersion effective d'une espèce en milieu marin.

La composition de l'assemblage composite des « Kem Kem beds » présente des caractéristiques remarquables. De nombreux vertébrés, tant aquatiques que terrestres, sont connus par des formes pouvant atteindre de grandes tailles. Cette particularité concerne les dinosaures théropodes, notamment les genres *Carcharodontosaurus* et *Spinosaurus*, qui semblent battre des records de taille au sein de leurs lignées respectives. On retrouve ce trait dans d'autres groupes, en particulier les poissons où des individus de très grande taille sont connus. Des spécimens de plus petite taille – parmi les taxons déjà cités ou représentant d'autres taxons – sont également présents. On ne peut exclure que des caractéristiques taphonomiques et un biais lié à la collecte des fossiles modifient le signal observé, bien que ce dernier semble minimale [Läng *et al.*, 2013]. Il n'en demeure pas moins que la présence de nombreux spécimens de grande taille (indépendamment du nombre d'individus plus petits), constitue un caractère notable de cet assemblage. Une seconde caractéristique porte plus spécifiquement sur les dinosaures : la composition taxonomique de ce groupe est déséquilibrée avec, d'une part, une surabondance des saurischiens par rapport aux ornithischiens (seules des empreintes de pas d'ornithischiens dans la formation Aoufous ont été signalées par Sereno *et al.* [1996] et décrites par Belvedere *et al.* [2013] et Ibrahim *et al.* [2014]) et, d'autre part, une proportion importante de restes de théropodes par rapport aux restes de sauropodes au sein des saurischiens. Il est à noter que l'absence d'ornithischiens dans un assemblage de dinosaures est un fait rare, mais que l'on a parfois constaté, par exemple dans la formation Sao Khua, dans le Crétacé inférieur de Thaïlande [Buffetaut et Suteethorn, 1999]. Russell [1996] suggère que l'abondance de carnivores dans l'assemblage des « Kem Kem beds » est le résultat d'une chaîne alimentaire courte, composée de nombreux prédateurs qui se nourrissent directement des vertébrés aquatiques, tels que les poissons et les tortues. Ce type de chaîne alimentaire court-circuiterait ainsi plusieurs niveaux trophiques intermédiaires, représentés habituellement par

des dinosaures herbivores, et serait le résultat d'une production primaire terrestre faible ne permettant pas de supporter ces animaux en abondance. Selon Russell et Paesler [2003], cet écosystème serait le résultat d'un climat aux caractéristiques extrêmes qui régnait en Afrique du Nord au Crétacé moyen causé par l'effet de serre important de cette période. Cependant, Amiot *et al.* [2010b] ont récemment montré, sur la base du signal isotopique de l'oxygène, que le climat d'alors était sensiblement similaire au climat tropical semi-aride à aride actuel, mais pas particulièrement extrême. Il est également possible que la forte proportion de dinosaures carnivores représente un biais provoqué par une collecte sélective des spécimens, les chercheurs locaux se concentrant sur les dents de théropodes qui sont plus spectaculaires et plus lucratives que les restes de dinosaures herbivores [McGowan et Dyke, 2009 ; Dyke, 2010]. Une récente analyse de restes fragmentaires collectés au sein d'un cadre stratigraphique montre, cependant, que les dents de théropodes sont effectivement beaucoup plus abondantes sur le terrain que les dents de sauropodes [Läng *et al.*, 2013].

Au sein de l'assemblage composite des « Kem Kem beds », le paléoenvironnement correspondant à l'assemblage OT1 était un lac ou une mare où les carcasses animales se fossilisaient très rapidement comme l'indique la présence de fibres musculaires préservées sur plusieurs spécimens [Dutheil, 1999a].

Les affinités paléobiogéographiques des vertébrés des « Kem Kem beds » sont de plusieurs ordres (Tabl. I). De nombreux taxons, en particulier les formes complètement terrestres telles que les dinosaures, se retrouvent dans différents gisements du « Continental intercalaire » d'Afrique du Nord, jusqu'en Égypte avec la faune de Bahariya. Cette homogénéité des faunes cénomaniennes en Afrique du Nord indique une très grande extension géographique des écosystèmes du « Continental intercalaire » à la base du Crétacé supérieur. Elle est également en accord avec l'existence d'une continuité des terres émergées en Afrique du Nord à cette période, avant que la mer transsaharienne ne se développe au Crétacé supérieur et sépare un bloc occidental d'un bloc oriental. Une exception à ce schéma général est la faune dinosaurienne du Cénomaniens de la formation Echkar au Niger qui se distingue en partie des autres faunes contemporaines d'Afrique du Nord. Mais bien que les espèces de dinosaures du Niger soient particulières, elles appartiennent à un genre, *Carcharodontosaurus* [Brusatte et Sereno, 2007], ou à une famille, un abelisauridé (*Rugops*), un spinosauridé, un rebbachisauridé [Sereno *et al.*, 2004], qui sont connus dans les « Kem Kem beds ». Il n'est pas possible pour l'instant de déterminer si cette distinction correspond à des différences réelles de structure et de composition des écosystèmes, ou si elle résulte d'échantillonnages non représentatifs. Un second signal paléobiogéographique de l'assemblage des « Kem Kem beds » est une affinité forte avec les faunes approximativement contemporaines d'Amérique du Sud. Divers taxons de poissons sarcoptérygiens et actinoptérygiens, de tortues et de dinosaures des « Kem Kem beds » ont leurs taxons frères en Amérique du Sud. Ces distributions indiquent

des phénomènes de vicariance liées à l'ouverture de l'Atlantique Sud (il s'agit soit de taxons frères authentiques selon les phylogénies actuelles, soit de taxons situés en position pectinée sur un cladogramme, mais ce schéma peut également être assimilé à un phénomène de vicariance si les taxons sont contemporains [cf. fig. 1 in Cavin 2008]). Plusieurs des taxons sud américains se rencontrent dans la formation Santana du Brésil (qui présente également des affinités avec l'assemblage de Goulmima, voir plus bas). La formation brésilienne est mal datée – les datations proposées s'échelonnent de l'Aptien supérieur au Cénomaniens – mais les affinités que les taxons présentent avec leurs équivalents cénomaniens et turoniens du Maroc indiqueraient plutôt un âge jeune, par exemple Cénomaniens. Toutefois chez les tortues, les taxons de la formation Santana sont plus primitifs que leurs taxons frères des « Kem Kem beds » [Gaffney *et al.*, 2006]. Cette différence évolutive se retrouve chez les trois familles présentes dans les deux localités (euraxemydidés, bothremydidés et podocnemididés) et indiquerait un âge un peu plus ancien pour la formation brésilienne que pour la formation marocaine [Tong, 2008]. Il faut noter aussi les ressemblances existant entre les vertébrés des « Kem Kem beds » et ceux de la formation Alcântara du NE du Brésil, qui livre notamment des restes d'*Onchopristis numidus*, de *Mawsonia*, de « *Neoceratodus* » *africanus*, un notosuchien et un rebbachisauridé, ainsi qu'un spinosauridé et un carcharodontosauridé en abondance [Medeiros, 2006 ; Candeiro *et al.*, 2011 ; Medeiros *et al.*, 2014]. Contrairement au reste de la faune des « Kem Kem beds », qui présente des affinités paléobiogéographiques étroites avec diverses autres faunes contemporaines, la faunule décrite par Dutheil [1999a] est composée de taxons endémiques.

A la base de la formation Akrabou, les microfossiles benthiques sont rares, alors que des calcisphères et des foraminifères à la morphologie simple et de petite taille sont abondants. Les caractéristiques de cette microfaune indiquent la présence de conditions défavorables près du fond malgré la présence, dans certains niveaux, de macrobenthos tels que des gastéropodes, des bivalves et des oursins. La présence de l'ammonite *Neolobites vibrayenus* date le niveau de la base du Cénomaniens supérieur, plus précisément la partie inférieure de la zone à *Calycoceras guerangeri*. Cette ammonite ne semble pas être présente à l'ouest d'une ligne NE-SW qui connecte Tazougart à Agoult, marquant ainsi une limite possible de la mer à cette époque. À l'est, la présence de cette ammonite sur une grande partie de l'Afrique du Nord et au sud jusqu'au Damergou au Niger [Meister *et al.*, 1992, 1994], marque le début de la transgression téthysienne qui est encore peu profonde.

Environ 25 mètres au dessus du niveau à *Neolobites* se trouve l'assemblage d'Agoult. Sa position stratigraphique, ainsi que la composition de sa faune de poissons, indiquent un âge cénomaniens supérieur ou peut-être turonien inférieur. Les niveaux situés juste au-dessous des bancs renfermant l'assemblage d'Agoult contiennent une association de foraminifères caractéristique d'un environnement restreint et calme, avec peut-être des épisodes d'émersion.

La transgression du Cénomani supérieur arrive par le nord/nord-est, comme l'indiquent les affinités biogéographiques de la faune de poissons d'Agoult. Cette dernière se rapproche de la faune de Jbel Tselfat [Cavin et Dutheil, 1999 ; Murray et Wilson, 2009 ; Khalloufi *et al.*, 2010], mais également des assemblages de la Téthys centrale tels que ceux de la base du Crétacé supérieur de Slovénie et du Liban [Forey *et al.*, 2003]. L'assemblage d'Agoult ne présente pas d'affinité marquée avec les assemblages d'Amérique du Sud (il n'y a pas encore de connexion marine avec l'Atlantique Sud), mais il existe de fortes similitudes avec la faune turonienne de Vallecillo au Mexique (Tabl. II).

L'assemblage de Goulmima se trouve dans les mêmes niveaux marno-calcaires que l'ammonite *Mammites nodosoides* qui indique la fin du Turonien inférieur. La présence d'une association de petits foraminifères, dominée à 95 % par les buliminidés, est un indicateur de la présence de conditions peu favorables à la vie qui sont peut-être à l'origine de la mort et de la préservation rapide des vertébrés trouvés dans ces niveaux. En apparence contradiction avec ces observations, la très grande abondance de restes d'*Enchodus* sp. juvéniles contenus dans la gangue de certains des nodules calcaires a conduit Cavin [1999a] à suggérer que le paléoenvironnement était favorable pour l'établissement de nurseries de cette espèce.

Peu après la découverte de l'assemblage de Goulmima, les affinités biogéographiques de cette faune étaient considérées comme essentiellement sud-américaines, notamment avec la faune de la formation Santana au Brésil [Cavin *et al.*, 2001]. Depuis quelques années, cependant, les découvertes effectuées au nord de l'Amérique du Sud (Turonien de Colombie) et dans les sites du sud de l'Amérique du Nord (Vallecillo au Mexique), c'est-à-dire la partie occidentale de l'Atlantique Central, présentent des liens plus étroits avec l'assemblage de Goulmima (voir Tabl. III). Deux taxons représentatifs à cet égard sont *Araripichthys* et *Goulmimichthys*. Le premier est connu par une espèce de la formation Santana au Brésil (*A. castilhoi*), par une deuxième dans l'Aptien de la formation Apon au Venezuela (*A. axelrodi*) [Maisey et Moody, 2001], une troisième dans l'Albien de la Formation Tlayúa au Mexique (*A. weberi*) [Alvarado-Ortega et Brito, 2011] et une quatrième forme, mal connue, dans la localité de Vallecillo au Mexique [Blanco et Cavin, 2003]. *Goulmimichthys* est connu par une espèce non-nommée du Turonien de Colombie (Paramo-Fonseca, communication personnelle), et par *G. roberti* du Turonien de Vallecillo. Dans la formation Santana, le poisson le plus abondant est le pachyrhizodontidé *Rhacolepis buccalis*, qui apparaît en position basale par rapport à *Goulmimichthys* [Cavin, 2001, Cumbaa et Murray, 2008]. Ces deux genres, *Araripichthys* et *Goulmimichthys*, sont absents des riches gisements cénomaniens et turoniens de la Téthys centrale et du domaine boréal (craie). Le mosasauroïde basal *Tethysaurus* de Goulmima, qui correspond à la présence la plus méridionale de la radiation évolutive des squamates marins du Cénomani-Turonien [Bardet *et al.*, 2008], a son genre frère dans la « Western Interior sea » en Amérique du Nord [Caldwell et Palci, 2007]. De même, le polycotyliidé *Manemergus*

Tableau II. Taxons de l'assemblage de la localité d'Agoult et taxons proches dans d'autres localités indiquant des affinités biogéographiques. Légende identique que pour le tableau I.

Table II. Taxa from the Agoult assemblage with close relatives from other localities indicating biogeographic affinities. Caption similar than for table I.

	Maroc	Maroc/Italie	Liban	Adriatique	Mexique
	Agoult	Jbel Tselfat / Floreste / Cinto Euganeo	Hackel, Hajoula, Namoura	Slovénie/Croatie	Vallecillo
Macrosemiidae	<i>Agoultichthys chattertoni</i> [Murray et Wilson., 2009]				
Pycnodontiformes	Indet. [Cavin <i>et al.</i> , 2010]	<i>Nursallia gutturosus</i>	<i>Nursallia goedeli</i>		<i>Nursallia gutturosus</i>
Aspidorhynchiformes	<i>Belonostomus</i> sp. [Martill <i>et al.</i> , 2011]	<i>B. crassirostris</i>	<i>Belonostomus</i> sp.	<i>B. crassirostris</i>	<i>Belonostomus</i> sp.
Ichthyodectiformes	cf. <i>Eubiodectes</i> [Bannikov <i>et al.</i> , 2010]	<i>Heckelichthys vexillifer</i>	<i>Eubiodectes libanicus</i> [Forey <i>et al.</i> , 2003]	<i>Chirocentrites coroninii</i>	<i>Heckelichthys</i> sp..
Ostariophysi	<i>Lusitanichthys africanus</i> [Cavin, 1999b]	<i>Clupavus maroccanus</i> [Khalloufi, 2010]		<i>Clupavus</i> sp. [Khalloufi, 2010]	
Paraclupeidae	<i>Thorectichthys marocensis</i> et <i>T. rhadinus</i> [Murray et Wilson, 2013]	<i>Armigatus brevissimus</i>	<i>Triplomystus</i> spp [Forey <i>et al.</i> , 2003]	<i>Diplomystus</i> sp. [Khalloufi, 2010]	
Sorbinichthyidae	<i>Sorbinichthys africanus</i> [Murray et Wilson, 2011]		<i>S. elusivo</i> [Forey <i>et al.</i> , 2003]		
Dercetidae	<i>Rhynchodercetis</i> sp. [Cavin et Duthel, 1999]	<i>Rhynchodercetis yovanovitchi</i> [Arambourg, 1954]	<i>Rhynchodercetis</i> cf. <i>yovanovitchi</i> [Forey <i>et al.</i> , 2003]		<i>Rhynchodercetis regio</i> [Blanco et Alvarado Ortega, 2006]
Eurypholidae	<i>Saurorhamphus</i> sp. [Martill <i>et al.</i> , 2011]			<i>Saurorhamphus freyeri</i>	
Aipichthyoidea	<i>Errachidia pentaspinosa</i> [Murray et Wilson, 2014]		<i>Freigichthys elleipsis</i>		
	<i>Homalopagus multispinosus</i> [Murray et Wilson, 2014]		<i>Aipichthys</i> spp.	<i>Aipichthys</i> sp.	
Pycnosteroididae	<i>Magrebichthys nelsoni</i> [Murray et Wilson, 2014]		<i>Pycnosteroides levispinosus</i>		

anguirostris et l'élasmosaure *Libonectes atlasense* ont leur taxon frère en Amérique du Nord. Signalons enfin que des liens biogéographiques entre la faune de Goulmima et celle de la Craie inférieure (turonienne) de Grande Bretagne sont manifestes comme l'indique la présence dans les deux domaines de deux genres communs d'actinoptérygiens : *Osmeroides* et *Enchodus*, et de 2 genres d'ichthyodectiformes proches, *Ghrisichthys* et *Ichthyodectes* [Cavin *et al.*, 2013].

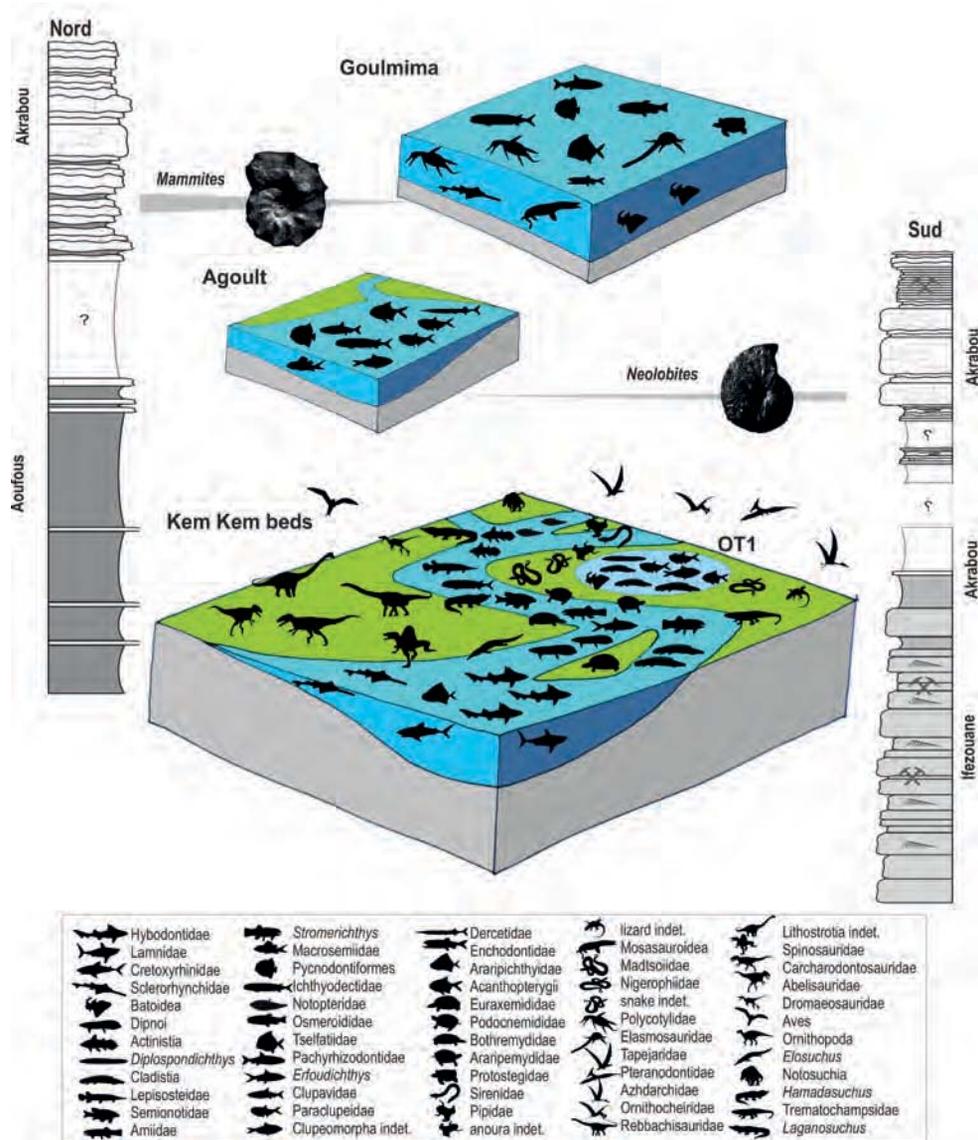
Tableau III. Taxons de l'assemblage de la localité de Goulmima et taxons proches dans d'autres localités indiquant des affinités biogéographiques. Légende identique que pour le tableau I.

Table III. Taxa from the Goulmima assemblage with close relatives from other localities indicating biogeographic affinities. Caption similar than for table I.

	Maroc	Brésil	Mexique	Western Interior Sea	Europe
	Goulmima	Santana	Vallecillo		
Euselachii	Sclerorhynchidae indet. [Underwood <i>et al.</i> , 2009]				
	Batoid 1 [Underwood <i>et al.</i> , 2009]				
	Batoid 2 [Underwood <i>et al.</i> , 2009]				
Pycnodontiformes	Indet. [Cavin, 1997a]				
Ichthyodectiformes	<i>Ghrisichthys bardacki</i> [Cavin <i>et al.</i> , 2013]			<i>Ichthyodectes ctenodon</i> [Bardack, 1965]	<i>Ichthyodectes minor</i> [Bardack, 1965]
Elopomorpha	<i>Osmeroides rheris</i> [Cavin, 1997b]			<i>Osmeroides</i> sp. [Fielitz, 1996]	<i>Osmeroides</i> spp. [Forey, 1973]
Pachyrhizodontidae	<i>Goulmimichthys arambourgi</i> [Cavin, 2001]		<i>G. roberti</i> [Blanco et Cavin, 2003]		
Araripichthyidae	<i>Araripichthys corythophorus</i> [Cavin, 1997b]	<i>A. castilhoi</i> [Maisey et Blum, 1991]	A. sp. [Blanco et Cavin, 2003]	<i>Acanthichthys major</i> [Cavin, 2001]	
Enchodontidae	<i>Enchodus</i> sp. [Cavin, 1999a]			<i>Enchodus</i> spp. [Goody, 1976]	<i>Enchodus lewesiensis</i> [Goody, 1969]
Mosasauroidea	<i>Tethysaurus nopcsai</i> [Bardet <i>et al.</i> , 2003a]			<i>Russellosaurus coheni</i> [Caldwell et Palci, 2007]	
Protostegidae	Indet.				
Polycotyliidae	<i>Thililia longicollis</i> [Bardet <i>et al.</i> , 2003b]				
	<i>Manemergus anguirostris</i> [Buchy <i>et al.</i> , 2005]			<i>Palmulasaurus quadratus</i> [Ketchum et Benson, 2010]	
Elasmosauridae	<i>Libonectes atlasense</i> [Buchy 2006]			<i>Libonectes morgani</i>	

Conclusion

Les faunes de vertébrés qui s'échelonnent entre le Cénomancien supérieur et le Turonien inférieur du plateau des Hamadas présentent des caractéristiques remarquables (fig. 7). Par la



► **Figure 7.** Vue synthétique de la succession des faunes de vertébrés de la base du Crétacé supérieur dans le plateau des Hamadas.

Figure 7. Synthetic view of the succession of the vertebrate faunas from the early Late Cretaceous of the Hamadas Plateau.

diversité des taxons représentés, environ 80 taxons différents, ces sites figurent parmi les plus riches et les plus diversifiés au monde pour cette période. L'assemblage des « Kem Kem beds », en particulier, se distingue par son mélange de formes terrestres et aériennes et de formes

aquatiques, essentiellement dulçaquicoles et secondairement marines. L'écologie diversifiée des taxons présents se manifeste également par la gamme des tailles des individus préservés : aux côtés des espèces les plus petites tels que certains poissons osseux et cartilagineux (la microfaune est encore mal connue et méritera une attention particulière dans les études à venir ; on ne connaît pas encore, par exemple, de mammifères dans ces niveaux) cohabitaient certains des tétrapodes terrestres parmi les plus grands connus, tels *Rebbachisaurus* pour les herbivores ou *Spinosaurus* et *Carcharodontosaurus* pour les carnivores. Loin d'être anecdotique, la présence d'espèces géantes au sein de divers groupes de vertébrés, en particulier les poissons ostéichthyens et les dinosaures, associée à une proportion élevée de dinosaures carnivores par rapport aux herbivores, peut indiquer un écosystème particulier où les niveaux intermédiaires des chaînes trophiques (la pyramide alimentaire) seraient peu représentés par rapport au sommet et à la base de la pyramide. Une autre caractéristique remarquable de cette succession de faunes est la possibilité d'observer dans un espace géographique relativement restreint une suite temporelle d'écosystèmes avec leur faune associée de vertébrés. Aux transformations des paléoenvironnements s'ajoutent des changements d'affinités paléobiogéographiques. De manière schématique, les faunes les plus anciennes du Crétacé du Plateau des Hamadas sont continentales avec une forte prédominance des milieux aquatiques et fortement liées aux autres faunes d'Afrique du Nord à l'est, mais également aux faunes des formations Alcântara et Santana du Nord-Est du Brésil, qui étaient pourtant déjà séparées par l'Atlantique Sud naissant. Avec la venue de la mer par le nord au Cénomaniens supérieur arrivent des poissons de la Téthys centrale et de la Téthys occidentale. Au Turonien inférieur, un bras de mer relie la région du Sud-Est marocain avec l'Atlantique sud et les faunes de poissons et de reptiles marins présentent quelques affinités avec l'Amérique du Sud, mais elles conservent des influences de la Téthys occidentale et de la « Western Interior Seaway ».

Remerciements

Cette publication est une synthèse de nombreux travaux de terrain, de préparation des fossiles et de recherche. Les auteurs sont redevables de l'aide de nombreuses personnes sur place, au Maroc, et dans leur pays respectif pour leur participation aux diverses étapes de l'étude qu'il n'est pas possible de tous nommer ici. Nous leur adressons nos remerciements sincères. Nous remercions Samir Zouhri (Université de Casablanca, Maroc) pour nous avoir proposé de participer à cet ouvrage, Jean Le Loeuff (Musée des dinosaures d'Espéraza, France) pour sa relecture attentive du texte et Ronan Allain (MNHN de Paris) pour nous avoir signalé une erreur dans la légende de la fig. 5A in Cavin *et al.* [2010], ainsi que M. Rjmati, du Ministère de l'énergie, des mines, de l'eau et de l'environnement pour nous avoir donné l'autorisation

d'effectuer les travaux de terrain. Ce travail a été en partie financé par le Fonds national suisse de la recherche scientifique (n° 200021-129923 et 200020-146868).

➤ Références

- ALVARADO-ORTEGA J. & BRITO P.M. (2011) – A new species of *Araripichthys* (Teleostei, Elopoccephala) from the Tlayúa Formation (Cretaceous, Albian), Mexico, – *J. Vert. Paleontol.*, **31**, 1376-1381.
- AMIOT R., BUFFETAUT E., TONG H., BOUDAD L. & KABIRI L. (2004) – Isolated theropod teeth from the Cenomanian of Morocco and their palaeobiogeographical significance – *Revue de Paléobiologie*, Volume Spécial **9**, 143-149.
- AMIOT R., BUFFETAUT E., LÉCUYER C., WANG X., BOUDAD L., DING Z., FOUREL F., HUTT S., MARTINEAU F., MEDEIROS A., MO J., SIMON L., SUTEETHORN V., SWEETMAN S., TONG H., ZHANG F. & ZHOU Z. (2010a) – Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods – *Geology*, **38**, 139-142.
- AMIOT R., XU W., LÉCUYER C., BUFFETAUT E., BOUDAD L., CAVIN L., ZHONGLI D., FLUTEAU F., KELLNER A., TONG T. & FUSONG Z. (2010b) – Oxygen and carbon isotope compositions of Middle Cretaceous vertebrates from North Africa and Brazil; Ecological and environmental significance – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **297**, 439-451.
- ARAMBOURG C. (1954) – Les poissons crétacés du Jebel Tselfat – *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, **118**, 188 p.
- BANNIKOV A.F., CARNEVALE G. & ZORZIN R. (2010) – A new Cenomanian marine fish assemblage from southeastern Morocco. In : K.A. GONZÁLEZ-RODRÍGEZ & G. ARRATIA, Eds, *Fifth meeting on Mesozoic fishes- Global Diversity and Evolution*, Saltillo, Mexico, 1-7th August – Abstract book and field guides, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 23.
- BARDACK D. (1965) – Anatomy and evolution of chirocentrid fishes – *The University of Kansas Paleontological Contributions, Vertebrata*, **10**, 88 p.
- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X. & JALIL N.-E. (2003a) – A new mosasauroid (Squamata) from the Late Cretaceous (Turonian) of Morocco – *C. R. Palevol*, **2**, 607-616.
- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X. & JALIL N.-E. (2003b) – A new polycotyloid plesiosaur from the Late Cretaceous (Turonian) of Morocco – *C. R. Palevol*, **2**, 307-315.

- BARDET N., HOUSSAYE A., RAGE J.-C. & PEREDA SUBERBIOLA X. (2008) – The Cenomanian-Turonian (late Cretaceous) radiation of marine squamates (Reptilia), the role of the Mediterranean Tethys – *Bull. Soc. géol. Fr.*, **179**, 605-622.
- BARRETT P.M., BUTLER R.J., EDWARDS N.P. & MILNER A.R. (2008) – Pterosaur distribution in time and space, an atlas. *In*: D.W.E. HONE & E. BUFFETAUT, Eds, *Flugsaurier, pterosaur papers in honour of Peter Wellnhofer – Zitteliana*, **B28**, 61-107.
- BELVEDERE M., JALIL N.-E., BRED A., GATTOLIN G., BOURGET H., KHALDOUNE F. & DYKE G.J. (2013) – Vertebrate footprints from the Kem Kem beds (Morocco): A novel ichnological approach to faunal reconstruction – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **383-384**, 52-58.
- BENTON M., BOUAZIZ S., BUFFETAUT E., MARTILL D., OUAJA M., SOUSSI M. & TRUEMAN C. (2000) – Dinosaurs and other fossil vertebrates from fluvial deposits in the Lower Cretaceous of southern Tunisia – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **157**, 227-246.
- BLANCO A. & CAVIN L. (2003) – New teleostei from the Agua Nueva Formation (Turonian), Vallecillo, NE Mexico – *C. R. Palevol* **2**, 299-306.
- BLANCO A. & ALVARADO-ORTEGA J. (2006) – *Rhynchodercetis regio*, sp. nov., a dercetid fish (Teleostei, Aulopiformes) from Vallecillo, Nuevo León State, northeastern Mexico – *J. Vert. Paleontol.*, **26**, 552-558.
- BOUAZIZ S., BUFFETAUT E., GHANMI M., JAEGER J.J., MARTIN M., MAZIN J.M. & TONG H. (1988) – Nouvelles découvertes de vertébrés fossiles dans l'Albien du Sud tunisien – *Bull. Soc. géol. Fr.*, **4**, 335-339.
- BRITO P.M. & FERREIRA P.L.N. (1989) – The first hybodont shark, *Tribodus limae* n.g., n.sp., from the Lower Cretaceous of Chapada do Araripe (North-East Brazil) – *An. Acad. Bras. Ciênc.*, **61**, 53-57.
- BRITO P.M., DUTHEIL D. & MEUNIER F. (2009) – Presence of Notopteridae (Teleostei, Osteoglossomorpha) in the Kem Kem beds, Cretaceous of Morocco. *In* : N.-E. JALIL, Ed., *1st International Congress on north African Vertebrate Palaeontology*, – Program & abstracts, Marrakech, 25-27 May 2009, pp. 66.
- BROIN F. (1988) – Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé – *Studia Geologica Salmantica, Studia Palaeocheloniologica*, **2**, 103-142.
- BRUSATTE S.L. & SERENO P.C. (2007) – A new species of *Carcharodontosaurus* (Dinosauria, Theropoda) from the Cenomanian of Niger and a revision of the genus – *J. Vert. Paleontol.*, **27**, 902-916.

- BUCHY M.-C. (2006) – An elasmosaur (Reptilia, Sauropterygia) from the Turonian (Upper Cretaceous) of Morocco – *Carolinea*, **63**, 5-28.
- BUCHY M.-C., METAYER F. & FREY, E. (2005) – Osteology of *Manemergus anguirostris* n. gen. et sp., a new plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia) from the Upper Cretaceous of Morocco – *Palaeontogr., Abt. A* **272**, 97-120.
- BUFFETAUT E. (1976) – Der Land-Krokodilier *Libycosuchus* STROMER und die Familie Libycosuchidae (Crocodylia, Mesosuchia) aus der Kreide Afrikas – *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol.*, **16**, 17-28.
- BUFFETAUT E. (1989) – New remains of the enigmatic dinosaur *Spinosaurus* from the Cretaceous of Morocco and the affinities between *Spinosaurus* and *Baryonyx* – *Neues Jahrb. Geol. Paläontol., Monatshefte*, **2**, 79-87.
- BUFFETAUT E. (1994) – A new crocodylian from the Cretaceous of southern Morocco – *C. R. Acad. Sci., Paris, série II*, **319**, 1563-1568.
- BUFFETAUT E. (2001) – On the age of the mid-Cretaceous vertebrate-bearing formations of North Africa. In: B. FERRE, M. FOURAY & J. TABOUELLE, Eds, *Colloquium on the Cenomanian stage. Bulletin de la Société d'études des sciences naturelles d'Elbeuf*, 2001, 20-22.
- BUFFETAUT E. & SUTEETHORN V. (1999) – The dinosaur fauna of the Sao Khua formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **150**, 13-23.
- BUFFETAUT E., BUSSERT R. & BRINKMANN W. (1990) – A new nonmarine vertebrate fauna in the Upper Cretaceous of northern Sudan – *Berl. geowiss. Abh. (A)*, **120**, 183-202.
- BUISSON P.H. (1980) – *Santanadactylus brasiliensis* nov. gen., nov. sp., a long-necked, large pterosaur from the Aptian of Brazil – *Proc. Koninklijke Ned. Akad. Wetenschappen, B*, **83**, 145-172.
- CALDWELL M.W. & PALCI A. (2007) – A new basal mosasauroid from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Slovenia with a review of mosasauroid phylogeny and evolution – *J. Vert. Paleontol.*, **4**, 863-880.
- CANDEIRO C.R.A., FANTI F., THERRIEN F. & LAMANNA M.C. (2011) – Continental fossil vertebrates from the mid-Cretaceous (Albian-Cenomanian) Alcântara Formation, Brazil, and their relationship with contemporaneous faunas from North Africa – *J. Afr. Earth Sci.*, **60**, 79-92.
- CARBALLIDO J.L., GARRIDO A.C., CANUDO J.I. & SALGADOL. (2010) – Redescription of *Rayososaurus agrioensis* BONAPARTE (Sauropoda, Diplodocoidea), a rebbachisaurid from the early Late Cretaceous of Neuquén – *Geobios*, **43**, 493-502.

- CATUNEANU O., KHALIFA M.A. & WANAS H.A. (2006) – Sequence stratigraphy of the Lower Cenomanian Bahariya formation, Bahariya Oasis, western Desert Egypt sedimentary – *Geology*, **190**, 121-137.
- CAVIN L. (1997a) – Supposed and direct evidence of trophic relationships within the fish community of the Lower Turonian of Goulmima, Morocco – *Geological Society of Denmark, OnLine Series*, 1, www.2dggf.dk/Publikationer/DGF_On_Line/Vol_1/lionelca.htm
- CAVIN L. (1997b) – Nouveaux Teleostei du gisement du Turonien inférieur de Goulmima (Maroc) – *C. R. Acad. Sci., Paris, série IIA*, **325**, 19-24.
- CAVIN L. (1999a) – Occurrence of a juvenile teleost, *Enchodus* sp., in a fish gut content from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco – *Spec. Pap. Palaeontol.*, **60**, 57-72.
- CAVIN L. (1999b) – A new Clupavidae (Teleostei, Ostariophysii) from the Cenomanian of Daoura (Morocco) – *C. R. Acad. Sci., Paris, série IIA*, **329**, 689-695.
- CAVIN L. (2001) – Osteology and phylogenetic relationships of the teleost *Goulmimichthys arambourgi* CAVIN, 1995, from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco – *Eclogae geol. Helv.*, **94**, 509-535.
- CAVIN L. (2008) – Palaeobiogeography of Cretaceous bony fishes (Actinistia, Dipnoi and Actinopterygii). In: L. CAVIN, A. LONGBOTTOM & M. RICHTER, Eds, Fishes and the breakup of Pangaea – *Geol. Soc. London, Sp. Pub.*, **295**, 165-183.
- CAVIN L. & BRITO P.M. (2001) – A new Lepisosteidae (Actinopterygii, Ginglymodi) from the Cretaceous of the Kem Kem beds, southern Morocco – *Bull. Soc. géol. Fr.*, **172**, 141-150.
- CAVIN L. & DUTHEIL D.B. (1999) – A new Cenomanian ichthyofauna from southeastern Morocco and its relationships with other early Late Cretaceous Moroccan faunas – *Geol. Mijnbouw*, **78**, 261-266.
- CAVIN L. & FOREY P.L. (2001) – Osteology and systematic affinities of *Palaeonotopterus greenwoodi* FOREY, 1997 – *Zool. J. Linnean Soc.*, **133**, 25-52.
- CAVIN L. & FOREY P.L. (2004) – New mawsoniid coelacanth (Sarcopterygii, Actinistia) remains from the Cretaceous of the Kem Kem beds, SE Morocco. In: A. TINTORI & G. ARRATIA, Eds, *Mesozoic fishes III – Systematics, paleoenvironments and biodiversity* – Dr Pfeil Verlag, 493-506.
- CAVIN L. & FOREY P.L. (2008) – A new tsselfatiiform teleost from the mid-Cretaceous (Cenomanian) of the Kem Kem beds, southern Morocco. In: G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE & M.V.H. WILSON, Eds, *Mesozoic fishes IV – Homology and phylogeny* – Dr Pfeil Verlag, München, Germany, 199-216.
- CAVIN L., BOUDAD L., DUFFAUD S., KABIRI L., LE LÉUEFF J., ROUGET I. & TONG H. (2001) – L'évolution paléoenvironnementale des faunes de poissons du Crétacé supérieur

du bassin de Tafilalt et des régions avoisinantes (Sud-Est du Maroc), implications paléobiogéographiques – *C.R. Acad. Sci, Paris, Série Ila*, **333**, 677-683.

- CAVIN L., TONG H., BOUDAD L., MEISTER C., PUIZ A., TABOUELLE J., AARAB M., AMIOT R., BUFFETAUT E., DYKE G., HUA S. & LE LOEUFF J. (2010) – Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco, An overview – *J. Afr. Earth Sci.*, **57**, 391-412.
- CAVIN L., FOREY P.L. & GIERSCH S. (2013) – Osteology of *Eubiodectes libanicus* (PICTET & HUMBERT, 1866) and some other ichthyodectiformes (Teleostei): phylogenetic implications – *J. Syst. Palaeontol.*, **11**, 115-177.
- CHOUBERT G. (1948) – Essai sur la paléogéographie du Mésocrétacé marocain – *Volume Jubilaire de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*, 307-329.
- CHOUBERT G., CLARIOND L. & HINDERMEYER J. (1952) – Livret-guide de l'excursion C 36. Anti-Atlas central et oriental – *Congrès géologique international, XIXe session (Alger)*, série, Maroc, n° 11, Rabat, 89 p.
- CHURCHER C.S. & DE IULIIS G. (2001) – A new species of *Protopterus* and a revision of *Ceratodus humei* (Dipnoi, Ceratodontiformes) from the Late Cretaceous Mut Formation of eastern Dakhleh Oasis, Western Desert of Egypt – *J. Paleontol.*, **44**, 305-323.
- CUMBAA S.L. & MURRAY A.M. (2008) – New Late Cretaceous pachyrhizodontid and enchodontid fishes and associated ichthyofauna from the Northwest Territories, Canada. In: G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE & M.V.H. WILSON, Eds, *Mesozoic fishes 4 – Homology and phylogeny* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, 229-256.
- DUBAR G. (1949) – Carte géologique provisoire du Haut Atlas de Midelt, échelle au 1/200 000°. Notice explicative – *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, **59bis**, 60 p.
- DUTHEIL D.B. (1999a) – An overview of the freshwater fish fauna from the Kem Kem beds (Late Cretaceous, Cenomanian) of southeastern Morocco. In: G. ARRATIA & H.-P. SCHULTZE, Eds, *Mesozoic fishes 2 – Systematics and fossil record* – Friedrich Pfeil, München, 553-563.
- DUTHEIL D.B. (1999b) – The first articulated fossil cladistian, *Serenoichthys kemkemensis*, gen. et sp. nov., from the Cretaceous of Morocco – *J. Vert. Paleontol.*, **19**, 243-246.
- DUTHEIL D.B. (2009) – Two new short-bodies Cladistia (Actinopterii) from the Kem Kem beds (Cenomanian of Morocco). In: N.E. JALIL, Ed., *1st International Congress on North African Vertebrate Palaeontology*, – Program & Abstracts, Marrakech, 25-27 May 2009, p. 31.
- DYKE G.J. (2010) – Palaeoecology: different dinosaur ecologies in deep time? – *Curr. Biol.*, **20**, R983-R985.

- ELGIN R.A. & FREY E. (2011) – A new ornithocheirid, *Barbosania gracilirostris* gen. et sp. nov. (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil – *Swiss J. Palaeontol.*, **130**, 259-275.
- ELIAS F.A., BERTINI R.J. & MEDEIROS M.A.A. (2007) – Pterosaur teeth from the Laje do Coringa, middle Cretaceous, São Luís-Grajaú basin, Maranhão state, Northern-Northeastern Brazil – *Rev. Bras. Geociênc.*, **37**, 668-676.
- ETTACHFINI M. (2008) – La transgression au passage Cénomanién-Turonien sur le domaine atlasique marocain – *Strata, Série 2*, 225 p.
- ETTACHFINI M. & ANDREU B. (2004) – Le Cénomanién et le Turonien de la plate-forme préafricaine du Maroc – *Cret. Research*, **25**, 277-302.
- EVANS S.E., MILNER A.R. & WERNER C. (1996) – Sirenid salamanders and a gymnophionan amphibian from the Cretaceous of the Sudan – *Palaeontology*, **39**, 77-95.
- FIELITZ C. (1996) – A Late Cretaceous (Turonian) Ichthyofauna from Lac des Bois, Northwest Territories, Canada, with paleobiogeographic comparisons with Turonian ichthyofaunas of the Western Interior Seaway – *Can. J. Earth Sci.*, **33**, 10, 1375-1389.
- FILLEUL A. & DUTHEIL D.B. (2001) – *Spinocaudichthys oumtkoutensis*, a freshwater acanthomorph from the Cenomanian of Morocco – *J. Vert. Paleontol.*, **21**, 774-780.
- FILLEUL A. & DUTHEIL D.B. (2004) – A peculiar diplospondylous actinopterygian fish from the Cretaceous of Morocco – *J. Vert. Paleontol.*, **24**, 290-298.
- FOREY P.L. (1973) – A revision of the Elopiform fishes, fossil and recent – *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol.*, Supplement **10**, 1-222.
- FOREY P.L. & CAVIN L. (2007) – A new species of *Cladocyclus* (Teleostei: Ichthyodectiformes) from the Cenomanian of Morocco – *Palaeontol. Electron.* **10** (3), 10 p. (http://palaeo-electronica.org/paleo/2007_3/133/index.html)
- FOREY P.L. & GRANDE L. (1998) – An African twin to the Brazilian *Calamopleurus* (Actinopterygii, Amiidae) – *Zool. J. Linnean Soc.*, **123**, 179-195.
- FOREY P.L., LU Y., PATTERSON C. & DAVIES C.E. (2003) – Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon – *J. Syst. Palaeontol.*, **1**, 227-330.
- FOREY L., LÓPEZ-ARBARELLO A. & MACLEOD N. (2011) – A new species of *Lepidotes* (Actinopterygii, Semionotiformes) from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Morocco – *Palaeontol. Electron.*, **14** (1), 12 p. (http://palaeo-electronica.org/2011_1/239/index.html)
- GAFFNEY E.S., TONG H. & MEYLAN P.A. (2002) – *Galianemys*, a new side-necked turtle (Pelomelusoides, Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Morocco – *Am. Mus. Novitates*, **3379**, 20 p.

- GAFFNEY E.S., TONG H. & MEYLAN P.A. (2006) – Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae – *B. Am. Mus. Nat. Hist.*, **300**, 698 p.
- GAYET M., MEUNIER F.J. & WERNER C. (2002) – Diversification in polypteriformes and special comparison with the lepisosteiformes – *Palaeontology*, **45**, 361-376.
- GMIRA S. (1995) – Etude des chéloniens fossiles du Maroc. Anatomie-Systématique-Phylogénie – *Cahiers de Paléontologie*, Paris, CNRS Editions, 140 pp.
- GOODY P.C. (1969) – The relationships of certain Upper Cretaceous teleosts with special reference to the myctophoids – *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Geol., Supplement 7*, 255 p.
- GOODY P.C. (1976) – *Enchodus* (Teleostei, Enchodontidae) from the Upper Cretaceous Pierre Shale of Wyoming and South Dakota with an evaluation of the North American Enchodontid species – *Palaeontogr. Abt. A.*, **152**, 91-112.
- GRANDE L. (2010) – An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of Holostei – *American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication 6*, supplementary issue of *Copeia* **10, 2a**, 1-871.
- HADRI M. (1997) – Carte géologique du Maroc 1 : 100 000. NH-30-XIX-4, Tinejdad – *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, n°385.
- HEADDEN J.A. & CAMPOS H.B.N. (in press) – An unusual edentulous pterosaur from the Early Cretaceous Romualdo Formation of Brazil – *Hist. Biol.*, DOI:10.1080/08912963.2014.904302
- HOLLIDAY C.M. & GARDNER. N.M. (2012) – A new eusuchian crocodyliform with novel cranial integument and its significance for the origin and evolution of Crocodylia. *PLoS One* 7(1):e30471.
- IBRAHIM N., UNWIN D.M., MARTILL D.M., BAIDDER L. & ZOUHRI S. (2010) – A new pterosaur (Pterodactyloidea: Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Morocco – *PLoS ONE*, 2010, **5** (5), e10875.
- IBRAHIM N., VARRICCHIO D.J., SERENO P.C., WILSON J.A., DUTHEIL D.B., *et al.* (2014) – Dinosaur Footprints and other ichnofauna from the Cretaceous Kem Kem Beds of Morocco – *PLoS ONE*, **9** (3), e90751.
- KELLNER A.W.A. (1984) – Ocorrência de uma mandíbula de Pterosauria (*Brasileodactylus araripensis* nov.gen., nov. sp.) na formação Santana, Cretáceo da Chapada do Araripe, Ceará-Brasil – *XXXIII Anais Congresso Brasileiro de Geologia, Rio de Janeiro*, p. 578-590.
- KELLNER A.W.A. (1987) – Ocorrência de um novo crocodiliano no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil – *Anais Acad. Bras. Cienc.*, Rio de Janeiro, **59** (3), 219-232.

- KELLNER A.W.A. (1989) – A new edentate pterosaur of the Lower Cretaceous from the Araripe Basin, northeast Brazil – *An. Acad. Bras. Ciênc.*, **61** (4), 439-446.
- KELLNER A.W.A. & CAMPOS D.A. (1988) – Sobre um novo pterossauro com crista sagital da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do nordeste do Brasil – *An. Acad. Bras. Ciênc.*, **60** (4), 459-469.
- KELLNER A.W.A. & CAMPOS D.A. (1996) – First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **199**, 151-166.
- KELLNER A.W.A. & CAMPOS D.A. (2002) – The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil – *Science*, **297**, 389-392.
- KELLNER A.W.A., PINHEIRO A.E.P., AZEVEDO S.A.K., HENRIQUES D.D.R., DE CARVALHO L.B. & OLIVEIRA G.R. (2009) – A new crocodyliform from the Alcântara Formation (Cenomanian), Cajual Island, Brazil – *Zootaxa*, **2030**, 49-58.
- KELLNER A.W.A., AZEVEDO S.A.K., MACHADO E.B., DE CARVALHO L.B. & HENRIQUES D.D.R. (2011) – A new dinosaur (Theropoda, Spinosauridae) from the Cretaceous (Cenomanian) Alcântara Formation, Cajual Island, Brazil – *An. Acad. Bras. Ciênc.*, **83**, 99-108.
- KETCHUM H.F. & BENSON R.B.J. (2010) – Global interrelationships of Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) and the pivotal role of taxon sampling in determining the outcome of phylogenetic analyses – *Biol. Rev.*, **85**, 361-392.
- KHALLOUFI B. (2010) – Révision de l'ichthyofaune crétacée supérieure du Jbel Tselfat, Maroc – *Thèse de doctorat du Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris*, 347 pp. non-publié.
- KHALLOUFI B., OUARHACHE D. & LELIÈVRE H. (2010) – New paleontological and geological data about Jbel Tselfat (Late Cretaceous of Morocco) – *Hist. Biol.*, **22**, (1-3), 57-70
- KHALLOUFI B., BRITO P.M., CAVIN L. DUTHEIL D.B. (2014) – Revue des ichthyofaunes mésozoïques et cénozoïques marocaines – **ce volume**.
- KILIAN C. (1931) – Des principaux complexes continentaux du Sahara – *C.R. somm. Soc. géol. France*, **9**, 109-111.
- KISCHLAT E.E. & CARVALHO I.S. (2000) – A specimen of *Araripemys barretoii* PRICE (Chelonii, Pleurodira) from the Itapecuru Formation (Lower Cretaceous of Northeastern Brazil). In: *2º Simpósio brasileiro de paleontologia de vertebrados*, Rio de Janeiro, – Boletim de resumos, Rio de Janeiro, p. 33.

- LÄNG E., BOUDAD L., MAIO L., SAMANKASSOU E., TABOUELLE J., TONG H. & CAVIN L. (2013) – Unbalanced food web in a Late Cretaceous dinosaur assemblage – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 381-382, 26-32.
- LAPPARENT A.F. de (1960) – Les dinosauriens du « Continental intercalaire » du Sahara central – *Mém. Soc. géol. France (ns)*, **88A**, 1-57.
- LAPPARENT de BROIN F. (2000) – The oldest pre-Podocnemidid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the early Cretaceous, Ceará state, Brasil, and its environment – *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, **9**, 43-95.
- LAPPARENT de BROIN F. (2002) – *Elosuchus*, a new genus of crocodile from the Lower Cretaceous of the North of Africa – *C.R. Palevol*, **1**, 275-285.
- LAVOCAT R. (1948) – Découverte de Crétacé à vertébrés dans le soubassement de l'Hamada du Guir (Sud marocain) – *C.R. Acad. Sci, Paris*, **226**, 1291-1292.
- LAVOCAT R. (1951) – Découverte de restes d'un grand Dinosaurien sauropode dans le Crétacé du Sud marocain – *C.R. Acad. Sci, Paris*, **232**, 169-170.
- LAVOCAT R. (1954a) – Reconnaissance géologique dans les Hammadas des confins algéro-marocains du Sud – *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, **116**, 147 p.
- LAVOCAT R. (1954b) – Sur les dinosauriens du Continental intercalaire des Kem-Kem de la Daoura – *Comptes Rendus, 19^e Congrès Géologique International (Alger, 1952)*, **13** (15), 65-68.
- LE LOEUFF J., MÉTAIS E., DUTHEIL D.B., RUBINO J.L., BUFFETAUT E., LAFONT E., CAVIN L., MOREAU F., TONG H., BLANPIED C. & SBETA A. (2010) – An Early Cretaceous vertebrate assemblage from the Cabao Formation of NW Libya – *Geol. Mag.*, **147**, 750-759.
- LE LOEUFF J., LÄNG E., CAVIN L. & BUFFETAUT E. (2012) – Between Tendaguru and Bahariya: on the age of the Early Cretaceous dinosaurs sites from the Continental intercalaire and other African formations – *J. of Stratigraphy*, **36**, 486-502.
- LINDOSO R.M., MEDEIROS M.A., CARVALHO I.S., MARINHO T.S. (2012). *Masiakasaurus*-like theropod teeth from the Alcântara Formation, São Luís Basin (Cenomanian), northeastern Brazil – *Cret. Res.*, **36**, 119-124.
- MADER B.J. & KELLNER A.W.A. (1999) – A new anhanguerid pterosaur from the Cretaceous of Morocco – *Bol. Museu Nacional ser. Geologia*, **45**, 1-11.
- MAISEY J.G. (1986) – Coelacanths from the Lower Cretaceous of Brazil – *Am. Mus. Novitates*, **2866**, 1-30.
- MAISEY J.G. (1991) – Santana fossils, an illustrated atlas – TFH Publications, Neptune City, NJ.

- MAISEY J.G. & BLUM, S. (1991) – *Araripichthys*. In: J.G. MAISEY, Ed., *Santana fossils: an illustrated atlas* – Neptune NJ TFH Publications, 208-217.
- MAISEY J.G. & MOODY J.M. (2001) – A review of the problematic extinct teleost fish *Araripichthys*, with a description of a new species from the Lower Cretaceous of Venezuela – *Am. Mus. Novitates*, **3324**, 1-27.
- MARTILL D.M., CRUICKSHANK A.R.I., FREY E., SMALL P.G. & CLARKE M. (1996) – A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil – *J. Geol. Soc, London*, **153**, 5-8.
- MARTILL D.M., IBRAHIM N., BRITO P.M., BAIDER L., ZHOURI S., LOVERIDGE R., NAISH D. & HING R. (2011) – A new Plattenkalk Konservat Lagerstätte in the Upper Cretaceous of Gara Sbaa, south-eastern Morocco – *Cret. Research*, **32**, 433-446.
- MCGOWAN A.J. & DYKE G.J. (2009) – A surfeit of theropods in the Moroccan Late Cretaceous? Comparing diversity estimates from field data and fossil shops – *Geology*, **37**, 843-846.
- MEDEIROS M.A. (2006) – Large theropod teeth from the Eocenomanian of northeastern Brazil and the occurrence of Spinosauridae – *Revista Bras. Paleont.*, **9**, 333-338.
- MEDEIROS M.A. & SCHULTZ C.L. (2002) – A fauna dinossauriana da “Laje do Coringa”, Cretáceo médio do Nordeste do Brasil – *Arq. Mus. Nac., Rio de Janeiro*, **60**, 155-162.
- MEDEIROS M.A., FREIRE P.C., PEREIRA A.A., SANTOS R.A.B., LINDOSO R.M., COELHO A.F.A., PASSOS A.B., SOUSA J.R.E. (2007) – Another African dinosaur recorded in the Eocenomanian of Brazil and a revision on the paleofauna of the Laje do Coringa site. In: CARVALHO I.S. *et al.* (Eds), *Paleontologia: Cenários de Vida*, 1, Rio de Janeiro, Interciência, p. 413-423.
- MEDEIROS M.A., LINDOSO R.M., MENDES I.D., CARVALHO I.D.S (2014) – The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa flagstone (Alcântara Formation), northeastern South America – *J. S. Am. Earth Sci.*, **53**, 50-58.
- MEISTER C., ALZOUMA K., LANG J. & MATHEY B. (1992) – Les ammonites du Niger (Afrique occidentale) et la transgression transsaharienne au cours du Cénomanién–Turonien – *Geobios*, **25**, 55-100.
- MEISTER C., ALZOUMA K., LANG J., MATHEY B. & PASCAL A. (1994) – Nouvelles données sur les ammonites du Niger oriental (Ténéré, Afrique occidentale) dans le cadre de la transgression du Cénomanién–Turonien – *Geobios*, **27**, 189-219.
- MICHARD A., FRIZON DE LAMOTTE D., SADDIQI O. & CHALOUAN A. (2008) – An outline of the geology of Morocco. In: A. MICHARD O. SADDIQI A. CHALOUAN &

- 
- D. FRIZON DE LAMOTTE, Eds, *Continental evolution, The geology of Morocco* – Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, 1-32.
- MÜLLER J., BUSSERT R., DAVID E., KLEIN N., SALIH K., (2011) – New discoveries and investigations on the Late Cretaceous vertebrate fauna of northern Sudan. *In: 71th annual meeting of the Society of Vertebrate Paleontology*, – Program and abstracts, p. 163-164.
 - MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2009) – A new Late Cretaceous Macrosemiid fish (Neopterygii, Halecostomi) from Morocco, with temporal and geographical range extensions for the family – *Palaeontology*, **52**, 429-440.
 - MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2011) – A new species of *Sorbinichthys* (Teleostei, Clupeomorpha, *Ellimmichthyiformes*) from the Late Cretaceous of Morocco – *Can. J. Earth Sci.*, **48**, 1-9.
 - MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2013) – Two new paraclupeid fishes (Clupeomorpha: *Ellimmichthyiformes*) from the Upper Cretaceous of Morocco. *In: G. ARRATIA, H.-P. SCHULTZE & M.V.H WILSON, Eds, Mesozoic Fishes V – Global Diversity and Evolution* – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 267-290.
 - MURRAY A.M. & WILSON M.V.H. (2014) – Four new basal acanthomorph fishes from the Late Cretaceous of Morocco – *J. Vert. Paleontol.*, **34**, 34-48.
 - MURRAY A., WILSON M. & CHATTERTON B. (2007) – A Late Cretaceous actinopterygian fauna from Morocco – *J. Vert. Paleontol.*, **27**, 122A.
 - NOBRE P.H., MEDEIROS M.A., VASCONCELOS F.M. (2002). Crocodylomorpha da Formação Itapecuru (Crétáceo Superior – Bacia de São Luís) na Laje do Coringa, Ilha do Cajual – MA. *In: XLI Congresso Brasileiro de Geologia – A Geologia E O Homem*, Anais, p. 669.
 - O’LEARY M.A., ROBERTS E.M., HEAD J.J., SISSOKO F. & BOUARÉ M.L. (2004) – Titanosaurian (Dinosauria, Sauropoda) remains from the “Continental intercalaire” of Mali – *J. Vert. Paleontol.*, **24**, 923-930.
 - PEREIRA A.A. & MEDEIROS M.A. (2007) – A new Elasmobranchii form from the Alcântara Formation (Itapecuru deposits; Eocenomanian of Brazil). *In: Congresso Brasileiro de Paleontologia*, **20**, – Anais, Búzius, UFRJ, p. 18.
 - PITTET F., CAVIN L. & POYATO-ARIZA F.J. (2010) – A new ostariophysan fish from the early Late Cretaceous (Cenomanian) of SE Morocco, with a discussion of its phylogenetic relationships. *In: T. GRANDE, Ed., A comprehensive review of Gonorynchiformes and Ostariophysan relationships* – Science Publishers, Inc., 332-355.
 - PRICE L.I. (1959) – Sobre um crocodilídeo notosúquio do Crétáceo brasileiro – *Bol. Div. Geol. Mineral. Rio de Janeiro*, **188**, 1-55.

- PRICE L.I. (1973) – Quelônio amphichelydia no Cretáceo inferior do nordeste do Brasil – *Rev. Bras. Geociênc.*, **3**, 84-96.
- RAGE J.C. & DUTHEIL D.B. (2008) – Amphibians and squamates from the Cretaceous (Cenomanian) of Morocco. A preliminary study, with description of a new genus of pipid frog – *Palaeontogr., Abt. A*, **285**, 1-22.
- RAGE J.C. & WERNER C. (1999) – Mid-Cretaceous (Cenomanian) snakes from Wadi Abu Hashim, Sudan, the earliest snake assemblage – *Palaeontol. Afr.* **35**, 85-110.
- RAUHUT O.W.M. (1999) – A dinosaur fauna from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of northern Sudan – *Palaeontol. Afr.*, **35**, 61-84.
- RAUHUT O.W.M. & WERNER C. (1995) – First record of the family Dromaeosauridae (Dinosauria: Theropoda) in the Cretaceous of Gondwana (Wadi Milk Formation, northern Sudan) – *Paläont. Z.*, **69**, 475-489.
- RAUHUT O.W.M. & LÓPEZ-ARBARELLO A. (2009) – Considerations on the age of the Tiouaren Formation (Iullemeden basin: Niger, Africa), implications for Gondwanan Mesozoic terrestrial vertebrate faunas – *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **271**, 259-267.
- RODRIGUES T., KELLNER A.W.A., MADER B.J., RUSSELL D.A. (2011) – New pterosaur specimens from the Kem Kem beds (Upper Cretaceous, Cenomanian) of Morocco – *Riv. Ital. Paleont. Strat.*, **117**, 149-160.
- RUSSELL D.A. (1996) – Isolated dinosaur bones from the Middle Cretaceous of the Tafilat, Morocco – *Bull. Mus. nat. Hist. Nat., Paris*, 4e série, sect. C **18**, 349-402.
- RUSSELL D. A. & PAESLER M.A. (2003) – Environments of Mid-Cretaceous Saharan dinosaurs – *Cret. Research*, **24**, 569-588.
- SERENO P.C. & LARSSON H.C.E. (2009) – Cretaceous crocodyliforms from the Sahara – *ZooKeys* **28**, 1-143.
- SERENO P.C., WILSON J.A., LARSSON H.C.E., DUTHEIL D.B. & SUES H.D. (1994) – Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara – *Science*, **266**, 267-271.
- SERENO P.C., DUTHEIL D.B., IAROCHÈNE M., LARSSON H.C.E., LYON G.H., MAGWENE P.M., SIDOR C.A., VARRICCHIO D.J. & WILSON J.A. (1996) – Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation – *Science*, **272**, 986-991.
- SERENO J.A., WILSON J.A. & CONRAD J.L. (2004) – New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous – *Proc. Roy. Soc. London B*, **271**, 1325-1330.

- SMITH J.B., LAMANNA M.C., LACOVARA K.J., DODSON P., SMITH J.R., POOLE J.C., GIEGENGACK R., ATTIA Y. (2001) – A giant sauropod dinosaur from an Upper Cretaceous mangrove deposit in Egypt – *Science*, **292**, 1704-1706.
- STROMER E. (1915) – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromer in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec – *Abh. Königlich Bayer. Akad. Wiss., Math.Phys.*, **28**, 32 p.
- STROMER E. (1917) – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 4. Die Sägen der Sägehaie – *Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.Naturwiss. Abt., Neue Funde*, **28**, 28 p.
- STROMER E. (1925) – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 7. *Stomatosuchus inermis* Stromer, ein schwach bezahnter Krokodilier und 8. Ein Skelettrest des Pristiden *Onchopristis numidus* Haug sp – *Abh. Königlich Bayer. Akad. Wiss., Math.Phys.*, **30**, 22 p.
- STROMER E. (1927) – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 9. Die Plagiostomen, mit einem Anhang über käno- und mesozoische Rückenflossenstacheln von Elasmobranchiern – *Abh. Bayer. Akad. Wissen., Math.Naturwiss.*, **31**, 64 p.
- STROMER E. (1933) – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 12. Die procölen Crocodilia. *Abh. Bayer. Akad. Wissen. Math.Naturwiss. Abt., Neue Folge*, **15**, 1-31.
- STROMER E. (1934) – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 13. Dinosauria – *Abh. Bayer. Akad. Wissen. Math.Naturwiss. Abt., Neue Folge*, **22**, 1-79.
- TABASTE N. (1963) – Étude de restes de poissons du Crétacé saharien – *Mémoire, IFAN* **68**, mélanges ichthyologiques, 437-485.
- TAQUET P. (1976) – Géologie et paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger) – *Cahiers de Paléontologie*, CNRS Paris, 191 p.
- TAQUET P. (2010) – The dinosaurs of Maghreb: the history of their discovery – *Hist. Biol.*, **22**, 88-99.
- TONG H. (2008) – Les tortues du Cénomaniens continental des Kem Kem et leurs implications paléobiogéographiques – *Deuxième rencontre sur la valorisation et la préservation du patrimoine paléontologique*, Meknès, 9-13 May, Abstracts volume, 69-70.
- TONG H. & BUFFETAUT E. (1996) – A new genus and species of pleurodiran turtle from the Cretaceous of southern Morocco – *Neues Jahrb. Geol. Paläont., Abh.* **199**, 133-150.

- UNDERWOOD C., CLEASON K.M. & WARD D.J. (2009) – Batoids from the Turonian of SE Morocco. In: N.-E. JALIL, Ed., *1st International Congress on north African vertebrate palaeontology*, – Program & abstracts, Marrakech, 25-27 May 2009, pp. 43.
- WEILER W. (1935) – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). Neue Untersuchungen an den Fischresten – *Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.Naturwiss. Abt., Neue Folge* **32**, 57 p.
- WELLNHOFER P. (1987) – New crested pterosaurs from the Lower Cretaceous of Brazil – *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol.*, **27**,175-186.
- WELLNHOFER P. & BUFFETAUT E. (1999) – Pterosaur remains from the Cretaceous of Morocco – *Paläont. Z.*, **73**, 133-142.
- WENZ S. (1981) – Un coelacanth géant, *Mawsonia lavocati* TABASTE, de l’Albien–base du Cénomani du Sud marocain – *Ann. Paléontol. (Vert.)* **67**, 1-20.
- WENZ S. & BRITO P.M. (1992) – Première découverte de Lepisosteidae (Pisces, Actinopterygii) dans le Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (Nord-Est du Brésil). Conséquence sur la phylogénie des Ginglymodi – *C. R. Acad. Sci. Paris, série II*, **314**, 1519-1525.
- WERNER C. (1989) – Die Elasmobranchier-Fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenomanan) der Oase Bahariya, Ägypten. *Palaeo Ichthyologica*, **5**, 5-112.
- WERNER C. (1994) – Die kontinentale Wirbeltierfauna aus der unteren Oberkreide des Sudan (Wadi Milk Formation) – *Berl. geowiss. Abh. (E)*, **13**, 221-249.
- YABUMOTO Y. (2002) – A new coelacanth from the Early Cretaceous of Brazil (Sarcopterygii, Actinistia) – *Paleontological Research*, **6**, 343-350.
- ZOUHRI S. KCHIKACH A., SADDIQI O., EL HAÏMER F.Z., BAIDDER L. & MICHARD A. (2008) – The Cretaceous-Tertiary plateaus. In: A. MICHARD O. SADDIQI A. CHALOUAN & D. FRIZON DE LAMOTTE, Eds, *Continental evolution, The geology of Morocco* – Springer Verl., Berlin, Heidelberg, 331-358.

Les Vertébrés des phosphates crétacés-paléogènes (72,1-47,8 Ma) du Maroc

Nathalie BARDET¹, Emmanuel GHEERBRANT¹,
Abdelmajid NOUBHANI², Henri CAPPETTA³, Stéphane JOUVE^{1,4},
Estelle BOURDON⁵, Xabier PEREDA SUBERBIOLA⁶,
Nour-Eddine JALIL^{1,7}, Peggy VINCENT^{1,8}, Alexandra HOUSSAYE⁹,
Floréal SOLE¹, Khadija ELHOUSSAINI DARIF⁷, Sylvain ADNET³,
Jean-Claude RAGE¹, France de LAPPARENT de BROIN¹, Jean SUDRE¹⁰,
Baâdi BOUYA¹¹, Mbarek AMAGHZAZ¹¹ et Saïd MESLOUH¹²

- 1 Sorbonne Universités, CR2P CNRS-MNHN-UPMC Paris 6, Département Histoire de la Terre, MNHN, CP 38, Paris, France, bardet@mnhn.fr, gheebra@mnhn.fr, njalil@mnhn.fr, jcrage@mnhn.fr, fdelap@mnhn.fr, sole@mnhn.fr, pvincent@mnhn.fr
- 2 Université Chouaib Doukkali, Faculté des Sciences, El Jadida, Maroc, noubhani.a@ucd.ac.ma / noubhani2002@yahoo.fr
- 3 Institut des Sciences de l'Évolution (UM2, CNRS, IRD), Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, 34095 MONTPELLIER Cedex 5, France henri.cappetta@univ-montp2.fr, sylvain.adnet@univ-montp2.fr
- 4 Muséum d'Histoire Naturelle, Marseille, France, jouvestephane@yahoo.fr
- 5 Natural History Museum of Denmark, Section of Biosystematics, Copenhagen, Denmark, EBourdon@snm.ku.dk
- 6 Departamento Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU), Bilbao, Espagne, xabier.pereda@ehu.es
- 7 Laboratoire Biodiversité et Dynamique des Ecosystèmes, Département de Géologie, Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad, Marrakech, Maroc, njalil@mnhn.fr, khadja16@yahoo.fr
- 8 Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Allemagne, pvincent@mnhn.fr
- 9 Steinmann Institut für Geologie, Paläontologie und Mineralogie, Universität Bonn, Nussallee 8, 53115 Bonn, Allemagne, houssaye@uni-bonn.de
- 10 EPHE, Université Montpellier II, Montpellier, France, jean.sudre@yahoo.fr
- 11 Office Chérifien des Phosphates, Centre minier de Khouribga, Maroc, b.bouya@ocpgroup.ma, m.amaghazaz@ocpgroup.ma
- 12 Ministère de l'Énergie, des Mines, de l'Eau et de l'Environnement, Rabat, Maroc, meslouh.said@gmail.com

- **Mots-clés** – Phosphates, Maroc, « Point chaud » de paléobiodiversité, Maastrichtien-Lutétien, Crises K/Pg et P/E, Domaine sud-téthysien, Sélaciens, Poissons osseux, Reptiles, Oiseaux, Mammifères.
- **Résumé** – Les phosphates du Maroc s'étendent sur une période d'environ 24 millions d'années (Ma), de la fin du Crétacé (Maastrichtien) à la base de l'Eocène moyen (Lutétien), c'est-à-dire la plus longue durée de tous les dépôts phosphatés des « Provinces Phosphogéniques » méditerranéenne et atlantique. Ces sédiments marins ont enregistré l'évolution de la vie dans les mers épicontinentales en marge du Craton ouest-africain et de son arrière pays continental ; ils se caractérisent par leur remarquable richesse en restes de vertébrés fossiles, qui illustre un « point-chaud » de paléobiodiversité quasi-unique au monde, au tournant Crétacé-Tertiaire, en liaison directe avec les apports de nutriments organiques par les courants d'upwellings profonds sur la marge océanique Ouest africaine.

Ces dépôts se singularisent par une combinaison singulière de facteurs qui en soulignent la valeur : 1) les découvertes paléontologiques des bassins des Oulad Abdoun et des Ganntour intéressent l'ensemble de la série phosphatée et des grands groupes de vertébrés ; 2) les fossiles sont exceptionnels tant par leur abondance et leur diversité, que par la qualité de leur conservation ; 3) ils documentent une période-clé dans l'histoire évolutive des vertébrés qui peut être suivie *in situ* sur 24 Ma et qui enregistre deux crises biologiques majeures (limites Crétacé/Tertiaire (K/Pg) et Paléocène/Eocène (P/E)) ; 4) ils se situent dans des provinces paléobiogéographiques encore mal connues (marges sud-téthysienne et atlantique et province arabo-africaine) ; 5) l'exploitation scientifique de ces gisements est possible sur le long terme ; 6) les fossiles récoltés ont une grande valeur à la fois scientifique (plusieurs recherches en cours), mais également patrimoniale (collection de référence mondiale), et muséologique (création d'un musée).

Depuis les travaux pionniers du paléontologue français Camille Arambourg publiés entre 1935 et 1952, ce patrimoine paléontologique exceptionnel est néanmoins resté sous-exploité scientifiquement à l'exception des sélaciens, abondamment étudiés. La découverte inattendue en 1996 de restes de mammifères terrestres dans ces phosphates marins a ravivé l'intérêt des paléontologues et a entraîné la signature en 1997 d'une Convention de recherche franco-marocaine entre le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), le Groupe Office Chérifien des Phosphates (OCP) et le Ministère de l'Energie, des Mines, de l'Eau et de l'Environnement (MEMEE). En 2005, cette Convention a été élargie aux Universités Cadi Ayyad de Marrakech (UCAM) et Chouaïb Doukkali d'El Jadida (UCDJ). Notre travail multidisciplinaire mené dans le cadre de cette Convention dite « Phosphapal » a permis non seulement d'améliorer nos connaissances sur la systématique des vertébrés fossiles des phosphates du Maroc, leurs paléoenvironnements et répartitions paléobiogéographiques, mais également de constituer une importante collection paléontologique de référence qui alimente le projet de création par l'OCP d'un musée de Paléontologie dans la ville de Khouribga.

Les restes fossiles des phosphates du Maroc illustrent tous les groupes de vertébrés, à l'exception des amphibiens : poissons cartilagineux (sélaciens) et osseux (actinoptérygiens), reptiles (oiseaux

inclus) et mammifères, soit en l'état actuel des connaissances 332 espèces, réparties en 192 genres et 86 familles. La plupart des taxons sont marins mais quelques très rares restes d'animaux terrestres ont également été découverts. Plusieurs de ces groupes, tels que les dinosaures non aviens, les oiseaux, les ptérosaures et les mammifères étaient totalement inconnus du temps des travaux d'Arambourg.

Les **sélaciens** sont de loin les fossiles les plus abondants et diversifiés avec 250 espèces de requins et de raies. En plus de leur intérêt purement paléontologique (taxonomie), ils représentent un outil biostratigraphique de référence pour la datation et la corrélation des phosphates de l'ensemble de la marge sud-téthysienne. Les poissons **actinoptérygiens** sont surtout représentés par des téléostéens et sont abondants dans tous les niveaux. Ils demeurent largement inédits en dehors de quelques études ponctuelles. Les **reptiles** (y compris les oiseaux) sont également très abondants et diversifiés (au moins 55 espèces) et souvent représentés par des spécimens complets et spectaculaires. Mis à part quelques taxons terrestres (dinosaures non aviens et ptérosaures), ils incluent des formes majoritairement marines appartenant aux chéloniens, squamates, plésiosauriens, crocodyliformes et oiseaux. Cette paléoherpétofaune des phosphates du Maroc représente une référence mondiale pour les faunes de reptiles marins du Crétacé supérieur - Paléogène inférieur de la marge sud-téthysienne. Les **mammifères** continentaux, groupe le plus inattendu dans ces dépôts marins, sont représentés par au moins dix espèces appartenant aux ordres des hyaenodontidés, proboscidiens, hyracoïdes et "condylarthres". Ils figurent parmi les plus anciens placentaires d'Afrique et les plus anciens fossiles connus d'ongulés modernes au monde.

The Vertebrates from the Cretaceous-Palaeogene (72.1-47.8 Ma) phosphates of Morocco

► **Key-words** – Phosphates, Morocco, Palaeobiodiversity « Hot spot », Maastrichtian-Lutetian, K/Pg and P/E crises, South-Tethyan realm, Selachians, Bony fishes, Reptiles, Birds, Mammals.

► **Abstract** – The phosphates of Morocco range over a period of about 24 million years (m.y.), from the end of the Cretaceous (Maastrichtian) up to the base of the Middle Eocene (Lutetian), which is the longest interval of all phosphate deposits from the Mediterranean and Atlantic “Phosphogenic Provinces”. These marine sediments have recorded the evolution of life in the epicontinental seas outside of the western African craton and its continental hinterland; they are characterised by their remarkable richness in fossil vertebrate remains and constitute an almost unique palaeobiodiversity “hot-spot” at the Cretaceous-Tertiary turnover, in close relations with the rich organic influx by the deep upwelling currents along the West African oceanic margin.

These outcrops are characterised by a singular combination of factors that highlights their value: 1) the fossil faunas of the Oulad Abdoun and Ganntour basins range along the whole phosphatic series and include all main vertebrate groups; 2) fossils are exceptional in terms of abundance, diversity and preservation; 3) they document a 24 m.y. key-period of vertebrate evolution that can be followed *in situ*, and record two major biological crises (Cretaceous/Tertiary (K/Pg) and Palaeocene/Eocene (P/E) boundaries); 4) they originate from still poorly known palaeobiogeographical provinces (South-Tethys and Atlantic margins and Arabo-African province); 5) the scientific exploitation of these outcrops is possible in the long term; 6) the collected fossils not only have a great scientific significance (several ongoing studies), but also patrimonial (worldwide reference collection) and museological (long term discoveries; creation of a museum) values.

Since the pioneer works of the French palaeontologist Camille Arambourg between 1935 and 1952, this exceptional palaeontological heritage has been scientifically neglected except for the well-studied selachians. In 1996, the unexpected discovery of continental mammals in these phosphate marine deposits revived the interest of palaeontologists and led to the signature in 1997 of a French-Moroccan research Agreement between the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), the Muséum National d’Histoire Naturelle (MNHN), the Office Chérifien des Phosphates Group (OCP), and the Ministère de l’Energie, des Mines, de l’Eau et de l’Environnement (MEMEE). In 2005, this Agreement was extended to the Universities Cadi Ayyad of Marrakech (UCAM) and Chouaib Doukkali of El Jadida (UCDJ). Our multidisciplinary studies in the framework of this Agreement called “Phosphapal” not only permitted to improve our knowledge of the fossil vertebrates from the Phosphates of Morocco, their palaeoenvironments and palaeobiogeography,

but also constitute a large palaeontological reference collection that motivates the creation by the OCP Group of a Museum of Paleontology in the city of Khouribga.

Fossil remains from the phosphates of Morocco cover all vertebrate groups, except amphibians: cartilaginous (selachians) and bony (actinopterygians) fishes, reptiles (including birds) and mammals, which, in the current state of knowledge, correspond to 332 species, belonging to 192 genera and 86 families. Most taxa are marine but some very rare ones are terrestrial. Some of these groups, such as non-avian dinosaurs, birds, pterosaurs and mammals were totally unknown at the time of Arambourg's works.

Selachians are, by far, the most abundant and diversified fossil group with 250 species of sharks and rays. Beyond their strictly palaeontological (taxonomical) interest, they constitute a standard biostratigraphical tool to date and correlate phosphate deposits along the whole South-Tethyan margin. **Actinopterygian** fishes are mainly represented by teleosts and are abundant in all levels. They remain mostly undescribed apart from some punctual works. **Reptiles** (including birds) are also very abundant and diversified (at least 55 species) and are often represented by complete and spectacular specimens. Except some terrestrial taxa (non-avian dinosaurs and pterosaurs), they mainly include marine forms belonging to chelonians, squamates, plesiosaurians, crocodyliformes and birds. This palaeoherpetofauna of the phosphates of Morocco represents a worldwide reference for Late Cretaceous - Early Palaeogene marine reptile faunas of the South-Tethyan margin. Continental **mammals**, the most unexpected group in these marine series, are represented by, at least, ten species belonging to the hyaenodontidan, proboscidean, hyracoid and "condylarth" orders. They are among the oldest placentals of Africa and the oldest modern ungulate fossils.

فقاريات فوسفات نهاية العصر الطباشيري والحقب الثالث المبكر للمغرب (72,1 – 47,8 مليون سنة)

كلمات-مفتاح - فوسفات. المغرب. "نقطة ساخنة". التنوع الإحيائي القديم (Paléobiodiversité). الماستريختي (Maastrichtien). اللوتيسي (Lutétien). أزمنة إحيائية K/Pg et P/E. منطقة جنوب بحر التيتيس (Tethys). الشلفيات. الأسماك العظمية. الزواحف. الطيور. الثدييات.

ملخص - تعتبر رواسب فوسفات أو فوسفات المغرب واحدة من جوانب التراث الجيولوجي الغني جدا. إنها من الموارد الطبيعية التي تلعب دورا هاما في اقتصاد المملكة. وتمتد هذه الرواسب على مدى فترة من الزمن تقدر بـ 24 مليون سنة (م.س). من أواخر العصر الطباشيري (Crétacé). الطابق الماستريختي (72,1 م.س = Maastrichtien) حتى بداية منتصف العصر الفجري أو الإيوسين (Eocène) الأوسط. الطابق اللوتيسي (47,8 م.س = Lutétien). أي أطول فترة لجميع رواسب الفوسفات في "الأقاليم الفوسفاتية" لأحواض البحر الأبيض المتوسط والمحيط الأطلسي. وقد سجلت هذه الرواسب البحرية مراحل تطور الحياة في البحار الشبه-قارية (mers épicontinentales) الواقعة على هامش الصفحة الثابتة (Craton) لغرب أفريقيا والمناطق المجاورة للقارة الإفريقية. فهي تتميز بغناها الهائل لمستحاثات (متحجرات) الفقاريات. ما يجعلها من "النقاط الساخنة" الفريدة من نوعها في العالم للتنوع الإحيائي القديم (Paléobiodiversité) في منعطف نهاية العصر الطباشيري ومطلع الحقبة الثالث.

تفرد هذه الرواسب بمجموعة نادرة من الأحداث والحقائق التي تؤكد قيمتها العلمية والتراثية : (1) اكتشافات المستحاثات في أحواض أولاد عبدون والكنطور تهم المجموعات الرئيسية للفقاريات التي تتواجد بجميع الطبقات المكونة لسلسلة الفوسفات : (2) استثنائية المستحاثات بوفرته وتنوعها وجودة صيانتها على حد سواء : (3) توثق هذه المستحاثات فترة هامة من التاريخ التطوري للفقاريات. التي يمكن رصدها وتتبعها. في موقعها الطبيعي. طوال 24 م.س والتي كانت مسرعا لأزمتين إحيائيتين كبريتين : أزمة ما بين نهاية العصر الطباشيري (Crétacé) وبداية الحقبة الثالث (Tertiaire, K/Pg) وأزمة ما بين العصر الفجري القديم (Paléocène) والعصر الفجري (Eocène, P/E) : (4) تأتي هذه المستحاثات من أقاليم لا زالت جغرافيتها القديمة (Paléogéographie) غير واضحة [هوامش جنوب بحر التيتيس (Tethys) والمحيط الأطلسي والإقليم العربي الأفريقي] : (5) الاستغلال العلمي لهذه الرواسب يتم تقييمه على المدى البعيد : (6) المستحاثات التي تم جمعها لها قيمة علمية كبيرة (عدة أبحاث في طور الإنجاز). وأيضاً قيمة للتراث الوطني (تكوين. على المدى البعيد. مجموعة ذات مرجعية عالمية وبناء متحف للمستحاثات).

منذ الأبحاث الرائدة في علم المستحاثات التي قام بها الباحث الفرنسي كاميل أرامبورغ Camille Arambourg والتي نشرت بين 1935 و 1952. وعلى الرغم من الإستثنائية الخارجة عن أي قياس. فإن هذا التراث المستحاثاتي ظل غير مستغل علميا بإستثناء الشلفيات (أسماك القرش والشفنين البحري) التي تمت دراستها على نطاق واسع. الإكتشاف الغير المتوقع. في عام 1996. على بقايا للثدييات البرية في طبقات سلسلة الفوسفات المغربية أحيأ اهتمام علماء المستحاثات (Paléontologie) وأدى. سنة 1997. إلى توقيع إتفاقية مغربية - فرنسية بين المركز الوطني للبحوث العلمية لفرنسا (CNRS). والمتحف الوطني للتاريخ الطبيعي (MNHN) لمدينة باريس ومجموعة المكتب الشريف للفوسفات (م ش ف OCP). ووزارة الطاقة والمعادن (MEM). الاتفاقية التي تم توسيعها. سنة 2005. لتضم جامعتي القاضي عياض براكش (UCAM) وشعيب الدكالي بالجديدة (UCDJ). العمل المتعدد التخصصات الذي قام به فريقنا في إطار هذه الاتفاقية العلمية المسماة "Phosphapal". أدى ليس فقط إلى تحسين معرفتنا لتصنيف (Systematique) الفقاريات الأحفورية لفوسفات المغرب بل وأيضاً. إلى تكوين مجموعة مرجعية هامة للمستحاثات التي من شأنها أن تغدي مشروع بناء متحف للمستحاثات بمدينة خريبكة من قبل مجموعة المكتب الشريف للفوسفات.

مستحاثات فوسفات المغرب تهم جميع مجموعات الفقاريات باستثناء البرمائيات: الأسماك الغضروفية (أسماك القرش والشفنين البحري Chondrichthyens) والأسماك العظمية (Osteichthyens) والزواحف (بما في ذلك الطيور) والثدييات. أي حوالي 332 نوعا منتمية إلى 192 جنسا و 86 عائلة. معظم الأصناف هي من أصل بحري لكن عُثر حديثا. على عدة قليل جدا من معالم الفقاريات القارية [الديناصورات¹ "الغير الطيور" (ذات قرابة بعيدة، وراثيا وتطوريا، من الطيور) والثدييات]. وكانت عدة مجموعات، بما فيها الديناصورات السالفة الذكر والزواحف المُنحَة (البتيروزورات Ptérosaures) والطيور والثدييات، غير معروفة كلية زمن أبحاث أرامبورغ.

الشلفقيات (Sélaciens) هي، إلى حد كبير، الأكثر وفرة وتنوعا إذ أنها مثلة بما يزيد على 250 نوعا من أسماك القرش والشفنين والتي تشكل، بالإضافة إلى الفائدة الإستراتيجية البحتة (التصنيف)، أداة ذات مرجعية لتأريخ طبقات الرواسب (Biostratigraphie) ولتحديد العلاقات الطبقاتية بين جميع رواسب الفوسفات للأقاليم الفوسفاتية الممتدة على طول الهامش الجنوبي لبحر التيتيس. الأسماك العظمية (Ostéichthyens) التي تتمثل بشكل رئيسي من قبل فصيلة Actinoptérygiens téléostéens و المتواجدة أيضا بوفرة في كل الطبقات، لا تزال في معظمها غير منشورة بغض النظر عن بعض الدراسات المنفردة. الزواحف، بالمعنى الواسع، هي أيضا وفيرة وجد متنوعة (55 نوعا). وغالبا ما تتمثل من قبل عينات كاملة ومذهلة. وعدا بعض الأنواع القارية (الديناصورات الغير الطيور وزواحف البتيروزورات). فمجموعة الزواحف تشمل، بشكل رئيسي، عدة أشكال وأنواع بحرية تنتمي إلى فصائل السلاحف (Chéloniens) والسحليات مع الثعابين (Squamates) والزواحف البحرية (Plésiosaures) والتماسيح (Crocodyliformes) والطيور. هذه السلسلة من الحيوانات أو بما يعرف بالفونات (Faunes) القديمة التي تتواجد برواسب فوسفات المغرب، تمثل مرجعا عالميا للزواحف البحرية التي عاشت في عصري الطباشيري (Crétacé) العلوي والفجري القديم (Paléocène) على الهامش الجنوبي لبحر التيتيس. الثدييات القارية، الغير المتوقعة في هذه الرواسب البحرية، مثلة على الأقل بعشرة أنواع تنتمي إلى فصائل الهينودونتيديا (Hyaenodontidés) المصنفة سابقا ضمن الكريودونتا ("Créodontes"). المنقرضتين معا والفيلة (Proboscidiens) وثدييات بدائية من فصيلتي الـ Hyracoïdes والـ Condylarthres. فهي بذلك من بين أقدم الثدييات المشيمية في أفريقيا وأقدم مستحاثات ذوات الحوافر الحديثة المعروفة في العالم.

¹ الديناصورات تنقسم إلى مجموعتين كبيرتين من خلال شكل الحوض : السوريشيا و الأورنتيشيا. وتبعاً للتحليل التصنيفي الحديث، فالطيور لها قرابة، وراثية وتطورية أي تتقاسم جد مشترك، مع مجموعة السوريشيا.

Historique

Les phosphates d'Afrique du Nord et du Proche-Orient (fig. 1)

Les premières découvertes de phosphates sédimentaires furent faites en 1869 en Palestine par Edouard Lartet, et en 1873 en Tunisie par Philippe Thomas [cf. Arambourg, 1952 ; Arambourg *et al.*, 1959 ; Salvan, 1986].

De manière générale, les premières découvertes de phosphates en Afrique du Nord et au Proche-Orient datent des décennies se situant à la charnière des 19^{ème} et 20^{ème} siècles, et sont intimement liées à l'exploration et à la colonisation de ces régions par les puissances européennes de l'époque [Bardet, en prép.]. En effet, la Révolution industrielle de la fin du 19^{ème} siècle engendra en Europe un boom économique et démographique sans précédent. Dans ce contexte, il fallut assurer la subsistance de populations sans cesse croissantes par une

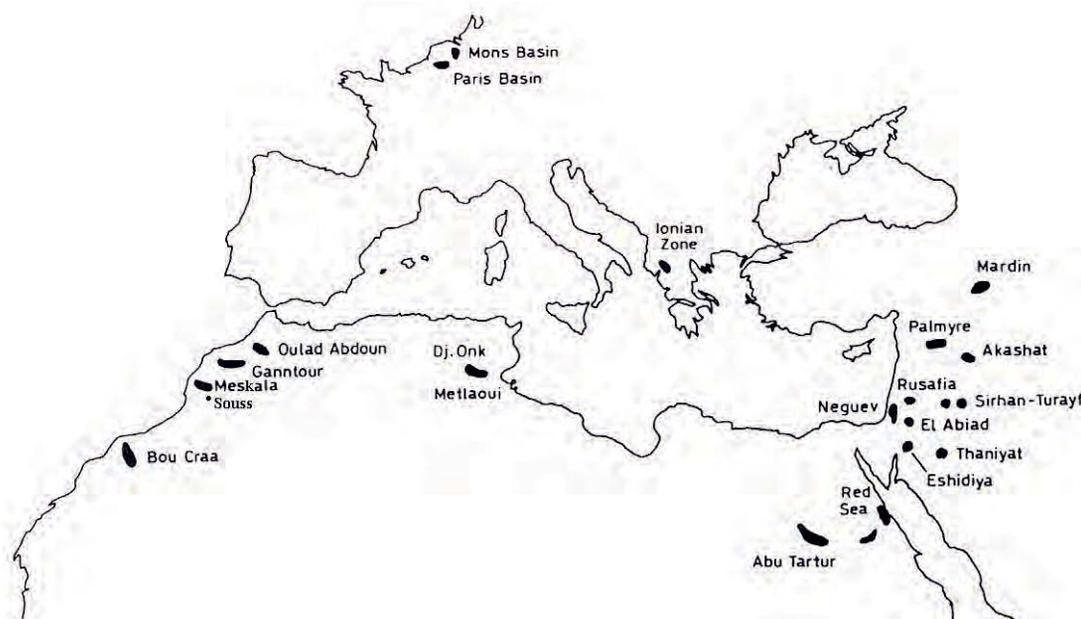


Fig. 1. – Localisation des principaux dépôts de phosphates autour de la mer Méditerranée [modifié de Lucas et Prévôt-Lucas, 1996].

Fig. 1. – Location of the main phosphate deposits around the Mediterranean sea [modified from Lucas and Prévôt-Lucas, 1996].

production agricole intensifiée. Les ressources de phosphates disponibles à l'époque en Europe (France, Belgique, Grande-Bretagne, Allemagne ; fig. 1) [cf. Buffetaut, 2006] ne suffisaient plus à pourvoir en engrais cette nouvelle forme d'agriculture intensive et à grande échelle. Dans ce contexte, la découverte à la fin du 19^{ème} siècle de gigantesques gisements de phosphates répartis sur tout le pourtour sud-est méditerranéen (fig. 1) se révéla d'un intérêt économique majeur pour la plupart des pays européens.

Actuellement, ces phosphates continuent d'être exploités tant au Proche Orient qu'en Afrique du Nord et de l'Ouest, jusqu'à la province du Pernambuco au Brésil. Ils constituent une précieuse ressource minérale, notamment pour la production d'engrais, d'acide phosphorique et d'autres produits dérivés.

La découverte des phosphates au Maroc (fig. 2)

Au Maroc, le géologue français Abel Brives fut le premier à reconnaître des sédiments calcaires marins d'âge éocène entre Essaouira et Marrakech, au sein desquels fut plus tard identifiée une couche de phosphates sur le plateau de Guergouri (sud-ouest de Marrakech) [Brives, 1905, 1908] (fig. 2).

Brives fut également le premier à décrire la géologie et les faunes des phosphates du Maroc, en particulier des niveaux susjascents au Crétacé [Brives, 1919]. La description qu'il donna des séries phosphatées est parfaitement concordante avec ce que l'on observe aujourd'hui encore, tant au niveau des fossiles que des faciès : un premier niveau de couleur très sombre contenant des fossiles très mal conservés, suivi d'alternances marno-calcaire à lits de silex et d'un banc sableux phosphaté non siliceux très riche en fossiles (où l'on trouve une forme proche du *Dyrosaurus* tunisien), le tout surmonté par un banc de calcaire induré riche en mollusques thersités. Brives attribua l'ensemble des trois niveaux à l'Eocène, alors que le premier correspond clairement dans sa description à ce que l'on attribue aujourd'hui au Paléocène. Ce sont Gentil [1922] puis Joleaud [1922] qui décrivent avec plus de précisions les niveaux créacés et daniens.

Néanmoins, si à l'époque la découverte de ces dépôts engendra de grandes controverses quant à leur âge [cf. Roch, 1930 ; Salvan, 1986], celle des phosphates associés ne suscita que fort peu d'intérêt. Ceci dura jusqu'en 1917, quand d'importants gisements furent découverts fortuitement dans le bassin des Oulad Abdoun, à la suite de travaux de génie civil entre les villes de Oued Zem et d'El Borouj. En raison du potentiel économique stratégique qu'elle représentait, l'Office Chérifien des Phosphates (OCP) fut créé en 1920. L'exploitation minière à grande échelle des phosphates débuta en 1921 dans la région de Khouribga (nord-est du bassin des Oulad Abdoun), puis en 1931 dans celle de Youssoufia (anciennement Louis Gentil, ouest du bassin des Ganntour) [Salvan, 1986].

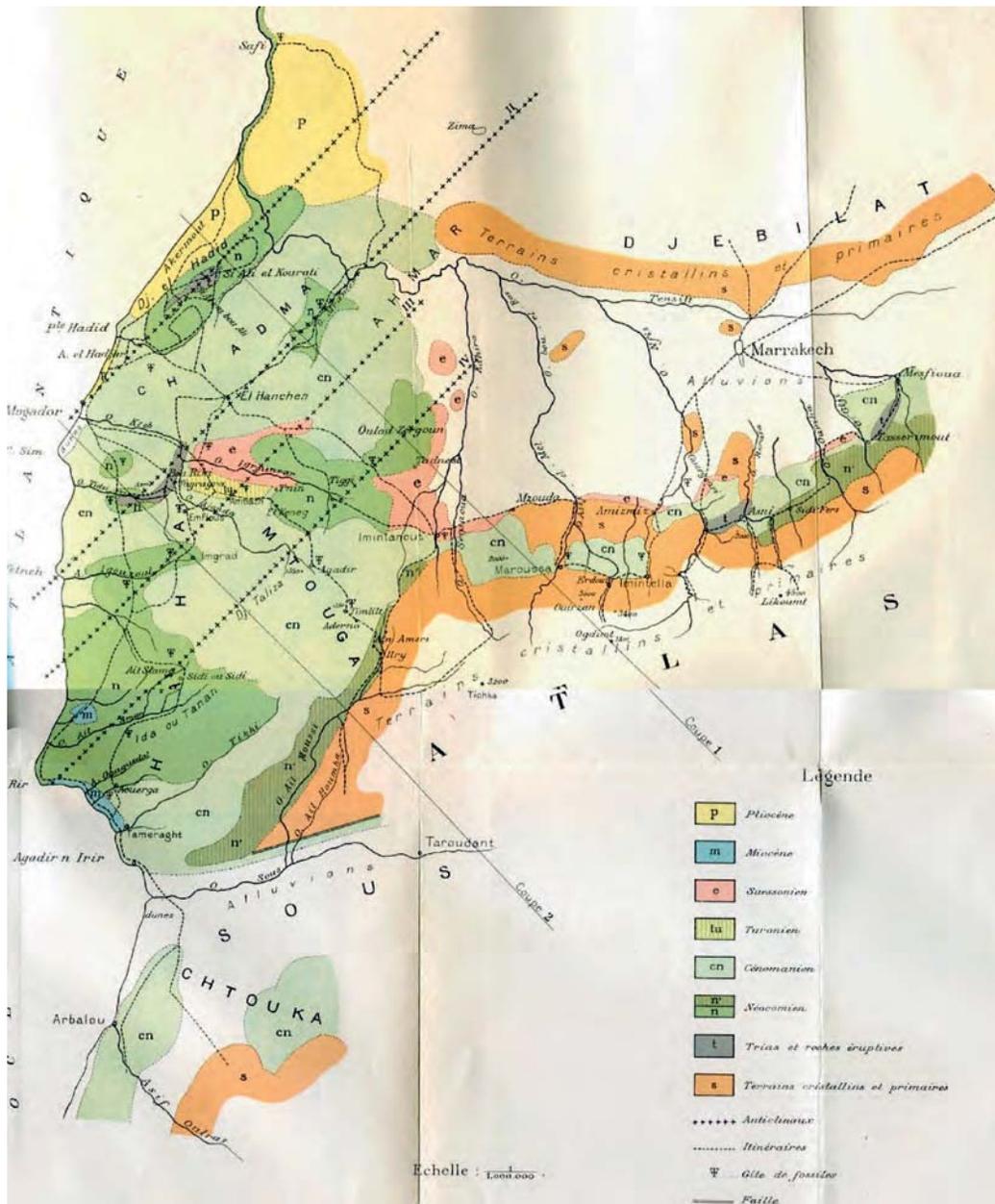


Fig. 2. – Carte de Brives [1905] montrant les premiers affleurements de phosphates d’âge Eocène (en rose) découverts au Maroc. Ils sont situés au sud de Marrakech (plateau de Guergouri) et à l’ouest d’Essaouira (ancien nom Mogador) [modifié de Brives, 1905].

Fig. 2. – Map of Brives [1905] showing the first phosphate outcrops, Eocene in age (in pink), discovered in Morocco. They are located south of Marrakech (Guergouri plateau) and west of Essaouira (former name Mogador) [modified from Brives, 1905].

Dès le début des années 1930, l'exploitation des phosphates représenta un élément-clé dans l'économie marocaine. Aujourd'hui le Maroc est le premier pays exportateur de phosphates et de ses dérivés au monde [Office Chérifien des Phosphates, 1989]. Avec une production annuelle d'environ 26 millions de tonnes, ceci représente, avec le tourisme et la diaspora, une des principales sources de devises du pays.

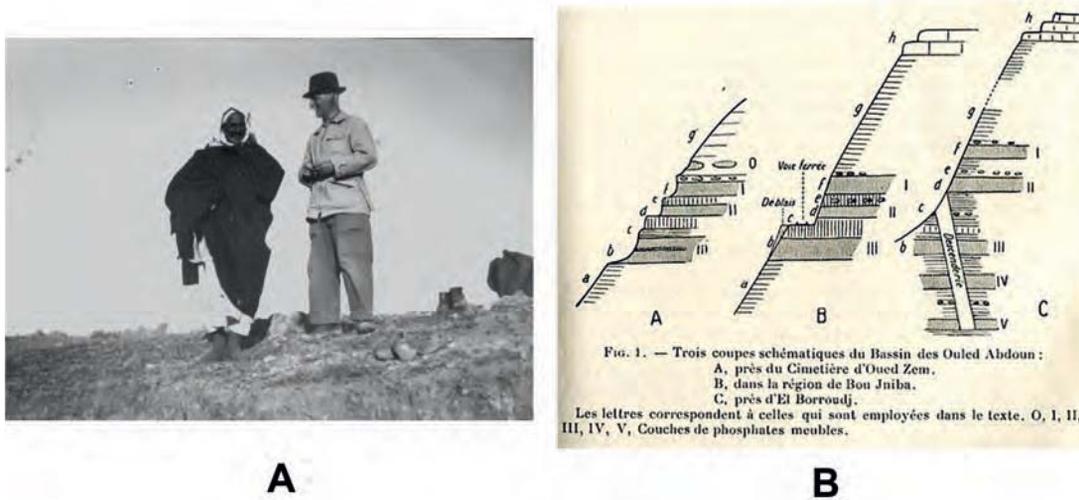
Bien que la reconnaissance des principaux gisements de phosphates ait été terminée dans les années 1930, leur compréhension stratigraphique demeura un certain temps imprécise et controversée. En effet, des problèmes stratigraphiques de différenciation, de datation et de corrélation des couches phosphatées au sein - et entre - les différents bassins (par exemple, difficultés de corrélation entre les niveaux de Khouribga et de Youssoufia) existaient en raison des faits suivants, toujours valables actuellement : 1) les sédiments phosphatés, bien que globalement très homogènes, montrent localement d'importantes variations latérales de faciès ; 2) la plupart des marqueurs biostratigraphiques de nature carbonatée (invertébrés, micro-faunes et flores) sont rares et/ou mal conservés (épigénisés) dans les séries, du fait de conditions physico-chimiques propres à la phosphatogenèse ; 3) les premières études paléontologiques, essentiellement basées sur des récoltes de surface (souvent mélangées) de restes de vertébrés, étaient *de facto* confuses et contradictoires quant à l'âge des niveaux de phosphates [Arambourg, 1952 ; Salvan, 1986].

Les travaux pionniers de Camille Arambourg (fig. 3)

En 1934, le Directeur Général de l'OCP, Alfred Beaugé (auquel Arambourg dédiera deux espèces : le requin *Abdounia beaugei* (ARAMBOURG, 1935) et le mosasaure *Mosasaurus beaugei* ARAMBOURG, 1952, confia à Camille Arambourg, Professeur de Paléontologie au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (fig. 3A), l'étude à grande échelle des faunes des vertébrés des phosphates du Maroc. Le but était de préciser le cadre stratigraphique des dépôts à des fins d'exploitation industrielle des phosphates du Maghreb (Maroc, Algérie et Tunisie). Par leur diversité et leur abondance, les dents de sélaciens constituèrent le matériel de base des recherches d'Arambourg.

Dès 1935, Arambourg publia les grandes lignes de la stratigraphie des différents bassins phosphatés marocains où il reconnut alors 3 grands niveaux : Maastrichtien, Paléocène et Yprésien (voir partie Géologie), différenciés sur la base d'associations fauniques spécifiques de poissons cartilagineux et de reptiles marins, et corrélés par la suite avec les phosphates contemporains d'Algérie et de Tunisie [Arambourg, 1935] (fig. 3B).

Ces résultats paléontologiques pionniers furent publiés par Arambourg en 1952 dans une magistrale monographie intitulée « Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc, Algérie et Tunisie) », qui constitue, encore aujourd'hui, la référence en la matière



► **Fig. 3. – A**, Camille Arambourg sur le terrain en Algérie. **B**, Premières colonnes stratigraphiques synthétiques des séries phosphatées marocaines publiées par Arambourg en 1935, où sont distinguées les trois unités stratigraphiques majeures (Maastrichtien, Paléocène, Yprésien).

Fig. 3. – A, Camille Arambourg on the field in Algeria. **B**, First synthetic stratigraphical columns of the Moroccan phosphate series published by Arambourg in 1935, with the distinction of the three major stratigraphical units (Maastrichtian, Palaeocene, Ypresian).

[Arambourg, 1952]. Dans cette monographie furent non seulement établies les successions stratigraphiques des phosphates du Maroc et des pays limitrophes du Maghreb, mais fut également révélée l'extrême richesse des associations fauniques de vertébrés de ces phosphates, une des plus riches au monde pour la transition Crétacé-Tertiaire. Ce travail fut complété, deux ans plus tard, par celui d'Henri Salvan (également Professeur au MNHN de Paris), dédié aux faunes d'invertébrés, principalement de mollusques (lamellibranches, gastéropodes et céphalopodes) [Salvan, 1954].

Ces premières études méthodiques basées sur la collecte et le tamisage *in situ* et niveau par niveau, furent réalisées par Arambourg dans les régions de Khouribga-Oued Zem et de Youssoufia [Arambourg, 1952]. Concernant le tamisage, il est intéressant de noter qu'il s'agit probablement de la plus ancienne utilisation de cette méthode en paléontologie des vertébrés. Durant environ une décennie, Arambourg récolta et étudia une quantité impressionnante de restes fossiles de vertébrés [Arambourg, 1934, 1935, 1936, 1937, 1950 ; Ambroggi et Arambourg, 1951]. Au total, environ 100 000 spécimens, essentiellement des dents et des vertèbres isolées, furent collectés à l'époque et sont actuellement conservés dans les collections du département Histoire de la Terre du MNHN de Paris. Ces spécimens permirent à Arambourg [1952] de décrire environ 150 espèces de sélaciens, poissons osseux et reptiles marins.

Travaux récents et Convention franco-marocaine

Après les travaux pionniers d'Arambourg, de manière surprenante et ce malgré la richesse attestée des gisements en restes de vertébrés fossiles, les études paléontologiques dans les phosphates du Maroc furent négligées durant de nombreuses années, en particulier les recherches de terrain. Il fallut attendre deux décennies pour voir la reprise des travaux, qu'il s'agisse de travaux sur les microfossiles [Boujo et Rahhali, 1971] ou sur les vertébrés [Herman, 1973].

À partir des années 1980, les sélaciens furent intensivement étudiés [Cappetta, 1981-1992, 2012 ; Noubhani, 1993 ; Noubhani et Cappetta, 1994, 1997 et références incluses]. Concernant les autres groupes de vertébrés, quelques études ponctuelles furent réalisées sur les crocodylifformes [Ennouchi, 1957 ; Jonet et Wouters, 1972, 1977 ; Buffetaut, 1976, 1979 ; Hua, 1995], les chéloniens [Moody, 1976 ; Gmira, 1995] et les serpents [Rage et Wouters, 1979].

En 1996, la découverte inopinée dans les phosphates paléogènes du bassin des Oulad Abdoun de *Phosphatherium escuilliei* GHEERBRANT *et al.*, 1996 (plus ancien proboscidiien connu à l'époque) [Gheerbrant *et al.*, 2012] permit la reprise de recherches paléontologiques à grande échelle dans les phosphates du Maroc, et notamment de nouvelles fouilles. Il s'agissait alors de la première découverte de restes de vertébrés continentaux dans les sédiments marins phosphatés du Maroc et des autres bassins d'Afrique.

Environ 60 ans après les premiers travaux d'Arambourg, une Convention de recherche paléontologique consacrée à l'étude des faunes de vertébrés des phosphates du Maroc, fut signée en 1997 entre le Groupe Office Chérifien des Phosphates (OCP, Casablanca), le Ministère de l'Energie des Mines, de l'Eau et de l'Environnement (MEMEE, Rabat) et le Centre National de la recherche Scientifique (CNRS, Paris). Cette Convention « Phosphapal » fut renouvelée en 2005 et élargie au Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Paris) et aux Universités Cadi Ayyad (UCAM, Marrakech) et Chouaïb Doukkali (UCDJ, El Jadida). L'ensemble des auteurs de cet article constitue l'équipe de recherche associée à cette Convention.

Il est à noter que les récents travaux de terrains entrepris dans le cadre de la Convention « Phosphapal », ainsi que les fouilles clandestines destinées au commerce des fossiles, ont révélé une richesse insoupçonnée en restes de vertébrés (tous groupes confondus) dans le bassin des Oulad Abdoun en particulier. Il faut à ce propos rendre hommage aux populations locales (Oulad Bou Ali et Oulad Bou Aziz) qui, de par leur coopération avec le Groupe OCP et l'équipe de recherche, sont à l'origine de nombreuses découvertes paléontologiques des plus intéressantes dans ces phosphates.

Cette active collaboration a permis d'améliorer notre connaissance des faunes de vertébrés des phosphates du Maastrichtien-Lutétien du Maroc par la description de nombreux nouveaux

taxons, souvent spectaculaires de par leur état de conservation. Elle a permis également la constitution d'une importante collection paléontologique de référence qui alimente depuis 2006 le projet de création d'un Musée par le Groupe OCP, afin de conserver et de valoriser ce précieux patrimoine paléontologique marocain. La liste actualisée des travaux publiés dans le cadre de la Convention « Phosphapal » est consultable sur le site suivant : <http://www2.Mnhn.fr/hdt203/info/vertebrates.Php>.

Géologie

Contexte paléogéographique général

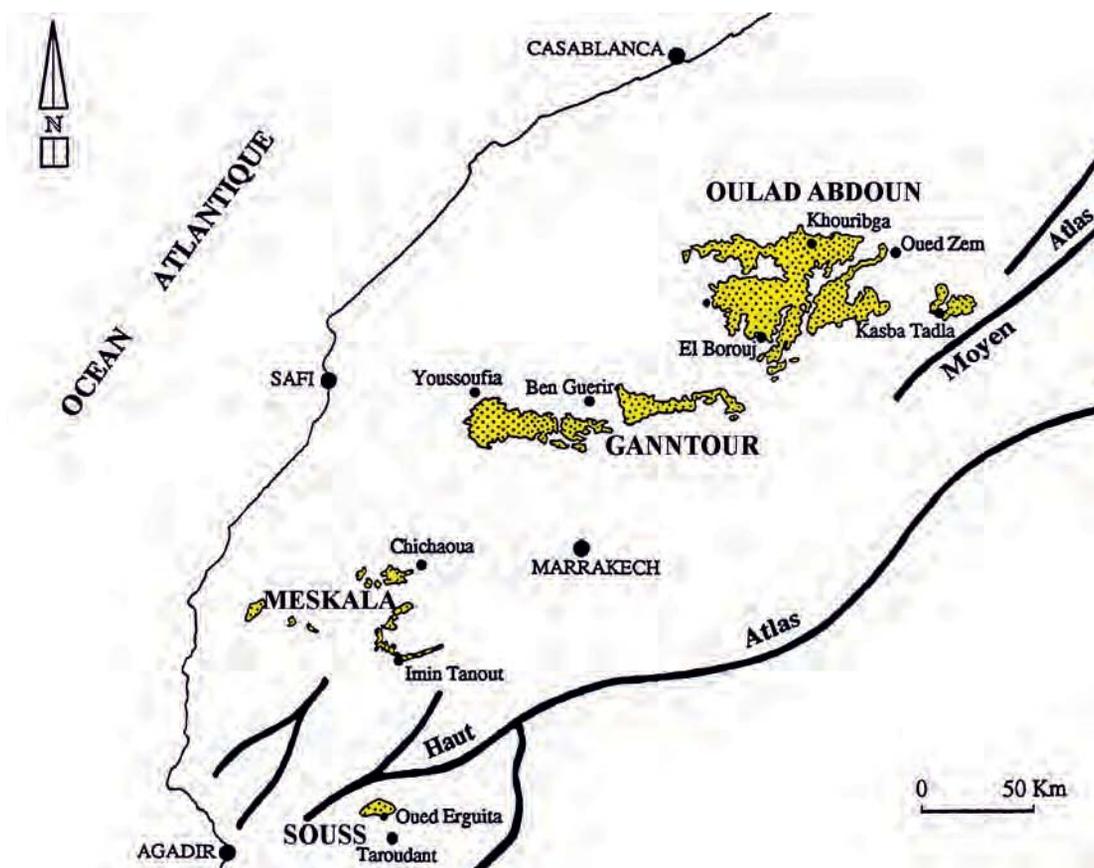
L'intervalle Crétacé supérieur - Paléogène inférieur est considéré comme l'une des plus importantes périodes à phosphates de l'histoire de la Terre. Dans ce contexte temporel, s'individualisent clairement deux grandes provinces phosphogéniques : 1) la « Province Phosphogénique Méditerranéenne » qui s'étend sur tout le Proche-Orient et l'Afrique du Nord ; 2) la « Province Phosphogénique Atlantique » qui correspond sensiblement à la marge occidentale de l'Afrique et à celle, orientale, de l'Amérique du Sud (Brésil) [Sheldon, 1964 ; Salvan, 1986 ; Lucas et Prévôt-Lucas, 1996]. Le Maroc se trouve singulièrement à la croisée de ces deux grandes provinces.

Géographie (fig. 4)

Les phosphates marocains affleurent dans quatre bassins principaux, du nord-est au sud-ouest : Oulad Abdoun (sud-est de Casablanca), Ganntour (nord de Marrakech), Meskala (est d'Essaouira) et Souss (est d'Agadir) (fig. 4), auxquels il faut rajouter le bassin d'Oued Eddahab dans le Sahara. Les bassins des Oulad Abdoun et des Ganntour sont localisés au centre de la Meseta marocaine et représentent les deux principales zones d'exploitation des phosphates au Maroc. Des dépôts de phosphate d'âge maastrichtien affleurent aussi dans le Moyen Atlas (régions de Bekrit et de Timahdit), mais ils sont dépourvus d'intérêt économique.

Stratigraphie et sédimentologie (figs 3B, 5, 6, table I)

Les phosphates du Maroc s'étendent sur le plus large intervalle temporel de tous les dépôts phosphatés téthysiens et atlantiques [Lucas et Prévôt-Lucas, 1996], du Crétacé supérieur (base du Maastrichtien, 72,1 Ma) à l'Eocène inférieur/moyen (Yprésien/ base du Lutétien, 47,8 Ma), soit sur au moins 24 Ma (fig. 5).



► **Fig. 4.** – Principaux bassins phosphatés du Maroc, du nord-est au sud-ouest : Oulad Abdoun, Ganntour, Meskala et Souss [modifié d'après Noubhani et Cappetta, 1997]. Le bassin saharien (Bou-Craa) n'est pas représenté.

Fig. 4. – Main phosphate basins in Morocco, from NE to SW: Oulad Abdoun, Ganntour, Meskala and Souss [modified from Noubhani and Cappetta, 1997]. The Sahara basin (Bou Craa) is not represented.

Arambourg [1935, 1952] a défini pour les bassins des Oulad Abdoun et des Ganntour trois unités majeures (appelées par lui horizons) : 1) le Crétacé supérieur (Maastrichtien), 2) le Paléocène (« Montien » (=Danien) et Thanétien), et 3) l'Eocène (Yprésien et base du Lutétien, ce dernier non représenté partout) (fig. 3B).

Arambourg a aussi proposé des corrélations entre les niveaux phosphatés des bassins des Oulad Abdoun et des Ganntour (tabl. IA). Les termes utilisés par Arambourg [1952] pour le bassin des Oulad Abdoun demeurent dans l'ensemble inchangés de nos jours, tandis que ceux utilisés dans le bassin des Ganntour ont considérablement évolué (tabl. IB).

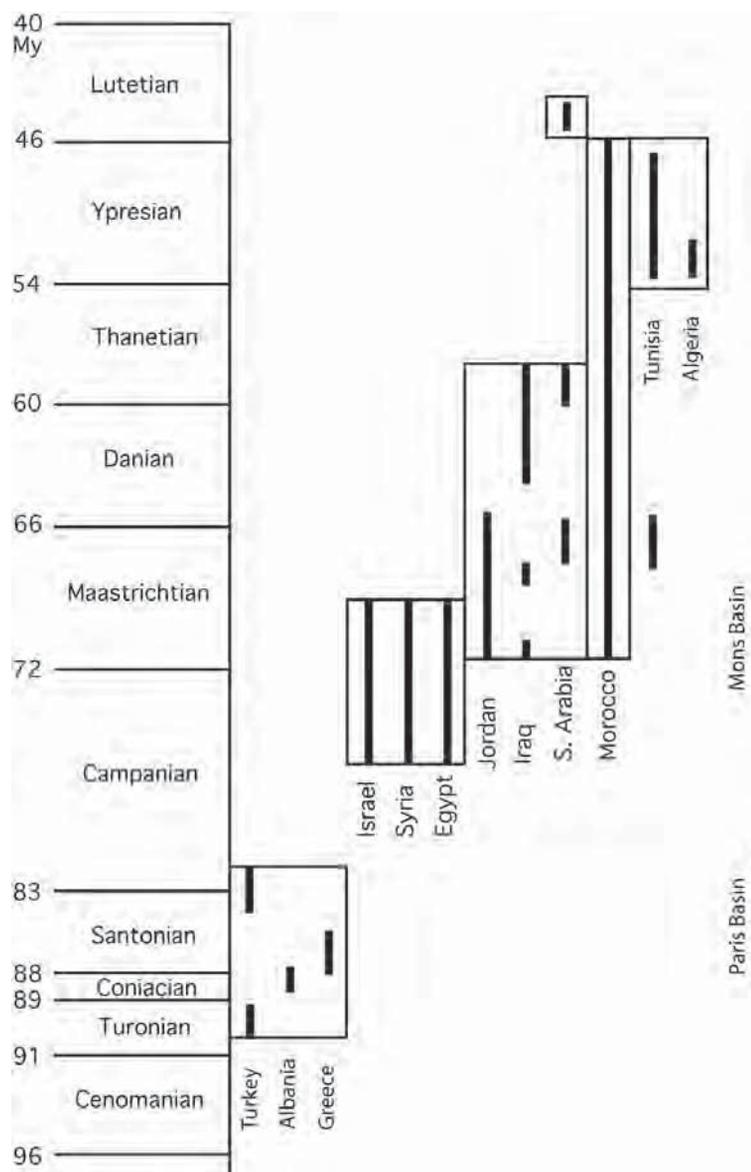
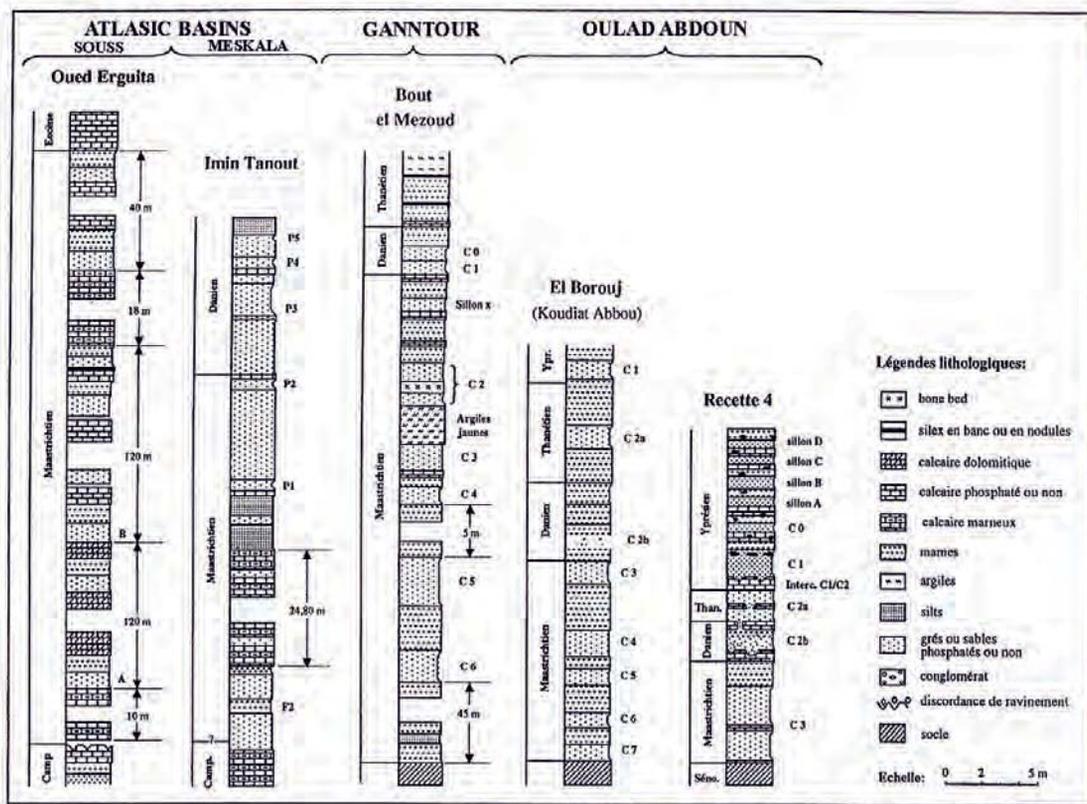


Fig. 5. – Répartition des phosphates téthysiens au cours du temps [modifié d'après Lucas et Prévôt-Lucas, 1996]. Notez la très grande répartition stratigraphique de la série phosphatée marocaine, de la base du Maastrichtien à la base du Lutétien. L'âge des phosphates du Proche-Orient a été réévalué [cf. Bardet *et al.*, 2000 pour une discussion globale].

Fig. 5. – Distribution of Tethyan phosphates through time [modified from Lucas and Prévôt-Lucas, 1996]. Note the great stratigraphical extension of the Moroccan phosphatic series, from the basal Maastrichtian to the basal Lutetian. The age of Middle-East phosphates has been reevaluated [cf. Bardet *et al.*, 2000 for global discussion].



► **Fig. 6.** – Comparaison de la puissance relative des dépôts phosphatés dans les différents bassins [modifié d'après Noubhani et Cappetta, 1994]. Notez que l'épaisseur de la série augmente du nord-est (bassin des Oulad Abdoun) au sud-ouest (bassin de Souss). Notez aussi que les noms des niveaux phosphatés ne sont pas équivalents d'un bassin à l'autre (exemple : la Couche II des Oulad Abdoun est d'âge danien-thanétiens alors que la Couche 2 des Ganntour correspond au Maastrichtien supérieur). Le Lutétien n'est pas représenté sur ces logs.

Fig. 6. – Comparison of relative thickness of phosphate deposits according to the basins [modified from Noubhani and Cappetta, 1994]. Note that the thickness increases from NE (Oulad Abdoun basin) to SE (Souss basin). Note also that the phosphatic level names are not equivalent from one basin to another (example: the Couche II in the Oulad Abdoun basin is Danian-Thanetian in age whereas the Couche 2 in the Ganntour basin corresponds to the Upper Maastrichtian). The Lutetian is not represented on these columns.

Dans tous les bassins, les couches se présentent comme une alternance de niveaux phosphatés meubles (les « couches » exploitées des mineurs) à plus ou moins indurés (les « intercalaires » non exploités des mineurs), intercalés de niveaux de nature lithologique variable (marneux, siliceux...) plus ou moins phosphatés. Leur couleur est très variable, du blanc au noir en passant par le jaune et le gris, et ne permet pas d'identifier avec certitude un

TABL. I. – Corrélation entre les couches phosphatées entre bassins des Oulad Abdoun et des Ganntour du temps d'Arambourg (A) et maintenant (B).

TABL. I. – Correlation between the phosphatic levels of the Oulad Abdoun and Ganntour basins at Arambourg's time (A) and currently (B).

ÂGE	OULAD ABDOUN	GANNTOUR
YPRÉSIEN	Couches I-0	-
THANÉTIEN	Couche II	Couche A
MAASTRICHTIEN	Couche III	Couche B
ou DANIEN?		
MAASTRICHTIEN	-	Couche C

A

ÂGE	OULAD ABDOUN	GANNTOUR	
YPRÉSIEN	Sillons A-B	Horizons B-F	
	Couches I-0		
THANÉTIEN	Couche IIa	Horizons A3-A1	
DANIEN	Couche IIb	Couches 1-0	
MAASTRICHTIEN	S	Couche III	
		Sillon X	
	I	-	Couches 4-2
			Couches 6-5

B

niveau stratigraphique. L'ensemble est recouvert de manière constante par une importante dalle carbonatée, la « Dalle à Thersités », qui a protégé les phosphates de l'érosion, et qui est datée du Lutétien d'après sa faune de mollusques.

Dans la série sédimentaire, les variations latérales de faciès, de puissance, de couleur, et de richesse fossilifère sont souvent importantes et rapides [Azmany-Farkhany *et al.*, 1986]. À ce jour, seules les faunes, et principalement celles de sélaciens, permettent la datation fiable des couches et leurs corrélations d'un site et d'un bassin à l'autre. Toutefois, de récentes études chemostratigraphiques basées sur les isotopes stables du carbone et de l'oxygène ont fourni de nouveaux éléments de datation et de corrélation globales, par exemple avec la reconnaissance du Séländien dans la succession de Sidi Chennane [Yans *et al.*, 2013, Kocsis *et al.*, 2014].

On observe une augmentation générale de l'épaisseur des phosphates du nord-est vers le sud-ouest dans le bassin des Oulad Abdoun, qui se poursuit et atteint son maximum dans le bassin des Ganntour et les bassins atlasiques (Meskala et Souss) (fig. 6). Cette observation avait déjà été faite par Arambourg [1952]. Cette série phosphatée est en effet très condensée dans la partie nord-est du bassin des Oulad Abdoun (environs de Oued Zem) où elle fait moins de 20 mètres d'épaisseur, et extrêmement développée dans la partie sud du même bassin

(environs d'El Borouj). La série est aussi très épaisse dans la zone de Benguéir (bassin des Ganntour) où elle peut atteindre 45 mètres d'épaisseur, ainsi que dans les bassins atlasiques (Meskala et Souss) où la série excède 300 mètres (Oued Erguita), indiquant une plus forte subsidence.

Paléogéographie et paléoenvironnement (fig. 7)

Sur l'ensemble de la plateforme atlantique bordant le Craton arabo-africain, du Crétacé supérieur jusqu'à l'Éocène, les dépôts de phosphates se sont accumulés dans une mer chaude et peu profonde ; ils seraient liés à des upwellings riches en matières organiques [Lucas et Prévôt-Lucas, 1996].

Les bassins à phosphates du Maroc formaient probablement un ou plusieurs golfes s'ouvrant sur l'océan Atlantique. Pour certains auteurs, il existerait au moins trois golfes distincts s'ouvrant sur l'Atlantique (Oulad Abdoun-Ganntour, Ouarzazate-Essaouira et Souss) [Gauthier, 1960 ; Boujo, 1976 ; Belfkira, 1980]. Cependant, des travaux plus récents suggèrent que tous ces golfes n'en formaient probablement qu'un seul, constituant ainsi une immense mer intérieure, la « Mer des Phosphates » [Salvan, 1986 ; Herbig, 1991 ; Trappe, 1991 ; Meulenkamp *et al.*, 2000] (fig. 7).

La série condensée de la partie nord-est du bassin des Oulad Abdoun s'est probablement déposée dans un milieu de haute énergie proche du rivage, à proximité du Massif Central paléozoïque, ce qui expliquerait la présence de restes de vertébrés terrestres (dinosaures, ptérosaures, mammifères). La séquence la plus complète du bassin des Ganntour s'est, quant à elle, probablement déposée dans un environnement marin plus subsident (mais pas nécessairement plus profond) et plus calme [Office Chérifien des Phosphates, 1989 ; Lucas et Prévôt-Lucas, 1996].

Origine des phosphates

La genèse des gisements de phosphate sédimentaire (phosphatogénèse) est un phénomène complexe qui implique l'interaction et la combinaison de nombreux facteurs, tels que les conditions tectoniques, géomorphologiques, climatiques, biochimiques et biologiques [Lucas et Prévôt-Lucas, 1995 ; Föllmi, 1996]. Les phosphates sédimentaires ont une origine essentiellement biogénique, et sont appelés bioproductites. L'abondance de phosphate dans de telles séries est généralement attribuée à des phénomènes de phosphatation précoce de divers éléments biogènes (pellets, os, dents de poissons, coprolithes), en lien avec une productivité accrue et une forte disponibilité en nutriments [e.g. Föllmi, 1996 ; Ben Hassen, 2010 ; Suan *et al.*, 2012]. De récents travaux ont montré le rôle clef des bactéries dans la précipitation

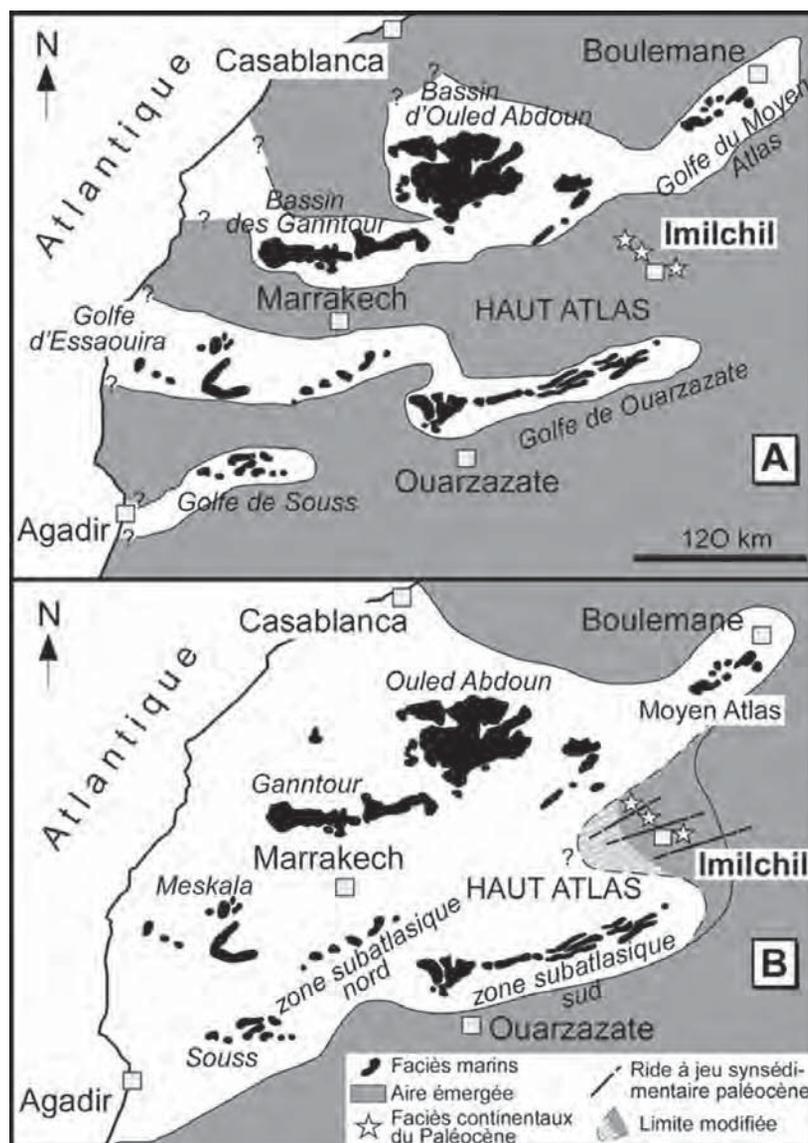


Fig. 7. – Reconstitutions paléogéographiques de la mer épicontinentale des phosphates du Maroc. A, étroit golfe orienté Est-Ouest mettant en relation les bassins des Oulad Abdoun et des Ganntour, d'après Gauthier [1960] ; B, vaste mer intérieure couvrant les bassins des Oulad Abdoun, des Ganntour, de Ouarzazate et du Souss, d'après Trappe [1991]. Modifié d'après Charrière *et al.* [2009].

Fig. 7. – Palaeogeographical reconstructions of the Moroccan epicontinental phosphate seas. A, narrow West-East oriented gulf connecting the Oulad Abdoun and Ganntour basins, after Gauthier [1960] ; B, wide interior seaway covering the Oulad Abdoun, Ganntour, Ouarzazate and Souss basins, after Trappe [1991]. Modified from Charrière *et al.* [2009].

des phosphates organiques de ces gisements [Cosmidis *et al.*, 2013]. Des phases répétées de remaniement par les courants ou les tempêtes auraient ensuite concentré par vannage ces éléments ainsi « préfossilisés » en milieu peu profond [e.g. Föllmi, 1996 ; Ben Hassen, 2010 ; Suan *et al.*, 2012]. Au Maroc, les conditions favorables au développement de séries phosphatées seraient liées au développement, le long de la côte de l'océan Atlantique, de courants profonds ascendants d'eaux froides océaniques (upwellings), riches en nutriments. La phase détritique/terrigène est généralement très pauvre dans les faciès phosphatés, excepté dans le niveau 6 (Maastrichtien basal) de Benguérir (bassin des Ganntour) où les grains de sable siliceux sont abondants.

Systematique

Généralités et premières découvertes

Une des principales caractéristiques de ces phosphates est leur extrême richesse en restes de vertébrés fossiles. Les faunes marines y sont prépondérantes par rapport aux faunes d'origine terrestre (correspondant très probablement à des cadavres charriés depuis l'arrière-pays continental), et représentent plus de 96 % de l'ensemble des taxons trouvés. Ces faunes incluent des représentants de pratiquement tous les grands groupes de vertébrés, à l'exception des amphibiens : poissons cartilagineux (sélaciens), poissons osseux (actinoptérygiens), reptiles (marins et continentaux) et mammifères (continentaux).

Les premières mentions de vertébrés fossiles dans les phosphates du Maroc datent des années 1920 et sont dues aux travaux de Brives [1919], Joleaud [1922] et Depéret et Russo [1924, 1925]. Dans son article consacré aux phosphates du Maroc, Brives [1919] a brièvement fait état de la présence dans l'Eocène d'un crocodyliforme proche du *Dyrosaurus* tunisien et de plusieurs espèces de sélaciens. Joleaud [1922] a établi la présence de faunes de sélaciens dans le Crétacé. Des restes isolés provenant de Melgou (partie nord-est du bassin des Oulad Abdoun) ont été décrits par Depéret et Russo [1924, 1925] et attribués à diverses espèces de sélaciens et de reptiles marins (le squamate mosasauridé *Leiodon anceps* et le crocodyliforme dyrosauridé *Dyrosaurus phosphaticus*).

POISSONS CARTILAGINEUX (CHONDRICHTHYENS)

(FIG. 8, TABL. II, PL. 1-2)

Les chondrichthyens (sélaciens ou élasmobranches, qui regroupent les requins, les raies et leur groupe-frère les chimères) constituent le groupe le plus diversifié et, de loin, le plus

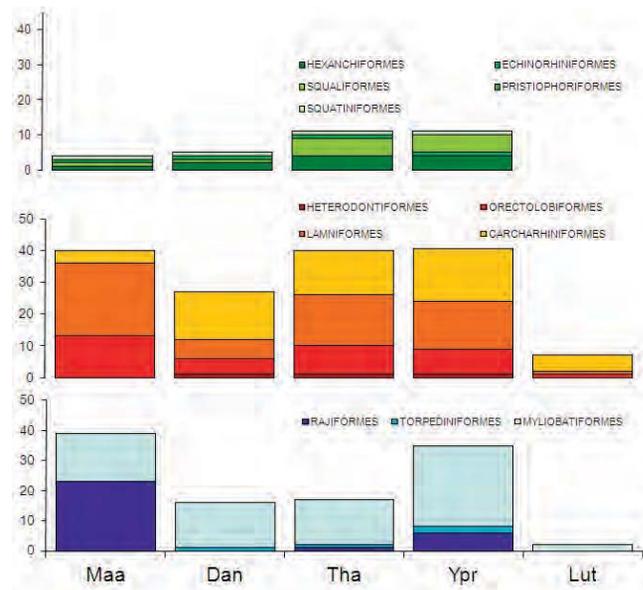


Fig. 8. – Diversité spécifique globale des ordres de Sélaciens présents dans les phosphates du Maroc. Abréviations : Dan, Danien ; Lut, Lutétien ; Maa, Maastrichtien ; Tha, Thanétien ; Ypr, Yprésien. Base de données d'H. Cappetta.

Fig. 8. – *Global specific diversity of selachian orders known in the phosphates of Morocco. Abbreviations: Dan, Danian; Lut, Lutetian; Maa, Maastrichtian; Tha, Thanetian; Ypr, Ypresian. Database from H. Cappetta.*

abondant des communautés de vertébrés des phosphates crétacés-paléogènes du Maroc. Avec 250 espèces recensées en l'état actuel des connaissances, ils représentent, en plus de leur intérêt purement paléontologique, un outil biostratigraphique de référence pour la datation et la corrélation des phosphates de l'ensemble de la marge sud-téthysienne et au-delà (Afrique de l'Ouest, Brésil). Ces vertébrés, caractérisés par un squelette cartilagineux peu favorable à leur fossilisation, sont surtout représentés par des dents isolées, conservées en grandes quantités dans certains horizons, ainsi que par des vertèbres. Ils sont d'une grande importance pour l'étude des dépôts des phosphates marocains. À noter que le nombre très important de dents présentes dans certains horizons résulte du fait que les requins et les raies renouvellent en permanence leurs dents tout au long de leur vie.

Depuis la publication de la monographie d'Arambourg [1952], d'importants progrès ont été accomplis non seulement dans la systématique des sélaciens actuels et fossiles mais aussi dans la connaissance de leur denture, notamment en ce qui concerne la variabilité morphologique des dents liée à leur emplacement sur les mâchoires, à l'ontogénie et/ou au dimorphisme sexuel. De plus, les découvertes des faunes fossiles se sont depuis multipliées aussi bien au Maroc qu'à travers le monde. En outre, les techniques de prélèvements (lavage-tamissage) se sont perfectionnées, avec l'usage de tamis à mailles très fines non encore utilisés à

TABL. II. – Liste faunique des poissons chondrichthyens. Abréviations : DAN, Danien ; MAA, Maastrichtien ; PAL, Paléocène ; PALG, Paléogène ; THA, Thanétien ; YPR, Yprésien.

Références : Arambourg [1935, 1952] ; Cappetta [1981-1989, 1992] ; Gheerbrant et al. [2003 ; Noubhani [1993] ; Noubhani et Cappetta [1992, 1994, 1995, 1997, 2002].

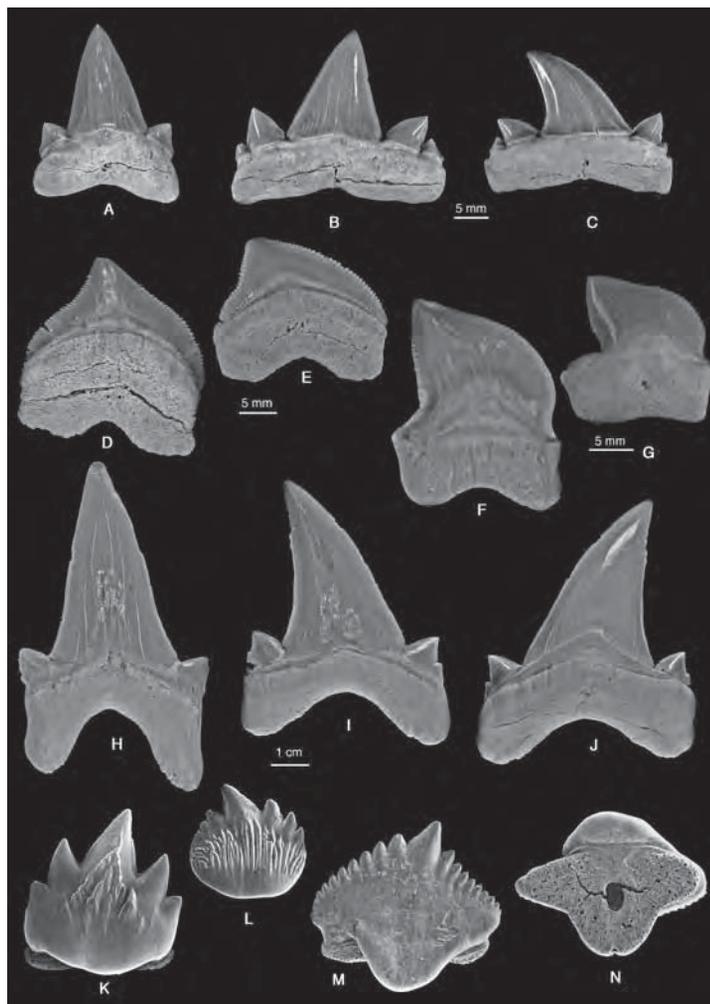
TABL. II. – Faunal list of chondrichthyan fishes. Abbreviations: DAN, Danian; MAA, Maastrichtian; PAL, Palaeocene; PALG, Palaeogene; THA, Thanetian; YPR, Ypresian.

References : Arambourg [1935, 1952]; Cappetta [1981-1989, 1992]; Gheerbrant et al. [2003]; Noubhani [1993]; Noubhani and Cappetta [1992, 1994, 1995, 1997, 2002].

ORDRES	FAMILLES	GENRES	ESPÈCES	ÂGE	RÉFÉRENCES
Chimaeriformes	1	1	1	YPR	Herman, 1973; Case & Herman, 1973
Hexanchiformes	2	5	6	MAA-YPR	Voir légende
Echinorhiniformes	1	1	1	YPR	
Squaliformes	2	3	7	MAA-YPR	
Pristiophoriformes	1	1	2	MAA-THA	
Squatiniformes	1	1	2	MAA-YPR	
Heterodontiformes	1	1	2	DAN-YPR	
Orectolobiformes	5	14	33	MAA-LUT	
Lamniformes	10	23	51	MAA-LUT	
Carcharhiniformes	4	21	44	MAA-LUT	
Rajiformes	8	16	31	MAA-YPR	
Torpediniformes	2	2	3	DAN-YPR	
Myliobatiformes	8	32	67	MAA-LUT	
<i>Odontorhynchus</i>	1	1	1	YPR	

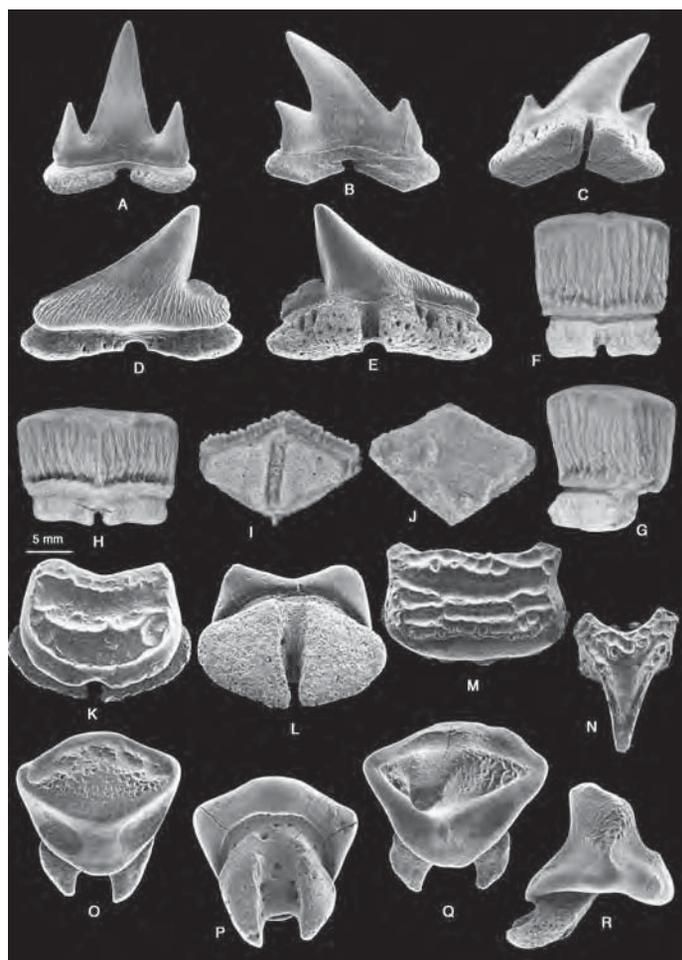
l'époque d'Arambourg. Elles ont permis la récolte de dents de petite à très petite taille (moins de 5 mm), représentant une partie non négligeable de la faune (surtout parmi les raies) ayant échappé aux investigations d'Arambourg. Finalement, le développement de l'exploitation minière des dernières décennies a permis d'avoir accès à de nombreuses coupes nouvelles et à des couches inaccessibles à l'époque d'Arambourg. De tous ces constats, il résulte que le travail d'Arambourg était devenu obsolète et nécessitait une importante révision à la lumière des données récentes concernant aussi bien les séliaciens actuels que fossiles.

La révision de ces faunes menée au cours des dernières décennies [Herman, 1973 ; Cappetta 1981-1992, 2012 ; Noubhani, 1993 ; Noubhani et Cappetta, 1992-2002] a permis de décrire de nombreuses espèces nouvelles et de revoir la position systématique de plusieurs taxons décrits et figurés par Arambourg. Le choix des ordres plus particulièrement étudiés (Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Myliobatiformes) a été motivé par leur diversité relativement élevée et surtout par le nombre important de taxons nouveaux, représentés par des



► **PLANCHE I. – Sélaciens.** A-C, *Cretolamna maroccana* (Maastrichtien, Benguéir, couche 2) ; A, dent antérieure, vue linguale ; B, dent latérale inférieure, vue linguale ; C, dent latérale supérieure, vue linguale. D-E, *Squalicorax pristodontus* ; D, dent antérieure, vue linguale (Maastrichtien, Benguéir, couche 2) ; E, dent latérale, vue linguale (Maastrichtien, Benguéir, couche 3). F-G, *Squalicorax bassanii* (Maastrichtien, Benguéir, couche 6) ; F, dent antérieure, vue labiale ; G, dent latérale, vue linguale. H-J, *Otodus obliquus* (Yprésien, Sidi Daoui) ; H, dent antérieure, vue labiale ; I-J, dent latérale ; I, vue labiale ; J, vue linguale. K-L, *Plicatoscyllium lehneri* ; K, dent antéro-latérale, vue labiale (Maastrichtien, Oulad Abdoun) ; L, dent latérale, vue labiale (Maastrichtien, Youssoufia). M-N, *Nebrius obliquus* (Yprésien, « Recette 4, sillon D ») ; M, dent antéro-latérale, vue labiale ; N, même dent, vue basale. Echelle = 5 mm.

PLATE I. – Selachians. A-C, *Cretolamna maroccana* (Maastrichtian, Benguérir, level 2) ; A, anterior tooth, lingual view ; B, lower lateral tooth, lingual view ; C, upper lateral tooth, lingual view. D-E, *Squalicorax pristodontus* ; D, anterior tooth, lingual view (Maastrichtian, Benguérir, level 2) ; E, lateral tooth, lingual view (Maastrichtian, Benguérir, level 3). F-G, *Squalicorax bassanii* (Maastrichtian, Benguérir, level 6) ; F, anterior tooth, labial view ; G, lateral tooth, lingual view. H-J, *Otodus obliquus* (Ypresian, Sidi Daoui) ; H, anterior tooth, labial view ; I-J, lateral tooth ; I, labial view ; J, lingual view. K-L, *Plicatoscyllium lehneri* ; K, antero-lateral tooth, labial view (Maastrichtian, Oulad Abdoun) ; L, lateral tooth, labial view (Maastrichtian, Youssoufia) ; M-N, *Nebrius obliquus* (Ypresian, « Recette 4, sillon » D) ; M, anterolateral tooth, labial view ; N, same tooth, basal view. Scale = 5 mm.



► **PLANCHE II. – Sélaciens.** A-C, *Abdounia africana* (Thanétien, « Recette 4 », Oulad Abdoun) ; A, dent antérieure, vue labiale ; B-C, dent latérale ; B, vue labiale ; C, vue linguale. D-E, *Palaeogaleus larachei*, dent latérale inférieure (Thanétien, Oued Zem, Oulad Abdoun) ; D, vue labiale ; E, vue linguale. F-J, *Rhombodus binkhorsti* (Maastrichtien, Benguéir, couche 2) ; F-G, dent antérieure ; F, vue linguale ; G, vue de profil ; H-J, dent latérale ; H, vue linguale ; I, vue basilaire ; J, vue occlusale. K-L, *Coupatezia reniformis*, dent antérieure d'individu femelle (Maastrichtien, Imin Tanout, niveau P2) ; K, vue occlusale ; L, vue basilaire. M-N, *Coupatezia ambroggii* (Maastrichtien, Oued Erguita, niveau A) ; M, dent latérale d'individu femelle ; N, dent antérieure d'individu mâle. O-R, *Dasyatis datasi* (Yprésien, Méra el Arech, « sillon » B) ; O-P, dent antérieure d'individu femelle ; O, vue occlusale ; P, vue basilaire ; Q-R, dent antérieure d'individu mâle ; Q, vue occlusale ; R, profil. Echelle = 5 mm.

PLATE II. – Selachians. A-C, *Abdounia Africana* (Thanetian, « Recette 4 », Oulad Abdoun); A, anterior tooth, labial view; B-C, lateral tooth; B, labial view; C, lingual view. D-E, *Palaeogaleus larachei*, lower lateral tooth (Thanetian, Oued Zem, Oulad Abdoun); D, labial view; E, lingual view. F-J, *Rhombodus binkhorsti* (Maastrichtian, Benguéir, level 2); F-G, anterior tooth; F, lingual view; G, profile view; H-J, lateral tooth; H, lingual view; I, basal view; J, occlusal view. K-L, *Coupatezia reniformis*, female anterior tooth (Maastrichtian, Imin Tanout, level P2); K, occlusal view; L, basal view. M-N, *Coupatezia ambroggii* (Maastrichtian, Oued Erguita, level A); M, female lateral tooth; N, male anterior tooth. O-R, *Dasyatis datasi* (Ypresian, Méra el Arech, « sillon » B); O-P, female anterior tooth; O, occlusal view; P, basal view; Q-R, male anterior tooth; Q, occlusal view; R, profil view. Scale = 5 mm.

espèces à dents de taille inférieure à 5 mm. C'est le cas par exemple des raies (ou batoïdes), très abondantes et diversifiées, mais dont la présence demeurerait jusqu'à présent discrète en raison de la très petite taille de leurs dents (par ex. *Dasyatis*, Pl. 2O-R) ; seules les formes à denture de type broyeur (Myliobatidae, Rhinopteridae et Rhombodontidae) étaient déjà bien connues des formations phosphatées.

Les sélaciens actuels représentent un groupe de taille relativement modeste comparé aux poissons osseux (ostéichthyens). Ils comprennent 12 ordres (9 de requins, 3 de raies), 58 familles (35 de requins, 23 de raies), 191 genres (108 requins, 83 raies) et 1131 espèces (501 requins, 630 raies). Dans la systématique adoptée ici, les 12 ordres actuels [voir Cappetta, 2012] sont tous représentés dans les phosphates du Maroc. Arambourg [1952] a recensé 95 espèces dont 4 sont propres aux phosphates de la Tunisie. Noubhani et Cappetta [1997] ont établi une liste de 218 espèces. Actuellement, la liste faunique totale des sélaciens des phosphates du Maroc, s'étageant du Maastrichtien inférieur au Lutétien inférieur, s'établit à 250 espèces (150 requins et 100 raies) réparties en 121 genres au minimum. À noter d'ailleurs, que près de 80 espèces restent pour l'instant en nomenclature ouverte et que l'attribution familiale d'un certain nombre de genres reste à préciser. Nous présentons ici succinctement un état des connaissances s'appuyant sur les travaux déjà publiés, ainsi que sur des données de terrain en grande partie inédites obtenues au cours des 15 dernières années (HC).

Hexanchiformes

Cet ordre, représenté par les requins grisets, comprend actuellement des formes pouvant atteindre une longueur de l'ordre de 5 à 6 mètres pour les plus grands *Hexanchus* RAFINESQUE, 1810, et vivant généralement en eaux assez profondes (plusieurs centaines de mètres). Les espèces de ce genre présentes dans les phosphates étaient de taille bien plus modeste, probablement inférieure à 2,5 mètres. Aux genres *Hexanchus* et *Weltonia* WARD, 1979, déjà signalés par Arambourg (sous le nom d'*Heptranchias* pour ce dernier), sont venus s'ajouter deux autres genres, *Notorynchus* AYRES, 1855 et *Notidanodon* CAPPETTA, 1975. *Notorynchus*, très rare dans les phosphates, vit actuellement sur le plateau continental, dans des eaux plutôt tempérées. *Notidanodon*, connu seulement à l'état fossile, était le plus grand des Hexanchiformes des phosphates et pouvait rivaliser sans aucun doute avec les plus grands représentants actuels de l'ordre. Le genre *Heptranchias* RAFINESQUE, 1810 n'est représenté que par une espèce, très rare, à la base de l'Yprésien. Ce genre fréquente actuellement le talus continental.

Echinorhiniformes

Les représentants de cet ordre, précédemment classés parmi les Squaliformes, occupent une place très modeste dans les associations fauniques de requins du Maroc. On n'en connaît

que quelques rares dents, attribuées à *Echinorhinus priscus* ARAMBOURG, 1952, à la base de l'Yprésien de la région de Khouribga.

Squaliformes

Cet ordre de requins est bien représenté dans les phosphates du Maroc. Très rare au Maastrichtien où seules quelques dents de *Squalus* aff. *huntensis* CASE & CAPPETTA, 1997 ont été récoltées dans le sillon X de Youssoufia (Maastrichtien supérieur), il est par contre bien représenté dans le Thanétien ainsi qu'à la base de l'Yprésien. Plusieurs espèces attribuées au genre *Squalus* LINNÉ, 1758 correspondent probablement à des genres différents. La présence du genre *Isistius* GILL, 1865, mais surtout du Dalatiidae «*Somniosus*» *crenulatus* ARAMBOURG, 1952, tout comme l'abondance des dents de *Squalus*, sont en faveur d'un environnement plus profond et/ou plus froid pour ces périodes.

Pristiophoriformes

Les requins-scies sont rares dans les phosphates du Maroc, les dents rostrales et orales du genre *Pristiophorus* MÜLLER & HENLE, 1837 ne se rencontrant que de façon épisodique du Maastrichtien supérieur au Thanétien. Les dents rostrales récoltées dans le Thanétien avaient été attribuées à tort par Herman [1973] au genre *Sclerorhynchus* WOODWARD, 1889.

Squatiformes

Les *Squatina* DUMÉRIL, 1806, ou anges de mer, occupent une place très discrète dans les faunes des phosphates. Leurs dents sont rares, bien que présentes du Maastrichtien à l'Yprésien.

Heterodontiformes

Ces requins se caractérisent, comme leur nom l'indique, par une denture très hétérodonte, avec des dents antérieures de type agrippeur et des dents latérales et postérieures de type broyeur. Ils possèdent également de forts aiguillons à l'avant des nageoires dorsales. Les dents du genre *Heterodontus* BLAINVILLE, 1816, toujours rares, et de petite taille en ce qui concerne les espèces présentes au Maroc, se rencontrent de la base du Paléocène à la base de l'Eocène.

Orectolobiformes

Cet ordre est particulièrement abondant et diversifié dans l'ensemble de la série phosphatée marocaine. Il y est représenté par au moins cinq familles comprenant 14 genres et 33 espèces. La taille de ces squales varie de quelques dizaines de centimètres pour les requins à épaulettes jusqu'à plus de 10 mètres pour les requins-baleines.

Les **Hemiscylliidae** GILL, 1862 ou requins à épaulettes, sont de petite taille (inférieure à 1 m) et ne se rencontrent actuellement que dans l’océan Indien et dans le Pacifique ouest ; le genre *Hemiscyllium* MÜLLER & HENLE, 1838 est même localisé autour de l’Australie et de la Nouvelle-Guinée. Dans les phosphates, on les rencontre dans le Maastrichtien inférieur où leurs dents, de très petite taille, restent rares malgré l’utilisation de tamis à maille de 400 microns. Ils sont bien plus abondants dans l’Yprésien avec le genre *Chiloscyllium* MÜLLER & HENLE, 1837.

Les **Orectolobidae** JORDAN & FOWLER, 1903 ou requins-tapis, se rencontrent actuellement en Australie et en Asie du Sud-Est. Certains *Orectolobus* BONAPARTE, 1834 actuels peuvent dépasser 3 mètres de longueur. Leurs représentants fossiles des phosphates (par ex. *Squatiscyllium* CAPPETTA, 1980) étaient de taille beaucoup plus modeste, de l’ordre de 1,50 mètre pour les plus grands. Ils restent toujours rares et n’apparaissent que dans le Thanétien.

Les **Brachaeluridae** APPLGATE, 1972 demeurent extrêmement rares et sont cantonnés au Paléocène, avec le genre *Eostegostoma* HERMAN, 1977.

Les **Ginglymostomatidae** GILL, 1862 ou requins-nourrices, sont fréquents et diversifiés tout au long de la série phosphatée. Les formes de grande taille, comme *Ginglymostoma* MÜLLER & HENLE, 1837, apparaissent dès le Maastrichtien. Le genre *Nebrius* RÜPPELL, 1837 (Pl. 1M-N) apparaît dès le Danien mais n’est relativement abondant qu’à l’Yprésien. Le genre *Plicatoscyllium* CASE et CAPPETTA, 1997 (pl. 1K-L) est cantonné au Maastrichtien.

Les **Rhincodontidae** GARMAN, 1913 ou requins-baleines, sont les plus grands séléciens actuels. Ils sont pélagiques, planctonophages, de répartition circum-tropicale et atteignent couramment 12 mètres de longueur. Leurs dents sont par contre très réduites, de l’ordre de quelques millimètres. La famille est représentée dans les phosphates thanétiens et yprésiens par le genre *Palaeorhincodon* HERMAN, 1974 qui n’est jamais abondant.

Lamniformes

Avec 10 familles, 23 genres et 51 espèces, cet ordre est, de loin, le plus diversifié et le plus abondant des phosphates du Maroc. Il renferme des prédateurs de taille moyenne à grande, avec en particulier le plus emblématique d’entre eux, *Otodus obliquus* (AGASSIZ, 1838), fréquent dans l’Yprésien, qui pouvait atteindre 5 à 6 mètres de longueur et dont les dents (pl. 1H-J) figurent sur les armoiries de la ville de Khouribga et de l’Office Chérifien des Phosphates. D’autres grands prédateurs sont présents à la base du Maastrichtien, en particulier *Scapanorhynchus rapax* (QUAAS, 1902), mais aussi *Cretolamna maroccana* (ARAMBOURG, 1935) (pl. 1A-C) ou *Squalicorax pristodontus* (AGASSIZ, 1835), un « cousin » du requin-tigre du point de vue de la morphologie dentaire (pl. 1D-E). Le genre *Squalicorax* WHITLEY, 1939 est d’ailleurs

un des éléments majeurs des associations du Maastrichtien marocain, avec en particulier une grande diversité spécifique au Maastrichtien inférieur. Au Paléocène, on peut noter également la présence de *Palaeocarcharodon orientalis* (SINZOW, 1899), qui pouvait concurrencer en taille les grands prédateurs du Crétacé terminal, mais pas toutefois ceux de l'Éocène inférieur comme *Otodus*.

Les **Odontaspidae** MÜLLER & HENLE, 1839, très discrets au cours du Maastrichtien avec la seule espèce *Carcharias heathi* CASE & CAPPETTA, 1997, deviennent particulièrement abondants et diversifiés dès la base du Paléocène, avec une douzaine d'espèces recensées. De taille déjà respectable, de l'ordre de 2 à 3 mètres, certains représentants de cette famille constituaient un groupe de redoutables prédateurs.

Les **Mitsukurinidae** JORDAN, 1898 renferment des espèces de taille très différentes. L'espèce *Scapanorhynchus rapax*, limitée à la base du Maastrichtien, et dont les dents antérieures pouvaient atteindre 7 cm de hauteur, était de loin le plus grand prédateur de cette période parmi les requins, avec une taille que l'on peut estimer à environ 5 mètres. Le genre *Anomotodon* ARAMBOURG, 1952 renferme une espèce de petite taille (*Anomotodon plicatus* ARAMBOURG, 1952) dans le Maastrichtien et une autre de taille moyenne (*Anomotodon* sp.) dans le Thanétien. Il devient extrêmement rare à l'Yprésien.

Les **Lamnidae** MÜLLER & HENLE, 1838 sont représentés par deux espèces qui ne dépassaient probablement pas 3 mètres de longueur. L'une, assez rare, présente dans le Thanétien et attribuée à « *Isurus* » *schoutedeni* (HERMAN, 1972), l'autre, *Isurolamna inflata* (LERICHE, 1905), beaucoup plus abondante, présente dans le Thanétien et l'Yprésien.

Les **Otodontidae** GLICKMAN, 1964 sont particulièrement bien représentés dans les dépôts du Maroc dont ils constituent un des éléments majeurs et caractéristiques des associations du Maastrichtien, à côté des Anacoracidae. En raison de leur taille, qui pouvait atteindre et même dépasser les 3 mètres, ils représentaient un groupe de prédateurs redoutables. *Cretolamna maroccana* (ARAMBOURG, 1935) (pl. 1A-C) est une espèce particulièrement abondante dans le Maastrichtien supérieur et la présence constante de nombreuses dents de cette espèce près de carcasses de grands reptiles marins pourrait indiquer qu'elle avait un comportement de charognard quand l'occasion se présentait, tout comme les *Squalicorax* d'ailleurs.

Les **Otodontidae** GLICKMAN, 1964 renferment le genre *Otodus* (pl. 1H-J), le plus célèbre de la faune yprésienne et certainement le genre de la série phosphatée le plus connu au monde. Avec une taille probable de 5-6 mètres, c'était non seulement le plus grand prédateur marin de l'époque, mais aussi le plus grand ayant vécu dans la mer des phosphates, toutes époques confondues. Le genre *Parotodus* CAPPETTA, 1980, présent à la base de l'Yprésien, était de taille plus modeste et beaucoup plus rare.

Les **Serratolamnidae** LANDEMAINE, 1991 sont surtout communs dans la moitié supérieure du Maastrichtien, avec *Serratolamna serrata* (AGASSIZ, 1838).

Les **Alopiidae** BONAPARTE, 1838 ou requins-renards, de moeurs plutôt pélagiques, sont extrêmement rares et localisés à la base de l'Yprésien, avec la seule espèce *Alopias denticulatus* CAPPETTA, 1981.

Les **Anacoracidae** CASIER, 1947 sont un des éléments dominants et caractéristiques des associations fauniques du Maastrichtien avec surtout *Squalicorax pristodontus* (AGASSIZ, 1835) (pl. 1D-E). Ils étaient de taille moyenne à grande, atteignant probablement 3 à 4 mètres de longueur. Ils sont caractérisés par une denture de type coupeur, avec des dents comprimées labio-lingualement et à tranchants fortement découpés qui en faisaient des prédateurs efficaces. La denture de *Squalicorax* (pl. 1D-G) ressemble à celle du requin-tigre actuel (*Galeocerdo cuvier* (PÉRON & LESUEUR, 1822)), bien qu'il n'y ait pas de relation de parenté directe entre les deux groupes. Il est probable que *Squalicorax* se soit attaqué aux tortues de la mer maastrichtienne, à l'instar de *Galeocerdo* vis-à-vis des chéloniens marins actuels. Le genre *Squalicorax* présentait une grande diversité spécifique au Maastrichtien inférieur avec pas moins de 5 espèces distinctes (pl. 1F-G).

Le genre *Pseudocorax* PRIEM, 1897, attribué jusqu'ici aux Anacoracidae, est maintenant classé dans une famille différente, les **Pseudocoracidae** CAPPETTA, 2012.

Le genre *Palaeocarcharodon* CASIER, 1960, qui était un des grands prédateurs des phosphates du Maroc, présent du Danien au Thanétien, est pour l'instant de statut familial incertain, mais représente certainement une nouvelle famille.

Carcharhiniformes

Cet ordre est représenté par quatre familles totalisant plus d'une quarantaine d'espèces. Ces requins étaient de taille plutôt modeste, de l'ordre de 3 mètres pour les plus grands, comme le requin tigre actuel (*Galeocerdo* MÜLLER & HENLE, 1837).

Les **Triakidae** GRAY, 1851 sont rares et peu diversifiés au Maastrichtien et surtout bien représentés durant le Paléocène avec le genre *Palaeogaleus* GURR, 1962 (pl. 2D-E). Comme actuellement, ils étaient de taille modeste, inférieure à 2 mètres.

Les **Carcharhinidae** JORDAN & EVERMANN, 1896, absents au Maastrichtien et dont la présence reste très discrète au cours du Paléocène, deviennent abondants et diversifiés à partir de la base de l'Yprésien où ils constituent une composante caractéristique de la faune. Leur arrivée massive, avec en particulier *Abdounia* CAPPETTA, 1980 de grande taille et *Physogaleus* CAPPETTA, 1980, marque la base de l'Eocène inférieur. Le genre *Abdounia* est représenté au Thanétien par une espèce de petite taille mais très abondante, *A. africana* ARAMBOURG, 1952 (pl. 2A-C).

Les **Scyliorhinidae** GILL, 1862, avec une vingtaine d'espèces, sont de loin les carcharhiniformes les plus diversifiés. Ils étaient tous de petite taille, les plus grands (*Premontreia* CAPPETTA, 1992) n'atteignant probablement pas 2 mètres de longueur.

Les **Hemigaleidae** HASSE, 1879 ne sont connus que par quelques dents de la couche 0 (Yprésien moyen) de Daoui (nord-est du bassin des Oulad Abdoun). Il s'agit des plus anciens représentants de la famille.

Rajiformes

Dans les phosphates du Maroc, cet ordre de raies compte au minimum 8 familles, dont 4 sont uniquement fossiles et cantonnées au Crétacé (Hypsobatidae, Parapalaeobatidae, Sclerorhynchidae et Ptychotrygonidae), 16 genres et 31 espèces.

Les dents de **Rhinobatidae** MÜLLER & HENLE, 1837 ou raies-guitares, ne sont pas très rares dans certains niveaux des phosphates marocains mais, en raison de leur très petite taille, elles ont longtemps échappé aux investigations. Elles sont surtout présentes dans le Maastrichtien et deviennent beaucoup plus rares dans les niveaux paléocènes et éocènes. Du fait d'une connaissance encore imparfaite des formes actuelles, la systématique de ce groupe est encore confuse et l'attribution de la plupart des espèces fossiles au genre *Rhinobatos* LINCK, 1790 devra être revue [Cappetta, en prép.].

Les **Pristidae** BONAPARTE, 1838 ou poissons-scies, font leur apparition à l'extrême base de l'Yprésien et ne sont pas du tout connus dans les niveaux thanétiens immédiatement sous-jacents. Ils ne sont jamais abondants et, jusqu'ici, seules leurs dents rostrales ont pu être découvertes, leurs dents orales étant inconnues dans les mêmes formations.

Les **Rhynchobatidae** GARMAN, 1913, font leur apparition au Maastrichtien inférieur, où ils restent toutefois particulièrement rares. Au Maastrichtien supérieur, des dents rappelant celles de *Rhynchobatus* MÜLLER & HENLE, 1837 ont été récoltées à Imin Tanout. Leur appartenance au genre *Rhynchobatus* s.s. reste toutefois à confirmer.

Les **Hypsobatidae** CAPPETTA, 1992, **Parapalaeobatidae** CAPPETTA, 1992 et **Ptychotrygonidae** KRIWET *et al.*, 2009, ne sont connus que par des dents isolées alors que les **Sclerorhynchidae** CAPPETTA, 1974, ou poissons-scies crétacés, sont connus par des squelettes complets dans le Crétacé supérieur du Liban, et même, depuis peu, par des rostres plus ou moins complets provenant des phosphates du Maroc (*Schizorhiza* WEILER, 1930). La ressemblance de ces poissons-scies crétacés avec les actuels n'est que superficielle et, en aucun cas, ils ne peuvent être considérés comme leurs ancêtres, comme on l'a crû pendant longtemps. Ils constituent un cas remarquable de convergence morphologique, tout comme les requins-scies (Pristiophoridae) qui eux sont des requins [Cappetta, 1974].

Trois genres (*Erguitaia* CAPPETTA, 1989, *Hamrabatis* CAPPETTA, 1991 et *Tanoutia* NOUBHANI & CAPPETTA, 1995) connus seulement dans le Maastrichtien sont des rajiformes dont le statut familial n'est pour l'instant pas défini. Il est probable que les trois appartiennent à des familles différentes.

Myliobatiformes

Cet ordre de raies est largement représenté dans les phosphates du Maroc.

Les **Dasyatidae** JORDAN, 1888 ou pastenagues (raies à aiguillons caudaux), commencent à être présents, mais de façon discrète, dès le Maastrichtien. Ils sont bien représentés au Paléocène, surtout au Danien, mais se raréfient à l'Yprésien.

A côté des Dasyatidae proprement dits, on rencontre de nombreux taxons attribuables à des **Dasyatoidea** incertae fam., dont la plupart d'ailleurs, représente certainement des familles actuellement disparues. Un des genres les plus abondants et les plus caractéristiques est *Coupatezia* CAPPETTA, 1982 (pl. 2K-N). Bien que seulement connu par des dents isolées, ce genre était vraisemblablement proche morphologiquement des Dasyatidae. À noter d'ailleurs que les genres *Coupatezia* et *Dasyatis* RAFINESQUE, 1810 (pl. 2O-R) semblent s'exclure mutuellement et ne sont jamais en égale abondance en association.

Les **Gymnuridae** FOWLER, 1934 ou raies-papillons, apparaissent au Thanétien avec le genre *Gymnura* VAN HASSELT, 1823. Leurs dents sont particulièrement petites (environ 1 mm) par rapport à leur envergure d'environ 1,5 mètre. *Ouledia* CAPPETTA, 1986 ne se rencontre que dans l'Yprésien supérieur.

Les **Myliobatidae** BONAPARTE, 1838 ou raies-mourines, pouvaient atteindre de grandes tailles, tout comme dans la nature actuelle. Cette famille est connue par des dents isolées, plus rarement par des plaques dentaires, trouvées souvent en abondance dans certains niveaux, en particulier le Thanétien et l'Yprésien. Au Danien, cette famille n'est représentée que par une seule espèce assez rare, à dents de très grande taille. Cette famille est totalement absente des niveaux maastrichtiens, bien qu'on la connaisse dès le Campanien en Amérique du Nord [Welton et Farish, 1993], et au Maastrichtien dans d'autres régions d'Afrique [Tabaste, 1963 ; Cappetta, 1972], d'Europe [Soler-Gijon et Lopez-Martinez, 1998] ou d'Asie [Prasad et Cappetta, 1993]. La diversité générique est importante, avec des genres uniquement fossiles comme *Lophobatis* CAPPETTA, 1986, *Leidybatis* CAPPETTA, 1986 ou *Pseudaetobatus* CAPPETTA, 1986, aux adaptations dentaires sans équivalent de nos jours.

Les **Rhinopteridae** JORDAN & EVERMANN, 1896 sont surtout présents à l'Yprésien, sans toutefois être abondants. Par rapport aux Myliobatidae, cette famille occupe une place modeste dans les associations fauniques, avec 2 espèces du seul genre *Rhinoptera* CUVIER, 1829.

Les **Mobulidae** GILL, 1893 ou raies-mantas, sont assez diversifiés dans les phosphates du Maroc, avec 9 espèces reconnues du Danien à l'Yprésien supérieur. Toutefois leurs dents ne sont jamais communes, en dehors de celles du genre *Burnhamia* CAPPETTA, 1976, qui est de loin le plus abondant et le plus intéressant sur le plan stratigraphique. En effet, du Thanétien à l'Yprésien supérieur, on observe une diminution de la taille de ses dents, couplée à une atténuation progressive de l'ornementation de leur face occlusale [Noubhani et Cappetta, 1992].

Les **Rhombodontidae** CAPPETTA, 1987, ne sont présents que dans le Maastrichtien, dont ils représentent d'ailleurs un des éléments caractéristiques. Possédant une denture de type broyeur, ils sont connus par de nombreuses dents isolées. À la base du Maastrichtien, à l'Oued Erguita, *Rhombodus meridionalis* ARAMBOURG, 1952, espèce de petite taille, est particulièrement abondante, alors qu'elle est beaucoup plus rare dans les niveaux contemporains du bassin des Ganntour. *R. binkhorsti* DAMES, 1881 (pl. 2F-J), aux dents de taille nettement supérieure, est surtout bien représentée dans le Maastrichtien supérieur des bassins des Ganntour et des Oulad Abdoun.

Torpediniformes

Les torpilles ou raies électriques sont rares dans les phosphates et représentées par deux familles. Les **Narcinidae** GILL, 1862 ne sont connus que par un nombre réduit de dents appartenant au genre *Narcine* HENLE, 1834 récoltées dans l'Yprésien supérieur. Les **Torpedinidae** BONAPARTE, 1838 ont livré de rares dents du genre fossile *Eotorpedo* WHITE, 1934, du Danien jusqu'à l'Yprésien inférieur.

Autres sélaciens

Cas d'*Odontorhynchus* БÖHM, 1926 : ce genre, décrit à l'origine sur des dents provenant de l'Eocène probablement supérieur d'Afrique du Sud-Ouest, avait été interprété comme un téléostéen. Tombé dans l'oubli pendant des décennies, sa vraie nature, à savoir un sélacien, fut ré-interprétée [Cappetta, 1981]. Toutefois, sa position systématique précise au niveau ordinal et familial reste à établir.

Il est intéressant de noter qu'à côté des ordres passés en revue ci-dessus, tous encore représentés dans la nature actuelle, deux autres ordres connus seulement à l'état fossile (Hybodontiformes et Synechodontiformes) sont étonnamment totalement absents dans les phosphates du Maroc. Les Hybodontiformes sont pourtant connus en Amérique du Nord jusqu'au Maastrichtien, tandis que les Synechodontiformes ont des représentants en Europe et en Amérique du Nord jusqu'au Paléocène supérieur.

Pour l'instant, 12 genres de sélaciens sont connus exclusivement dans les phosphates du Maroc : 4 dans le Maastrichtien (*Dasyrhombodus* NOUBHANI & CAPPETTA, 1994, *Ganntouria*

NOUBHANI & CAPPETTA, 1997, *Ixobatis* NOUBHANI & CAPPETTA, 1995, *Tanoutia* NOUBHANI & CAPPETTA, 1995), 3 dans le Danien (*Danogaleus* NOUBHANI & CAPPETTA, 1997, *Ishaquia* NOUBHANI & CAPPETTA, 1995, *Myliodasyatis* NOUBHANI & CAPPETTA, 1997), 2 dans le Danien et le Thanétien (*Delpitia* NOUBHANI & CAPPETTA, 1997, *Porodermoides* NOUBHANI & CAPPETTA, 1997) et 3 dans le Thanétien (*Heterobatis* NOUBHANI & CAPPETTA, 1997, *Hologinglymostoma* NOUBHANI & CAPPETTA, 1997, *Khouribgaleus* NOUBHANI & CAPPETTA, 1997), ce qui représente 10,34 % de l'ensemble de la faune. Ce nombre est appelé à augmenter, certains des taxons laissés en nomenclature ouverte représentant des genres nouveaux inconnus à ce jour en dehors du Maroc.

Chimères

Les restes de chimères sont très rares dans les phosphates du Maroc. Une dent mandibulaire a été signalée par Herman [1973] dans l'Yprésien de Sidi Daoui (nord-est du bassin des Oulad Abdoun) et un fragment d'aiguillon provenant de la base de l'Yprésien de la tranchée REI (zone de Sidi Daoui également) a été attribué à *Edaphodon* cf. *bucklandi* (AGASSIZ, 1843) [Case et Herman, 1973]. Finalement, quelques restes ont également été trouvés dans le Paléocène (obs. pers. E. Gheerbrant et identification P. Janvier). Cette rareté est certainement liée au fait que les chimères actuelles vivent en eaux profondes dans les régions tropicales et tempérées chaudes ; on peut penser qu'il en était de même pour les chimères vivant lors du dépôt de la série phosphatée du Maroc.

Intérêt des faunes de sélaciens

Par leur diversité, les faunes de sélaciens des phosphates du Maroc nous renseignent sur les différentes communautés qui se sont succédées au cours du temps et constituent une référence de premier ordre au niveau mondial. Par leur présence dans la plupart des niveaux, ces faunes ont permis d'établir une séquence biostratigraphique détaillée sur une période d'une vingtaine de millions d'années. C'est d'ailleurs grâce à leur étude qu'Arambourg [1935, 1952] a pu établir une biostratigraphie détaillée, ainsi qu'une datation de l'ensemble de la série phosphatée du Maroc, par comparaison avec les faunes connues d'Europe et d'autres régions du monde. D'autre part, grâce à leur pouvoir de résolution stratigraphique assez satisfaisant, plusieurs lignées ont pu être utilisées à des fins chronostratigraphiques et pour des corrélations entre bassins ou entre régions parfois éloignées [Noubhani et Cappetta, 1992, 1994]. Enfin, en raison de leur place au sommet de la chaîne trophique marine, les sélaciens sont très sensibles aux perturbations de tous ordres, en particulier aux changements de l'environnement (variations climatiques, modifications paléogéographiques, etc...).

Les faunes de sélaciens des phosphates marocains sont devenues, en raison de leur richesse et de leur distribution stratigraphique précisée sur une assez longue période (environ 24 Ma), une référence pour l'étude des faunes contemporaines à travers le monde aussi bien pour les corrélations stratigraphiques que pour les relations paléobiogéographiques, à l'échelle régionale (Maghreb, Afrique sub-saharienne et Proche-Orient) et intercontinentale (Europe et Amériques). Ces faunes ont également permis d'évaluer l'importance des phénomènes d'extinction et de renouvellement faunique sur plusieurs étages, et en particulier à la limite K/Pg [Cappetta, 1987 ; Noubhani, 2010 ; Noubhani et Cappetta, 1997] (fig. 8). Entre le Maastrichtien et le Danien on note une chute de la diversité aussi bien spécifique que générique, cette dernière étant toutefois moins marquée. À partir du Danien, le nombre d'espèces augmente de façon linéaire pour atteindre 88 espèces à l'Yprésien. La chute drastique du nombre de genres et d'espèces entre l'Yprésien et la base du Lutétien est à mettre en rapport avec le très faible échantillon lutétien et ne saurait refléter la variation réelle des assemblages fauniques. Au niveau des genres, l'augmentation est plus forte entre Danien et Thanétien qu'entre Thanétien et Yprésien.

POISSONS OSSEUX (ACTINOPTÉRYGIENS) (TABL. III, PL. 3)

Les téléostéens représentent plus de 99 % des espèces actuelles d'actinoptérygiens et près de la moitié de celles de vertébrés. Les 26 840 espèces, distribuées en 448 familles et 4278 genres [Nelson, 2006], se rencontrent dans tous les habitats marins et dulçaquicoles, de - 11 000 m de profondeur à + 4500 m d'altitude, des sources chaudes (43°C) aux eaux polaires (- 1,80°C) [Helfman *et al.*, 1997].

L'origine du groupe a longtemps été débattue et ce n'est qu'avec l'avènement de la méthode cladistique que des auteurs tels que Patterson et Rosen [1977] et Nelson [1969] ont pu confirmer sa monophylie. Avant cela, de nombreuses classifications et divers scénarios évolutifs avaient été proposés, passant d'une classification fondée sur le type d'écaille proposée par Agassiz [1833-1844] à des études plus récentes de Greenwood *et al.* [1966] qui voyaient au sein des téléostéens une triple origine à partir d'un ancêtre pholidophoriforme.

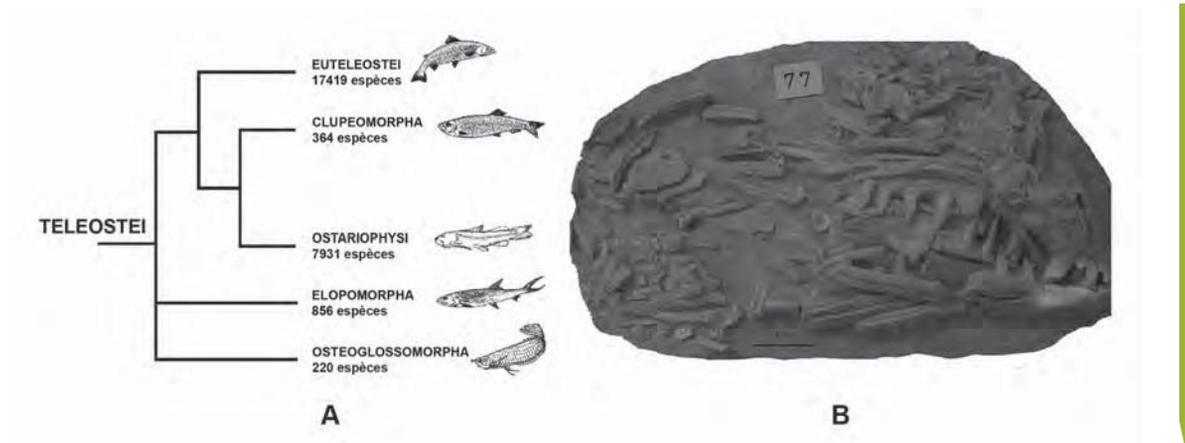
Le registre fossile des téléostéens est très riche et débute dès le Trias inférieur, avec le genre *Pholidophorus*. Ils sont bien représentés dans les gisements jurassiques mais ce n'est qu'à partir du Crétacé qu'ils vont réellement se diversifier, avec l'apparition de clades majeurs tels que les Clupeomorpha, les Ostariophysii, les Euteleostei, etc. (pl. 3A). Au Cénozoïque, leur diversification s'intensifie et ils représentent la grande majorité des fossiles d'actinoptérygiens retrouvés ; la faune alors en place s'apparente très fortement aux assemblages actuels.

TABL. III. – Liste faunique des poissons actinoptérygiens. Abréviations : DAN, Danien ; MAA, Maastrichtien ; PAL, Paléocène ; PALG, Paléogène ; THA, Thanétien ; YPR, Yprésien.

TABL. III. – Faunal list of actinopterygian fishes. Abbreviations: DAN, Danian; MAA, Maastrichtian; PAL, Palaeocene; PALG, Palaeogene; THA, Thanetian; YPR, Ypresian.

GROUPES		ESPÈCES	ÂGE	RÉFÉRENCES
PYCNODONTIFORMES	Pycnodontidae	<i>Phacodus punctuatus</i>	MAA	Arambourg, 1952
AULOPIFORMES	Enchodontidae	<i>Enchodus libycus</i>	MAA	Arambourg, 1952 ; El Houssaini, en prép.
		<i>Enchodus bursauxi</i>	MAA	Arambourg, 1952
		<i>Enchodus elegans</i>	MAA	Arambourg, 1952
	Dercetidae	<i>Stratodus apicalis</i>	MAA	Arambourg, 1952
ICHTHYODECTIFORMES	Sauroidontidae	<i>Saurodon, Saurocephalus?</i>	MAA	El Houssaini, en prép.
TETRAODONTIFORMES	Eotrigonodontidae	<i>Stephanodus libycus</i>	MAA	Arambourg, 1952
ALBULIFORMES	Albulidae	<i>Albula oweni</i>	YPR	Arambourg, 1952
		<i>Phosphonatator oxyrhynchus</i>	MAA	Cavin <i>et al.</i> , 2000
OSTEOGLOSSIFORMES	Osteoglossidae	<i>Brychetus muellerie</i>	YPR	Arambourg, 1952
PERCIFORMES	Serranidae	<i>Phosphichthys thomasi?</i>	PAL	El Houssaini, en prép.
	Sparidae	<i>Sparus</i>	PAL - YPR	Arambourg, 1952
	Sphyraenidae	<i>Sphyraena</i>	YPR	Arambourg, 1952
	Scombridae	<i>Scomberomorus, Cybium?</i>	PAL - YPR	Arambourg, 1952
	Trichiuridae	<i>Trichiurus</i>	PAL - YPR	Arambourg, 1952
	Xiphiidae	<i>Xiphiorhynchus</i>	YPR	Arambourg, 1952
		<i>Cylindracanthus</i>	YPR	Arambourg, 1952
ELOPIFORMES	Phyllodontidae	<i>Eodiaphyodus granulosis</i>	MAA	Arambourg, 1952
		<i>Phyllodus toliapicus</i>	PAL	Arambourg, 1952
	Megalopidae	<i>Protarpon, Promegalops?</i>	DAN	El Houssaini, 2007

Les actinoptérygiens sont représentés dans tous les niveaux et tous les bassins à phosphates du Maroc, et plus particulièrement dans le bassin des Oulad Abdoun. Là, leur grande richesse est illustrée à la fois par une qualité de préservation exceptionnelle et par la diversité des taxons décrits. Au moins douze familles d'actinoptérygiens ont été recensées par



► **PLANCHE III. – Actinoptérygiens.** A, Hypothèse des relations phylogénétiques entre les principaux groupes de téléostéens. Modifié d'après Cavin [2010]. B, *Enchodus libycus*, OCP DEK-GE 77, Maastrichtien, Bassin des Oulad Abdoun, fragments de crâne et de mâchoire.

PLATE III. – Actinopterygians. A, phylogenetic relationships between the main teleostean groups. modified from Cavin [2010]. B, *Enchodus libycus*, OCP DEK-GE 77, Maastrichtian, Oulad Abdoun Basin, skull and jaw fragments.

Arambourg [1952], représentant les principaux clades de téléostéens ainsi que quelques pycnodontes. Les études anatomiques et descriptives d'Arambourg sur les téléostéens des phosphates ont été faites sur des restes désarticulés. Le matériel fossile a depuis été considérablement enrichi par de nombreuses missions de terrains, fruits de la collaboration franco-marocaine. Aujourd'hui nous disposons donc d'un matériel très bien conservé, souvent en 3 dimensions et en connexion anatomique. Pourtant, peu d'études anatomiques ont été entreprises ces dernières décennies et cette faune, encore largement méconnue, est en cours d'étude (thèse KH).

Au Maastrichtien, les actinoptérygiens comprennent des pycnodontes et des téléostéens. Au Paléocène-Eocène, l'assemblage faunique est très différent, les pycnodontes ayant disparu, et les téléostéens sont plus diversifiés et représentés par des groupes globalement différents de ceux du Maastrichtien.

Pycnodontiformes

Les Pycnodontes sont connus uniquement à l'état fossile. Apparus au Trias et disparus à l'Eocène supérieur, ils connaissent leur apogée au Jurassique. Ils se caractérisent par un mélange de caractères primitifs, tels que leurs vertèbres cartilagineuses, et de caractères dérivés tels que leurs dents incisiformes et molariformes qui devaient leur permettre de brouter, ou de broyer coraux, carapaces de crustacés ou coquillages. Ils avaient un corps haut en vue

latérale et discoïdal [Blot, 1987]. Dans les phosphates du Maroc, ils sont connus par l'espèce maastrichtienne *Phacodus punctuatus* DIXON, 1850 [Arambourg, 1952].

Téléostéens

Aulopiformes

Les Aulopiformes actuels sont regroupés notamment en raison des caractéristiques communes de la structure de leurs branchies. Deux familles éteintes ont été retrouvées dans les phosphates maastrichtiens du Maroc : les Enchodontidae et les Dercetidae.

Les **Enchodontidae** (Pl. 3B) sont proches de l'actuelle famille des Alepisauridae et possèdent des dents très grandes et robustes, indiquant des prédateurs. Leurs restes sont très abondants dans les niveaux phosphatés maastrichtiens où ils sont représentés par trois espèces : *Enchodus libycus* (QUAAS, 1902) [ElHoussaini Darif, en prép.], *E. bursauxi* ARAMBOURG, 1952, et *E. elegans* DARTEVELLE & CASIER, 1949.

Les **Dercetidae** sont caractérisés par leur corps anguilliforme et leurs prémaxillaires plus au moins développés en rostre comme c'est le cas chez *Stratodus apicalis* COPE, 1872. Cette espèce possède une grande répartition paléobiogéographique, étant connue dans le Crétacé supérieur d'Amérique du Nord ainsi que dans le Maastrichtien des phosphates du Maroc et de Syrie [cf. Bardet *et al.*, 2000].

Ichthyodectiformes

Les Ichthyodectiformes constituent un ordre de téléostéens essentiellement marins du Jurassique supérieur et du Crétacé [Taverne et Chanet, 2000]. Ils furent abondants au Crétacé et atteignirent de grandes tailles. Leur morphologie générale rappelle un peu celle des thons actuels, surtout par leur nageoire caudale, mais ils sont beaucoup plus allongés. Leurs habitudes de prédation sont indiquées par la présence de grandes dents. Ils sont représentés dans les phosphates maastrichtiens par la famille des **Saurodontidae** (*Saurodon* HAY, 1830 ou *Saurocephalus* HARLAN, 1824) [ElHoussaini Darif, en prép.].

Elopiformes

Il s'agit d'un des groupes les plus primitifs de téléostéens. Ils possèdent la particularité de commencer leur cycle de vie sous forme d'une larve particulière appelée leptocéphale. Ils sont représentés dans les phosphates du Maroc par les Megalopidae.

Les **Megalopidae** (tarpons) ont été mentionnés récemment dans les phosphates paléogènes d'Afrique du Nord [Elhoussaini Darif, 2007 ; Elhoussaini Darif *et al.*, 2009]. Deux neurocrânes bien conservés sont attribués à cette famille et présentent de nombreux caractères communs avec les genres *Protarpon* et *Promegalops* [Forey, 1973] de l'Yprésien des London Clay.

Albuliformes

Ce sont des Elopomorphes à corps court, par opposition aux anguilliformes qui sont également des elopomorphes.

Les **Albulidae** représentent cet ordre dans les phosphates avec les espèces *Albula oweni* ARAMBOURG, 1952 de l'Yprésien et *Phosphonatator oxyrhynchus* CAVIN *et al.*, 2010, celle-ci décrite récemment dans le Danien [Cavin *et al.*, 2000]. Il est à noter que, selon Cavin *et al.* [2000], les dents isolées attribuées à *Albula oweni* pourraient très bien appartenir à *Phosphonatator oxyrhynchus*.

Les **Phyllodontidae** sont connus dans le Maastrichtien par *Eodiaphyodus granulatus* ARAMBOURG, 1952, et dans le Paléogène par *Phyllodus toliapicus* AGASSIZ, 1839-1844.

Osteoglossiformes

Les Osteoglossiformes sont appelés «poissons à la langue osseuse» en référence à la présence de dents sur le parasphénoïde et la langue. Ils sont connus dans les niveaux yprésiens des phosphates par la famille **Osteoglossidae** (*Brychaetus muelleri* WOODWARD, 1901).

Perciformes

Les Perciformes forment l'ordre le plus important de téléostéens et de vertébrés actuels, avec plus de 7000 espèces de formes et de tailles différentes. Ils sont apparus et se sont diversifiés au Crétacé supérieur. Dans les phosphates paléogènes ce groupe est bien représenté par différentes familles connues essentiellement par des dents isolées et des fragments de mâchoires.

Les **Serranidae** (mérus) ont été identifiés dans les phosphates yprésiens du Maroc par Arambourg [1952] sur la base de restes désarticulés et de dents rapportés à *Phosphichthys thomasi* ARAMBOURG, 1952, espèce décrite dans l'Eocène inférieur des phosphates de Tunisie. Aujourd'hui, on dispose au Maroc de restes plus complets (crâne conservé en trois dimensions) qui montrent que ce Serranidae est effectivement proche de *Phosphichthys thomasi* [Elhoussaini Darif, en prép.].

Les **Sparidae** (dorades) se caractérisent par un corps généralement haut et comprimé. Ils sont connus dans les phosphates du Paléogène par le genre *Sparus* LINNÉ, 1758.

Les **Sphyraenidae** actuels incluent de puissants prédateurs, les barracudas, faciles à distinguer de par leur corps très allongé, leur museau fuselé et leur bouche largement fendue. Ils sont représentés dans les phosphates yprésiens du Maroc par le genre *Sphyraena* ARTEDI, 1793.

Les **Scombridae** (maquereaux) sont caractérisés par un corps fuselé, comprimé et un rostre court. Ils sont connus dans les phosphates du Paléogène par le genre *Scomberomorus* LACÉPÈDE, 1801 (ou *Cybiium* CUVIER, 1829).

Les **Trichiuridae** ont le corps très allongé, très comprimé, rubané et dépourvu d'écaillies. Ils sont connus dans les phosphates du Paléogène par le genre *Trichiurus* LINNÉ, 1758.

Les **Xiphiidae** (poissons-épée) possèdent un long rostre. Ils sont représentés dans l'Eocène des phosphates du Maroc par les genres *Xiphiorhynchus* VAN BENEDEN, 1871 et *Cylindracanthus* LEIDY, 1856.

Tetraodontiformes

Les Tetraodontiformes sont pourvus d'une poche stomacale qui peut se remplir d'air ou d'eau, augmentant ainsi le volume de l'animal en présence d'un danger. Ils sont représentés dans les phosphates maastrichtiens par les **Eotrigonodontidae** tels que *Stephanodus libycus* (DAMES, 1883) [ElHoussaini Darif, en prép.].

Intérêts des faunes d'actinoptérygiens

L'intérêt majeur des gisements de phosphates du Maroc, et plus particulièrement de ceux du bassin des Oulad Abdoun, est que l'on trouve une succession de niveaux contenant des fossiles sur une période continue allant de la fin du Crétacé au début du Tertiaire. Ces niveaux ouvrent ainsi une rare fenêtre sur des moments-clés de l'histoire évolutive des téléostéens, par exemple la crise K/Pg et la radiation évolutive des percomorphes au début de l'Eocène. Les recherches actives sur les téléostéens fossiles des phosphates dans le cadre d'une thèse nous permettront de comprendre les relations phylogénétiques et la dynamique évolutive de ces ichthyofaunes en parallèle avec les changements globaux qui ont marqué l'histoire de la Terre. Le passage de la limite K/Pg est marqué par une crise sélective incluant des familles de téléostéens qui ont pu franchir cette limite (*Phyllodontidae* et *Albulidae*) et d'autres qui s'éteignent au Maastrichtien (*Enchodontidae* et *Dercetidae*).

REPTILES (TABL. IV, PL. 4-10)

Après les poissons cartilagineux et osseux, les reptiles au sens large (oiseaux inclus) sont le groupe le plus abondant et diversifié des phosphates du Maroc où ils sont souvent

TABL. IV. – Liste faunique des reptiles (oiseaux compris). Abréviations : DAN, Danien ; MAA, Maastrichtien ; PAL, Paléocène ; PALG, Paléogène ; THA, Thanétien ; T-Y, Thanétien-Yprésien ; YPR, Yprésien ; ?, âge inconnu.

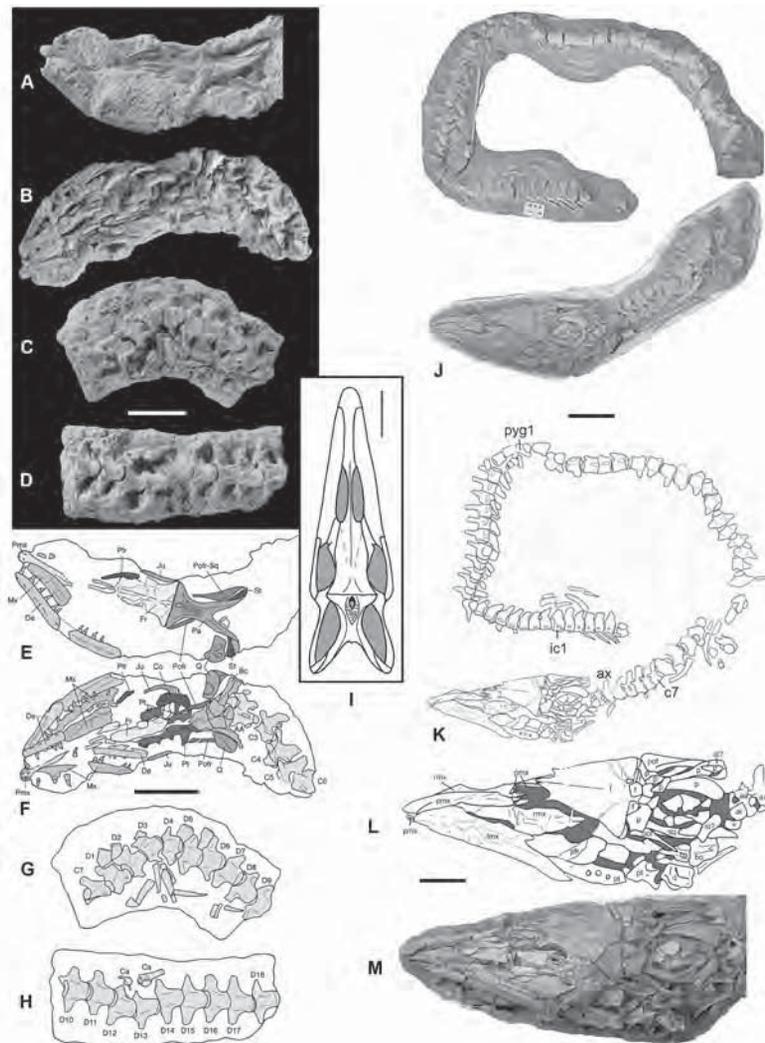
TABL. IV. – Faunal list of reptiles (including birds). Abbreviations: DAN, Danian; MAA, Maastrichtian; PAL, Palaeocene; PALG, Palaeogene; THA, Thanetian; T-Y, Thanetian-Ypresian; YPR, Ypresian; ?, unknown age.

GROUPES		ESPÈCES	ÂGE	RÉFÉRENCES	
SQUAMATA	SERPENTES	<i>Palaeophis maghrebianus</i>	YPR	Houssaye <i>et al.</i> , 2013	
		<i>Palaeophis</i> sp.	PAL	Rage, obs. pers.	
		<i>Palaeophis</i> sp.	MAA	Rage & Wouters, 1979	
	VARANOIDEA	<i>Pachyvaranus crassispondylus</i>	MAA	Houssaye <i>et al.</i> , 2011	
		<i>Mosasaurus beaugei</i>	MAA	Bardet <i>et al.</i> , 2004	
	MOSASAUROIDEA	<i>Prognathodon giganteus</i>	MAA	Cappetta <i>et al.</i> , 2014	
		<i>Prognathodon currii</i>	MAA	Bardet <i>et al.</i> , 2005b	
		<i>Prognathodon</i> n. sp.	MAA	Bardet <i>et al.</i> , en prép.	
		<i>Eremiasaurus heterodontus</i>	MAA	LeBlanc <i>et al.</i> , 2012	
		<i>Carinodens belgicus</i>	MAA	Bardet <i>et al.</i> , 2008	
		<i>Carinodens minalmamar</i>	MAA	Schulp <i>et al.</i> , 2010	
		<i>Globidens phosphaticus</i>	MAA	Bardet <i>et al.</i> , 2005b	
		<i>Platecarpus</i> (?) <i>ptychodon</i>	MAA	Polcyn, Bardet <i>et al.</i> , en prép.	
		<i>Halisaurus arambourgi</i>	MAA	Bardet <i>et al.</i> , 2005a	
CROCODYLIA	Gavialoidea	<i>Thoracosaurus</i> sp.	?	Jouve, 2004	
		<i>Argochampsa krebsi</i>	DAN	Hua & Jouve, 2004	
		<i>Ocepesuchus eoafricanus</i>	MAA	Jouve <i>et al.</i> , 2008a	
	Tomistominae	<i>Maroccosuchus zennaroi</i>	YPR	Jouve <i>et al.</i> , 2014	
CROCODYLIFORMES	NON-CROCODYLIA	<i>Dyrosaurus maghribensis</i>	YPR	Jouve <i>et al.</i> , 2006b	
		<i>Hyposaurus</i> sp.	YPR	Arambourg, 1952	
		<i>Hyposaurus paucidens</i>	THA	Arambourg, 1952	
		<i>Chenaniusuchus lateroculi</i>	THA	Jouve <i>et al.</i> , 2005a	
		<i>Arambourgisuchus khouribgaensis</i>	THA	Jouve <i>et al.</i> , 2005b	
		<i>Rhabdognathus</i> sp.	THA	Jouve, 2004	
		Aff. <i>Phosphatosaurus</i>	THA	Jouve, 2004	
		<i>Atlantosuchus coupatezi</i>	DAN	Buffetaut, 1979	
		Pholidosauridae	Pholidosauridae indet.	DAN	Jouve <i>et al.</i> , en prép.
		?	Crocodylifomes indet.	MAA	Arambourg, 1952

CHELONII	PLEURODIRA	Bothremyidae	<i>Rhothonemys brinkmani</i>	PALG	Gaffney <i>et al.</i> , 2006
			<i>Ummulisani rutgersensis</i>	YPR	Gaffney <i>et al.</i> , 2006
			<i>Bothremys kellyi</i>	YPR	Gaffney <i>et al.</i> , 2006
			<i>Phosphatochelys tedfordi</i>	THA	Gaffney & Tong, 2003
			Bothremyidae indet.	THA	[in Moody, 1976]
			<i>Taphrosphys ippolitoi</i>	DAN	Gaffney <i>et al.</i> , 2006
			<i>Bothremys maghrebiana</i>	DAN	Gaffney <i>et al.</i> , 2006
			<i>Araiochelys hirayamai</i>	DAN	Gaffney <i>et al.</i> , 2006
			<i>Labrostocheilus galkini</i>	DAN	Gaffney <i>et al.</i> , 2006
	CRYPTODIRA	Cheloniidae	<i>Argillochelys africana</i>	YPR	Tong & Hirayama, 2008
			<i>Euclastes wielandi</i>	PALG	(Hay, 1908)
			<i>Tasbacka ouledabdounensis</i>	THA	Tong & Hirayama, 2002
			<i>Euclastes acutirostris</i>	PAL	Jalil <i>et al.</i> , 2009
			<i>Euclastes</i> sp.	MAA	[in Gmira, 1995]
		Dermochelyoidea	<i>Ocepechelon bouyai</i>	MAA	Bardet <i>et al.</i> , 2013
<i>Alienochelys selloumi</i>			MAA	Lapparent de Broin <i>et al.</i> , 2014	
Sandownidae	<i>Brachyopsemys tingitana</i>	PAL	Tong & Meylan, 2013		
PLESIOSAURIA	PLESIOSAUROIDEA	Elasmosauridae	<i>Zarafasaura oceanis</i>	MAA	Vincent <i>et al.</i> , 2011
			Elasmosauridae indet.	MAA	Vincent <i>et al.</i> , 2013
PTEROSAURIA	PTERODACTYLOIDEA	Azhdarchidae	<i>Phosphatodraco mauritanicus</i>	MAA	Pereda Suberbiola <i>et al.</i> , 2003
DINOSAURIA	SAURISCHIA NON-AVIENS	Titanosauriformes	Titanosauriformes indet.	MAA	Pereda Suberbiola <i>et al.</i> , 2004
		Abelisauroidea	Abelisauroidea indet.	MAA	Buffetaut <i>et al.</i> , 2005
	ODONTOPTERYGIFORMES	Pelagornithidae	<i>Dasornis toliapica</i>	T-Y	Bourdon <i>et al.</i> , 2010
			<i>Dasornis emunus</i>	T-Y	Bourdon <i>et al.</i> , 2010
			<i>Dasornis abdoun</i>	YPR	Bourdon <i>et al.</i> , 2010
	PHAETHONTIFORMES	Prophaethontidae	<i>Lithoptila abdounensis</i>	T-Y	Bourdon <i>et al.</i> , 2005, 2008b
cf. Phaethontidae		<i>Phaethusavis pelagicus</i>	YPR	Bourdon <i>et al.</i> , 2008a	

représentés par de spectaculaires squelettes complets de grande taille. Mis à part quelques rares taxons continentaux (dinosaures non-aviens et ptérosaures), ils incluent quasi-exclusivement des taxons inféodés au milieu marin appartenant aux clades des squamates, plésiosaures, crocodyliformes, chéloniens et oiseaux. Les riches phosphates du Maroc sont une référence mondiale pour les faunes de reptiles marins de la marge sud-téthysienne au Maastrichtien.

Arambourg [1952] décrit 13 espèces (dont 6 nouvelles) de reptiles rapportés aux squamates, crocodyliformes et plésiosaures. Pourtant fréquentes dans l'ensemble de la



► **PLANCHE IV. – Squamates** (Mosasauridae). A-I, *Halisaurus arambourgi* BARDET & PEREDA SUBERBIOLA, 2005a, MNHN PMC 14, holotype, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun. A, E, crâne en vue dorsale ; B, F, crâne en vue ventrale ; C, G, vertèbres cervicales et dorsales en vue ventrale ; D, H, vertèbres dorsales et vertèbre caudale isolée en vue ventrale ; I, reconstitution du crâne. Echelle = 10 cm. Modifié d'après Bardet *et al.* [2005a]. J-M, *Eremiasaurus heterodontus* LEBLANC, CALDWELL & BARDET, 2012, OCP DEK/GE 112, holotype, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun. J-K, crâne et grande partie de la colonne vertébrale. Echelle = 30 cm ; L-M, détails du crâne. Echelle = 10 cm. Modifié de LeBlanc *et al.* [2012].

PLATE IV. – Squamates (Mosasauridae). A-I, *Halisaurus arambourgi* BARDET & PEREDA SUBERBIOLA, 2005a, MNHN PMC 14, holotype, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin. A, E, cranium in dorsal view ; B, F, cranium in ventral view ; C, G, cervical and dorsal vertebrae in ventral view ; D, H, dorsal and isolated caudal vertebrae in ventral view ; I, skull reconstruction. Scale = 10 cm. Modified from Bardet *et al.* [2005a]. J-M, *Eremiasaurus heterodontus* LEBLANC, CALDWELL & BARDET, 2012, OCP DEK/GE 112, holotype, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin. J-K, cranium and most part of the vertebral column. Scale = 30 cm ; L-M, details of the skull. Scale = 10 cm. Modified from LeBlanc *et al.* [2012].

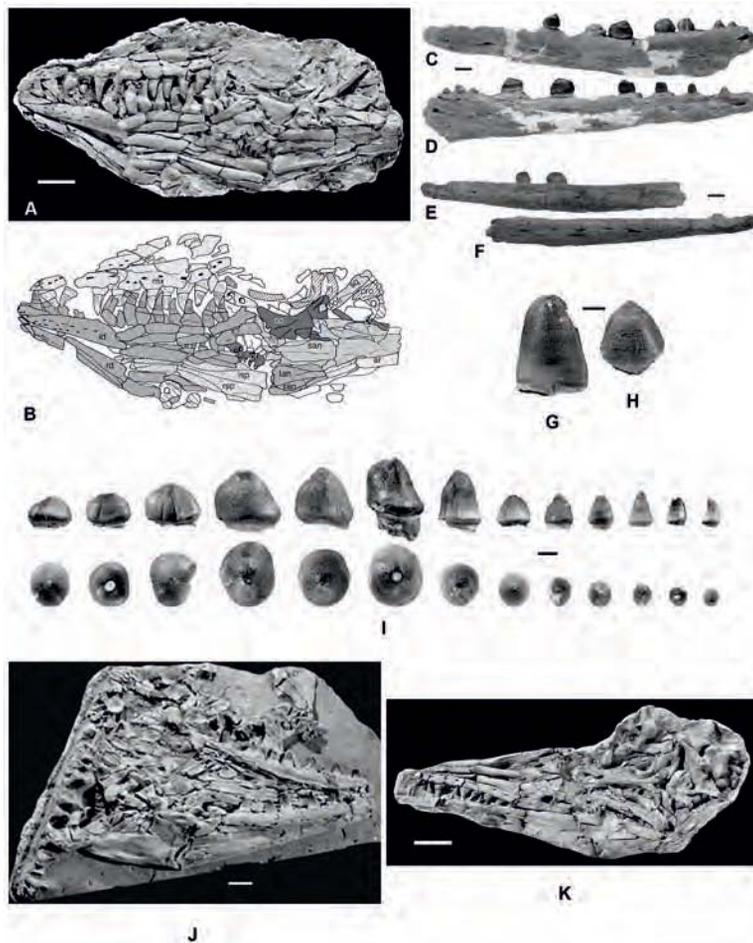
série phosphatée marocaine, les tortues furent seulement mentionnées très brièvement dans le Maastrichtien du bassin du Souss [Ambroggi et Arambourg, 1951]. Quant aux dinosaures non-aviens et aviens (oiseaux) ainsi que les ptérosaures, ils furent découverts bien après les travaux d'Arambourg. Ces 3 groupes de reptiles (ainsi que les mammifères) ont tous été décrits récemment dans le cadre des recherches menées par notre équipe. Actuellement, au moins 55 espèces de reptiles sont connues dans l'ensemble des phosphates du Maastrichtien-Yprésien du Maroc [Bardet *et al.*, 2010 et ce travail], nombre appelé à augmenter dans les années à venir avec la poursuite des travaux.

Squamates (tabl. IV, pl. 4-5, 9)

Les Squamates, groupe qui inclut actuellement les lézards, serpents et amphibènes, sont les reptiles les plus fréquents dans les niveaux du Maastrichtien des phosphates marocains ; ils sont également connus dans le Paléocène et l'Eocène, où ils demeurent cependant beaucoup moins diversifiés. Ils sont représentés par trois groupes marins, tous décrits par Arambourg [1952] : les lézards mosasauridés et pachyvaranidés (décrits à l'origine comme aigialosauridés) et les serpents palaeophiidés.

Les **Mosasauridae**, lézards marins géants (3 à 15 mètres), ont connu une importante radiation adaptative durant tout le Crétacé supérieur où ils furent très abondants, diversifiés et cosmopolites, avant de s'éteindre de manière brutale durant la crise biologique de la limite K/Pg. Ils sont particulièrement abondants et diversifiés dans le Maastrichtien des phosphates du Maroc dont ils constituent le groupe le plus emblématique. Les dents de mosasauridés sont le pendant des dents de sélaciens : extrêmement fréquentes, elles sont de plus hautement diagnostiques au niveau générique et même spécifique ; elles fournissent un matériel de choix pour les études systématiques et, comme les dents de sélaciens, ont également un intérêt biostratigraphique non négligeable. Finalement, elles permettent d'émettre de précieuses hypothèses paléocéologiques concernant notamment le régime alimentaire et la place au sein des réseaux trophiques de chacun des taxons [Bardet *et al.*, sous presse].

Dans son travail pionnier, Arambourg [1952] décrit deux espèces déjà connues par ailleurs : *Mosasaurus (Leiodon) cf. anceps* OWEN, 1840-1845 et *Globidens aegyptiacus* ZDANSKY, 1935 ; il nomma également deux nouvelles espèces : *Mosasaurus beaugei* ARAMBOURG, 1952 et *Platecarpus (?) ptychodon* ARAMBOURG, 1952. Suite aux révisions du travail d'Arambourg et aux nouvelles découvertes faites dans le cadre de nos travaux, la faune de mosasauridés est riche actuellement d'au moins dix espèces, se répartissant dans trois des quatre grands clades de mosasaures actuellement reconnus (Halisaurinae, Mosasaurinae et Russellosaurina (Plioplatecarpinae seulement)) [Bardet *et al.*, 2010]. À quelques exceptions près, ces espèces ont une répartition stratigraphique étendue à tout le Maastrichtien [Cappetta *et al.*, 2014].



► **PLANCHE V. – Squamates**

(Mosasauridae). A-B, *Mosasaurus beaugei* ARAMBOURG, 1952, OCP DEK/GE 303, crâne et mandibule associée en vue latérale gauche, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun. Echelle = 10 cm. Modifié d'après Bardet *et al.* [2004]. C-D, *Carinodens belgicus* (WOODWARD, 1891), OCP DEK/GE 455, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun. C, dentaire gauche, vue latérale ; D, dentaire droit, vue latérale. Echelle = 1 cm. D'après Schulp *et al.* [2010]. E-F, *Carinodens minalmamar* SCHULP, BARDET & BOUYA, 2010, OCP DEK/GE 453, holotype, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun. E, dentaire gauche en vue latérale ; F, dentaire droit en vue latérale. Echelle = 1 cm. Modifié d'après Schulp *et al.* [2010]. G-H, *Prognathodon currii* CHRISTIANSEN & BONDE, 2002. G, OCP.DEK/GE 349 et H, OCP.DEK/GE 350, dents en vue latérale (ou médiale), Maastrichtien, bassin des Ganntour. Echelle = 1 cm. Modifié d'après Bardet *et al.* [2005b]. I, *Globidens phosphaticus* BARDET & PEREDA SUBERBIOLA, 2005b, OCP DEK/GE 338, 344, 345, MNHN PMC-17, OCP DEK/GE 339, 340, 341, 342, 346, 343, 351, 347, 348, série type reconstituée, de l'avant (gauche) vers l'arrière (droite) en vues latérale (ou médiale) et occlusale, Maastrichtien, bassin des Ganntour.

Echelle = 1 cm. Modifié de Bardet *et al.* [2005b]. J, *Prognathodon* nov. sp., OCP DEK/GE 109, mandibule (et fragments de crâne) en vue latérale droite, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun. Echelle = 10 cm [Bardet *et al.*, en prép.]. K, *Platecarpus* (?) *ptychodon* ARAMBOURG, 1952, OCP DEK/GE 304, crâne en vue latérale gauche, Maastrichtien, Bassin des Oulad Abdoun. Echelle = 10 cm [Bardet *et al.*, en prép.].

PLATE V. – Squamates (Mosasauridae). A-B, *Mosasaurus beaugei* ARAMBOURG, 1952, OCP-DEK/GE 303, skull and associated mandible in left lateral view, Maastrichtian, Oulad Abdoun Basin. Scale = 10 cm. Modified from Bardet *et al.* [2004]. C-D, *Carinodens belgicus* (WOODWARD, 1891), OCP DEK/GE 455, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin. C, left dentary in lateral view; D, right dentary in lateral view. Scale = 1 cm. Modified from Schulp *et al.* [2010]. E-F, *Carinodens minalmamar* SCHULP, BARDET & BOUYA, 2010, OCP DEK/GE 453, holotype, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin. E, left dentary in lateral view; F, right dentary in lateral view. Scale = 1 cm. Modified from Schulp *et al.* [2010]. G-H, *Prognathodon currii* CHRISTIANSEN & BONDE, 2002. G, OCP.DEK/GE 349 and H, OCP.DEK/GE 350, teeth in lateral (or medial) view, Maastrichtian, Ganntour basin. Scale = 1 cm. Modified from Bardet *et al.* [2005b]. I, *Globidens phosphaticus* BARDET & PEREDA SUBERBIOLA, 2005b, OCP DEK/GE 338, 344, 345, MNHN PMC-17, OCP DEK/GE 339, 340, 341, 342, 346, 343, 351, 347, 348, type serie reconstructed from anterior (right) to posterior (left) in lateral (or medial) and occlusal views, Maastrichtian, Ganntour basin. Scale = 1 cm. Modified from Bardet *et al.* [2005b]. J, *Prognathodon* nov. sp., OCP DEK/GE 109, lower jaw (and fragmentary skull) in right lateral view, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin. Scale = 10 cm [Bardet *et al.*, in prep.]. K, *Platecarpus* (?) *ptychodon* ARAMBOURG, 1952, OCP DEK/GE 304, skull in left lateral view, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin. Scale = 10 cm [Bardet *et al.*, in prep.].

Les halisaurinés, les plus primitifs des mosasauridés, ne sont représentés que par *Halisaurus arambourgi* BARDET & PEREDA SUBERBIOLA, 2005a [Bardet *et al.*, 2005a ; Polcyn *et al.*, 2012]. Cette espèce, la plus petite et la plus primitive des phosphates marocains (pl. 4A-I), n'en est pas moins extrêmement fréquente, représentée dans le Maastrichtien de tous les bassins, à la fois par de très nombreuses dents isolées très caractéristiques, mais également par des restes crâniens et postcrâniens conséquents, parfois même des squelettes quasiment complets [Bardet *et al.*, 2005a ; Cappetta *et al.*, 2014]. Sur la base de ses dents graciles, fortement recourbées vers l'arrière et finement striées, cette espèce a pu être reconnue dans le Maastrichtien de nombreuses contrées de la marge sud de la Téthys [Bardet *et al.*, 2000 ; Bardet et Pereda Suberbiola, 2002 ; Bardet, 2012]. Il est donc intéressant et étonnant de constater qu'elle ne fut pas décrite, ni même signalée, par Arambourg.

Les Mosasaurinae sont les plus diversifiés et sont représentés par cinq genres et huit espèces dans les phosphates maastrichtiens du Maroc.

Mosasaurus beaugei ARAMBOURG, 1952, décrite à l'origine sur la base de dents isolées, a été révisée récemment grâce à la découverte de nouveaux spécimens crâniens, qui améliorent de manière significative notre connaissance de ce taxon [Bardet *et al.*, 2004] (pl. 5A-B). Il s'agit d'un grand mosasauriné dont le crâne mesurait environ 1 mètre de long chez les formes considérées comme adultes. Cette espèce est caractérisée par des dents facettées de type coupeur, caractéristiques du genre *Mosasaurus*, et par une série de caractères, notamment au niveau de la construction de son palais, qui la distinguent des autres espèces du même genre. De nouveaux éléments du squelette postcrânien (vertèbres, ceintures, palettes natatoires) découverts récemment vont permettre de compléter l'étude de ce taxon, dont la particularité est de n'être connu que dans le Maastrichtien supérieur et presque exclusivement au Maroc (des dents possiblement attribuables à cette espèce ont été décrites au Brésil [cf. Bardet *et al.*, 2004 ; Bardet, 2012]).

Prognathodon giganteus DOLLO, 1904 est une espèce jusqu'à présent connue dans le Campanien supérieur et le Maastrichtien d'Europe [Lingham-Soliar et Nolf, 1989 ; Bardet *et al.*, 1997], ainsi que dans le Maastrichtien inférieur du Proche-Orient [Bardet *et al.*, 2000 ; Bardet et Pereda Suberbiola, 2002]. Au Maroc, elle n'est connue que par des dents isolées restreintes au Maastrichtien inférieur du bassin des Ganntour [Cappetta *et al.*, 2014]. Ses dents très caractéristiques sont robustes, à peine recourbées vers l'arrière et portent une ornementation de l'émail anastomosée sur l'apex, ce qui indique un régime broyeur à base de grandes proies dures (tortues, autres reptiles marins).

Prognathodon currii CHRISTIANSEN & BONDE, 2002 provient des phosphates du Maastrichtien d'Israël [Christiansen et Bonde, 2002]. Des dents isolées appartenant à cette espèce, très grande et robuste, ont été décrites récemment dans les phosphates du Maastrichtien

du Maroc [Bardet *et al.*, 2005b] (pl. 5G-H). Elle est probablement présente dans le Maastrichtien d'Angola [Bardet, 2012]. Ses dents, de hauts cones droits, robustes et à l'émail épais portant des plis fortement anastomosés, sont très caractéristiques [Bardet *et al.*, 2005b].

Il est intéressant de noter que de grandes dents robustes et lisses ainsi que des dents plus minces et graciles avaient été décrites par Arambourg [1952] sous un même nom spécifique, *Mosasaurus (Leiodon) cf. anceps*. La découverte récente de spécimens plus complets, incluant des éléments crâniens ayant conservé leurs dents, a permis de montrer que ces dents isolées appartiennent en fait à deux taxons bien différents des phosphates du Maroc : une nouvelle espèce de *Prognathodon* [Bardet *et al.*, en prép.] et *Eremiasaurus* [LeBlanc *et al.*, 2012].

La nouvelle espèce de *Prognathodon* est très grande et robuste et ressemble en apparence à *P. currii*. Elle s'en différencie néanmoins par certains caractères crâniens et des dents de morphologie générale moins robuste. Cette espèce, actuellement en cours d'étude [Bardet *et al.*, en prép.], est représentée dans les phosphates du Maroc par de nombreux spécimens, tant crâniens que postcrâniens (pl. 5J). Il s'agissait probablement du mégaprédateur de la mer épicontinentale marocaine au Maastrichtien. Par ailleurs, c'est une espèce répandue dans tout le Maastrichtien de la marge sud de la Téthys [Bardet, 2012] et possiblement aussi de Pologne [Machalski *et al.*, 2003].

Eremiasaurus heterodontus LeBLANC, CALDWELL & BARDET, 2012 représente le taxon le plus gracie décrit par Arambourg [1952] sous le nom de *Mosasaurus (Leiodon) cf. anceps*. Cette espèce est connue actuellement par deux spécimens subcomplets provenant du Maastrichtien supérieur du bassin des Oulad Abdoun, sur lesquels est basée l'espèce [LeBlanc *et al.*, 2012] (pl. 4J-M). Les dents isolées appartenant à cette espèce sont également fréquentes dans les niveaux du Maastrichtien de la marge sud de la Téthys [Bardet, 2012], y compris au Maroc.

Carinodens belgicus WOODWARD, 1891 est une espèce très rare et dont la répartition stratigraphique est restreinte au Maastrichtien supérieur. Elle n'était connue jusqu'à récemment que par des dents isolées très caractéristiques (comprimées latéralement et broyeuses). Elle a par contre, et ce de manière assez surprenante, une répartition paléobiogéographique très étendue, étant connue dans de nombreux gisements tant de la marge nord (Europe, USA) que de la marge sud de la Téthys (Proche-Orient, Afrique du Nord, Brésil) [Schulp, 2006 ; Bardet *et al.*, 2008 ; Schulp *et al.*, 2010, Bardet, 2012 ; Mulder *et al.*, 2013]. Elle avait déjà été trouvée dans les phosphates du Maroc par Arambourg [1952] mais décrite sous le nom de *Globidens aegyptiacus* ZDANSKY, 1935. De nouveaux spécimens, à savoir des dentaires complets portant des dents (pl. 5C-D), ont été récemment découverts ; ils correspondent aux restes les plus conséquents de cette espèce trouvés à ce jour et permettent de se faire une bonne idée de la dentition de cette espèce montrant une forte hétéroodontie [Schulp *et al.*, 2010].

Une autre espèce de *Carinodens*, *C. minalmamar* SCHULP *et al.*, 2010, a été décrite dans les phosphates d'âge maastrichtien supérieur du Maroc [Schulp *et al.*, 2010] (pl. 5E-F). Elle se distingue de *C. belgicus* par des dentaires plus rectilignes et des dents plus comprimées latéralement. Comme *C. belgicus*, elle demeure très rare.

Globidens phosphaticus BARDET & PEREDA SUBERBIOLA, 2005b est une espèce décrite dans les phosphates du Maroc à partir d'une série de dents isolées du Maastrichtien du bassin des Ganntour [Bardet *et al.*, 2005b] (pl. 5I). De nouvelles découvertes dans le Maastrichtien du bassin des Oulad Abdoun, incluant des spécimens crâniens et mandibulaires conservant des dents en position anatomique, confirment le schéma dentaire proposé par Bardet *et al.* [2005b] [Polcyn *et al.*, 2010 ; NB, obs. pers.]. *G. phosphaticus* est répandue dans tous les gisements maastrichtiens de la marge sud de la Téthys et de l'Atlantique Sud (Proche-Orient, Afrique du Nord, Brésil et Angola) [cf. Bardet *et al.*, 2000 ; Bardet et Pereda Suberbiola, 2002 ; Polcyn *et al.*, 2010 ; Bardet, 2012] où elle avait déjà été décrite mais sous des noms inappropriés, par exemple *Globidens aegyptiacus* au Maroc [Arambourg, 1952]. Cette espèce, la seule du genre *Globidens* d'âge maastrichtien, se distingue des autres espèces nord-américaines (d'âge campanien), notamment par ses dents broyeuses basses et bulbeuses mais au contour fortement irrégulier et entaillé de profonds sillons.

Les Russellosaurina (Plioplatecarpinae et Tylosaurinae) sont peu représentés dans les phosphates maastrichtiens du Maroc par rapport aux Mosasaurinae, avec seulement une espèce de Plioplatecarpinae connue à ce jour. Il est intéressant de noter pour l'instant l'absence des Tylosaurinae dans ces phosphates, ce qui pourrait être dû soit à un biais de découverte, soit à une réelle absence à mettre en relation avec des préférences écologiques liées aux paléolatitudes ; les Tylosaurinae n'ont en effet été trouvés jusqu'à présent que dans les régions de hautes latitudes, tant de l'hémisphère Nord que Sud [Bardet *et al.*, 2006 ; Caldwell *et al.*, 2008 ; Bardet, 2012].

Platecarpus (?) *ptychodon* ARAMBOURG, 1952 a été décrite sur la base de dents isolées très diagnostiques, de forme triangulaire, fortement striées et comprimées latéralement. Elles sont nombreuses et très répandues dans l'ensemble de la série phosphatée maastrichtienne [Cappetta *et al.*, 2014]. La découverte récente de plusieurs spécimens incluant du matériel crânien et postcrânien dans le Maastrichtien du bassin des Oulad Abdoun montre qu'il s'agit en fait d'un nouveau genre [Polcyn, Bardet *et al.*, en prép.] (pl. 5K). Cette espèce est connue par des dents isolées dans tous les phosphates maastrichtiens de la marge sud de la Téthys [Bardet *et al.*, 2000 ; Bardet et Pereda Suberbiola, 2002 ; Bardet, 2012].

Les **Pachyvaranidae** sont connus par la seule espèce maastrichtienne *Pachyvaranus crassispondylus* ARAMBOURG, 1952. *Pachyvaranus* a été attribué initialement aux « aigialosauridés » par Arambourg, mais les nouveaux restes découverts dans le cadre de

nos travaux ont permis de montrer qu'il s'agissait d'un taxon très particulier, pour lequel la famille Pachyvaranidae a été créée [Houssaye *et al.*, 2011]. Il s'agit d'un lézard varanoïde d'un peu plus d'un mètre de long, connu essentiellement par des vertèbres isolées (pl. 9D-F). Des ostéodermes avaient également été rapportés à cette espèce par Arambourg [1952] mais ils ont récemment été réattribués au poisson téléostéen *Stratodus apicalis* [Houssaye *et al.*, 2011]. *Pachyvaranus* ARAMBOURG, 1952 est connu dans l'ensemble du Maastrichtien des phosphates du Maroc où il est relativement fréquent. Il a également été retrouvé dans les phosphates maastrichtiens de Syrie et apparaît restreint à la marge sud de la Téthys méditerranéenne, autour de la paléolatititude 20°N [Bardet *et al.*, 2000 ; Houssaye *et al.*, 2011 ; Bardet, 2012]. La présence de pachyostéoscélrose (augmentation de volume et de compacité) dans ses côtes et vertèbres, tout comme le fait que ses restes soient généralement retrouvés dans des milieux marins peu profonds, suggèrent que *Pachyvaranus* devait être essentiellement, voire exclusivement, aquatique et qu'il devait nager relativement lentement [Houssaye *et al.*, 2011].

Les serpents **Palaeophiidae** sont représentés dans les phosphates yprésiens par au moins l'espèce *Palaeophis maghrebianus* ARAMBOURG, 1952 qui correspond à un serpent marin de grande taille dépassant sûrement 6,5 mètres de longueur. Cette espèce est essentiellement représentée par des vertèbres et des fragments de côtes, souvent isolés, mais également par des segments vertébraux [Houssaye *et al.*, 2013] (pl. 9A-C). L'anatomie de *P. maghrebianus* suggère que son corps devait être comprimé latéralement. Couplée à la présence d'ostéoscélrose, cette caractéristique indique que cette espèce était aquatique [Houssaye *et al.*, 2013] ; toutefois, il s'agit de l'un des Palaeophiidae les moins fortement adaptés à ce mode de vie. Des restes attribués à ce genre ont également été retrouvés dans le Maastrichtien [une seule vertèbre ; Rage et Wouters, 1979] et le Thanétien des phosphates du Maroc, mais les espèces ne peuvent pas être identifiées.

Dans leur ensemble, les mosasauridés représentent l'essentiel des mégaprédateurs reptiliens du Maastrichtien (dix espèces de mosasauridés *versus* un seul crocodile et un seul plésiosaure) [Bardet, 2012 ; Cappetta *et al.*, 2014 ; Bardet *et al.*, sous presse]. Ils témoignent d'une extraordinaire diversité à cet endroit, qui situe les phosphates du Maroc parmi les gisements à reptiles marins les plus riches de la fin du Crétacé, au même titre que ceux du Santonien-Campanien de la Mer intérieure Nord-Américaine, du Campanian-Maastrichtien de Nouvelle-Zélande et d'Angola, et du Maastrichtien de Belgique, des Pays-Bas et du New-Jersey. Les deux squamates non-Mosasauridae des phosphates, à savoir le varanoïde maastrichtien *Pachyvaranus* et le serpent paléogène *Palaeophis* illustrent, chacun à leur façon, l'habitat marin peu profond de cette mer à phosphates en marge du craton arabo-africain. D'un point de vue paléobiogéographique, les squamates des phosphates du Maroc sont dans l'ensemble représentatifs de la marge sud de la Téthys méditerranéenne. C'est le cas du varanoïde *P. crassispindylus* et du serpent *P. maghrebianus*, ainsi que de la majorité des

mosasauroïdés (*M. beaugei*, *P. currii*, *C. minalmamar*, *G. phosphaticus*, *E. heterodontus*, *P. ptychodon* et *H. arambourgi*, soit sept espèces sur dix). Ils diffèrent par ailleurs de leurs contemporains maastrichtiens de la marge nord de la Téthys, ces différences reflétant probablement des préférences écologiques liées aux paléolatitudes [Bardet, 2012].

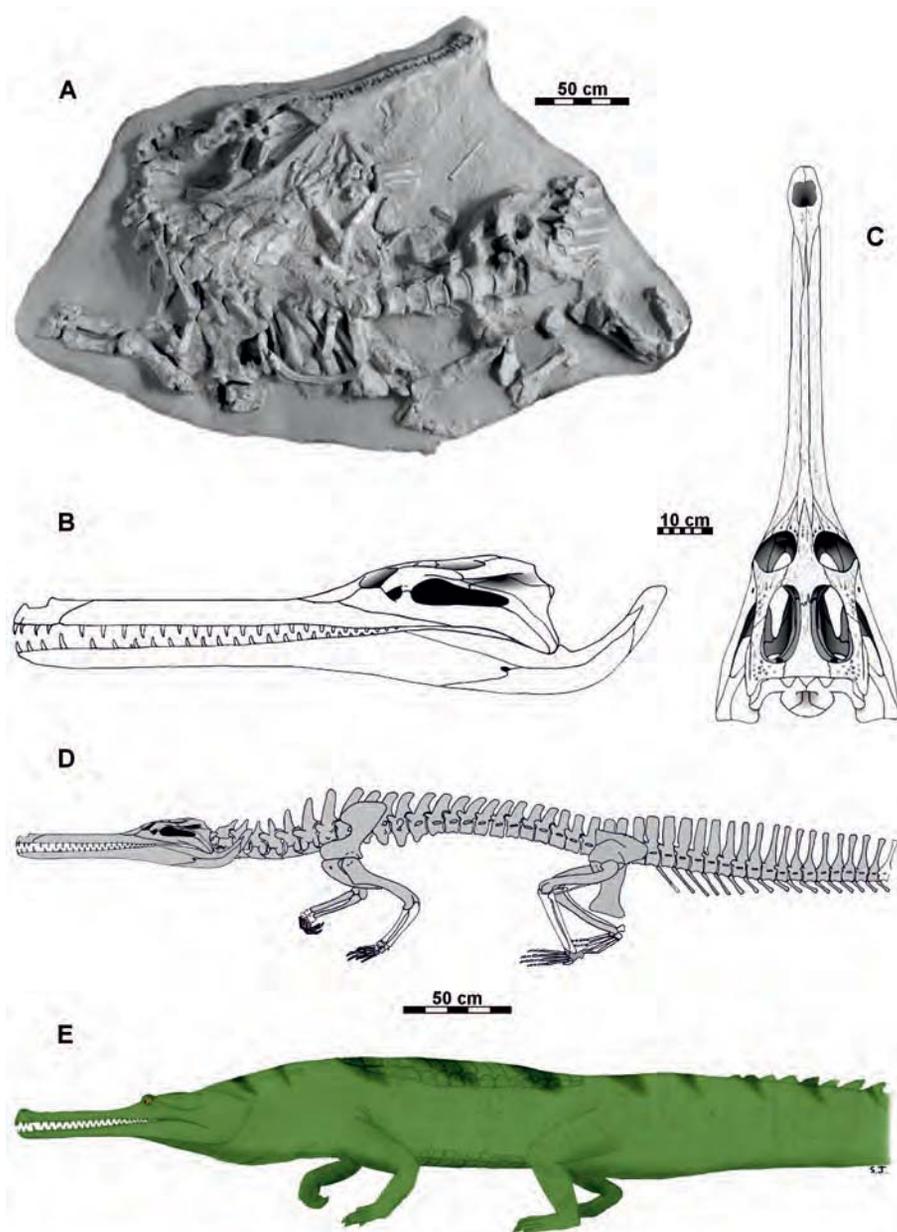
Crocodylifformes (tabl. IV, pl. 6-7)

Si les mosasaures sont les reptiles les plus abondants dans le Crétacé terminal des phosphates, les Crocodylifformes sont sans conteste les plus représentés et diversifiés du Paléogène. Les Crocodylifformes sont parmi les premiers vertébrés et les premiers reptiles signalés dans les phosphates du Maroc [Brives, 1919] (voir partie « Généralités et premières découvertes »).

Dès les premières découvertes d'Arambourg [1952], deux groupes majeurs ont été identifiés dans les séries du Thanétien et de l'Yprésien : les Dyrosauridae (*Dyrosaurus phosphaticus* (THOMAS, 1893), *Dyrosaurus paucidens* ARAMBOURG, 1952 et *Dyrosaurus* sp.) et les Crocodylia (*Crocodylus* cf. *spenceri* BUCKLAND, 1836 et *Crocodylus* sp.). Quelques restes attribués à des méso-suchiens indéterminés furent également décrits à l'époque dans le Maastrichtien des bassins du Souss et des Ganntour [Arambourg, 1952]. Un troisième groupe, celui des Pholidosauridae, n'a été identifié que récemment dans le cadre de nos travaux [Jouve, en prép.]. Au total, ce ne sont pas moins de treize espèces et quelques restes indéterminés de crocodylifformes qui sont présents dans les phosphates du Maroc : une au Maastrichtien (ainsi que quelques restes indéterminés), huit au Paléocène, trois à l'Yprésien, et une forme dont l'âge demeure inconnu.

Les **Dyrosauridae** sont des crocodylifformes longirostres connus du Cénomaniens jusqu'au Lutétien. Il s'agit du groupe le plus diversifié dans les phosphates paléogènes du bassin des Oulad Abdoun, aussi bien en nombre de spécimens que de taxons, en tout sept genres et huit espèces. Ils furent les premiers crocodylifformes signalés dans les phosphates marocains [Brives, 1919] où ils furent par la suite identifiés à de nombreuses reprises dans le Paléocène et l'Eocène [Gentil, 1922 ; Joleaud, 1922, 1923, 1926 ; Depéret et Russo, 1924, 1925 ; Arambourg, 1934, 1935 ; Gigout, 1951 ; Arambourg, 1952 ; Ennouchi, 1957 ; Buffetaut, 1979 ; Hua, 1995 ; Jouve, 2004, 2005 ; Jouve *et al.*, 2005a, 2005b, 2006a, 2006b, 2008a, 2008b].

Avant l'étude des formes marocaines, de nombreux restes de dyrosaux avaient été décrits de par le monde, mais leur mauvaise préservation et leur caractère fragmentaire ne permettaient d'avoir qu'une image très partielle de ce groupe. Le matériel marocain, abondant et d'une qualité de conservation souvent exceptionnelle, a permis d'améliorer considérablement notre connaissance des dyrosauridés.



► **PLANCHE VI. – Crocodyliformes.** Le dyrosauridé *Dyrosaurus maghribensis* Jouve *et al.*, 2006a, Yprésien, bassin des Oulad Abdoun. A, OCP DEK/GE 252, squelette sub-complet ; B, reconstitution du crâne en vue latérale ; C, reconstitution du crâne en vue dorsale ; D, reconstitution du squelette (les parties blanches sont inconnues) ; E, tentative de reconstitution de l'animal vivant. D'après Jouve *et al.* [2006a].

PLATE VI. – Crocodyliformes. The dyrosaurid *Dyrosaurus maghribensis* Jouve *et al.*, 2006a, Ypresian, Oulad Abdoun basin. A, OCP DEK/GE 252, subcomplete skeleton; B, left lateral reconstruction of the skull; C, dorsal reconstruction of the skull; D, reconstruction of the skeleton (white parts remain unknown); E, tentative reconstruction of the living animal. After Jouve *et al.* [2006a].

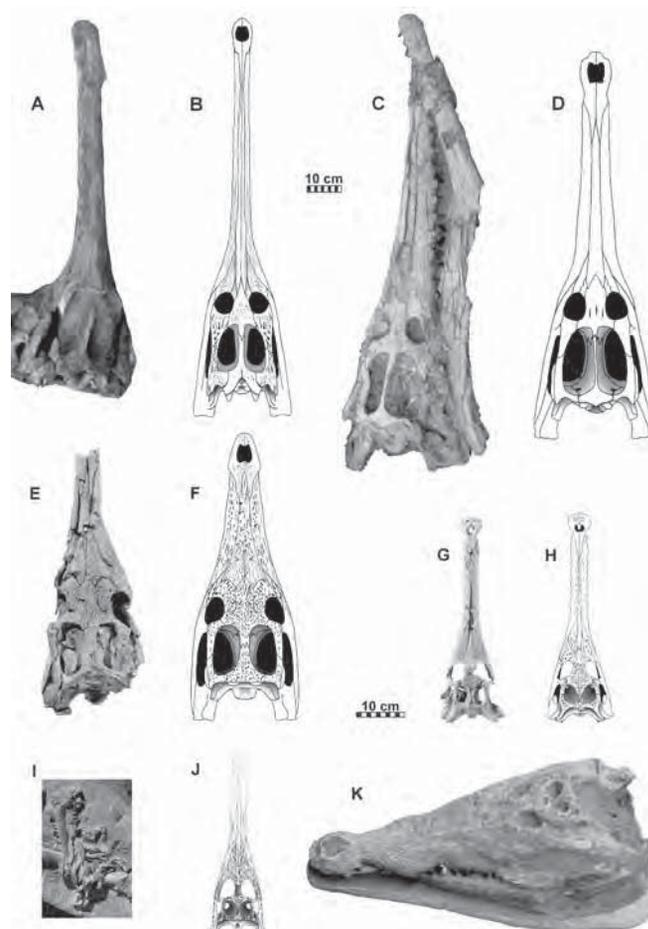


PLANCHE VII. – Crocodyliiformes. Dyrosauridae : A, B, *Atlantosuchus coupatezi* BUFFETAUT, 1979, OCP DEK/GE 51, Danien, bassin des Oulad Abdoun, d'après Jouve *et al.* [2008b] ; C, D, *Arambourgisuchus khouribgaensis* Jouve *et al.*, 2005b, OCP DEK/GE 18, Thanétien, bassin des Oulad Abdoun, d'après Jouve *et al.* [2005b] ; E, F, *Chenanisuchus lateroculi* Jouve *et al.* 2005a, OCP DEK/GE 262, Thanétien, bassin des Oulad Abdoun, d'après Jouve *et al.* [2005a]. **Crocodylia :** G, H, *Argochampsia krebsi* Hua et JOUVE, 2004, OCP DEK/GE 1201, holotype, Danien, bassin des Oulad Abdoun, d'après Hua et Jouve [2004] et Jouve *et al.* [2006a] ; I, J, *Ocepesuchus eoafricanus* Jouve *et al.*, 2008a, OCP DEK/GE 45, holotype, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun, d'après Jouve *et al.* [2008a] ; K, *Maroccosuchus zennaroi* JONET et WOUTERS, 1977, OCP DEK/GE 385, Yprésien, bassin des Oulad Abdoun, d'après Jouve *et al.* [2014]. A, B, C et D sont à la même échelle ; E, F, G, H, I, J et K sont à la même échelle.

PLATE VII. – Crocodyliiformes. Dyrosauridae: A, B, *Atlantosuchus coupatezi* BUFFETAUT, 1979, OCP DEK/GE 51, Danian, Oulad Abdoun basin, after Jouve *et al.* [2008b] ; C, D, *Arambourgisuchus khouribgaensis* JOUVE *et al.*, 2005b, OCP DEK/GE 18, Thanetian, Oulad Abdoun basin, after Jouve *et al.* [2005b] ; E, F, *Chenanisuchus lateroculi* JOUVE *et al.*, 2005a, OCP DEK/GE 262, Thanetian, Oulad Abdoun basin, after Jouve *et al.* [2005a]. **Crocodylia :** G, H, *Argochampsia krebsi* Hua et JOUVE, 2004, OCP DEK/GE 1201, holotype, Danian, Oulad Abdoun basin, after Hua and Jouve [2004] and Jouve *et al.* [2006a] ; I, J, *Ocepesuchus eoafricanum* JOUVE *et al.*, 2008a, OCP DEK/GE 45, holotype, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin, after Jouve *et al.* [2008a] ; K, *Maroccosuchus zennaroi* JONET and WOUTERS, 1977, OCP DEK/GE 385, Ypresian, Oulad Abdoun basin, after Jouve *et al.* [2014]. A, B, C and D are at the same scale ; E, F, G, H, I, J and K are at the same scale.

Durant le Paléocène (Danien et Thanétien), les dyrosauridés sont représentés par six espèces dans le bassin des Oulad Abdoun. La seule espèce du Danien, *Atlantosuchus coupatezi* BUFFETAUT, 1979, possède un museau représentant plus de 79 % de la longueur totale de son crâne (pl. 7A-B). C'est le dyrosaure le plus longirostre connu. Au Thanétien, la diversité des dyrosaures devient beaucoup plus importante avec cinq taxons. *Chenanisuchus lateroculi* JOUVE *et al.*, 2005a possède un museau très court et des orbites largement séparées et orientées sur les cotés (pl. 7E-F). *Rhabdognathus* sp. possède un museau particulièrement long, quoique moindre que celui d'*Atlantosuchus* BUFFETAUT & WOUTERS, 1979. Quant à *Hyposaurus paucidens* (ARAMBOURG, 1952), son rostre est moyennement allongé. *Arambourgisuchus khouribgaensis* JOUVE *et al.* 2005b est une forme robuste (pl. 7C-D), quoique plus gracile que les quelques restes attribués à une espèce proche de *Phosphatosaurus gavioloides* BERGOUNIOUX, 1955 de l'Yprésien de Tunisie [Buffetaut, 1978]. De cette seconde forme très robuste, seules quelques dents isolées particulièrement massives ont pu être découvertes au Maroc, comparables en formes et en tailles à celles observées chez le *Phosphatosaurus* de Tunisie. Néanmoins, une mandibule provenant du bassin des Oulad Abdoun, décrite et référée par Arambourg [1952] au genre *Crocodylus* LAURENTI, 1768, semble se rapporter à cette même espèce et, en attendant la découverte de matériel plus complet, est rapportée à aff. *Phosphatosaurus*.

L'Yprésien (Eocène inférieur) est le niveau stratigraphique le plus riche en restes fossiles de crocodylifomes et ayant livré les spécimens les mieux préservés. Deux taxons de dyrosaures y sont représentés : *Hyposaurus* sp., connu par un fragment de mandibule [Arambourg, 1952], et *Dyrosaurus maghribensis* JOUVE *et al.*, 2006b, représenté par de nombreux spécimens et parfois des squelettes complets d'une qualité de préservation tout à fait exceptionnelle [Jouve *et al.*, 2006b] (pl. 6). Un crâne et une mandibule appartenant à cette espèce avaient été décrits et attribués auparavant à *Dyrosaurus phosphaticus* (THOMAS, 1893) par Hua [1995].

Les dyrosauridés sont connus au Maastrichtien avec des genres différents sur chacun des continents. De l'explosion de diversité du Paléocène résulte une importante migration des genres. Ainsi retrouve-t-on dans le Paléogène du Maroc des genres présents au Maastrichtien en Amérique du Nord (*Hyposaurus* OWEN, 1849 ; Denton *et al.* [1994, 1997]) et en Afrique de l'Ouest (*Rhabdognathus* SWINTON, 1930 ; Swinton [1930] ; Buffetaut [1980] ; Hill *et al.* [2008]). Il est probable que la disparition des autres grands reptiles marins du Crétacé comme les mosasaures et les plésiosaures ait, non seulement permis la diversification des dyrosauridés dans le milieu marin au Paléogène, mais aussi facilité leur migration et leur dispersion [Jouve, 2004 ; Jouve *et al.*, 2008a, 2008b].

Les **Crocodylia**, ou crocodyliens, groupe auquel appartiennent tous les crocodiles actuels, ne furent signalés dans le bassin des Oulad Abdoun qu'en 1934 par Arambourg [1934, 1935] qui en figura plusieurs fragments dans son travail de référence [Arambourg, 1952]. Les crocodyliens sont les crocodylifomes les moins abondants dans les phosphates marocains.

Ils sont représentés par deux groupes de crocodyliformes longirostres, les gavialoïdes (trois espèces) et une espèce de tomistominé.

Les **Gavialoidea**, dont une seule espèce subsiste encore actuellement, le gavial du Gange (*Gavialis gangeticus* (GMELIN, 1789)), sont représentés par trois taxons dans les phosphates marocains. *Ocepesuchus eoaffricanus* JOUVE *et al.*, 2008a est la seule espèce de crocodyliformes clairement identifiée dans le Crétacé supérieur (Maastrichtien) du bassin des Oulad Abdoun. Elle est connue pour l'instant par un unique crâne très endommagé (pl. 7I-J), mais tout à fait exceptionnel puisque les crocodyliformes n'étaient auparavant connus que par quelques dents ou restes épars et fragmentaires dans ces niveaux. La rareté des restes de cette espèce semble d'ailleurs plus indiquer une forme fluviale, dont un cadavre aurait été charrié jusqu'à la mer, qu'une forme pleinement marine. C'est le plus ancien crocodylien connu d'Afrique. *Argochampsia krebsi* HUA & JOUVE, 2004 fut le premier gavialoïde identifié et décrit dans le Paléocène inférieur du bassin des Oulad Abdoun (pl. 7G-H). Il s'agit d'un petit gavialoïde qui possède une forme de rostre très particulière avec des extrémités antérieures élargies formant un bec projeté vers le bas [Hua et Jouve, 2004 ; Jouve *et al.*, 2006a]. Cette forme des prémaxillaires est unique chez les crocodyliens et ne se retrouve, par convergence, que chez des crocodyliformes primitifs tels les pholidosauridés. Le troisième gavialoïde est représenté par un unique spécimen, dont la provenance tant stratigraphique que géographique reste inconnue. Néanmoins, il a pu être identifié comme appartenant au genre *Thoracosaurus* LEIDY, 1852, présent aussi dans le Maastrichtien et le Paléocène d'Europe et d'Amérique du Nord [Blainville, 1855 ; Cope, 1867 ; Troedsson, 1923, 1924 ; Troxell, 1925 ; Piveteau, 1927].

Les **Tomistominae**, qui ne survivent qu'avec une seule espèce actuelle, le faux-gavial de Malaisie (*Tomistoma schlegelii* (MÜLLER, 1838)), sont représentés dans l'Yprésien par l'espèce *Marccosuchus zennaroi* JONET & WOUTERS, 1977 (pl. 7K). Des fragments de mandibules et de maxillaire de cette espèce avaient été signalés par Arambourg [1934, 1952] et décrits à tort comme appartenant au genre *Crocodylus*. Ce taxon est particulièrement important puisque, avec son museau long mais encore relativement large, il semble devoir être considéré comme la forme la plus primitive de son groupe. Or, les relations phylogénétiques des crocodyliens longirostres, gavialoïdes et tomistominés, sont particulièrement discutées avec d'importantes divergences entre les analyses morphologiques et moléculaires. Pour les analyses moléculaires, *Gavialis* OPPEL, 1811 et *Tomistoma* MÜLLER, 1846 (les deux seuls représentants actuels de leurs groupes respectifs) sont proches l'un de l'autre et sont des Crocodyloidea (Crocodylia = Alligatorioidea + Crocodyloidea) [i.e. Gatesy *et al.*, 2003 ; White et Densmore, 2001 ; Harshman *et al.*, 2003]. D'après les analyses morphologiques les plus récentes, les gavialoïdes occupent la position la plus basale parmi les crocodyliens tandis que les tomistominés sont considérés comme des Crocodyloidea (Crocodylia = Gavialoidea + [Alligatorioidea + Crocodyloidea]) [i.e. Brochu, 2000, 2004 ; Jouve, 2004]. L'existence pendant l'Eocène d'un tomistominé primitif,

Marccosuchus JONET & WOUTERS, 1977, possédant un museau relativement large comme chez les crocodyloïdes, alors que tous les gavialoïdes ont déjà un museau très fin au Crétacé supérieur, semble de prime abord être plus congruente avec les résultats des phylogénies morphologiques. Et de fait, les premières analyses phylogénétiques incluant *Marccosuchus* confirment cette hypothèse [Jouve, 2004 ; Jouve *et al.*, 2014], avec les tomistominés distants des gavialoïdes et inclus dans les crocodyloïdes.

La répartition paléobiogéographique de ces crocodyliens fossiles est beaucoup plus localisée que celles des dyrosauridés. Les gavialoïdes se répartissant entre Amérique du Nord et Europe du Maastrichtien jusqu'au milieu de l'Eocène, les formes marocaines démontrent ainsi les affinités atlantiques du groupe au début de son histoire. Les tomistominés apparaissent à l'Yprésien avec *Marccosuchus zennaroi* et la forme européenne *Kentisuchus spenceri* BUCKLAND, 1836 [Buckland, 1836]. Des formes plus récentes sont connues dans l'Eocène moyen du sud de l'Europe et en Egypte [Zigno, 1880 ; Astre, 1931 ; Müller, 1927]. L'histoire des tomistominés débute donc avec des formes européennes et nord africaines, avant leur dispersion à partir de l'Eocène moyen.

Récemment, des restes postcrâniens d'un groupe particulier de crocodylifomes, les **Pholidosauridae** ont été mis au jour dans le Paléocène inférieur (Danien) du bassin des Oulad Abdoun. Ils sont composés d'une vertèbre, de quelques os des membres ou de ceintures et de nombreuses plaques dermiques. La forme très particulière de ces dernières est typique des pholidosauridés, groupe auquel appartient le célèbre « Supercroc » du Crétacé inférieur du Niger *Sarcosuchus imperator* BROIN & TAQUET, 1966 mesurant entre 11 et 13 mètres de long. La forme marocaine est de taille beaucoup plus modeste (probablement entre 1 et 2 mètres). Son âge en fait le pholidosauridé le plus récent, séparé de plus de 22 Ma des autres représentants de son groupe. Au vu de la rareté des restes (un unique spécimen), il s'agit probablement d'une forme fluviale arrivée accidentellement en milieu marin. Ce caractère supposé continental pourrait d'ailleurs expliquer la lacune temporelle importante le séparant des autres pholidosaures, avec la présence d'un groupe plus rare, présent dans des milieux refuges et qui avait donc peu de chance de se fossiliser. Cette découverte prouve, de plus, la survie des pholidosauridés à la crise K/Pg, alors que jusqu'à présent, leur disparition était supposée antérieure ou liée à cette crise.

Les crocodylifomes des phosphates du Maroc témoignent d'une importante radiation adaptative en milieu marin opérée au Paléogène ; ils constituent également de précieux outils pour reconstituer l'histoire paléobiogéographique et phylogénétique des divers groupes représentés. Les dyrosauridés sont les plus diversifiés tandis que les crocodyliens demeurent sous représentés et les pholidosauridés pour l'instant « anecdotiques ». Les crocodyliens du Maroc représentent en outre les plus anciens représentants du groupe en Afrique. Les crocodylifomes du Paléogène représentent, à l'instar des mosasauridés du Maastrichtien,

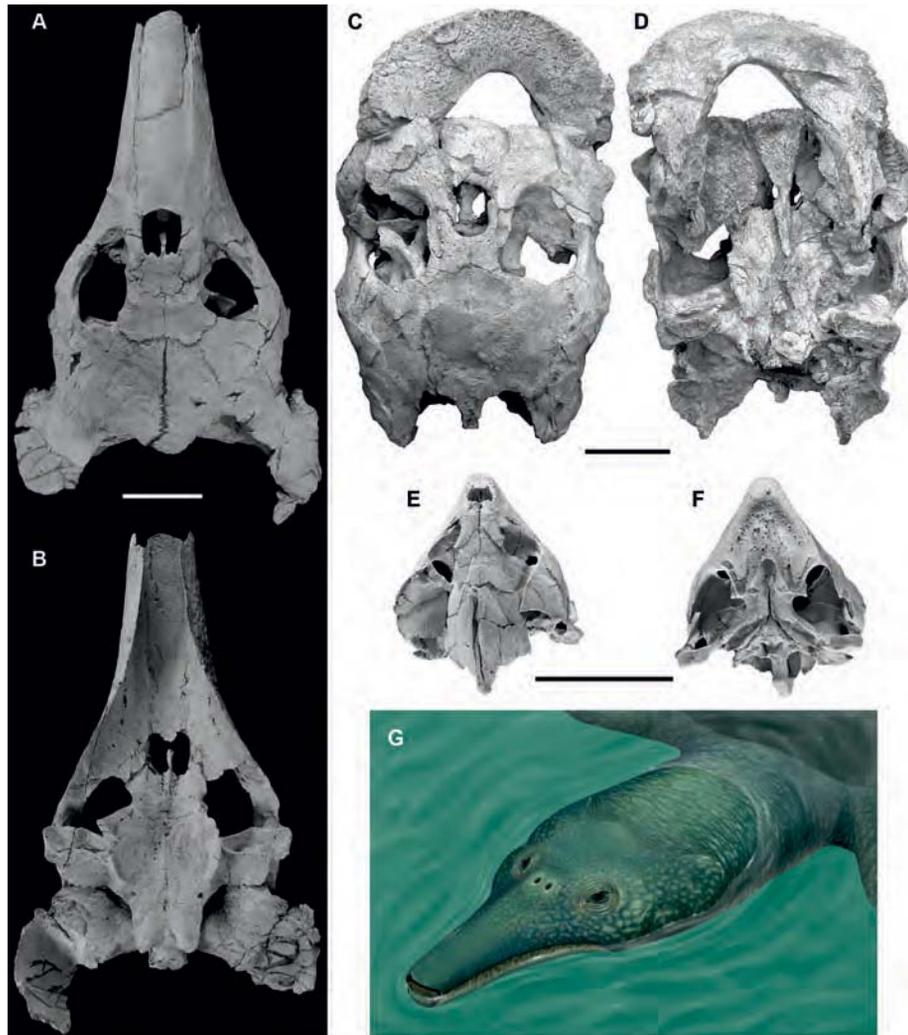
les mégaprédateurs reptiliens les plus diversifiés, étant représentés par onze espèces (versus dix espèces de mosasauridés). Ils ont probablement remplacés les mosasauridés, suite à leur extinction à la limite K/Pg, en occupant progressivement dès le début du Paléocène leurs niches écologiques laissées vacantes [Jouve, 2004 ; Jouve *et al.*, 2008a]. On retrouve en effet chez les crocodyliformes tertiaires grosso-modo les mêmes types écologiques que ceux des mosasauridés fini-crétacés. Si l'histoire post-crise est différente pour les différents groupes de crocodyliformes, on peut tout de même noter un schéma commun : une augmentation de la diversification avec des migrations et des échanges intercontinentaux très importants rendus possibles par la disparition des grands reptiles marins tels que mosasaures et plésiosaures.

Chéloniens (tabl. IV, pl. 8)

Les tortues forment un groupe monophylétique et sont aisément reconnaissables par leurs corps protégé par une carapace formée par une partie dorsale (la dossière) et un plastron ventral, l'union des deux éléments étant le pont. Elles se distinguent de tous les autres vertébrés par la morphologie unique de leur carapace qui intègre les côtes et enserre les ceintures pectorale et pelvienne, lesquelles se trouvent ainsi à l'intérieur de la cage thoracique. Les plus anciens restes de tortues proviennent de Chine et datent du Trias (*Odontochelys* Li *et al.*, 2008) [Li *et al.*, 2008]. Elles étaient alors pourvues de dents sur les mâchoires comme sur le palais, puis par la suite seulement sur le palais [Gaffney, 1990 ; Rougier *et al.*, 1995], un bec corné recouvrant les mâchoires ; les dents palatales ont disparu après le Trias. Les tortues connurent une rapide diversification et, dès le Trias, elles montrent des innovations anatomiques majeures qui leurs ont permis de s'adapter à divers milieux de vie. L'origine des tortues au sein des reptiles reste très controversée. Bien qu'il existe plusieurs hypothèses, les données anatomiques appuient l'hypothèse apparentant les tortues aux parareptiles [Williams, 1950 ; Broin, 1985 ; Joyce & Gauthier, 2004 ; Jalil & Janvier, 2005 ; Renous *et al.*, 2008 ; Lyson *et al.*, 2010].

Les localités qui ont livré des tortues fossiles au Maroc se répartissent stratigraphiquement du Jurassique (El-Mers, Moyen Atlas, Bathonien) au Quaternaire récent [Gmira, 1995 ; Gmira *et al.*, 2013 références dans Lapparent de Broin, 2000 ; Gaffney *et al.*, 2006]. Dans les phosphates, leurs restes se retrouvent dans tous les niveaux stratigraphiques, du Maastrichtien à l'Yprésien. Elles y sont représentées par les deux groupes majeurs de tortues actuelles : les pleurodires, au cou se repliant horizontalement sur un côté et les cryptodires, au cou se repliant verticalement dans le plan sagittal. Elles occupaient des niches écologiques variées, comme en témoignent les adaptations de leurs mâchoires à divers modes de préhension.

Jusqu'à très récemment, les tortues n'étaient connues dans les phosphates du Maroc que par de rares restes fragmentaires. Au Maastrichtien, elles étaient connues par : 1) des restes indéterminés provenant des bassins du Souss [Ambroggi et Arambourg, 1951] et des Oulad



► **PLANCHE VIII. – Chéloniens.** A-B, G, *Ocepechelon bouyai* BARDET *et al.*, 2013, OCP.DEK/GE 516, holotype, bassin des Oulad Abdoun, Maastrichtien, crâne en vues A, dorsale et B, ventrale. G, reconstitution (© Ch. Letenneur, MNHN, Paris). Echelle = 10 cm. D'après Bardet *et al.* [2013]. C-D, *Alienochelys selloumi* LAPPARENT DE BROIN *et al.*, 2014, OCP.DEK/GE 393, holotype, bassin des Oulad Abdoun, Maastrichtien, crâne en vues C, dorsale et D, ventrale. Echelle = 10 cm. D'après Lapparent de Broin *et al.* [2014]. E-F, *Euclastes acutirostris* JALIL *et al.*, 2009, OCP.DEK/GE 408, holotype, bassin des Oulad Abdoun, Paléocène (Danien-Thanétiens), crâne en vues E, dorsale et F, ventrale. Echelle = 10 cm. D'après Jalil *et al.* [2009].

PLATE VIII. – Chelonians. A-B, G, *Ocepechelon bouyai* BARDET *et al.*, 2013, OCP.DEK/GE 516, holotype, Oulad Abdoun basin, Maastrichtian, skull in A, dorsal and B, ventral views. G, reconstruction (© Ch. Letenneur, MNHN, Paris). Scale = 10 cm. After Bardet *et al.* [2013]. C-D, *Alienochelys selloumi* LAPPARENT DE BROIN *et al.*, 2014, OCP.DEK/GE 393, holotype, Oulad Abdoun basin, Maastrichtian, skull in C, dorsal and D, ventral views. Scale = 10 cm. After Lapparent de Broin *et al.* [2014]. E-F, *Euclastes acutirostris* JALIL *et al.*, 2009, OCP.DEK/GE 408, holotype, Oulad Abdoun basin, Palaeocene (Danian-Thanetian), skull in E, dorsal, F, ventral views. Scale = 10 cm. After Jalil *et al.* [2009].

Abdoun [Moody, 1976] ; 2) des restes appartenant à des formes géantes de « Chelonioidea indet. » dans les bassins des Ganntour et des Oulad Abdoun [Lapparent de Broin, 2000] ; 3) un crâne rapporté à *Euclastes* sp. dans le bassin des Ganntour [Gmira, 1995 ; Jalil *et al.*, 2009]. Au Thanétien, elles avaient été signalées par une carapace de Bothremydidae dans le bassin des Ganntour [Moody, 1976 ; Gmira 1995 ; Lapparent de Broin, 2000]. Ce sont les récentes recherches de terrain, couplées aux fouilles clandestines, qui ont révélé une richesse insoupçonnée en restes de tortues dans le bassin des Oulad Abdoun, dont l'étude ne fait que commencer.

Même si elles sont moins abondantes que les mosasaures et les plésiosaures, les tortues marines sont bien présentes dans les niveaux maastrichtiens des phosphates. C'est cependant dans les niveaux paléogènes que leurs restes sont les plus abondants et les plus diversifiés. Dans tous les niveaux, elles sont représentées à la fois par des pleurodires (Bothremydidae) et par des cryptodires (Chelonioidea incluant Dermochelyoidea et Cheloniidae ; Sandownidae). Tout comme les crocodyliformes, elles font donc partie des groupes qui ont survécu à la crise K/Pg, contrairement aux dinosaures, ptérosaures, mosasaures et plésiosaures.

La faune de tortues des phosphates du Maroc s'est mise en place grâce à l'ouverture de l'Atlantique au début du Crétacé et sa réunion avec le golfe occidental de la Téthys, permettant la dispersion cosmopolite des familles. Mis à part quelques rares taxons décrits dans le Maastrichtien, cette faune n'est pour l'instant essentiellement décrite que dans le Paléogène. Elle est caractérisée par un fort endémisme spécifique, dû à un milieu de vie exceptionnel dans le golfe des phosphates, qui a permis une grande diversification.

Les **Dermochelyoidea** sensu Bour & Dubois [1986] sont représentés dans les phosphates maastrichtiens du Maroc par au moins trois taxons. Tout d'abord, un fragment de plastron isolé provenant du Maastrichtien du bassin des Oulad Abdoun, rapporté à un « Dermochelyidae » par Tong & Hirayama [2004]. Néanmoins, une telle attribution sur la seule base d'un tel reste n'est pas justifiée, d'autant plus qu'une morphologie similaire se retrouve chez d'autres taxons appartenant à des familles distinctes [Bardet *et al.*, 2013 ; Capellini, 1884 ; Cigala Fulgosi *et al.*, 1980 ; Mulder, 2003]. Il s'agirait donc tout au moins d'un représentant du grand groupe des tortues marines Dermochelyoidea, épifamille (rang taxonomique situé entre la famille et la superfamille) de Chelonioidea diversifiée dès le Jurassique - base du Crétacé. D'autre part, le nouveau genre et nouvelle espèce *Ocepechelon bouyai* Bardet *et al.*, 2013 (pl. 8A-B, G), montre des adaptations uniques et poussées à la vie aquatique, illustrées par un dispositif d'alimentation par aspiration sans précédent parmi les vertébrés tétrapodes [Bardet *et al.*, 2013]. Le crâne de 70 cm de long d'*Ocepechelon* en fait l'une des plus grandes tortues de haute mer jamais décrite. Son anatomie très particulière, avec notamment un long museau osseux en forme de pipette, l'écarte spectaculairement de la morphologie crânienne typique des tortues. Enfin, *Alienochelys selloumi* Lapparent de Broin *et al.*, 2014 (pl. 8C-D), est une forme

également géante qui se caractérise également par un nouveau type d'appareil alimentaire, conçu pour un régime broyeur puissant, totalement inconnu jusqu'à présent chez les autres formes broyeuses de cryptodires ou de pleurodires (bothrémydés) [Lapparent de Broin *et al.*, 2014]. Ces deux nouvelles formes géantes et aux appareils alimentaires uniques partagent de surcroît des caractères crâniens inhabituels - tels que la fusion des prémaxillaires associée au recul dorsal de la narine - indiquant des relations de parenté étroites au sein de l'épifamille des Dermochelyoidea [Lapparent de Broin *et al.*, 2014]. Des Cheloniidea géants indéterminés pouvant appartenir au même groupe avaient auparavant été signalés dans le bassin des Oulad Abdoun [Lapparent de Broin, 2000].

La famille des **Cheloniidae** est représentée par cinq ou six espèces, se répartissant en deux groupes marins d'après leur niveau d'adaptation à la nage : 1) des formes à palette natatoire encore faiblement développée incluant *Argillochelys africana* TONG & HIRAYAMA, 2008, de l'Yprésien des Oulad Abdoun, ainsi que trois espèces d'*Euclastes* : *Euclastes* sp. du Maastrichtien des Ganntour ; *Euclastes acutirostris* JALIL *et al.*, 2009 du Danien-Thanétiens des Oulad Abdoun (pl. 8E-F) ; et *Euclastes wielandi* (HAY, 1908) du Paléogène (Danien au moins) des Oulad Abdoun (l'espèce *Osteopygoides priscus* KARL *et al.*, 1998, ayant été mise en synonymie avec *Euclastes wielandi* par Parham et Pyenson [2010]) ; 2) des formes à palette natatoire plus développée, représentées par *Tasbacka ouledabdounensis* TONG & HIRAYAMA, 2002. Toutes ces espèces avaient un régime durophage d'après la morphologie de leur palais secondaire étendu et les larges surfaces triturantes de leur bec, avec toutefois des variations morphologiques génériques et spécifiques.

Les Cheloniidae seraient d'origine laurasiatique (Amérique du Nord, Europe, Asie). A ce jour, les plus anciens représentants connus d'*Euclastes* COPE, 1867 datent du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord [Parham et Pyenson, 2010] et des phosphates maastrichtiens du Maroc (Ganntour) [Jalil *et al.*, 2009]. Bien que ce groupe soit cosmopolite de la Russie jusqu'au Pacifique, les espèces du Maroc sont, quant à elles, endémiques. *Tasbaska* NESSOV, 1987, genre également reconnu dans le Maastrichtien d'Égypte [Lapparent de Broin & Werner, 1998] et dont l'espèce type provient du Paléocène du Kazakhstan [Nessov, 1987], témoignerait de la relation établie Téthys-Atlantique via le Nord de l'Afrique. L'attribution d'*Argillochelys africana* (de l'Yprésien), connue seulement par le crâne, à ce genre dont l'espèce-type provient de l'Yprésien d'Angleterre, mérite une révision [Lapparent de Broin *et al.*, 2014], mais l'espèce est endémique au Maroc.

Un **Sandownidae**, *Brachyopsemys tingitana* TONG & MEYLAN, 2013 a été décrit dans le Paléocène inférieur du bassin des Oulad Abdoun [Tong & Meylan, 2009, 2013]. Cette forme a été rapprochée de *Sandownia harrisi* MEYLAN *et al.*, 2000, du Crétacé inférieur d'Angleterre, d'*Angolachelys* du Turonien de l'Angola [Mateus *et al.*, 2009] et d'une forme indéterminée du Texas [Barck, 1992], tous à larges surfaces triturantes broyeuses. Après avoir été rapprochés

puis séparés des Trionychoidea, leurs affinités au sein des Eucryptodira reste problématique mais leur histoire évolutive est connectée au développement de l'océan atlantique [Tong & Meylan, 2009, 2013]. La connaissance de la diversification de nombreux cryptodires à partir du début du Crétacé n'en est donc qu'à ses débuts [Vullo *et al.*, 2010].

Les **Bothremydidae** forment le groupe le plus abondant et le plus diversifié de tortues des phosphates du Maroc avec neuf espèces dont huit nommées. Excepté un Bothremydidae indéterminé du Paléocène du bassin des Gantour [Moody, 1976], tous les taxons proviennent du bassin des Oulad Abdoun. Dans le Danien ont été décrites *Araiochelys hirayamai* GAFFNEY *et al.*, 2006, *Bothremys maghrebiana* GAFFNEY *et al.*, 2006, *Labrostochelys galkini* GAFFNEY *et al.*, 2006 et *Taphrosphys ippolitoi* GAFFNEY *et al.*, 2006. Dans le Thanétien est connue *Phosphatochelys tedfordi* GAFFNEY & TONG, 2003. De l'Yprésien proviennent *Ummulisani rutgersensis* GAFFNEY *et al.*, 2006 et *Bothremys kellyi* GAFFNEY *et al.*, 2006. Finalement *Rhothonemys brinkmani* GAFFNEY *et al.*, 2006 provient d'un niveau inconnu du Paléogène [Gaffney *et al.*, 2006 ; Gaffney & Tong 2003, 2008]. Ces espèces ont des régimes alimentaires soit durophage (formes broyeuruses), soit coupeur-happeur.

Les tortues Bothremydidae se sont diversifiées par voie littorale (en longeant les côtes) à partir de formes d'eau douce issues du Gondwana (Amérique du sud, Afrique-Madagascar-Inde), connues depuis la fin du Jurassique. Dans les phosphates, où elles ne sont décrites qu'à partir du début du Cénozoïque, elles se répartissent dans deux des trois groupes littoraux existant dès le Crétacé en Afrique : celui de *Bothremys* LEIDY, 1865 représenté par des formes durophages, et celui de *Taphrosphys* COPE, 1869. Elles appartiennent ou sont ainsi apparentées à des genres déjà diversifiés et cosmopolites au Cénomaniens et au Maastrichtien [Antunes & Broin, 1988 ; Lapparent de Broin & Werner, 1998 ; Bardet *et al.*, 2000 ; Zalmout *et al.*, 2005 ; Gaffney *et al.*, 2006 ; Lapparent de Broin *et al.*, 2009]. Les genres de Taphrosphys du Maroc avaient des relations de parenté (lesquelles seront revues et précisées) avec les Taphrosphys des phosphates yprésiens de Tunisie [Bergounioux, 1952, 1956 ; Moody, 1972 ; Broin, 1977]. Cependant, au Paléogène, les Bothremydidae sont diversifiés et représentés par des espèces endémiques au Maroc.

Les chéloniens des phosphates du Maroc témoignent d'une extraordinaire diversité dans ce golfe marin peu profond, comparable à celle observée pour les mosasauridés dans certains gisements crétacés, mais dans le cas des tortues, avec une extension stratigraphique continue, non interrompue par la limite K/Pg : Mer intérieure nord-américaine crétacée, côte Est de l'Amérique du Nord au tournant K/Pg, et bassin anglo-franco-belge paléogène. Dans l'ensemble de ces sites, on retrouve les deux mêmes grands groupes, témoignant de la diversification littorale qui s'est produite au Crétacé supérieur à la suite de l'ouverture de l'Atlantique et de sa liaison avec la Téthys, à la limite de la Laurasia et du Gondwana Nord, sous un climat chaud favorable : les pleurodires Bothremydidae et les cryptodires

Chelonioidea, connues par des genres très proches, voire parfois cosmopolites (*Bothremys*, *Taphrosphys*, *Tasbacka* et le groupe d'*Euclastes*). Les deux nouvelles formes géantes *Ocepechelone* et *Alienochelys*, témoins fossiles de spécialisations trophiques uniques, illustrent à propos, non seulement l'importante radiation des Chelonioidea au cours du Crétacé supérieur, mais également l'incroyable diversité et l'abondance des vertébrés marins qui peuplaient cette « mer des phosphates » à l'extrême fin du Mésozoïque, juste avant la grande crise biologique de la limite Crétacé-Paléogène. Avec neuf espèces paléogènes, les Bothremyidae (d'origine nord-gondwanienne), sont dans les phosphates du Maroc plus nombreux que les cryptodires (d'origine laurasiatique). Les espèces de pleurodires marocaines sont littorales, mais sans adaptation particulière pour une locomotion en haute-mer, à la différence des cryptodires, armées de palettes natatoires plus ou moins développées. Toutefois, quelles que soient leurs capacités de dispersion, les chéloniens des phosphates du Maroc montrent un très fort endémisme spécifique, avec une diversité très importante particulière au Danien. Ceci suggère que les chéloniens fossiles des phosphates, occupant des niches écologiques variées de par leur taille, morphologie crâniennes et modes de locomotion, étaient tous (ou la plupart), comme les chéloniens actuels et les crocodyloformes, des prédateurs, qui ont pu remplacer en partie au moins certains des grands reptiles marins (mosasauridés, plésiosaures) disparus lors de la crise biologique de la limite K/Pg.

Plésiosaures (tabl. IV, pl. 9)

Comparés aux restes des autres reptiles, ceux de plésiosaures sont relativement rares dans les phosphates maastrichtiens du Maroc et sont essentiellement des dents et des vertèbres isolées.

Sur la base de dents provenant du bassin des Ganntour et d'une dizaine de vertèbres en connexion anatomique provenant du bassin des Meskala, Arambourg créa la nouvelle espèce de Plesiosauridae, *Plesiosaurus mauritanicus* ARAMBOURG, 1952. Ne portant pas de caractères diagnostique, ce matériel ne permet pas de préciser son attribution taxonomique en deçà de la famille Elasmosauridae, et doit donc être considéré comme un *nomen dubium* [Vincent *et al.*, 2011].

De nouveaux restes, incluant un crâne quasiment complet et sa mandibule associée, ainsi qu'une autre mandibule (pl. 9I-L), ont été découverts dans le Maastrichtien du bassin des Oulad Abdoun. Ce matériel appartient à un nouveau taxon d'**Elasmosauridae** nommé *Zarafasaura oceanis* VINCENT *et al.*, 2011. Il représente le premier elasmosauridé valide décrit dans le Crétacé terminal d'Afrique, et le deuxième décrit pour ce continent. *Zarafasaura* montre de fortes affinités phylogénétiques avec les elasmosauridés du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et du Japon. Il se caractérise notamment par l'organisation et la forme de son squamosal et de son palais.

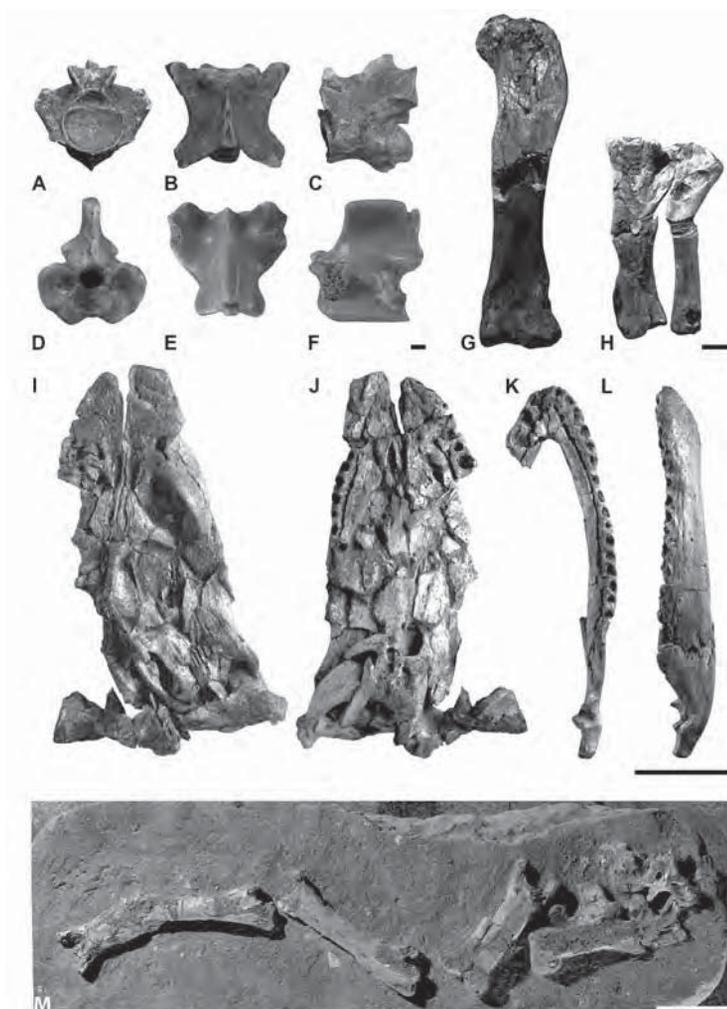


PLANCHE IX. — Squamates (Palaeophiidae, Pachyvaranidae), **Dinosaures, Plésiosaures, Ptérosaures.** A-C, Serpent (Palaeophiidae) *Palaeophis maghrebianus* ARAMBOURG, 1952, OCP DEK/GE 525, Yprésien, bassin des Oulad Abdoun, Vertèbre présacrée postérieure en vues A, antérieure, B, dorsale et C, latérale gauche. Echelle = 5 mm. D'après Houssaye *et al.* [2013]. D-F, Varanoïde (Pachyvaranidae) *Pachyvaranus crassispondylus* ARAMBOURG, 1952, Maastrichtien, bassin des Gantour ; D, Vertèbre cervicale postérieure OCP DEK/GE 464 en vue antérieure ; E-F, Vertèbre dorsale postérieure OCP DEK/GE 482 en vues E, dorsale et F, latérale gauche. Echelle = 5 mm. D'après Houssaye *et al.* [2011]. G-H, Dinosaur saurope (Titanosauriformes indet.), OCP DEK/GE 31, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun ; G, Fémur et H, tibia et fibula droits en vue postérieure. Echelle = 10 cm. D'après Pereda Suberbiola *et al.* [2004]. I-L, Plésiosaure (Elasmosauridae) *Zarafasaura oceanis* VINCENT *et al.*, 2011, OCP DEK/GE 315, holotype, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun ; I-J, crâne en vues I, dorsale et J, ventrale ; OCP DEK/GE 456, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun ; K-L, mandibule en vues K, dorsale et L, latérale droite. Echelle = 10 cm. D'après Vincent *et al.* [2011]. M, Ptérosaure (Azhdarchidae) *Phosphatodraco mauritanicus*

Pereda *et al.*, 2003, OCP DEK/GE 111, Maastrichtien, bassin des Oulad Abdoun, bloc de phosphate contenant cinq vertèbres cervicales. Echelle = 10 cm. D'après Pereda Suberbiola *et al.* [2003].

PLATE IX. — Squamates (Palaeophiidae, Pachyvaranidae), **Dinosaurs, Plesiosaurs, Pterosaurs.** A-C, Snake (Palaeophiidae) *Palaeophis maghrebianus* ARAMBOURG, 1952, OCP DEK/GE 525 Ypresian, Oulad Abdoun basin, Posterior presacral vertebra in A, anterior, B, dorsal and C, left lateral views. Scale = 5 mm. From Houssaye *et al.* [2013]. D-F, Varanoid (Pachyvaranidae) *Pachyvaranus crassispondylus* ARAMBOURG, 1952, Maastrichtian, Gantour basin ; D, Posterior cervical vertebra OCP DEK/GE 464 in anterior view ; E-F, Posterior dorsal vertebra OCP DEK/GE 482 in E, dorsal and F, left lateral views. Scale = 5 mm. From Houssaye *et al.* [2011]. G-H, Sauropod dinosaur (Titanosauriformes indet.), OCP DEK/GE 31, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin ; G, right Femur and H, right tibia and fibula in posterior view. Scale = 10 cm. From Pereda Suberbiola *et al.* [2004]. I-L, Plesiosaur (Elasmosauridae) *Zarafasaura oceanis* VINCENT *et al.*, 2011, OCP DEK/GE 315, holotype, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin ; I-J, skull in I, dorsal and J, ventral views ; OCP DEK/GE 456, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin ; K-L, mandible in K, dorsal and L, right lateral views. Scale = 10 cm. From Vincent *et al.* [2011]. M, Pterosaur (Azhdarchidae) *Phosphatodraco mauritanicus* PEREDA *et al.*, 2003, OCP DEK/GE 111, Maastrichtian, Oulad Abdoun basin. Phosphatic slab enclosing five cervical vertebrae. Scale = 10 cm, From Pereda Suberbiola *et al.* [2003].

De nouveaux restes postcrâniens (vertèbres en connexion, restes de ceintures et de membres) d'élasmosauridés ont récemment été découverts [Vincent *et al.*, 2013]. Malheureusement, *Zarafasaura* étant basé sur du matériel crânien, on ne peut pas savoir si ce matériel postcrânien pourrait lui appartenir ou s'il s'agit d'un autre taxon ; en l'état actuel des connaissances, l'ensemble de ce matériel postcrânien est rapporté à un élasmosauridé indéterminé [Vincent *et al.*, 2013].

Jusqu'à présent, seule la famille des Elasmosauridae semble donc être présente dans les phosphates du Maroc. *Zarafasaura* complète notre compréhension de la paléobiodiversité et de la paléobiogéographie des plésiosaures du Crétacé supérieur et montre, qu'en général, les plésiosaures du Maastrichtien étaient caractérisés par un fort taux d'endémisme. Notre étude a également montré que les plésiosaures, et plus spécialement les élasmosauridés, étaient encore très diversifiés et mondialement distribués à la fin du Crétacé, ce qui est en faveur d'une extinction plutôt soudaine de ce groupe lors de la crise biologique K/Pg.

Ptérosaures (tabl. IV, pl. 9)

Les restes de ptérosaures sont très rares dans les phosphates du pourtour Sud-Est méditerranéen et avaient été jusqu'à présent décrits seulement dans ceux de Jordanie avec deux vertèbres cervicales et des fragments de phalanges appartenant à *Arambourgiana philadelphiae* (ARAMBOURG, 1959) [Arambourg, 1959 ; Frey et Martill, 1996 ; Martill *et al.*, 1998] et dans le désert du Negev avec un moulage endocrânien rapporté à un ptérosaure indéterminé [Lewy *et al.*, 1992]. Le matériel découvert dans le cadre de nos travaux provient des phosphates du Maastrichtien supérieur du bassin des Oulad Abdoun [Pereda Suberbiola *et al.*, 2003]. Il consiste en cinq vertèbres cervicales postérieures restées en relative connexion anatomique et appartenant à un individu rapporté aux **Azhdarchidae**, famille de ptérosaures du Crétacé supérieur dont fait partie le célèbre géant *Quetzalcoatlus* LAWSON, 1975. Les vertèbres ressemblent fortement à celles des azhdarchidés, notamment *Quetzalcoatlus* et *Azhdarcho* NESOV, 1984 : elles sont similairement très allongées, dépourvues de foramens pneumatiques sur les surfaces latérales des centra et portent des épines neurales vestigiales et des tubercules prézygapophysaires. Le matériel du Maroc représente un taxon unique nommé *Phosphatodraco mauritanicus* PEREDA SUBERBIOLA *et al.*, 2003. Il est caractérisé par une huitième cervicale très allongée qui porte une épine neurale proéminente et située très postérieurement (pl. 9M). L'animal avait une envergure estimée à 5 mètres. De nouveaux restes de ptérosaures, à savoir un bassin de grande taille, ont été découverts récemment et sont en cours d'étude. Bien que les éléments conservés ne soient pas analogues au type de *Phosphatodraco*, l'ensemble des caractéristiques de ce nouveau spécimen indiquent qu'il pourraient appartenir, si ce n'est à *Phosphatodraco*, au moins à un Azhdarchidae [Allemand *et al.*, en prép.].

Phosphatodraco est un des rares Azhdarchidae connus par un cou relativement complet et l'un des derniers ptérosaures connus. Il représente par ailleurs la première mention de cette famille dans le Crétacé terminal d'Afrique du Nord [Pereda Suberbiola *et al.*, 2003].

Dinosaures non-aviens (tabl. IV, pl. 9)

Les dinosaures sont divisés en deux grands groupes d'après notamment la structure de leur bassin : Saurischia et Ornithischia. Les oiseaux (Aves) sont considérés comme des Theropoda, qui constituent l'un des deux grands groupes de dinosaures saurischiens. Pour des soucis de clarté de lecture, nous avons cependant pris le parti de décrire dinosaures non-aviens et dinosaures aviens (oiseaux) dans deux chapitres séparés.

Les restes fossiles appartenant à des dinosaures non-aviens sont très rares dans les phosphates maastrichtiens du Maroc et appartiennent tous à des saurischiens, qu'il s'agisse de sauropodes [Pereda Suberbiola *et al.*, 2004] ou de théropodes [Buffetaut *et al.*, 2005]. Comme pour les restes de vertébrés continentaux des phosphates marocains en général, ceux de dinosaures correspondent très probablement à des cadavres flottés provenant d'un arrière pays continental proche.

Des os du membre postérieur (fémur, tibia et fibula) d'un sauropode de taille moyenne ont été découverts dans le Maastrichtien supérieur du bassin des Oulad Abdoun (pl. 9G-H). Le fémur présente un gonflement latéral proéminent sur le tiers proximal, un caractère diagnostique des **Titanosauriformes**. Le sauropode marocain ne montre pas de synapomorphies de Titanosauria ou de clades moins inclusifs et il est attribué à un titanosauriforme basal indéterminé [Pereda Suberbiola *et al.*, 2004]. Il s'agit de la première mention d'un sauropode dans le Maastrichtien du Maroc et d'un des rares spécimens de dinosaure trouvés jusqu'à présent dans les formations d'âge fini-crétacé d'Afrique du Nord. Cette découverte confirme à la fois la vaste distribution géographique des titanosauriformes durant le Crétacé supérieur et leur présence en Afrique à la fin du Maastrichtien.

Une grande dent isolée rapportée à un théropode **Abelisauridae** a également été décrite [Buffetaut *et al.*, 2005]. Récemment, deux nouvelles dents de théropodes ont été découvertes et feront l'objet d'une étude future [Pereda Suberbiola *et al.*, en prép.]. Il s'agirait du registre le plus récent du clade des Abelisauroides en Afrique [Carrano et Sampson, 2008].

Dinosaures aviens (oiseaux) (tabl. IV, pl. 10)

L'avifaune du Paléocène supérieur-Eocène inférieur du bassin des Oulad Abdoun est presque entièrement composée d'oiseaux marins et représente les plus anciens oiseaux modernes (Neornithes) d'Afrique [Gheerbrant *et al.*, 2003 ; Bourdon, 2006a, 2006b ; Bourdon



► **PLANCHE X. — Oiseaux.** A-E, G, I, K : *Dasornis toliapica* (Owen, 1873), Thanétien-Yprésien, bassin des Oulad Abdoun. A, OCP.DEK/GE 1076, boîte crânienne en vue latérale droite ; B, OCP.DEK/GE 1185, partie proximale de maxillaire en vue latérale droite ; C, D1-0027E, partie distale de maxillaire en vue latérale droite ; D, OCP.DEK/GE 1166, fragment de mandibule droite en vue latérale ; E, OCP.DEK/GE 1212, partie proximale de radius gauche en vue caudale ; G, OCP.DEK/GE 1076, boîte crânienne en vue ventrale ; I, MHNL 20-149238, partie distale de tibiotarse droit en vue crâniale ; K, OCP.DEK/GE 1146, extrémité distale de tarsométatarse gauche en vue dorsale. F, H, J, L : *Dasornis emuinus* (Bowerbank, 1854), Thanétien-Yprésien, bassin des Oulad Abdoun. F, OCP.DEK/GE 1046 inversé, partie proximale de radius droit en vue caudale ; H, D1-0027A, boîte crânienne en vue ventrale ; J, OCP.DEK/GE 1123, partie distale de tibiotarse droit en vue crâniale ; L, OCP.DEK/GE 1106, tarsométatarse gauche complet en vue dorsale. M-S : *Lithoptila abdounensis* Bourdon, 2005, Thanétien-Yprésien, bassin des Oulad Abdoun. M, OCP.DEK/GE 1087 (holotype), boîte crânienne en vue latérale droite ; N, OCP.DEK/GE 1089 inversé, fragment de mandibule gauche en vue latérale ; O, OCP.KH 1050, humérus gauche en vue caudale ; P, OCP.KH 1052, partie proximale d'ulna gauche en vue crâniale ; Q, OCP.KH 1064, partie distale d'ulna

gauche en vue crâniale ; R, OCP.KH 1202, coracoïde droit en vue ventrale ; S, OCP.KH 1049, tarsométatarse gauche en vue dorsale. Echelles = 1 cm.

PLATE X. — Birds. A-E, G, I, K: *Dasornis toliapica* (Owen, 1873), Thanetian-Ypresian, Oulad Abdoun basin. A, OCP.DEK/GE 1076, braincase in right lateral view; B, OCP.DEK/GE 1185, proximal part of maxilla in right lateral view; C, D1-0027E, distal part of maxilla in right lateral view; D, OCP.DEK/GE 1166, fragment of right mandible in lateral view; E, OCP.DEK/GE 1212, proximal part of left radius in caudal view; G, OCP.DEK/GE 1076, braincase in ventral view; I, MHNL 20-149238, distal part of right tibiotarsus in cranial view; K, OCP.DEK/GE 1146, distal end of left tarsometatarsus in dorsal view. F, H, J, L: *Dasornis emuinus* (Bowerbank, 1854), Thanetian-Ypresian, Oulad Abdoun basin. F, reversed OCP.DEK/GE 1046, proximal part of right radius in caudal view; H, D1-0027A, braincase in ventral view; J, OCP.DEK/GE 1123, distal part of right tibiotarsus in cranial view; L, OCP.DEK/GE 1106, complete left tarsometatarsus in dorsal view. M-S: *Lithoptila abdounensis* Bourdon, 2005. M, OCP.DEK/GE 1087 (holotype), braincase in right lateral view; N, reversed OCP.DEK/GE 1089, fragment of left mandible in lateral view; O, OCP.KH 1050, left humerus in caudal view; P, OCP.KH 1052, proximal part of left ulna in cranial view; Q, OCP.KH 1064, distal part of left ulna in cranial view; R, OCP.KH 1202, right coracoid in ventral view; S, OCP.KH 1049, left tarsometatarsus in dorsal view. All scales = 1 cm.

et al., 2005, 2008a, 2008b, 2010]. Les Neornithes comprennent le dernier ancêtre commun de tous les oiseaux actuels plus tous ses descendants. L'avifaune du bassin des Oulad Abdoun comprend un minimum de dix espèces. Elle se caractérise par la domination de deux groupes : les phaétons (Phaethontiformes) et les oiseaux à pseudo-dents (Odontopterygiformes). Les fossiles de ces deux groupes constituent les cinq espèces décrites jusqu'à présent et représentées par un matériel abondant et/ou bien préservé dans les phosphates de l'Yprésien (quelques fossiles proviennent du Thanétien) (tabl. IV).

Les **Odontopterygiformes** ou oiseaux à pseudo-dents / oiseaux à fausses dents, constituent le groupe emblématique de l'avifaune du bassin des Oulad Abdoun. Il s'agit d'un groupe entièrement éteint dont le registre fossile s'étend du Paléocène supérieur au Pliocène final. Les fossiles des phosphates du Maroc figurent donc parmi les plus anciens représentants de ce groupe. Les oiseaux à pseudo-dents possédaient un énorme bec muni d'excroissances osseuses pointues ressemblant superficiellement à des dents mais dépourvues d'émail et de dentine [Howard, 1957] (cf. pl. 10B-D). Ils se nourrissaient de poissons et de calmars près de la surface de l'eau. Ces grands voiliers possédaient des ailes très allongées dont l'architecture hautement spécialisée permettait le vol plané sur de longues distances. Les oiseaux à pseudo-dents étaient pélagiques et leur niche écologique était similaire à celle des albatros actuels (Diomedidae). Longtemps associés aux pélicans et apparentés (Pelecaniformes), ils sont maintenant placés soit près des canards et kamichis (Anseriformes) [Bourdon, 2005, 2011], soit près d'un groupe comprenant les Anseriformes et les faisans/mégapodes (Galliformes) [Mayr, 2011]. Trois espèces d'oiseaux à pseudo-dents sont présentes dans les phosphates du Maroc [Bourdon *et al.*, 2010] : la plus commune, *Dasornis toliapica* (OWEN, 1873) (pl. 10A-E, G, I, K) possède une envergure d'environ 2,50 mètres, à l'instar d'un albatros actuel de taille moyenne. L'espèce géante *Dasornis emuinus* (BOWERBANK, 1854) (pl. 10F, H, J, L), moins commune, présente une envergure d'environ 4 mètres, ce qui surpasse celle du plus grand oiseau volant actuel, l'albatros hurleur (*Diomedea exulans* LINNÉ, 1758). Cette envergure n'atteignait cependant pas celle du plus grand oiseau à pseudo-dents connu, qui dépassait les 5 mètres [Mayr et Rubilar-Rogers, 2010], soit deux fois celle d'un albatros actuel ! La troisième espèce, *Dasornis abdoun* BOURDON 2010, est beaucoup plus rare et possède une envergure d'environ 1,6 mètre. De la taille d'un fou de Bassan (*Sula bassana* (LINNÉ, 1758)), elle constitue la plus petite espèce d'oiseau à pseudo-dents connue.

Les **Phaethontiformes** (phaétons et apparentés) constituent le deuxième groupe bien représenté dans le bassin des Oulad Abdoun. Les plus anciens membres de ce groupe, datés du Paléocène supérieur, incluent notamment les fossiles des phosphates du Maroc. Les seuls représentants actuels des phaethontiformes sont les trois espèces de phaétons ou paille-en-queues, regroupées dans le genre *Phaethon* LINNÉ, 1758 (Phaethontidae). Les paille-en-queues sont des oiseaux strictement pélagiques vivant dans les eaux océaniques tropicales



et subtropicales. Ils se nourrissent de poissons, calmars et crustacés, et pêchent en plongeant d'une hauteur de plusieurs mètres. Traditionnellement associés aux pélicans et apparentés (Pelecaniformes), ils sont maintenant considérés comme un groupe à part aux affinités phylogénétiques incertaines [Hackett *et al.*, 2008]. *Lithoptila abdounensis* BOURDON, 2005 (Prophaethontidae) (pl. 10M-S) est une espèce très commune [Bourdon *et al.*, 2005, 2008b]. La morphologie du squelette suggère que cet oiseau était un bon voilier aux ailes allongées, étroites et pointues, à l'instar des phaétons actuels. Vraisemblablement pélagique, *Lithoptila* nichait en colonies sur le littoral de la mer à phosphates, tout comme les oiseaux à pseudo-dents. L'envergure de *Lithoptila* BOURDON, 2005 était d'environ 1 mètre, ce qui correspond à celle du phaéton à bec rouge actuel (*Phaethon aethereus* LINNÉ, 1758). Une deuxième espèce de Phaethontiformes, *Phaethusavis pelagicus* BOURDON, 2008 [Bourdon *et al.*, 2008a] a été découverte mais elle est pour l'instant représentée seulement par un matériel très rare et fragmentaire. La morphologie de l'humérus est plus proche de celle des phaétons actuels que de celle de *Lithoptila*, raison pour laquelle cette espèce est attribuée de manière incertaine aux Phaethontidae. Son envergure devait être comparable à celle de *Lithoptila*.

Le seul oiseau continental de l'avifaune est un échassier de la taille d'une cigogne qui vivait vraisemblablement en zone côtière. Dans l'état actuel des recherches, la nature fragmentaire du matériel ne permet pas de placer cette espèce dans un groupe d'oiseau précis (famille ou ordre).

Les oiseaux des phosphates du Maroc représentent les plus anciens oiseaux modernes d'Afrique mais aussi les premiers représentants des oiseaux marins modernes. À ce titre, ils constituent des éléments-clés dans la compréhension de la radiation évolutive des oiseaux modernes à l'aube du Cénozoïque. Ces oiseaux très anciens sont en effet suffisamment dérivés pour être rattachés aux grands clades d'oiseaux actuels, tout en montrant une combinaison de caractères inédite que l'on ne trouve plus chez ces derniers. Ils permettent donc de comprendre comment les premiers oiseaux modernes se sont diversifiés au cours du temps. La présence des tous premiers oiseaux modernes et d'oiseaux plus archaïques n'ayant pas survécu à la crise K/Pg n'a pas encore été attestée dans le Maastrichtien des phosphates du Maroc. Cela pourrait être en partie dû au fait que la prospection et la collecte de fossiles aviens s'est jusqu'alors focalisée dans le Paléogène. D'autre part, les conditions paléoenvironnementales au Maastrichtien étaient probablement moins favorables à l'abondance des oiseaux marins piscivores, du fait de la concurrence avec d'autres groupes de prédateurs marins, dont les ptérosaures. L'absence de restes aviens dans le Maastrichtien des phosphates du Maroc reflète en fait la relative rareté et la moindre diversité spécifique au niveau mondial des oiseaux au Crétacé terminal, par rapport à l'abondance qu'on leur connaît au début du Cénozoïque [O'Connor *et al.*, 2011].

Intérêt des faunes de reptiles

La faune de reptiles des phosphates du Maroc (chéloniens, squamates, plésiosauriens, crocodyliformes, ptérosaures, dinosaures non-aviens, oiseaux) est une des plus riches au monde pour le passage Crétacé supérieur-Paléogène (Maastrichtien à Yprésien). La série phosphatée marocaine nous permet d'appréhender in situ et de manière quasi-continue l'évolution des faunes de reptiles marins (extinctions, radiations, renouvellements fauniques) sur environ 24 Ma, et notamment au passage K/Pg, qui voit l'extinction brutale des mosasauridés et des plésiosauriens, suivie d'une importante radiation des crocodyliformes, chéloniens et oiseaux [Jouve *et al.*, 2008a]. Elle ouvre aussi une petite fenêtre sur les derniers représentants des environnements terrestres de l'époque, avec notamment les derniers restes de dinosaures non-aviens et de ptérosaures connus au Maroc. Les reptiles marins sont représentés par plus d'une trentaine de genres et une cinquantaine d'espèces [Bardet *et al.*, 2010], documentés par de très nombreux restes de qualité exceptionnelle et souvent préservés en connexion anatomique. L'abondance et l'état des restes fossiles retrouvés témoignent d'une intense activité biologique locale et de conditions de fossilisation exceptionnelles dans cette mer épicontinentale située en marge du Craton arabo-africain.

Le taux d'endémisme des faunes de reptiles des phosphates du Maroc est également remarquable. Près de la moitié des genres de chéloniens, crocodyliformes et plésiosaures ne sont présents qu'au Maroc. Les squamates montrent par contre une répartition paléobiogéographique bien plus large, avec la quasi-totalité des genres retrouvés de manière cosmopolite et la plupart des espèces représentatives de toute la marge sud de la Téthys méditerranéenne, autour des paléolatitudes 25°N [Bardet, 2004, 2012]. Deux genres et trois espèces d'oiseaux sont endémiques aux phosphates. Cependant, les deux groupes aviens emblématiques des mêmes phosphates ont une vaste répartition et deux espèces d'oiseaux à pseudo-dents sont retrouvées dans l'Eocène du London Clay. Ceci s'accorde avec la paléoécologie de ces oiseaux de haute mer, qui étaient susceptibles de se disperser sur de grandes distances.

Squamates mosasauridés et crocodyliformes témoignent d'une intense radiation adaptative des reptiles dans ce golfe marin peu profond des phosphates de part et d'autre de la limite K/Pg. La grande diversité des mosasauridés dans les phosphates du Maroc est la plus importante de tout le continent africain. Chez les crocodyliformes, outre l'exceptionnelle diversité des dyrosauridés observée nulle part ailleurs, les crocodyliens sont les plus anciens représentants du groupe en Afrique. Les chéloniens, qui montrent un endémisme spécifique prononcé et une diversité très importante au Danien, sont particulièrement intéressants dans la mesure où ils montrent un registre fossile continu du Maastrichtien à l'Yprésien, non interrompu par la limite K/Pg. Les plésiosauriens ne sont pour l'instant représentés que par la seule famille des Elasmosauridae mais améliorent significativement notre compréhension

de la paléobiodiversité et de la paléobiogéographie des plésiosaures du Crétacé supérieur. Le ptérosaure des phosphates du Maroc est un des rares Azhdarchidae connu par un cou relativement complet, l'un des derniers ptérosaures connus et la première mention de cette famille dans le Crétacé terminal d'Afrique du Nord. Les restes de dinosaures non-aviens, correspondant probablement à des cadavres charriés, témoignent d'un arrière pays continental proche. Le sauropode représenté par ailleurs la première occurrence du groupe dans le Maastrichtien du Maroc et constitue l'un des rares spécimens de dinosaures trouvés jusqu'à présent dans les formations d'âge fini-crétacé d'Afrique du Nord. Les oiseaux des phosphates du Maroc représentent quant à eux les plus anciens oiseaux modernes d'Afrique et figurent parmi les premiers représentants des oiseaux marins modernes.

MAMMIFERES (TABL. V, PL. 11)

Les mammifères continentaux, groupe le plus inattendu dans ces séries marines, sont représentés par plusieurs taxons appartenant aux ordres des Hyaenodontides, Proboscidiens, Hyracoïdes et "Condylarthres". Ils sont parmi les plus anciens placentaires d'Afrique et les plus anciens fossiles connus d'ongulés modernes au monde.

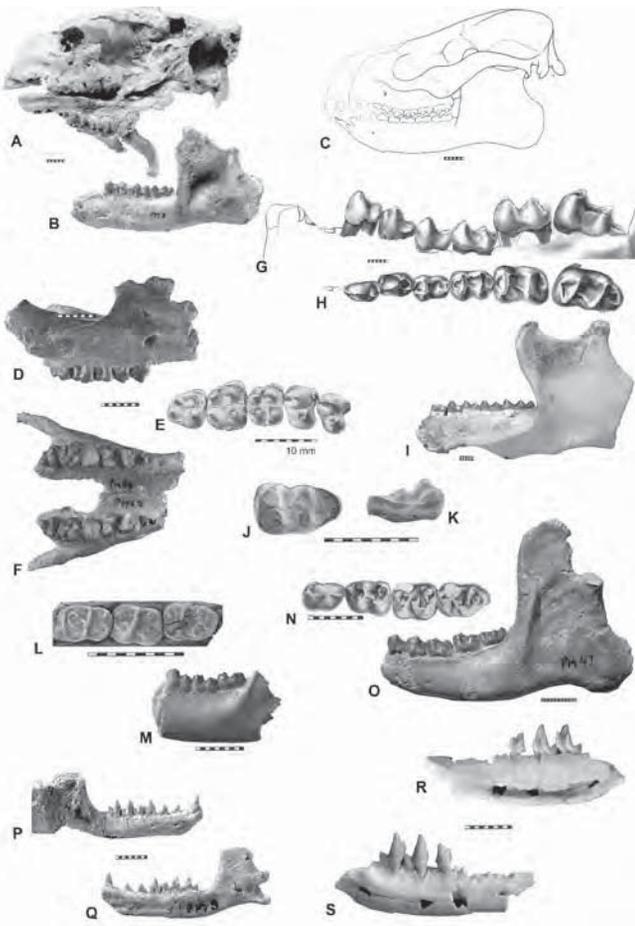
La découverte des mammifères dans les gisements de phosphates du bassin des Oulad Abdoun remonte à 1996 avec celle du proboscidien primitif *Phosphatherium escuilliei* [Gheerbrant *et al.*, 1996]. Les premiers fossiles ont été trouvés dans l'Yprésien des exploitations

TABL. V. – Liste faunique des mammifères. Abréviations : SEL, Sélandien ; THA, Thanétien ; YPR, Yprésien.

TABL. V. – Faunal list of mammals. Abbreviations: SEL, Selandian; THA, Thanetian; YPR, Ypresian.

GROUPES		ESPÈCES	ÂGE	RÉFÉRENCES
HYAENODONTIDA	Koholiinae	<i>Lahimia selloumi</i>	THA	Solé <i>et al.</i> , 2009
		<i>Boualitomus maroccanensis</i>	?YPR ⁽¹⁾	Gheerbrant <i>et al.</i> , 2006
?PAENUNGULATA (« CONDYLARTHRA »)	Fam. indet.	<i>Ocepeia daouiensis</i>	SEL	Gheerbrant <i>et al.</i> , 2001 ; Gheerbrant, 2010
		<i>Ocepeia grandis</i>	THA	Gheerbrant <i>et al.</i> , 2014
PAENUNGULATA ou MACROSCELIDEA	Fam. indet.	sp. indet. (prob. nov.)	?YPR	Gheerbrant <i>et al.</i> , 2003
PAENUNGULATA (« CONDYLARTHRA »)	Fam. indet.	<i>Abdounodus hamdii</i>	SEL	Gheerbrant <i>et al.</i> , 2001 ; Gheerbrant, 2010
PAENUNGULATA	Proboscidea	<i>Eritherium azzouzorom</i>	SEL	Gheerbrant, 2009
		<i>Phosphatherium escuilliei</i>	YPR	Gheerbrant <i>et al.</i> , 1996, 1998, 2005
		<i>Daouitherium rebouli</i>	YPR	Gheerbrant <i>et al.</i> , 2002
	Hyracoidea	<i>Seggeurius sp.</i>	YPR	Gheerbrant <i>et al.</i> , 2003

⁽¹⁾ âge incertain, Yprésien ou Thanétien



DEK/GE 306, holotype, mâchoire inférieure droite avec M_{3-1} , P_{4-2} , C_1 en vue labiale (P) et linguale (Q), Yprésien ou Sélandien, Bassin des Oulad Abdoun ; Gheerbrant et al. [2006, Fig. 2]. R-S. Hyaenodontida, *Lahimia selloumi* Solé & Gheerbrant, 2009, OCP DEK/GE 443, holotype, portion de mâchoire inférieure droite avec les molaires M_{3-1} en vues linguale (R) et labiale (S), Sélandien, bassin des Oulad Abdoun ; Solé et al. [2009, Fig. 5BC]. Toutes les échelles = 10 mm.

PLATE XI. — Mammals. A-C. Proboscidea, *Phosphatherium escuillei* Gheerbrant, Sudre & Cappetta, 1996, skull and mandible, Ypresian, Oulad Abdoun basin; A, sub-complete skull (OCP DEK/GE 305) in lateral view; B, left mandible (OCP-CPSGM MA8) in left lateral view; C, reconstruction of the skull and mandible in lateral view (drawing by D. Visset; Gheerbrant et al. [2005, Fig. 32A]). D-F. Proboscidea, *Erethrum azzouzorom* Gheerbrant, 2009, anterior part of the skull (rostrum) and upper jugal dentition, Selandian, Oulad Abdoun basin; D, F, ML 20268016 (= MNHN PM69 in Gheerbrant [2009]), holotype, rostrum with maxillaries, and M_{3-1} , P_{4-3} in occlusal and lateral views; E, upper dentition (MHNT PAL 2006.0.18–20), molars M_{3-1} and premolars P_{4-3} in occlusal view (drawings by P. Louis; Gheerbrant [2009, Fig. 1H]). G-I. Proboscidea, *Daouitherium rebouli* Gheerbrant & Sudre, 2002, mandible and lower dentition, Ypresian, Oulad Abdoun basin; G-H, OCP CPSGM-MA4, holotype, left lower dentition, M_{3-1} , P_{4-2} in labial (G) and occlusal (H) views (drawing by L. Meslin); I, left dentary (ML 20269987) bearing M_{3-1} , P_{4-3} in labial view (restoration by R. Vacant, MNHN); Gheerbrant et al. [2002, Fig. 5]. J-K. Hyracoidea, *Seggeurius* sp., MNHN PM5, right lower molar (M_3) in occlusal (J) and labial (K) views, Ypresian, Oulad Abdoun basin; Gheerbrant et al. [2003, Fig. 8]. L-M. Paenungulata, *Abdounodus hamdii* Gheerbrant & Sudre, 2001, OCP DEK/GE 310, fragment of a left dentary bearing molars M_{3-1} in occlusal (L) and labial (M) views, Selandian, Oulad Abdoun basin; Gheerbrant et al. [2001, Fig. 28.2]. N-O. ?Paenungulata, *Ocepeia daouiensis* Gheerbrant & Sudre, 2001, dentary bearing lower dentition, Selandian, Oulad Abdoun basin; N, composite reconstruction of the lower dentition, molars M_{3-1} and premolars P_{4-3} in occlusal view (specimen MNHN PM 20 and holotype OCP CPSGM-MA1); O, left dentary (MNHN PM41) bearing M_{3-1} and P_{4-3} in labial view; Gheerbrant et al. [2001, Figs. 4-5]. P-Q. Hyaenodontida, *Boualitomus marocanensis* Gheerbrant, 2006, OCP DEK/GE 306, holotype, right dentary bearing M_{3-1} , P_{4-2} , C_1 in labial (P) and lingual (Q) views, Ypresian or Selandian, Oulad Abdoun basin; Gheerbrant et al. [2006, Fig. 2]. R-S. Hyaenodontida, *Lahimia selloumi* Solé & Gheerbrant, 2009, OCP DEK/GE 443, holotype, fragment of a right dentary bearing M_{3-1} in lingual (R) and labial (S) views, Selandian, Oulad Abdoun basin; Solé et al. [2009, Fig. 5BC]. All scales = 10 mm.

PLANCHE XI. — Mammifères. A-C. Proboscidea, *Phosphatherium escuillei* GHEERBRANT, SUDRE & CAPPETTA, 1996, crâne et mandibule, Yprésien, bassin des Oulad Abdoun ; A, crâne subcomplet (OCP DEK/GE 305) en vue latérale gauche ; B, mandibule gauche (OCP CPSGM-MA8) en vue latérale gauche ; C, reconstitution du crâne et de la mandibule en occlusion en vue latérale gauche (dessin D. Visset ; Gheerbrant et al. [2005, Fig. 32A]). D-F. Proboscidea, *Erethrum azzouzorom* GHEERBRANT, 2009, portion antérieure du crâne (rostre) et denture jugale supérieure, Sélandien, bassin des Oulad Abdoun ; D, F, ML 20268016 (= MNHN PM69 in Gheerbrant [2009]), holotype, rostre avec maxillaires et M_{3-1} , P_{4-3} en vues occlusale et latérale droite ; E, denture supérieure (MHNT PAL 2006.0.18–20), molaires M_{3-1} et prémolaires P_{4-3} en vue occlusale (dessin P. Louis ; Gheerbrant [2009, Fig. 1H]). G-I. Proboscidea, *Daouitherium rebouli* GHEERBRANT & SUDRE, 2002, mandibule et denture inférieure, Yprésien, bassin des Oulad Abdoun ; G-H, OCP CPSGM-MA4, holotype, denture inférieure gauche, M_{3-1} , P_{4-2} en vues labiale (G) et occlusale (H) (dessin L. Meslin) ; I, mâchoire inférieure gauche (ML 20269987) avec M_{3-1} , P_{4-3} en vue labiale (restauration R. Vacant, MNHN) ; Gheerbrant et al. [2002, Fig.5]. J-K. Hyracoidea, *Seggeurius* sp., MNHN PM5, molaire inférieure, M_3 droite en vue occlusale (J) et labiale (K), Yprésien, Bassin des Oulad Abdoun ; Gheerbrant et al. [2003, Fig. 8]. L-M. Paenungulata, *Abdounodus hamdii* Gheerbrant & Sudre, 2001, OCP DEK/GE 310, fragment de mâchoire inférieure gauche avec les molaires M_{3-1} en vues occlusale (L) et labiale (M), Sélandien, bassin des Oulad Abdoun ; Gheerbrant et al. [2001, Fig. 28.2]. N-O. ?Paenungulata, *Ocepeia daouiensis* GHEERBRANT & SUDRE, 2001, mâchoire et denture jugale inférieure, Sélandien, bassin des Oulad Abdoun ; N, reconstitution composite de la rangée dentaire inférieure, molaires M_{3-1} et prémolaires P_{4-3} en vue occlusale (spécimen MNHN PM 20 et holotype OCP CPSGM-MA1) ; O, mâchoire inférieure gauche (MNHN PM 41) avec M_{3-1} et P_{4-3} en vue labiale ; Gheerbrant et al. [2001, Figs. 4-5]. P-Q. Hyaenodontida, *Boualitomus marocanensis* Gheerbrant, 2006, OCP

du Nord-Est de Grand Daoui [Gheerbrant *et al.*, 2003], des secteurs de Sidi Daoui et de la Recette IV, près de Oued Zem (fig. 4). Des découvertes importantes plus récentes ont été faites dans des niveaux plus anciens d'autres exploitations situées plus au Sud du bassin des Oulad Abdoun, à savoir dans le Paléocène (Thanétien et Sélandien) de Meraa El Arech et surtout de Sidi Chennane. Ces derniers sites ont livré les plus anciens mammifères placentaires connus en Afrique.

La singularité des gisements de phosphates, qui correspondent à des dépôts marins de mers épicontinentales, est l'absence de toute concentration de restes de vertébrés continentaux dans les niveaux fossilifères. Comme les dinosaures non-aviens des niveaux maastrichtiens, les mammifères sont très rares, voire exceptionnels et leurs restes fossiles correspondent probablement à des cadavres flottés transportés (drainés) depuis l'arrière-pays par un réseau fluvial local sous conditions de très faible énergie hydrodynamique [Gheerbrant *et al.*, 2003], probablement liées à une topographie continentale faiblement différenciée. Ils ont été dispersés, au débouché de ce réseau fluvial, sur une large étendue à la marge orientale du bassin des Oulad Abdoun, où ont été faites la plupart des découvertes.

En liaison avec cette taphonomie particulière, les restes fossiles de mammifères trouvés dans le bassin des Oulad Abdoun sont très informatifs, malgré leur rareté, en raison de leur très bonne conservation. Ils sont en effet illustrés par des rangées dentaires et également par des crânes plus ou moins complets, uniques pour cet âge en Afrique. Ils appartiennent à des espèces de taille grande ou moyenne. L'une d'entre elles, un proboscidiien, est le plus ancien grand mammifère découvert en Afrique. C'est une différence notable avec les autres gisements africains contemporains à mammifères tels que ceux du bassin d'Ouarzazate (Paléocène-Eocène). Ces derniers n'ont livré presque uniquement que des dents isolées d'espèces de petite taille (microfaune exclusive).

Les mammifères paléogènes découverts dans les couches de phosphates du bassin des Oulad Abdoun sont tous des placentaires, et essentiellement des ongulés (herbivores) endémiques à l'Afrique (groupe des Paenungulata). Deux petites espèces de carnassiers, du groupe éteint des hyaenodontidés (« créodontes »), sont également connues. Au total, une dizaine d'espèces de mammifères ont été décrites, parmi d'autres qui restent encore inédites.

Proboscidiens

Les gisements des Oulad Abdoun recèlent les premiers représentants de l'ordre des éléphants (proboscidiens). Ceux-ci sont déjà diversifiés dès les premiers niveaux de l'Eocène. Ils sont néanmoins très primitifs, par exemple dépourvus de trompe, avec une allure générale bien différente de celle si familière des éléphants.

Les proboscidiens des Oulad Abdoun sont représentés par deux espèces yprésiennes, *Phosphatherium escuilliei* GHEERBRANT *et al.*, 1996 et *Daouitherium rebouli* GHEERBRANT & SUDRE, 2002 [Gheerbrant *et al.*, 1996, 2002], caractérisées par des molaires de morphologie lophodonte vraie, c'est à dire pourvues de crêtes transversales, qui indiquent des animaux folivores spécialisés. *Phosphatherium* était très petit, de la taille d'un renard (une dizaine de kg). C'est l'espèce de mammifère de loin la plus fréquente découverte dans l'Eocène inférieur des Oulad Abdoun (Grand Daoui). Elle est bien documentée par de nombreux fossiles qui ont permis la reconstitution presque complète de sa denture, de son crâne et de sa tête [Gheerbrant *et al.*, 1998, 2005] (pl. 11A-C). *Daouitherium* était une grande espèce de la taille d'un tapir ; c'est le plus ancien grand mammifère décrit en Afrique. Il reste mal connu, et seulement par la denture inférieure (pl. 11G-I).

Eritherium GHEERBRANT, 2009, découvert dans le Sélandien (ca. 60 Ma) de Sidi Chennane (partie SE du bassin des Oulad Abdoun) [Gheerbrant, 2009 ; Gheerbrant *et al.*, 2012], est relativement bien documenté par une partie du crâne et presque toute la denture (pl. 11 D-F). Ce proboscidien archaïque présente des traits primitifs remarquables, inédits chez les ongulés modernes, tels que la dernière molaire plus petite que la seconde, et des crêtes transversales (lophodontie) à fonction coupante encore peu différenciées, associées à une couronne encore broyeuse (bunodonte). Ces caractères sont partagés avec les plus anciens hyracoïdes, et rappellent le morphotype ancestral à la fois de l'ensemble des ongulés africains (les paenungulés), mais aussi de groupes d'afrothères (mammifères présumés d'origine africaine) plus primitifs tels que les rats à trompe (macroscelides) [Gheerbrant, 2009 ; Gheerbrant *et al.*, 2012].

Hyracoïdes

Parmi les paenungulés, le site de Sidi Daoui (NE du bassin des Oulad Abdoun) a également livré les plus anciens restes découverts de damans (ordre des hyracoïdes). Ceux-ci sont encore mal connus dans les Oulad Abdoun (une seule dent décrite jusqu'ici : pl. 11J-K) [Gheerbrant *et al.*, 2003]. Ils sont représentés par une seule espèce probablement nouvelle attribuable au genre primitif *Seggeurius* CROCHET, 1986, auparavant décrit dans l'Eocène inférieur d'Algérie.

« Condylarthres » ou paenungulés primitifs

Dans les Oulad Abdoun les ongulés sont également représentés par des lignées paléocènes primitives qui rappellent vaguement le groupe des « condylarthres », principalement connu en domaines laurasiatiques. Les « condylarthres » sont un groupe fourre-tout qui rassemble des formes ancestrales de différentes lignées d'ongulés éteints et actuels. Les ongulés primitifs qui ont été trouvés dans les Oulad Abdoun appartiennent en fait à des lignées qui

n'ont pas de parenté étroite avec les ongulés laurasiatiques. Ce sont probablement des lignées endémiques africaines anciennes qui s'enracinent à la base des paenungulés, avant la radiation des ordres africains modernes représentés par les hyracoïdes, siréniens, et proboscidiens. Ce sont en d'autres termes des paenungulés ancestraux ou des branches basales latérales, parfois remarquablement spécialisées. Ils témoignent de l'histoire ancienne des ongulés en Afrique.

Dans les niveaux paléocènes de Sidi Chennane, au moins deux espèces de paenungulés primitifs ont été décrites [Gheerbrant *et al.*, 2001 ; Gheerbrant, 2010]. Une nouvelle espèce a aussi été décrite récemment [Gheerbrant *et al.*, 2014].

Elles représentent des groupes et probablement des familles entièrement nouveaux.

Ocepeia daouiensis GHEERBRANT & SUDRE, 2001 est l'espèce la mieux connue d'entre elles. Seule sa mâchoire inférieure avec ses dents a été décrite jusque là [Gheerbrant *et al.*, 2001 ; Gheerbrant, 2010] (pl. 11N-O), mais un nouveau matériel important comprenant des portions de crânes vient d'être décrit [Gheerbrant *et al.*, 2014]. Cette espèce présente des traits archaïques remarquables tels que la présence d'un paraconide et l'absence d'hypocône, c'est à dire la quatrième cuspide des molaires supérieures qui a un rôle fondamental pour broyer ou couper la végétation chez les ongulés modernes. Elle est aussi notablement spécialisée. Certains traits sont probablement apparentés aux paenungulés modernes (ex. crêtes sélenodontes des molaires), mais d'autres, tels que le museau raccourci, sont des convergences remarquables et inattendues avec les primates simiiiformes (groupe des singes et de l'homme).

Abdounodus hamdii GHEERBRANT & SUDRE, 2001 est bien moins connue, uniquement par la denture inférieure (pl. 11L-M) [Gheerbrant *et al.*, 2001]. Elle diffère nettement d'*Ocepeia* par ses dents robustes avec des crêtes faibles, qui sont adaptées à un fonctionnement broyeur. Comme chez *Ocepeia*, quelques traits rappellent les paenungulés, mais la morphologie est bien plus primitive que les ordres modernes.

Enfin il faut signaler la description d'une petite espèce énigmatique très mal connue et encore non nommée, représentée par un fragment de mâchoire inférieure avec une dent d'allure générale bilophodonte (pourvue de deux crêtes transversales) qui rappelle les paenungulés [Gheerbrant *et al.*, 2003]. Elle rappelle aussi toutefois des afrothères plus primitifs tels que les rats à trompes et les « condylarthres » louisinés par la présence d'une dernière molaire de petite taille.

Hyaenodontidés

Deux espèces nouvelles de placentaires carnassiers appartenant au groupe éteint des hyaenodontidés, anciennement inclus dans les « créodontes », ont été décrites récemment dans les Oulad Abdoun.

Boualitomus marocanensis GHEERBRANT, 2006 est l'un des plus petits mammifères découverts dans les Oulad Abdoun. Un seul spécimen, une mâchoire inférieure avec la denture jugale (pl. 11P-Q), est connu [Gheerbrant *et al.*, 2006]. Ce fossile a été trouvé dans les carrières de Grand Daoui par les habitants des villages voisins. Il est supposé provenir des mêmes niveaux de l'Yprésien basal que *Phosphatherium*, cependant un âge plus ancien (i.e., Paléocène) n'est pas exclu, s'agissant d'un spécimen dont la provenance exacte est inconnue.

Lahimia selloumi SOLÉ & GHEERBRANT, 2009 a été découvert plus récemment, dans le Sélandien des carrières de Sidi Chennane, dans le même niveau fossilifère qui a livré *Eritherium*. C'est l'un des plus anciens Hyaenodontida découverts [Solé *et al.*, 2009]. *Lahimia* n'est connu, comme *Boualitomus*, que par la denture inférieure (pl. 11R-S). Il se distingue de *Boualitomus* par une taille plus grande et une morphologie plus spécialisée.

Plusieurs traits dérivés originaux et singuliers par rapport aux autres Hyaenodontida du Paléocène et de l'Eocène (incl. *Tinerhodon* GHEERBRANT, 1985 du Thanétien du bassin d'Ouarzazate), tels que la perte de P/1, rapprochent *Boualitomus* et *Lahimia*. En outre, ils montrent des affinités privilégiées avec *Koholia* CROCHET *et al.*, 1988, genre connu à El Kohol (Algérie, Eocène inférieur) [Crochet *et al.*, 1988]. Ces trois taxons appartiennent à une même ancienne sous-famille de Hyaenodontida endémique de l'Afrique : les Koholiinae.

Les découvertes de *Boualitomus* et *Lahimia* soutiennent l'hypothèse d'une origine africaine ancienne des Hyaenodontida, longtemps très débattue [Solé *et al.*, 2009 ; Solé, 2013].

Intérêt des faunes de mammifères

Les restes dispersés de mammifères découverts dans les gisements du bassin des Oulad Abdoun sont parmi les rares témoins fossiles de la radiation initiale des placentaires en Afrique. De façon générale, l'Afrique reste le continent où les débuts de l'histoire des mammifères modernes sont les moins bien connus, en raison de la rareté relative des gisements découverts d'âge antérieur à l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur. Les discussions relatives à l'évolution et aux relations phylogénétiques des mammifères africains se focalisent de fait sur les résultats des études moléculaires, notamment dans la place et les relations internes des afrothères.

La découverte des premiers mammifères placentaires d'Afrique dans le Bassin des Oulad Abdoun, à côté de ceux du bassin d'Ouarzazate, prend toute son importance dans ce contexte. La plupart des espèces trouvées dans les Oulad Abdoun sont de fait les plus anciens représentants connus de leurs groupes (ordre), et spécialement en Afrique. Par exemple *Phosphatherium*, *Daouitherium* et maintenant *Eritherium* sont les plus anciens proboscidiens

décrits à ce jour. Les sites du Paléocène de Sidi Chennane sont parmi les rares connus au monde ayant livré des restes fossiles d'ordres actuels de mammifères placentaires d'âge plus ancien que l'Eocène.

Conclusions

« Point-chaud » de paléobiodiversité

Les gisements de phosphates du Maroc comptent parmi les plus riches assemblages fossiles de vertébrés connus à la charnière des ères Mésozoïque et Cénozoïque. Ils permettent de suivre, *in situ* et quasiment sans discontinuité stratigraphique majeure, du début du Maastrichtien à la base du Lutétien - soit sur environ 24 Ma - l'évolution des faunes de vertébrés marins et terrestres. Ils enregistrent deux crises biologiques majeures, celles des limites Crétacé-Tertiaire (K/Pg) et Paléocène-Eocène (P/E). La combinaison caractéristique des phosphates du Maroc, à savoir une continuité de l'enregistrement fossile sur un très long intervalle temporel, couplée avec une préservation exceptionnelle des restes fossiles tant en quantité qu'en qualité, est quasi-unique au niveau mondial. En effet, dans les gisements contemporains manquent souvent une partie de l'enregistrement sédimentaire (Crétacé ou Paléogène) et/ou fossile (gisements moins riches).

La reprise des travaux de terrain systématiques depuis 17 ans, dans le cadre de la convention « Phosphapal », a confirmé la remarquable paléobiodiversité des mers tropicales de la marge atlantique marocaine, siège d'une intense phosphatogenèse. Ces bassins sédimentaires ont préservé le spectaculaire témoignage d'un « point chaud » de paléobiodiversité marine sur le globe à cette époque. Ce point chaud de paléobiodiversité marine préservé dans les sédiments des mers à phosphates marocaines est à mettre en relation directe avec les conditions physico-chimiques et biologiques particulières du milieu de vie local, caractérisé par de riches apports organiques (nutriments) par les remontées de courants profonds (upwellings) le long de la marge atlantique africaine. Ceux-ci ont favorisé une véritable explosion biologique marine, dont la plus spectaculaire et emblématique manifestation est figurée par la diversité des mégaprédateurs au sommet de la chaîne trophique locale. Des découvertes inattendues de vertébrés continentaux issus de l'arrière-pays africain jouxtant ces mers à phosphates sont venues renforcer l'intérêt et la portée de ces sites.

A ce jour, autour de 330 espèces, réparties en 190 genres et 86 familles de vertébrés, incluant des sélaciens, des poissons osseux, des reptiles (oiseaux inclus) et des mammifères, ont été identifiés dans les phosphates du Maroc. 96% de ces espèces correspondent à des animaux marins, dont certains groupes - à la diversité morphologique et adaptative spectaculaires tels que mosasaures, crocodyliformes, chéloniens et oiseaux marins - sont particulièrement emblématiques de ce « point chaud » de paléobiodiversité. Les rares formes terrestres proviennent de découvertes récentes et sont représentées par des dinosaures non-aviens, des ptérosaures et des mammifères.

Toutefois, ces chiffres ne rendent pas totalement compte de l'extrême richesse fossilifère des phosphates du Maroc et la liste faunique est loin d'être définitive, car de nouveaux taxons sont découverts très régulièrement et restent donc à identifier et à décrire. C'est le cas notamment des sélaciens, dont de nombreuses espèces restent en nomenclature ouverte, mais aussi des poissons osseux, dont la diversité globale demeure méconnue faute de travaux systématiques d'envergure réalisés depuis le travail pionnier d'Arambourg [1952], et enfin des tortues, dont la diversité, notamment dans le Crétacé, n'a commencé à être appréciée que très récemment. Cependant, bien que cette diversité soit sous-estimée aux niveaux spécifique et générique, il n'en demeure pas moins que tous les grands groupes de vertébrés connus à cette époque, à l'exception notable des amphibiens, sont représentés dans les phosphates du Maroc.

GROUPES	ESPECES	GENRES	FAMILLES
Sélaciens	250	121	46
Chimères	1	1	1
Osteichthyens	19	17	15
Squamates	14 ?	9	3
Crocodyliformes	14 ?	13	4
Chéloniens	18	15	4
Plesiosaures	1	1	1
Ptérosaures	1	1	1
Dinosaures non-aviens	2	2	2
Oiseaux	5	3	3
Mammifères	10	9	6
TOTAL	~ 332	192	86

Environ 100 000 spécimens de vertébrés provenant des phosphates du Maroc, en grande majorité des dents isolées de sélaciens, de poissons osseux et de reptiles, ont été collectés par Arambourg et déposés dans les collections du MNHN de Paris. S'y ajoutent des milliers de spécimens - essentiellement des tétrapodes - recoltés dans le cadre de la convention « Phosphapal », dont les plus complets, près de 1300 spécimens, sont actuellement catalogués dans les collections de l'OCP à Khouribga. Ces collections « institutionnelles » restent très modestes au regard de l'immense quantité de matériel fossile qui est exploitée par la filière commerciale et exportée clandestinement aux quatre coins du monde depuis plusieurs décennies. Ce sont en effet par centaines de milliers que des spécimens (surtout des dents de sélaciens, mais pas uniquement) sont collectés tout au long de l'année et dispersés dans le monde entier, aussi bien dans des musées privés et publics, que chez des amateurs et collectionneurs.

Crises biologiques des limites Crétacé-Tertiaire (K/Pg) et Paléocène-Eocène (P/E)

La succession stratigraphique quasi-continue entre le Maastrichtien et la base du Lutétien des séries phosphatées marocaines permet de suivre *in situ* l'évolution des assemblages de vertébrés et d'appréhender leurs extinctions et renouvellements fauniques aux passages Crétacé-Tertiaire (K/Pg) et Paléocène-Eocène (P/E) en domaine marin.

La crise de la limite K/Pg y apparaît comme particulièrement importante et sélective pour les grands clades de vertébrés marins présents au Crétacé terminal. C'est spécialement le cas des sélaciens dont plus de 96% des espèces du Maastrichtien (grandes formes notamment) ne survivent pas à l'échelle régionale. Sur les 48 genres identifiés au Maastrichtien, 31 ne se retrouvent pas au Danien, soit 64,8% d'extinctions. Au niveau familial, on observe la disparition définitive de 8 familles, soit 16,7% d'extinctions, les raies étant davantage affectées que les requins. Les poissons osseux montrent aussi des extinctions importantes mais l'ampleur de ces phénomènes demeure pour l'instant difficile à appréhender en l'état actuel des connaissances. Parmi les reptiles, des clades majeurs encore très diversifiés et abondants durant le Maastrichtien terminal, non seulement dans les phosphates du Maroc mais également au niveau mondial, tels que les mosasaures et les plésiosaures (plus rares dans les phosphates), disparaissent brutalement, comme les dinosaures non-aviens et les ptérosaures. Il est à noter cependant que ces deux derniers groupes, très rares dans les phosphates marocains, ne sont probablement pas représentatifs de la biodiversité des faunes terrestres contemporaines. Les chéloniens sont représentés par des formes marines géantes dans le Maastrichtien, certes non représentées au Paléogène, mais elles demeurent encore mal connues, leur diversité étant probablement sous-estimée. Comme pour les poissons osseux, en l'absence d'une étude

complète des faunes de chéloniens des phosphates du Maroc, leur comportement lors de la crise biologique de la limite K/Pg reste difficile à préciser. Seuls les serpents palaeophiidés et les crocodyliens gavialoïdes sont décrits pour l'instant de part et d'autre de la limite K/Pg dans les Phosphates marocains.

Dès le début du Paléocène, l'explosion de la diversité et de l'abondance des crocodylifomes et des chéloniens est le fait le plus notable chez les reptiles. C'est particulièrement le cas pour les crocodylifomes, extrêmement rares dans les niveaux sous-jacents du Maastrichtien, qui ont probablement profité des niches écologiques libérées par la disparition des grands prédateurs marins du Crétacé, tels que les mosasaures et les plésiosaures [Jouve *et al.*, 2008a]. Il est possible également que parmi les chéloniens, les Bothremydidae qui montrent une grande diversité au Paléocène par rapport aux formes du Crétacé, aient profité de certaines de ces niches écologiques pour se diversifier dès le début du Paléocène. Au Paléocène supérieur, l'apparition des oiseaux à pseudo-dents, grands oiseaux marins piscivores, a aussi probablement bénéficié de ces niches écologiques laissées vacantes par l'extinction de divers prédateurs du Maastrichtien. Chez les sélaciens également, les disparitions ont vite été compensées par l'apparition d'une cinquantaine d'espèces au Paléocène inférieur ; leur diversité augmente au Paléocène supérieur (69 espèces), et atteint son maximum à l'Yprésien avec plus de quatre-vingt espèces.

La limite P/E est quant à elle marquée par des associations fauniques de sélaciens bien distinctes de celles connues dans les niveaux sous-jacents, et donc d'un grand intérêt biostratigraphique. Des sélaciens géants, comme le célèbre *Otodus obliquus*, apparaissent à l'Eocène. Dès la base de l'Yprésien, on assiste également à l'arrivée des premiers poissons-cies (Pristidae) ainsi qu'à l'important développement des Carcharhinidae, probablement lié, du moins en partie, au déclin des Lamniformes. En ce qui concerne les reptiles, la limite P/E n'est pas clairement marquée au niveau des chéloniens car l'on ne connaît pas exactement l'âge de plusieurs tortues paléogènes ; il semblerait toutefois qu'à partir du Thanétien, il y ait une certaine diminution du nombre de bothrémydés. Chez les crocodylifomes, quelques modifications fauniques sont observées, avec un recul de la diversité des dyrosaures, mais surtout l'apparition des tomistominés au détriment des gavialoïdes. Relativement abondants en Amérique du Nord et en Europe au Maastrichtien et au Paléocène, les gavialoïdes deviennent beaucoup plus rares à l'Eocène, alors que les tomistominés y sont nombreux dès l'Eocène inférieur, particulièrement en Europe. Ce schéma est conforté par les observations faites dans le bassin des Oulad Abdoun, où les gavialoïdes sont absents à l'Yprésien, remplacés par le tomistominé *Maroccosuchus*. La limite P/E marque, au Maroc comme ailleurs, l'expansion et l'explosion de diversité des serpents Palaeophiidae : représentés dans le Maastrichtien et le Paléocène par de très rares *Palaeophis*, ils deviennent relativement fréquents à partir de l'Eocène avec plusieurs taxons dont, entre autres, *Palaeophis*. En ce qui concerne l'avifaune, la

limite P/E n'est pas fortement marquée, les deux grands groupes d'oiseaux des phosphates (odontopterygiformes et phaethontiformes) étant représentés à la fois dans le Paléocène et dans l'Eocène. Les deux espèces d'oiseaux les moins communes n'apparaissent qu'à l'Eocène, mais il est probable qu'il s'agisse d'un biais taphonomique. L'abondance des restes aviens augmente très fortement à la limite P/E, ce qui suggère des conditions environnementales plus propices à la formation d'importantes colonies d'oiseaux marins sur le littoral de la mer des phosphates à l'Eocène inférieur. En ce qui concerne les mammifères, et dans la limite des données disponibles encore très fragmentaires, les niveaux du Thanétien sont caractérisés par la présence de lignées archaïques d'ongulés (type « condylarthres »). À l'Yprésien, elles sont remplacées par des taxons de cachet plus moderne appartenant à des ordres actuels (proboscidiens, hyracoides), certains de taille relativement grande ; *Daouitherium* est notamment le premier grand mammifère africain connu.

Paléobiogéographie

Un autre intérêt des faunes des mers à phosphates marocaines réside, d'une part, dans leur appartenance globale au domaine Sud-téthysien encore relativement mal connu, et d'autre part, dans la variété des caractéristiques biogéographiques des assemblages fauniques mis au jour. En effet, certains taxons sont endémiques des gisements marocains, tels que le plésiosaure *Zarafasaura*, le mosasaure *Mosasaurus beaugei*, les crocodyliformes *Argochampsia* et *Ocepesuchus* ainsi que de nombreux dyrosauridés, tous les chéloniens (au niveau spécifique), les oiseaux *Lithoptila*, *Phaethusavis* et *Dasornis abdown*. D'autres au contraire sont d'affinité et de distribution bien plus larges, tels que les sélaciens, les poissons Megalopidae, la plupart des squamates (mosasaures, lézard *Pachyoaranus*, serpent *Palaeophis*), les crocodyliformes *Rhabdognathus*, *Hyposaurus* et *Thoracosaurus*, les oiseaux à pseudo-dents de grande taille, etc... Les familles sont généralement cosmopolites (e.g. tortues Cheloniidae, squamates Mosasauridae). Les mammifères sont quant à eux de cachet strictement endémique africain.

Pour les sélaciens, les échanges fauniques étaient permanents entre le Maroc et d'autres régions (Afrique occidentale, Proche et Moyen-Orient, Europe, Amériques), avec un coefficient de similitude (coefficient de Simpson) variable suivant les étages mais significatif [Noubhani, 1993 ; Noubhani et Cappetta, 1997]. Avec l'Europe, on note surtout des vagues d'immigrations du sud (Afrique) vers le nord (Europe) de la Téthys, comme en témoignent des genres présents au Maroc dès le Paléocène inférieur et qui n'apparaissent en Europe (bassin anglo-franco-belge) qu'à l'Eocène inférieur (Yprésien). Ce flux migratoire est actuellement interprété comme causé par le réchauffement notable survenu au début de l'Eocène (PTem) déjà noté par Plaziat [1983].

En ce qui concerne les reptiles marins et les mosasaures en particulier, les différences de composition observées au niveau spécifique entre les assemblages des marges sud (Afrique du Nord et Proche-Orient) et nord (Europe) de la Téthys méditerranéenne sont interprétées comme étant la conséquence de préférences paléocéologiques liées aux paléolatitudes [Bardet, 2004, 2012].

Dans leur ensemble, les différences de répartition (endémiques *versus* cosmopolites) observées entre les divers groupes de reptiles connus dans les phosphates du Maroc sont probablement à mettre en rapport avec les caractéristiques biologiques intrinsèques aux différents taxons (thermophysiologie), dont certains disposaient de bonnes capacités de dispersion à grande échelle (e.g. les mosasauridés), tandis que d'autres devaient être inféodés à un milieu de vie plus spécifique (e.g. les plésiosaures) [Bernard *et al.*, 2010].

Paléoenvironnements

La taphocénose du bassin des Oulad Abdoun rassemble des communautés de vertébrés très diverses sur les plans paléocéologique et paléoenvironnemental. Il est intéressant de noter également que la plupart des taxons présents dans les phosphates du Maroc représentent des prédateurs, voire des mégaprédateurs, signe d'une intense activité biologique dans ces golfes marins, lié à la présence d'upwellings (voir partie Géologie). Rappelons qu'aujourd'hui, les zones d'upwelling attirent des mégaprédateurs (cétacés, sélaciens, etc...) venus se nourrir des immenses bancs d'animaux plus petits (poissons, crevettes, etc.) qui profitent également de ces remontées d'eaux froides très riches en nutriments.

Des espèces à modes de vie très variés sont représentées : formes de haute-mer tels que les squamates (mosasauridés) et les oiseaux (phaétons, oiseaux à pseudo-dents), formes d'assez grande profondeur (sélaciens dalatiidés, *Squalus*), formes plus côtières (*Pachyvaranus*), sans oublier les taxons strictement terrestres (dinosaures non-aviens, mammifères), et probablement dulçaquicoles (crocoïdien *Ocepesuchus* et pholidosauridé) ou mixtes (certaines tortues Bothremydidae).

Au niveau de la pyramide écologique, les spécialisations crâniennes et dentaires de la plupart des taxons nous renseignent sur leurs régimes alimentaires, également très variés [Cappetta *et al.*, 2014 ; Bardet *et al.*, sous presse] : mégaprédateurs opportunistes aux batteries dentaires robustes et coupantes (sélaciens *Notidanodon* chez les Hexanchiformes et *Cretolamna*, *Squalicorax* et *Otodus* chez les Lamniformes ; mosasaures *Prognathodon* et *Mosasaurus*), formes piscivores graciles et à dents fines (sélaciens Odontaspidae et Mitsukurinidae ; plésiosaure *Zarafasaura* ; mosasaures *Halisaurus* et *Platecarpus* (?) *ptychodon* ; crocoïliforme *Atlantosuchus*), formes durophages à museau court et/ou dentition robuste et basse (mosasaures *Globidens*,

Prognathodon giganteus, crocodyliformes *Phosphatosaurus*), ou à bec soit broyeur, soit coupeur-happeur (diverses tortues dont *Alienochelys*), formes probablement filtreuses par aspiration (*Ocepechelon*), etc... Certaines espèces des Oulad Abdoun ont développé des spécialisations et adaptations originales inédites et uniques dans leurs groupes respectifs, comme le rostre crochu du crocodylien *Argochampsa*, le museau très allongé en pipette d'*Ocepechelon*, les excroissances osseuses pointues au niveau du bec des oiseaux à pseudo-dents, etc...

En conclusion, les dépôts de phosphates du Maroc, par la combinaison de caractéristiques exceptionnelles à la fois stratigraphiques et sédimentologiques (séries sans interruptions majeures durant 24 Ma), physico-chimiques (conditions de fossilisation exceptionnelles), paléoécologiques (ancien « point chaud » situé dans une zone d'upwellings) et paléogéographiques (domaine Sud téthysien encore mal connu), constituent un atelier privilégié et unique au monde permettant d'appréhender les modalités d'évolution des faunes de vertébrés au tournant des ères Mésozoïque et Cénozoïque. Ils témoignent notamment de l'incroyable possibilité de diversification qu'ont eu ces vertébrés pour coexister et occuper toutes les niches écologiques disponibles dans un milieu somme toute relativement restreint.

Remerciements

Cet article est une synthèse des travaux qui ont été réalisés dans le cadre de la Convention de Recherche Paléontologique « Phosphapal » signée entre l'Office Chérifien des Phosphates (OCP, Casablanca), le Ministère de l'Energie, des Mines, de l'Eau et de l'Environnement du Royaume du Maroc (MEMEE, Rabat), le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Paris), l'Université Cadi Ayyad (UCAM, Marrakech) et l'Université Chouaib Doukkali (UCDJ, El Jadida) et avec les soutiens financiers suivants : Projet National Geographic n° 6627-99 (N. Bardet, 1999), BQR MNHN (E. Gheerbrant et N. Bardet, 2005-2007), Action de Coopération CNRS / CNRST n° 18567 (N. Bardet et N.-E. Jalil, 2006-2008), Programme International de Coopération Scientifique CNRS / CNRST n° 4892 (N. Bardet et N.-E. Jalil, 2009-2011), Programme ANR-PALASIAFRICA (ANR-08-JCJC-0017, ANR-ERC) (H. Cappetta et S. Adnet), Projets CGL2010-18851/BTE (Ministerio de Economía y Competitividad, Espagne) et projets IT-320-10 et IT-834-13 (Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritza) (X. Pereda Suberbiola), ainsi que des crédits récurrents des unités UMR CNRS 5143-7207 CR2P (MNHN, Paris) et UMR CNRS 5554 (ISE-M, Montpellier). Nous tenons à remercier l'ensemble des personnels de l'OCP et du MEMEE pour leur soutien logistique et administratif lors des missions, et plus spécialement les personnes suivantes pour leur aide précieuse sur le terrain : O. Selloum, M. Bichara, A. Mazzi, O. Khadiri Yazami, M. Meswak, et le regretté L. Shahir (OCP, Khouribga), S. Chekhch

(OCP, Sidi Chennane), M. Amalik, A. Chakir, E. Jourani, A. Miftah et M. Bazaoui (OCP, Benguérir), S.M. Iarochène, F. Bouyahyaoui, A. Ben Abdallah et E. Rjimati (MEMEE). J.-M. Pacaud, R. Vacant, B. Ledimet, D. Serrette, P. Loubry, C. Lemzaouda et J.-G. Michard (MNHN) ont apporté une précieuse collaboration sur divers plans liés à la Convention « Phosphapal » (terrain, préparation, photographies, collections, laboratoire, Musée OCP). B. Khalloufi (MNHN) a été d'une aide précieuse dans la rédaction de la partie systématique « poissons osseux », ainsi que M. Mouflih et H. El Haddi (Faculté des Sciences Ben M'sik, Casablanca) pour leur aide et leurs connaissances sur le terrain. Finalement, nous remercions les deux rapporteurs, Lionel Cavin (Musée d'Histoire Naturelle de Genève) et Pascal Godefroit (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique / KBIN, Bruxelles), pour leurs remarques constructives qui ont permis d'améliorer notre manuscrit. Contribution ISEM n° 2014-227 SUD.

Références

- AGASSIZ L. (1833-1844). – Recherches sur les poissons fossiles. – Petitpierre, Neuchâtel et Soleure, **3**, 390 + 32 p.
- AMBROGGI R. & ARAMBOURG C. (1951). – Sur le Maestrichtien et l'Eocène inférieur de la vallée du Sous (Sud Marocain). – *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **232**, 170-171.
- ANTUNES M.T. & BROIN F. de (1988). – Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal : remarques stratigraphiques et écologiques, étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidæ). – *Ciências da Terra*, **9**, 153-200.
- ARAMBOURG C. (1934). – Sur la présence d'un crocodilien du genre *Crocodylus* dans les gisements de phosphates du Maroc. – *Comptes Rendus sommaires des Séances de la Société Géologique de France*, **9**, 108-110.
- ARAMBOURG C. (1935). – Note préliminaire sur les vertébrés fossiles des phosphates du Maroc. – *Bulletin de la Société géologique de France*, **5**, (5), 413-439.
- ARAMBOURG C. (1936). – Nouvelles observations sur les faunes et la stratigraphie des phosphates du Maroc. – *Comptes rendus sommaires des Séances de la Société Géologique de France*, **6**, 211-212.
- ARAMBOURG C. (1937). – Nouvelles observations sur la série phosphatée du Maroc. – *Comptes rendus sommaires des Séances de la Société Géologique de France*, **7**, 183-184.

- ARAMBOURG C. (1950). – Résultats généraux de l'étude des Vertébrés fossiles des phosphates du Maroc. – *Comptes rendus des séances mensuelles de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*, **5**, 70-72.
- ARAMBOURG C. (1952). – Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **92**, 1-372.
- ARAMBOURG C. (1959). – *Titanopteryx philadelphiae* nov. gen., nov. sp. Ptérosaure géant. – *Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient*, **7**, 229-234.
- ARAMBOURG C., DUBERTRET L., SIGNEUX J. & SORNAY J. (1959). – Contribution à la stratigraphie et à la paléontologie du Crétacé et du Nummulitique de la marge NW de la péninsule arabique. – *Notes et Mémoires sur le Moyen Orient*, **7**, (1), 193-220.
- ASTRE G. (1931). – Les crocodiliens fossiles des terrains Tertiaires sous-Pyrénéens. – *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, **61**, 25-71.
- AZMANY-FARKHANY M., BOUJO A. & SALVAN H. (1986). – Description des gisements et dépôts phosphatés marocains. – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **276**, (3), 153-252.
- BARCK A. (1992). – Paleontology of the Glen Rose Formation (Lower Cretaceous), Hood Country, Texas. – *The Texas Journal of Science*, **44**, 3-24.
- BARDET N. (2004). – Les faunes de reptiles marins des marges nord et sud de la Téthys méditerranéenne durant le Crétacé supérieur : systématique et paléobiogéographie. – *Habilitation à Diriger des Recherches*, Univ. Paris VI, 95 p.
- BARDET N. (2012). – Maastrichtian marine reptiles of the Mediterranean Tethys: a palaeobiogeographical approach. – *Bulletin de la Société géologique de France*, **183**, (6), 573-596.
- BARDET N., BARBIN V., LAURAIN M. & JANIN M.-C. (1997). – Première découverte du mosasaure *Prognathodon giganteus* (Squamata) dans le Campanien (Crétacé supérieur) de Champagne, France. – *Revue de Paléobiologie*, **16**, (1), 225-230.
- BARDET N., CAPPETTA H., PEREDA SUBERBIOLA X., MOUTY M., AL MALEH A.K., AHMAD A.M., KHRATA O. & GANNOUM N. (2000). – The marine vertebrate faunas from the Late Cretaceous phosphates of Syria. – *Geological Magazine*, **137**, (3), 269-290.
- BARDET N., JALIL N.E, LAPPARENT DE BROIN F. de, GERMAIN D., LAMBERT O. & AMAGHZAZ, M. (2013). – A giant chelonoid turtle from the Late Cretaceous of Morocco with a suction feeding apparatus unique among tetrapods. – *Plos One*, **8**, (7), e63586, 1-10 + suppléments.
- BARDET N. & PEREDA SUBERBIOLA X. (2002). – Marine reptiles from the Late Cretaceous phosphates of Jordan: palaeobiogeographical implications. – *Geodiversitas*, **24**, (4), 831-839.

- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X., BOUYAHYAOU F., IAROCHENE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2004). – *Mosasaurus beaugei* ARAMBOURG, 1952 (Squamata, Mosasauridae) from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. – *Geobios*, **37**, (3), 315-324.
- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X., IAROCHENE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2005a). – A new species of *Halisaurus* from the Late Cretaceous phosphates of Morocco, and the phylogenetical relationships of the Halisaurinae (Squamata: Mosasauridae). – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **143**, 447-472.
- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X., IAROCHENE M., AMALIK M. & BOUYA B. (2005b). – Durophagous Mosasauridae (Squamata) from the Upper Cretaceous phosphates of Morocco, with the description of a new species of *Globidens*. – *The Netherlands Journal of Geosciences*, **84**, (3), 167-175.
- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X. & CORRAL J. C. (2006). – A tylosaurine Mosasauridae (Squamata) from the Late Cretaceous of the Basque-Cantabrian region. – *Estudios Geológicos*, **62**, (1), 213-218.
- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X., SCHULP A. & BOUYA B. (2008). – New material of *Carinodens* (Squamata, Mosasauridae) from the Maastrichtian (Late Cretaceous) phosphates of Morocco. – *Bulletin of the Fort Hays State University*, **Spec. Iss. n°3**, 29-36.
- BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X., JOUVE S., BOURDON E., VINCENT P., HOUSSAYE A., RAGE J.-C., JALIL N. E., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2010). – Reptilian assemblages from the latest Cretaceous - Palaeogene phosphates of Morocco: from Arambourg to present time. *Historical Biology*, **22**, (1-3), 186-199.
- BARDET N., HOUSSAYE A., VINCENT P., PEREDA SUBERBIOLA X., JOURANI E., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (sous presse). – Mosasaurids (Squamata) from the Maastrichtian Phosphates of Morocco: biodiversity, palaeobiogeography and palaeoecology based on tooth morphoguilds. – *Gondwana Research Special Issue* (Gondwanan Mesozoic Biotas and Bioevents).
- BELFKIRA O. (1980). – Evolutions sédimentologiques et géochimiques de la série phosphatée du Maastrichtien des Ouled Abdoun (Maroc). – *Thèse de Spécialité*, Grenoble, 164 pp.
- BEN HASSEN A., TRICHET J., DISNAR J.-R., BELAYOUNI H. (2010). – Pétrographie et géochimie comparées des pellets phosphatés et de leur gangue dans le gisement phosphaté de Ras-Draâ (Tunisie). Implications sur la genèse des pellets phosphatés. – *Swiss Journal of Geosciences*, **103**, 457-473.
- BERGOUNIOUX F. M. (1952). – Les chéloniens fossiles de Gafsa. In : C. ARAMBOURG, Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc, Append.*, **92**, 377-396.

- BERGOUNIOUX F. M. (1956). – Les reptiles fossiles des dépôts phosphatés sud tunisiens. – *Annales des Mines et de la Géologie de Tunis*, **15**, 1-105.
- BERNARD A., LECUYER C., VINCENT P., AMIOT R., BARDET N., BUFFETAUT E., CUNY G., FOUREL F., MARTINEAU F., MAZIN J.-M. & PRIEUR A. (2010). – Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles. – *Science*, **328**, 1379-1382 + supp. method.
- BLAINVILLE H. d. (1855). – *Ostéographie*, v. Atlas. – Paris.
- BLOT J. (1987). – Studi e ricerche sui giacimenti Terziari di Bolca V. L'ordre des Pycnodontiformes. – *Museo civico di storia Naturale di Verona*, 1-211.
- BOUJO A. (1976). – Contribution à l'étude géologique du gisement de phosphate crétacé-éocène des Ganntour (Maroc occidental). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **262**, 1-227.
- BOUJO A. & RAHHALI I. (1971). – Sur les microfaunes du bassin phosphaté Crétacé-Eocène des Ganntour (Maroc occidental). Note préliminaire. – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **31**, (237), 141-143.
- BOURR. & DUBOIS A. (1986). – Nomenclature ordinale et familiale des Tortues (Reptilia). Note complémentaire. – *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **55**, (3), 87-90.
- BOURDON E. (2005). – Osteological evidence for sister group relationship between pseudo-toothed birds (Aves: Odontopterygiformes) and waterfowls (Anseriformes). – *Naturwissenschaften*, **92**, 586-591.
- BOURDON E., BOUYA B. & IAROCHÈNE M. (2005). – Earliest African Neornithine bird: a new species of Prophaethontidae (Aves) from the Paleocene of Morocco. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 157-170.
- BOURDON E. (2006a). – L'avifaune du Paléogène des phosphates du Maroc et du Togo : diversité, systématique et apports à la connaissance de la diversification des oiseaux modernes (Neornithes). – Unpublish. Ph.D. Thesis, *Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, 330 pp.
- BOURDON E. (2006b). – A new avifauna from the Early Tertiary of the Ouled Abdoun basin, Morocco: contribution to higher-level phylogenetics of modern birds (Neornithes). – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**, 44A.
- BOURDON E., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2008a). – A new seabird (Aves, cf. Phaethontidae) from the Lower Eocene phosphates of Morocco. – *Geobios*, **41**, 455-459.
- BOURDON E., MOURER-CHAUVIRÉ C., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2008b). – New specimens of *Lithoptila abdounensis* (Aves, Prophaethontidae) from the Lower Paleogene of Morocco. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, 751-761.

- BOURDON E., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2010). – Pseudo-toothed birds (Aves, Odontopterygiformes) from the Early Tertiary of Morocco. – *American Museum Novitates*, **3704**, 1-71.
- BOURDON E. (2011). – The pseudo-toothed birds (Aves, Odontopterygiformes) and their bearing on the early evolution of modern birds. In: G.J. DYKE and G.W. KAISER, Eds, *Living dinosaurs: The evolutionary history of modern birds*, 209-234. – John Wiley & Sons, Ltd.
- BÖHM J. (1926). – Über tertiäre Versteinerungen von den Bogenfelser Diamantfeldern. In: E. KAISER, Ed., *Über tertiäre Versteinerungen von den Bogenfelser Diamantfeldern*. 55-87. – Berlin, Dietrich Reimer.
- BRIVES A. (1905). – Sur les terrains éocènes dans le Maroc occidental. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **140**, 395-397.
- BRIVES A. (1908). – Sur le Sénonien et l'Eocène de la bordure nord de l'Atlas marocain. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **146**, 873-875.
- BRIVES A. (1919). – Le Suessonien dans le Maroc central. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **168**, 776-777.
- BROCHU C.A. (2000). – Phylogenetic relationships and timing of *Crocodylus* based on morphology and fossil record. – *Copeia*, **46**, 657-673.
- BROCHU C.A. (2004). – A new Late Cretaceous gavialoid crocodylian from Eastern North America and phylogenetic relationships of thoracosaurids. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 610-633.
- BROIN F. de (1977). – Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. – *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, **38**, i-ix, 1-366.
- BROIN F. de (1985). – *Proganochelys ruchae* n. sp., chélonien du Trias supérieur de Thaïlande. – *Studia Geologica Salmanticensia*, vol. spéc. 1, *Studia Palaeocheloniologica*, **1**, 87-94.
- BUCKLAND W. (1836). – *Geology and mineralogy considered with reference to natural theology*. – Pickering, W., London, **2**, 110 p.
- BUFFETAUT E. (1976). – Une nouvelle définition de la famille des Dyrosauridae de Stefano, 1903 (Crocodylia, Mesosuchia) et ses conséquences: inclusion des genres *Hyposaurus* et *Sokotosuchus* dans les Dyrosauridae. – *Geobios*, **9**, 333-336.
- BUFFETAUT E. (1978). – Les Dyrosauridae (Crocodylia, Mesosuchia) des phosphates de l'Eocène inférieur de Tunisie : *Dyrosaurus*, *Rhabdognathus*, *Phosphatosaurus*. – *Géologie Méditerranéenne*, **5**, 237-256.

- BUFFETAUT E. (1979). – *Atlantosuchus coupatezi*, n. g., n. sp., un nouveau Dyrosauride (Crocodylia, Mesosuchia) des phosphates montiens du Maroc. – *Bulletin trimestriel de la Société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, **66**, 85-90.
- BUFFETAUT E. (1980). – Les crocodiliens paléogènes du Tilemsi (Mali) : un aperçu systématique. – *Palaeovertebrata, Mémoire Jubilaire en Hommage à René Lavocat*, 15-35.
- BUFFETAUT E., ESCUILLIE F. & POHL B. (2005). – First theropod dinosaur from the Maastrichtian phosphates of Morocco. – *Kaupia*, **14**, 3-8.
- BUFFETAUT E. (2006). – La «ruée vers les phosphates» du dix-neuvième siècle : une aubaine pour la paléontologie des vertébrés crétacés. – *Strata*, **13**, 11-23.
- CALDWELL M.W., KONISHI T., OBATA I. & MURAMOTO M. (2008). – A new species of *Taniwhasaurus* (Mosasauridae, Tylosaurinae) from the Upper Santonian-Lower Campanian (Upper Cretaceous) of Hokkaido, Japan. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, (2), 339-348.
- CAPELLINI G. (1884). – Il chelonio veronese (*Protosphargis veronensis* Cap.) scoperto nel 1852 nel cretaceo superiore presso S. Anna di Alfaedo in Valpolicella. – *Memorie della Reale Accademia de Lincei. Classe Scienze fisiche matematiche e naturali*, **18**, 291-320.
- CAPPETTA H. (1974). – Sclerorhynchidae nov. fam., Pristidae et Pristiophoridae : un exemple de parallélisme chez les Sélaciens. – *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **278**, 225-228.
- CAPPETTA H. (1981). – Additions à la faune de sélaciens fossiles du Maroc. 1 : Sur la présence des genres *Heptranchias*, *Alopias* et *Odontorhynchus* dans l'Yprésien des Ouled Abdoun. – *Geobios*, **14**, (5), 563-575.
- CAPPETTA H. (1982). – Révision de *Cestracion duponti* WINKLER, 1874 (Selachii, Batomorphii) du Bruxellien de Woluwe-Saint-Lambert (Eocène moyen de Belgique). – *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, **19**, (4), 113-125.
- CAPPETTA H. (1983). – Additions à la faune de sélaciens fossiles du Maroc. 2 : Révision de *Raja praealba* ARAMBOURG, 1952, espèce de l'Yprésien des Ouled Abdoun. – *Tertiary Research*, **5**, (1), 1-8.
- CAPPETTA H. (1984). – Découverte du genre *Gymnura* (Batomorphii, Myliobatiformes) dans le Thanétien des Ouled Abdoun, Maroc. Observations sur la denture de quelques espèces actuelles. – *Geobios*, **17**, (5), 631-635.
- CAPPETTA H. (1985). – Sur une nouvelle espèce de *Burnhamia* (Batomorphii, Mobulidae) dans l'Yprésien des Ouled Abdoun, Maroc. – *Tertiary Research*, **7**, (1), 27-33.
- CAPPETTA H. (1986a). – Un nouveau genre de sélacien (Batomorphii, Myliobatiformes) de l'Yprésien des Ouled Abdoun, Maroc. – *Geobios*, **19**, (5), 635-640.

- CAPPETTA H. (1986b). – Myliobatidae nouveaux (Neoselachii, Batomorphii) de l'Yprésien des Ouled Abdoun, Maroc. – *Geologica et Palaeontologica*, **20**, 185-207.
- CAPPETTA H. (1986c). – Types dentaires adaptatifs chez les sélaciens actuels et post-paléozoïques. – *Palaeovertebrata*, **16**, (2), 57-76.
- CAPPETTA H. (1987a). – Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, Chondrichthyes II. In: H.-P. SCHULTZE, Ed., Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, Chondrichthyes II. Handbook of Paleichthyology, 193 p., 148 fig. – Stuttgart, Gustav FISCHER Verlag.
- CAPPETTA H. (1987b). – Extinctions et renouvellements fauniques chez les sélaciens post-jurassiques. – *Mémoires de la Société géologique de France*, **150**, 113-131.
- CAPPETTA H. (1988). – Les Torpédiniformes (Neoselachii, Batomorphii) des phosphates du Maroc. Observations sur la denture des genres actuels. – *Tertiary Research*, **10**, (1), 21-52.
- CAPPETTA H. (1989). – Sélaciens nouveaux ou peu connus du Crétacé supérieur du Maroc. – *Mesozoic Research*, **2**, (1), 11-23.
- CAPPETTA H. (1992). – Nouveaux Rhinobatoidei (Neoselachii, Rajiformes) à denture spécialisée du Maastrichtien du Maroc. Remarques sur l'évolution dentaire des Rajiformes et des Myliobatiformes. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **187**, (1), 31-52.
- CAPPETTA H. (2012). – Chondrichthyes (Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: teeth) In: H.-P. SCHULTZE, Ed., Handbook of paleoichthyology, chondrichthyes, 3^E. – Verlag F. Pfeil, München, 1-512.
- CAPPETTA H., BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X., ADNET S., AKKRIM D., AMALIK M. & BENABDALLAH A. (2014). – Marine vertebrate faunas from the Maastrichtian Phosphates of the Benguérir area (Ganntour Basin, Morocco): biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoecology. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **409**, 217-238.
- CARRANOM T. & SAMPSON S. D. (2008). – The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). – *Journal of Systematic Palaeontology*, **6**, (2), 183-236.
- CASE G. R. & HERMAN J. (1973). – A dorsal fin spine of the chimeroid *Edaphodon* cf. *bucklandi* (Agassiz) dans l'Yprésien du Maroc. – *Bulletin de la Société belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie*, **82**, (3), 445-449.
- CAVIN L., BARDET N., CAPPETTA H., GHEERBRANT E., IAROCHE S.M. & SUDRE J. (2000). – A new Palaeocene albulid (Teleostei, Elopomorpha) from the Ouled Abdoun phosphatic basin, Morocco. – *Geological Magazine*, **137** (5), 583-591.
- CAVIN L. (2010). – The Late Jurassic ray-finned fish peak of diversity: biological radiation or preservational bias? 111-121. In: J.S. NELSON, H.-P. SCHULTZE & M.V.H.

WILSON, Eds., Origin and phylogenetic interrelationships of teleosts Honoring Gloria Arratia. – Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

- CHARRIÈRE A., HADDOUMI H., MOJON P.-O., FERRIÈRE J., CUCHE D. & ZILI L. (2009). – Mise en évidence par charophytes et ostracodes de l'âge PALÉOCÈNE des dépôts discordants sur les rides anticlinales de la région d'Imilchil (Haut Atlas, Maroc) : conséquences paléogéographiques et structurales. – *Comptes Rendus Palevol*, **8**, 9-19.
- CHRISTIANSEN P. & BONDE N. (2002). – A new species of gigantic mosasaur from the Late Cretaceous of Israel. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**, 629-644.
- CIGALA FULGOSI F., KOTSAKIS T., MASSARI F., MEDIZZA F. & SORBINI L. (1980). – Il giacimento di S. Anna d'Alfaedo. In: "I vertebrati fossili italiani" Catalogo della Mostra, 123-127. – Verona,
- COPE E. D. (1867). – Note on *Thoracosaurus brevispinus*. – *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **19**, 39.
- COSMIDIS J., BENZERARAK., GHEERBRANT E., ESTÈVE I., BOUYAB. & AMAGHZAZ M. (2013). – Nanometer-scale characterization of exceptionally preserved bacterial fossils in Paleocene phosphorites from Ouled Abdoun (Morocco). – *Geobiology*, **11**, 139-153
- CROCHET J.-Y. (1988). – Le plus ancien créodonte africain : *Koholia atlasense* nov. gen., nov. sp. (Eocène inférieur d'El Kohol, Atlas saharien, Algérie). – *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **307**, 1795-1798.
- DENTON R.K.J., DOBIE J.L. & PARRIS D.C. (1994). – The marine crocodylian *Hyposaurus* in North America. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **14**, 23A.
- DENTON R.K.J., DOBIE J.L. & PARRIS D.C. (1997). – The marine crocodylian *Hyposaurus* in North America. In: J.M.N. CALLAWAY, E.L. NICHOLLS, eds, Ancient Marine Reptiles, The marine crocodylian *Hyposaurus* in North America, 375-397. – Academic Press, San Diego.
- DEPERET C. & RUSSO P. (1924). – Sur une faune sénonienne de mosasauriens et de crocodyliens à la base des couches phosphatées de Melgou (Maroc occidental). – *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **178**, 1666-1670.
- DEPERET C. & RUSSO P. (1925). – Phosphates de Melgou (Maroc) et leur faune de mosasauriens et de crocodyliens. – *Bulletin de la Société géologique de France*, **25**, 329-346.
- ELHOUSSAINI DARIF K. (2007). – Les téléostéens fossiles des gisements marocains du Mésozoïque (Cénomanién) au Tertiaire (Yprésien) (Jbel Tselfat, Goulmima, Kem Kem et bassin des Ouled Abdoun), avec étude d'un Megalopidae (Teleostei, Elopomorpha) nouveau des phosphates du Maroc (Danien, bassin des Ouled Abdoun), 52 p. – Mémoire de fin d'étude pour l'obtention du diplôme DESA, Faculté des Sciences Semlalia, Marrakech.

- ELHOUSSAINI DARIF K., JALIL N.-E., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2009). – Deux nouveaux téléostéens des gisements des phosphates du Maroc (bassin des Ouled Abdoun, Paléocène) : anatomie et systématique. – NAVEP1, Marrakech, p. 74.
- ENNOUCHI E. (1957). – Un fragment de crâne de *Dyrosaurus phosphaticus* (THOMAS) des phosphates de Khouribga (Maroc). – *Comptes rendus sommaires des séances de la Société géologique de France*, **4**, 72-73.
- FOREY P. L. (1973). – A revision of the Elopiform fishes, fossil and recent. – *Bulletin of the British Museum of natural History, Geology*, **suppl.10**, 1-222.
- FÖLLMI K. B. (1996). – The phosphorus cycle, phosphogenesis and marine phosphate-rich deposits. – *Earth-Science Reviews*, **40**, 55-124.
- FREY E. & MARTILL D.M. (1996). – A reappraisal of *Arambourgiania* (Pterosauria, Pterodactyloidea): one of the world's largest flying animals. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **199**, (2), 221-247.
- GAFFNEY E. S. (1990). – The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **194**, 1-263.
- GAFFNEY E.S. & TONG H. (2003). – *Phosphatochelys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Paleocene of Morocco. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **279**, 644-659.
- GAFFNEY E.S., TONG H. & MEYLAN P.S. (2006). – Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **300**, 1-700.
- GAFFNEY E.S. & TONG H. (2008). – Redescription of the skull of *Ummulisani rutgersensis* GAFFNEY, TONG and MEYLAN, 2006, a bothremydid side-necked turtle from the Eocene of Morocco. – *American Museum Novitates*, **3615**, 1-20.
- GATESY J., AMATO G., NORELL M.A., DE SALLE R. & HAYASHI C. (2003). – Combined support for wholesale taxic atavism in gavialine crocodylians. – *Systematic Biology*, **52**, (3), 403-422.
- GAUTHIER H. (1960). – Contribution à l'étude géologique des formations post-liasiques des bassins du Dades et du Haut Todra (Maroc méridional). – *Notes et Mémoires du Service Géologique Maroc*, **119**, 1-212.
- GENTIL L. (1922). – Sur l'âge des phosphates marocains. – *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **174**, 42-44.
- GHEERBRANT E., SUDRE J. & CAPPETTA H. (1996). – A Paleocene proboscidean from Morocco. – *Nature*, **383**, 68-70.

- GHEERBRANT E., SUDRE J. & CAPPETTA H. & BIGNOT G. (1998). – *Phosphatherium escuilliei* (Maroc, Thanétien), le plus ancien proboscidiien (Mammalia) d’Afrique. – *Geobios*, **30**, (2), 247-269.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H., IAROCHENE S.M. & MOUMNI A. (2001). – First ascertained African “condylarth” mammals (primitive ungulates: cf. *Bulbulodontata* and cf. *Phenacodonta*) from the earliest Ypresian of the Ouled Abdoun basin, Morocco. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21**, (1), 107-117.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H., IAROCHENE S. M., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2002). – A new large mammal from the Ypresian of Morocco: evidence of surprising diversity of early proboscideans. – *Acta Geologica Polonica*, **47**, (3), 493-506.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H., MOURER-CHAUVIRÉ C., BOURDON E., IAROCHENE S. M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2003). – Les localités à mammifères (*Phosphatherium*) des carrières de Grand Daoui, bassin des Ouled Abdoun, Maroc, Yprésien : premier état des lieux. – *Bulletin de la Société géologique de France*, **174**, (3), 279-293.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., TASSY P., AMAGHZAZ M., BOUYA B. & IAROCHENE M. (2005). – Nouvelles données sur *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia, Proboscidea) de l’Eocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lophodontes. – *Geodiversitas*, **27**, 239-333.
- GHEERBRANTE., IAROCHENE M., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2006). – Early African hyaenodontid mammals and their bearing on the origin of the Creodonta. – *Geological Magazine*, **143**, 475-489.
- GHEERBRANT E. B., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2012). – Dental and cranial anatomy of *Eritherium azzouzororum* from the Paleocene of Morocco, earliest known proboscidean mammal. – *Palaeontographica Abteilung A*, **297**, (5-6), 151-183.
- GHEERBRANT E., AMAGHZAZ M., BOUYA B., GOUSSARD F. & LETENNEUR C. (2014). – *Ocepeia* (middle Paleocene of Morocco): the oldest skull of an afrotherian mammal. *PLOS One* **9**, 1-30 (DOI: 10.1371/journal.pone.0089739).
- GHEERBRANT E. (2009). – Paleocene emergence of elephant relatives and the rapid radiation of African ungulates. – *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 10717-10721.
- GHEERBRANT E. (2010). – Primitive African ungulates (“Condylarthra” and Paenungulata). In: L. WERDELIN and W.J. SANDERS, eds, Primitive African ungulates (“Condylarthra” and Paenungulata). – The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 563-571.

- GIGOUT M. (1951). – Etudes géologiques sur la méséta marocaine occidentale (arrière-pays de Casablanca, Mazagan et Safi). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **86**, 1-507.
- GMIRA S. (1995). – Etude des chéloniens fossiles du Maroc. Anatomie, systématique, phylogénie. – *Cahiers de paléontologie*, 140 p.
- GMIRA S, LAPPARENT DE BROIN F. DE, GERAADS D., LEFEVRE D., MOHIB A. & RAYNAL J.-P. 2013. – Les Tortues du Pliocène d’Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) et de localités avoisinantes. *Geodiversitas* **35** (3), 691-733.
- GREENWOOD P.H., ROSEN D.E., WEITZMAN S.H. & MYERS G.S. (1966). – Phyletic studies of teleostean fishes, with a new classification of living forms. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **131**, (4), 339-456.
- HACKETT S.J., KIMBALL R.T., REDDY S., BOWIE R.C.K., BRAUN E.L., BRAUN M.J., CHOJNOWSKI J.L., COX W.A., HAN K.-L., HARSHMAN J., HUDDLESTON C.J., MARKS B.D., MIGLIA K.J., MOORE W.S., SHELDON F.H., STEADMAN D.W., WITT C.C. & YURI T. (2008). – A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. – *Science*, **320**, 1763-1768.
- HARSHMAN J., HUDDLESTON C.J., BOLLBACK J.P., PARSON T.J. & BRAUN M.J. (2003). – True and false gharials: a nuclear gene phylogeny of Crocodylia. – *Systematic Biology*, **52**, 386-402.
- HAY O.P. (1908). – The fossil turtles of North America. – *Publications of the Carnegie Institute of Washington*, **75**, 568 p.
- HELFMAN G.S., COLLETTE B.B. & FACEY D.E. (1997). – The diversity of fishes. – Blackwell Science, Massachusetts, 1-736.
- HERBIG H.-G. (1991). – Das marine Paläogen am Südrand des Zentralen Hohen Atlas und im Mittleren Atlas Marokkos. Stratigraphie, Fazies, Paläogeographie und Paleotektonik. – *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A*, **135**, 1-289.
- HERMAN J. (1973). – Contribution à la connaissance de la faune ichthyologique des phosphates du Maroc. – *Annales de la Société géologique de Belgique*, **95**, (2), 271-284.
- HILL R.V., MCCARTNEY J.A., ROBERTS E., BOUARÉ M., SISSOKO F. & O’LEARY M.A. (2008). – Dyrosaurid (crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) fossil from the Upper Cretaceous and Paleogene of Mali: implications for phylogeny and survivorship across the K/T boundary. – *American Museum Novitates*, **3631**, 1-19.
- HOUSSAYE A., BARDET N., RAGE J.-C., PEREDA SUBERBIOLA X., BOUYA B., AMAGHZAZ M. & AMALIK M. (2011). – A review of *Pachyvaranus crassispondylus* ARAMBOURG, 1952, a pachyostotic marine squamate from the latest Cretaceous phosphates of the margin of the southern Tethys. – *Geological Magazine*, **148**, (2), 237-249.

- HOUSSAYE A., RAGE J.-C., BARDET N., VINCENT P., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (2013). – New highlights about the enigmatic marine snake *Palaeophis maghrebianus* (Palaeophidae) from the Ypresian phosphates (Middle Eocene) of Morocco. – *Palaeontology*, **56**, (3), 647-661.
- HOWARD H. (1957). – A gigantic “toothed” marine bird from the Miocene of California. – *Bulletin of the Department of Geology of the Santa Barbara Museum of Natural History*, **1**, 1-23.
- HUA S. (1995). – A propos d’un crâne de *Dyrosaurus phosphaticus* (THOMAS, 1893), (Crocodylia, Mesosuchia) : contribution à l’interprétation paléoécologique et biogéographique des Dyrosauridae. – *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **104**, 109-118.
- HUA S. & JOUVE S. (2004). – A primitive marine gavialoid from the Paleocene of Morocco. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 344-353.
- JALIL N.E. & JANVIER P. (2005). – Les Pareiasaures (Amniota, Parareptilia) du Permien supérieur du bassin d’Argana, Maroc. – *Geodiversitas*, **27**, (1), 35-132.
- JALIL N.-E., DE LAPPARENT de BROIN F. de, BARDET N., VACANT R., BOUYA B., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (2009). – *Euclastes acutirostris*, a new species of marine turtle (Cryptodira, Cheloniidae) from the Palaeocene phosphates of Morocco (Oulad Abdoun basin, Danian-Thanelian). – *Comptes Rendus Palevol*, **8**, (5), 447-459.
- JOLEAUD M.L. (1922). – Sur l’aire de dispersion de *Dyrosaurus*, crocodilien fossile du Nord-Ouest africain. – *Comptes rendus de l’Académie des Sciences de Paris*, **174**, 306-309.
- JOLEAUD M.L. (1923). – Les phosphates du Maroc. I. Stratigraphie et pétrographie de la région des Ouled Abdoun (Maroc central). – *Bulletin de la Société géologique de France*, **23**, 172-184.
- JOLEAUD M.L. (1926). – Persistence d’une faune de vertébrés à faciès Mésozoïque au début des temps tertiaires en Afrique. – *Association Française pour l’Avancement des Sciences*, **50**, 648-651.
- JONET S. & WOUTERS G. (1972). – Présence d’un crocodilien nouveau dans les phosphates yprésiens du Maroc. – *Bulletin de la Société belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie*, **81**, 209-210.
- JONET S. & WOUTERS G. (1977). – *Maroccosuchus zennaroi*, crocodilien Eusuchien nouveau des phosphates du Maroc. – *Notes et Mémoires du Service Géologique Maroc*, **38**, 177-202.
- JOUVE S. (2004). – Etude des crocodylifomes fini Crétacé-Paléogène du bassin des Oulad Abdoun (Maroc) et comparaison avec les faunes africaines contemporaines : systématique, phylogénie et paléobiogéographie. – Unpublish. Ph.D. Thesis, *Muséum National d’Histoire Naturelle*, Paris, 232 p.

- JOUVES. (2005). – A new description of the skull of *Dyrosaurus phosphaticus* (THOMAS, 1893) (Mesoeucrocodylia : Dyrosauridae) from the Lower Eocene of North Africa. – *Canadian Journal of Earth Sciences*, **42**, (3), 323-337.
- JOUVE S., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2005a). – A short-snouted dyrosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia), from the Palaeocene of Morocco. – *Palaeontology*, **48**, (2), 359-369.
- JOUVE S., IAROCHE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2005b). – A new crocodyliform dyrosaurid from the Palaeocene of Morocco and a phylogenetic analysis of Dyrosauridae. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**, (3), 581-594.
- JOUVE S., IAROCHE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2006a). – New material of *Argochampsa krebsi* (Eusuchia: Gavialoidea) and phylogenetic implications. – *Geobios*, **39**, (6), 817-832.
- JOUVE S., IAROCHE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2006b). – A new species of *Dyrosaurus* (Crocodylomorpha, Dyrosauridae) from the Early Eocene of Morocco: phylogenetic implications. – *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, **148**, (4), 603-656.
- JOUVE S., BARDET N., JALIL N.-E., PEREDA SUBERBIOLA X., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2008a). – The oldest African crocodylian: phylogeny, paleobiogeography, and differential survivorship of marine reptiles through the Cretaceous-Tertiary boundary. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, (2), 409-421.
- JOUVE S., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2008b). – A long-snouted dyrosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Palaeocene of Morocco: Phylogenetic and palaeobiogeographic implications. – *Palaeontology*, **51**, (2), 281-294.
- JOUVE S., BOUYA B., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (2014). – *Marccosuchus zenaroi* (Crocodylia: Tomistominae) from the Eocene of Morocco: phylogenetic and palaeobiogeographical implications of the basalmost tomistomine. *Journal of Systematic Palaeontology*, **12**, 1-25.
- JOYCE W.G. & GAUTHIER J.A. (2004). – Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. – *Proceedings of the Royal Society of London*, **271**, 1-5.
- KARL H.V., TICHY G. & RUSCHARK H. (1998). – *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. und die Taxonomie und Evolution der Osteopygidae (Testudines: Chelonioidea). – *Mitteilungen der Abteilung für Geologie und Paläontologie am Landesmuseum Joanneum*, **56**, 329-350.
- KOCSIS L., GHEERBRANTE E., MOUFLIH M., CAPPETTA H., YANSJ. & M. AMAGHZAZ (2014). – Comprehensive stable isotope investigation of marine biogenic apatite from the late Cretaceous - early Eocene phosphate series of Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **394**, 74-88.

- LAPPARENT DE BROIN F. de (2000). – African chelonians from the Jurassic to the Present. A preliminary catalog of the African fossil chelonians. – *Palaeontologia Africana*, **36**, 43-82.
- LAPPARENT DE BROIN F. de & WERNER C. (1998). – New late Cretaceous turtles from the western Desert, Egypt. – *Annales de Paléontologie*, **84**, (2), 131-214.
- LAPPARENT de BROIN F. de, PRASAD, GUNTUPALLI V.R., BAJPAI S. & VERMA O. (2009). – Chelonian remains from the Upper Cretaceous Deccan Intertrappean beds of peninsular India: review, new material and comparisons. – Gaffney Turtle Symposium, Drumheller, Alberta, 95-97, Royal Tyrrell Museum.
- LAPPARENT DE BROIN F. de, MURELAGAX., FARRÉS F. & ALTIMIRAS J. (2014). – An exceptional chelonid turtle, *Osonachelus decorata* gen. et sp. nov., from the Bartonian of Catalonia (Spain). – *Geobios* 47: 11-132.
- LAPPARENT DE BROIN F. de, BARDET N., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (2014). – A strange new chelonioid turtle from the latest Cretaceous Phosphates of Morocco. – *Comptes Rendus Palévol*, **13**, 87-95.
- LEBLANC A.R.H., CALDWELL M.W. & BARDET N. (2012). – A new mosasaurine from the Maastrichtian (U. Cretaceous) phosphates of Morocco and the implications for the systematics of the Mosasaurinae. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **32**, (1), 82-104.
- LEWY Z., MILNER A.C. & PATTERSON C. (1992). – Remarkably preserved natural endocranial casts of pterosaur and fish from the Late Cretaceous of Israel. – *Geological Survey of Israel, Current Research*, **7**, 31-35.
- LI C., WU X.-C., RIEPPEL O., WANG L.-T. & ZHAO L.-J. (2008). – An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. – *Nature*, **456**, 497-501.
- LINGHAM-SOLIAR T. & NOLF D. (1989). – The mosasaur *Prognathodon* (Reptilia, Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of Belgium. – *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, **59**, 137-190.
- LUCAS J. & PREVOT-LUCAS L. (1996). – Tethyan phosphates and bioproductites. In: A.E.M. NAIRN *et al.*, Eds., Tethyan phosphates and bioproductites, 367-391. – New York, Plenum Press.
- LYSON T.R., BEVER G.S., BHULLAR B.-A.S., JOYCE W.G. & GAUTHIER J.A. (2010). – Transitional fossils and the origin of turtles. – *Biology Letters*, **6**, 830-833.
- MACHALSKI M., JAGT J.W.M., DORTANGS R.W., MULDER E.W.A. & RADWANSKI A. (2003). – Campanian and Maastrichtian mosasaurid reptiles from central Poland. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **48**, (3), 397-408.

- MATEUS O., JACOBS L., POLCYN M., SCHULP A.S., VINEYARD D., NETO A.B. *et al.* (2009). – The oldest African Eucryptodiran turtle from the Cretaceous of Angola. – *Acta Palaeontologica Polonica*, **54**, 581-588.
- MARTILL D.M., FREY E., SADAQAH R.M. & KHOURY H.N. (1998). – Discovery of the holotype of the giant pterosaur *Titanopteryx philadelphiae* ARAMBOURG 1959, and the status of *Arambourgiania* and *Quetzalcoatlus*. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **207**, 57-76.
- MAYR G. & RUBILAR-ROGERS D. (2010). – Osteology of a new giant bony-toothed bird from the Miocene of Chile, with a revision of the taxonomy of Neogene Pelagornithidae. – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, 1313-1330.
- MAYR G. (2011). – Cenozoic mystery birds - on the phylogenetic affinities of bony-toothed birds (Pelagornithidae). – *Zoologica Scripta*, **40**, 448-467.
- MEULENKAMP J.E., SISSINGH W. *et al.* (2000). – Early to Middle Ypresian, late Lutetian, late Rupelian, early Burdigalian, early Langhian, late Tortonian, Piacenzian/Gelasian. *In*: J. DERCOURT, M. GAETANI *et al.*, Eds., Atlas Peri-Tethys. – Palaeogeographical Maps. CCGM/CGMW, Paris, maps 17-23.
- MOODY R.T.J. (1972). – The turtle fauna of the Eocene phosphates of Metlaoui, Tunisia. – *Proceedings of the Geologists' Association*, **83**, (3), 327-336.
- MOODY R.T.J. (1976). – The discovery of a large pelomedusid turtle from the phosphates of Morocco. – *Tertiary Research*, **1**, 53-58.
- MULDER E.W.A. (2003). – On the latest Cretaceous tetrapods from the Maastrichtian type area. – *Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Maastricht*, **XLIV** (1), 188 pp.
- MULDER E.W.A., FORMANOY P., GALLAGHER W.B., JAGT J.W.M. & SCHULP A.S. (2013). – The first North American record of *Carinodens belgicus* (Squamata, Mosasauridae) and correlation with the youngest in situ examples from the Maastrichtian type area: palaeoecological implications. – *Netherlands Journal of Geosciences*, **92**, (2/3), 145-152.
- MÜLLER L. (1927). – Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. V. Tertike Wirbeltiere. 1. Beiträge zur Kenntnis der Krokodilier des ägyptischen Tertiärs. – *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung, Neue Funde*, **31**, 1-96.
- NELSON J. (1969). – Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. – *Bulletin American Museum Natural History*, **141**, (4), 475-552.
- NELSON J.S. (2006). – Fishes of the world. – John Wiley & sons, i-xix + 1-601.
- NESSOV L.A. (1987). – The Paleogene sea turtles of southern Kazakhstan and the phylogenetic relationships between the Toxochelyidae and the Cheloniidae. – *Paleontologicheskii Zhurnal*, **4**, 76-87.

- NOUBHANI A. (1993). – Les sélaciens des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien). Systématique, biostratigraphie, évolution et dynamique des faunes. – Dipl. Doct., Univ. Montpellier II, 293 p.
- NOUBHANI A. (2010). – The selachians faunas of the Moroccan phosphate deposits and the KT mass-extinctions. – *Historical Biology*, **22**, (1-3), 71-77.
- NOUBHANI A. & CAPPETTA H. (1992). – Evolution de la taille et de la morphologie des dents dans deux lignées de sélaciens : application biostratigraphique. – *Tertiary Research*, **14**, (1), 1-18.
- NOUBHANI A. & CAPPETTA H. (1994). – Révision des Rhombodontidae (Neoselachii, Batomorphii) des bassins à phosphate du Maroc. – *Palaeovertebrata*, **23**, (1-4), 1-49.
- NOUBHANI A. & CAPPETTA H. (1995). – Batoïdes nouveaux ou peu connus (Neoselachii: Rajiformes, Myliobatiformes) des phosphates maastrichtiens et paléocènes du Maroc. In : J. HERMAN & H. VAN WAES, Eds., “Elasmobranches et Stratigraphie”. – *Belgian Geological Survey, Professional Papers*, **278**, 157-183.
- NOUBHANI A. & CAPPETTA H. (1997). – Les Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Myliobatiformes (Elasmobranchii, Neoselachii) des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien basal). Systématique, biostratigraphie, évolution et dynamique des faunes. – *Palaeo Ichthyologica*, **8**, 1-327.
- NOUBHANI A. & CAPPETTA H. (2002). – *Metlaouia* NOUBHANI and CAPPETTA, 1997 (Chondrichthyes: Orectolobiformes) preoccupied by *Metlaouia* DUMONT, 1928 (Insecta: Lepidoptera). – *Acta Palaeontologica Polonica*, **47**, (4), 684.
- O’CONNOR J., CHIAPPE L.M. & BELL A. (2011). – Pre-modern birds: Avian divergences in the Mesozoic. In: G.J. DYKE and G.W. KAISER, Eds, Living dinosaurs: The evolutionary history of modern birds, 39-114. – John Wiley & Sons, Ltd.
- OFFICE CHERIFIEN des PHOSPHATES (1989). – The phosphate basins of Morocco. In: S.R. Northolt, Sheldon D.F. Davidson, Eds, The phosphate basins of Morocco, 301-311. – Cambridge, Cambridge University Press.
- PARHAM J.F. & PYENSON N.D. (2010). – New sea turtle from the Miocene of Peru and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous. – *Journal of Paleontology*, **84**, (2), 231-247.
- PATTERSON C. & ROSEN D.E. (1977). – Review of ichtyodectiform and other mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. – *Bulletin American Museum of Natural History*, **158**, (2), 81-172.
- PEREDA SUBERBIOLA X., BARDET N., JOUVE S., IAROCHE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2003). – A new azhdarchid pterosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. – *Geological Society of London, Special Publication*, **217**, 79-90.

- PEREDA SUBERBIOLA X., BARDET N., IAROCHENE M., BOUYA B. & AMAGHZAZ M. (2004). – The first record of a sauropod dinosaur from the Late Cretaceous phosphates of Morocco. – *African Journal of Earth Sciences*, **40**, 81-88.
- PIVETEAU J. (1927). – Etudes sur quelques amphibiens et reptiles fossiles. – *Annales de Paléontologie*, **16**, 59-97.
- PLAZIAT J.-C. (1983). – Problèmes écologiques et paléogéographiques à l'origine des difficultés de corrélations stratigraphiques du début du Tertiaire en Europe occidentale : discussions et propositions de corrélation du Maastrichtien et de l'Ilerdien. – *Newsletters on Stratigraphy*, **13**, (1), 1-20.
- POLCYN M.J., JACOBS L.L., SCHULP A.S. & MATEUS O. (2010). – The North African Mosasaur *Globidens phosphaticus* from the Maastrichtian of Angola. – *Historical Biology*, **22**, (1), 175-185.
- POLCYN M.J., LINDGREN J., BARDET N., CORNELISSEN D., VERDING L. & SCHULP A.S. (2012). – Description of new specimens of *Halisaurus arambourgi* BARDET & PEREDA SUBERBIOLA, 2005 and comments on the phylogeny of Halisaurinae. – *Bulletin de la Société géologique de France*, **2**, 121-134.
- PRASAD G.V.R. & CAPPETTA H. (1993). – Late Cretaceous selachians from India and the age of the Deccan Traps. – *Palaeontology*, **36**, (1), 231-248.
- RAGE J.-C. & WOUTERS G. (1979). – Découverte du plus ancien Palaeopheidé (Reptilia, Serpentes) dans le Maastrichtien du Maroc. – *Geobios*, **12**, (2), 293-296.
- RENOUS S., LAPPARENT DE BROIN F. de, DEPECKER M., DAVENPORT J. & BELS V. (2008). – Evolution of locomotion in Aquatic turtles. *In*: J. WYNEKEN, M. H. GODFREY & V. BELS Eds, *Biology of turtles*, 5, 97-138. – CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton (FL) USA.
- ROCH E. (1930). – Etudes géologiques dans la région méridionale du Maroc occidental. – *Notes et Mémoires du Service des Mines du Maroc*, **9**, 542 p.
- ROUGIER G.W., FUENTE M.S. de la & ARCUCCI A.B. (1995). – Late Triassic turtles from South America. – *Science*, **268**, (5212), 855.
- SALVAN H. (1954). – Les invertébrés fossiles des phosphates marocains. – *Notes et Mémoire du Service géologique du Maroc*, **93**, 257 p.
- SALVAN H. (1986). – Géologie des gîtes minéraux marocains. Phosphates. – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **276**, (3), 392 p.
- SCHULP A.S. (2006). – A comparative description of *Prognathodon saturator* Mosasauridae, Squamata), with notes on its phylogeny. *In*: A.S. SCHULP Ed., *On Maastricht mosasaurs*. – *Pub. Natuurhist. Genootsch. Limburg*, 19-56.

- SCHULP A.S., BARDET N. & BOUYA B. (2010). – A new species of the durophagous mosasaur *Carinodens* (Squamata, Mosasauridae) and additional material of *Carinodens belgicus* from the Maastrichtian phosphates of Morocco. – *The Netherlands Journal of Geosciences*, **88** (3), 161-167.
- SHELDON R.P. (1964). – Paleolatitudinal and paleogeographic distribution of phosphorite. – *United States Geological Survey Professional Paper*, **501-C**, 106.
- SOLE F., GHEERBRANT E., IAROCHENE M., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2009). – Further evidence of the African antiquity of hyaenodontid (“Creodonta”, Mammalia) evolution. – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **156**, 827-846.
- SOLÉ F. (2013). – New proviverrine genus from the Early Eocene of Europe and the first phylogeny of Late Paleocene-Middle Eocene hyaenodontidans (Mammalia). – *Journal of Systematic Palaeontology*, **11**, 4, 375-398.
- SOLÉ F., GHEERBRANT E., IAROCHENE M., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2009). – Further evidence of the African antiquity of hyaenodontid (“Creodonta”, Mammalia) evolution. – *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, **156**, 827-846.
- SOLER-GIJON R. & LOPEZ-MARTINEZ N. (1998). – Sharks and rays (chondrichthyes) from the Upper Cretaceous red beds of the south-central Pyrenees (Lleida, Spain): indices of an India-Eurasia connection. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **141**, 1-12.
- SUAN G., FÖLLMI K.B., ADATTE T., BOMOU B., SPANGENBERG J.E., VAN DE SCHOOTBRUGGE B. (2012). – Major environmental change and bonebed genesis prior to the Triassic-Jurassic mass extinction. – *Journal of the Geological Society*, **169**, 191-200.
- SWINTON W.E. (1930). – On the fossil Reptilia from Sokoto Province. – *Geological Survey of Nigeria*, **13**, 1-62.
- TABASTE N. (1963). – Etude de restes de poissons du Crétacé saharien. – *Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire, Mélanges ichthyologiques à la mémoire d'Achille Valenciennes*, **68**, 436-499.
- TAVERNE L. & CHANET B. (2000). – *Faugichthys loryi* n. gen., n. sp. (Teleostei, Ichthyodectiformes) de l'Albien terminal (Crétacé inférieur marin) du vallon de la Fauge (Isère, France) et considérations sur la phylogénie des Ichthyodectidae. – *Geodiversitas*, **22**, (1), 23-34.
- THOMAS P. (1893). – Description de quelques fossiles nouveaux ou critiques des terrains tertiaires et secondaires de la Tunisie recueillis en 1885 et 1886. – *Ministère de l'instruction publique. Exploration scientifique de la Tunisie*, 1-46.

- TONG H. & HIRAYAMA R. (2002). – A new species of *Tasbacka* (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Paleocene of the Oulad Abdoun phosphate basin, Morocco. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **5**, 277-294.
- TONG H. & HIRAYAMA R. (2004). – First Cretaceous dermochelyid turtle from Africa. – *Revue de Paléobiologie*, **9**, 55-59.
- TONG H. & HIRAYAMA R. (2008). – A new species of *Argillochelys* (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco. – *Bulletin de la Société géologique de France*, **179**, 623-630.
- TONG H. & MEYLAN P. (2009). – A pitted-palate cryptodiran turtle from the early Paleocene of Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco. In: *Gaffney Turtle Symposium*, Royal Tyrrell Museum, Drumheller, Abstr., 180.
- TONG H. & MEYLAN P. (2013). – Morphology and relationships of *Brachyopsemys tingitana* gen. et sp. nov. from the Early Paleocene of Morocco and recognition of the New Eucryptodiran turtle family: Sandownidae. – In: D.B. BRINKMAN *et al.*, Eds., *Morphology and evolution of turtles, Vertebrate paleobiology and paleoanthropology*, **13**, 187-201. – Springer Science + Business Media Dordrecht.
- TRAPPE J. (1991). – Stratigraphy, facies distribution and paleogeography of the marine Paleogene from the western High Atlas, Morocco. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **180**, (3), 279-321.
- TROEDSSON G.T. (1923). – Om krokodilfynden i Skånes yngsta krita. – *Avtryck ur Geologiska Foreningens i Stockholm Forhandlingar*, **45**, 546-566.
- TROEDSSON G.T. (1924). – On Crocodylian remains from the Danian of Sweden. – *Lunds Universitets Årsskrift*, **20**, 1-75.
- TROXELL E.L. (1925). – *Thoracosaurus*, a Cretaceous crocodile. – *American Journal of Sciences*, **10**, 219-233.
- VINCENT P., BARDET N., PEREDA SUBERBIOLA X., BOUYA B., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (2011). – *Zarafasaura oceanis*, a new elasmosaurid (Reptilian: Sauropterygia) from the Maastrichtian Pphosphates of Morocco and the palaeobiogeography of latest Cretaceous plesiosaur. – *Gondwana Research*, **19**, 1062-1073.
- VINCENT P., BARDET N., HOUSSAYE A., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (2013). – New plesiosaur specimens from the Maastrichtian phosphates of Morocco and their 2 implications for the ecology of the latest Cretaceous marine apex predators. – *Gondwana Research*, **24**, 796-805.
- VULLO R., LAPPARENT DE BROIN F. de, NERAUDEAU D. & DURRIEU D. (2010). – Turtles from the Early Cenomanian paralic deposits (Late Cretaceous) of Charentes, France. – *Oryctos*, **9**, 37-48.

- 
- WELTON B.J. & FARISH R.F. (1993). – The collector's guide to fossil sharks and rays from the Cretaceous of Texas. – Before Time, Lewisville, Texas, 204 p., 53 fig.
 - WHITE P.S. & DENSMORE L.D. (2001). – DNA sequence alignments and data analysis methods: their effect on the recovery of crocodylian relationships. *In*: G.C. GRIGG, F. SEEBACHER AND C.E. FRANKLIN, Eds, *Crocodylian Biology and Evolution*, 29-37. – Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons, New South Wales.
 - WILLIAMS E.E. (1950). – Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. – *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **94**, (9), 505-562.
 - YANSJ., AMAGHZAZ M., BOUYA B., CAPPETTA H., IACUMIN P., KOCSIS L., MOUFLIH M., SELLOUM O., SEN S., STORME J.-Y. & GHEERBRANT E. (2014). - First carbon isotope chemostratigraphy of the Ouled Abdoun phosphate Basin, Morocco; implications for dating and evolution of earliest African placental mammals. *Gondwana Research* **25**, 257-269.
 - ZALMOUT I.S., MUSTAFA H.A. & WILSON J.A. (2005). – *Karkaemys arabicus*, a new side-necked turtle (Pleurodira, Bothremydidae) from the Upper Cretaceous Wadi Umm Ghudran Formation of Karak, Jordan. – *Contributions from the Museum of Paleontology of the University of Michigan*, **31**, (6), 155-177.
 - ZIGNO A. de (1880). – Sopra un cranio di coccodrillo scoperta nel Terreno Eoceno del Veronese. – *Memorie della classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali*, **5**, 1-10.

Les amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc

Salvador BAILON¹, Saida HOSSINI² et Jean-Claude RAGE³

- 1 UMR 7209-7149 Sorbonne Universités, MNHN, CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, CP 55, 75005 Paris, France, salvador.bailon@mnhn.fr
- 2 Université Moulay-Ismaïl, Faculté des Sciences, Département de Géologie, BP 4010, 50000 Meknès, Maroc, saidahossini@yahoo.fr
- 3 Sorbonne universités-CR2P-MNHN, CNRS, UPMC-Paris 6, Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, CP 38, 75231 Paris cedex 05, France, jcrage@mnhn.fr

► **Mots-clés** – Amphibia, Sphenodontia, Squamata, Paléogène, Néogène, Pléistocène, Holocène, Maroc.

► **Résumé** – Au Maroc, amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque ont été trouvés dans des gisements de deux périodes bien distinctes : le Paléocène supérieur-Eocène inférieur et le Miocène moyen-Holocène.

Le Paléocène supérieur (Thanétien) a fourni le seul amphibien (anoure indéterminé) de l'intervalle Cénomanien-Eocène inférieur en Afrique du Nord. Pour les squamates, il a produit les plus anciens Gekkonidae, Amphisbaenia, Scolecophidia, et peut-être Boidae d'Afrique, ainsi que, peut-être, l'unique 'Tropidophiidae' du continent. En outre, il a fourni soit le plus récent Sphenodontia, soit le plus ancien Agamidae ou Chamaeleonidae d'Afrique. L'Eocène inférieur (Yprésien) est moins riche que le Thanétien mais, dans ses gisements marins, les Palaeophiidae (serpents aquatiques) sont assez fréquents.

Les faunes trouvées au Maroc à partir du Miocène moyen sont très différentes de celles du Paléocène supérieur-Eocène inférieur. Elles ne comprennent plus de formes primitives et toutes les familles présentes existent encore aujourd'hui. Il en va de même pour les genres à l'exception de *Latoglossus* et/ou *Latonia* (Amphibia, Alytidae). L'aspect moderne est renforcé par la possible présence, dès le Miocène moyen, d'une espèce actuelle, l'amphibien *Bufo regularis* (Bufonidae). Au Miocène moyen, les amphibiens sont relativement nombreux, témoignant de la présence d'eau ou au moins d'un certain degré d'humidité. Les lépidosauriens n'incluent plus que des squamates (lézards et serpents). Un événement notable au Miocène moyen est l'apparition des premiers serpents venimeux en Afrique du Nord (représentés par des Elapidae et Viperidae). Cette faune du Miocène moyen comprend des formes à affinités eurasiatiques ; la partie africaine de la zone paléarctique pourrait donc avoir été déjà en place. Une étape vers la faune actuelle est notée vers la transition pliocène-pléistocène. Cette période semble d'autre part correspondre à une phase d'aridification comme le suggère la rareté des amphibiens. Le Pléistocène inférieur est marqué par



l'apparition locale de plusieurs familles actuelles. Les taxons présents pendant cette période sont tous encore vivants mais ne subsistent pas tous au Maroc aujourd'hui. Le principal événement de cette période est la présence d'un urodèle (*Pleurodeles* cf. *waltl* ; Salamandridae) ; il s'agit du plus ancien urodèle de type moderne trouvé en Afrique et en domaine gondwanien. La richesse en amphibiens de cette période montre qu'elle était moins sèche que la transition avec le Pliocène. A partir du Pléistocène moyen, toutes les espèces récoltées sont des taxons vivant encore au Maroc aujourd'hui. Vers la fin du Pléistocène, les répartitions géographiques sont proches des actuelles. Si l'aridification se précise, localement au moins l'humidité devait être plus importante qu'à présent. Enfin, à l'Holocène, la situation était presque similaire à l'actuelle.

Amphibians and lepidosaurians from the Cenozoic of Morocco

► **Key-words** – Amphibia, Sphenodontia, Squamata, Paleogene, Neogene, Pleistocene, Holocene, Morocco.

► **Abstract** – Amphibians and lepidosaurians (sphenodontians and squamates) from the Cenozoic of Morocco were recovered from localities that belong to two clearly distinct time intervals: late Paleocene-early Eocene and Middle Miocene-Holocene. Not a single fossil was recovered from the ca 35 my gap that separates these two periods.

The late Paleocene (Thanetian) produced fossils from localities of both terrestrial and marine origins. Terrestrial beds yielded the single amphibian (an indeterminate anuran) reported from the Cenomanian-early Eocene interval of North Africa. The Thanetian localities of terrestrial origin also produced lizards (Gekkonidae, *Amphisbaenia* and indeterminate families), snakes (*Coniophis*, Madtsoiidae, Scolecophidia, and perhaps Boidae and 'tropicophiids'), and a poorly preserved, enigmatic bone that might belong to a Sphenodontia or a lizard (Agamidae or Chamaeleonidae). The marine beds of the Thanetian yielded only rare remains of the aquatic snake *Palaeophis* (Palaeophiidae). Thus, from the Paleocene of Morocco were recovered the earliest Gekkonidae, *Amphisbaenia*, Scolecophidia, and perhaps Boidae from Africa, as well as a snake that may be the only 'tropicophiid' from the continent. In addition, the enigmatic bone may represent the latest Sphenodontia, or the earliest Agamidae or Chamaeleonidae from Africa. The early Eocene (Ypresian) is not so rich as the Thanetian. The Ypresian terrestrial localities afford little information; however, in the marine levels *Palaeophis maghrebianus* (Palaeophiidae) is relatively frequent and is the best known palaeophiid species.

Faunas from the second time interval, i.e. middle Miocene to Holocene, markedly differ from those of the late Paleocene-early Eocene and they were all recovered from levels of terrestrial origin. They lacked primitive forms such as *Coniophis*, madtsoiids and palaeophiids, and they included only families that are still living today. Similarly, genera were all extant ones, but *Latoglossus* and/or *Latonia* (Amphibia, Alytidae). The possible presence of a living species, *Bufo regularis* (Amphibia, Bufonidae), as early as the middle Miocene is consistent with this modern pattern. It is presumed that primitive taxa died out by the end of the Eocene at the latest, as demonstrated elsewhere; but we do not know when the modern forms, that first occurred in the fossil record in the middle Miocene of Morocco, reached North Africa.

In the middle Miocene, amphibians (anurans only) were comparatively numerous, which is an evidence of the presence of bodies of water or, at least, of humidity. Amphibians included Alytidae, Pipidae, Bufonidae and Ranidae. Lepidosaurians consisted only of squamates ('lizards' and snakes): Gekkonidae, Scincidae, Lacertidae, Anguillidae, *Amphisbaenia*, Scolecophidia, Boidae, Colubridae, Elapidae and Viperidae. A noticeable event in the middle Miocene was the appearance



of the earliest venomous snakes (Elapidae and Viperidae) in North Africa. This middle Miocene fauna included forms with Eurasian affinities, which suggests that the Palearctic zone already encroached Africa. The assemblage from the Pliocene-Pleistocene transition represented a step towards the living fauna. It produced the youngest extinct species of squamates of North Africa, i.e. the amphisbaenian *Trogonophis darelbeidae*. At that time, amphibians were rare, which suggests aridity. The fauna of this period showed marked affinities with the Iberian Peninsula. The early Pleistocene was marked by the local appearance of some extant families: Salamandridae (Amphibia, Caudata), Varanidae and unquestionable Agamidae (Squamata). Taxa present during this period were all extant ones, but they do not all still inhabit Morocco. During the early Pleistocene, the main event was the appearance of the salamander *Pleurodeles* cf. *waltl* (Salamandridae); it represents the earliest fossil belonging to the Caudata crown-group recovered from Africa and more widely from former Gondwanan continents. The presence of this salamander in the early Pleistocene of Morocco is not consistent with the suggested hypothesis of an anthropogenic dispersal from Europe to Africa. The number of amphibians from this period shows that it was not so arid as the Pliocene-Pleistocene transition. Clear relationships with the Iberian fauna are still noticed. From the middle Pleistocene onwards, faunas were richer and all species still inhabit Morocco today; affinities with the Iberian Peninsula have remained obvious and even increased. By the end of the Pleistocene, geographic ranges of taxa were similar to those that are known today. Aridification took form; however, at least locally, moisture was likely more developed than today. Finally, during the Holocene the composition of the fauna and geographic ranges were similar to the present ones.

برمائيات و زواحف عرشفية السنوزويك في المغرب

كلمات مفتاح - برمائيات، زواحف عرشفية، بالهوجان، نهوجان، بليسطوسان، هولوسان، المغرب.

ملخص - في المغرب، قد تم العثور على برمائيات و زواحف عرشفية السنوزويك في رواسب تعود إلى فترتين متميزتين: بالهوسان أعلى - إوسين سفلي و ميوسين أوسط - هولوسان. في ما يخص الحفنة سينومانان - أوسين لشمال إفريقيا وبالتحديد من البالهوسان الأعلى، فقد استخرج لحد الآن برمائي وحيد (ضفصاع غير محدد)، كما استخرج من البالهوسان الأعلى أقدم ممثلي لعدة أصناف من الجرشفيات (جيكونيدا، أمفيسبايتيا، سكوليكوفيدا) و ربما بويده الإفريقية و «تروبيدوفيدا» الممثل الوحيد في إفريقيا. بالإضافة إلى صنف آخر يصعب التحديد هل هو أحدث سفينودانتينا أو أقدم أكميده أو شميهلهدة لإفريقيا.

رغم أن الأوسين السفلي (بيرسين) أقل غنى من التانين، فإن الباليوفيدا (ثعابين مائية) موجودة بكثرة في رواسبه البحرية. أظهرت مقارنة المستحاثات المستخرجة من المواقع المغربية تغييرا كبيرا إبتدانا من الميوسين الأوسط. يتجلى هذا التغيير في إنقراض كل الأشكال البدائية لهذه الحيوانات، إضافة إلى ذلك، كل الفصائل والأجناس الممثلة آنذاك لازالت ممثلة حاليا. باستثناء الجنس لاتوجلوسوس و/أو لاتونيا. كما يمكن اعتبار تواجد النوع بوفوريجولاريس (بوفونيدا) في الميوسين الأوسط. دليلا إضافيا لتجديد المكونات الحيوانية إبتدانا من هذه الفترة، يمكن اعتبار كثرة البرمائيات خلال الميوسين الأوسط دليلا على تواجد نقط الماء أو على الأقل رطوبة الجو. إضافة إلى السحالي والثعابين. تتميز هذه الفترة (ميوسين الأوسط) بظهور زواحف عرشفية أخرى في المغرب وكذلك ظهور أولى ثعابين سامة (المثلة بالبييدا وقيبيريدا) في شمال إفريقيا. تشمل حيوانات الميوسين الأوسط أنواع شبيهة بالأنواع الأورو - آسيوية، لذا، يمكن القول بأن الجزء الإفريقي للمنطقة بالبراكتيك قد تكون متواجدة.

تشكل مرحلة الإنتقال باليوسين-باليوستوسين خطوة مهمة في التطور إلى الحيوانات الحالية، و تدل قلة البرمائيات على أن هذه المرحلة (باليوسين-باليوستوسين) كانت جافة. يتميز البالبيوسطوسان السفلي بظهور عدة فصائل ممثلة حاليا. كل الأصناف المتواجدة في البالبيوسطوسان و الهولوسان تزال متواجدة إلى حد الآن. لكن بعضها لم يعد متواجد في المغرب.

أهم حدث في هذه الفترة هو تواجد بلورودال يقرب و الطل (سمندر) الذي يعتبر أول ممثل الصفدييات الحديثة في إفريقيا و الكنظوانة عامة، تدل كثرة البرمائيات في هذه المرحلة على أنها كانت أقل جفافا من المرحلة الإنتقالية للبيوسطوسان. كل الأشكال المتواجدة منذ البيوسطوسان لازالت ممثلة إلى حد اليوم في المغرب، و توزيعها الجغرافي الحالي لا يختلف عن ما كان عليه مع نهاية البيوسطوسان.

Introduction

Après les extinctions de la limite Crétacé-Tertiaire, certains taxons ont profité du vide laissé par les disparitions et se sont développés. Ce phénomène a touché les amphibiens et les lépidosauriens qui sont généralement abondants au Cénozoïque. Au Maroc, plusieurs gisements du Cénozoïque, s'étalant du Paléocène supérieur à l'Holocène (avec toutefois une importante lacune ; voir ci-dessous), ont livré des fossiles appartenant à ces groupes. Amphibiens et lépidosauriens apportent des informations intéressantes sur les environnements et sur l'histoire paléobiogéographique. En effet, amphibiens et lépidosauriens sont ectothermes, c'est-à-dire que leur métabolisme, le dynamisme de leurs populations et leur distribution géographique dépendent étroitement de la température du milieu. En ce qui concerne les amphibiens, s'ajoutent l'humidité et la présence d'eau qui interviennent aussi profondément sur leur répartition.

Aperçu sur la systématique des amphibiens et lépidosauriens trouvés dans le Cénozoïque du Maroc

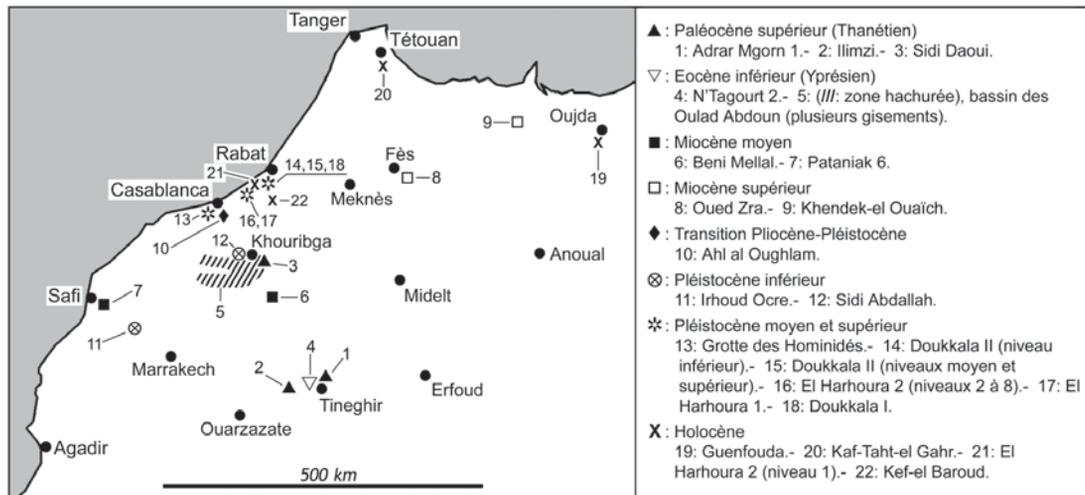
Au Cénozoïque, les amphibiens de type ancien (les 'stégocéphales') n'existent plus ; ne restent que les formes modernes, les lissamphibiens. Ces derniers comprennent les urodèles (salamandres, tritons, etc), les anoures (grenouilles, crapauds, etc) et les apodes (ou gymnophiones, amphibiens allongés et sans membres), qui existent toujours aujourd'hui, ainsi que les allocaudata, plus souvent nommés *Albanerpetontidae* (petits amphibiens à allure de salamandres) qui ont disparu au Pléistocène inférieur, entre 2.5 et 1.8 Ma [Delfino et Sala, 2007]. Mais, alors qu'urodèles, anoures, apodes et allocaudata sont présents dans le Mésozoïque du Maroc, les apodes et les allocaudata n'y ont pas été trouvés dans le Cénozoïque. En revanche, les gisements du Cénozoïque marocain ont fourni des anoures et des urodèles, bien que ces derniers soient très rares. Chez les anoures, sept familles se rencontrent dans le Cénozoïque du Maroc. Certaines sont plus ou moins primitives, telles les *Alytidae* (discoglosses, crapauds accoucheurs, etc) ; il faut noter que cette famille était auparavant nommée *Discoglossidae*, les *Pipidae* (xenopes), *Pelobatidae* (pélobates) et *Pelodytidae* (pélodytes), d'autres appartiennent aux anoures évolués comme les *Bufonidae* (crapauds), *Hylidae* (rainettes) et *Ranidae* (grenouilles au sens strict). Chez les urodèles, seuls les *Salamandridae* (salamandres, tritons) sont présents.

Les lépidosauriens forment un groupe de reptiles qui se compose des squamates (c'est-à-dire de l'ensemble des lézards et serpents) et des sphénodontiens. Lézards, serpents et sphénodontiens ont été trouvés dans le Mésozoïque du Maroc, mais la présence de sphénodontiens dans le Cénozoïque n'y est pas certaine. Les sphénodontiens étaient relativement répandus au Mésozoïque mais se sont très fortement raréfiés au Cénozoïque et il n'en reste plus, aujourd'hui, que *Sphenodon* (le tuatara) restreint à la Nouvelle Zélande. Les lézards sont représentés dans le Cénozoïque marocain par plusieurs familles : les Agamidae (agames, fouette-queues), Chamaeleonidae (caméléons), Gekkonidae (geckos, tarentes), Scincidae (scinques, eumeces), Lacertidae (lézards au sens strict, acanthodactyles), Anguillidae (orvets), Varanidae (varans) et amphisbaeniens (amphisbaenes, trogonophis). Les serpents correspondent eux aussi à d'assez nombreux groupes différents dont certains sont primitifs et entièrement fossiles comme les Madtsoiidae (famille de serpents terrestres) et les Palaeophiidae (serpents marins) ; d'autres groupes existent encore aujourd'hui tels les scolécophidiens (serpents aveugles ou serpents 'minutes'), Boidae (pythons, boas-javelots), 'Tropidophiidae' (boas nains), Colubridae (couleuvres), Elapidae (cobras) et Viperidae (vipères).

Remarque : *Il faut noter que la taxonomie des lissamphibiens, tout particulièrement, n'est pas stable. Par exemple, certains crapauds auparavant cités au Maroc sous le nom de genre Bufo sont maintenant répartis sous les noms Bufotes, Barbarophryne et Amietophrynus. Afin de ne pas créer de rupture avec les travaux antérieurs, dans la plupart des cas, nous conservons ici les anciens noms.*

➤ Les gisements du Cénozoïque du Maroc

Au Maroc, les gisements cénozoïques qui ont fourni des amphibiens et lépidosauriens ne sont pas nombreux et se situent tous dans la partie nord du pays (fig. 1). Cependant, leur répartition dans le temps permet de reconstituer les grandes étapes de l'histoire locale de ces animaux. Malheureusement, une longue lacune dans la documentation paléontologique ne permet pas d'obtenir une reconstitution complète. Cette lacune s'étend entre l'Eocène inférieur et le Miocène moyen, entre approximativement 49 et 13 millions d'années ; cette longue période de plus de 35 millions d'années n'a laissé aucun fossile d'amphibien ou lépidosaurien au Maroc.



► **Figure 1.** Carte de la partie nord du Maroc avec position des gisements à amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque.

Figure 1. Map of northern Morocco showing the location of fossiliferous localities bearing amphibians and lepidosaurs from the Cenozoic.

Les faunes anciennes du Cénozoïque du Maroc

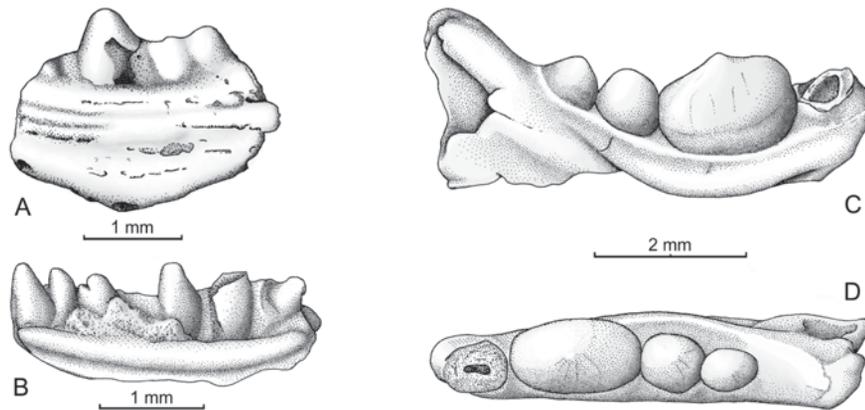
Le Paléocène supérieur (59 à 55 Ma)

Les plus anciennes faunes d'amphibiens et lépidosauriens du Maroc proviennent du Paléocène supérieur, plus exactement du Thanétien (59-55 Ma). Le climat était alors très chaud, tropical. Les fossiles ont été trouvés à Adrar Mgorn 1 et Ilimzi [Gheerbrant *et al.*, 1993], deux gisements qui correspondent à des environnements terrestres (eau douce comprise), et à Sidi Daoui, gisement d'origine marine du bassin à Phosphates des Oulad Abdoun. L'environnement des gisements terrestres correspondait à une forêt tropicale géographiquement proche d'une mangrove [Herbig et Gregor, 1990].

Seul un élément de membre postérieur (tibial-fibulaire), trouvé à Adrar Mgorn 1, représente les amphibiens. Il permet simplement de dire qu'un anoure était présent, sans plus de précisions. C'est le seul fossile d'amphibien trouvé en Afrique du Nord pour la période qui s'étend entre le Cénomaniens et l'Eocène inférieur.

Les lépidosauriens sont plus nombreux et diversifiés, mais ils ne peuvent pas être tous identifiés [Augé et Rage, 2006]. Certaines questions restent non résolues.

Une dent de forme triangulaire et aplatie latéralement (fig. 2A), trouvée à Adrar Mgorn 1, pose un problème particulier. Elle peut appartenir soit à un sphénodontien, soit à un Agamidae ou un Chamaeleonidae, ces deux derniers groupes étant des lézards acrodontes. Sphénodontiens, Agamidae et Chamaeleonidae ont des dents très caractéristiques (de type acrodonte) et très semblables. Une seule dent ne permet pas de faire la distinction entre ces trois groupes. Alors qu'aujourd'hui les sphénodontiens ne sont connus qu'en Nouvelle Zélande, Agamidae et Chamaeleonidae habitent l'Ancien Monde et en plus, pour les Agamidae seulement, l'Australie. Si la dent fossile d'Adrar Mgorn 1 appartient à un sphénodontien, elle représente le seul fossile cénozoïque de ce groupe en Afrique et l'un des très rares dans le monde ; ce serait le plus récent en Afrique. Si elle appartient à un Agamidae ou à un Chamaeleonidae, elle correspond au plus ancien représentant de l'une de ces familles en Afrique. Malheureusement, cette question ne peut pas être réglée. Quoi qu'il en soit, ce fossile très incomplet présente un intérêt certain.



► **Figure 2.** Lépidosauriens du Paléocène supérieur de l'Adrar Mgorn 1. **A** : dent de sphénodontien ou de lézard acrodonte (Agamidae ou Chamaeleonidae). **B** : amphisbaenien indéterminé, dentaire droit incomplet en vue linguale. **C**, **D** : *Todrasaurus gheerbranti* (amphisbaenien), dentaire gauche en vues linguale (C) et occlusale (D) ; comparer ses dents à celles de l'amphisbaenien « normal » en B. (d'après Augé et Rage [2006], modifiés).

Figure 2. *Lepidosaurians from the late Paleocene of Adrar Mgorn 1. A: tooth belonging to a sphenodontian or to an acrodont lizard (Agamidae or Chamaeleonidae). B: indeterminate amphisbaenian, incomplete right dentary in lingual view. C, D: Todrasaurus gheerbranti (Amphisbaenia), left dentary in lingual (C) and occlusal (D) views; compare its teeth to those of the 'normal' amphisbaenian illustrated in B. (modified from Augé and Rage [2006]).*

Les lézards viennent des gisements terrestres (Adrar Mgorn 1 et Ilimzi) ; ils comprennent des Gekkonidae indéterminés, des amphisbaeniens et des familles indéterminées. Les Gekkonidae (gekkos) sont aujourd'hui cosmopolites ; le fossile du Maroc est le plus ancien représentant de cette famille en Afrique. Les amphisbaeniens sont des lézards fouisseurs allongés, serpentiformes ; ils ne possèdent pas de membres à l'exception d'un genre américain. Deux amphisbaeniens ont été trouvés à Adrar Mgorn 1. L'un d'eux est indéterminé (fig. 2B) ; l'autre, *Todrasaurus gheerbranti*, se caractérise par une dentition inhabituelle. Le dentaire ne compte que quatre dents (contre approximativement le double, normalement) et la deuxième dent vers l'avant est énorme (fig. 2C, D). Une telle morphologie est unique chez les amphisbaeniens et même dans l'ensemble des lézards. Quelques rares lézards fossiles et actuels (n'existant pas au Maroc) possèdent de grosses dents, mais elles se situent à l'arrière de la mâchoire et non à l'avant et leurs dents sont plus nombreuses. De telles dents agrandies correspondent à un régime durophage ; ces animaux devaient se nourrir de petits mollusques à coquille comme les gastropodes. Les amphisbaeniens sont aujourd'hui largement répandus dans les régions chaudes. Les fossiles du Maroc représentent les plus anciens amphisbaeniens d'Afrique et comptent parmi les plus anciens au Monde.

Les serpents ont été trouvés dans les gisements terrestres et marins ; ils forment deux faunes bien différentes. La faune terrestre comprend des serpents primitifs, disparus aujourd'hui (Madtsoiidae et *Coniophis*) et des serpents encore représentés actuellement (scolécophidiens et, peut-être, Boidae et « Tropidophiidae »). Le Madtsoiidae présent au Maroc n'est pas identifié avec précision, on ne sait pas à quel genre il se rapporte. Les Madtsoiidae étaient fréquents sur les continents gondwaniens à la fin du Mésozoïque et au début du Cénozoïque. Apparus au Crétacé, il y a environ 95 millions d'années, ces serpents n'ont pas survécu au-delà de l'Eocène et ont disparu vers 37-34 millions d'années sur la plupart des continents, sauf en Australie où ils ne se sont éteints qu'au Pléistocène. Les Madtsoiidae pouvaient atteindre une grande taille (plus de 5 m) ; toutefois, celui du Maroc était de taille modeste. *Coniophis* est un serpent énigmatique qui a été signalé sur plusieurs continents à la fin du Mésozoïque et au début du Cénozoïque ; il représente probablement l'une des branches les plus primitives de serpents [Longrich *et al.*, 2012]. Les scolécophidiens sont des serpents fouisseurs qui vivent aujourd'hui dans les régions chaudes ; celui d'Adrar Mgorn 1 compte parmi les plus anciens connus et est le plus ancien d'Afrique. Une vertèbre appartient peut-être aux Boidae ; malheureusement, en raison de son mauvais état de conservation, son appartenance à cette famille ne peut pas être affirmée. C'est regrettable car, s'il s'agit bien d'un Boidae, ce serait le plus ancien représentant en Afrique de cette famille qui a joué un grand rôle dans les faunes du Cénozoïque au niveau mondial. Un autre serpent appartient peut-être au genre *Dunnophis*, mais le matériel fossile ne permet pas d'identification définitive. *Dunnophis* est un « boa nain », groupe de serpents que l'on rapporte aux 'Tropidophiidae', famille qui n'est sans doute pas monophylétique ;

Dunnophis appartiendrait plus précisément aux Ungaliophiinae qui se rencontrent aujourd'hui uniquement dans le nord de l'Amérique du Sud et en Amérique centrale. S'il s'agit bien de *Dunnophis*, ce fossile est le seul représentant de ce groupe en Afrique.

Les sédiments marins du bassin des Oulad Abdoun ont fourni quelques fossiles paléocènes à Sidi Daoui. Il s'agit de serpents de la famille des Palaeophiidae, famille très fortement adaptée à la vie aquatique (voir ci-dessous). Ces fossiles du Paléocène se rapportent au genre *Palaeophis* mais l'espèce ne peut pas être identifiée.

L'Eocène inférieur (55 à 49 Ma)

Seule la partie ancienne de l'Eocène a fourni des fossiles appartenant aux groupes qui nous intéressent. La période correspond plus précisément à l'Yprésien (55-49 Ma environ). Comme pour le Paléocène, les milieux terrestres (à N'Tagourt 2) et marins (plusieurs gisements des Phosphates) ont produit des fossiles. Le climat restait chaud comme au Paléocène et l'environnement du gisement terrestre était semblable à ceux du Paléocène. Seuls les squamates sont représentés pour cette période.

Les lézards ne sont connus que dans les niveaux terrestres de N'Tagourt 2. Ils comprennent un amphisbaenien et un autre lézard qui ne peut pas être identifié de façon précise. Les serpents du milieu terrestre correspondent, dans ce même gisement, à un Madtsoiidae et à *Coniophis*. L'amphisbaenien et *Coniophis* semblent être représentés par les mêmes taxons qu'au Paléocène ; c'est peut-être aussi le cas du Madtsoiidae, mais ce n'est pas certain [Augé et Rage, 2006].

Dans le bassin à Phosphates des Oulad Abdoun, plusieurs gisements d'origine marine ont fourni des serpents qui appartiennent tous aux Palaeophiidae. L'étude de cette famille est malheureusement très difficile. Il s'agit de serpents aquatiques qui ont existé du Crétacé supérieur à la fin de l'Eocène. Ils sont connus uniquement par des vertèbres et des côtes. Les vertèbres sont plus ou moins fortement modifiées par l'adaptation à la vie aquatique ; en particulier, elles sont plus ou moins comprimées latéralement et, postérieurement, elles portent deux apophyses dorsales (les ptérapophyses) qui allongent la vertèbre dorso-ventralement. Leurs côtes ne sont que faiblement courbées. La compression latérale des vertèbres et la faible courbure des côtes donnent au corps de l'animal une forme haute et aplatie latéralement ; une telle forme, très adaptée à la vie aquatique, existe chez les serpents marins actuels (les Laticaudinae et Hydrophiinae). On ne sait pas combien de vertèbres composaient la colonne vertébrale des Palaeophiidae. Chez les serpents actuels, ce nombre atteint ou dépasse 400 chez les pythons ; on soupçonne que chez les Palaeophiidae, ce nombre pouvait être nettement

supérieur (*Archaeophis*, un probable Palaeophiidae de l'Eocène européen, en compte plus de 560 [Rage, 1984]).

Un seul Palaeophiidae semble être présent dans l'Yprésien du Maroc, *Palaeophis maghrebianus* [Arambourg, 1952]. C'est un grand serpent qui devait atteindre au moins 6,50 m en admettant qu'il avait le même nombre de vertèbres que les pythons ; mais il pouvait être plus long s'il avait plus de vertèbres. Il s'agit d'un Palaeophiidae primitif car ses vertèbres n'étaient pas fortement modifiées par la vie aquatique ; elles sont peu aplaties latéralement et ses ptéropophyses sont peu élevées [Bardet *et al.*, 2014 ; Houssaye *et al.*, 2013]. L'espèce n'est connue qu'au Maroc, mais c'est probablement le mieux connu des Palaeophiidae.

Après l'Yprésien, commence une très longue lacune de documentation et tous les gisements plus récents ayant fourni des amphibiens et squamates correspondent à des environnements terrestres.

Remarques sur les faunes du Cénozoïque ancien

Seules les formes identifiées au moins jusqu'au niveau de la famille peuvent apporter des renseignements quant aux relations de ces faunes paléocènes et éocènes avec celles d'autres continents. Les Gekkonidae, paléontologiquement trop mal connus, ne fournissent aucune indication notable. Les Madtsoiidae étaient des serpents caractéristiques du Gondwana, donc cantonnés à l'hémisphère sud, en dehors d'une incursion dans le sud de l'Europe juste avant le Cénozoïque. Leur présence au Maroc n'est donc pas surprenante. Les Boidae, en supposant qu'ils sont effectivement présents à l'Adrar Mgorn 1, n'apportent pas de renseignements particuliers car ils étaient largement répandus dans le monde pendant le Cénozoïque ancien. *Coniophis* et *Dunnophis* sont connus dans le Cénozoïque ancien des continents qui entourent l'Atlantique. Donc, en ce qui concerne cette période, les gisements marocains n'apportent pas d'éléments significatifs à propos des relations possibles avec d'autres continents.

Il est difficile de suivre l'évolution ultérieure des membres de ces faunes marocaines. Il est certain que plusieurs lignées se sont éteintes. En effet, d'après ce que l'on connaît ailleurs dans le monde, on peut supposer qu'au Maroc les formes primitives (Madtsoiidae, Palaeophiidae, *Coniophis*) ont disparu, au plus tard, à la fin de l'Eocène (34 millions d'années). *Todrasaurus* n'a peut-être pas atteint l'Eocène. Les « Tropicophiidae » existent toujours mais, en admettant que l'attribution du fossile marocain à *Dunnophis* est exacte, donc qu'ils avaient pénétré en Afrique, ils ont disparu du continent à une date inconnue. Il est possible que, inversement, certaines autres lignées aient continué à évoluer sur place, en Afrique. Cela peut être le cas de certains des groupes indéterminés au sein des amphisbaeniens, scolécophidiens, Gekkonidae et, peut-être, des Boidae ; mais, il est impossible de le démontrer.

L'émergence des faunes modernes : Le Miocène

L'Eocène moyen et supérieur, l'Oligocène et le Miocène inférieur n'ayant pas produit de fossiles d'amphibiens et lépidosauriens, c'est le Miocène moyen qui a fourni les plus anciens fossiles cénozoïques du Maroc après ceux de l'Yprésien.

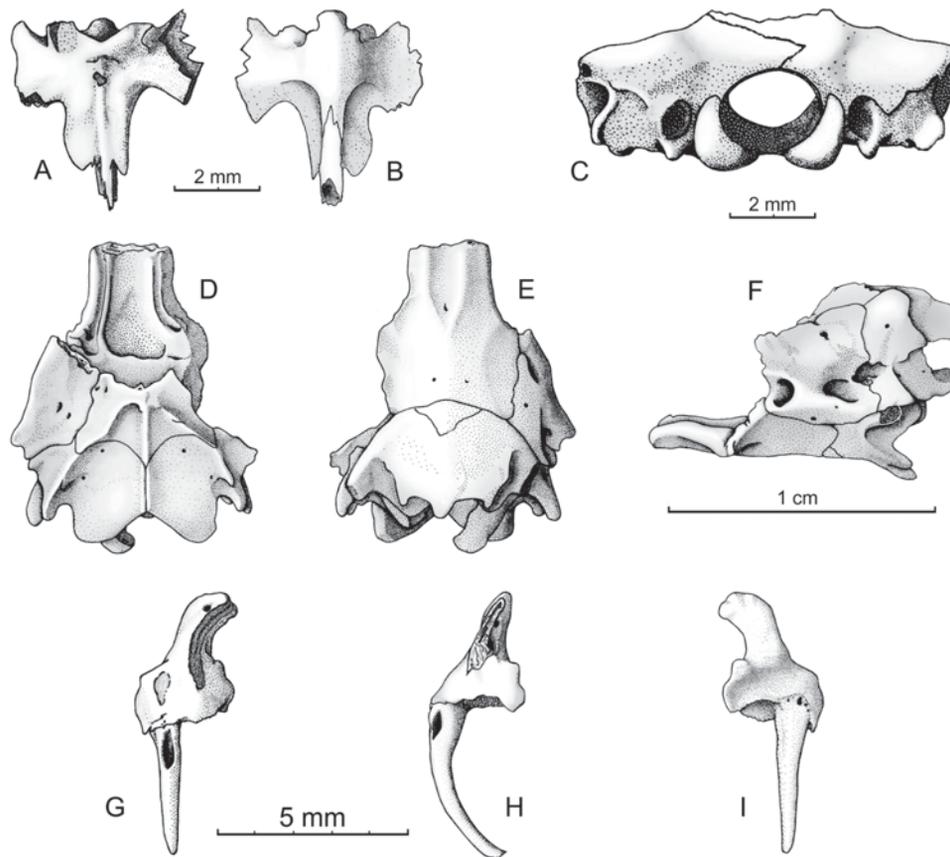
Au cours du Miocène, le climat était moins chaud que pendant le Paléocène et l'Eocène, mais il restait cependant plus chaud et plus humide que l'actuel. Par exemple, une végétation de type forêt humide occupait les régions où se trouvent actuellement des savannes ou des zones arbustives sèches [DeMenocal, 2004].

Le Miocène moyen

Plus de 35 millions d'années après le Paléocène et l'Eocène inférieur, les amphibiens et lépidosauriens du Miocène moyen sont évidemment nettement différents de ceux du Cénozoïque inférieur. Malheureusement, on ne sait pas ce qui s'est passé pendant cette longue période sans fossiles. Toutefois, on voit clairement que les faunes ont été profondément renouvelées. Au Miocène, il s'agit uniquement de faunes terrestres, animaux d'eau douce compris.

Les fossiles du Miocène moyen du Maroc proviennent de deux gisements : Beni Mellal, dont l'âge est estimé à environ 13 Ma, et Pataniak 6 qui est un peu plus récent (environ 12 ou 11 Ma). En fait, si Beni Mellal est riche, Pataniak 6 n'a produit que quelques fossiles qui ne donnent pas d'informations complémentaires à celles de Beni Mellal. Ci-dessous, il n'est question que de la faune de Beni Mellal.

Les amphibiens sont assez nombreux, mais ils ne sont représentés que par des anoures. Plus précisément, ils comprennent des Alytidae appartenant soit à un genre fossile (*Latoglossus*) soit au genre *Latonia*, récemment reconnu comme encore actuel [Biton *et al.*, 2013], des Pipidae qui se rapportent à un genre actuel vivant en eau douce (*Xenopus* ou *Silurana*) (fig. 3A-C), des Bufonidae du genre *Bufo* (dont, peut-être, l'espèce actuelle *Bufo regularis*) et des Ranidae (*Rana* s.l. et *Ptychadena*). Notons que l'Alytidae avait d'abord été identifié comme *Discoglossus* par Vergnaud-Grazzini [1966], suivie par Roček et Rage [2000]. Toutefois, Sanchiz et Alcover [1984], Roček [1994] et Sanchiz [1998] l'ont attribué au genre *Latonia*. Finalement, après avoir décrit le genre miocène *Latoglossus*, Hossini [2000, 2002] a considéré que l'Alytidae de Beni Mellal appartient probablement à ce dernier ou à *Latonia*. Si cet Alytidae correspond à *Discoglossus*, ce qui semble maintenant peu probable, il s'agirait du plus ancien représentant du genre en Afrique. Les lépidosauriens ne comprennent plus que des squamates, lesquels sont assez diversifiés. Les lézards comprennent des Gekkonidae indéterminés, Scincidae (*Eumeces* sp.), Lacertidae (*Eremias* sp.), Anguidae indéterminés et des amphisbaeniens indéterminés. Les serpents sont représentés par des scolécophidiens, des Boidae dont la présence est maintenant



► **Figure 3.** Amphibiens et squamates du Miocène moyen de Beni Mellal. **A-C** : *Xenopus* ou *Silurana* (Pipidae, anoures) ; A, B : sacrococcyx en vues dorsale (A) et ventrale (B) ; C : crâne en vue postérieure. **D-F** : *Naja antiqua* (Elapidae, serpents), boîte crânienne incomplète en vues dorsale (D), ventrale (E) et latérale gauche (F). **G-I** : *Vipera maghrebiana* (Viperidae, serpents), maxillaire droit avec son crochet à venin en vues antéro-ventrale (G), linguale (H) et postéro-dorsale (I). (A-C d'après Vergnaud-Grazzini [1966], modifiés. D-I d'après Rage [1976], modifiés).

► **Figure 3.** Amphibians and squamates from the middle Miocene of Beni Mellal. A-C: *Xenopus* or *Silurana* (Pipidae, Anura); A, B: sacrococcyx in dorsal (A) and ventral (B) views; C: skull in posterior view. D-F: *Naja antiqua* (Elapidae, Serpentes), incomplete braincase in dorsal (D), ventral (E) and left lateral (F) views. G-I: *Vipera maghrebiana* (Viperidae, Serpentes), right maxilla retaining a fang in anteroventral (G), lingual (H) and posterodorsal (I) views. (A-C modified from Vergnaud-Grazzini [1966]. D-I modified from Rage [1976]).

certaines avec de petits serpents fouisseurs (Erycinae) du genre *Eryx* et une espèce fossile de python (*Python maurus*), des Colubridae (« *Coluber* » et un genre indéterminé) ; les serpents venimeux font leur apparition avec un Elapidae et un Viperidae appartenant à deux espèces fossiles, respectivement *Naja antiqua* (fig. 3D-F) et *Vipera maghrebiana* (fig. 3G-I) [Rage, 1976].

Le Miocène supérieur

Trois gisements du Miocène supérieur nous intéressent ici : Oued Zra et Guefaït-1, dont l'âge géologique est évalué à 9 ou 8 Ma, et Khendek-el Ouaïch qui est un peu plus récent.

Amphibiens et squamates ont été trouvés à Oued Zra et Guefaït-1. Les amphibiens de Oued Zra correspondent à des Alytidae, Pipidae et Bufonidae, familles déjà présentes dans le Miocène moyen. C'est sur la base des fossiles de Oued Zra qu'ont été fondés le genre et l'espèce fossiles d'Alytidae *Latoglossus zraus* [Hossini, 2000]. Le genre *Latoglossus* était peut-être présent dès le Miocène moyen (à Beni Mellal). Les Pipidae figurent encore dans la faune ; comme à Beni Mellal, ils sont représentés soit par *Xenopus*, soit par *Silurana*, deux genres que l'on ne peut pas distinguer à l'aide du matériel disponible. Les Bufonidae ne comprennent qu'une espèce indéterminée de *Bufo*. Le seul amphibien de Guefaït-1 est un Alytidae indéterminé [Blain *et al.*, 2013].

Chez les squamates, un seul lézard a été identifié à Oued Zra ; il s'agit d'un Anguidé qui se rapporte au lézard serpentiforme *Ophisaurus* s.l. Les serpents comprennent un scolécophidien indéterminé, un petit Boidae qui pourrait être *Eryx* et un Colubridae indéterminé. La faune de squamates de Guefaït-1 est différente [Blain *et al.*, 2013]. Elle comprend des Lacertidae et Colubridae indéterminés, l'Anguidae *Dopasia* et l'Elapidae *Naja* cf. *antiqua*, déjà connu dans le Miocène moyen.

A Khendek-el Ouaïch, un seul fossile a été trouvé mais il présente un intérêt certain. Il s'agit d'un anoure de la famille des Pelobatidae qui n'a pas pu être identifié de façon plus précise [Hossini, 2002]. Toutefois, il représente le plus ancien fossile appartenant à cette famille en Afrique.

La faune du Miocène supérieur ne se distingue pas fortement de celle du Miocène moyen. Globalement, elle comprend les mêmes composants mais elle est moins riche et certains groupes sont absents. On ne sait pas si ce sont de vraies absences (les animaux en question ne vivaient pas au Maroc au Miocène supérieur) ou si il s'agit d'une simple conséquence des conditions de gisement (les animaux étaient présents mais ils ne se sont pas fossilisés). En dehors de cette similarité globale entre Miocène moyen et supérieur, il faut noter l'arrivée, dans le Miocène supérieur, d'un Pelobatidae, famille d'anoures originaire des continents laurasiatiques.

Remarques générales sur les faunes du Miocène

Les faunes du Miocène montrent un aspect nettement moderne. A cette époque, les formes anciennes, primitives ont disparu ; il n'y a plus de Madtsoiidae, *Coniophis*, *Dunnophis* et

de Palaeophiidae (ces derniers étaient de toute façon marins, alors que, en ce qui concerne les amphibiens et les squamates, au Maroc il n'y a que des gisements terrestres au Miocène). Toutes les familles reconnues dans le Miocène existent encore aujourd'hui. Il en est de même pour les genres, sauf l'Alytidae *Latoglossus*. Il existe peut-être déjà une espèce actuelle, le crapaud *Bufo regularis*, mais il n'y a pas de certitude sur l'identification exacte. Ces formes actuelles se rencontrent encore en Afrique ; toutefois, certaines d'entre elles vivent maintenant nettement plus au sud ou à l'est (vallée du Nil) comme les Pipidae, *Bufo regularis*, *Ptychadena* et *Python*. Quoi qu'il en soit, ces faunes du Miocène du Maroc sont déjà globalement de type nord-africain avec une association de squamates incluant *Eumeces*, *Eremias*, des amphisbaeniens, des Anguinae, des scolécophidiens et un Erycinae.

Comme dans la faune actuelle d'Afrique du Nord, on trouve au Miocène des fossiles apparentés à des formes d'Eurasie. Ainsi, les Alytidae représentent une famille d'origine eurasiatique ; cette famille avait déjà fait une brève incursion en Afrique, au Maroc déjà, avant le Cénozoïque (au tout début du Crétacé) mais elle ne s'était pas maintenue sur le continent. Les Anguinae sont des lézards caractéristiques de tous les continents laurasiatiques (Amérique du Nord, Europe, Asie). Quant à la vipère de Beni Mellal (*Vipera maghrebiana*), elle est apparentée aux petites vipères européennes du groupe de *Vipera aspis* [Szyndlar et Rage, 2002]. La présence, au Maroc, de ces formes à affinités eurasiatiques au Miocène moyen suggère que la zone paléarctique avait déjà empiété sur le nord de l'Afrique à cette époque. Malheureusement, la méconnaissance de la longue période qui sépare l'Eocène inférieur du Miocène moyen ne permet pas de reconstituer les événements qui ont amené, en Afrique du Nord, ces animaux eurasiatiques trouvés dans le Miocène moyen. On ignore quand et par quelle voie géographique ils sont arrivés. Les Pelobatidae qui sont arrivés un peu plus tard, au Miocène supérieur, sont eux aussi originaires de l'un des continents nordiques. Il est tout à fait possible que ces amphibiens et squamates aient pénétré en Afrique par le Moyen Orient puisque ce contact terrestre entre Afrique et Eurasie s'est établi au Miocène inférieur, vers 20-18 Ma. Mais on ne peut pas totalement rejeter un passage direct à travers la Méditerranée, surtout au Miocène supérieur où l'on note des affinités étroites entre le Maroc et le sud-ouest de l'Europe (Ibérie), mais pas particulièrement avec le reste de l'Eurasie. En effet, le serpent *Naja iberica* (Elapidae), trouvé dans le Miocène terminal (6 à 5 Ma) d'Espagne est apparenté aux cobras africains [Szyndlar et Rage, 1990] ; il pourrait être passé directement d'Afrique à l'Espagne, sur le site de l'actuel Gibraltar, au moment de l'événement messinien, il y a 7 à 5 Ma. Le Pelobatidae pourrait avoir suivi la même voie dans le sens inverse.

Finalement, on peut envisager deux voies géographiques possibles pour les échanges entre Afrique du Nord et Eurasie au Miocène : 1) des passages sur l'emplacement du Moyen Orient, à partir de l'établissement du contact terrestre entre Afrique et Eurasie, entraînant la formation d'une faune relativement homogène sur le pourtour de la Méditerranée avec

présence d'animaux communs au Maroc et à l'Eurasie. Au Maroc, les témoins des premiers temps (entre 20 ou 18 et 13 Ma) de ces échanges n'existent pas car il n'y a pas de gisement d'âge correspondant ; les premières preuves d'échanges fauniques apparaissent à Beni Mellal, au Miocène moyen. 2) des échanges directs entre Maroc et péninsule Ibérique, surtout au Miocène terminal, dont le Pelobatidae de Khendek-el Ouaïch est un probable témoin.

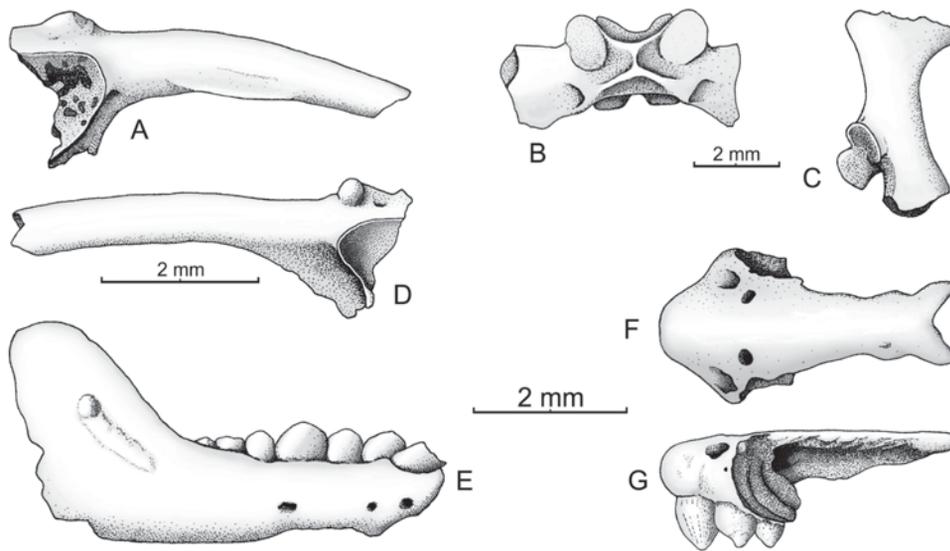
➤ La mise en place de la faune actuelle

Vers la fin du Cénozoïque, aux alentours de la transition entre le Pliocène et le Pléistocène, la faune devient très proche de l'actuelle. A partir de cette période, elle évolue progressivement vers la faune connue aujourd'hui au Maroc. Malheureusement, manquent les témoins de peut-être tout le Pliocène, entre 5,3 et environ 2,5 Ma, qui auraient permis de suivre l'installation de cette faune de façon relativement continue dans ses dernières étapes.

La transition entre Pliocène et Pléistocène

Une remarque préliminaire s'impose à propos de la limite entre le Pliocène et le Pléistocène (ou Quaternaire). Pendant longtemps, cette limite a été placée à 1,8 Ma. Le gisement de Ahl al Oughlam, à Casablanca, qui date d'environ 2,5 Ma, était considéré d'âge pliocène supérieur [Bailon, 2000]. Cependant, il a récemment été décidé que la limite Pliocène-Pléistocène doit être placée à 2,6 Ma [Gibbard *et al.*, 2010] et Ahl al Oughlam se trouve chronologiquement proche de cette limite. Etant donné les incertitudes quant aux datations absolues des gisements, nous ne pouvons pas savoir de façon certaine si Ahl al Oughlam est réellement un peu plus récent que la limite Pliocène-Pléistocène, comme l'indique son âge supposé de 2,5 Ma. Nous considérons simplement, ici, que Ahl al Oughlam est très proche de la transition entre Pliocène et Pléistocène, sans décider s'il est Pliocène terminal ou Pléistocène basal. Autre conséquence de ce changement de limite, il n'y a plus de gisement d'âge Pliocène indiscutable ayant livré des amphibiens et squamates au Maroc. Cette courte période du Cénozoïque, qui a duré 2,7 millions d'années suivant les nouvelles conventions, représenterait donc une petite lacune dans la série fossilifère marocaine. Il faut cependant signaler que, pendant le Pliocène, le climat était devenu moins chaud ; il était principalement tempéré et humide alors que des conditions désertiques se manifestaient au Sahara [Aouraghe, 2006]. Ces changements ont abouti à un pic d'aridité vers la transition entre le Pliocène et le Pléistocène.

A Ahl al Oughlam, les amphibiens sont rares alors que les squamates sont bien diversifiés [Bailon, 2000]. Comme auparavant, chez les amphibiens il n'y a que des anoures avec, ici, des Bufonidae (*Bufo viridis*, le crapaud vert ; fig. 4A-C) et des Hylidae (*Hyla cf. meridionalis*,



► **Figure 4.** Amphibiens et squamates de la transition Pliocène-Pléistocène de Ahl al Oughlam. **A-C** : *Bufo viridis* (Bufonidae, anoures) ; A : ilion droit en vue latérale ; B : vertèbre sacrée en vue dorsale ; C : scapula droite en vue latéro-dorsale. **D** : *Hyla cf. meridionalis* (Hylidae, anoures), ilion gauche en vue latérale. **E-G** : *Trogonophis darelbeidae* (Trogonophiidae, amphisbaeniens) ; E : dentaire droit en vue latérale ; F, G : prémaxillaire en vues dorsale (F) et latérale gauche (G). (d'après Bailon [2000], modifiés).

Figure 4. *Amphibians and squamates from Ahl al Oughlam, Pliocene-Pleistocene transition.* **A-C**: *Bufo viridis* (Bufonidae, Anura); **A**: right ilium in lateral view; **B**: sacral vertebra in dorsal view; **C**: right scapula in laterodorsal view. **D**: *Hyla cf. meridionalis* (Hylidae, Anura), left ilium in lateral view. **E-G**: *Trogonophis darelbeidae* (Trogonophiidae, Amphisbaenia); **E**: right dentary in lateral view; **F**, **G**: premaxilla in dorsal (**F**) and left lateral (**G**) views. (modified from Bailon [2000]).

la rainette méridionale ; fig. 4D) ; cette dernière est le plus ancien témoin de cette famille en Afrique. Les squamates comprennent d'assez nombreux lézards. Parmi eux figure la plus récente des espèces fossiles de squamates du Maroc, *Trogonophis darelbeidae*, un amphisbaenien de la famille des Trogonophiidae (fig. 4E-G). Un autre amphisbaenien, le Blanidae *Blanus* sp., est présent ainsi que des Gekkonidae indéterminés, Scincidae (*Eumeces algeriensis*, *Chalcides* sp.), Lacertidae (cf. *Acanthodactylus*) et Anguidae (*Ophisaurus koellikeri*). Chez les serpents, les Colubridae sont les plus fréquents (*Hemorrhoids hippocrepis*, *Malpolon* sp., cf. *Macroprotodon*) et les Viperidae comprennent deux formes bien différentes (*Macrovipera* sp. et *Bitis* sp.).

Tous les genres d'amphibiens et squamates identifiés existent encore aujourd'hui et tous se rencontrent au Maroc. Comme les genres, toutes les espèces sont encore actuelles et se retrouvent au Maroc, sauf *Trogonophis darelbeidae* ; cette dernière espèce est éteinte mais le genre *Trogonophis* auquel elle appartient vit toujours au Maroc. On peut aussi noter que le

genre de Viperidae *Bitis* est essentiellement tropical ; il est représenté aujourd'hui au Maroc par l'espèce *B. arietans* (la vipère heurtante) qui n'y occupe plus qu'une aire relique dans le sud.

A l'époque de la transition Pliocène-Pléistocène, comme pour le Miocène, des formes à affinités eurasiatiques sont présentes au Maroc. Plus précisément, les affinités entre faunes marocaines et Ibériques semblent encore plus fortes qu'au Miocène. L'espèce *Hemorrhhois hippocrepis*, peut-être *Hyla meridionalis* dont l'identification n'est pas certaine, et les genres *Acanthodactylus*, *Chalcides*, *Blanus*, *Malpolon* et *Macroprotodon*, tous présents à Ahl al Oughlam, vivent actuellement dans la péninsule Ibérique. *Blanus*, *Malpolon* et peut-être *Macroprotodon* y étaient présents dès le Pliocène [Bailon, 1991a, b ; Bailon & Blain, 2007 ; Blain, 2005, 2009]. Quant au crapaud *Bufo viridis*, il est maintenant absent de la péninsule Ibérique mais il y a été trouvé dans le Pléistocène inférieur [Blain *et al.*, 2010] et peut-être dans le Miocène et le Pliocène [Sanchiz, 1998] ; l'espèce est répandue ailleurs en Europe. On peut ajouter d'autres liens avec la péninsule Ibérique démontrés indirectement par l'Erycinae *Eryx primitivus* (Boidae) ; cette espèce fossile trouvée dans le Pliocène d'Espagne semble être d'affinité africaine [Szyndlar et Schleich, 1994]. Ces fortes affinités entre formes marocaines et ibériques au Pliocène et vers la transition Pliocène-Pléistocène correspondent probablement à un héritage, conservé côté marocain et côté ibérique, de connexions géographiques du Miocène supérieur ; toutefois, la possibilité d'une connexion géographique discontinue ayant permis des échanges au Pliocène et au début du Pléistocène ne peut pas être totalement écartée [Carranza *et al.*, 2006 ; Pleguezuelos *et al.*, 2008]. Il faut aussi remarquer que les amphibiens sont rares dans cette faune d'Ahl al Oughlam ; cela correspond peut-être à une diminution de l'humidité, voire un début d'assèchement, ce qui concorderait bien avec l'aridification relevée pour cette période [DeMenocal, 2004]. L'absence de Pipidae, en particulier, s'accorde bien avec cette supposition. Les anoures de cette famille vivent en permanence en eau douce ; encore présents au Maroc au Miocène supérieur, ils en ont donc définitivement disparu avant la transition entre Pliocène et Pléistocène. Quoi qu'il en soit, cette faune de Ahl al Oughlam est déjà très moderne et se rapproche beaucoup de celle qui vit aujourd'hui au Maroc.

Le Pléistocène inférieur

Deux gisements plus récents que Ahl al Oughlam montrent une progression vers les faunes actuelles, sans toutefois être identiques à ces dernières. Il s'agit de Irhoud Ocre, dont l'âge semble être voisin de 2 Ma, et de Sidi Abdallah qui est un peu plus récent et date d'environ 1,5 Ma. Au cours de cette période, correspondant au Pléistocène inférieur, le refroidissement et l'aridification s'accroissent, conduisant d'une végétation d'arbres et arbustes à une végétation de savannes tropicales [DeMenocal, 2004 ; Trauth *et al.*, 2009].

Cette période représente un important changement dans la faune d'Afrique du Nord. C'est dans cette tranche de temps qu'apparaissent, dans le registre fossile marocain, les premiers Agamidae indiscutables et Varanidae, deux familles de lézards, et surtout les premiers Urodèles.

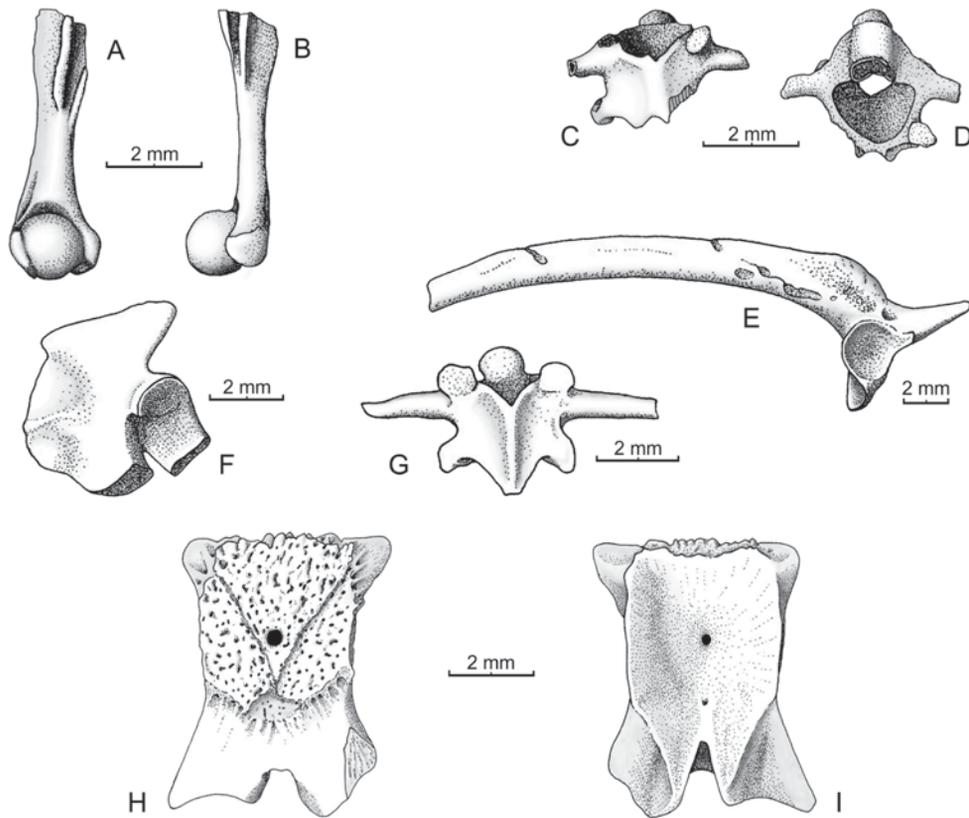
Irhoud Ocre a fourni une faune riche et bien diversifiée. Les amphibiens comprennent donc des urodèles, représentés par un Salamandridae (*Pleurodeles* cf. *waltl* [Bailon *et al.*, 2011]). Les anoures incluent des Alytidae, Bufonidae, Ranidae et peut-être Pelodytidae. Les Alytidae sont représentés par un seul genre, *Alytes* (fig. 5A-D). Les Bufonidae comprennent deux espèces (*Bufo* cf. *regularis* et *B.* cf. *viridis*) alors que les Ranidae ne comptent qu'une espèce indéterminée de *Rana* s.l. appartenant au groupe « des grenouilles vertes » [Hossini, 2001], aujourd'hui rattachées plus précisément au genre *Pelophylax*. Il s'agit là de la plus ancienne citation de *Pelophylax* en Afrique. La présence des Pelodytidae, avec *Pelodytes* sp., ne peut malheureusement pas être affirmée définitivement.

La faune de lézards est riche. Comme dans le gisement plus ancien de Ahl al Oughlam, on retrouve des amphisbaeniens, avec le Blanidae *Blanus*, des Gekkonidae indéterminés, un Scincidae qui est probablement *Chalcides*, des Lacertidae indéterminés et un Anguidae (*Ophisaurus* s.l. sp.) mais, en plus, apparaissent des Agamidae et des Varanidae, que l'on ne peut malheureusement pas identifier de façon précise.

Les serpents, divers eux aussi, incluent des scolécophidiens indéterminés, le Boidae *Eryx*, des Colubridae encore non étudiés mais chez qui on reconnaît probablement *Dasypeltis* (couleuvre mangeuse d'oeufs) et une couleuvre opisthoglyphe (donc venimeuse) non identifiée précisément, l'Elapidae *Naja* sp. et, chez les Viperidae, le genre *Cerastes* (vipère à cornes ou vipère des sables).

La faune de Sidi Abdallah est beaucoup moins riche. Elle comprend un urodèle qui est le Salamandridae *Pleurodeles* cf. *waltl* comme à Irhoud Ocre, et, chez les anoures, l'Alytidae *Alytes* et le Ranidae *Rana* s.l. Il y a aussi, pour les lézards, des Gekkonidae, Scincidae et, chez les serpents, des Colubridae indéterminés dont peut-être le genre *Hemorrhois*.

Certains amphibiens de ces faunes du Pléistocène inférieur méritent des commentaires particuliers. Les urodèles sont des amphibiens qui vivent essentiellement sur les continents du nord (Amérique du Nord, Europe, Asie). Ils n'ont pénétré dans des continents du sud qu'en Amérique du Sud, où ils se cantonnent dans le nord, et en Afrique où ils ne vivent que dans une bande géographique étroite du nord du Maghreb. Des urodèles, très particuliers et non apparentés étroitement aux actuels, avaient fait auparavant une incursion en Afrique au Crétacé supérieur [Rage et Dutheil, 2008] mais ils n'ont pas survécu sur le continent. Le Salamandridae d'Irhoud Ocre est le plus ancien représentant des urodèles modernes en Afrique et, de façon plus générale, dans les anciens continents gondwaniens.



► **Figure 5.** Amphibiens et squamates du Pléistocène et de l'Holocène ; **A-D** : *Alytes* sp. (Alytidae, anoures) du Pléistocène inférieur d'Irhoud Ocre ; A, B : humérus droit en vues ventrale (A) et médiale (B) ; C, D : vertèbre présacrée en vues dorsale (C) et ventrale (D). **E-I** : Amphibiens et squamates de l'Holocène de El Harhoura 2-couche 1 ; **E-G** : *Discoglossus scovazzi* (Alytidae, anoures) ; E : ilion gauche en vue latérale ; F : scapula gauche en vue latéro-dorsale ; G : vertèbre présacrée en vue dorsale ; **H, I** : *Ophisaurus koellikeri* (Anguidae, lézards), pariétal en vues dorsale (H) et ventrale (I). (A-D d'après Hossini [2001], modifiés. E-I d'après Stoetzel et al. [2008], modifiés).

Figure 5. Amphibians and squamates from the Pleistocene and Holocene; **A-D**: *Alytes* sp. (Alytidae, Anura) from the early Pleistocene of Irhoud Ocre; A, B: right humerus in ventral (A) and medial (B) views; C, D: presacral vertebra in dorsal (C) and ventral (D) views. **E-I**: Amphibians and squamates from the Holocene of El Harhoura 2- bed 1; **E-G**: *Discoglossus scovazzi* (Alytidae, Anura); E: left ilium in lateral view; F: left scapula in laterodorsal view; G: presacral vertebra in dorsal view; **H, I**: *Ophisaurus koellikeri* (Anguidae, Squamata), parietal in dorsal (H) and ventral views (I). (A-D modified from Hossini [2001]. E-I modified from Stoetzel et al., [2008])

L'Alytidae d'Irhoud Ocre pose un problème particulier. Il a d'abord été identifié comme espèce indéterminée appartenant au genre *Baleaphryne* [Hossini, 2001]. Ce genre est l'un des

très rares animaux qui ont d'abord été découverts comme fossiles avant d'être retrouvés vivants. Ce sont Sanchiz et Adrover [1977] qui ont d'abord signalé *Baleaphryne* dans le Pléistocène des Iles Baléares, à Majorque. Peu de temps après, il a été trouvé, vivant, dans cette même île par Mayol et Alcover [1981]. Sur la base de la morphologie de son squelette, Sanchiz et Adrover avaient créé une espèce placée dans un genre particulier, *Baleaphryne muletensis*. Par la suite, les biologistes se sont accordés pour placer cette espèce dans le genre actuel *Alytes*, sous le nom *Alytes muletensis*. Quoi qu'il en soit, même s'il faut maintenant attribuer le fossile d'Irhoud Ocre à *Alytes*, il semble bien être apparenté étroitement à un groupe d'espèces actuelles vivant au Maroc (*A. maurus*), dans le sud de l'Espagne (*A. dickhilleni*) et à Majorque (*A. muletensis*). Certains désignent d'ailleurs cet ensemble d'espèces sous le nom de « groupe *Baleaphryne* » [Martinez-Solano *et al.*, 2004].

Bien que très moderne, la faune de cette période inclut des genres et espèces qui ne vivent plus au Maroc. C'est le cas de *Bufo regularis* et de *Pelodytes*, si ce dernier genre est bien présent à Irhoud Ocre. L'allure plus moderne de la faune, par rapport à celle de la transition Pliocène-Pléistocène, est renforcée par l'arrivée des urodèles (Salamandridae), Agamidae, Varanidae, *Dasypeltis* et *Cerastes*. Les affinités avec l'Ibérie sont toujours fortes et même consolidées par l'arrivée du Salamandridae *Pleurodeles*, de l'Alytidae *Alytes* et du Pelodytidae *Pelodytes*, s'il s'agit bien de ce dernier à Irhoud Ocre.

Les Agamidae et les Varanidae vivaient ailleurs en Afrique, avant le Pliocène [Holmes *et al.*, 2009 ; Rage, 2003 ; Smith *et al.*, 2008], et *Dasypeltis* est un endémique africain. L'histoire paléogéographique de ces animaux est largement interne à l'Afrique. Par contre, *Pleurodeles* cf. *waltl*, *Alytes* du groupe *Baleaphryne*, et peut-être *Pelodytes* sont venus d'Europe. Ont-ils franchi la Méditerranée de l'Ibérie au Maroc, ou sont-ils passés par le Moyen-Orient ? On ne peut pas l'établir ; leur répartition géographique suggère plutôt un passage direct à travers la Méditerranée, c'est-à-dire la première solution. Notons que, pour expliquer la présence actuelle de *Pleurodeles* en Afrique du Nord, un possible transport par l'Homme avait été suggéré [Carranza et Arnold, 2004]. Cependant, la découverte de *Pleurodeles* dans un gisement marocain aussi ancien que Irhoud Ocre permet d'écarter l'intervention humaine [Bailon *et al.*, 2011].

En ce qui concerne l'environnement et bien que, globalement, l'aridification se soit accentuée au cours du Pléistocène inférieur, ces faunes ne donnent pas une impression nette d'assèchement. Les Salamandridae, Alytidae et éventuellement le Pelodytidae avaient besoin de petites étendues d'eau douce au moins temporaires. Il s'agit sans doute d'une période transitoire entre la phase aride de la transition Pliocène-Pléistocène et celle qui s'est ensuite manifestée vers 1 Ma [DeMenocal, 2004 ; Trauth *et al.*, 2009].

Du Pléistocène moyen à l'Actuel (depuis 800 000 ans)

Après le Pléistocène inférieur, les formes actuelles sont plus abondantes. Le climat semble être redevenu chaud et humide au début du Pléistocène moyen [Dupont et Hoogiemstra, 1989]. Toutefois, dans l'ensemble, le Pléistocène moyen a connu une aridification croissante [Aouraghe, 2006].

Les gisements du Pléistocène moyen sont rares au Maroc. En effet, seuls la Grotte des Hominidés et, peut-être, le niveau inférieur de Doukkala II sont datés de cette période. La Grotte des Hominidés (autrefois, carrière Thomas I), a fourni une faune datant d'environ 500 000 ans [Raynal *et al.*, 2010] riche en anoures : *Discoglossus* sp., *Bufo bufo spinosus* (sous-espèce actuellement reconnue comme espèce [Recuero *et al.*, 2012]), *B. mauritanicus*, *B. viridis*, *Hyla meridionalis* et *Rana* sp. (maintenant *Pelophylax*) [Hossini, 2002]. Pour *B. bufo* s.l. et *B. mauritanicus*, il s'agit des plus anciennes mentions de ces deux espèces au Maroc. Il faut noter que cette faune de la Grotte des Hominidés avait d'abord été citée comme provenant de la Grotte des Rhinocéros [Hossini, 2002 ; repris par Stoetzel, 2009], autre gisement du Pléistocène moyen, mais il s'est ensuite avéré qu'il s'agissait d'une erreur d'étiquetage dans les collections (J.P. Raynal, comm. pers. à S.H.).

A Doukkala II, le niveau inférieur correspond soit à l'Amirien (Pléistocène moyen), soit au Tensiftien (Pléistocène supérieur) [Ould Sabar et Michel, 1996]. Cependant, la limite supérieure du Tensiftien est considérée comme plus ancienne que 120 000 ans, âge de la limite inférieure du Pléistocène supérieur (voir par exemple Lefèvre et Raynal [2002]). Le niveau inférieur de Doukkala II pourrait donc être plus probablement pléistocène moyen. Dans ce niveau n'ont été trouvés que des anoures : les Bufonidae *Bufo bufo* s.l. et *B. mauritanicus*, ainsi qu'une grenouille verte (Ranidae) identifiée comme *Rana ridibunda* par Ould Sabar et Michel [1996] ; en fait, cette dernière pourrait être *Pelophylax saharicus*, le seul Ranidae actuellement connu au Maroc. En supposant que ce niveau de Doukkala II est bien d'âge pléistocène moyen, il s'agit de la plus ancienne citation de *P. saharicus*.

Après le Pléistocène moyen, le Pléistocène supérieur est marqué par des oscillations climatiques provoquant des changements d'environnement assez rapides. Plusieurs gisements marocains à amphibiens et squamates sont datés du Pléistocène supérieur. Il n'est pas possible d'indiquer quel est précisément leur étagement dans le temps car chacun d'entre eux peut correspondre à une période plus ou moins longue et les périodes pendant lesquelles se sont formés les gisements peuvent se chevaucher. Le niveau moyen de Doukkala II [Ould Sabar et Michel, 1996] peut représenter un des plus anciens témoins du Pléistocène supérieur où, en plus de *R. ridibunda* (ou *P. saharicus*) et *B. bufo* s.l. déjà présents dans le niveau inférieur, vient maintenant s'ajouter l'Alytidae *Discoglossus scovazzi* qui se manifeste pour la première fois au

Maroc (ce dernier avait été cité comme *D. pictus* cf. *scovazzi* par Ould Sabar et Michel [1996] ; *D. scovazzi* est maintenant séparé de *D. pictus*).

Ensuite, une tranche de temps allant d'environ 120 000 ans à la limite inférieure de l'Holocène (environ 10 000 ans) est illustrée par les gisements d'El Harhoura 2 (niveaux 2 à 8), Doukkala II (niveau supérieur), El Harhoura 1 et Doukkala I. Globalement, pour cette période ont été identifiés l'urodèle *Pleurodeles* cf. *waltli*, les anoures *Discoglossus scovazzi* (Alytidae), *Pelobates* cf. *varaldii* (Pelobatidae), *Bufo bufo* s.l. et *B. mauritanicus* (Bufonidae), *Hyla meridionalis* (Hylidae), *Pelophylax* sp. (Ranidae) et les squamates *Trogonophis wiegmanni* (amphisbaenien, Trogonophiidae), *Eumeces algeriensis* (Scincidae), *Acanthodactylus* sp. (Lacertidae), *Malpolon monspessulanus*, *Coronella girondica*, *Natrix maura* (Colubridae) et *Macrovipera* cf. *mauritanica* (Viperidae) [Bailon & Aouraghe, 2002 ; Bailon *et al.*, 2011 ; Ould Sabar & Michel, 1996 ; Stoetzel, 2009 ; Stoetzel *et al.* 2008, 2010 et 2011]. Un Agamidae indéterminé est également à signaler dans la couche 10 (Pléistocène supérieur basal) d'El Harhoura 2 [Stoetzel, travail en cours]. Le pelobate (*P.* cf. *varaldii*), *Malpolon monspessulanus* (la couleuvre de Montpellier) (le genre *Malpolon* étant néanmoins connu depuis la limite Pliocène-Pléistocène), *Coronella girondica* (la coronelle girondine) et *Natrix maura* (la couleuvre vipérine) font donc leur apparition au Maroc tandis que *Hyla meridionalis*, dont l'identification à un âge plus ancien (transition Pliocène-Pléistocène) était douteuse, est maintenant confirmée. Cette période pourrait aussi correspondre à l'arrivée de *Macrovipera mauritanica*, la vipère de Mauritanie, mais l'identification de l'espèce n'est pas certaine. *Natrix natrix* (la couleuvre à collier) a été trouvée à Doukkala, mais on ne sait pas s'il s'agit de Doukkala I ou II ; cette espèce est donc apparue au Maroc au Pléistocène moyen ou au Pléistocène supérieur.

La période la plus récente, l'Holocène, débute par une phase humide pendant laquelle le Sahara s'est couvert de végétation et le désert absolu a disparu [Clausen *et al.* 1999]. Toutefois, par la suite, des phases arides et humides se sont succédées pour atteindre un maximum d'aridité il y a quelque 3000 ans. Il y a environ 2000 ans, les conditions étaient devenues comparables aux actuelles [Van Zinderen Bakker et Maley, 1977].

Les amphibiens et les squamates de l'Holocène, viennent de quatre sites fossilifères : Guenfouda (gisement mal daté mais ne pouvant pas être plus ancien que 10 000 ans, date qui correspond au début de l'Holocène), Kaf-Taht-el Ghar (dont la formation s'est étendue de 13 500 ans à l'époque historique), El Harhoura 2-couche 1 (daté d'environ 5800 ans) et Kehf-el Baroud (mal daté, mais dont les fossiles remontent à environ 5000 ans, au plus [Mikdad, 1998]). Cette période a fourni un important nombre d'espèces, les deux gisements les plus riches étant Guenfouda et El Harhoura 2-couche 1 (fig. 5E-I). Nous ne donnons pas ici les listes de faunes complètes qui ont été publiées pour Guenfouda [Aouraghe *et al.*, 2008, 2010], Kaf-Taht-el Ghar [Ouchaou et Hossini, 2008], El Harhoura 2 [Stoetzel *et al.*, 2008, 2010, 2011] et Kehf-el Baroud [Hossini, 2002]. Notons que c'est au cours de cette période récente que sont apparus au

Maroc, et sont venus s'ajouter aux espèces déjà présentes, *Agama bibroni* (l'agame de Bibron ; Agamidae), *Chamaeleo chamaeleon* (le caméléon commun ; Chamaeleonidae), deux espèces trouvées à Guenfouda, et *Macrovipera mauritanica* (Viperidae ; identifiée de façon incertaine dans un niveau plus ancien, mais confirmée ici) découverte à El Harhoura 2-couche 1. Toutes les espèces vivaient déjà dans leurs aires de répartition actuelles à l'exception du crapaud commun, *Bufo bufo*, qui se trouvait encore près de Rabat (à El Harhoura) au Néolithique [Stoetzel *et al.*, 2008, 2010], il y a 5800 ans, alors qu'aujourd'hui il a abandonné cette région. Ce pourrait être aussi le cas du genre de couleuvre *Spalerosophis* du même gisement d'El Harhoura 2-couche 1 [Stoetzel *et al.*, 2008] qui vit maintenant plus au sud et plus à l'est, mais dont l'identification n'est pas certaine.

A la différence des faunes du Pléistocène inférieur, mais comme au moment de la transition Pliocène-Pléistocène, à partir du Pléistocène moyen tous les genres et espèces qui ont été identifiés dans les gisements vivent encore au Maroc aujourd'hui et, vers la fin du Pléistocène, la répartition géographique des espèces est proche de l'actuelle. Les affinités avec les faunes eurasiatiques, essentiellement ibériques, se sont maintenues et même renforcées. Si l'augmentation du nombre relatif de crapauds (genre *Bufo*) et l'arrivée des agames suggèrent que l'aridification se précise, localement au moins l'humidité était sans doute plus importante qu'aujourd'hui. Finalement, sur la base de ce que l'on connaît de la principale de ces faunes récentes (El Harhoura 2), il ne devrait y avoir eu que très peu de changements au cours des 5800 dernières années. Seuls des ajustements d'aires géographiques ont touché certaines espèces.

Conclusions

Dans l'histoire des amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc, nous pouvons distinguer deux grandes périodes : 1) une période ancienne, Paléocène supérieur et Eocène inférieur (59 à 49 Ma), qui correspond à des faunes probablement sans relations avec la faune actuelle ; 2) une période moderne, depuis environ 13 Ma, sans formes primitives, pendant laquelle les formes actuellement vivantes sont arrivées peu à peu.

Ces deux périodes sont séparées par une lacune de plus de 35 millions d'années qui n'a pas fourni de fossiles. Nous ne savons pas ce qui s'est passé exactement pendant ce long intervalle.

Si la période ancienne ne peut pas se subdiviser en étapes successives, la période moderne montre un étagement de changements qui amènent à la faune actuelle. L'étape la plus ancienne (13-11 millions d'années) de cette période moderne ne montre donc plus de

formes très primitives. Inversement, des animaux modernes apparaissent, parmi eux les serpents venimeux (Elapidae et Viperidae). On peut supposer que les formes très primitives ont disparu, au plus tard, à la fin de l'Eocène (34 millions d'années). En revanche, on ne sait pas quand ont commencé à arriver les animaux modernes ; on sait simplement que les premiers arrivés au Maroc étaient à Beni Mellal, c'est-à-dire il y a 13 Ma. En ce qui concerne les squamates, on peut supposer qu'ils sont arrivés dans le nord de l'Afrique au plus tard au Miocène moyen mais probablement pas avant le début du Miocène (24 Ma) d'après ce que l'on sait des autres régions, cependant c'est loin d'être une certitude. Quant aux amphibiens tels que les Alytidae, ils auraient pu arriver plus tôt.

Ensuite, les espèces fossiles se raréfient puis disparaissent. En même temps, les animaux qui existent toujours aujourd'hui, mais ne vivent plus au Maroc, deviennent progressivement de plus en plus rares dans les gisements. Inversement, les amphibiens et squamates vivant aujourd'hui au Maroc deviennent de plus en plus nombreux. L'arrivée la plus notable est alors celle des urodèles modernes qui s'est produite il y a environ 2 millions d'années ; il ne s'agit pas seulement des premiers urodèles modernes du Maroc, mais aussi des premiers pour toute l'Afrique et pour les anciens continents gondwaniens. Les affinités entre faunes marocaines et ibériques, amorcées au Miocène moyen, se renforcent ensuite régulièrement.

Cette série d'événements a conduit de façon assez progressive à la faune marocaine actuelle, les derniers changements ayant été des modifications d'aires géographiques (des retraits) qui se poursuivent probablement aujourd'hui.

Remerciements

Nous remercions particulièrement J.J. Jaeger, E. Gheerbrant, J.P. Raynal et l' « équipe des phosphates » qui ont fourni une partie importante des fossiles. E. Stoetzel nous a transmis des données inédites. Z. Roček et un rapporteur anonyme nous ont permis d'améliorer cet article.

Références

- AOURAGHE H. (2006) – Histoire du peuplement paléolithique de l'Afrique du Nord et dynamique des interactions entre l'homme et son environnement – *C.R. Palevol*, 5, 237-242.

- AOURAGHE H., GAGNEPAIN J., HADDOUMI H., OUCHAOU B., BAILON S., MESTOUR B., OUJAA A., BOUZOUGGAR A. & BILLY A. (2008) – La grotte préhistorique de Guenfouda, Maroc oriental : les premiers résultats (fouilles 2004-2007) – Actes 4^e Rencontre Quatern. Maroc. (RQM4). *Publ. Fac. Sci. Oujda*, 2, 299-319.
- AOURAGHE H., AGUSTI J., OUCHAOU B., BAILON S., LOPEZ-GARCIA J.M., HADDOUMI H., EL HAMMOUTI K., OUJAA A. & BOUZOUGGAR A. (2010) – The holocene vertebrate fauna from Guenfouda, Eastern Morocco – *Hist. Biol.*, 22, 320-326.
- ARAMBOURG C. (1952) – Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc, Algérie, Tunisie) – *Notes mém. Serv. Géol. Maroc*, 92, 1-372.
- AUGÉ M. & RAGE J.C. (2006) – Herpetofaunas from the Upper Paleocene and Lower Eocene of Morocco – *Ann. Paléontol.*, 92, 235-253.
- BAILON S. (1991a) – Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne : mise en place et évolution des faunes – Thèse Univ. Paris 7 (non publiée).
- BAILON S. (1991b) – Le genre *Malpolon* (Serpentes, Colubridae) dans les gisements français – *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*, 58, 1-10.
- BAILON S. (2000) – Amphibiens et reptiles du Pliocène terminal d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc) – *Geodiversitas*, 22, 539-558.
- BAILON S. & AOURAGHE H. (2002) – Amphibiens, Chéloniens et Squamates du Pléistocène supérieur d'El Harhoura 1 (Témara, Maroc) – *Geodiversitas*, 24, 821-830.
- BAILON S. & BLAIN H.A. (2007) – Faunes de reptiles et changements climatiques en Europe occidentale autour de la limite Plio-Pléistocène – *Quaternaire*, 18, 55-63.
- BAILON S., RAGE J.C. & STOETZEL E. (2011) – First fossil representative of the salamander crown-group from a Gondwanan continent : *Pleurodeles* cf. *waltl* from the Quaternary of Morocco – *Amphibia-Reptilia*, 32, 245-252.
- BARDET N., GHEERBRANTE E., CAPPETTA H., NOUBHANI A., JOUVE S., BOURDON E., PEREDA SUBERBIOLA X., JALIL N.E., VINCENT P., HOUSSAYE A., SOLÉ F., EL HOUSSAINI K.H., ADNET S., RAGE J.C., LAPPARENT DE BROIN F. DE, SUDRE J., BOUYA B., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (2014) – Les Vertébrés des Phosphates crétacés-paléogènes (70,6 – 46,6 Ma) du Maroc – In: S. Zouhri, Ed., Paléontologie des vertébrés du Maroc: état des connaissances. *Mém. Soc. géol. Fr.*, 180 (ce volume).
- BITON R., GEFFEN E., VENCES M., COHEN O., BAILON S., RABINOVICH R., MALKAY Y., ORON T., BOISTEL R., BRUMFELD V. & GAFNY S. (2013) – The rediscovered Hula painted frog is a living fossil – *Nature comm.*, 4, 1959.
- BLAIN H.A. (2005) – Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia et Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne – Thèse Mus. Nat. Hist. Nat., Paris (non publiée).

- BLAIN H.A. (2009) – Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia et Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne – *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, **16**, 39-170.
- BLAIN H.-A., AGUSTÍ J., LÓPEZ-GARCÍA J.M., HADDOUMI H., AOURAGHE H., EL HAMMOUTI K., PÉREZ-GONZÁLEZ A., CHACÓN M.G. & SALA R. (2013) – Amphibians and Squamate Reptiles from the Late Miocene (Vallesian) of Eastern Morocco (Guefâit-1, Jerada Province) – *J. Vertebr. Paleontol.*, **33**, 804-816.
- BLAIN H.-A., GIBERT L. & FERRÁNDEZ-CAÑADELL C. (2010) – First report of a green toad (*Bufo viridis* sensu lato) in the Early Pleistocene of Spain: Palaeobiogeographical and Palaeoecological implications – *C.R. Palevol*, **9**, 487-497.
- CARRANZA S. & ARNOLD E.-N. (2004) – History of West Mediterranean newts, *Pleurodeles* (Amphibia: Salamandridae), inferred from old and recent DNA sequences – *Syst. Biodiv.*, **1**, 327-337.
- CARRANZA S., ARNOLD E.-N. & PLEGUEZUELOS J.-M. (2006) – Phylogeny, biogeography and evolution of two Mediterranean snakes, *Malpolon monspessulanus* and *Hemorrhois hippocrepis* (Squamata, Colubridae), using mtDNA sequences – *Mol. Phylogenet. Evol.*, **40**, 532-546.
- CLAUSEN M., KUBATZKI C., BROVKIN V. & GANOPOLSKI A. (1999) – Simulation of an abrupt change in Sahara vegetation in the mid-Holocene – *Geophys. Res. Lett.*, **24**, 2037-2040.
- DELFINO M. & SALA B. (2007) – Late Pliocene Albanerpetontidae (Lissamphibia) from Italy – *J. Vertebr. Paleontol.*, **27**, 716-719.
- DEMENOCAL P. (2004) – African climate change and faunal evolution during the Plio-Pleistocene – *Earth Planet. Sc. Lett.*, **220**, 3-24.
- DUPONT J.-P. & HOOGIEMSTRA H. (1989) – The Saharan-Sahelian boundary during the Brunhes chron – *Acta Bot. Neerland.*, **38**, 405-415.
- GHEERBRANT E., CAPPETTA H., FEIST M., JAEGER J.-J., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M. & SIGÉ B. (1993) – La succession des faunes de vertébrés d'âge paléocène supérieur et éocène inférieur dans le bassin d'Ouarzazate, Maroc. Contexte géologique, portée biostratigraphique et paléogéographique – *Newsl. Stratigr.*, **28**, 33-58.
- GIBBARD P.-L., HEAD M.-J., WALKER M.J.C. & The Subcommission on Quaternary Stratigraphy (2010) – Formal ratification of the Quaternary System/Period and the Pleistocene Series/Epoch with a base at 2.58 Ma – *J. Quaternary Sci.*, **25**, 96-102.
- HERBIG H.-G. & GREGOR H.-J. (1990) – The mangrove-forming palm *Nypa* from the early Paleogene of southern Morocco. Paleoenvironment and paleoclimate – *Géol. Méditerr.*, **17**, 123-137.

- HOLMES R.-B., MURRAY A.-M., CHATRATH P., ATTIA Y.-S. & SIMONS E.-L. (2009) – Agamid lizard (Agamidae: Uromastycinae) from the lower Oligocene of Egypt – *Hist. Biol.*, **22**, 215-223.
- HOSSINI S. (2000) – Un nouveau Discoglossidé (Amphibia, Anura) dans le Miocène supérieur du gisement marocain « Oued Zra » – *C.R. Acad. Sci. Paris, IIa*, **331**, 621-626.
- HOSSINI S. (2001) – Les Anoures (Amphibiens) du Pléistocène inférieur (« Villafranchien ») du Jebel Irhoud (carrière « Ocre »), Maroc – *Ann. Paléontol.*, **87**, 79-97.
- HOSSINI S. (2002) – La faune d’Anoures marocains 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, Univ. Moulay Ismail, Meknès (non publiée).
- HOUSSAYE A., RAGE J.C., BARDET N., VINCENT P., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. (2013) – New highlights about the enigmatic marine snake *Palaeophis maghrebianus* (Palaeophiidae; Palaeophiinae) from the Ypresian (Lower Eocene) Phosphates of Morocco – *Palaeontology*, **56**, 647-661.
- LEFÈVRE D. & RAYNAL J.P. (2002) – Les formations Plio-Pléistocènes de Casablanca et la chronostratigraphie du Quaternaire marin du Maroc revisités – *Quaternaire*, **13**, 9-21.
- LONGRICH N.R., BHULLAR B.-A.S. & GAUTHIER J.A. (2012) – A transitional snake from the Late Cretaceous period of North America – *Nature*, **488**, 205-208.
- MARTINEZ SOLANO I., GONÇALVES H., ARNTZEN J.W. & GARCIA PARIS M. (2004) – Phylogenetic relationships and biogeography of midwife toads (Discoglossidae: *Alytes*) – *J. Biogeogr.*, **31**, 603-618.
- MAYOL J. & ALCOVER J.A. (1981) – Survival of *Baleaphryne* Sanchiz and Adrover, 1977 (Amphibia: Anura: Discoglossidae) on Mallorca – *Amphibia-Reptilia*, **1**, 343-345.
- MIKDAD A. (1998) – Etudes préliminaires et datation de quelques éléments campaniformes du site de Kehf-el-Baroud, Maroc – *Beitr. Allgem. Vergleich. Archäol.*, **18**, 243-252.
- OUCHAOU B. & HOSSINI S. (2008) – Los restos óseos de Caf Taht el Ghar. Imagen de la zocenosia de la Región de Tetuán del Epipaleolítico a la Protohistoria. In: J. RAMOS, M. ZOUAK, D. BERNAL CASASOLA & B. RAISSOUNI, Eds, Las ocupaciones humanas de la cueva de Caf Taht el Ghar (Tetuan) – Collection de Monografias del Museo Arqueologico de Tetuán (I): 37-47.
- OULD SABAR M.S. & MICHEL P. (1996) – Les anoures (Amphibiens) du Pléistocène moyen (Amirien) et supérieur (Tensiftien et Soltanien) des carrières de Doukkala I et Doukkala II (Région de Temara-Maroc atlantique) – *Quaternaire*, **7**, 39-51.

- PLEGUEZUELOS J.M., FAHD S. & CARRANZA S. (2008) – El papel del Estrecho de Gibraltar en la conformación de la actual fauna de anfibios y reptiles en el Mediterráneo Occidental – *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.*, **19**, 2-17.
- RAGE J.C. (1976). Les squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc – *Géol. Méditerran.*, **3**, 57-70.
- RAGE J.C. (1984) – Serpentes – Handbuch der Paläoherpetologie/Encyclopedia of paleoherpetology, **11** – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, xi + 79 p .
- RAGE J.C. (2003) – Squamate reptiles from the early Miocene of Arrisdrift (Namibia). *In*: M. PICKFORD & B. SENUT, Eds, Geology and Palaeobiology of the Central and Southern Namib, 2: Palaeontology of the Orange River Valley, Namibia – *Mem. Geol. Surv. Namibia*, **19**, 43-50.
- RAGE J.C. & DUTHEIL D.B. (2008) – Amphibians and squamates from the Cretaceous (Cenomanian) of Morocco. A preliminary study, with description of a new genus of pipid frog – *Palaeontographica, A*, **285**, 1-22.
- RAYNAL J.P, SBIHI-ALAOUI F.H., MOHIB A., EL GRAOUI M., LEFÈVRE D., TEXIER J.P., GERAADS D., HUBLIN J.J., SMITH T., TAFFOREAU P., ZOUAK M., GRÜN R., RHODES E.J., EGGINS S., DAUJEARD C., FERNANDES P., GALLOTTI R., HOSSINI S. & QUEFFELEC A. (2010) – Hominid Cave at Thomas Quarry I (Casablanca, Morocco): Recent findings and their context – *Quatern. Int.*, **223-224**, 369-382.
- RECUERO E., CANESTRELLI D., VÖRÖS J., SZABÓ K., POYARKOV N.A., ARNTZEN J.W., CRNOBRNJA-ISAILOVIC J., KIDOV A.A., COGĂLNICEANU D., CAPUTO F.P., NASCETTI G. & MÁRTINEZ-SOLANO I. (2012) – Multilocus species tree analyses resolve the radiation of the widespread *Bufo bufo* species group (Anura, Bufonidae) – *Mol. Phylogenet. Evol.*, **62**, 71-86.
- ROČEK Z. (1994) – Taxonomy and distribution of Tertiary discoglossids (Anura) of the genus *Latonia* v. Meyer, 1843 – *Geobios*, **27**, 717-751.
- ROČEK Z. & RAGE J.C. (2000) – Tertiary Anura of Europa, Africa, Asia, North America, and Australia. *In*: H. HEATWOLE & R.L. CARROLL, Eds, Amphibian Biology, 4, Palaeontology, The Evolutionary History of Amphibians – Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, 1332-1387.
- SANCHIZ B. (1998) – Salientia – Handbuch der Paläoherpetologie/Encyclopedia of paleoherpetology, 4 – Verlag Friedrich Pfeil, München, xii + 275.
- SANCHIZ B. & ADROVER R. (1977) – Anfíbios fósiles del Pleistoceno de Mallorca – *Doñana-Acta Vertebr.*, **4**, 5-25.
- SANCHIZ B. & ALCOVER A. (1984) – Algunos aspectos paleontológicos de los *Discoglossus* (Anura, Discoglossidae) norteafricanos – *Butll. Soc. Cat. Ictio. Herp.*, **9**, 46-51.

- SMITH K.T., BHULLAR B.A.S. & HOLROYD P.A. (2008) – Earliest African record of the *Varanus* stem-clade (Squamata: Varanidae) from the early Oligocene of Egypt – *J. Vertebr. Paleontol.*, **28**, 909-913.
- STOETZEL E. (2009) – Les microvertébrés du site d’occupation humaine d’El Harhoura 2 (Pléistocène supérieur – Holocène, Maroc): systématique, évolution, taphonomie et paléoécologie – *Thèse Mus. Nat. Hist.Nat., Paris* (non publiée).
- STOETZEL E., BAILON S., EL HAJRAOUI M.A. & NESPOULET R. (2008) – Apport sur les connaissances des paléoenvironnements néolithiques du Maroc à partir des Amphibiens-Reptiles de la couche 1 d’El Harhoura 2, Rabat-Temara – *L’Anthropologie*, **112**, 731-756.
- STOETZEL E., BAILON S., NESPOULET R., EL HAJRAOUI M.A. & DENYS C. (2010) – Pleistocene and Holocene small vertebrates of El Harhoura 2 Cave (Rabat-Temara, Morocco): An annotated preliminary taxonomic list – *Hist. Biol.*, **22**, 303-319.
- STOETZEL E., DENYS C., BAILON S., EL HAJRAOUI M.A. & NESPOULET R. (2011) – Taphonomic analysis of amphibian and squamate remains from El Harhoura 2 (Rabat-Témara, Morocco): Contributions to palaeoecological and archaeological interpretations – *Intern. J. Osteoarcheology*, **21**, (wileyonlinelibrary.com).
- SZYNDLAR Z. & RAGE J.C. (1990) – West Palearctic cobras of the genus *Naja* (Serpentes: Elapidae): interrelationships among extinct and extant species – *Amphibia-Reptilia*, **11**, 385-400.
- SZYNDLAR Z. & RAGE J.C. (2002) – Fossil record of the true vipers. In: G.W. SCHUETT, M. HÖGGREN, M.E. DOUGLAS & H.W. GREENE, Eds, *Biology of the vipers* – Eagle Mountain Publishing, Utah, 419-444.
- SZYNDLAR Z. & SCHLEICH H.H. (1994) – Two species of the genus *Eryx* (Serpentes ; Boidae ; Erycinae) from the Spanish Neogene with comments on the past distribution of the genus in Europe – *Amphibia-Reptilia*, **15**, 233-248.
- TRAUTH M.H., LARROSOANA J.C. & MUDELSEE M. (2009) – Trends, rythms and events in Plio-Pleistocene African climate – *Quaternary Sci. Rev.*, **28**, 399-411.
- VAN ZINDEREN BAKKER E.M. & MALEY J. (1977) – Late Quaternary palaeoenvironments of the Sahara region. In: VAN ZINDEREN BAKKER E.M. & COETZE J.A., Eds., *Palaeoecology of Africa*, Vol. 10/11: 1975-1977 – Balkema , Rotterdam, 83-104.
- VERGNAUD-GRAZZINI C. (1966) – Les amphibiens du Miocène de Beni Mellal – *Notes Serv. Géol. Maroc*, **27**, 43-75.

Les faunes de vertébrés marins et terrestres du Paléogène du bassin d'Ouarzazate, Maroc

Emmanuel GHEERBRANT¹, Henri CAPPETTA²,
France de LAPPARENT de BROIN¹, Jean-Claude RAGE¹
et Rodolphe TABUCE²

- 1 UMR-CNRS 7207, Centre de Recherches sur la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements, MNHN, CNRS, UPMC, Sorbonne Universités. Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Histoire de la Terre, CP38, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France ; gheerbra@mnhn.fr, fdelap@mnhn.fr, jcrage@mnhn.fr
- 2 Institut des Sciences de l'Évolution (UM2, CNRS, IRD), Université Montpellier 2, Place Eugène Bataillon, 34095 MONTPELLIER Cedex 5, France ; henri.cappetta@univ-montp2.fr, Rodolphe.Tabuce@univ-montp2.fr

► **Mots-clés** – Maroc, Paléocène, Eocène, Bassin d'Ouarzazate, Mammifères, Squamates, Sélaciens.

► **Résumé** – Le bassin d'Ouarzazate a livré de riches faunes paléogènes de microvertébrés marins et terrestres comprenant des sélaciens variés, et parmi les plus anciens squamates et mammifères placentaires découverts en Afrique. Plus de 130 espèces ont été identifiées, dont des poissons osseux, des sélaciens (59 espèces), des amphibiens et reptiles (17-18 espèces) et des mammifères (43 espèces), dans plusieurs gisements du secteur oriental du bassin, de différents niveaux étagés du Paléocène supérieur (57 Ma) à l'Eocène moyen (45-43 Ma). Ces faunes se caractérisent par l'absence ou la rareté des espèces de grande et moyenne taille en raison d'un biais taphonomique. Les mammifères figurent parmi les plus anciens jalons de la radiation des euthériens en Afrique. Ils sont essentiellement illustrés par de petites espèces d'« insectivores » primitifs, dont des euthériens généralisés (Cimolesta, Pantolesta) et de possibles archontes (Adapisoriculidae). Ils comptent également les plus anciens représentants connus des « créodontes »hyaenodontidés (*Tinerhodon*) et des primates (*Altiatlasius*). Dans l'ensemble, la faune témoigne d'affinités laurasiatiques. Les squamates de l'Adrar Mgorn 1 sont parmi les rares connus au Paléocène dans le Monde.

The marine and terrestrial vertebrate faunas from the Paleogene of the Ouarzazate basin, Morocco

► **Key-words** – Morocco, Paleocene, Eocene, Ouarzazate basin, Mammals, Squamates, Selachians

► **Extended Abstract** – The epicontinental Paleogene deposits from the Ouarzazate basin, Morocco, have yielded several rich microvertebrate assemblages including mixed marine and terrestrial species. They come from several sites located close to Tinerhir (also spelled Tineghir), in the eastern part of the basin (fig. 1), and from several successive levels (fig. 2) from the Late Paleocene (57 Ma) to the middle Eocene (45-43 Ma). The Ouarzazate basin vertebrate assemblages correspond to taphocoenoses and are characterized by the absence or scarcity of species of middle and large size because of a taphonomic bias resulting from a hydrodynamic sorting of clastic and bioclastic material. They include especially diversified selachians, and among the earliest known squamates and placentals mammals discovered in Africa. More than 130 species are identified, including osteichthyans, selachians (59 species), one amphibian, reptiles (17-18 species of chelonians, crocodylians, and squamates) and mammals (43 species). The selachian assemblages from the Ouarzazate basin helped to date the successive fossiliferous levels from the late Paleocene and early Eocene [Cappetta *et al.*, 1997, 1987]. The richest selachian assemblage comes from the Adrar Mgorn 1 site (Thanetian). It includes three significant genera for stratigraphical correlation: *Tingaleus*, *Microbatis* and *Garabatis*. *Tingaleus* is still known only in the Ouarzazate basin. The Ouarzazate selachian assemblage shows more differences with faunas from northern phosphate basins than with faunas from West Africa [Cappetta *et al.*, 1987]. This supports the paleogeographic reconstruction of a West-East epicontinental gulf isolated from the Ganntour and Ouled Abdoun phosphate basins. The Thanetian local selachian fauna is characterized by the abundance and diversity of the Dasyatidae, and by the presence of several Orectolobiformes. Large pelagic predators such as Lamniformes are scarce. This indicates shallow tropical marine environments.

The Ouarzazate basin has yielded the earliest Cenozoic amphibian and terrestrial squamates discovered in Africa; those from the Adrar Mgorn 1 and Ilimzi sites are among the very few known during the Paleocene in the world. The amphibians remain poorly known. The lepidosaurian squamates are well diversified (13-14 species). Lizards are represented by amphisbaenians, gekkonids, and poorly documented indeterminate forms. The amphisbaenian *Todrasaurus* is unique among lizards in its greatly enlarged teeth. The snakes include several species of madtsoiids, “tropicalophiids” (*Dunnophis*), *Coniophis*, and one of the earliest known scolecophidians.

Paleogene faunas from the Ouarzazate basin have yielded the earliest known African placentals mammals along with those of the Ouled Abdoun phosphate basin. Even if only or mostly micromammals are preserved in the Ouarzazate fauna, they display a significant diversity (e.g.,

≥ 25 species in the single site of Adrar Morgn 1) which supports that Africa is one of the main continental centers of evolution involved in the initial radiation of eutherians and placentals. The systematic and phylogenetic position of the mammals from the Ouarzazate basin remains poorly solved because they are poorly preserved and because they belong to generalized insectivore-like eutherians representative of poorly known stem groups. They include generalized eutherians such as Cimolesta and Pantolesta and euarchontan-like forms such as Adapisoriculidae. They also include one of the earliest and most primitive known hyaenodontid « creodont » (*Tinerhodon*) and also the earliest known euprimate (*Altiatlasius*).

Many of the primitive insectivore-like eutherians from the Ouarzazate basin, such as the cimolestans and the adapisoriculids, show intriguing Laurasian affinities, especially with North American and European taxa. They are evidence of trans-Tethyan dispersal at the beginning of the Paleogene, and more probably of several dispersal events [e.g., Gheerbrant and Rage, 2006]. By contrast, no mammals with clear South American or Gondwanan affinities have been identified. However, Prasad *et al.* [2009] recently evidenced relationships between the Moroccan adapisoriculids and *Deccanolestes* from the Maastrichtian of the Deccan inter-Trapps, in India. Mammals from the Ouarzazate basin Paleogene sites also include endemic taxa of African origin such as hyaenodontid “creodonts” (=Hyaenodontida), paenungulates (Proboscidea, Hyracoidea) and possibly insectivore-like afrotherians such as Tenrecoidea questionably identified in Adrar Morgn 1. Some modern groups such as chiropterans are also identified in the Lutetian of the Aznag site. The absence of multituberculates from the Ouarzazate mammal assemblage is noticeable by contrast to Paleocene and early Eocene Laurasian faunas. Multituberculates are however known very early in Africa, in the Berriasian locality of Anoual, Morocco [Sigogneau-Russell, 1991]. On the other hand, marsupials confidently occur in Africa only in the Oligocene (Fayum, Egypt), although tentative Eocene identification is made with *Kasserinotherium* from Chambi, Tunisia. Because of the marine sedimentary context and of the presence of marine stratigraphic index taxa, the Ouarzazate microvertebrates constitute reference assemblages for biostratigraphic correlation of the terrestrial vertebrate faunas from the Paleogene of Africa. The magnetostratigraphical study of the local Paleocene and Eocene sites and formations [Gheerbrant *et al.*, 1998b] also allows new perspective to intercontinental stratigraphical correlation. This enhances the significance of the Ouarzazate faunal assemblages in the characterization of the early Cenozoic evolution of African faunas. The Paleogene series of the Ouarzazate basin preserves a faunal succession that documents *in situ* evolution during a significant time range, and most importantly during the world-wide Paleocene-Eocene faunal turnover time. In Africa, *in situ* evolution of terrestrial faunas at Paleocene-Eocene transition is elsewhere recorded only in the Ouled Abdoun basin where continental fossils are much scarcer. Paleocene-Eocene mammal lineages identified in Ouarzazate faunas do not show evidence of significant changes or turnover by contrast to Laurasian evolution. This is also true for the squamate fauna. This is possibly related to more steady climatic conditions and stable tropical environments in Africa, at the South of the Tethys. The climatic warming event (PETM) that characterizes the Paleocene-Eocene boundary [Gingerich, 2006] probably had stronger impacts on northern, i.e. Laurasian faunas. As with regard to the paleoenvironment of the mammalian faunas from the Ouarzazate basin, one hypothesis is that at least some taxa lived in close connection with the coastal mangrove that is identified locally during the Lutetian, based on palynoflora [Fechner,

1988; Mohr and Fechner, 1986; Mohr, 1986], and during Paleocene-Eocene transition, based on aquatic palm *Nypa* [Herbig and Gregor, 1990]. This might be especially true for insectivorous taxa such as *Todralestes*, primates and chiropterans [Gheerbrant, 1989, 1994; Tabuce *et al.*, 2005]. According to Herbig and Gregor [1990], the paleoflora, the sedimentology and the mineralogy of the Paleogene deposits of the Ouarzazate basin all indicate hinterland rainforests with humid tropical climatic conditions [*contra* Fechner, 1988; Mohr and Fechner, 1986; Mohr, 1986], and probably marked by a hot-dry season.

فقاريات الباليوجيني (نظام الحياة القديمة) حوض ورزازات، المغرب

كلمات مفتاح - شلقيات، محرشفات، ثدييات، الفجري القديم (باليوسين)، الفجري (إيوسين)، حوض ورزازات، المغرب.

ملخص - لقد وجدت بحوض ورزازات، برواسب من الزمن الباليوجيني (نظام الحياة القديمة)، عدة فونات غنية للفقاريات من أصل بحري وقاري على حد سواء. وتم ذلك بعدة طبقات متتالية من الفجري القديم (باليوسين) حتى الفجري الأوسط (إيوسين) يختلف نقاط الجزء الشرقي للحوض. وقد تم تحديد أكثر من 130 نوعا بما في ذلك الأسماك العظمية والشلقيات (القرش والشفنين، 59 نوعا) والبرمائيات (كم عدد الأنواع؟ 17-18) والزواحف، من فصيلة المحرشفات (كم عدد الأنواع؟ 17-18)، والثدييات (43 نوعا). وتتميز هذه الفونات بندرة، بل حتى غياب، الأنواع من الحجم الكبير والمتوسط : ويرجع ذلك إلى عمليات الانحياز خلال مراحل التحجر (أي العمليات التي تحدث بعد موت الكائن الحي حتى تحجره). الثدييات تمثل أقدم معالم الإشعاع التكيفي للمشيميات في أفريقيا ويوضح وجودها من قبل الأنواع البدائية الصغيرة من "أكلات الحشرات" بما فيها المشيميات ذات نمط عيش معمّم (سيموليسنا، بانتوليسنا) واحتمال وجود الأركونس من عائلة الأدايسوريكيليديا، كما أنها تتضمن أقدم ممثلي فصائل الكريودونتا الهينودونتيديا (تينيرهودون) المنقرضة والرئيسيات (ألتياطلسيس).

وبشكل عام، فإن هذه الفونات ذات طابع أورو-آسيوي ما يدل على أن هناك صلات وأوجه التقارب لمحتواهما الاستحاثي، فيما تعد محرشفات موقع أدرار مكون من بين العدد القليل المعروف خلال العصر الفجري القديم في العالم.

Historique et intérêt général des gisements à vertébrés paléogènes du bassin d'Ouarzazate

C'est au Maroc qu'ont été découverts, parmi d'autres vertébrés, les plus anciens mammifères placentaires d'Afrique, dans le Paléocène supérieur et dans l'Eocène inférieur de deux bassins : le bassin des Ouled Abdoun au Nord du Haut-Atlas, et le bassin d'Ouarzazate au Sud du Haut-Atlas. On y trouve là les seuls et rares fossiles témoins des débuts de l'histoire des mammifères placentaires (principal groupe de mammifères actuels, auquel nous appartenons) en Afrique, connus avant l'Eocène.

Dans le bassin d'Ouarzazate, les premières découvertes de vertébrés paléogènes, relativement récentes, remontent à 1977. Elles ont été faites dans le Paléocène supérieur et l'Eocène inférieur par Cappetta *et al.* [1978, 1987], puis Gheerbrant [1992] et Gheerbrant *et al.* [1998b]. Outre la reconnaissance des premiers placentaires africains, elles ont permis de préciser le cadre stratigraphique de la série fossilifère locale. Elles ont été suivies par l'étude systématique de quelques espèces de sélaciens [Cappetta, 1993] et des mammifères [Gheerbrant, 1988, 1989, 1991, 1992, 1993, 1994, 1995 ; Gheerbrant *et al.*, 1998b ; Sigé *et al.*, 1990 ; Sudre *et al.*, 1993]. Gheerbrant *et al.* [1992, 1998b] ont fait la revue de ces faunes, dans leur contexte paléogéographique et stratigraphique. La dernière découverte importante dans le bassin d'Ouarzazate a été faite dans des niveaux du Lutétien (Aznag [Tabuce *et al.*, 2005]).

Ces faunes paléogènes ont livré une riche association de vertébrés marins et continentaux, comprenant plus de 130 espèces de raies et requins, poissons osseux, amphibiens, tortues, crocodiliens, lézards, serpents et mammifères. Il s'agit d'un mélange d'animaux marins, plus ou moins autochtones, et d'espèces continentales allochtones. Les microvertébrés prédominent en raison de biais taphonomiques dûs au transport et au tri hydrodynamique des restes osseux. Malgré ces découvertes dans le bassin d'Ouarzazate, les débuts de l'histoire des mammifères placentaires africains demeurent mal connus en raison de la rareté des gisements du début du Tertiaire découverts sur le continent. Les lacunes fossiles en Afrique restent considérables avant la fin de l'Eocène.

Cadre général géographique, structural, géologique et stratigraphique (figs. 1-5, tabl. I)

Le bassin d'Ouarzazate correspond à une dépression tectonique allongée ouest-est, située dans le prolongement oriental du bassin du Souss et coincée entre l'Anti-Atlas au sud et le Haut-Atlas au nord (fig. 1). Il appartient au domaine structural de l'Anti-Atlas qui forme la bordure nord du craton africain, et il est séparé du Haut-Atlas par l'accident majeur appelé *faille sud-atlasique*, qui est le prolongement oriental de la faille transformante de Hayes [Weijermars, 1987]. Sur le plan paléogéographique, la faune continentale du Paléogène du bassin d'Ouarzazate est représentative de l'aire d'endémisme arabo-africaine, ou « *province africaine* », qui était largement isolée par l'Atlantique sud et la Téthys pendant cette période.

La série sédimentaire qui affleure dans le bassin d'Ouarzazate s'étage du Crétacé supérieur (« Sénonien ») au Quaternaire. Les formations paléogènes sont marines et généralement fossilifères, plus ou moins riches en invertébrés et vertébrés. Elles ont été nommées et caractérisées formellement assez tardivement (fig. 2 et tabl. I), après leur description, par l'équipe des géologues allemands menée par H.-G. Herbig [Herbig, 1986, 1991 ; Herbig & Trappe, 1993]. Leur datation était initialement basée sur les gastéropodes et les lamellibranches [Moret, 1938 ; Roch, 1939 ; Gauthier, 1960] ; elle a été révisée (voir tabl. I) d'après l'étude des faunes de sélaciens [Cappetta *et al.*, 1987] et la magnétostratigraphie [S. Sen *in* Gheerbrant *et al.*, 1998b]. Ces âges ont été repris dans les travaux géologiques et sédimentologiques de Herbig [1991] consacrés au bassin d'Ouarzazate.

Les gisements à microvertébrés et mammifères paléogènes découverts dans le bassin d'Ouarzazate appartiennent à sa partie orientale (fig. 1), également appelée bassin du Dadès-Todra. Celle-ci a fait l'objet d'études géologiques et sédimentologiques détaillées, en particulier par Gauthier [1960], Herbig [1986, 1991], Trappe [1991, 1992] et Herbig et Trappe [1993].

Principaux niveaux et sites fossilifères

Les sites fossilifères à microvertébrés du bassin d'Ouarzazate s'étagent dans plusieurs formations paléogènes, du Thanétien au Lutétien (fig. 2). La faune a été récoltée par attaque-acide et lavage-tamisage de plusieurs tonnes de sédiment (4 tonnes) dans ces sites, principalement à l'Adrar Mgorn 1 (2,1 t), N'Tagourt 2 (1,5 t), et Aznag (400 kg). Plusieurs milliers de restes de vertébrés ont été ainsi récoltés. Ils appartiennent en grande majorité à des espèces marines, et surtout à des poissons osseux et des sélaciens. Des restes de crocodiliens

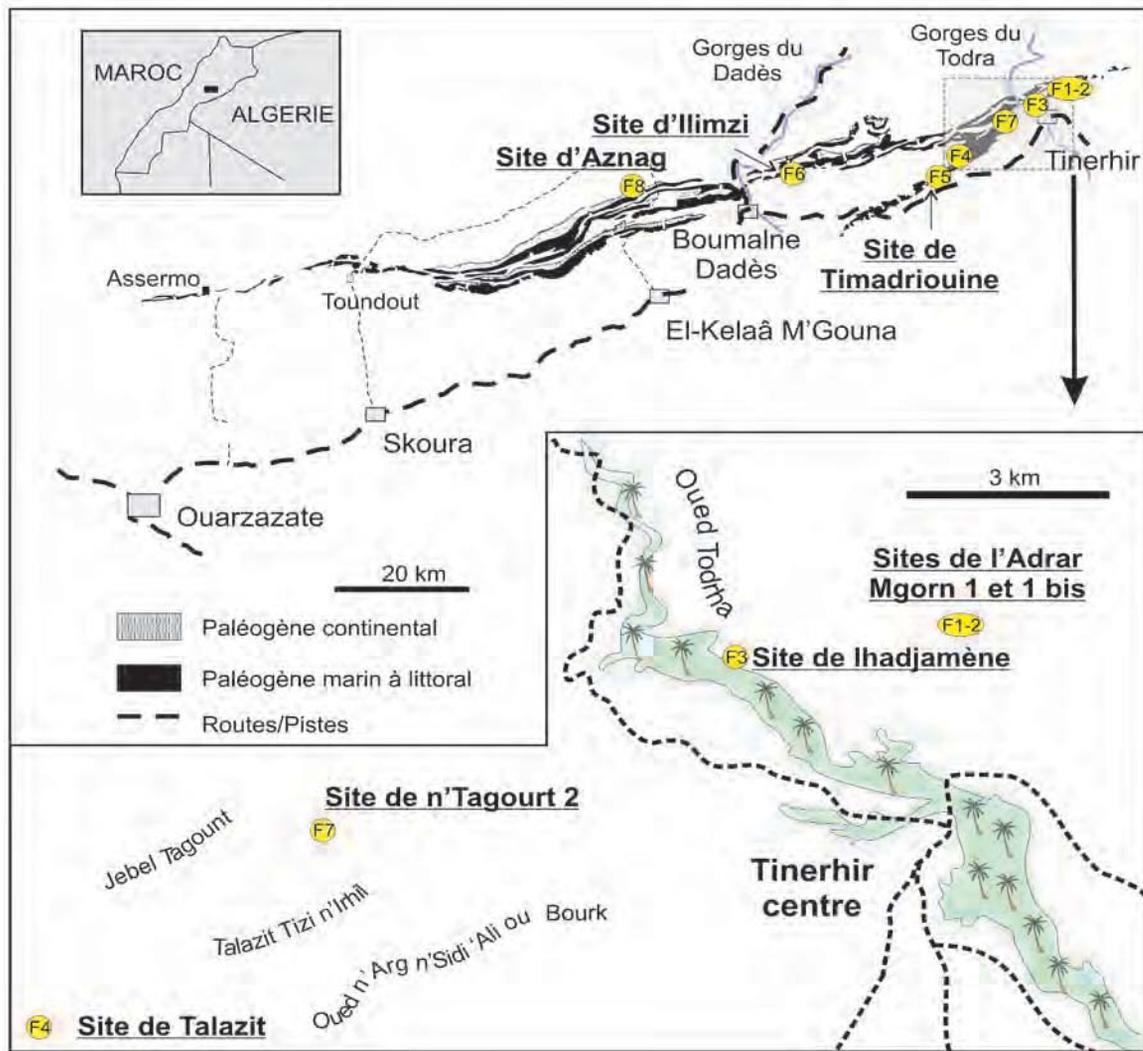


Figure 1. Bassin d'Ouarzazate, partie orientale : carte des affleurements paléogènes et situation des gisements à microvertébrés (F, soulignés), dont mammifères. Détail des sites aux environs de la ville de Tinerhir (Tineghir), notamment ceux de l'Adrar Mgorn 1 (Thanétien) (F1) et de N'Tagourt 2 (Yprésien) (F7). F1 : Adrar Mgorn 1 ; F2 : Adrar Mgorn 1 bis ; F3 : l'hadjamène ; F4 : Talazit ; F5 : Timadriouine ; F6 : Ilimzi ; F7 : N'Tagourt 2 ; F8 : Aznag.

Figure 1. Ouarzazate basin, eastern part: map of Paleogene outcrops and location of the microvertebrate sites (F, underlined) including mammals. Detail of the sites close to the city of Tinerhir (Tineghir), including Adrar Mgorn 1 (Thanetian) (F1) and N'Tagourt 2 (Ypresian) (F7). F1: Adrar Mgorn 1; F2: Adrar Mgorn 1 bis; F3: l'hadjamene; F4: Talazit; F5: Timadriouine; F6: Ilimzi; F7: N'Tagourt 2; F8: Aznag.

Tableau I. Formations de la série paléogène du secteur oriental du bassin d'Ouarzazate (Maroc) : les différentes datations depuis Gauthier [1960]. L'étage sélandien n'est pas discriminé. L'âge adopté des formations (en grisé ; voir fig. 2) est celui de Gheerbrant *et al.* [1998], avec toutefois une incertitude sur la position de la limite Thanétien-Yprésien (Fm Jbel Ta'louit au moins en partie thanétienne pour Herbig [1991], Herbig et Trappe [1994]).

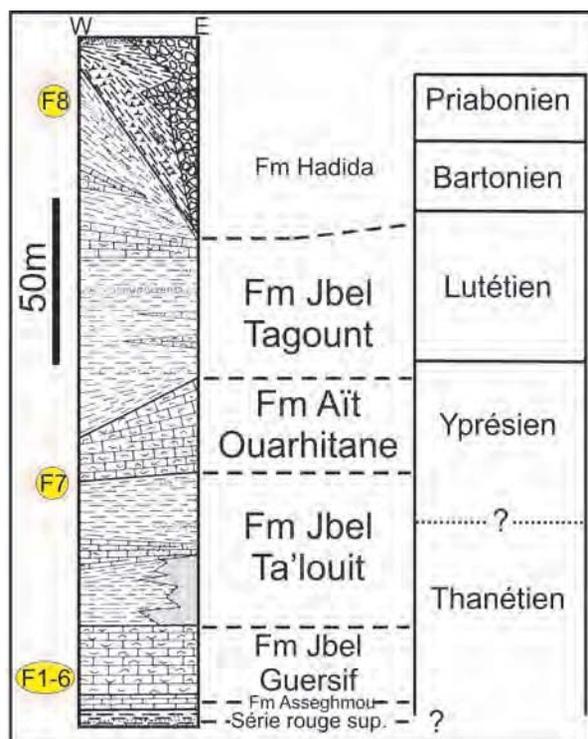
Table I. *The described formations constituting the local Paleogene series of the eastern area of the Ouarzazate basin, Morocco: stratigraphical interpretations since Gauthier [1960]. The Selandian stage is not identified in the local Paleogene series. The datings of the Paleogene formations followed in this work (last column, in grey; see fig. 2) are those of Gheerbrant et al., [1998], with some remaining questions on the exact position of the Thanetian – Ypresian boundary (the Jbel Ta'louit Fm is at least in part Thanetian for Herbig [1991], Herbig and Trappe [1994]).*

	Gauthier 1960	Cappetta <i>et al.</i> 1987	Herbig 1991	Gheerbrant <i>et al.</i> 1998
Fm Jbel Tagount	Lutétien	Lutétien	Lutétien	Lutétien
Fm Ait Ouarhitane	Yprésien	Yprésien	Yprésien	Yprésien
Fm Jbel Ta'louit	Thanétien	Yprésien-Thanétien	Yprésien-Thanétien	Yprésien
Fm Jbel Guersif	"Montien"	Thanétien	Thanétien	Thanétien
Fm Asseghmou	(=Danien)	Thanétien	Thanétien	Thanétien
Série Rouge Supérieure	Sénonien	Sénonien	Sénonien-Danien	Thanétien- Danien

et tortues sont également présents ; ils représentent les seuls « grands » vertébrés de la faune. Le reste de la faune est constitué d'amphibiens (anoures), lépidosauriens (serpents, lézards, ?sphénodontiens), et mammifères. La faune de l'Adrar Mgorn 1 a livré 360 spécimens de mammifères sur un total de plusieurs milliers de restes de vertébrés, la plupart correspondant à des restes fragmentaires, surtout des dents isolées. La plupart des groupes ont été étudiés en détail, à l'exception des poissons osseux et des crocodiliens. Les principaux poissons osseux et les crocodiliens ont été identifiés de façon préliminaire par Hubert [1984] et Gheerbrant [1989], et les quelques restes de tortues récoltés ont été identifiés et commentés (mais non figurés) par F. de Broin [1988] et S. Gmira [1995].

Localités sans mammifères

Dans le bassin d'Ouarzazate, et en particulier dans la région Dadès-Todra, de nombreux sites ont été échantillonnés en vue de la recherche des mammifères. Ils n'ont malheureusement pas tous été productifs en mammifères, mais pratiquement tous ont livré des restes de poissons



► **Figure 2.** Log et découpage stratigraphique synthétique de la série paléogène du bassin d'Ouarzazate d'après Herbig et Trappe [1993], et position des sites à microvertébrés et mammifères. Les sites reconnus sont d'âges thanétien, yprésien et lutétien. F1-6 : Adrar Mgorn 1, Adrar Mgorn 1bis, Ihadjamène, Talazit, Timadriouine et Ilimzi ; F7 : N'Tagourt 2 et Adrar Mgorn 2 ; F8 : Aznag.

Figure 2. Log and stratigraphy of the Paleogene series of the Ouarzazate basin after Herbig and Trappe [1993], and location of the microvertebrate and mammal sites. The discovered sites are Thanetian, Ypresian and Lutetian in age. F1-6: Adrar Mgorn 1, Adrar Mgorn 1bis, Ihadjamene, Talazit, Timadriouine and Ilimzi; F7: N'Tagourt 2 et Adrar Mgorn 2; F8: Aznag.

et de sélaciens. Pour les localités à sélaciens, nous nous limitons à la mention de celles qui renferment une faune significative, à l'exclusion de celles qui n'ont livré qu'un nombre réduit d'espèces, d'ailleurs également présentes dans les gisements principaux.

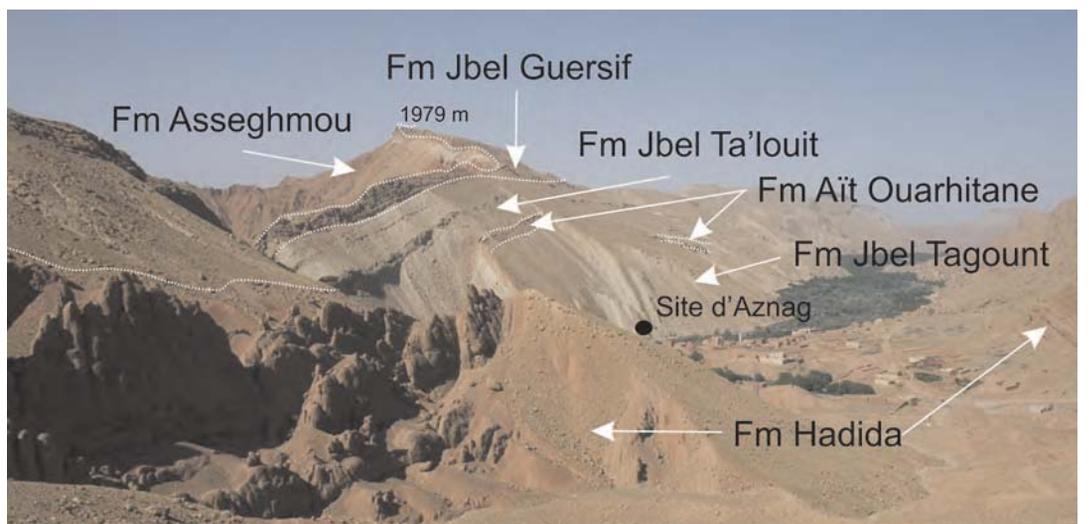
- *Localité d'Adrar Mgorn 2.* Cette localité, distante de quelques kilomètres de celle de N'Tagourt 2, se situe dans des niveaux argileux et marneux verdâtres riches en petites huîtres, à l'extrême base de la formation Aït Ouarhitane, immédiatement au-dessus de la formation Jbel Ta'louit. Les auteurs allemands [Herbig, 1990 ; Herbig et Gregor, 1990] plaçaient ces niveaux au sommet de la formation Formation Jbel Ta'louit.

- *Localité du M'goun*. Ce gisement a été découvert dans la région la plus occidentale de l'oued M'goun. Il s'agit d'une formation gréseuse dont l'association de sélaciens indique un âge yprésien.

Localités à mammifères

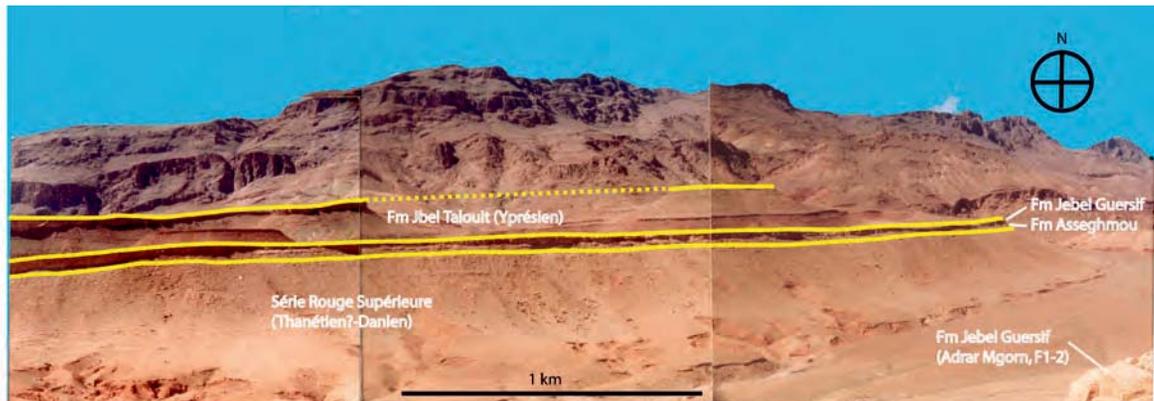
La plupart des localités sont voisines, distantes d'une quinzaine de kilomètres, à l'exception des sites d'Ilimzi et d'Aznag, plus occidentaux.

- *Localité d'Aznag* (fig. 3). La faune d'Aznag appartient à la formation Jbel Tagount et est d'âge Lutétien, biozone p11, 45,8 à 43,6 Ma d'après les foraminifères planctoniques associés ; c'est l'une des mieux datées de l'Eocène africain.
- *Localité N'Tagourt 2*. Elle correspond à un niveau de marnes vertes daté de l'Yprésien et situé à la base de la formation Aït Ouarhitane (fig. 2).
- *Localités Adrar Mgorn 1 et Adrar Mgorn 1bis* [Gheerbrant, 1992, 1994, 1995] (fig. 5). Situées sur la Gara de Tinerhir (aussi écrit Tineghir), elles appartiennent à la formation calcaire de Jbel Guersif qui était rapportée au «Montien» (Danien *in* Gauthier, 1960). Cet âge a été



► **Figure 3.** Panorama des affleurements paléogènes du bassin d'Ouarzazate dans le secteur de la localité d'Aznag ; photographie prise au sud-ouest du village de Tamgallouna (vallée de l'Oued Mgoun) en direction du site d'Aznag (Lutétien). La série locale, fortement affectée par le soulèvement tectonique du Haut-Atlas, est subverticale à renversée dans ce secteur.

Figure 3. General view of the Ouarzazate basin Paleogene outcrops in the area of Aznag site ; photograph taken at the SW of the Tamgallouna village (Oued Mgoun valley) looking toward the site of Aznag (Lutetian). In this area, the local series is subvertical to reversed because of the orogenic uplift of the High Atlas.



► **Figure 4.** Vue des affleurements face nord du gisement de l'Adrar Mgorn. Les formations présentes (sub-horizontales) sont essentiellement celles du Thanétien, qui forment le sommet de la Gara (base = Série Rouge supérieure). Au nord, le Jurassique de la Chaîne du Haut-Atlas vient chevaucher les formations paléogènes du bassin d'Ouarzazate.

Figure 4. View of the Ouarzazate basin Paleogene outcrops at the North of the Adrar Mgorn site. The formations that are seen here are poorly perturbed tectonically (sub-horizontal strata); the Gara is made at most by the detrital "Série Rouge supérieure", and at the top by the Thanetian calcareous formations Asseghmou and Jbel Guersif (Adrar Mgorn 1 and Adrar Mgorn 1bis sites). On the north, the Jurassic deposits of the High Atlas Chain are overlapping on the Paleogene strata.



► **Figure 5.** Vue de la Gara de Tinerhir, sites de l'Adrar Mgorn 1 et Adrar Mgorn 1bis (Thanétien).
Figure 5. View of the Tinerhir Gara, Adrar Mgorn 1 and Adrar Mgorn 1bis sites (Thanetian).

révisé et rapporté au Thanétien inférieur ou moyen par Cappetta *et al.* [1987] sur la base des sélaciens, puis au Thanétien supérieur d'après l'étude magnétostratigraphique de S. Sen [*in* Gheerbrant *et al.*, 1998b ; voir tabl. I]. Le site d'Ilimzi, de la même formation, n'a livré qu'un matériel fragmentaire de mammifères indéterminés et quelques squamates, à côté d'une riche faune de vertébrés marins. En dehors des sélaciens identifiés par H. Cappetta, celle-ci a été étudiée et dans le cadre du mémoire de DEA (UPMC) inédit de Hubert [1994]. Le locus isolé de Talazit, appartenant à la même formation thanétienne de Jbel Guersif, n'a fourni qu'une dent, TZT 1, une prémolaire inférieure décrite initialement comme un possible arctocyonidé [Sudre *et al.*, 1993].

– *Localité de Ihadjamene.* Elle a livré une faunule mammalienne comprenant au moins 6 espèces.

Depuis leur découverte en 1977, ces sites à mammifères ont été exploités au cours de plusieurs campagnes de terrain en 1978, 1987, 1989, 1993 (2 missions). Les plus importantes faunes sont celles de l'Adrar Mgorn 1, qui a livré plus de 25 espèces de mammifères, suivies de celles de N'Tagourt 2 et Ihadjamene. Dans l'ensemble ces faunes, quoique diversifiées, sont mal conservées et très biaisées. Même celle de l'Adrar Mgorn 1, la plus riche et plus exploitée d'entre elles, n'a livré que des restes fragmentaires de micromammifères.

Faunes

Caractères généraux

Ichthyofaune (tabl. II)

59 espèces de sélaciens (26 requins, 33 batoides) appartenant à 35 genres ont pu être reconnues dans l'ensemble des gisements traités. Le caractère le plus marquant de ces faunes est la diversité et l'abondance des raies par rapport aux requins, ce qui trahit un milieu côtier et peu profond. A noter d'ailleurs que beaucoup de ces espèces sont nouvelles et feront l'objet d'une étude détaillée. L'ichthyofaune est surtout représentée par des dents isolées de sélaciens, particulièrement abondantes dans certains sites comme Adrar Mgorn 1 où 25 espèces ont été reconnues. Ces faunes sont dans l'ensemble caractérisées par la rareté des dents de taille moyenne à grande, ce qui indique soit une tranche d'eau réduite peu propice à la présence de gros individus, soit un tri hydrodynamique ayant concentré les dents de petite taille. Cette dernière hypothèse explique également le biais dans la représentation de la faune mammalienne (voir plus bas).

Le caractère le plus remarquable de ces faunes est l'abondance des dents de Dasyatidae et formes voisines (*Coupatezia*, *Arechia*) puisque pas moins de 16 espèces ont pu y être rattachées. Les Scyliorhinidae (au moins 3 genres et 7 espèces), les Orectolobiformes (au moins 7 genres et

Tableau II. Liste faunique synthétique de l'ichthyofaune du bassin d'Ouarzazate, Maroc.**Table II.** Ichthyofauna faunal list of the Paleogene of the Ouarzazate basin, Morocco.

	Thanétien			Yprésien			Lutétien
	Adrar Mgorn 1	Ihadjamene	Ilimzi	Adrar Mgorn 2	N'tagourt 2	M'goun	Aznag
<i>Brachycarcharias</i> aff. <i>atlas</i>							+
<i>Carcharias</i> sp.	+			+			
<i>Cretolamna aschersoni</i>					+		
<i>Chiloscyllium</i> aff. <i>meraense</i>							+
<i>Hemiscyllium</i> sp.							+
<i>Protoginglymostoma</i> sp.							+
<i>Ginglymostoma</i> aff. <i>angolense</i>							+
<i>Ginglymostoma</i> sp. 1							
<i>Ginglymostoma</i> sp. 2	+	+	+				
<i>Ginglymostoma</i> sp. 3					+		
Orectolobiforme nov. gen.							+
Orectolobiforme sp. 1	+	+	+				
Orectolobiforme sp. 2	+	+	+				
Orectolobiforme sp. 3	+	+	+				
Orectolobiforme sp. 4				+			
<i>Nebrius obliquus</i>				+			+
<i>Squatiscyllium</i> sp.				+			
<i>Tingaleus dakkai</i>	+	+	+				
<i>Physogaleus</i> sp.				+	+		
<i>Rhizoprionodon</i> sp.				+	+		
« <i>Scyliorhinus</i> » aff. <i>cabindensis</i>	+	+	+				
<i>Scyliorhinus</i> sp. 1	+						
<i>Scyliorhinus</i> sp. 2	+						
<i>Scyliorhinus</i> sp. 3	+	+					
<i>Premontreia</i> (Prem.) cf. <i>subulidens</i>					+		
<i>Odontorhynchus</i> sp.				+	+	+	
<i>Rhynchobatus</i> sp.	+						
<i>Rhynchobatus</i> ?				+			
<i>Rhinobatos</i> aff. <i>bruxelliensis</i>							+
<i>Rhinobatos</i> sp. 1	+	+	+				
<i>Rhinobatos</i> sp. 2							+
Pristidae?	+	+	+	+	+	+	
<i>Microbatis sabatieri</i>	+	+	+				
<i>Eotorpedo hilgendorfi</i>	+						

Tableau II. Suite.

Table II. Continued.

	Thanétien			Yprésien			Lutétien
	Adrar Mgorn 1	Ihadjamene	Ilimzi	Adrar Mgorn 2	N'tagourt 2	M'goun	Aznag
<i>Dasyatis</i> aff. <i>sudrei</i>							+
Dasyatidae sp. 1	+		+				
Dasyatidae sp. 2	+						
Dasyatidae sp. 3	+	+	+				
Dasyatidae sp. 4	+	+	+				
Dasyatidae sp. 5	+	+		+			
Dasyatidae sp. 6						+	
Dasyatidae sp. 7						+	
Dasyatidae sp. 8						+	
Dasyatidae sp. 9					+		
Urolophidae ?							+
<i>Coupatezia</i> sp. 1	+						
<i>Coupatezia</i> sp. 2	+						
<i>Coupatezia</i> sp. 3				+	+	+	
<i>Coupatezia</i> sp. 4				+	+	+	
<i>Arechia</i> sp.							+
<i>Ouledia sigei</i>				+	+	+	
<i>Ouledia</i> sp.	+						
Gymnuridae indet.	+	+	+	+	+		
<i>Myliobatis</i> sp.	+	+			+	+	
<i>Leidybatis</i> sp.							+
<i>Garabatis atlasi</i>	+	+	+				
<i>Garabatis</i> sp.				+			
<i>Eomobula</i> aff. <i>stehmanni</i>							+
<i>Archaeomanta</i> sp.					+		

14 espèces) sont également bien représentés. Par contre, les Lamniformes sont particulièrement mal représentés, aussi bien en diversité (3 espèces attribuables à 3 genres distincts) qu'en quantité, le nombre de dents recueillies étant anormalement bas pour des faunes de cet âge. Les hypothèses émises plus haut expliquent certainement cette rareté. L'abondance des

Dasyatidae et des petits Orectolobiformes est en faveur d'un milieu peu profond au caractère tropical marqué. A côté des sélaciens, de nombreux restes d'ostéichthyens mal connus ont été récoltés (Siluriformes indet., Eotrigonodontidae indet., Characiformes), ainsi que de rares restes de dipneustes.

Herpétofaune (tabl. III)

Le bassin de Ouarzazate a fourni quelques unes des très rares herpétofaunes continentales (amphibiens et reptiles) du Paléogène d'Afrique. Trois gisements y ont produit des fossiles : Adrar Mgorn 1 et Ilimzi, du Paléocène, et N'Tagourt 2 de l'Eocène. Ilimzi est très pauvre en fossiles mais les faunes des deux autres gisements apportent des informations significatives, surtout Adrar Mgorn 1. La faune de squamates (pour la signification des noms de groupes, voir l'article « Amphibiens et Lépidosauriens » du même volume) de ce dernier gisement est la plus riche du Paléogène d'Afrique.

En dehors du gisement Oligocène inférieur (34 millions d'années) de Taqah, situé en Oman (paléogéographiquement, la péninsule Arabique fait partie de la plaque africaine), les gisements du Paléogène d'Afrique n'avaient livré, chacun, qu'une ou deux espèces d'amphibiens et/ou squamates jusqu'à la découverte des fossiles du bassin d'Ouarzazate. En plus de cette diversité, l'intérêt des fossiles vient du fait qu'ils sont d'origine terrestre (milieu d'eau douce compris) alors que les autres gisements africains du Paléogène ont fourni des faunes très aquatiques, essentiellement marines. Ces trois gisements du Paléocène et Eocène du Maroc représentent donc des repères paléontologiques importants.

Les tortues découvertes dans le Paléogène du bassin de Ouarzazate se situent dans la continuité de la faune crétacée de tortues pleurodires africaines. A côté de possibles Bothremydidae (connus notamment dans les phosphates du Maroc), certains taxons semblent évoquer la faune continentale africaine du Tertiaire, décrite seulement à partir de l'Eocène supérieur du Fayoum (Egypte).

Faune mammalienne

Les faunes de mammifères paléogènes découvertes dans le Paléogène du bassin d'Ouarzazate se singularisent par la prédominance accusée de micromammifères appartenant essentiellement à des « insectivores » primitifs, qui sont des euthériens généralisés. A côté de ces « insectivores », la faune compte quelques espèces de placentaires modernes, essentiellement parmi les archontes (groupe des primates et chauves-souris, caractérisé par une articulation particulière de la cheville), les ongulés primitifs (condylarthres) et modernes (paenungulés), les « créodontes » (Hyaenodonta), et de possibles insectivores de cachet moderne. Aucun

marsupial, ni mammifère non thérien, et en particulier aucun multituberculé, n'a été trouvé à ce jour.

La prédominance des petits mammifères n'est pas représentative de la faune originale, mais résulte d'un biais d'origine taphonomique. Les mammifères de taille moyenne et grande manquent en raison d'un tri granulométrique d'origine hydraulique. Les restes de mammifères dans ces sites correspondent en effet à une taphocoenose par accumulation-concentration postmortem d'origine allochtone, issue du transport par réseau fluvial environnant qui drainait l'arrière pays continental du bassin d'Ouarzazate. Les éléments détritiques d'origine continentale se sont mélangés avec les restes d'organismes marins sub-autochtones, nettement plus nombreux. Le tri granulométrique des restes de vertébrés terrestres est marqué, avec forte prépondérance de restes millimétriques, et raréfaction des restes de dimensions supérieures à 5 millimètres [Gheerbrant, 1989]. L'espèce de mammifère prédominante à l'Adrar Mgorn 1 est très petite, avec un poids corporel estimé à 5 grammes [Gheerbrant, 1989]. Une des espèces de cette faune (*Palaeoryctes minimus*) est l'un des plus petits mammifères connus.

Faune thanétienne

Ichthyofaune (tabl. II)

L'ichthyofaune thanétienne provient de trois gisements principaux : Adrar Mgorn 1, Ihadjamene et Ilimzi. La faune la plus riche et la plus diversifiée est sans conteste celle d'Adrar Mgorn 1 (25 espèces reconnues), essentiellement en raison de l'importante quantité de sédiment traité par attaque-acide. Elle se caractérise par l'abondance et la diversité des Orectolobiformes (4 espèces) et des Carcharhiniformes (5 espèces). Par contre, parmi ces derniers, les Carcharhinidae ne sont représentés que par le genre *Tingaleus*, connu du seul bassin d'Ouarzazate. L'absence d'autres genres de Carcharhinidae, comme *Physogaleus*, *Rhizoprionodon*, *Abdounia* du groupe *beaugei*, abondants dès la base de l'Yprésien, conforte l'âge paléocène de ces gisements.

Une des caractéristiques de ces faunes paléocènes réside également dans leur richesse en dasyatoïdes avec 5 espèces de Dasyatidae et 2 de *Coupatezia*. Le genre *Garabatis* est présent dans les trois localités. En fait la faune est relativement homogène pour l'ensemble de ces gisements thanétiens, les différences résultant essentiellement des quantités de sédiment traité. L'abondance des dasyatidés *s.l.* distingue très nettement ces gisements des niveaux thanétiens des bassins à phosphate de la Méséta marocaine qui renferment le genre *Coupatezia* mais pas de Dasyatidae.

La faune compte également des poissons osseux actinoptérygiens et dipneustes représentés par plusieurs espèces indéterminées de l'Adrar Mgorn 1 et Ilimzi [Hubert,

1984 ; Gheerbrant, 1989] : *Pycnodus tolapticus*, Pycnodontidae indet., Siluriformes indet., Eotrigonodontidae indet. (?*Eotrigonodon*), Characidae indet., Osteichthyes indet., *Protopterus* sp., Dipnoi indet.

Herpétofaune (tabl. III)

Les tortues sont représentées par un matériel fragmentaire (Ilimzi, Adrar Mgorn 1) de Pelomedusoides, dont peut-être un Pelomedusidae aff. *Pelomedusa* [Hubert, 1984 ; Broin, 1988 ; Gmira, 1995 ; Lapparent de Broin, 2000]. Ce sont des tortues pleurodires africaines dont le cou se replie horizontalement dans la carapace. Les crocodiliens sont représentés par le groupe marin des Dyrosauridae [Hubert, 1984], et par des eusuchiens indéterminés.

En ce qui concerne les amphibiens et lépidosauriens, Ilimzi n'ayant fourni que deux lézards, il sera essentiellement question ici d'Adrar Mgorn 1. L'association faunique de ce gisement est très déséquilibrée puisqu'un seul os d'amphibien y a été trouvé contre une trentaine de restes de lépidosauriens [Augé et Rage, 2006]. Si la faune d'amphibiens et lépidosauriens n'est pas très riche en nombre de spécimens, elle offre une diversité intéressante chez les squamates puisqu'on y compte 13 ou 14 espèces différentes (tabl. III). Malheureusement, les genres et espèces n'ont pas pu être tous identifiés.

Le seul spécimen appartenant à un amphibien correspond à un élément du pied d'un anoure. La détermination ne peut pas être plus précise. Il s'agit du seul amphibien connu dans le nord de l'Afrique entre le milieu du Crétacé et le Miocène moyen, période allant d'environ 93 à 13 millions d'années.

Chez les lépidosauriens, l'identification imprécise d'un reste très fragmentaire soulève une question intéressante mais à laquelle il est malheureusement impossible de répondre. Il s'agit d'une dent qui pourrait appartenir à un sphénodontien ou à un lézard ; dans ce dernier cas, cette dent pourrait se rapporter soit à un Agamidae, soit à un Chamaeleonidae. Si ce fossile est un sphénodontien (groupe des rhynchocéphales), ce serait le plus récent représentant du groupe en Afrique et serait aussi l'un des très rares sphénodontiens fossiles du Cénozoïque dans le monde. S'il s'agit d'un Agamidae ou d'un Chamaeleonidae, cette dent correspondrait au plus ancien membre de l'une ou l'autre famille en Afrique (pour plus de détails, voir le chapitre 'Amphibiens et Lépidosauriens').

Les autres fossiles appartiennent tous aux squamates et ne posent pas de problèmes aussi délicats bien qu'il ne soit pas possible d'obtenir des identifications précises. Les lézards comprennent des amphisbaeniens, des Gekkonidae indéterminés et des familles qui n'ont pas pu être identifiées. Les amphisbaeniens sont représentés par deux formes, l'une étant indéterminable avec précision, l'autre montrant des caractéristiques étonnantes. Cette dernière, *Todrasaurus gheerbranti*, a été définie sur la base d'un spécimen d'Adrar Mgorn 1 ; elle possède

seulement quatre dents sur la mâchoire inférieure mais elles sont très grosses, la deuxième vers l'avant étant énorme (fig. 2 dans le chapitre 'Amphibiens et Lépidosauriens'). Il s'agit d'une particularité inconnue chez les autres lézards. Les lézards non identifiés correspondent à au moins trois taxons différents mais le mauvais état de préservation des fossiles ne permet même pas la reconnaissance des familles ; provisoirement ils ont été désignés par des lettres qui permettent de les distinguer (lacertiliens indéterminés A, B, et C ; voir tableau III).

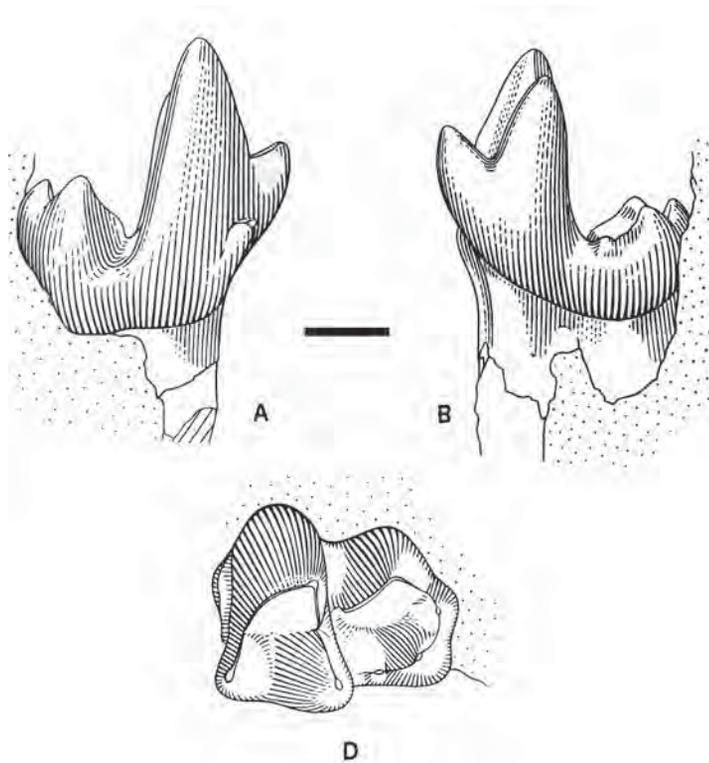
Les serpents appartiennent à des groupes disparus ou encore actuels. Parmi ceux qui n'existent plus aujourd'hui, les Madtsoiidae sont représentés à l'Adrar Mgorn 1 par un assez petit serpent alors que certains membres de cette famille peuvent atteindre une très grande taille. Le genre *Coniophis* est un petit serpent très primitif dont les affinités sont douteuses. Pour les groupes qui existent encore actuellement, on note un scolécophidien indéterminé, ensemble de petits serpents fouisseurs dont il existe des représentants au Maroc aujourd'hui. Le fossile d'Adrar Mgorn 1 est le plus ancien scolécophidien d'Afrique et l'un des plus anciens du monde. Une unique vertèbre mal conservée suggère que les Boidae figurent dans la faune d'Adrar Mgorn 1 mais on ne peut pas en être certain. S'il s'agit bien d'un Boidae, c'est le plus ancien d'Afrique. Enfin, un serpent a été identifié comme *Dunnophis* ; ce genre semble appartenir à une famille (Tropidophiidae) qui ne vit plus aujourd'hui que dans le nord de l'Amérique du Sud et en Amérique centrale. Les deux lézards trouvés à Ilimzi sont le lacertilien indéterminé A' (tabl. III), aussi trouvé à Adrar Mgorn 1, et probablement un Gekkonidae.

Faune mammalienne (tabl. IV)

Dans le bassin d'Ouarzazate, la faune de mammifères la mieux documentée est celle de l'Adrar Mgorn 1. Elle compte au moins 25 espèces, essentiellement de micromammifères, ce qui en fait la plus diversifiée d'avant l'Eocène en Afrique.

Les formes "insectivores" : « *Cimolesta* » et *Pantolestes* (*Eutheria*), *Tenrecoidea* (*Afrotheria*)

Les mammifères découverts dans le bassin d'Ouarzazate se caractérisent par la prédominance en abondance et diversité de petits « insectivores » primitifs. Ce sont des euthériens généralisés, groupes souches de diverses lignées éteintes et disparues, notamment des insectivores modernes (Lipotyphla), des carnassiers (Creodonta), et peut être des afrothères (mammifères endémiques africains dont les insectivores tenrécoïdes). Trois familles, représentées par une dizaine d'espèces, sont reconnues : Cimolestidae, Palaeoryctidae, et Todralestidae. Les cimolestidés et paléoryctidés, du groupe paraphylétique des « *Cimolesta* », sont représentés par 7 espèces des genres *Cimolestes* (fig. 6), *Palaeoryctes* (fig. 7) et *Aboletylestes* (tabl. IV) connus dans le Crétacé supérieur et le Paléocène d'Europe et d'Amérique du Nord. Leur présence confère un net cachet laurasiatique à la faune marocaine. Certains, comme le genre



► **Figure 6.** *Cimolestes cf. incisus* (Cimolestidae), $M_{1 \text{ ou } 2}$ en vues labiale (A), linguale (B), occlusale (C) [Gheerbrant, 1992, Fig. 10]. Echelle = 1 mm.

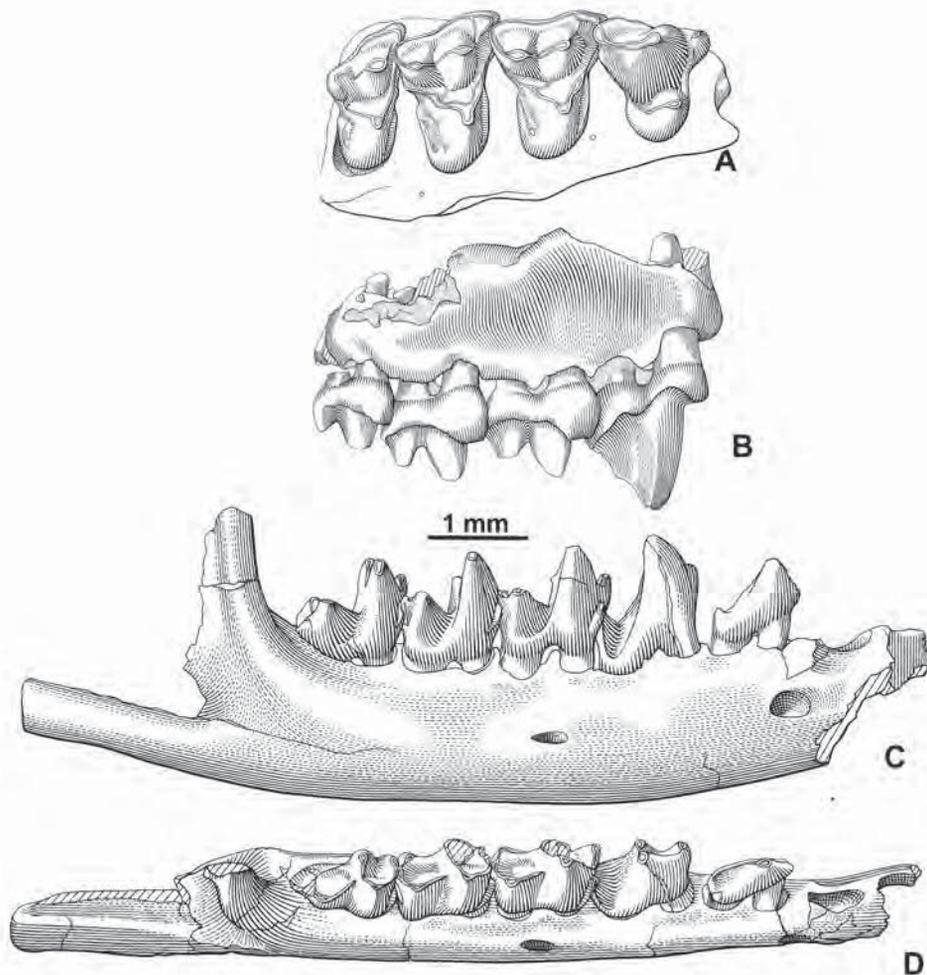
Figure 6. *Cimolestes cf. incisus* (Cimolestidae), $M_{1 \text{ or } 2}$ in labial (A), lingual (B), and occlusal (C) views [Gheerbrant, 1992, Fig. 10]. Scale-bar = 1 mm.



► **Figure 7.** *Palaeoryctes minimus* (Palaeoryctidae), l'un des plus petits mammifères connus. M^1 gauche en vues mésiale (A), occlusale (B, stéréophotographie), et distale (C) [Gheerbrant, 1992, Pl. 1, Fig. 1-3]. Echelle = 1 mm.

Figure 7. *Palaeoryctes minimus* (Palaeoryctidae), one of the smallest known mammals. Left M^1 in mesial (A), occlusal (B, stereophotography), and distal (C) views [Gheerbrant, 1992, Pl. 1, Fig. 1-3]. Scale-bar = 1 mm.

Cimolestes, représentent les groupes souches potentiels des « créodontes » Hyaenodontidae (Hyaenodonta) d'origine locale africaine et même sympatriques dans la faune [Gheerbrant *et al.*, 2006, 2009]. Ils restent globalement mal connus. Certains paléoryctidés de l'Adrar Mgorn 1 tels que *Palaeoryctes minimus* (poids estimé d'environ 2 grammes) sont parmi les plus petits mammifères connus. Les Todralestidae représentent une famille connue par le seul genre *Todralestes* [Gheerbrant, 1991, 1994]. *Todralestes variabilis* (fig. 8) est l'espèce de loin la mieux



► **Figure 8.** *Todralestes variabilis* (Pantolesta, Todralestidae), maxillaire (A-B) et dentaire (C-D) avec la denture jugale (M^{1-3} , P^4 ; M_{3-1} , P_{4-3}) en vues labiale et occlusale [Gheerbrant, 1994, Figs 1 et 10].

Figure 8. *Todralestes variabilis* (Pantolesta, Todralestidae), maxillary (A-B) and dentary (C-D) with jugal dentition (M^{1-3} , P^4 ; M_{3-1} , P_{4-3}) in labial and occlusal views [Gheerbrant, 1994, Figs 1 et 10].

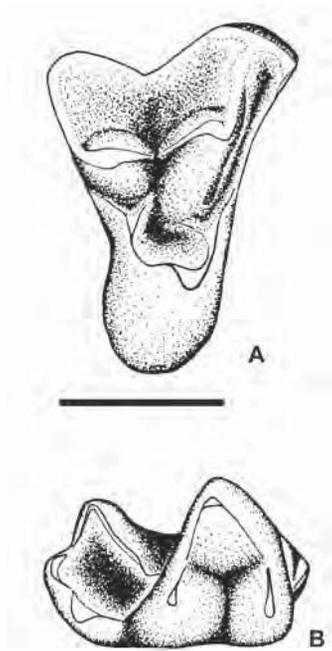


Figure 9. *Tinerhodon disputatum*, un des plus anciens « créodontes » Hyaenodontidae connus, et le plus primitif d'entre eux ; reconstitution composite de la rangée dentaire jugale inférieure à partir de dents isolées ; M_{3-2} , P_{4-2} en vue occlusale (B), M_3 en vue linguale (A); vues MEB [Gheerbrant *et al.*, 2006, Fig. 8].

Figure 9. *Tinerhodon disputatum*, one of the earliest and most primitive known Hyaenodontidae « creodonts » ; composite reconstruction of the lower jugal dentition; M_{3-2} , P_{4-2} in occlusal view (B), M_3 in lingual view (A); SEM photographs [Gheerbrant *et al.*, 2006, Fig. 8].

connue dans le bassin d'Ouarzazate ; documentée par 150 spécimens, essentiellement de la denture jugale, elle représente 67 % du matériel et 43 % des espèces en nombre d'individus, dans la faune découverte à l'Adrar Mgorn 1. La surreprésentation de cette espèce dans la faune mammalienne locale est interprétée comme l'effet d'un biotope plus en rapport avec le milieu de dépôt sédimentaire, c'est-à-dire d'un milieu de vie inféodé à la marge côtière, et spécialement à la mangrove côtière qui existait localement [Gheerbrant, 1995 ; Herbig et Gregor, 1990 ; Fechner, 1988 ; Mohr et Fechner, 1986]. *Todralestes* représente une lignée africaine d'insectivores caractérisée notamment par la spécialisation plus ou moins « carnassière » des dernières prémolaires supérieures qui sont agrandies et acérées, de façon convergente avec les carnivores. Les Todralestidae sont rapportés faute de mieux à l'ordre éteint et essentiellement laurasiatique des Pantolestida qui rassemble des lignées spécialisées d'insectivores, certains amphibiens comme les pantolestidés.

Une espèce connue par une unique dent (THR 195, molaire supérieure) a été décrite par Gheerbrant [1995], comme d'affinités possibles avec les insectivores africains zalambdodontes du groupe des Tenrecoidea (potamogales, tenrecs, et taupes dorées). D'autres espèces de l'Oligocène du Fayoum (Egypte) ont été rapprochées des Tenrecoidea [Seiffert *et al.*, 2007], mais leurs affinités restent très incertaines, sinon douteuses, et la présence de ce groupe dans le Paléogène d'Afrique reste à étayer par de nouvelles découvertes.



► **Figure 10.** *Afrodon chleuhi* de l'Adrar Mgorn 1, Adapisoriculidae (Euarchonta?), M^2 et M_1 en vues occlusales [Gheerbrant *et al.*, 1995, Figs 3, 5]. Echelle = 1 mm.

Figure 10. *Afrodon chleuhi* from Adrar Mgorn 1, Adapisoriculidae (Euarchonta?), M^2 and M_1 in occlusal views [Gheerbrant *et al.*, 1995, Figs 3, 5]. Scale-bar = 1 mm.

Les « créodontes » Hyaenodontidae (Hyaenodontida)

Le bassin d'Ouarzazate a livré les plus anciens mammifères carnassiers du groupe fossile des hyaenodontidés, avec les autres sites marocains du bassin des Ouled Abdoun [Solé *et al.*, 2009]. Ils sont représentés par *Tinerhodon variabilis* (fig. 9) de l'Adrar Mgorn 1 qui est le premier hyaenodontidé paléocène décrit [Gheerbrant, 1995], et qui en est aussi le plus primitif connu. *Tinerhodon* étaye l'origine africaine des hyaenodontidés avec les genres *Lahimia* et *Boualitomus* découverts dans le bassin des Ouled Abdoun [Gheerbrant *et al.*, 2006 ; Solé *et al.*, 2009]. A ce jour *Tinerhodon* n'est connu que par une partie de la denture inférieure. Les molaires inférieures se distinguent des insectivores généralisés par des traits carnassiers. Les Hyaenodontidae sont probablement représentés par plusieurs autres espèces mal documentées dans le Paléocène du bassin d'Ouarzazate [Gheerbrant, 1995 ; Gheerbrant *et al.*, 1998b]. Ces Hyaenodontidae sont les seuls mammifères prédateurs spécialisés connus dans le Paléogène d'Afrique, où les carnivores vrais n'arrivent qu'après l'établissement du contact entre l'Afrique et l'Eurasie (fermeture de la Téthys), à partir du Miocène.

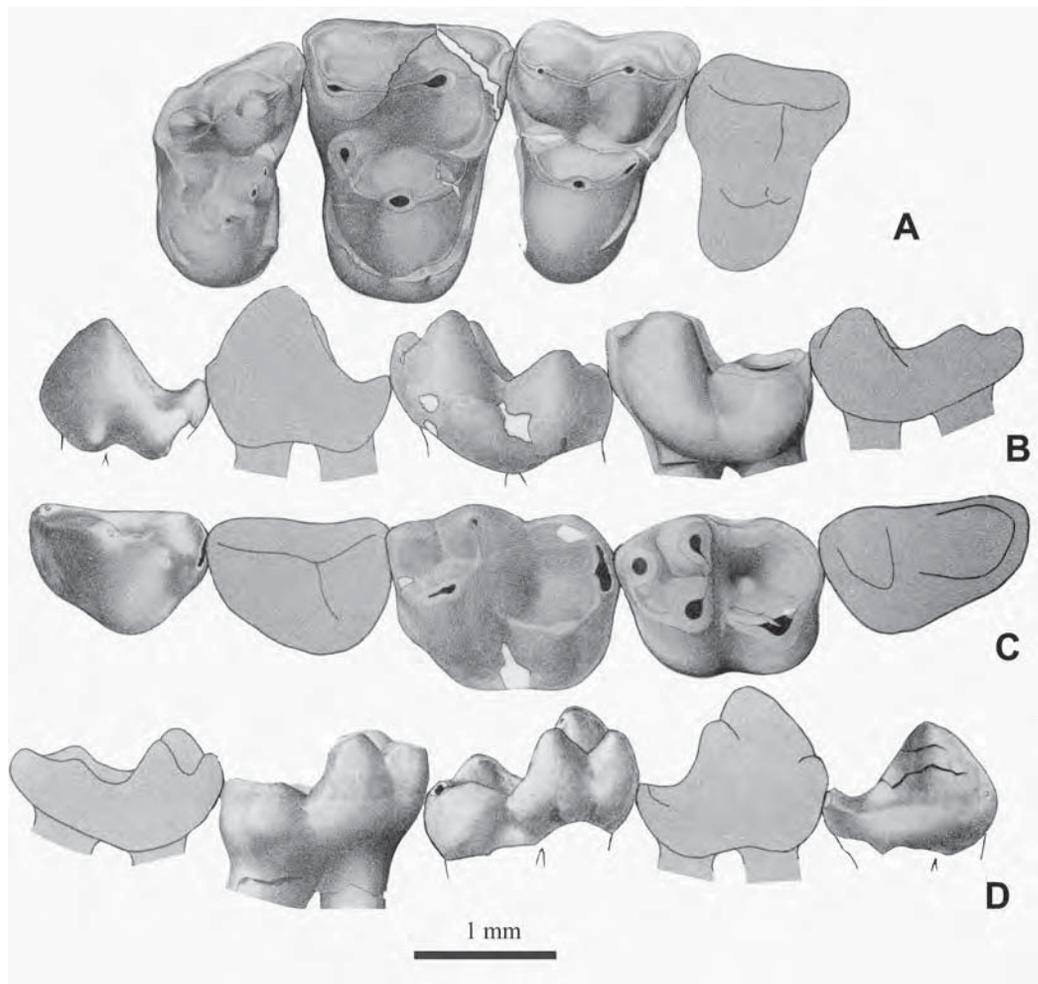
Les Adapisoriculidae (Euarchonta?)

Les Adapisoriculidae sont une famille énigmatique de petits mammifères de régime alimentaire insectivore, longtemps connus uniquement par des restes dentaires. Dans le bassin d'Ouarzazate ils sont bien représentés par les genres *Afrodon* (fig. 10) et *Garatherium* de l'Adrar Mgorn 1. Leur étude initiale a conduit à les considérer comme de possibles parents primitifs des insectivores vrais de l'ordre moderne des lipotyphlés (musaraignes, hérissons, etc...). De récentes découvertes dans le Paléocène d'Europe [Storch, 2008 ; Smith *et al.*, 2009] et dans le Crétacé terminal d'Inde [Prasad *et al.*, 2009] suggèrent que ce sont des représentants primitifs du super-groupe des Euarchonta qui rassemble les ordres des scandentiens (« musaraignes » arboricoles ou toupayes), dermoptères, primates et plésiadapiformes. Ces conclusions sont basées en particulier sur l'identification et l'étude de nouveaux restes du squelette postcrânien, notamment des os du tarse, singularisés par des caractères arboricoles. Toutefois, il n'est pas exclu que ces ressemblances soient des convergences. *Garatherium* est une forme endémique africaine spécialisée, également connue dans l'Eocène inférieur d'Algérie. Les Adapisoriculidae sont toutefois aussi connus en Europe, dans le Paléocène et l'Eocène basal, notamment avec le genre *Afrodon*. *Afrodon* est ainsi l'un des témoins les plus précis connus d'une ancienne dispersion entre l'Afrique et l'Europe au travers de la mer Téthys qui séparait les deux continents au Paléogène. Outre de telles dispersions trans-téthysiennes, des affinités ont été récemment évoquées entre certains adapisoriculidés tels que *Afrodon* de l'Adrar Mgorn 1 et *Deccanolestes* de la fin du Crétacé d'Inde ; elles témoignent de possibles connections Inde-Afrique à la transition K/Pg [Prasad *et al.*, 2009].

Les primates : *Altiatlasius*

La faune de l'Adrar Mgorn 1 doit sa renommée en particulier à la présence du plus ancien primate vrai connu, *Altiatlasius koulchii* SIGÉ, 1990. Il s'agit d'une espèce de petite taille (120 g), documentée par une dizaine de dents isolées de morphologie bunodonte (fig. 11), c'est-à-dire d'allure robuste avec des tubercules renflés. La position systématique de cette forme a été très discutée : Omomyidae pour son auteur [Sigé *et al.*, 1990], anthropoïde (Simiiformes) apparenté aux eosmiidés [Beard, 2004], ou encore plésiadapiforme [Hooker, 1999]. L'hypothèse qui fait le plus grand consensus est qu'il s'agit d'une branche basale de primates (« stem euprimate » [Silcox, 2001]). *Altiatlasius* est à ce jour le principal argument à l'appui d'une origine africaine des primates modernes.

Un primate indéterminé plus grand que *Altiatlasius koulchii*, a été signalé par Gheerbrant *et al.*, [1998b] dans le niveau supérieur de l'Adrar Mgorn 1 bis (également Thanétien). Il représente probablement un nouveau genre proche de *Altiatlasius*.



► **Figure 11.** *Altiatlasius koulchii* de l'Adrar Mgorn 1, le plus ancien primate connu ; reconstitution composite à partir de dents isolées de la rangée dentaire jugale : M³⁻¹ en vue occlusale (A) ; M₂₋₁ et P₂ en vues labiale (B), occlusale (C) et linguale (D) [Sigé *et al.*, 1990, Pl. 4].

Figure 11. *Altiatlasius koulchii* from Adrar Mgorn 1, earliest known primates; composite reconstruction of the jugal dentition: M³⁻¹ in occlusal view (A); M₂₋₁ and P₂ labial (B), occlusal (C) and lingual (D) views [Sigé *et al.*, 1990, Pl. 4].

Les condylarthres

Les condylarthres sont illustrés par 2 ou 3 espèces très mal documentées dans le bassin d'Ouarzazate. L'espèce la « mieux connue » n'est illustrée que par une prémolaire inférieure du site de Talazit qui est l'une des plus grandes dents (L = 5 mm) de mammifères récoltée dans le bassin. Les affinités sont incertaines. L'espèce a été rapprochée initialement des Arctocyoniidae

par Sudre *et al.* [1993]. Elle montre aussi des ressemblances avec les Hyopsodontidae *sensu* Zack *et al.* [2005a] (= «Mioclaenidae»), et surtout avec *Abdounodus* des Ouled Abdoun [Gheerbrant, 2010] et les prolémaïdés tels que *Ptolemaïda lyonsi* du Fayoum, notamment dans la bunodontie et le mode d'usure, témoin d'une mastication de type écraseur par compression verticale. D'autres dents rappellent plus ou moins les petits lousinidés européens [Cappetta *et al.*, 1987, fig. 3], les phénacodontes et les ptolémaïdés, mais leurs affinités exactes sont inconnues [Gheerbrant, 1995].

Les paenungulés

Aucun ongulé africain (= paenungulé), n'est formellement identifié dans la faune thanétienne du bassin d'Ouarzazate, en raison principalement du biais granulométrique. Toutefois des fragments de dents de grande taille pourraient appartenir à des ongulés d'après la microstructure de l'émail [Tabuce *et al.*, 2007].

Faune yprésienne

Ichthyofaune (tabl. II)

L'ichthyofaune yprésienne provient de trois localités principales : Adrar Mgorn 2 (14 espèces), N'Tagourt 2 (13 espèces) et Oued M'goun (9 espèces). De cette dernière localité peu de sédiment a été traité et, de ce fait, la faune récoltée est maigre. Elle ne renferme aucun Orectolobiforme ni Carcharhinidae, contrairement aux deux autres localités contemporaines. Par contre, les Dasyatidae y sont beaucoup plus diversifiés avec 3 espèces, et on ne note pas de différences au niveau des *Coupatezia* et des *Ouledia*. Le gisement d'Adrar Mgorn 2 se distingue par une association d'Orectolobiformes assez diversifiée, avec 3 genres, alors qu'il n'y en a aucun à N'Tagourt 2. Les trois localités renferment des dents du genre *Odontorhynchus*, à affinités incertaines.

Les différences fauniques constatées entre ces trois localités peuvent résulter de légères différences d'âge entre elles, ou bien de conditions d'environnement un peu différentes, ou bien des deux.

Herpétofaune (tabl. III)

La seule faune de l'Eocène d'Afrique qui a livré des squamates est celle de N'Tagourt 2 d'âge éocène inférieur (Yprésien). Elle ne comprend ni amphibien, ni sphénodontien. La faune de squamates y est moins diversifiée que dans le site de l'Adrar Mgorn 1, elle n'a fourni que quatre espèces qui ne peuvent pas être identifiées avec précision (tabl. III). Elles correspondent à deux lézards (un amphisbaenien et un lézard indéterminé) et deux serpents (un Madtsoiidae et *Coniophis*).

Tableau III. Liste faunique synthétique de l'herpétofaune du bassin d'Ouarzazate.

Table III. *Herpetofauna faunal list of the Paleogene of the Ouarzazate basin, Morocco.*

		Thanétien		Yprésien
		Adrar Mgorn 1	Ilimzi	N'Tagourt 2
Anoures	Anoure indéterminé	+		
	Sphénodontien,			
	? Agamidae ou	+		
	Chamaeleonidae ?			
	Gekkonidae indéterminé	+	?	
	Scincomorphe	+		
	indéterminé			
	Amphisbaenien	+		
	Lézards indéterminé			+
	<i>Todrasaurus gheerbranti</i>	+		
Lépidosauriens	Lacertilien indéterminé A	+	+	
	Lacertilien indéterminé B	+		
	Lacertilien indéterminé C	+		
	Lacertilien indéterminé			+
	Matsoiidae indéterminé	+		+
	Scolécophidien	+		
	Serpents indéterminé	+		
	<i>Coniophis</i> sp.	+		+
	? Boidae indéterminé	+		
	? <i>Dunnophis</i> sp.	+		
Tortues	Pelomedusoides indet..	+	+	
	aff. <i>Pelomedusa</i>		+	
	Chelonii indet.			+
Crocodiles	Dyrosauridae	+	+	
	Eusuchia indet.	+		

L'amphisbaenien était probablement déjà présent dans les niveaux paléocènes mais, n'étant représenté que par des vertèbres à N'Tagourt 2, on ne peut pas savoir à laquelle des deux espèces d'Adrar Mgorn 1 il se rapporte. Quoiqu'il en soit, comme *Coniophis*, cet amphisbaenien est sans doute un survivant du Paléocène. C'est peut-être aussi le cas du Matsoiidae, mais cela paraît moins certain.

Des restes de tortues indéterminables (*Chelonii* indet.) sont également présents à N'Tagourt 2 [Lapparent de Broin, 2000].

Faune mammalienne (tabl. IV)

Les mammifères yprésiens du bassin d'Ouarzazate proviennent essentiellement du site de N'Tagourt 2 [Gheerbrant, 1993 ; Gheerbrant *et al.*, 1992, 1998b ; Sudre *et al.*, 1993]. Avec une vingtaine de spécimens illustrant une dizaine d'espèces, la faune reste sensiblement moins bien connue que celle de l'Adrar Mgorn 1. Elle montre une relative continuité faunique avec celle du Thanétien du même bassin dans les lignées de formes « insectivores ». Cela suggère une évolution locale sans événement majeur à la limite Paléocène-Eocène [Gheerbrant, 1993 ; Gheerbrant *et al.*, 1998b], par contraste avec ce qui est observé dans les domaines laurasiatiques. Au moins quatre lignées paléocènes-éocènes sont reconnues parmi les Cimolesta, Adapisoriculidae, et Todralestidae (tabl. IV et Gheerbrant *et al.* [1998b]). A quoi s'ajoutent d'autres lignées africaines plus régionales, telles que les créodontes et les paenungulés. Cette apparente continuité évolutive reste toutefois à tester sur d'autres faunes moins tronquées et d'autres taxons.

Les « insectivores » primitifs (euthériens ancestraux) sont pauvrement représentés, par quelques espèces mal connues de « Cimolesta », l'une proche de *Palaeoryctes minimus*, et par le Todralestidae *Todralestes*.

Les Adapisoriculidae sont mieux illustrés, par au moins deux espèces, dont *Afrodon tagourtensis* GHEERBRANT, 1993 est la plus fréquente.

Les Hyaenodontida sont figurés par *Tinerhodon variabilis*, ou une espèce proche, et par une forme mal connue (fragment de molaire) sensiblement plus grande.

Les condylarthres ne sont documentés que par un fragment de molaire inférieure de taille moyenne d'affinité incertaine.

Proboscidea – Les paenungulés sont représentés dans l'Yprésien du bassin d'Ouarzazate par le proboscidiien primitif *Khamsaconus bulbosus*. Cette forme est documentée par une dent de lait initialement rapportée à un condylarthre lousininé [Sudre *et al.*, 1993], puis reconnue comme un téthythère, et probablement comme un proboscidiien archaïque proche de *Phosphatherium* (?Phosphatheriidae in Gheerbrant *et al.*, 2005, 2009).

Hyracoidea - Une autre dent (fragment d'une molaire inférieure) a été rapportée à *Khamsaconus bulbosus* [Gheerbrant *et al.*, 1998b]. Il s'agit en fait plus probablement d'une molaire inférieure d'un hyracoïde proche de *Seggeurius* [Gheerbrant *et al.*, 2005 : 286]. *Seggeurius* est également connu dans l'Eocène inférieur de El Kohol (Algérie, localité-type) et du bassin des Ouled Abdoun (Maroc).

Faune lutétienne (Aznag)

Le site du Lutétien d'Aznag a été découvert par Tabuce *et al.* [2005]. Il a livré une faunule modeste comportant 7 espèces mal connues (15 dents isolées) de placentaires dont l'intérêt principal réside dans son calibrage biochronologique précis (biozone P11, 45,8-43,6 Ma), grâce à l'association de foraminifères planctoniques. Il a également livré une intéressante faune de sélaciens qui est la première de cet âge au Maroc datée par des foraminifères planctoniques.

Ichthyofaune (tabl. II)

La faune de sélaciens comprend 13 espèces représentant autant de genres. Comme pour les gisements de la région de Tinerhir, on peut suspecter un tri hydrodynamique ayant concentré les dents de petite à très petite taille (en gros inférieure à 5 mm).

Sur le plan de la répartition stratigraphique, on peut noter la présence de « *Dasyatis* » aff. *sudrei* qui n'était connue que dans le Thanétien. Les genres *Squatiscyllium* et *Protoginglymostoma* n'étaient pas connus après l'Yprésien. Par contre les genres *Ouledia* et *Garabatis* ont depuis été retrouvés dans le Lutétien d'Égypte [Strougo *et al.*, 2007], le sommet de l'Eocène moyen du

Tableau IV. Liste faunique synthétique de la faune mammalienne du bassin d'Ouarzazate, Maroc (Thanétien ; Ypr = Yprésien ; Lut = Lutétien).

Table IV. Mammal faunal list of the Paleogene of the Ouarzazate basin, Morocco (Thanetian; Ypr = Ypresian; Lut = Lutetian).

Taxons	Thanétien					Yprésien	Lutétien	Références
	Adrar Mgorn 1	Adrar Mg. 1bis	Ihadjamene	Ilimzi	Talazit	N'Tagourt 2	Aznag	
<i>Palaeoryctes minimus</i>	+					cf.		4,5
<i>Cimolestes cf. incisus</i>	+	?						4
<i>Cimolestes cusculus</i>	+							4
<i>Aboletylestes hypselus ?</i>	+		+					4
<i>Aboletylestes robustus</i>	+							4
Didelphodontinae g.et sp. nov.						+		5
Didelphodontinae g.et sp. indét. 1	+							4,9
Didelphodontinae g. et sp. indét. 2	+		+	+		cf.		4,5,9
<i>Todralestes variabilis</i>	+	+	+					3,7
cf. <i>Todralestes</i> sp.	+							7

Tableau IV. Suite.

Table IV. Continued.

Taxons	Thanétien					Yprésien	Lutétien	References
	Adrar Mgorn 1	Adrar Mg. 1bis	Ihadjamene	Ilimzi	Talazit	N'Tagourt 2	Aznag	
<i>Todralestes butleri</i>						+		5
<i>Afrodon chleuhi</i>	+	cf.	+					1,5,8
<i>Afrodon tagourtensis</i>						+		5, 9
? <i>Garatherium todrae</i>	+		+					8, 9
? <i>Garatherium</i> n.sp. (THR362)	+							8
Adapisoriculidae indét.						+		8
Proteutheria ou Lipotyphla indét. 1	+							4
Proteutheria ou Lipotyphla indét. 2	+							4
?Tenrecoidea	+							8,9
?Nyctitheriidae gen. et sp. indét. 1							+	10
?Soricomorpha gen. et sp. indét. 2							+	10
<i>Tinerhodon disputatum</i>	+		+			?		8,9,11
? <i>Creodonta</i> g. et sp. indét. (prob. nov.)	+							9
? <i>Proviverrinae</i> indét.	+							8
? <i>Carnivoramorpha</i>	+							8
? <i>Rodentia</i> gen. et sp. indét.							+	10
Chiroptera fam., gen. et sp. indét.1							+	10
? <i>Chiroptera</i> fam., gen. et sp. indét.2							+	10
<i>Altiatlasius koulchii</i>	+							2
Euprimates, g. et sp. nov.		+						9
? <i>Omomyidae</i> gen. et sp. indét.							+	10
? <i>Arctocyoniidae</i> indét.	+				+			8
cf. <i>Paschatherium</i> sp.							+	10
<i>Hyopsodontidae</i> gen. et sp. indét.							+	10
<i>Condylarthra</i> indét. 1	+							8
<i>Condylarthra</i> indét. 2						+		9
Ungulata indét.	+							8
<i>Khamsaconus bulbosus</i>						+		6
Eutheria div. sp. indét.	+	+	+	+	+	+	+	5, 8,9,10

1. Gheerbrant [1988] ; 2. Sigé et al. [1990] ; 3. Gheerbrant [1991a] ; 4. Gheerbrant [1992b] ; 5. Gheerbrant [1993] ; 6. Sudre et al. [1993] ; 7. Gheerbrant [1994] ; 8. Gheerbrant [1995] ; 9. Gheerbrant et al. [1998b] ; 10. Tabuce et al. [2005] ; 11. Gheerbrant et al. [2006].

Myanmar pour le premier [Adnet *et al.*, 2008] et le Priabonien du sud-ouest du Maroc pour le second [Adnet *et al.*, 2010].

Comme noté plus haut, l'intérêt de la faune d'Aznag réside essentiellement dans son âge lutétien attesté grâce à la présence de foraminifères planctoniques.

Faune mammalienne (tabl. IV)

L'assemblage faunique obtenu se caractérise : (1) par la présence de taxons primitifs, descendants de lignées anciennes qui peuvent remonter au Paléocène, tels que des condylarthres et un primate omomyiforme rappelant *Altiatlasius* ; (2) par des taxons de cachet plus moderne, inconnus dans les faunes de N'Tagourt 2 et Adrar Mgorn 1, tels que des chiroptères (deux espèces) et d'éventuels insectivores modernes (*Lipotyphla*) et rongeurs (tabl. IV).

Caractères et signification générale des faunes du Paléogène du bassin d'Ouarzazate

Les faunes de séliaciens des différentes localités du Paléocène et de l'Eocène inférieur du bassin d'Ouarzazate ont permis de préciser l'âge des formations qui les ont livrées par comparaison avec les faunes des phosphates de la Méséta marocaine au nord et de la région sahélienne au sud. La faune la plus riche est sans conteste celle de l'Adrar Mgorn 1 (Thanétien) qui renferme trois genres importants de séliaciens pour les corrélations stratigraphiques (*Tingaleus*, *Microbatis* et *Garabatis*). Actuellement, seul le premier reste particulier à la région d'Ouarzazate, les deux autres ayant depuis été retrouvés dans d'autres niveaux et d'autres pays.

L'accent a été mis sur les différences fauniques décelées entre les gisements à phosphate du Maroc central et ceux du bassin d'Ouarzazate, ainsi que sur les rapports étroits entre ces derniers gisements et ceux de l'Ouest africain [Cappetta *et al.*, 1987]. Les conclusions stratigraphiques de ces derniers auteurs restent valables ; il n'est donc pas utile d'y revenir.

Les gisements les plus riches du Thanétien local se caractérisent par l'abondance et la variété des Dasyatidae, avec en particulier « *Dasyatis* » sp. 3, de très petite taille mais facile à reconnaître par sa morphologie particulière. Ils renferment également plusieurs genres indéterminés, nouveaux pour certains d'entre eux, d'Orectolobiformes.

Il y a eu persistance de conditions franchement marines au Lutétien, avec des dépôts de type plutôt détritique et bioclastique, ce qui contraste avec ce qui existe au nord (bassins

à phosphates) où le Lutétien est surtout représenté par une épaisse dalle calcaire à thersités coiffant et protégeant la série phosphatée.

Les différences fauniques notées entre les gisements du bassin d'Ouarzazate et ceux des bassins à phosphates de la Méséta marocaine, au nord, sont en faveur d'un isolement paléogéographique, c'est à dire d'un seuil entre les deux. Elles confortent l'hypothèse de la présence d'un golfe de direction est-ouest au sud de l'actuel Haut Atlas.

En dehors de leurs nombreux sélaciens, les faunes de vertébrés du Paléogène du bassin d'Ouarzazate doivent leur importance à la présence des plus anciens squamates et mammifères placentaires connus en Afrique. En ce qui concerne les squamates, ce bassin a produit les plus anciennes faunes terrestres du Cénozoïque d'Afrique et ceux de l'Adrar Mgorn 1 comptent parmi les très rares fossiles de squamates paléocènes dans le monde. Dans ce dernier gisement, ont été trouvés quelques uns des plus anciens représentants de divers groupes en Afrique. Malheureusement, après l'Yprésien (gisement de N'Tagourt 2) s'étend une très longue lacune, d'environ 35 millions d'années, sans squamates au Maroc : le devenir de ces faunes du Paléogène ne peut pas être suivi. Les faunes du Paléogène du bassin d'Ouarzazate recèlent les jalons fossiles des premières strates fauniques africaines de placentaires [Gheerbrant et Rage, 2006]. La systématique et la phylogénie de ces mammifères restent peu résolues car ce sont surtout des mammifères archaïques dits « insectivores » (*i. e.*, entomophages) représentants de groupes souches mal documentés et peu différenciés (plésiomorphes). Ceux-ci montrent néanmoins une diversité notable qui confirme que l'Afrique est, au même titre que la Laurasia, l'un des grands centres continentaux de la radiation initiale des euthériens et des placentaires.

Beaucoup de ces mammifères « insectivores » primitifs, ainsi que d'autres taxons significatifs tels l'Adapisoriculidae *Afrodon*, témoignent d'affinités laurasiatiques, et surtout européennes et nord-américaines. Ils indiquent des relations fauniques trans-téthysiennes au début du Paléogène, et probablement plusieurs événements de dispersions [e.g., Gheerbrant et Rage, 2006]. En revanche, aucun groupe de mammifère d'affinité gondwanienne, et notamment sud-américaine, n'avait été identifié jusqu'à récemment. Prasad *et al.* [2009] ont toutefois mis en évidence des parentés entre les adapisoriculidés marocains et *Deccanolestes* du Maastrichtien des inter-Trapp du Deccan, en Inde.

Ces faunes recèlent également des taxons endémiques, d'origine africaine, notamment parmi les créodontes (Hyaenodonta), les paenungulés (Proboscidea, Hyracoidea) et peut-être les Tenrecoidea (afrothères insectivores). Quelques groupes modernes tels que les chiroptères sont également présents dans le Lutétien d'Aznag.

Dans la composition faunique, il faut noter l'absence des marsupiaux et multituberculés, groupes bien diversifiés à la même époque dans les domaines laurasiatiques. Les marsupiaux n'apparaissent en Afrique de façon avérée qu'à l'Oligocène (Fayoum), et de façon plus

incertaine à l'Eocène inférieur (Chambi). Les multituberculés ont été signalés dans une localité du Crétacé inférieur du Maroc [Sigogneau-Russell, 1991].

Par leur faciès marins et la présence de taxons marins marqueurs, les faunes de vertébrés du Paléogène du bassin d'Ouarzazate sont une référence importante pour la corrélation biostratigraphique des vertébrés terrestres d'Afrique. L'analyse magnétostratigraphique des sites thanétiens et yprésiens [Gheerbrant *et al.*, 1998b] ouvre en outre la voie à des corrélations intercontinentales. Cela fait des faunes marocaines un jalon de corrélation important pour la connaissance de l'évolution africaine ancienne.

Par ailleurs, la série du Paléogène du bassin d'Ouarzazate illustre une succession faunique notable qui documente l'évolution *in situ* sur une période importante, notamment au passage Paléocène-Eocène ; cette succession qui intègre la transition Paléocène-Eocène n'a d'équivalent pour les mammifères en Afrique que dans le bassin des Ouled Abdoun dont la faune mammalienne est beaucoup plus raréfiée. Les lignées paléocènes-éocènes identifiées, essentiellement d'insectivores, ne montrent pas de rupture faunique contrairement à ce que l'on constate en domaines laurasiatiques, ce qui est confirmé par les squamates. Cela est peut-être à mettre en rapport avec des conditions climatiques africaines plus stables : le réchauffement climatique qui caractérise le passage Paléocène-Eocène [Gingerich, 2006] a eu probablement plus d'impact sur les faunes laurasiatiques, plus septentrionales.

Sur le plan paléoenvironnement et milieu de vie, il est possible que certains au moins des mammifères du Paléogène du bassin d'Ouarzazate aient vécu en relations étroites avec les mangroves côtières locales dont la présence a été identifiée au Lutétien sur la base de la palynoflore [Fechner, 1988 ; Mohr et Fechner, 1986 ; Mohr, 1986] et à la limite Paléocène-Eocène sur la base de la découverte de restes du palmier aquatique *Nypa* [Herbig et Gregor, 1990]. Cela pourrait en particulier concerner les « insectivores » tels que *Todralestes*, les primates, et les chiroptères [Gheerbrant, 1989, 1994 ; Tabuce *et al.*, 2005]. Pour Herbig et Gregor [1990], la flore fossile, la sédimentologie et la minéralogie des dépôts du bassin d'Ouarzazate indiquent un arrière-pays de climat tropical humide avec des forêts denses [*contra* Fechner, 1988, Mohr et Fechner, 1986 ; Mohr, 1986], et probablement marqué par une saison aride/sèche.

Remerciements. – Nous remercions les rapporteurs, P.O. Antoine, et T. Lehman, pour leurs remarques très utiles sur le manuscrit. Contribution ISEM n° 2014-226.

Références

- ADNET S., CAPPETTA H. & TABUCE R. (2010) – A new Eocene vertebrate fauna (selachians and mammals) from southwestern Morocco: preliminary report. Age and palaeobiogeographical implications – *Geological Magazine*, **147**, 860-870.
- ADNET S., CAPPETTA H., BEARD C., MARIVAUX L., MARANDAT B., CHAIMANEE Y., JAEGER J.-J., THAURATUN S. & SOE A.N. (2008) – First myliobatiform teeth (Elasmobranchii, Neoselachii) from the Pondaung Formation (Late middle Eocene) of Central Myanmar – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **247**, (3), 335-340.
- AUGÉ M. & RAGE J.-C. (2006) – Herpetofaunas from the Upper Paleocene and Lower Eocene of Morocco – *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, **92**, 235-253.
- BEARD K.C. (2004) – The Hunt for the Dawn Monkey. Unearthing the origins of monkeys, apes and humans – University of California Press, Berkeley, 348 pp.
- BROIN, F. de (1988) – Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana au Crétacé et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé – *Studia Palaeocheloniologica*, **2**, 103-142.
- CAPPETTA H. (1993) – Sélaciens nouveaux (Chondrichthyes, Neoselachii) du Paléocène supérieur de la région d'Ouarzazate, Maroc – *Paläontologische Zeitschrift*, **67**, 1/2, 109-122.
- CAPPETTA H., JAEGER J.-J., SABATIER M., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1978) – Découverte dans le Paléocène du Maroc des plus anciens mammifères euthériens d'Afrique – *Geobios*, **11**, (2), 257-263.
- CAPPETTA H., JAEGER J.-J., SIGÉ B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1987) – Compléments et précisions biostratigraphiques sur la faune paléocène à mammifères et sélaciens du bassin d'Ouarzazate (Maroc) – *Tertiary Research*, **8**, (4), 147-157.
- FECHNER G.G. (1988) – Selected palynomorphs from the lower to middle Eocene of the South Atlas border zone (Morocco) and their environmental significance – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **65**, 73-79.
- GAUTHIER H. (1960) – Contribution à l'étude géologique des formations post-liasiques des bassins du Dades et du Haut Todra (Maroc méridional) – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **119**, 1-212.
- GEYER G. & HERBIG H.G. (1988) – New Eocene oysters and the final regression at the southern rim of the Central High Atlas (Morocco) – *Geobios*, **21**, 663-691.

- GHEERBRANT E. (1988) – *Afrodon chleuhi* nov. gen., nov.sp., 'insectivore' (Mammalia, Eutheria) lipotyphlé (?) du Paléocène marocain : données préliminaires – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris II*, **307**, 1303-1309.
- GHEERBRANT E. (1989) – Les mammifères paléocènes du bassin d'Ouarzazate (Maroc) : étude systématique, phylogénique, paléoécologique et paléobiogéographique des plus anciens placentaires d'Afrique – *Mémoire des Sciences de la Terre*, Thèse de l'Université P. & M. Curie, **8911**, 1-473.
- GHEERBRANT E. (1991) – *Todralestes variabilis* n.g., n. sp., nouveau proteuthérien (Eutheria, Todralestidae fam. nov.) du Paléocène du Maroc – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, II*, **312**, (5), 1249-1255.
- GHEERBRANT E. (1992) – Les mammifères paléocènes du bassin d'Ouarzazate (Maroc). I. Introduction générale et Palaeoryctidae – *Palaeontographica, Abt A*, **224**, 3-6, 67-132.
- GHEERBRANT E. (1993) – Premières données sur les mammifères «Insectivores» de l'Yprésien du bassin d'Ouarzazate (Maroc : site de N'Tagourt 2) – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **187**, 2, 225-242.
- GHEERBRANT E. (1994) – Les mammifères paléocènes du bassin d'Ouarzazate (Maroc). II. Todralestidae (Eutheria, Proteutheria) – *Palaeontographica, Abt A*, **231**, 4-6, 133-188.
- GHEERBRANT E. (1995) – Les mammifères paléocènes du bassin d'Ouarzazate (Maroc). III. Adapisoriculidae et autres mammifères (Carnivora, ?Creodonta, Condylarthra, ?Ungulata et *incertae sedis*) – *Palaeontographica, Abt A*, **237**, 1-4, 39-132.
- GHEERBRANT E. (2010) – Primitive African ungulates («Condylarthra» and Paenungulata). In: L. Werdelin, & W.J. Sanders, Eds, *Cenozoic Mammals of Africa – The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London*, 563-571.
- GHEERBRANT E., CAPPETTA H., FEIST M., JAEGER J.-J., SUDRE J., VIANEY-LIAUD M. & SIGÉ B. (1992) – La succession des faunes de vertébrés d'âge paléocène supérieur et éocène inférieur dans le bassin d'Ouarzazate. Portée biostratigraphique et paléogéographique. – *Newsletters Stratigraphy*, **28**, 1, 33-58.
- GHEERBRANT E., IAROCHENE M., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2006) – Early African hyaenodontid mammals and their bearing on the origin of the Creodonta – *Geological Magazine*, **143**, 475-489.
- GHEERBRANT E., SUDRE J. & CAPPETTA H. (1996) – A Palaeocene proboscidean from Morocco. – *Nature*, **383**, 68-71.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H. & BIGNOT G. (1998a) – *Phosphatherium escuilliei* du Thanétien du bassin des Ouled Abdoun (Maroc), plus ancien proboscidiien (Mammalia) d'Afrique – *Geobios*, **30**, 247-269.

- GHEERBRANT E., SUDRE J., SEN S., ABRIAL C., MARANDAT B., SIGÉ B., & VIANEY-LIAUD M. (1998b) – Nouvelles données sur les mammifères du Thanétien et de l'Yprésien du bassin d'Ouarzazate (Maroc) et leur contexte stratigraphique – *Palaeovertebrata*, **27**, 155-202.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., CAPPETTA H., MOURER-CHAUVIRÉ C., BOURDON E., IAROCHE M., AMAGHZAZ M., BOUYA B. (2003) – Les localités à mammifères des carrières de Grand Daoui, bassin des Ouled Abdoun, Maroc, Yprésien ; premier état des lieux – *Bulletin de la Société Géologique de France*, **174**, 273-279.
- GHEERBRANT E. & RAGE J.-C. (2006) – Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **241**, 224-246.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., TASSY P., AMAGHZAZ M., BOUYA B. & IAROCHE M. (2005b) – Nouvelles données sur *Phosphatherium escuilliei* de l'Eocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lophodontes – *Geodiversitas*, **27**, 239-333.
- GMIRA S. (1995) – Étude des chéloniens fossiles du Maroc – *Cahiers de Paléontologie*, 140 p.
- GINGERICH P.D. (2006) – Environment and evolution through the Paleocene-Eocene thermal maximum – *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 5, 246-253.
- HERBIG H.-G. (1986) – Lithostratigraphisch-fazielle Untersuchungen im marinen altertiär südlich des Zentralen hohen Atlas (Marokko) – *Berliner paläobiologische Abhandlungen*, (A), **66**, 343-380.
- HERBIG H.-G. (1991) – Das marine Paläogen am Südrand des Zentralen Hohen Atlas und im Mittleren Atlas Marokkos - Ein Schlüssel zur Paläogeographie und Paläotektonik im Atlas-Tectogen – *Nach. Dt. Geol. Res.*, **9**, **156**, 42-43.
- HERBIG H.-G. & GREGOR H.-J. (1990) – The mangrove-forming palm *Nypa* from the early Paleogene of southern Morocco. Paleoenvironment and paleoclimate – *Géologie Méditerranéenne*, **27**, 2, 123-137.
- HERBIG H.-G. & TRAPPE J. (1994) – Stratigraphy of the Subatlas Group (Maastrichtian-Middle Eocene, Morocco) – *Newsletter on Stratigraphy*, **30**, 3, 125-165.
- HUBERT N. (1984) – Etude d'un gisement à vertébrés du Maroc : le Thanétien d'Ilimzi – Mem. DEA de l'Université Paris 86, 1-16. (*inédit*).
- HOOKER J.-J., RUSSELL D. E. & PHELIZON A. (1999) – A new family of Plesiadapiformes (Mammalia) from the Old World Lower Paleogene – *Palaeontology*, **42**, 377-407.
- LAPPARENT DE BROIN F. de (2000) – African chelonians from the Jurassic to the Present. A preliminary catalog of the African fossil chelonians – *Palaeontologia Africana*, **36**, 43-82.

- MAHBOUBI M., AMEUR R., CROCHET J.-Y. & JAEGER J.-J. (1986) – El Kohol (Saharan Atlas, Algeria): A new Eocene mammals locality in northwestern Africa – *Palaeontographica*, **192**, 1/3, 15-49.
- MEBROUK F., MAHBOUBI M., BESSEDIK M. & FEIST M. (1997) – L'apport des charophytes à la stratigraphie des formations continentales paléogènes – *Geobios*, **30**, 2, 171-177.
- MOHR B. & FECHNER G. (1986) – Eine eozäne Mikroflora (sporomorphae und dinoflagellaten-zysten) aus der südatlas-randzone westlich Boulmane du Dadès (Marokko) – *Berliner paläobiologische Abhandlungen A*, 381-414.
- MORET L. (1938) – Contribution à la paléontologie des couches crétacées et éocènes du Versant sud de l'Atlas de Marrakech – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, (mém. paléont. n°11), **49**, 1-77.
- PRASAD G.V.R., VERMAB O., GHEERBRANT E., GOSWAMI A., KHOSLAE A. & SAHNI A. (2009) – First mammal evidence from the Late Cretaceous of India for biotic dispersal between India and Africa at the KT transition – *Comptes Rendus Palevol*, **9**, 63-71.
- ROCH E. (1939) – Description géologique des montagnes à l'Est de Marrakech – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **51**, 1-438.
- SEIFFERT E.R., SIMONS E.L., RYAN T., BOWN T.M. & ATTIA Y. (2007) – New remains of Eocene and Oligocene Afrosoricida (Afrotheria) from Egypt, with implications for the origin(s) of afrosoricid zalambdodonty – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, 963-972.
- SIGÉ B., JAEGER J.-J., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M. (1990) – *Altiatlasius koulchii* n.gen., n.sp. primate omomyidé du Paléocène supérieur du Maroc, et les origines des euprimates – *Palaeontographica*, Abt A, **214**, 31-56.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. (1991) – First evidence of Multituberculata (Mammalia) in the Mesozoic of Africa – *Neue Jahrbuch und Geologie Paläontologie Mh.*, **2**, 119-125.
- SILCOX M.T. (2001) – A phylogenetic analysis of Plesiadapiformes and their relationship to Euprimates and other archontans – Unpublished Ph.D. dissertation, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland, 728 p.
- SMITH T., BAST E. & SIGÉ B. (2009) – Adapisoriculid mammals from the Paleocene of Hainin (Belgium) shed light on the phylogenetic affinities of the enigmatic arboreal Cretaceous *Deccanolestes* from the Deccan traps of India – *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**, suppl. 3 (Abstracts), p.183A.
- SOLÉ F., GHEERBRANT E., IAROCHENE M., AMAGHZAZ M. & BOUYA B. (2009) – Further evidence of the African antiquity of hyaenodontid ("Creodonta", Mammalia) evolution – *Zoological Journal of the Linnean Society*, **156**, 827-846.

- STORCH G. (2008) – Skeletal remains of diminutive primate from the Paleocene of Germany. – *Naturwissenschaften*, **95**,(10), 927-930.
- STROUGO A., CAPPETTA H. & ELNAHASS. (2007) – A remarkable Eocene ichthyofauna from the El Gedida glauconitic sandstone, Bahariya oasis, Egypt, and its stratigraphic implications – *Middle East Research Center, Ain Shams University, Earth Science Series*, **21**, 81-98.
- SUDRE J., JAEGER J.-J., SIGÉ B. & VIANEY-LIAUD M. (1993) – Nouvelles données sur les condylarthres du Thanétien et de l'Yprésien du bassin d'Ouarzazate (Maroc) – *Geobios*, **26**, 5, 609-615.
- TABUCE R., ADNET S., CAPPETTA H., NOUBHANI A. & QUILLVÉRÉ F. (2005) – Aznag (bassin d'Ouarzazate, Maroc), nouvelle localité à sélaciens et mammifères de l'Eocène moyen d'Afrique (Lutétien) – *Bulletin de la Société géologique de France*, **176**, 381-400.
- TRAPPE J. (1991) – Stratigraphy, facies distribution and paleogeography of the marine Paleogene from the western High Atlas, Morocco – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **180**, 3, 279-321.
- TRAPPE J. (1992) – Microfacies zonation and spatial evolution of carbonate ramp: marginal Moroccan phosphate sea during the Paleogene – *Geologische Rundschau*, **81**/1, 105-126.
- WEIJERMARS R. (1987) – A revision of the Eurasian-African plate boundary in western Mediterranean – *Geologische Rundschau*, **76**, 667-676.
- ZACK S., PENKROT T.A., KRAUSE D.W. & MAAS M.C. (2005) – A new appheliscine “condylarth” mammal from the late Paleocene of Montana and Alberta and the phylogeny of the “hyopsodontids” – *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**, 809-830.

Mammifères du Néogène continental du Maroc : Faunes, biochronologie et paléobiogéographie

Samir ZOUHRI¹, Mouloud BENAMMI², Denis GERAADS³,
Siham EL BOUGHABI¹

- 1 Laboratoire de Géosciences, Faculté des Sciences, Université Hassan II-Casablanca, Km 8, route d'El Jadida, BP 5366 Maârif, 20100 Casablanca, Maroc
- 2 Institut international de Paléoprimatologie et de Paléontologie Humaine, UMR CNRS 6046, Université de Poitiers, Poitiers, France
- 3 Sorbonne Universités - CR2P - MNHN, CNRS, UPMC-Paris6, CP 38, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France

► **Mots-clés** – Mammifères, Néogène, Biochronologie, Paléobiogéographie, Maroc.

► **Résumé** – Le Néogène continental au Maroc est essentiellement restreint au domaine atlasique et anti-atlasique. Il est reconnu dans les Hauts-plateaux, les grandes cuvettes de la Bahira de Tadla, de la Haute et la Moyenne Moulouya et de la plaine de Taourirt-Guercif ; dans le flanc sud du Haut-Atlas central où le Cénozoïque continental est connu dans le bassin d'avant-pays de Ouarzazate et dans les nappes d'Aït Kandoula et d'Aït Sedrat. Le Néogène continental affleure aussi dans les talus des Hamadas du Guir et du Draa. Plus au sud, dans le Sahara marocain, des formations continentales cartographiées sous le nom de Tertiaire indifférencié, qui comblent des dépressions formées dans des terrains plus anciens, seraient d'âge néogène. Les localités à mammifères du Néogène du Maroc sont aujourd'hui relativement nombreuses depuis la découverte au cours de ces deux dernières décennies de plusieurs gisements. La plupart des gisements mio-pliocènes proviennent de formations dans des bassins continentaux (Aït Kandoula, Ouarzazate, Moyenne Moulouya, etc.) et ont livré presque exclusivement des micromammifères. Seuls les gisements karstiques de Beni Mellal et d'Ahl Al Oughlam peuvent être considérés comme de vrais gisements à macromammifères néogènes du Maroc. L'ensemble des données acquises sur les gisements à mammifères du Néogène continental au Maroc permet de mieux appréhender la stratigraphie des bassins sédimentaires mio-pliocènes au Maroc et d'établir des corrélations entre ces localités fossilifères. En revanche, ces gisements ne sont pas répartis stratigraphiquement de manière régulière de façon à jalonner les différents étages de cette période. L'étude magnétostratigraphique de différentes sections dans le bassin d'Aït Kandoula a permis de corréler ces localités avec l'échelle géomagnétique grâce aux données biochronologiques et/ou radiométriques et d'attribuer des âges précis aux gisements. Les localités du Miocène inférieur sont inconnues. Celles du Miocène moyen



appartiennent au Mellalien, ce qui correspond à la biozone MN6 -MN7/8 en Europe. Les localités du Miocène supérieur sont plus nombreuses et se répartissent entre la biozone MN10 et MN13. Les localités de la fin du Miocène et le début du Pliocène documentent les échanges de faune entre l'Europe du Sud-Ouest et l'Afrique du Nord. Les localités du Pliocène sont peu nombreuses et particulièrement celles ayant fourni des macromammifères.

Neogene mammal localities of Morocco: Faunas, biochronology and paleobiogeography

Introduction

Continental Neogene outcrops in Morocco occur mainly in the Atlas and Anti-Atlas region. The continental Neogene and particularly Miocene and Pliocene mammal localities of Morocco are not abundant but their number has greatly increased following the discovery of numerous new localities over the past two decades. All sites range from the upper Middle Miocene to the uppermost Pliocene. In addition, and as in all other countries of North Africa, large mammal faunas are relatively poorly documented in Morocco. Most of these localities have yielded almost exclusively small mammals. Only the karstic localities of Beni Mellal and Ahl al Oughlam, and the subaerial deposits at Tizi N'Tadderht, a locality recently discovered in the Ouarzazate Basin [Zouhri *et al.*, 2012], can be considered true macromammal localities. In the present work all available data about the continental Mio-Pliocene mammals localities of Morocco are reported, with their faunal list, and chronological and biostratigraphical data.

Vertebrate localities

Miocene

Early Miocene

Early Miocene mammals have not been recorded from Morocco. This is probably not due only to limited field research, as no mammal locality of this period have been reported from the well-studied Ouarzazate and Aït Kandoula basins, where the Miocene outcrops extensively.

Middle Miocene

The Middle Miocene of North Africa is poor in mammal localities. Most of the localities are in Morocco. All of them are restricted to the end of the Middle Miocene period, being equivalent to European zones MN6 - MN7/8. Only Azdal has a magnetostratigraphic calibration that allowed to assign an absolute age to the four fossil levels of this site (see below).



Beni Mellal has yielded both large and small mammals. This locality is clearly most recent than other Middle Miocene sites of North Africa, such as Wadi Moghara in Egypt [Miller, 1999] and Jebel Zelten in Libya [Savage, 1990; Wessels *et al.*, 2003]. In Morocco, it remains the only Middle Miocene site that has yielded large mammals. The deposits are now considered as of late middle Miocene age (about 14 to 13 Ma). The fossil material from Beni Mellal was first studied by Lavocat [1961], Brunet [1961], and Hoffstetter [1961]. Most groups were later subject to detailed study or review [Rage, 1976; Vergnaud-Grazzini, 1966; Brunet 1971; Rich, 1972; Heintz, 1973; 1976; Remy, 1976; Janvier and de Muizon, 1976; Mein and Sigé, 1976; Jaeger; 1977a; Ginsburg, 1977a and b] and recently by Butler [2010], Werdelin and Peigné [2010], and Sanders *et al.*, [2010].

On the southern slope of the Central High Atlas, Cenozoic continental deposits are known from the Ouarzazate foreland basin and the Aït Kandoula and Aït Sedrat napes (fig.1). The only Middle Miocene site in the Aït Kandoula basin is Azdal, located about 3.5 km north of the village of Toundout in the western part of Aït Kandoula basin (fig. 3). Four superposed fossiliferous loci (Azdal 1, 3, 6 and 7) have been identified in the Azdal sequence [Benammi, 2006] (fig. 2). It yielded mainly insectivores and rodents (see faunal list in Annex). Magnetostratigraphic data allowed placing these four levels between Chrons C5An.2n and C5AAn, indicating 13.1 to 12.2 million years age limits [Benammi and Jaeger, 2001; Benammi, 2006] (fig. 5).

In the cuvette of “Moyenne Moulouya” (Eastern Moroccan Meseta), the discovery of a rodent fauna in the lower levels of the continental series of Jebel Rhassoul [Benammi and Jaeger, 1996; Benammi, 1997] (fig.2) has allowed to assign a late middle Miocene age to this locality, thereby settling the debate about the age of this important series of the continental basin of Missouri. In general, species described in this deposit (see faunal list in Annex) indicate a very open and semi arid environment [Benammi, 1997]. In the same area, Bourcart [1937], and Ennouchi and Jeannette [1954] had previously reported a few teeth of “*Hipparion sensu lato*” that may come from the upper level of this sequence, south of Camp-Berteaux. The presence of “*Hipparion*” in this upper level of Jebel Rhassoul sequence would indicate a late Miocene or Pliocene age.

The karstic locality of Pataniak 6 is located near Jebel Irhoud in the Jebilet, Rehamna (Western Moroccan Meseta) [Jaeger 1974 and 1977b]. This site has yielded a fauna composed of insectivores, bats and rodents [Jaeger, 1977b]. The absence of Muridae and the faunal composition (see faunal list in Annex) intermediate between those of the late middle Miocene localities of Beni Mellal and Azdal and the early Vallesian localities of North Africa allowed to assign to Pataniak 6 an age immediately anterior to the early Vallesian [Jaeger, 1977b; Jaeger *et al.*, 1973].

Late Miocene

The late Miocene of Morocco is richer in mammal faunas, including both Vallesian (~Final Serravalian-lower Tortonian) and Turolian (~upper Tortonian-Messinian) localities. Nevertheless, Vallesian localities are few and are limited to three:

The locality of Oued Zra is located in the basin of the same name in the northeast of the central Middle Atlas, on the left bank of the Oued Sbou [Jaeger and Martin, 1971]. It provided a fauna of small mammals and amphibians (see faunal list in Annex). Martin and Jaeger [1971] assigned a Vallesian age to this locality on the basis of the presence of a primitive murine, *Progonomys cathalai* Schaub, 1938 associated with a new Cricetidae, *Zramys haichai* Jaeger and Michaux, 1973. In addition, Oued Zra also allowed to assign an upper middle Miocene age to Beni Mellal and to distinguish three chronological divisions in the Middle and Upper Miocene of the North Africa [Jaeger *et al.*, 1973]. Oued Zra also yielded amphibians but only Discoglossids have been studied in detail [Hossini, 2000].

The fossiliferous localities referred to as Afoud (1 to 8) are located in the eastern Aït Kandoula basin northeast of the “New Village”. The middle Vallesian fossiliferous locality is at the bottom of the sequence, 500 meters above the dolomitic bedrock. It is inserted in yellow clay gypsum. In addition to rodents [Benammi *et al.*, 1995; Benammi, 2001] this locality yielded indeterminate bones of Proboscidea [Remy and Benammi, 2006] and hipparions (see faunal list attached). The Oued Tabia locality is located in the Ait Kandoula basin. The fossils come from two different levels. Both facies have yielded teeth and bones of rodents and large mammals including two “*Hipparion* s. l. The second fossiliferous level is located about twenty meters above the first. It consists of a 50 centimeter-thick marly limestone layer that yielded remains of a single species of rodent, *Progonomys cathalai*, also present in the other level [Benammi *et al.*, 1995].

In contrast to Vallesian ones, Turolian localities are relatively numerous. Most of them yielded exclusively microvertebrates. Two Turolian localities are from the upper levels of the Neogene basin of Ouarzazate. The locality of Taskourift has yielded only remains of characteristic rodents of the Upper Miocene of North Africa (see faunal list in Annex). PAM 207 is another locality that has yielded only remains of small mammals. It is located northwest of the village of Amekchoud. This fauna is composed of six species (see faunal list attached) whose degree of evolution, by comparison with known species in other localities in Morocco and Algeria, confirms the absolute age of between 6.2 and 7.5 Ma that has been suggested for this locality [Teson *et al.*, 2010] by magnetostratigraphy.

Other Turolian localities have been reported in the Aït Kandoula basin [Benammi *et al.*, 1995]. The locality of “Afoud 7” is situated 170 m above the level that yielded the Vallesian locality “Afoud 6”. It yielded remains of gastropods, fish teeth and some rodents. A Turolian

age has been assigned to this deposit. In the same sequence, three others fossiliferous sites (Afoud 1, 2 and 5) have been identified. They yielded a small fauna and undetermined remains of large mammals (see faunal list in Annex). These three fossiliferous levels have an upper Turolian age [Benammi *et al.*, 1995].

Two other Turolian localities were reported by Benammi *et al.*, [1995] in the Aït Kandoula basin. In the locality of Azaghar, four fossiliferous levels have yielded Characeae, ostracods, gastropods, fish teeth and bone fragments of small mammals. Only the lower level, located 120 meters below a cinerite level dated to 5.9 Ma, has yielded a tooth of *Zramys* cf. *hamamai* and a few tooth fragments of murids [Benammi *et al.*, 1995]. The locality of Wanou, whose fauna is poorly known, was dated to the middle to late Turolian by Görler Zucht (1986) and to between middle Turolian and lower Pliocene by Benammi *et al.*, [1995].

In the Taza-Guercif basin, the locality of Khendek el Ouaich is located 17 km south of Guercif city [Jaeger, 1977b] (fig.19). The fauna of this locality (see faunal list in Appendix) comes from lagoonal-lacustrine deposits assigned by Van Leckwijck and Marçais [1935] to the Messinian and correlated by Bourcart [1937] and Choubert [1945] with the Melka-el-Ouidane Formation and dated indirectly from 7.4 million years Choubert *et al.*, [1968]. The Khendek el Ouaich fauna has a significant biochronological interest because it allows accurate correlation with the Upper Miocene marine formations [Jaeger, 1977b].

The locality of Tizi N'Tadderht is located in the southern Ouarzazate basin. It is the first true large mammal locality in the upper Miocene of Morocco and it helps filling a gap in the knowledge of Neogene faunas in North Africa [Zouhri *et al.*, 2012]. The fauna includes especially a new medium-sized caprine (a group that is rare in Africa) with spiral horns, *Skouriaia helicoides* [see Geraads *et al.*, 2012] and a very small "Hipparion" form not previously reported from Africa, aff. *Cremohipparion periafricanum*. A late Miocene age, corresponding to the European Turolian Mammal age was suggested for this locality [Zouhri *et al.*, in press].

Zidania is another locality reported in the Tadla plain on the bank of the Oum Rbia river between the cities of Tadla and Beni Mellal. It yielded Proboscidean remains attributed to *Tetralophodon longirostris* by Coppens *et al.*, [1978] and Sanders *et al.*, [2010] and placed in the Miocene by these authors.

Miocene / Pliocene boundary

Two interesting localities have been placed at the Miocene Pliocene boundary. The locality of Ain Guettara in the southern Guercif basin (High Moulouya, Eastern Morocco) is located on top of a continental formation overlying Tortonian marine deposits and overlain by detritic formations assigned to the Pliocene [Brandy and Jaeger, 1980]. The base of this same formation contains the late Miocene locality of Khendek el Ouaich [Jaeger, 1977b]. The small mammals

fauna discovered in this locality would have a Mio-Pliocene age. It is one of the first evidences for African–Iberian exchanges through the Gibraltar Strait [Brandy et Jaeger, 1980]. The karstic locality of Lissasfa in the region of Casablanca has provided some remains of large mammals and a rich and interesting collection of small mammals including mostly rodents [Geraads, 1998; Raynal *et al.*, 1999] that can be attributed to taxa that testify to important exchanges with Europe (see faunal list in Annex). The rodent assemblage from Lissasfa is quite unique compared to other faunas of similar age in the Maghreb, hence the difficulty to date accurately this locality, but it must be close to the Mio-Pliocene boundary [Geraads, 1998].

Pliocene

Three Pliocene localities are known in the Ait Kandoula basin [Benammi, 1995]. The Azib locality yielded some fragmentary remains of large mammals associated with rodents (see faunal list in Appendix) which allow assigning a Mio-Pliocene or an early Pliocene age to this locality [Benammi, 1995]. Afoud 8 is located 20 meters above the cineritic layer dated to 6 Ma. The fauna consists of small mammals (rodents and lagomorphs), some of which have European affinities, and of a small hipparion (see faunal list attached). The Aghouri locality has yielded *Paraethomys* cf. *anomalus* teeth associated with a few teeth of *Prolagus* cf. *michauxi* and giraffid molars (*Sivatherium maurusium*). The composition of this fauna is characteristic of the Middle to Upper Pliocene of the Maghreb [Benammi *et al.*, 1995]. In the right bank of the Tensift River near the city of Safi, the locality of “Khemis” has yielded Proboscidean remains, a rhinoceros tooth fragment [Michel, 1988] and especially a rodent cranium that has allowed Aguilar and Michaux [1990] to identify a new species of Cricetidae, *Lophiomys maroccanus* and to suggest a Pliocene age for this locality.

Pliocene / Pleistocene boundary

The Ahl al Oughlam locality is located in the suburbs of Casablanca [Biberson, 1961; Raynal *et al.*, 1990]. It is the richest late Neogene North African site and one of the most important of all Africa because it yielded more than a hundred vertebrate species, most of them Mammals [Geraads *et al.*, 1998] (see faunal list in Annex). The age of this locality has been estimated at 2.5 Ma by Raynal *et al.*, [1990] and Geraads *et al.*, [1998]. However, although the site is roughly contemporary with the famous East African localities, there is no evidence whatsoever of human presence. Most groups from Ahl al Oughlam have been studied in detail.

Biochronology

The succession of many well-dated fossil Mammals localities offers the basis for a reliable continental biochronology from the late middle Miocene until the top of Pliocene of Morocco. Early Miocene mammal localities are unknown. All Middle Miocene localities are concentrated at the end of this period. Magnetostratigraphic correlations in the Ait Kandoula basin allowed assigning the four superposed fossiliferous loci of the Azdal section between Chrons C5An.2n and C5AAn, (about 13 and 12.4 Ma). Consequently, an absolute age of 13 Ma has been attributed to the basal deposit (Azdal 1) and an age prior to 12.4 Ma for the others [Benammi, 1997; Benammi and Jaeger, 2001]. The Beni Mellal microfauna that is more or less similar to a Azdal [Benammi, 2004] (tabl.1) would have the same age, 13 Ma. These two localities (Beni Mellal and Azdal) would then be contemporaneous with the end of zone MN 6 of the European mammalian biochronology [Garces *et al.*, 1996; Krijgsman *et al.*, 1996]. The numerous species of Pataniak 6 (Jaeger, 1974) show a stage of evolution intermediate between those of Beni Mellal and those of Vallesian localities such as Bou Hanifia in Algeria or Oued Zra in Morocco. An age just prior to the early Vallesian was assigned to Pataniak 6 [Jaeger *et al.*, 1973; Jaeger, 1977b]. The comparison of the microfauna of Jebel Rhassoul with the previous localities led Benammi [1997] to assign it a middle Miocene age, slightly most recent than Beni-Mellal but earlier than Pataniak 6.

The Upper Miocene is imperfectly marked by microfauna localities. Large mammal localities dated from this period are almost nonexistent in Morocco. The Vallesian rodents are known in three localities: Oued Zra (Early Vallesian), Oued Tabia and Afoud 6 (Middle Vallesian). The Turolian is known in many sites in the Ait Kandoula basin (Afoud 1, 2, 5, 7; Azaghar and Wanou) but also in Taskourift (Ouarzazate basin) and Khendek el Ouaich (Taza-Guercif Basin). The localities of the Ouarzazate Basin: Taskourift, PAM207 and Tizi N'Tadderht, were placed in the middle to late Turolian, while the sites of Afoud 1, 2 and 5 of the of Ait Kandoula basin have a late Turolian age [Benammi and *et al.*, 1995]. The Tizi N'Tadderht is the only locality yielding a large vertebrate assemblage in the upper Miocene of Morocco.

Pliocene localities are exceptional in the North Africa. Two interesting Moroccan localities: Ain Guettara [Brandy and Jaeger, 1980] and Lissasfa [Geraads, 1998 and 2002] have in common to provide an evidence of small mammal exchanges between Europe and North Africa at the Miocene Pliocene boundary. Azib in the Ait Kandoula basin is another potential locality from this period (Mio-Pliocene or Pliocene). Two others localities from Ait Kandoula basin are Afoud 8, placed in the Pliocene, and Aghouri dated to the middle to late Pliocene [Benammi *et al.*, 1995]. Two others coastal plateau localities are Khemis (Safi area), and Ahl al

Oughlam (north of Casablanca). The age of the first is uncertain while an earliest Pleistocene age was attributed to Ahl al Oughlam

Biogeography

In Africa, the mammalian faunas from the Early Miocene to early middle Miocene are well-known to have undergone significant exchanges with Eurasia, with the arrival of ruminants, suoids, rhinoceroses, several carnivore families, and the first emigration of Proboscidea. There are no significant differences between the large mammal faunas of North and East Africa in the Early and Middle Miocene, in spite of the open character of the poorly known late middle Miocene North African faunal assemblages [Thomas, 1979]. Middle Miocene rodent faunas of North Africa are generally dominated by immigrants from Eurasia or tropical Africa [Jaeger, 1977b]. During the Middle Miocene and Late Miocene North Africa faunas have evolved locally, acquiring an endemic character. Later, the arrival of an Asian murine, *Progonomys cathalai*, which marks the beginning of the Vallesian [Jaeger, 1977b], reduces this endemism, but it reappears in the lower and middle Turolian. On the contrary, in the Upper Turolian, several localities yielded species with south-western European affinities [Brandy and Jaeger, 1980; Benammi, 2001; Geraads, 1998a et b], while north-western African species were discovered in south-western European contemporaneous sites [De Bruijn, 1974; Jaeger *et al.*, 1977, Aguilar *et al.*, 1984 and 1991, Moya-Sola and Aguir, 1990 and Coiffait, 1991]. The lower Pliocene faunas of North Africa display similarities with Eastern and Central African. In the upper Pliocene, Eurasian influences have remained marginal, and most faunal exchanges occur with the rest of Africa [Geraads 1998, 2009].

ثدييات المغرب :

التنوع القديم، التأريخ والانتشار الجغرافي للإحيائيين

كلمات مفتاح - ثدييات، التأريخ الإحيائي لنظام الحياة الجديدة (نيوجين)، الانتشار الإحيائي القديم، المغرب.

ملخص - يقتصر نظام الحياة الجديدة (النيوجيني) القاري بالمغرب، أساسا، على مناطق مرتفعات الأطلس الكبير والصغير، ويوجد بالهضاب العليا، بالأحواض الكبيرة للبحيرة وتادلة، بملوية العلوي والأوسط، بسهل تاوريرت وكركسيف وبالواجهة الشرقية الجنوبية لجبال الأطلس الكبير، وفيما يخص هذا الأخير، فرواسب حقب الحياة الحديثة (السينوزوي) القاري معروضة، خصوصا، بأحواض الأراضي الأمامية لأحواض ورزازات وآيت قندولة وآيت سدرات، ويظهر النيوجين أيضا على السطح بمنحدرات حمادات الكير ودرعة، جنوبا، في الصحراء المغربية، قد تكون التكوينات القارية التي لم يتم خديدها جيولوجيا بشكل دقيق وتم وضعها في "الحقب الثالث الغير المتميز" والتي عملت على ملء المنخفضات الحديثة بالصخور الأقدم، قد تكون من عمر النيوجيني.

الأماكن التي تحتوي على بقايا الثدييات لعصر النيوجيني هي الآن متعددة نسبيا منذ اكتشافها، خلال العقدين الأخيرين، العديد من المواقع. معظم رواسب العصر الأوسط والحديث موجودة ضمن تكوينات قارية لعدة أحواض (آيت قندولة، ورزازات، ملوية الأوسط، الخ...) وقد أعطت، تقريبا بشكل حصري، بقايا صغيرة للثدييات، ويمكن اعتبار الرواسب الكارستية لمنطقتي بني ملال وأهل ألوغلام؟ فقط كودائع حقيقية لثدييات النيوجيني (من الحجم الكبير، تمكن البيانات المكتسبة على مواقع الثدييات من فهم أفضل لاستغرافية الأحواض الرسوبية للعصر الأوسط والحديث وأيضاً ربط وتحديد العلاقات الاستغرافية بين المواقع الاستغرافية، على الرغم من عدم تراتب التكوينات بشكل منتظم يمكن من تعيين الأعمار ووضع مختلف الطوابق الاستغرافية لهذه الفترة، وقد مكن دمج معطيات التأريخ الإحيائي بالمعطيات المحصل عليها من الدراسة المنجزة أخيراً حول الاستغرافية المغناطيسية لحوض آيت قندولة، مكن، من خلال المقارنة مع السلم الاستغرافي المغناطيسي المرجعي، من توضيح العلاقات الاستغرافية وإعطاء أعمار رقمية لثلاث المواقع.

مواقع العصر الأوسط (المبوسين) الأسفل غير معروفة وتنتمي مواقع المبوسين الأوسط للطابق الماللي الذي يتطابق مع المجالات الإحيائية م ن 6 و م ن 7/8 الأوربية، بينما هي أكثر عدداً مع نهاية المبوسين وتتموقع بين المجالات الإحيائية م ن 10 و م ن 13، وهناك تبادل الحيوانات بين جنوب أوروبا وشمال أفريقيا كان قد حدث خلال الفترة الممتدة من المبوسين المتأخر إلى العصر الحديث (البليوسين) المبكر، مواقع البليوسين هي قليلة وخاصة تلك التي تحتوي على ثدييات من الحجم الكبير.

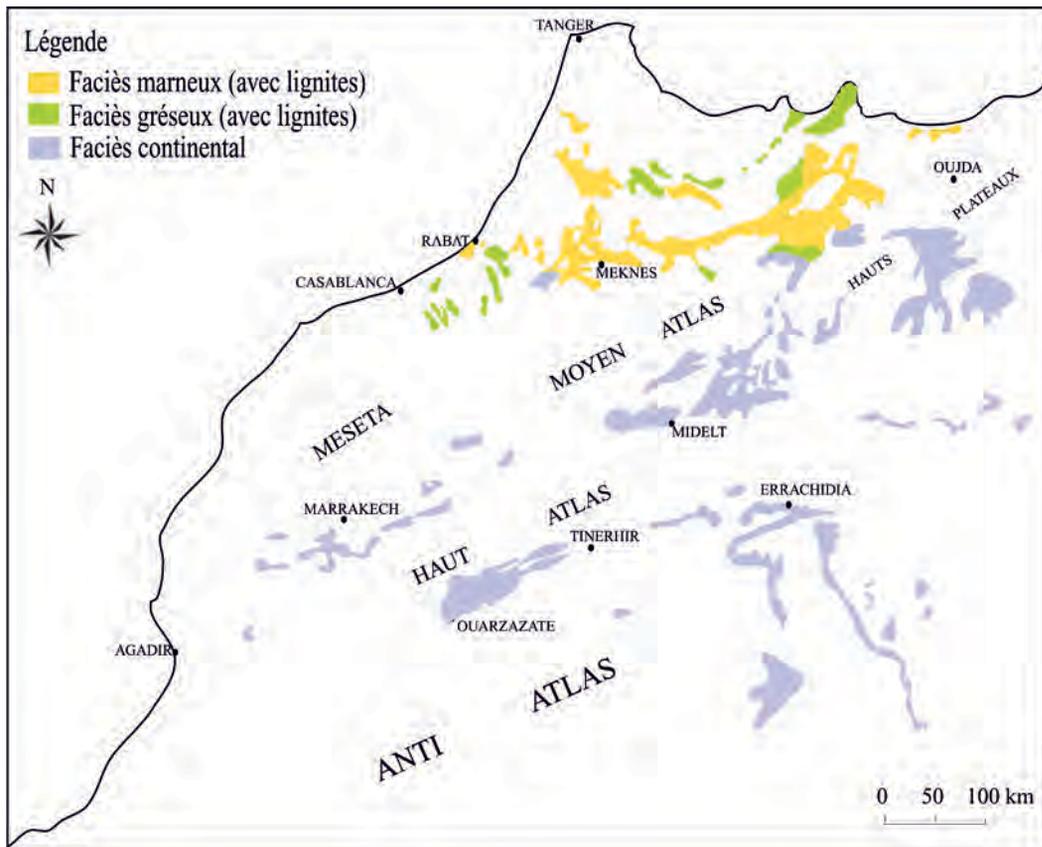
Définition du Néogène

Le Néogène est la plus récente des deux périodes (systèmes) de l'ère Cénozoïque. Il débute il y a environ 23 millions d'années (Ma) ; sa base est marquée par une inversion du champ magnétique terrestre connue sous le nom de Chron C6n.2n. Traditionnellement, le système Néogène est constitué de deux séries : le Miocène (de 23 à 5,3 Ma) et le Pliocène (de 5,3 à 1,8 Ma), chacune d'entre elles étant constituée de plusieurs étapes. Toutefois et selon la tendance actuelle, le Néogène a été étendu jusqu'à l'Actuel [Gradstein *et al.*, 2004 ; Lourens *et al.*, 2004 ; Aubry *et al.*, 2005]. Le Quaternaire, en tant qu'unité climato-stratigraphique à signification chronostratigraphique spéciale, est alors considéré comme une sous période (sous système) du Néogène [Aubry *et al.*, 2005]. En outre, la nouvelle limite inférieure du Quaternaire, placée à -2,6 Ma, semble faire aujourd'hui l'unanimité [Pillans et Naish, 2004 ; Head *et al.*, 2008]. Dans son acception actuelle, le Néogène comprend alors quatre séries qui sont, de la plus ancienne à la plus récente : le Miocène, le Pliocène, le Pléistocène et l'Holocène. Seules les deux premières étapes sont abordées dans ce travail.

Le Néogène est la période au cours de laquelle la région méditerranéenne a acquis sa physiographie actuelle. Le moteur de son évolution est particulièrement géodynamique. En effet, la région méditerranéenne est située à la rencontre de cinq plaques tectoniques principales. Cette activité intense a entraîné de forts changements dans la géographie (l'orogénèse alpine, les variations du niveau des mers, la morphologie du bassin maritime) et dans l'environnement (climat, végétation, faune). Les changements climatiques qui ont évolué à partir de conditions tropicales vers le climat méditerranéen moderne ont déterminé la composition de la végétation et de la faune méditerranéennes actuelles.

Néogène continental du Maroc

Le Néogène continental au Maroc est essentiellement restreint au domaine atlasique et anti-atlasique (fig. 1). Des barrières montagneuses et des seuils élevés ont empêché des passages latéraux de faciès des domaines soumis aux transgressions marines avec les dépôts continentaux plus développés à l'intérieur du pays [Choubert, 1945]. Ces derniers se sont accumulés principalement dans des bassins intra-montagneux ou dans des systèmes de vallées creusées dans des terrains plus anciens. Ces dépôts continentaux variés et hétérogènes sont constitués par des conglomérats, des grès, des pélites, des marnes et des calcaires lacustres et palustres. De ce fait, le Néogène continental est reconnu dans les Hauts-plateaux



► **Figure 1.** Répartition des faciès du Néogène au Maroc septentrional.
Figure 1. Distribution of Neogene facies in Morocco.

avec les calcaires miocènes de Berguent [Gentil, 1918]. Il correspond également aux dépôts de comblement de grandes cuvettes synclinales comme celles de la Bahira de Tadla [Roch, 1950], de la Haute et Moyenne Moulouya et de la plaine de Taourirt-Guercif [Choubert, 1945]. Dans le flanc sud du Haut-Atlas central, le Cénozoïque continental est connu dans le bassin d'avant-pays de Ouarzazate et dans les nappes d'Aït Kandoula et d'Aït Sedrat [Roch, 1950 ; Gauthier, 1957 ; Görler et Zucht, 1986 ; Fraissinet *et al.*, 1988 ; Görler *et al.*, 1988 ; El Harfi *et al.*, 1996 et 2001 ; Benammi *et al.*, 1995 et 1996]. Le Néogène continental affleure aussi dans les talus des Hamadas du Guir et du Draa [Choubert, 1946]. Plus au sud, dans le Sahara marocain, des formations continentales cartographiées sous le nom de Tertiaire indifférencié, qui comblent des dépressions formées dans des terrains plus anciens [Gevin, 1962], seraient d'âge néogène.

► Les gisements à vertébrés néogènes au Maroc

Les localités à mammifères du Néogène du Maroc sont aujourd'hui relativement nombreuses depuis la découverte au cours de ces deux dernières décennies de plusieurs gisements notamment dans les bassins d'Aït Kandoula et le bassin de Ouarzazate. Cependant les gisements du Miocène inférieur sont inconnus jusqu'à présent. En outre et à l'instar de l'ensemble des autres pays du Nord de l'Afrique, les faunes des grands mammifères restent relativement peu documentées au Maroc. En effet, la plupart des gisements mio-pliocènes proviennent de formations dans des bassins continentaux (Aït Kandoula, Ouarzazate, Moyenne Moulouya, etc.) et ont livré presque exclusivement des micromammifères. Seuls les gisements karstiques de Beni Mellal et d'Ahl Al Oughlam peuvent être considérés comme de vrais gisements à macromammifères néogènes du Maroc.

Gisements miocènes

Miocène moyen

- *Beni Mellal*

Le gisement de Beni Mellal a été découvert par Lavocat en 1952 ; c'est le premier vrai gisement à micro et macrovertébrés du Miocène du Maroc. Ce gisement est clairement plus récent que d'autres sites du Miocène moyen d'Afrique du Nord, comme Wadi Moghara en Egypte [Miller, 1999] et Djebel Zelten en Libye [Savage, 1990 ; Wessels *et al.*, 2003]. Au Maroc, il demeure jusqu'à nouvel ordre l'unique site ayant livré des macrovertébrés du Miocène moyen. Lavocat [1952, 1956 et 1961] ainsi que Choubert et Faure-Muret [1961] avaient rapporté ce gisement dans un premier temps au Miocène supérieur. Mais, après avoir examiné les rongeurs, Jaeger [1977a] a conclu à un âge miocène moyen de Beni Mellal. Aujourd'hui ce gisement est placé au Miocène moyen supérieur (environ 13 Ma). Le matériel fossile de Beni Mellal a été étudié dans un premier temps par Lavocat [1961]. La plupart des groupes ont ensuite fait l'objet de description ou de révision détaillée.

Herpétofaune. – Beni Mellal est le premier gisement africain ayant livré une faune abondante de Squamates. Dans une première étude, Hoffstetter [1961] en a dégagé la physionomie. Cette étude a été ensuite complétée par Rage [1976] qui a décrit de nombreux taxons dont notamment trois nouvelles espèces de serpents. Les Amphibiens y sont représentés par cinq familles d'Anoures alors que les Urodèles sont totalement absents [Hecht *et al.*, 1961 ; Vergnaud-Grazzini, 1966] (cf. liste faunique en Annexe).

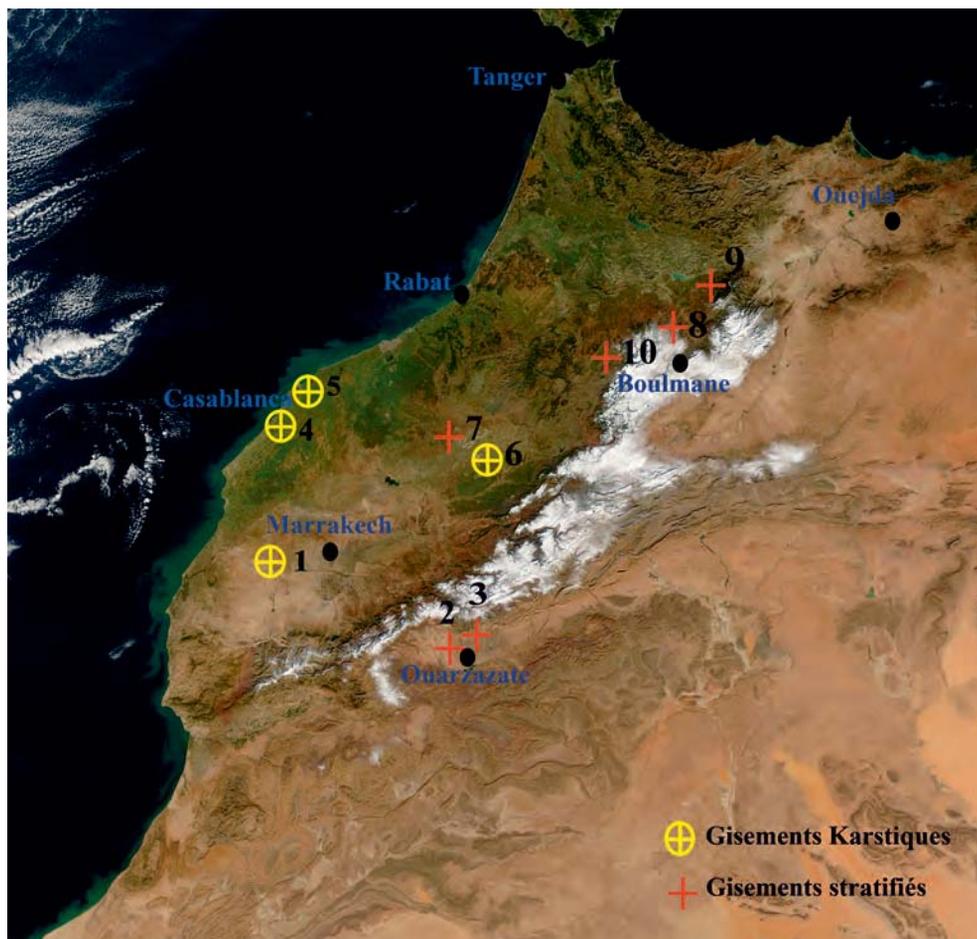
Oiseaux. – Le gisement de Beni Mellal est avec les gisements du Fayoum (en Egypte), de Jbel Zelten (en Libye) et de Bled Douarah (en Tunisie), l'une des rares localités du Néogène d'Afrique du Nord qui ont livré des fossiles d'oiseaux [Brunet, 1961 et 1971 ; Rich, 1972, Rasmussen *et al.*, 1987 entre autres].

Micromammifères. – Les rongeurs de Beni Mellal sont caractérisés par l'abondance des Cténodactylidés et des Cricétidés (cf. liste détaillée en Annexe). Ils ont permis à Jaeger [1977a] de confirmer l'âge anté-vallésien de ce gisement et l'existence d'une grande province nord-africaine à cette époque. Les lagomorphes sont représentés par une nouvelle espèce d'Ochotonidé, *Kenyalagomys mellalensis* [Janvier et Muizon, 1976]. L'assemblage des chiroptères de Beni Mellal correspond à une faune karstique typique. Il s'agit d'une faune moderne ayant de fortes affinités avec les formes néogènes européennes. La liste initialement établie par Lavocat [1961] a été enrichie par Sigé [1976] (cf. liste faunique en Annexe).

Macromammifères. – Les carnivores et les hyracoïdes de Beni Mellal ont fait l'objet de révision générale par Ginsburg [respectivement 1977a et b]. Les carnivores sont représentés essentiellement par des dents isolées. Sept formes dont un nouveau genre et trois nouvelles espèces ont été identifiées par Ginsburg [1977a]. La liste des carnivores de Beni Mellal établie par cet auteur comprend un ursidé, deux mustélidés, un viverridé, deux hyénidés et un félidé (cf. liste détaillée en Annexe). Le matériel des Hyracoïdes de Beni Mellal a permis à Lavocat [1961] d'identifier une nouvelle espèce, *Parapliohyrax mirabilis* dont Ginsburg [1977b] donne la description détaillée de la denture complète lactéale et définitive. Les proboscidiens sont représentés par un seul taxon initialement identifié comme *Deinotherium* sp. [Lavocat, 1961; Remy, 1976] et attribué par la suite à *Prodeinotherium hobleysi* [Andrews, 1911] par Sanders *et al.* [2010]. Les Bovidés sont représentés essentiellement par un petit nombre de restes de dents isolés et de phalanges qui n'avaient d'abord indiqué à Lavocat [1961] que l'existence de plusieurs espèces indéterminées de bovidés primitifs de taille moyenne ou petite, avant que Heintz [1973] n'identifie dans ce gisement un nouveau genre et une nouvelle espèce, *Benicerus theobaldi*, d'après une cheville osseuse. Le matériel de giraffidés a également permis à Heintz [1976] d'identifier une nouvelle espèce de girafe, *Palaeotragus lavocati*, probablement à côté d'une autre espèce (*Palaeotragus*, sp.), de taille plus petite et à caractères plus primitifs. Les quelques restes de rhinocéros trouvés à Beni Mellal ont été rapprochés d'un *Dicerotini* africain, *Paradiceros mukirii* par Guérin [1976] alors que les trois dents de Suidés ont été suffisantes à Ginsburg [1977c] pour identifier une nouvelle petite espèce du genre *Listriodon* (*L. juba*).

- *Azdal (bassin d'Aït Kandoula)*

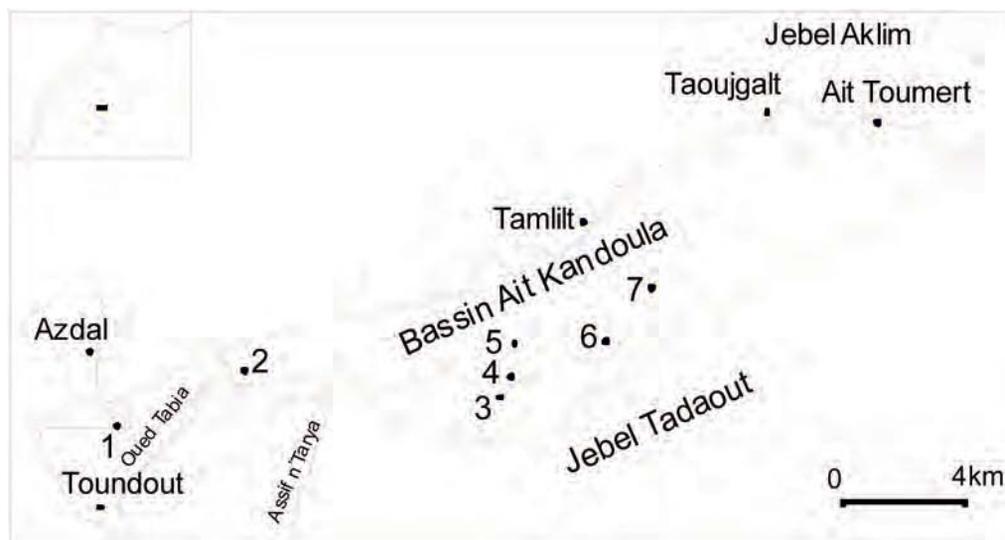
Ce gisement se situe à environ 3,5 km au nord du village de Toundout dans la partie occidentale du bassin des Aït Kandoula. La coupe d'*Azdal* repose en discordance sur une série



► **Figure 2.** Localisation des gisements néogènes à mammifères. 1 : Pataniak ; 2 : Bassin d'Ouarzazate (3 localités) ; 3 : Nappe d'Aït Kandoula (8) ; 4 : Lissasfa ; 5 : Ahl al Oughlam ; 6 : Beni Mellal ; 7 : Zidania ; 8 : Oued Zra ; 9 : Oued el Ouaich ; 10 : Jebel Rhassoul.

Figure 2. Localisation of Neogene mammal localities: Ouarzazate basin (3 localities); 3: Aït Kandoula nappe (8 localities); 4: Lissasfa; 5: Ahl al Oughlam; 6: Beni Mellal; 7: Zidania; 8: Oued Zra; 9: Oued el Ouaich; 10: Jebel Rhassoul.

rouge violacée formée essentiellement de grès et de conglomérats. Elle est formée de plusieurs ensembles d'épaisseur variable qui correspondent à une succession de deux milieux de dépôts, un milieu fluviatile et un milieu lacustre. Quatre locus fossilifères superposés (Azdal 1, 3, 6 et 7) ont été identifiés dans la coupe d'Azdal [Benammi, 2006, Fig. 2]. Les données magnétostratigraphiques permettent de situer ces quatre niveaux fossilifères entre les Chron C5An.2n et C5AAn, ce qui indique des âges limites entre 13,1 et 12,2 millions d'années [Benammi et Jaeger, 2001 ; Benammi, 2006, Fig. 5].

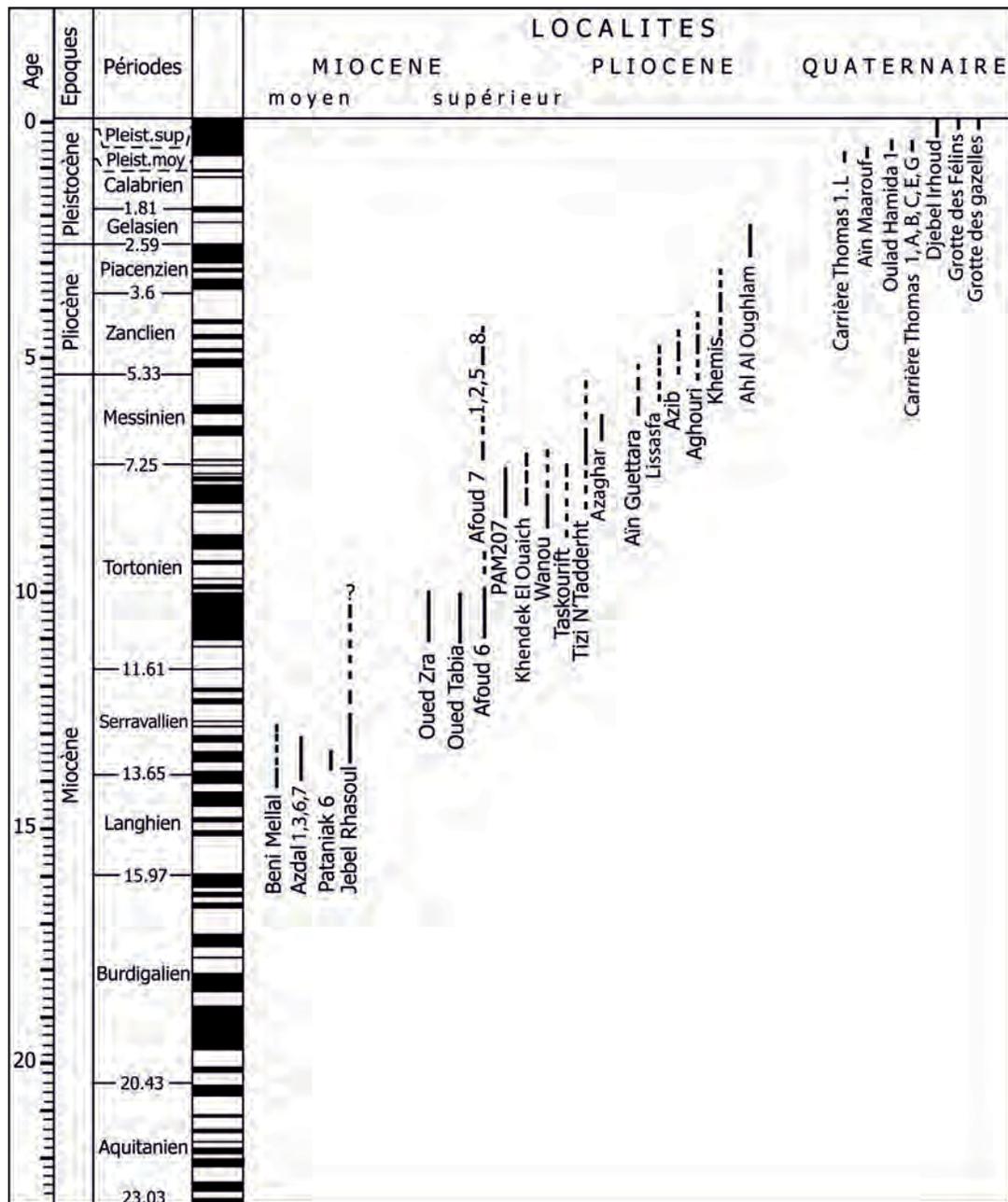


► **Figure 3.** Limites du bassin d'Aït Kandoula et localisation des gisements. 1 : Azdal ; 2 : Oued Tabia ; 3 : Wanou ; 4 : Azib ; 5 : Aghouri ; 6 : Azaghar ; 7 : Afoud.

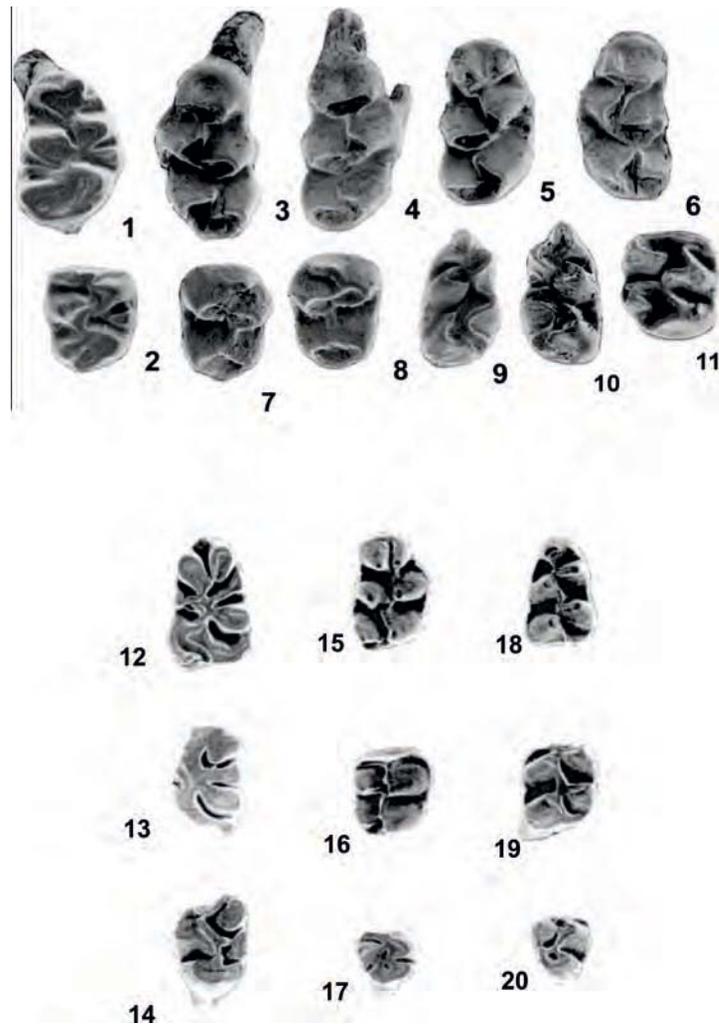
Figure 3. Extent of Ait Kandoula basin and location of mammals localities. 1: Azdal; 2: Oued Tabia; 3: Wanou; 4: Azib; 5: Aghouri; 6: Azaghar; 7: Afoud.

- Azdal 1. – Le premier niveau fossilifère (Azdal 1) est situé à la base de la série d'Azdal (ensemble 1) et correspond à des marnes grises verdâtres de 50 cm d'épaisseur. Il a livré une faune constituée d'insectivores et de rongeurs (cf. liste faunique en Annexe).
- Azdal 3. – Le deuxième niveau fossilifère (Azdal 3) est situé à environ 200 mètres au dessus d'Azdal 1 dans une couche marneuse d'un mètre d'épaisseur comprise entre deux bancs de calcaire riches en débris d'os de mammifères. La faune de ce gisement est identique à celle d'Azdal 1 (cf. liste faunique en Annexe).
- Azdal 6. – À environ 25 mètres au dessus d'Azdal 3, se situe dans une couche de marnes vertes de deux mètres d'épaisseur le troisième gisement (Azdal 6) qui a livré quelques dents du genre *Mellalomys* et une mandibule de reptile.
- Azdal 7. – Le quatrième niveau fossilifère (Azdal 7) est situé à 35 mètres au dessus du précédent. Une seule dent de *Mellalomys* sp. a été décrite dans ce gisement.

Le calage magnétostratigraphique de la partie de la coupe d'Azdal d'où proviennent les quatre niveaux fossilifères a permis d'attribuer un âge absolu de 13 millions d'années à Azdal 1 et un âge antérieur à 12,2 millions d'années aux autres niveaux fossilifères d'Azdal. Contrairement au gisement de Pataniak 6 dont les espèces de rongeurs montrent un degré d'évolution plus avancé que celles d'Azdal 1, le gisement de Beni Mellal, dont la composition



► **Figure 4.** Répartition stratigraphique des gisements à mammifères du Néogène et du Quaternaire au Maroc.
Figure 4. Stratigraphic range of Neogene and Quaternary Mammals localities in Morocco.



▶ **PLANCHE I. – Rongeurs du bassin d’Ait Kandoula**

Myocricetodon afoudensis BENAMMI, 2001 du gisement d’Afoud 6 ; 1 - M¹ supérieure droite (holotype) (AF6-47), x20 ; 2 - M² supérieure droite (AF6-49), x20.

Myocricetodon jaegeri BENAMMI 2001 du gisement d’Afoud 5 ; 3 - M¹ supérieure gauche (Af5-4) x19 ; 4 - M¹ supérieure droite (holotype) (Af5-3) x19 ; 5 - M¹ supérieure droite (Af5-1) ; 6 - M¹ supérieure gauche (Af5-6) x19 ; 7 - M² supérieure gauche (Af5-7) x19 ; 8 - M² supérieure droite (Af5-8) x19 ; 9 - M₁ inférieure gauche (Af5-12) x19 ; 10 - M₁ inférieure droite (Af5-113) x19 ; 11 - M₂ inférieure droite (Af5-9) x19.

Rongeurs du gisement de Jebel Rhassoul

Protalactaga sefrioui BENAMMI, 1997 ; 12 - M1 inférieure gauche type (RH - 64), X 20 ; 13 - M2 inférieure gauche (RH - 19), X 16,5 ; 14 - M3 inférieure gauche (Rh - 20), X 16,5.

Mellalomys rhassoulensis BENAMMI, 1997. 15 - M1 supérieure droite type (Rh - 71), X 20 ; 16 - M2 supérieure droite (RH - 76), X 20 ; 17 - M3 supérieure droite (RH - 80), X 20 ; 18 - M1 inférieure gauche (RH - 86), X20 ; 19 - M2 inférieure gauche (RH - 82), X20 ; 20 - M3 inférieure droite (RH - 89), X20.

de la faune de rongeurs est plus ou moins comparable à celle d'Azdal 1 [Benammi, 2006, Tabl. 1], aurait le même âge que ce dernier, soit environ 13 millions d'années. Ces deux gisements (Beni Mellal et Azdal 1) seraient alors d'âge équivalent à celui correspondant au sommet de la zone MN6 de la biochronologie mammalienne européenne [Benammi, 2006].

- *Jebel Rhassoul (moyenne Moulouya)*

Dans la cuvette de la moyenne Moulouya (Meseta orientale), la série continentale du Jebel Rhassoul correspond à une importante série conglomératique qui passe latéralement vers le centre du bassin à une sédimentation marno-carbonatée et marno-gypseuse [Düringer *et al.*, 1995]. Dans le secteur d'exploitation du rhassoul (montmorillonites magnésiennes), la série présente la succession suivante : des marnes rouges à la base, puis une puissante série gypseuse blanche, surmontée d'un complexe marneux vert contenant des niveaux centimétriques à métriques à rhassoul suivi par la formation beige carbonatée [Jeannette 1952 ; Trauth 1977, *in* Benammi, 1997].

La découverte dans les niveaux inférieurs à rhassoul d'une faune de rongeurs [Benammi et Jaeger, 1996 ; Benammi, 1997, Fig. 2] a permis de leur attribuer un âge Miocène moyen supérieur alors qu'auparavant et en l'absence de témoins paléontologiques l'âge de cette importante série continentale du bassin de Missouri changeait en fonction des années et des auteurs. Cette faune se caractérise par l'abondance des myocricetodontinés, des cténodactylidés, des gliridés alors que les dipodidés peu nombreux se rattachent à une nouvelle espèce, *Protalactaga sefriouii* BENAMMI, 1997. Une autre nouvelle espèce de Gerbillidae, *Mellalomys rhassoulensis* BENAMMI, 1997 a été décrite dans ce gisement. De manière générale, les espèces de micromammifères décrites dans ce gisement (*cf.* liste faunique en annexe) se rapportent au Miocène moyen supérieur et témoignent d'un environnement très ouvert et semi aride [Benammi, 1997].

Dans ce même secteur d'exploitation du rhassoul, Bourcart [1937] et ensuite Ennouchi et Jeannette [1954] avaient signalé auparavant la découverte respectivement de deux et une molaire d'« *Hipparion sensu lato* » qui proviendraient peut-être d'un même niveau supérieur d'argiles smectiques au sud du Camp-Berteaux [Ennouchi et Jeannette 1954, p. 67 et 72-73]. La présence d'« *Hipparion sensu lato* » dans ces niveaux supérieurs de la série de Jebel Rhassoul indiquerait plutôt un âge miocène supérieur ou pliocène.

- *Pataniak 6 (Jebel Irhoud)*

Le gisement karstique de Pataniak 6 est situé près de Jebel Irhoud dans les Jebilet (Rehamna, Meseta occidentale) à environ cent kilomètres à l'ouest de Marrakech [Jaeger, 1974 et 1977b]. Il a longtemps constitué avec le gisement de Beni Mellal l'un des niveaux repères du Miocène moyen pour toute l'Afrique du Nord. Ce gisement a livré une faune composée

d'insectivores, de chiroptères et de rongeurs [Jaeger, 1977b]. Sa composition (cf. liste faunique en Annexe) intermédiaire entre celles des gisements d'âge miocène moyen supérieur de Beni Mellal et d'Azdal 1 et les gisements du Vallésien inférieur d'Afrique du Nord ainsi que l'absence de Muridae dans ce gisement ont permis d'assigner un âge juste antérieur au Vallésien inférieur à Pataniak 6 [Jaeger, 1977b ; Jaeger *et al.*, 1973].

Miocène supérieur

- ***Oued Zra (moyenne Moulouya)***

Le gisement d'Oued Zra est situé dans le bassin de même nom localisé au nord-est du Moyen Atlas central, sur la rive gauche de l'Oued Sbou [Jaeger et Martin, 1971]. Les formations de l'Oued Zra sont constituées de marnes et de calcaires marneux lacustres pouvant dépasser 200 mètres au centre du bassin. Le niveau fossilifère situé à la base de la série a fourni une faune de micromammifères et d'amphibiens.

La faune de micromammifères d'Oued Zra (cf. liste faunique en Annexe) a permis à Jaeger et Martin [1971] d'attribuer un âge vallésien à ce gisement grâce à la présence d'un muridé primitif, *Progonomys cathalai* SCHAUB, 1938, associé notamment à un cricétidé nouveau, *Zramys haichai* JAEGER et MICHAUX, 1973. En outre, cette faune a permis également de préciser un âge miocène moyen supérieur du gisement de Beni Mellal et de distinguer trois divisions chronologiques dans le Miocène moyen et supérieur du Maghreb [Jaeger *et al.*, 1973].

Le gisement d'Oued Zra a livré également des amphibiens représentés par des anoures : Pipidae, Bufonidae et Discoglossidae. Seuls ces derniers (discoglossidés) ont fait l'objet d'une étude détaillée [Hossini, 2000]. Ils ont révélé la présence d'une nouvelle espèce, *Latoglossus zraus* HOSSINI, 2000, proche du genre européen *Latonia* du Néogène. Il est possible que le discoglossidé du gisement du Miocène moyen de Beni Mellal soit identique au taxon d'Oued Zra [Hossini, 2000].

- ***Afoud 6 (bassin d'Aït Kandoula)***

Les localités fossilifères désignées sous le nom d'Afoud (1 à 8) sont situées dans la partie orientale du bassin des Aït Kandoula au nord-est du « Nouveau Village » (fig. 3). La série épaisse d'environ 800 mètres montre une alternance de bancs calcaires et de marnes à dominante argileuse et se termine par des grès et des conglomérats. Un des niveaux de cinérites altérées situé au sein d'une couche d'argiles a été daté d'environ 5,9 millions d'années [Benammi *et al.*, 1996]. Les gisements fossilifères (dont les numéros d'attribution correspondent à l'ordre de leur découverte plutôt qu'à celui de leur position stratigraphique) proviennent de

niveaux stratigraphiques différents : Vallésien moyen (Afoud 6) ; Turolien (Afoud 7) ; Turolien supérieur (Afoud 1, 2 et 5) et Afoud 8 (Pliocène).

Le niveau à faune du Vallésien moyen est situé au bas de la coupe à 500 mètres environ au-dessus du substratum dolomitique. Il est intercalé dans des argiles jaunes gypseuses. En plus des rongeurs [Benammi *et al.*, 1995 ; Benammi, 2001] il a livré des ossements de Proboscidiens [Rémy et Benammi, 2006], des hipparions et des giraffidés indéterminés (*cf.* liste faunique en annexe).

- *Oued Tabia (bassin d'Aït Kandoula)*

Ce gisement se situe au nord de la piste de Toundout à l'Aït Toumert sur la rive gauche de l'Oued Tabia dans le bassin des Aït Kandoula. A ce niveau, la série néogène est forte de 800 mètres d'épaisseur environ avec à sa base des argiles de couleur rose à gypses et des marnes. Dans sa partie moyenne apparaissent des intercalations calcaires lacustres et palustres alternant avec des argiles noires et des bancs de grès. La série se termine par des conglomérats. Les fossiles proviennent de deux niveaux différents. Un premier niveau correspond à des argiles saprolétiques qui passent latéralement à des marnes vertes. Ces deux faciès ont livré des dents de rongeurs et des ossements de macromammifères dont notamment deux molaires d'« *Hipparion* ». Le deuxième niveau fossilifère est situé à une vingtaine de mètres au dessus du précédent. Il correspond à une couche de calcaire marneux de 50 centimètres d'épaisseur qui a livré une seule espèce de rongeur, *Progonomys cathalai*, également présent dans l'autre niveau [Benammi *et al.*, 1995].

La présence d'« *Hipparion* » indique que ce gisement est au plus d'âge vallésien. La composition de la faune de rongeurs, intermédiaire entre celle de l'Oued Zra et le gisement algérien de Bou Hanifia 5, suggère un âge vallésien moyen, en accord avec un calage magnétostratigraphique compris entre 11 et 10 millions d'années [Benammi *et al.*, 1995].

- *Taskourift (bassin de Ouarzazate)*

Ce gisement fait partie des niveaux supérieurs du remplissage néogène du bassin de Ouarzazate. Il se situe sur la route de Toundout vers Amekchoud. La faunule recueillie est composée exclusivement de micromammifères et plaide pour un âge turolien moyen à supérieur (*cf.* liste faunique en annexe).

- *Azaghar (bassin d'Aït Kandoula)*

Le gisement d'Azaghar se situe à l'est du « nouveau village » dans le bassin des Aït Kandoula. La série épaisse d'environ 600 mètres, montre une alternance de calcaires, de silts

et de cinérites altérées. Quatre niveaux fossilifères ont livré des characées, des ostracodes, des gastéropodes, des dents de poissons et des fragments d'os de micromammifères. Seul le niveau inférieur, situé à 120 mètres au dessous d'un niveau à cinérites datées de 5,9 Ma, a livré une dent de *Zramys* cf. *hamamai* et quelques fragments de dents de muridés [Benammi *et al.*, 1995].

- *Wanou (bassin d'Aït Kandoula)*

Ce gisement est situé dans un ravin au sud de la piste qui mène au « nouveau village » dans le bassin des Aït Kandoula. La série débute avec une épaisse formation d'argiles rouges puis passe à une alternance d'argiles rouges, de calcaires et de marnes blanches et se termine par une série de grès rouges et de conglomérats. Le niveau fossilifère provient d'une couche d'argiles vertes riche en fragments d'os, en dents de poissons et en charophytes. Ce gisement dont la faune est mal connue, a été daté du Turolien moyen-Turolien supérieur par Görler et Zucht [1986] et entre le Turolien moyen et le Pliocène inférieur par Benammi *et al.* [1995].

- *Afoud 7 (bassin des Aït Kandoula)*

Ce gisement est situé à 170 m environ au-dessus du niveau d'Afoud 6. La couche fossilifère est formée d'argiles jaunes épaisses de deux mètres environ. Il a livré des restes de gastéropodes, de poissons et quelques dents de rongeurs (*Myocricetodon seboui* et *Microdyromys* sp.). Un âge Turolien a été attribué à ce gisement [Benammi *et al.*, 1995].

- *Khendek el Ouaich (bassin de Taza-Guercif)*

Le gisement de Khendek el Ouaich est situé à 17 km au sud de Guercif dans une formation lignitifère d'environ 2,5 mètres d'épaisseur [Jaeger, 1977b, Fig. 19]. La faune de ce gisement (cf. liste faunique en Annexe) provient de couches laguno-lacustres attribuées par Van Leckwijck et Marçais [1935] au Messinien et corrélées [Bourcart, 1937 ; Choubert, 1945] avec la formation de Melka-el-Ouidane (ex Camp Berteaux) datée indirectement de 7,4 millions d'années par Choubert *et al.* [1968].

La faune de Khendek el Ouaich détient un intérêt biochronologique considérable du fait qu'elle est datée d'environ 7,4 millions d'années grâce au niveau de cinérites situé juste au dessus du niveau à microvertébrés et d'autre part parce qu'elle permet d'établir une corrélation précise avec les formations marines du Miocène supérieur [Jaeger, 1977b].

- *Afoud 1, 2 et 5 (bassin des Aït Kandoula)*

Le gisement Afoud 1 est situé dans un niveau à peu près à 30 mètres au dessous de la cinérite datée de 5,9 Ma. Il n'a livré qu'une seule espèce de Muridé (*Paraethomys* cf. *debruijini*). Le

gisement fossilifère Afoud 2 situé entre le premier et la couche à niveau de cinérite a livré une dent de *Prolagus michauxi* et des ossements de macromammifères indéterminés. Un autre point fossilifère (Afoud 5) situé à 400 mètres environ des autres mais à un niveau stratigraphique proche a livré une faunule de gerbillidés et de muridés (*cf.* liste faunique en Annexe). Ces trois niveaux fossilifères (Afoud 1, 2 et 5) sont d'âge turolien supérieur [Benammi *et al.*, 1995].

- *Zidania*

Ce gisement se situe dans la plaine de Tadla, sur la rive de l'oued Oum Rbia entre les villes de Tadla et Beni-Mellal. Il a livré des restes de proboscidiens attribués à *Tetralophodon longirostris* [Coppens *et al.*, 1978 ; Sanders *et al.*, 2010] et a été placé dans le Miocène supérieur par ces mêmes auteurs.

Gisements mio-pliocènes

- *Lissasfa (Casablanca)*

Le gisement karstique de Lissasfa dans la région de Casablanca a fourni quelques restes de grands mammifères et une riche et intéressante collection de micromammifères dont essentiellement des rongeurs [Geraads, 1998] (*cf.* liste faunique en Annexe). L'association de la faune de rongeurs de Lissasfa est assez originale par rapport aux autres faunes de même âge du Maghreb d'où la difficulté d'une datation précise de ce gisement mais un âge voisin de la limite Mio-Pliocène serait vraisemblable [Geraads, 1998]. Les informations paléontologiques obtenues dans le site de Lissasfa ont permis de démontrer que la séquence « plio-quatenaire » du littoral casablançais est beaucoup plus ancienne qu'on ne le pensait ; le calage biostratigraphique de la base de cette séquence débute à la limite Mio-Pliocène dans un contexte de climat régional à tendance aride, synchrone d'un abaissement généralisé du niveau marin [Raynal *et al.*, 1999].

- *Aïn Guettara (bassin de Taza-Guercif)*

Ce gisement se situe dans la partie méridionale du bassin de Guercif (Haute Moulouya, Maroc oriental). Il est localisé au sommet d'une formation continentale qui repose sur le Tortonien marin et qui est surmontée par des formations détritiques attribuées au Pliocène [Brandy et Jaeger, 1980]. La base de cette même formation a livré le gisement de Khendek el Ouaich du Miocène terminal [Jaeger, 1977b]. La faune de micromammifères découverte dans ce gisement aurait un âge voisin de la limite Mio-Pliocène. Elle constitue, avec le site de Lissasfa et certains sites algériens, un des premiers indices de l'existence d'échanges de faunes de micromammifères à travers le détroit de Gibraltar [Brandy et Jaeger, 1980].

Gisements pliocènes

- *Azib (bassin d'Aït Kandoula)*

Le gisement d'Azib se situe au nord de la piste qui mène au « nouveau village » à environ 200 mètres au dessus du gisement de Wanou (cf. ci-dessus). Le niveau fossilifère correspond à une couche d'argiles noires. Ce gisement a livré quelques restes de grands Mammifères associés aux rongeurs (cf. liste faunique en Annexe) qui permettent d'attribuer un âge Mio-Pliocène ou Pliocène inférieur à ce gisement [Benammi, 1995].

- *Afoud 8 (bassin d'Aït Kandoula)*

Ce gisement provient d'un niveau d'argile gréseuse rouge de la coupe d'Afoud. Il est situé 20 mètres environ au-dessus du niveau à cinérites datées de 5,9 Ma environ. La faune se compose de micromammifères (rongeurs et Lagomorphe) dont certains sont d'affinités européennes et d'un « *Hipparion* » (s.l.) de petite taille (cf. liste faunique en annexe).

- *Aghouri (bassin d'Aït Kandoula)*

Ce gisement est situé à 300 mètres environ au dessus de celui d'Azib. Il provient d'une lentille de sables développée au sein d'une épaisse série d'argiles qui a livré des dents de *Paraethomys* cf. *anomalus* associées à quelques dents de *Prolagus* cf. *michauxi* et de molaires du giraffidé *Sivatherium maurusium*. La composition de cette faune est caractéristique du Pliocène moyen à supérieur du Maghreb [Benammi *et al.*, 1995].

- *Ahl al Oughlam (Casablanca)*

Le gisement d'Ahl al Oughlam (ancienne carrière Déprez) a été découvert en bordure de Casablanca [Biberson, 1961 ; Raynal *et al.*, 1990]. Il est considéré comme le site le plus riche de la fin du Néogène d'Afrique du Nord et l'un des plus importants de toute l'Afrique puisqu'il a livré les fossiles d'une centaine d'espèces de vertébrés dont la plupart sont des mammifères [Geraads *et al.*, 1998]. L'âge de cette localité a été estimé à 2.5 Ma (Pliocène terminal) par Raynal *et al.* [1990] et Geraads *et al.* [1998]. Cependant, bien que le site soit à peu près contemporain de certains niveaux des célèbres gisements est-africains de l'Omo, de la partie supérieure de Hadar et du Middle Awash (Ethiopie), ou de l'Est et de l'Ouest Turkana (Kenya), il n'a pas livré la moindre trace de présence humaine. Il est donc fort probable que les Hommes n'avaient pas encore conquis cette partie du continent à la fin du Pliocène.

Ce gisement a livré des restes de sélaciens et de « poissons » actinoptérygiens (sparidés) indéterminés qui consistent essentiellement en des dents isolées, fragments de mâchoires et vertèbres.

Ahl al Oughlam a livré aussi une herpétofaune riche et diversifiée comprenant 3 taxons d'amphibiens et 16 taxons de reptiles (*cf.* liste faunique en Annexe) dont une grande partie est pour la première fois mentionnée à l'état fossile en Afrique [Bailón, 2000]. Elle est constituée essentiellement par des taxons à caractère tropical, par des taxons du type nord-africain et par des taxons ibéro-maghrébins.

Les oiseaux constituent le deuxième groupe à Ahl al Oughlam par sa diversité après les mammifères [Mourer-Chauviré et Geraads, 2008 et 2010]. Ils comprennent une vingtaine d'espèces (*cf.* liste faunique en Annexe), dont plusieurs sont nouvelles, de milieu marin et d'une grande variété de milieux terrestres. Contrairement aux mammifères qui comportent beaucoup de genres en commun avec les faunes africaines, l'avifaune terrestre a plus d'affinités avec celle de la province paléarctique qu'avec la province éthiopienne. En outre, elle est très différente de celles décrites dans le Miocène ou le Pliocène d'Afrique. L'avifaune marine est très différente de la faune atlantique actuelle témoignant d'un changement considérable de l'avifaune depuis le Pliocène final [Mourer-Chauviré et Geraads, 2010].

Les fossiles de primates découverts dans le gisement d'Ahl al Oughlam comprennent deux genres de cercopithécidés [Alemseged et Geraads, 1998]. *Theropithecus atlanticus* (THOMAS, 1884), espèce du Pliocène supérieur nord-africain qui n'était connue jusque là que par une seule molaire inférieure (holotype) à Aïn Jourdel en Algérie, est mieux définie à Ahl al Oughlam grâce à une riche collection (pl. II, fig. 11). L'autre primate, *Macaca* sp., représenté par quelques spécimens, est semblable au Macaque de Barbarie.

Les carnivores constituent de loin le groupe de mammifères le plus diversifié, et ils sont aussi très abondants, en nombre de spécimens, par rapport aux herbivores [Geraads, 1997]. Il s'agit de la première faune importante des carnivores d'Afrique du Nord, et l'une des plus riches en Afrique. Cette faune, écologiquement très diversifiée, comprend 23 taxons (dont 13 nouveaux) appartenant à la plupart des familles de carnivores dont, en particulier, 4 espèces d'hyènes (pl. II, fig. 2), 6 de félidés (pl. II, fig. 1, 3), etc. et le seul morse connu en Afrique (*cf.* liste faunique en Annexe).

Les ongulés sont en revanche peu diversifiés. Ils indiquent un milieu ouvert, peut-être froid. Les bovidés ne sont représentés que par sept espèces [Geraads et Amani, 1998] et présentent d'étroites affinités avec ceux d'Afrique orientale, bien que la plupart d'entre eux soient différents au niveau spécifique. Les gazelles (pl. II, fig. 8) dominent, comme en Eurasie, mais la présence de deux Alcelaphini (pl. II, fig. 9-10), dont *Beatragus*, et d'un *Kobus*, sont des ressemblances avec l'Afrique orientale. Les équidés (pl. II, fig. 4) sont représentés par une

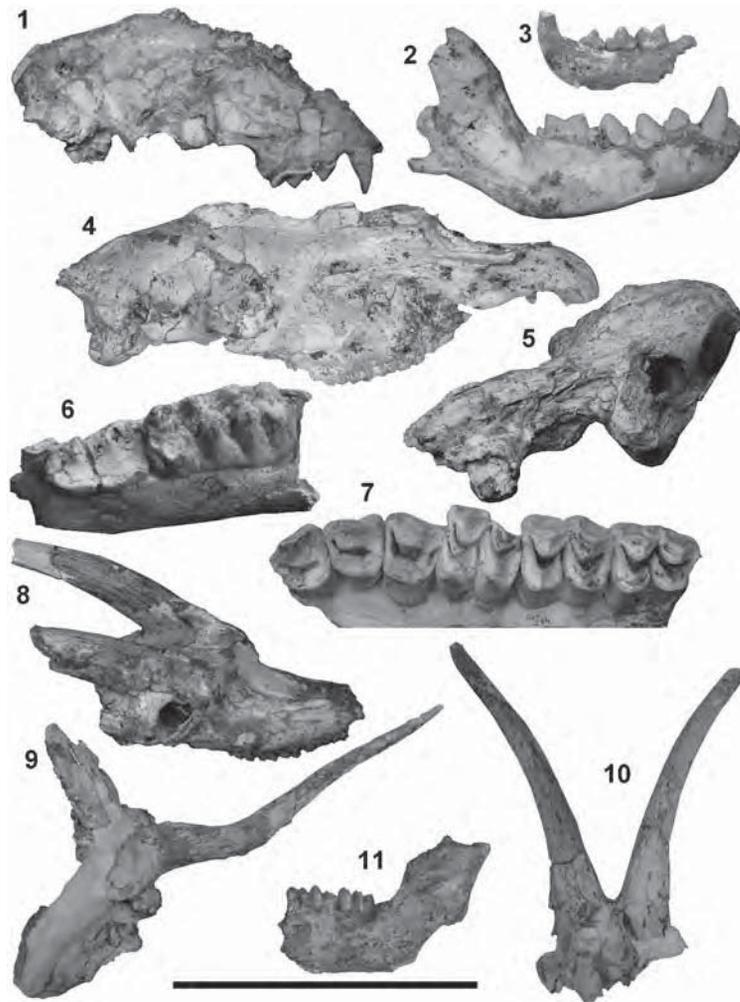


Planche II. – Faune de Ahl al Oughlam. Matériel conservé à l'Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine, Rabat. 1 : *Acinonyx aicha*, crâne type AaO-1456. 2 : *Crocota dbaa*, mandibule droite type AaO-12. 3 : *Panthera* cf. *pardus*, mandibule gauche AaO-3457. 4 : *Hipparion pomeli*, crâne type AaO-3647. 5 : *Kolpochoerus phacochoeroides*, crâne AaO-3655. 6 : *Anancus* cf. *osiris*, mandibule juvénile AaO-3935. 7 : *Sivatherium maurusium*, série dentaire supérieure AaO-274. 8 : *Gazella psolea*, crâne type AaO-3682. 9 : *Beatragus whitei*, crâne AaO-276. 10 : *Parmularius atlanticus*, massacre AaO-3942. 11 : *Theropithecus atlanticus*, mandibule gauche AaO-228. Echelle = 20 cm pour les figs 1 et 8, 15 cm pour les figs 2, 3, 6, 7 et 11, 30 cm pour les figs 4, 5, 9 et 10.

Planche II. – Fauna from Ahl al Oughlam. Material housed in the "Institut National des Sciences de l'Archéologie et du Patrimoine", Rabat. 1 : *Acinonyx aicha*, type skull AaO-1456. 2 : *Crocota dbaa*, type right mandible AaO-12. 3 : *Panthera* cf. *pardus*, left mandible AaO-3457. 4 : *Hipparion pomeli*, type skull AaO-3647. 5 : *Kolpochoerus phacochoeroides*, skull AaO-3655. 6 : *Anancus* cf. *osiris*, juvenile mandible AaO-3935. 7 : *Sivatherium maurusium*, upper tooth row AaO-274. 8 : *Gazella psolea*, type skull AaO-3682. 9 : *Beatragus whitei*, skull AaO-276. 10 : *Parmularius atlanticus*, frontlet AaO-3942. 11 : *Theropithecus atlanticus*, left mandible AaO-228. Scale bar = 20 cm for figs 1 and 8, 15 cm for figs 2, 3, 6, 7 and 11, 30 cm for figs 4, 5, 9 and 10.

seule espèce ; forme tardive et spécialisée attribuée à *Eurygnathohippus libyicum* POMEL, 1897 par Zouhri et Bensalmia [2005] et à une nouvelle espèce, *Hipparion pomeli* par Eisenmann et Geraads [2008]. Tous les fossiles de suidés (pl. II, fig. 5) ont été rapportés à une seule espèce, *Kolpochoerus phacochoeroides* (THOMAS, 1884) par Geraads [1993]. Les girafes sont représentées par *Sivatherium maurusium* (POMEL, 1893), giraffidé géant (pl. II, fig. 7) différent des vrais girafes [Geraads, 1996]. Les proboscidiens sont illustrés par des restes d'individus juvéniles rapportés à deux espèces différentes : un gomphothère (pl. II, fig. 6) proche de l'espèce nord-africaine *Anancus osiris* ARAMBOURG, 1945 et un éléphant, *Elephas recki* DIETRICH, 1975 [Geraads et Metz-Muller, 1999]. Des restes de cétacés (un dauphin et un cachalot pygmée) ont été également exhumés dans ce gisement

Les lagomorphes n'ont pas fait l'objet d'étude détaillée. Cependant, Geraads [2006] signale la présence d'un vrai lapin, *Lepus* sp., d'un ochotonide commun au pourtour méditerranéen, du genre *Prolagus*, et d'un membre du groupe *Serengetilagus-Trischizolagus*. Six espèces de rongeurs, et trois d'insectivores (*cf.* liste faunique en Annexe) ont été identifiées à Ahl al Oughlam bien que des milliers de dents et de fragments de mâchoires aient été récoltés dans ce gisement. Cette microfaune moins diversifiée que dans les gisements plus récents, où la prédominance des gerbillidés témoigne d'un milieu plus ouvert et plus sec, indiquerait que Ahl al Oughlam est antérieur à la dégradation climatique de la fin du Pliocène [Geraads, 1995].

Les chiroptères sont représentés par quatre taxa dont trois nouvelles espèces [Gunnell *et al.*, 2011]. Cet assemblage serait plutôt d'affinités européennes (*cf.* liste faunique en Annexe).

- *Khemis (région de Safi)*

Le gisement de « Khemis » est situé sur la rive droite de l'oued Tensift dans la région de la ville de Safi [Michel, 1988]. Il a livré des restes de proboscidiens, un fragment de dent de rhinocéros et surtout un crâne de rongeur qui a permis à Aguilar et Michaux [1990] d'identifier une nouvelle espèce de Cricetidae, *Lophiomys maroccanus* AGUILAR et MICHAUX 1990 et de suggérer un âge Pliocène pour ce gisement.

Biochronologie

Le registre fossile du Miocène inférieur et moyen basal est quasi-inexistant au Maroc. En revanche, la succession des faunes de mammifères de nombreux gisements bien datés offre aujourd'hui la base fiable d'une biochronologie continentale du Miocène moyen supérieur

jusqu'à la fin du Pliocène du Maroc. Les premières tentatives de mise en place d'un tel cadre biostratigraphique pour les formations continentales du Mio-Pliocène au Maghreb remontent au début des années soixante-dix du siècle dernier [Jaeger *et al.*, 1973 ; Jaeger 1977a]. Trois divisions chronologiques dans le Miocène moyen et supérieur ont été ainsi ébauchées notamment d'après les associations de microfaunes des gisements de Beni Mellal, de l'oued Zra et de Khendek el Ouaich [Jaeger *et al.*, 1973].

Les sites de Beni Mellal et de Pataniak 6 ont longtemps constitué les niveaux repères du Miocène moyen supérieur pour le Maroc et toute l'Afrique du Nord avant la découverte d'autres gisements dont notamment les deux localités marocaines de Jbel Rhassoul et Azdal. La faune de type Beni Mellal caractéristique du Miocène moyen supérieur du Maghreb. Le terme «Méllalien», dérivé du gisement de Beni-Mellal dont la microfaune est caractéristique de cet étage immédiatement antérieur au Vallésien a été alors introduit dans la biochronologie continentale du Néogène d'Afrique du Nord [Jaeger *et al.*, 1973] avant que la découverte du gisement de Pataniak 6 [Jaeger, 1974] ne démontre que la faune de Beni Mellal n'était pas immédiatement antérieure au Vallésien (fig. 4). En effet, de nombreuses espèces du gisement de Pataniak qui a livré une faune très riche se révélèrent d'un degré d'évolution intermédiaire entre celles de Beni-Mellal et celles de gisements vallésiens tels que Bou Hanifia en Algérie ou Oued Zra au Maroc. Un âge juste antérieur au Vallésien inférieur a été alors attribué à Pataniak 6 [Jaeger *et al.*, 1973 ; Jaeger, 1977b] qui serait alors postérieur à Beni Mellal. La composition de la microfaune de Jbel Rhassoul et sa comparaison avec les deux gisements repères précédents (Beni-Mellal et Pataniak 6) ont permis de donner un âge Miocène moyen supérieur à ce gisement qui serait légèrement postérieur à Beni-Mellal mais antérieur à Pataniak 6 [Benammi, 1997].

Les découvertes successives de nombreux autres gisements mio-pliocènes dont certains d'entre eux sont datés radiométriquement, soit à l'aide de la magnétostratigraphie comme c'est le cas des gisements du bassin d'Aït Kandoula [Benammi *et al.*, 1996 ; Benammi et Jaeger, 2001] soit à l'aide de la datation de niveaux repères, vont permettre la mise en place des jalons chronologiques précis de la biochronologie du Néogène continental d'Afrique du Nord et ébaucher une corrélation avec la biochronologie continentale européenne .

La corrélation magnétostratigraphique de la coupe d'Azdal dans le petit bassin d'Aït Kandoula a permis d'attribuer le tronçon qui a livré quatre gisements à micromammifères entre le chron C5AAn et le chron C5An.2n (entre environ 13 et 12,4 Ma). En conséquence, un âge absolu de 13 Ma a été attribué au gisement basal (Azdal 1) et un âge antérieur à 12,4 Ma pour les autres [Benammi, 1997 ; Benammi et Jaeger, 2001]. Le gisement de Beni-Mellal qui présente une microfaune plus ou moins semblable à celle d'Azdal 1 [Benammi, 2004 : Tabl.1] aurait donc le même âge, soit 13 Ma. Ces deux gisements (Beni-Mellal et d'Azdal) sont alors

placés au sommet de la zone MN 6 (fig. 4) selon la biochronologie mammalienne européenne [Garcès *et al.*, 1996 ; Krijgsman *et al.*, 1996].

Le Miocène supérieur est presque exclusivement balisé par des gisements à microfaune ; des localités bien datées à macrovertébrés de cette époque sont jusqu'à présent pratiquement inexistantes au Maroc. Le Vallésien est connu dans trois gisements : Oued Zra serait d'âge Vallésien inférieur d'après la présence dans ce gisement d'un muridé primitif *Progonomys cathalai* SCHAUB, 1938 associé notamment à un cricétidé nouveau, *Zramys haichai* JAEGER & MICHAUX, 1973, alors que Oued Tabia et Afoud 6 seraient d'âge vallésien moyen. La composition de la faune de rongeurs d'Oued Tabia et son degré d'évolution intermédiaire entre celle de l'Oued Zra et celle du gisement algérien de Bou Hanifia suggèrent un âge vallésien moyen, en accord avec le calage magnétostratigraphique compris entre 11 et 10 millions d'années [Benammi *et al.*, 1995]. Le Turolien est connu dans de nombreux sites dans le bassin d'Aït Kandoula (Afoud 1, 2, 5 et 7, Azaghar, Wanou) mais également dans les gisements de Taskourift (bassin de Ouarzazate) et Khendek el Ouaich. La présence de *Myocricetodon seboui* et *Microdyromys* sp. dans Afoud 7 lui confère un âge turolien [Benammi *et al.*, 1995] alors que Azaghar et Khendek el Ouaich ont été placés dans le Turolien moyen. Le site de Wanou dont la faune reste mal connue a été daté du Turolien moyen-Turolien supérieur par Görler et Zucht [1986] et entre le Turolien moyen et le Pliocène inférieur par Benammi *et al.* [1995]. Les gisements du bassin de Ouarzazate : Taskourift, PAM207 (et Tizi N'Tadderht) ont été placés dans le Turolien moyen à supérieur ; et alors que les gisements Afoud 1, 2 et 5 du bassin d'Aït Kandoula auraient un âge turolien supérieur [Benammi *et al.*, 1995].

Les gisements de la période allant du Miocène terminal au Pliocène inférieur sont rares en Afrique du Nord et dans toute l'Afrique. Deux gisements intéressants : Aïn Guettara [Brandy et Jaeger, 1980] et Lissasfa [Geraads, 1998 et 2002] ayant en commun le fait de fournir des indices indubitables d'échanges de micromammifères entre l'Europe et l'Afrique du Nord ont été placés à la limite Mio-Pliocène. Aïn Guettara proviendrait de la base de la même formation qui a livré le gisement de Khendek el Ouaich du Miocène terminal [Jaeger, 1977b]. L'âge précis du gisement karstique de Lissasfa pose problème. Le caractère original de l'assemblage de sa microfaune est difficilement incorporable dans le schéma biostratigraphique établi par Coiffait-Martin [1991] en Algérie, et en l'absence des gisements ayant livré une faune de macrovertébrés du Miocène supérieur ou du Pliocène inférieur. L'âge le plus plausible de Lissasfa serait proche de la limite Mio-Pliocène, à environ 5,5 Ma [Raynal *et al.*, 1999 et Geraads, 2010]. Azib, dans le bassin d'Aït Kandoula, est un autre gisement daté de cette époque (Mio-Pliocène ou Pliocène inférieur). Il a livré quelques restes de grands mammifères malheureusement très fragmentaires associés aux rongeurs (*cf.* liste faunique en Annexe) [Benammi, 1995]. Deux autres gisements du bassin d'Aït Kandoula : Afoud 8, placé dans le Pliocène et Aghouri qui

a livré une faune à *Paraethomys* cf. *anomalus* associé à *Prolagus* cf. *michauxi* et *Sivatherium maurusium*, caractéristique du Pliocène moyen à supérieur du Maghreb [Benammi *et al.*, 1995].

Deux gisements de la meseta côtière, celui de Khemis (région de Safi) qui a livré notamment une nouvelle espèce de *Lophiomys* et particulièrement Ahl al Oughlam (région de Casablanca) documentent le Pliocène terminal. L'absence du genre *Equus* et le stade évolutif des nombreux taxons de macromammifères de ce gisement plaident pour un âge voisin de 2,5 Ma [Geraads, 2010]. Cependant, les rongeurs d'Ahl al Oughlam ressemblent à ceux d'Irhoud Ocre du Pléistocène basal [Jaeger, 1971 et 1975] ; ce qui laisse supposer que ce dernier gisement, qui n'a livré que des micromammifères, appartient peut-être au Pliocène final [Coiffait-Martin, 1991 ; Geraads, 2010].

Biogéographie

En Afrique de manière générale, les faunes de mammifères du Miocène inférieur jusqu'au début du Miocène moyen présentent une certaine homogénéité attestant d'une relative stabilité de ces faunes et de l'absence d'échanges significatifs avec l'Eurasie. Au Miocène inférieur, il n'existerait pas de différences sensibles entre les faunes de mammifères du Nord et de l'Est de l'Afrique, alors qu'au Miocène moyen la ceinture saharo-arabique se redressait en obstacle écologique aux échanges fauniques latitudinaux [Thomas, 1979].

La faune du Miocène moyen d'Afrique du Nord est généralement dominée par les Myocricetodontinae associés aux Ctenodactylidae, aux Sciuridae, aux Gliridae, aux Dipodidae, aux Phiomyidae et aux Pidetidae. Les représentants de cette faune sont des immigrants provenant soit de l'Eurasie soit de l'Afrique tropicale [Jaeger, 1977b]. Les dipodidae ne sont représentés auparavant que dans le gisement de Pataniak 6, une nouvelle espèce appartenant à ce groupe est décrite dans le gisement de Jebel Rhassoul [Benammi, 1997 ; Benammi et Jaeger, 1996]. De même pour les Phiomyidae qui ne sont connus que dans le gisement de Beni-Mellal, sont documentés au sud du Haut-Atlas dans le gisement d'Azdal 1.

Pendant le Miocène moyen et le Miocène supérieur, les faunes d'Afrique du Nord ont évolué sur place, acquérant un caractère endémique, comme le montre l'existence d'une province biogéographique attestée par les faunes des gisements de Chouf Aissa, de Polygone 1 et de l'Oued Metilli en Algérie [Coiffait, 1991], de Testour en Tunisie [Robinson et Black, 1973], de Pataniak 6 [Jaeger, 1977a] de Beni-Mellal [Lavocat, 1961 ; Jaeger, 1977b] au Maroc et des gisements du bassin d'Ait Kandoula et du Jebel Rhassoul (Azdal 1, 3, 5 et 6, et le gisement du Jebel Rhassoul). Parmi les taxons caractérisant cet endémisme il s'agit notamment des genres

Mellalomys et *Africanomys*. Ce caractère endémique est alors interrompu par l'arrivée d'un muridé asiatique, le *Progonomys cathalai*, qui marque le début du Vallésien [Jaeger, 1977b].

Durant le Miocène supérieur, le genre *Zramys* taxon endémique connu depuis le niveau de Pataniak 6 est caractérisé par son évolution rapide qui lui confère la qualité d'un bon fossile stratigraphique. Au Maroc, la période entre le Miocène supérieur et le Pliocène inférieur est documentée presque exclusivement par des gisements à micromammifères. Néanmoins, le gisement de Lissasfa, proche de la limite Mio-Pliocène a livré un boviné peut-être proche du genre *Ugandax* connu en Afrique orientale et un canidé différent de son contemporain espagnol, «*Canis*» *cipio*, alors que la faune de rongeurs confirme l'existence d'échanges fauniques entre l'Afrique du Nord-Ouest et l'Europe au Sud-Ouest. Au Turolien inférieur et moyen, se basant sur les faunes du gisement de Sahabi en Libye [Munthe, 1987] des gisements algériens et marocains [Jaeger, 1977b ; Coiffait, 1991 ; Benammi, 1997 ; Benammi *et al.*, 1995], un endémisme s'est développé au sein de cette province en ce qui concerne les faunes de micromammifères. Au Turolien supérieur, l'hypothèse d'échanges fauniques entre l'Europe sud-occidentale et l'Afrique du Nord à travers le détroit de Gibraltar où le domaine bético-rifain aurait mis en connexion les deux rives de la méditerranée au Messinien [Thomas *et al.*, 1982 ; de Bonis *et al.*, 1985] est soutenue par la présence dans plusieurs gisements du Maroc et notamment à Aïn Guettara [Brandy et Jaeger, 1980], Afoud [Benammi *et al.*, 1995] et Lissasfa [Geraads, 1998] d'espèces ayant des affinités systématiques avec des taxa d'Europe sud-occidentale, et par la présence dans cette dernière province d'espèces originaires d'Afrique nord-occidentale. L'apparition de formes européennes en Afrique du Nord a été datée avec précision à Afoud où les niveaux fossilifères sont associés à une cinérite daté de 5,9 Ma [Benammi *et al.*, 1995]. La présence parmi ces micromammifères de deux espèces d'origine ouest-européenne indiquerait que les échanges de faunes terrestres transméditerranéens de la fin du Miocène ont commencé avant la crise messinienne.

Au Pliocène inférieur les faunes d'Afrique du Nord attestent des connexions avec l'Afrique centrale et de remarquables similitudes avec l'Afrique de l'Est dans certains cas à l'échelle spécifique. Au Pliocène supérieur, les influences eurasiatiques sont restées très marginales, et la presque totalité des échanges fauniques s'effectuait alors avec le reste de l'Afrique [Geraads, 1998a, b, 2002].

Conclusions

L'ensemble des données acquises sur les gisements à mammifères du Néogène continental au Maroc permet de mieux appréhender la stratigraphie des bassins sédimentaires

mio-pliocènes au Maroc et d'établir des corrélations entre ses localités fossilifères. Ces localités sont assez nombreuses mais ne sont pas réparties stratigraphiquement de manière régulière de façon à jalonner les différents étages de cette période ; certaines seulement ont aussi livré quelques macromammifères. L'étude magnétostratigraphique de différentes sections dans le bassin d'Aït Kandoula a permis de corréler celles-ci avec l'échelle géomagnétique grâce aux données biochronologiques et/ou radiométriques et d'attribuer des âges précis aux gisements.

- les localités du Miocène inférieur sont inconnues ;
- les localités du Miocène moyen appartiennent au Mellalien, ce qui correspond aux biozones MN6-MN7/8 ;
- les localités du Miocène supérieur sont plus nombreuses et se répartissent entre les biozones MN10 et MN13 ;
- les localités de la fin du Miocène et du début du Pliocène documentent les échanges de faune entre l'Europe du Sud-Ouest et l'Afrique du Nord ;
- les localités du Pliocène sont peu nombreuses et particulièrement celles ayant fourni des macromammifères.

Remerciements

Les auteurs remercient les deux rapporteurs, Sevket Sen, CR2P-CNRS-MNHN, Paris et G. Koufos, Département de Géologie, Université de Thessaloniki, Grèce, pour leurs remarques constructives qui ont permis d'améliorer ce manuscrit.

Références

- AGUILAR J.-P. & MICHAUX J. (1990). – Un *Lophiomys* (Cricetidae, Rodentia) nouveau dans le Pliocène du Maroc ; rapport avec les Lophiomyinae fossiles et actuels. – *Paleontologia y Evolución* **23**, 205-211.
- AGUIRRE E. & MORALES J. (1980). – Relations between Neogene mammalian faunas of East Africa and those of the Mediterranean regions. In: R.S. Leakey & B.A. Ogot, Eds, *Proceedings of the 8th Panafrikan Congress of Prehistory and Quaternary studies*, Sept. 1977, Institute for Prehistory, Nairobi.

- ALEMSEGED Z. & GERAADS D. (1998). – *Theropithecus atlanticus* (Cercopithecidae, Mammalia), from the late Pliocene of Ahl al Oughlam, Casablanca, Morocco. – *Journal of Human Evolution* **345**, 609-621.
- AUBRY M.P., BERGGREN W.A., VAN COUVERING J., MCGOWRAN B., PILLANS B. & HILGEN F.J. (2005). – Quaternary: status, rank, definition, survival. – *Episodes*, **28**, 118-120.
- BAILÓN S. (2000). – Amphibiens et reptiles du Pliocène terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). – *Geodiversitas*, **22**, (4), 539-558.
- BENAMMI M. (1997). – Nouveaux rongeurs du Miocène continental du Jebel Rhassoul (Moyenne Moulouya, Maroc). – *Geobios*, **30**, 5, 713-723.
- BENAMMI M. (2001). – Découverte de deux nouvelles espèces du genre *Myocricetodon* dans le Miocène supérieur du bassin d'Aït Kandoula (Maroc). – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 2a, Sciences de la Terre et des Planets*, **333**, 187-193.
- BENAMMI M. (2006). – Nouveaux gisements à rongeurs dans le Miocène moyen continental du bassin d'Aït Kandoula (Maroc). – *Geobios*, **39**, 589-598.
- BENAMMI M., CALVO M., PRÉVOT M., JAEGER J.-J. (1996). – Magnetostratigraphy and paleontology of Ain Kandoula basin (High Atlas, Morocco) and the African-European late Miocene terrestrial fauna exchanges. – *Earth and Planetary Science Letters* **145**, 15-29.
- BENAMMI M. & JAEGER J.J. (1996). – Datation par les micromammifères des formations continentales de Jebel Rhassoul (Moyenne Moulouya, Maroc). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* **387**, 57-70.
- BENAMMI M. & JAEGER J.-J. (2001). – Magnetostratigraphy and paleontology of the continental middle Miocene of the Aït Kandoula basin (Morocco). – *Journal of African Earth Sciences* **33**, 335-438.
- BENAMMI M., ORTH B., VIANEY-LIAUD M., CHAIMANEE Y., SUTEETHORN V., FERAUD G., HERNANDEZ J. & JAEGER J.-J. (1995). – Micromammifères et biochronologie des formations néogènes du flanc sud du Haut-Atlas marocain : implications biogéographiques, stratigraphiques et tectoniques. – *Africa Geoscience Review* **2** (2), 279-310.
- BIBERSON P. (1961). – Le Paléolithique inférieur du Maroc atlantique. – *Publications du Service des antiquités du Maroc* **17**, 544p.
- BONIS J. DE, BOUVRAIN G., BUFFETAUT E., DENYS C., GERAADS D., JAEGER J.-J., MARTIN M., MAZIN J.-M. & RAGE J.-C. (1985). – Contribution des vertébrés à l'histoire de la Téthys et des continents péritéthysiens. – *Bulletin de la Société géologique de France* **8**, V, 781-786.

- BOURCART J. (1937). – Sur la découverte de molaires d’Hipparion à la base de la série lacustre à argiles smectiques de Camp-Berteaux (Maroc oriental). – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences*, Paris, **7**, 79-80.
- BRANDY L.D. & JAEGER J.-J. (1980). – Les échanges de faunes terrestres entre l’Europe et l’Afrique nord-occidentale au Messinien. – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences*, Paris, D, **291**, 465-468.
- BRUNET J. (1961). – Oiseaux. In: Le gisement de vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* **155**, 105-108.
- BRUNET J. (1971). – Oiseaux miocènes de Beni Mellal (Maroc) ; un complément à leur étude. – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* **31**, 109-111.
- COIFFAIT-MARTIN B. (1991). – Contribution des rongeurs du Néogène d’Algérie à la biochronologie mammalienne d’Afrique nord-occidentale. – Thèse de Doctorat, Université de Nancy 1.
- COPPENS Y., MAGLIO V.J., MADDEN C.T. & BEDEN M. (1978). – Proboscidea; pp. 336-367 In: V.J. MAGLIO & H.B.S. COOKE, Eds., *Evolution of African mammals*. – Harvard University Press, Cambridge.
- CHOUBERT G. (1945). – Note préliminaire sur le Pontien du Maroc (Essai de synthèse orogénique du Maroc atlasique). – *Bulletin de la Société géologique de France*, **5**, **XVI**, 677-764.
- CHOUBERT G. & FAURE-MURET A. (1961). – Le gisement de vertébrés miocènes de Beni Mellal. Etude géologique. – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* **155**, 13-88.
- DURINGER P., AIS M. & CHAHI A. (1995). – Contexte géodynamique et milieu de dépôt du gisement de stévensite (Rhassoul) miocène du Maroc : environnement lacustre ou évaporitique ? – *Bulletin de la Société géologique de France* **166**, **2**, 169-179.
- EL HARFI A., LANG J. & SALOMON J. (1996). – Le remplissage continental cénozoïque du bassin d’avant pays de Ouarzazate. Implications sur l’évolution géodynamique du Haut Atlas central (Maroc). – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences*, Paris, **323**, 623-630.
- EL HARFI A., LANG J., SALOMON J. & CHELLAI E.H. (2001). – Cenozoic sedimentary dynamics of the Ouarzazate foreland basin (Central High Atlas Mountains, Morocco). – *International Journal of Earth Sciences (Geologische Rundschau)*, **90**, 393-411
- ENNOUCHI E. (1946). – Sur la présence de trois espèces de mastodontes au Maroc. – *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*, **7**, 20-21.

- ENNOUCHI E. & JEANNETTE A. (1954). – L'*Hipparion* de Camp-Berteaux, près de Taourirt (Maroc oriental). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, 10, **122**, 65-77.
- EISENMANN V. & GERAADS D. (2007). – *Hipparion pomeli* sp. nov from the late Pliocene of Ahl Al Oughlam, Morocco, and a revision of the relationships of Pliocene and Pleistocene African hipparions. – *Palaeontologica Africana* **42**, 51-98.
- FRAISSINET C. (1989). – Les étapes de la structuration récente Haut-Atlas calcaire (Maroc). Analyse des rapports entre raccourcissement et surrection au sein d'une chaîne continentale. – Thèse 3e cycle, Université Paris XI, Orsay, 267p.
- FRAISSINET C., ZOUINE E.M. & MOREL J.-L., Poisson A., Andrieux J. & Faure-Muret A. (1988). – Structural evolution of the southern and northern Central High Atlas in Paleogene and Miopliocene times. – *Lecture Notes in Earth Sciences* **15**, 273-291.
- GARCÈS M., AGUSTI J., CABRERA L. & PERÈS J.M. (1996). – Magnetostratigraphy of the Vallesian (Late Miocene) in the Vallès-Penedès basin (NE Spain). – *Earth and Planetary Science Letters* **142**, 381-396
- GAUTHIER H. (1957). – Contribution à l'étude géologique des formations post-liasiques des bassins des Dadès et du Haut Todra (Maroc méridional). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* 1-212.
- GENTIL L. (1918). – Note d'un voyage géologique à Taza (Maroc septentrional), contribution à l'étude du détroit sud-rifain. – *Bulletin de la Société géologique de France* (4), **XVIII**, 129-177.
- GERAADS D. (1993). – *Kolpochoerus phacochoeroides* (THOMAS, 1884) (Suidae, Mammalia), du Pliocène supérieur de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). – *Géobios*, Lyon, **26** (6), 731-743.
- GERAADS D. (1995). – Rongeurs et insectivores du Pliocène final de Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc. – *Géobios*, 28 (1), 99-115, Lyon.
- GERAADS D. (1996). – Le *Sivatherium* (Giraffidae, Mammalia) du Pliocène final d'Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc), et l'évolution du genre en Afrique. – *Paläontologische Zeitschrift* **70** (3/4), 623-629.
- GERAADS D. (1997). – Carnivores du Pliocène terminal de Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). – *Géobios*, Lyon, **30** (1), 127-164.
- GERAADS D. (1998a). – Rongeurs du Mio-Pliocène de Lissasfa (Casablanca, Maroc). – *Geobios*, **31** (2), 229-245.
- GERAADS D. (1998b). – Biogeography of circum-Mediterranean Mio-Pliocene rodents ; a revision using factor analysis and parsimony analysis of endemism. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **137**, 273-288.

- GERAADS D. (2002). – Plio-Pleistocene mammalian biostratigraphy of atlantic Morocco. – *Quaternaire*, **13** (1), 43-53.
- GERAADS D. (2004). – New skulls of *Kolpochoerus phacochoeroides* (Suidae: Mammalia) from the late Pliocene of Ahl al Oughlam, Morocco. – *Palaeontologica Africana* **40**, 69-83.
- GERAADS D. (2006). – The late Pliocene locality of Ahl al Oughlam, Morocco: vertebrate fauna and interpretation. – *Transactions of the Royal Society of South Africa* **61** (2), 97-101.
- GERAADS D. (2010). – Biogeographic relationships of Pliocene and Pleistocene northwestern African mammals. – *Quaternary International* **212**, 159-168.
- GERAADS D. & AMANI F. (1998). – Bovidae (Mammalia) du Pliocène final d’Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc. – *Paläontologische Zeitschrift Stuttgart*, **72** (1-2), 191-205.
- GERAADS D., AMANI F., RAYNAL J.-P. & SBIHI-ALAOUI F. Z. (1998). – La faune de mammifères du Pliocène terminal d’Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc. – *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris, Terre Planèt.*, **326**, 671-676.
- GERAADS D., EL BOUGHABI S. & ZOUHRI S. (2012). – *Skouraia helicoides* n.gen., n.sp., a new caprin bovid (Mammalia) from the late Miocene of Morocco. – *Palaeontologica Africana* **47**, 19-24
- GERAADS D. & METZ-MULLER F. (1999). – Proboscidea (Mammalia) du Pliocène final d’Ahl al oughlam (Casablanca, Maroc). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **1999** (1), 52-64.
- GINSBURG L. (1977a). – Les carnivores du Miocène de Beni Mellal (Maroc). – *Géologie Méditerranéenne* **IV** (3), 225-240.
- GINSBURG L. (1977b). – L’Hyracoïde (mammifère subongulé) du Miocène de Beni Mellal (Maroc). – *Géologie Méditerranéenne* **IV** (3), 221-254.
- GINSBURG L. (1977c). – *Listriodon juba*, suidé nouveau du Miocène de Beni Mellal (Maroc). – *Géologie Méditerranéenne* **IV** (3), 241-224.
- GÖRLER K., HELMDACH F.F., GAEMERS P., HEIBIG K., HINSCH W., MÄDLER K., SCHWARZHANS W. & ZUCHT M. (1988). – The uplift of the central High Atlas as deduced from Neogene continental sediments of the Ouarzazate province, Morocco. In: V.H. JACOBSHAGEN, Ed., the Atlas system of Morocco. – *Lecture Notes in Earth Sciences* **15**, 361-404.
- GÖRLER J. & ZUCHT M. (1986). – Stratigraphie und Tektonik des Kontinentalen Neogens im süden des Zentralen Hohen Atlas, provinz Ouarzazatz (Morocco). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, (A)* **66**, 471-494.
- GRADSTEIN F.M., OGG J.G. & SMITH A.G. (Eds.) (2004). – A geologic time scale 2004. – Cambridge University Press, Cambridge, 589p.

- GUERIN C. (1976). – Les restes de rhinocéros du gisement Miocène de Beni Mellal, Maroc. – *Géologie Méditerranéenne* **III** (2), 105-108.
- HEAD M.J., GIBBARD P.L. & SALVADOR A. (2008). – The Quaternary: its character and definition. – *Episodes*, **31**, 234-238.
- HECHT M., HOFFSTETTER R. & VERGNAUD C. (1961). – Amphibiens. In: Le gisement de vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* **155**, 95-101.
- GUNNELL G.F., EITING T. & GERAADS D. (2011). – New Late Pliocene bats (Chiroptera) from Ahl al Oughlam, Morocco. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **260** (1), 55-71.
- HEINTZ E. (1973). – Un nouveau bovidé du Miocène de Beni Mellal, Maroc : *Benicerus theobaldi* n. g. n. sp. (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia). – *Ann. Sci. Univ. Besançon, Géol.*, **3**, **18**, 245-248.
- HEINTZ E. (1976). – Les Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène de Beni Mellal, Maroc. – *Géologie Méditerranéenne* **III**, **2**, 91-104.
- HOFFSTETTER R. (1961). – Les Squamates. In : Le gisement de vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* **155**, 95-101.
- HILGEN F., AUBRY M-P., MCGOWRAN B., BERGGREN B., LOURENS L., COUVERING J.VAN & STEININGER F. (2008). – Paleogene and Neogene periods of the Cenozoic Era. A formal proposal and inclusive solution for the status of the Quaternary. – <http://www.quaternary.stratigraphy.org.uk/Temporary%20Items/>
- HOSSINI S. (2000). – Un nouveau discoglossidé (Amphibia, Anura) dans le Miocène supérieur du gisement marocain « Oued Zra ». – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série Ila, Sciences de la Terre et des Planets* **331**, 621-626.
- JAEGER J.-J. (1971a). – Un Cténodactylidé (Mammalia Rodentia) nouveau *Irhoudia bohlini* n. gen. n. sp., du Pléistocène inférieur du Maroc. Rapports avec les formes actuelles et fossiles. – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* **31**, 113-140.
- JAEGER J.-J. (1974). – Nouvelles faunes de rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène d'Afrique Nord-occidentale. – *Annals of the Geological Survey of Egypt* **4**, 263-268.
- JAEGER J.-J. (1975). – Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pliocène et du Pléistocène du Maroc. – Thèse, Université de Montpellier (inédit).
- JAEGER J.-J. (1977a). – Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni Mellal. – *Palaeovertebrata*, **7**, 91-125.
- JAEGER J.-J. (1977b). – Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène moyen et supérieur du Maghreb. – *Palaeovertebrata*, **8**, 1-166.

- JAEGER J.-J., LOPEZ MARTINEZ N., MICHAUX J. & THALER L. (1977). – Les faunes de micromammifères du Néogène supérieur de la Méditerranée occidentale. Biochronologie, correlations avec les formations marines et échanges intercontinentaux. – *Bulletin de la Société géologique de France* 7, **XIX** (3), 501-506.
- JAEGER J.-J. & MARTIN J. (1971). – Découverte au Maroc des premiers micromammifères du pontien d'Afrique. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, D*, **272**, 2155-2158.
- JAEGER J.-J., MICHAUX J. & BENJAMIN D. (1973). – Biochronologie du Miocène Moyen et supérieur continental du Maghreb. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, D*, **277**, 2477-2481.
- JAEGER J.-J., MICHAUX J. & DAVID B. (1973). – Biochronologie du Miocène moyen et supérieur continental du Maghreb. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, D*, **277**, 2477-2481.
- JANVIER P. & DE MUIZON C. (1976). – Lagomorphes du Miocène de Beni Mellal, Maroc. – *Géologie Méditerranéenne* **III** (2), 87-90.
- KRIJGSMAN M., GARCÈS M., LANGEREIS C.G., DAAMS R., VAN DAM J., VAN DER MEULEN A.J., AGUSTI J. & CABRERA L. (1996). – A new chronology for the Middle to Late Miocene continental record in Spain. – *Earth and Planetary Science Letters* **142**, 367-380.
- LAVOCAT R. (1952). – Sur une faune de mammifères miocènes découverte à Beni Mellal (Atlas marocain). – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **235**, 189-191.
- LAVOCAT R. (1956). – Sur des dents de sciuridé du Miocène de Beni Mellal (Atlas marocain). – *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle, Paris*, **2** (28), 153-154.
- LAVOCAT R. (1961). – Le gisement de vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* **155**, 1-144.
- LOURENS L., HILGEN F., SHACKLETON N.J., LASKAR J. & WILSON D. (2004). – The Neogene Period. In: F.M. Gradstein, J.G Ogg & A. Smith, Eds., A geologic time scale 2004. – Cambridge University Press, Cambridge, UK, 409-440.
- MCGOWRAN B., BERGGREN B., HILGEN F., STEININGER F., AUBRY M.-P., LOURENS L. & VAN COUVERING J. (2009). – Neogene and Quaternary coexisting in the geological time scale: the inclusive compromise. – *Earth-Science Reviews* **96**, 4, 249-262.
- MICHEL P. (1988). – Découverte d'un gisement de vertébrés fossiles du Pléistocène inférieur à Khemis, près de Safi, Maroc. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **306**, 1051-1056.
- MILLER E.R. (1999). – Faunal correlation of Wadi Moghara, Egypt: Implications for the age of *Prohylobates tandyi*. – *Journal of Human Evolution* **36**, 519-533.

- MOURER-CHAUVIRÉ C. & GERAADS D. (2008). – The Struthionidae and Pelagornithidae (Aves: Struthioniformes, Odontopterygiformes) from the late Pliocene of Ahl al Oughlam, Morocco. *In: 6th Symposium International Society for Avian Paleontology and Evolution (SAPE) 7*, Esperanza France Oryctos, pp. 168-187.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. & GERAADS D. (2010). – The Upper Pliocene Avifauna of Ahl al Oughlam, Morocco. Systematics and Biogeography. – *Records of the Western Australian Museum* **62**, 157-184.
- PILLANS B & NAISH T. (2004). – Defining the Quaternary. – *Quaternary Science Reviews* **23**, 2271-2282.
- RAGE J.-C. (1976). – Les Squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc. – *Géologie Méditerranéenne* **III** (2), 57-70.
- RASMUSSEN D.T., OLSON S. L. & SIMONS E.L. (1987). – Fossil birds from the Oligocene Jebel Qatrani Formation, Fayum Province, Egypt. – *Smithsonian Contributions to Paleobiology* **62**, 1–20.
- RAYNAL J.-P., LEFEVRE D., GERAADS D. & EL GRAOUI M. (1999). – Contribution du site de Lissasfa (Casablanca, Maroc) à une nouvelle interprétation du Mio-Pliocène de la Méseta. – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Série IIa, Sciences de la Terre et des Planets* **329** (8), 617-622.
- RAYNAL J.-P., TEXIER J.-P., GERAADS D. & SBIHI-ALAOUI F.-Z. (1990). – Un nouveau gisement paléontologique du Plio-Pléistocène du Maroc : Ahl al Oughlam (ancienne carrière Deprez). – *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, II*, **310**, 315-320.
- REMY J.A. (1976). – Présence de *Deinotherium* sp. KAUP (Proboscidea, Mammalia) dans la faune miocène de Beni Mellal (Maroc). – *Géologie Méditerranéenne* **III**, 109-114.
- REMY J.-A. & BENAMMI M. (2006). – Présence d'un Gomphotheriidae indet. (Proboscidea, Mammalia) dans la faune vallésienne d'Afoud AF6 (bassin d'Aït Kandoula, Maroc), établie d'après la microstructure de l'émail d'un fragment de molaire. – *Geobios*, **39**, 555-562.
- ROCH E. (1950). – Histoire stratigraphique du Maroc. – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* **80**, 1-435.
- RICH P.V. (1972). – A fossil avifauna from the Upper Miocene Beglia Formation of Tunisia. – *Notes du Service Géologique (Egypt)*, **35**, 29-66.
- SANDERS W.J., GHEERBRANT E., HARRIS J.M., SAEGUSA H. & DELMER C. (2010). – « Proboscidea », pp. 161-251. *In* : L. Werdelin & W.J. Sanders, Eds., *Cenozoic mammals of Africa*. – The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
- SAVAGE R. J.G. (1990). – The African dimension in European early Miocene mammal faunas. *In*: E.H. Lindsay, V. Fahlbusch & P. Mein, Eds., *European Neogene mammal*

chronology, pp. 587-600. – *NATO ASI Series, Series A, Life Sciences*. – Plenum Press, New York.

- SIGÉ B. (1976). – Les Megadermatidae (Chiroptera, Mammalia) miocènes de Beni Mellal. – *Géologie Méditerranéenne* **III** (2), 71-85.
- TESÓN E., PUEYO E. L., TEIXELL A., BARNOLAS A., AGUSTÍ J. & FURIÓ M. (2010). – Magnetostratigraphy of the Ouarzazate basin: Implications for the timing of deformation and mountain building in the High Atlas Mountains of Morocco. – *Geodinamica Acta*, **23** (4), 151-165.
- THOMAS H. (1979). – Le rôle de barrière écologique de la ceinture saharo-arabique au Miocène : arguments paléontologiques. – *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*, Paris, C **4** (2), 357-373.
- THOMAS H., BERNOR R. & JAEGER J.-J. (1982) – Origines du peuplement mammalien en Afrique du Nord durant le Miocène terminal. – *Geobios*, **15** (3), 283-297.
- VERGNAUD-GRAZZINI C. (1966). – Les Amphibiens du Miocène de Beni Mellal. – *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc* **27**, 198, 43-69.
- WESSELS W., FEJFAR O., PELAEZ-CAMPOMANES P., VAN DER MEULEN A. & DE BRUIJN H. (2003). – Miocene small mammals from Jebel Zelten, Libya. – *Coloquios de Paleontología*, suppl. **1**, 699-715.
- WERDELIN L. & PEIGNÉ S. (2010). – Carnivora. *In*: L. Werdelin & W. Sanders, Eds, Cenozoic mammals of Africa. – University of California Press, Berkeley, 609-663.
- ZOUHRI S. & BENSALMIA A. (2005). – Révision systématique des *Hipparion* sensu lato (Perissodactyla, Equidae) de l'Ancien Monde. – *Estudios geológicos* **61** (1-2), 61-99.
- ZOUHRI S., GERAADS D., EL BOUGHABI S. & EL HARFI A. (2012). – Discovery of an Upper Miocene vertebrate fauna near Tizi N'Tadderth, Skoura, Ouarzazate basin (Central High Atlas, Morocco). – *Comptes Rendus Palevol* **11**, 455-461

Annexe

Listes fauniques des gisements miocènes et pliocènes à mammifères du Maroc

Appendix

Faunal lists of Miocene and Pliocene mammals localities of Morocco

Beni Mellal (Miocène moyen supérieur)

Squamata

Gekkonidae

Gekkonidae indet.

Scinidae

Eumeces sp

Lacertidae

cf *Eremias*

Ophiosaurus sp

Amphisbaenidae

Amphisbaenidae indet

Serpentes

Boidae

Erycinae *Eryx* sp ou *Gongylophis* sp.

Python maurus

Colubridae

Colubridae indet.

Elapidae

Naja antiqua

Viperidae

Vipera maghrebiana

Scolecophidia

Scolecophidia indet

Amphibia

Pipidae

- 
- 
- Xenopus* sp.
 - Discoglossidae
 - Discoglossus* sp.
 - Bufo nidae
 - Bufo* sp.
 - Ranidae
 - Rana* sp.
 - Ptychadena* sp.
 - Oiseaux
 - Strigiformes
 - Tytonidae
 - Tyto alba*
 - Coraciiformes
 - Bucerotidae
 - Bucorvus brailloni*
 - Mammalia
 - Rodentia
 - Gliridae
 - Microdyromys ambigu*
 - Ctenodactylidae
 - Metasayimys jebeli*
 - Africanomys pulcher*
 - Pedetidae
 - Megapedetes* sp.
 - Sciuridae
 - Atlantoxerus tadlae*
 - Thryonomyidae
 - Paraphiomys occidentalis*
 - Myocricetodontinae
 - Myocricetodon parvus*
 - Myocricetodon cherifiensis*
 - Mellalomys atlasi*
 - Dakkamys zaiani*
 - Lagomorpha
 - Ochotonidae
 - Kenyalagomys mellalensis*
 - Carnivora
 - Viverridae

Genetta sp.

Hyaenidae

Hyaenictis graeca

Felidae

Felis sp.

Mustelidae

Martes khelifensis

Mellalictis mellalensis

Amphicyonidae

Agnotherium cf. antiquum

Proboscidea

Deinotheriidae

Prodeinotherium hobleyi

Perissodactyla

Rhinocerotidae

cf. Paradiceros mukirii

Hyracoidea

Pliohyracidae

Parapliohyrax mirabilis

Artiodactyla

Giraffidae

Palaeotragus lavocati

Palaeotragus sp.

Bovidae

Benicerus theobaldi

Suidae

Listriodon juba

Chiroptera

Megadermatidae

Megaderma gaillardi

Megaderma jaegeri

Rhinolophidae

Rhinolophus mellali

Hipposideridae

Asellia vetus
Vespertilionidé indét.
« Molossidé » indét.

Azda1 1, Bassin des Aït Kandoula (Miocène moyen supérieur)

« Reptilia » indét.

Mammalia

Artiodactyla

Parapliohyrax sp.

Insectivora

Erinaceidae

Protechinus sp. indet

Soricidae indet

Rodentia

Gerbillidae

Myocricetodon parvus

Mellalomys kandoulati

Thryonomyidae

Paraphiomys occidentalis

Ctenodactylidae

Africanomys cf. *pulcher*

Metasayimys aff. *jebeli*

Gliridae

Microdyromys cf. *ambiguus*

Azda1 3

« Reptilia » indet

Mammalia

Insectivora

Erinaceidae

Protechinus sp. indet.

Soricidae indet.

Rodentia

Gerbillidae

Myocricetodon parvus

Mellalomys kandoulati

Thryonomyidae

Paraphiomys occidentalis

Ctenodactylidae

Africanomys cf. *pulcher*

Metasayimys aff. *jebeli*

Gliridae

Microdyromys cf. *ambiguus*

Azda 6

Mammalia

Rodentia

Gerbillidae

Mellalomys cf. *rhassoulensis*

Azda 7

Mammalia

Rodentia

Gerbillidae

Mellalomys sp.

Jebel Rhassoul (Miocène moyen supérieur)

Mammalia

Artiodactyla indet.

Rodentia

Dipodidae

Protalactaga sefriouii BENAMMI, 1997

Gerbillidae

Myocricetodon parvus (JAEGER, 1977)

Myocricetodon cherifiensis LAVOCAT, 1952

Mellalomys rhassoulensis, BENAMMI, 1997

Ctenodactylidae

Africanomys pulcher LAVOCAT, 1961

Metasayimys jebeli (JAEGER, 1971)

Gliridae

Microdyromys ambiguus (JAEGER, 1977)

Pataniak 6 (Jebel Irhoud)

Mammalia

Insectivora

Erinaceidae

Galerix sp.

Protechinus cf. *salis*

Chiroptera

Vespertilionidae

Gen. et sp. indét.

Rodentia

Ctenodactylidae

Africanomys minor

Africanomys major

Metasayimys cf. *jebeli*

Dipodidae

Protalactaga moghrebiensis

Gliridae

Microdyromys cf. *ambiguus*

Sciuridae

Atlantoxerus cf. *tadlae*

Gerbillidae

Myocricetodon parvus intermedius

Myocricetodon cf. *cherifiensis*

Myocricetodon irhoudi

Myocricetodon magnus

Zramys dubius

Oued Zra (Vallésien)

« Amphibia »

Discoglossidae

Latoglossus zraus

Bufonidae
Pipidae

Rodentia
Muridae
 Progonomys cathalai
Cricetodontinae
 Zramys haichai
Gerbillidae
 Myocricetodon sp.
 Gen. et sp. indet.
Ctenodactylidae
 Africanomys sp.
Gliridae indet.
 Ericaceidae indet cf. *Galerix*
Soricidae indet.

Afoud 6 (Vallésien moyen)

Mammalia
Proboscidea
 Gomphotheriidae indet.
Perissodactyla
 Equidae
 « *Hipparion* » indét.
Artiodactyla
 Giraffidae indet.
Insectivora
 Erinaceidae
 Galericinae
 Galerix sp.

Rodentia
 Sciuridae
 Atlantoxerus sp.
 Gerbillidae
 Myocricetodon cf. *ouedi*
 Myocricetodon afoudensis

Zramys cf. haichai
Muridae
Progonomys cathalai
Ctenodactylidae
Irhoudia sp.

Jebel Rhassoul (Miocène supérieur)

« *Hipparion* » sp.
« Mastodonte » ?

Oued Tabia (Vallésien moyen)

«Poissons» indet
«Reptilia»
Anguidae indet
Mammalia
Perissodactyla
Equidae
« *Hipparion* » indet
Insectivora
Erinaceidae
Galericinae
Galerix sp.
Soricidae indet
Rodentia
Sciuridae
Atlantoxerus sp.
Gerbillidae
Myocricetodon cf. ouaichi
Myocricetodon seboui
Zramys haichai
Zramys cf. gueltae
Muridae
Progonomys cathalai
Ctenodactylidae indet.

Khendek el Ouaich (Turolien moyen)

Mammalia
 Insectivora
 Sorcidae indet..
 Chiroptera
 Vespertilionidae indet.
 Rodentia
 Muridae
 Paraethomys miocaenicus
 Cricetidae
 Gerbillidae
 Myocricetodon ouaichi
 Myocricetodon ultimus

Azaghar (Turolien moyen)

Mammalia
 Rodentia
 Muridae indet.
 Gerbillidae
 Zramys cf. hamamai

Wanou (Turolien moyen)

- Görler et Zucht [1986]

Mammalia
 Rodentia
 Gerbillidae
 Myocricetodon cf. ouaichi
 Protatera algeriensis
 Muridae
 Progonomys cf. woelferi

- Benammi *et al.* [1995, tabl. I].

Mammalia
 Insectivora



Soricidae
Crociturinae indet..
Rodentia
Gerbillidae
Myocricetodon cf. ouaichi
Gerbillinae gen. indet.
Muridae
Paraethomys cf. miocaenicus
cf. *Karnimata*

Taskourift

Mammalia
Rodentia
Muridae
Paraethomys indet.
Gerbillidae
Zramys indet.
Myocricetodon indet.

Afoud 1 (Turolien supérieur)

Mammalia
Rodentia
Muridae
Paraethomys cf. debruijini

Afoud 2 (Turolien supérieur)

Mammalia
Lagomorpha
Prolagus michauxi

Afoud 5 (Turolien supérieur)

Mammalia
Rodentia

Gerbillidae

Myocricetodon jaegeri

Muridae

Paraethomys cf. debruijini

Apodemus sp. indet.

Afoud 7 (Turolien)

Mammalia

Rodentia

Gerbillidae

Myocricetodon cf. seboui

Gliridae

Microdyromys sp

Tizi N'Tadderht

Aves

Struthionidae

cf. *Struthio sp.*

«Reptilia»

Chelonia

cf. *Centrochelys sp.*

Crocodylia

Crocodylus cf. niloticus

Mammalia

Equidae

Aff. *Cremohipparion periafricanum*

Cf. *Hippotherium primigenium*

Hippotheriini gen. and sp. indet.

Rhinocerotidae

cf. *Ceratotherium sp.*

Aff. *Chilotherium sp.*

Gomphotheriidae

Cf. *Tetralophodon sp.*

Giraffidae

Giraffid gen. et sp. Indet.

Bovidae

cf. *Prostrepsiceros* sp.

Skouria helicoides

Zidania

Mammalia

Proboscidea

Tetralophodon longirostris

Lissasfa (limite Mio-Pliocène)

Mammalia

Carnivora

Canidé indet

Artiodactyla

Bovidae

cf. *Ugandax*

Giraffidae

cf. *Sivatherium* sp

Perissodactyla

Rhinocerotidé indet.

Rodentia

Muridae

Paraethomys lissasfensis

Mus ique

Praomys sp

Cricetidae

Lophiomys maroccanus

Ruscinomys afrcanus

Gerbillidae

Myocricetodon sp.

Protatera davidi

Gerbillidé indet.

Ctenodactylidae

Irhoudia sp.

Sciuridae

Atlantoxerus sp.

Aïn Guettara

Rodentia

Cricetidae

Cricetus cf. *barrieri*

Muridae

Apodemus aff. *jeanteti*

Paraethomys miocaenicus

Gliridae

Eliomys truci

Lagomorpha

Prolagus aff. *michauxi*

Azib (Pliocène inférieur)

Mammalia

Perissodactyla

Equidae

"Hipparion" sp.

Artiodactyla

Bovidae

Gazella cf. *sitifense* ?

cf. *Oryx* ?

Rodentia

Muridae

Paraethomys cf. *pusillus*

Golunda jaegeri

Gerbillidae

Myocricetodontinae indét.

Aghouri (Pliocène moyen-supérieur)

Mammalia

Artiodactyla

Giraffidae

Sivatherium maurusium

Rodentia

Muridae

Paraethomys cf. anomalus

Lagomorpha

Ochotonidae

Prolagus cf. michauxi

Afoud 8 (Pliocène)

Mammalia

Perissodactyla

Equidae

« *Hipparion* » indet.

Rodentia

Gerbillidae

Myocricetodon sp. indet.

Cricetidae

Cricetus cf. barrierei

Muridae

Paraethomys anomalus

Occitanomys cf. adroveri

Castillomys africanus

Lagomorpha

Ochotonidae

Prolagus michauxi

Ahl Al Oughlam (limite Plio-Pléistocène)

Poissons

Sélacien indét.

Sparidé indét.

Amphibia

Anura

Bufonidae

Bufo viridis

Bufo sp.

Hylidae

Hyla cf. meridionalis

Reptilia

Chelonii

Geochelone

Testudo sp.

Crocodylia

Crocodylidae

cf. *Crocodylus*

Amphisbaenia

Trogonophidae

Trogonophis darelbeidae

Blanus sp.

“Lacertilia”

Gekkonidae indét

Scincidae

Eumeces algeriensis

Chalcides sp.

Lacertidae

cf. *Acanthodactylus*

Ophisaurus koellikeri

Anguidae indét (« morphotype » *Anguis*)

Serpentes

Colubridae

Coluber hippocrepis

Malpolon sp.

Macroprotodon sp.

Viperidae

Macrovipera sp.

Bitis sp.

Oiseaux

Struthioniformes

Struthionidae

Struthio asiaticus

Procellariiformes

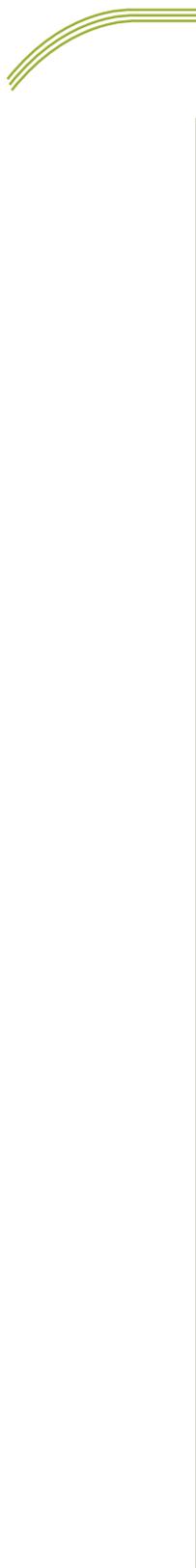
Diomedidae

Phoebastria anglica

Phoebastria cf. *albatrus*

Phoebastria cf. *nigripes*

Procellariidae

- 
- Calonectris cf. diomedea*
 - Odontopterygiformes
 - Pelagornithidae
 - Pelagornis mauretanicus*
 - Pelecaniformes
 - Sulidae
 - Morus peninsularis*
 - Morus cf. bassanus*
 - Ciconiiformes
 - Threskiornithidae
 - Geronticus olsoni*
 - Anseriformes
 - Anatidae
 - Anserini indét.
 - Alopochen cf. aegyptiacus*
 - Tadorna tadorna*
 - Tadorna sp.*
 - Mergus sp.*
 - Galliformes
 - Phasianidae
 - Plioperdrix africana*
 - Gruiformes
 - Rallidae
 - Rallinae size *Porzana pusilla*
 - Otididae
 - Otis cf. tarda*
 - Chlamydotis cf. mesetaria*
 - cf. *Lophotis sp.*
 - Charadriiformes
 - Charadriidae
 - cf. *Pluvialis sp.*
 - cf. *Charadrius sp.*
 - Stercorariidae
 - Catharacta cf. skua*
 - Alcidae
 - Alca ausonia*
 - Columbiformes

Columbidae

Columba cf. pisana

Columba cf. palumbus

Psittaciformes

Psittacidae

Agapornis atlanticus

Strigiformes

Tytonidae

Tyto balearica

Tyto alba

Strigidae

Surnia robusta

Passeriformes

Mammalia

Primates

Cercopithecidae

Theropithecus atlanticus

Carnivora

Herpestidae

Herpestes abdelalii

Ichneumia nims

Viverridae

Viverra leakeyi

Genetta sp.

Hyaenidae

Crocuta dbaa

Pliocrocuta perrieri latidens

Hyaenictitherium ? barbarum

Chasmaporthetes nitidula darelbeidae

Felidae

Acinonyx aicha

Panthera pardus

Lynx ? sp.

Felis cf silvestris

Dinofelis sp.

Homotherium sp.

Canidae

Nyctereutes abdeslami

Lupulella paralius

Vulpes hassani

Mustelidae

Prepoecilogale cf bolti

Poecilictis libyca minor

Mellivora cf capensis

Lutra fatimazohrae

Ursidae

Ursus cf etruscus

Odobenidae

Ontocetus emmonsii

Rodentia

Gerbillidae

Gerbillus bibersoni

Muridae

Paraethomys chikeri

Praomys skouri oughlamensis

Mus haouzi

Ctenodactylidae

Irhoudia aff bohlini

Hystricidae

Hystrix sp.

Lagomorpha

Lepus sp.

cf. *Serengetilagus* sp.

Prolagus n. sp.

Insectivora

Soricidae

Suncus barbarus

Episoriculus maghrebiensis

Erinaceidae

Erinaceus (Atelerix) sp.

Chiroptera

Rhinolophidae

Rhinolophus magnrebiensis

Vespertilionidae

Myotis darelbeidensis

Miniopterus horaceki

Emballonuridae

? Emballonurid sp.

Proboscidea

Gomphotheriidae

Anancus cf. osiris

Elephantidae

Elephas recki

Cetacea

Delphinidae

Delphinus sp. ou *Stenella* sp.

Physeteridae

Kogia sp.

Perissodactyla

Rhinocerotidae

Ceratotherium mauritanicum

Equidae

Hipparion pomeli (*Eurygnathohippus lybicum* according to Zouhri et Bensalmia [2005])

Artiodactyla

Camelidae

Camelus sp.

Suidae

Kolpochoerus phacochoeroides

Giraffidae

Sivatherium maurusium

Bovidae

Tragelaphus sp.

Bovini indet.

Kobus barbarus

Beatragus whitei

Parmularius atlanticus

Gazella (Deprezia) psolea

Gazella thomasi

Khemis (Safi)



Mammalia

Rodentia

Cricetidae

Lophiomys maroccanus

Elephantidae

Loxodonta africanavus

Rhinocerotidae

Dicerorhinus cf africanus

Table des matières

Table of Contents

Chapitre 1

Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances

Vertebrate Paleontology of Morocco: The state of the art

Résumé	1
Abstract	3
Résumé en arabe	7
Introduction	11
Vertébrés dévoniens	11
Vertébrés du Permien et du Trias	13
Ichthyofaune méso-cénozoïque	13
Dinosaures non aviens	14
Vertébrés de la transition Jurassique-Crétacé	16
Vertébrés du Crétacé supérieur des Kem Kem	18
Vertébrés fossiles des phosphates	19
Vertébrés paléogènes du bassin d'Ouarzazate	22
Lissamphibiens et lépidosauriens cénozoïques	22
Mammifères du Néogène continental	23
Conclusion	23
Références	24

Chapitre 2

Paléobiodiversité des gnathostomes (chondrichthyens, acanthodiens et actinoptérygiens) du Dévonien du Maroc (NW Gondwana)

Devonian gnathostomata (chondrichthyans, acanthodians, actinopterygians) paleobiodiversity from Morocco (NW Gondwana)

Résumé	47
Abstract	49
Résumé en arabe	51
Introduction	53
Chondrichthyens	53
Systématique	55
Conclusion chondrichthyens	61
Paléobiodiversité	61
Biostratigraphie	65
Paléoenvironnement	65
Paléobiogéographie	67

Acanthodiens	69
Conclusion acanthodiens	70
Actinoptérygiens	70
Conclusion générale	71
Références	73

Chapitre 3

Une revue des placodermes et sarcoptérygiens du Dévonien du Maroc

A review of the placoderms and sarcopterygians from the Devonian of Morocco

Résumé	79
Abstract	81
Résumé en arabe	83
Historique des recherches sur les vertébrés dévoniens du Maroc	84
Localités fossilifères et stratigraphie	85
Dévonien inférieur	85
Remarques sur les placodermes du Dévonien inférieur	87
Remarques sur les acanthodiens du Dévonien inférieur	88
Dévonien moyen	88
Remarques sur les placodermes et sarcoptérygiens du Dévonien moyen	90
Dévonien supérieur	90
Remarques sur les placodermes et sarcoptérygiens du Frasnien	92
Remarques sur les placodermes et sarcoptérygiens du Famennien	94
Paléobiogéographie	95
Conclusions	97
Références	98

Chapitre 4

Les vertébrés du Permien et du Trias du Maroc (bassin d'Argana, Haut Atlas occidental) : une fenêtre ouverte sur l'évolution autour de la grande crise fini-paléozoïque

The vertebrates from the Permian and Triassic of Morocco (Argana basin, western High Atlas): an open window on evolution around the end-Paleozoic crisis

Résumé	103
Abstract	105
Résumé en arabe	109
Historique	111
Contexte géologique	111
Formation d'Ikakern	114
Formation de Timezgadiouine	114
Formation de Bigoudine	115
Vertébrés du Bassin d'Argana	117
Contexte évolutif	117

Numérotation	120
Niveaux stratigraphiques et liste faunique	120
Membre Tourbihine (T2)	120
Membre de Tanameurt (T3)	128
Sommet du Membre Aglégal (T4)	128
Base du Membre Irohalène (T5)	129
Sommet du Membre Irohalène (T5)	144
Formation de Bigoudine	147
Biostratigraphie et Paléobiogéographie	148
Conclusion	151
Références	152

Chapitre 5

Revue des ichthyofaunes mésozoïques et cénozoïques marocaines

Review of the Mesozoic and Cenozoic Moroccan ichthyofaunas

Résumé	167
Abstract	169
Résumé en arabe	173
Introduction	175
Abréviations institutionnelles	175
Principales localités marocaines à poissons fossiles	175
Taxons	183
Actinistia	183
Dipnoi	184
Cladistia	186
Redfieldiiformes	187
Perleidiformes	188
Ginglymodi	189
Halecomorphi	193
Pycnodontiformes	193
Teleostei	197
Actinopterygii <i>incertae sedis</i>	212
Conclusion	216
Bibliographie	217
Annexe 1 : Liste faunique	243

Chapitre 6

Les dinosaures du Maroc – aperçu historique et travaux récents

The Dinosaurs of Morocco – historical review and recent work

Résumé	249
Abstract	251
Résumé en arabe	253

Introduction	255
Liste des dinosaures sauropodes et théropodes marocains considérés valides dans cet article	255
Premières découvertes	257
La période calme et la découverte du géant de l'Atlas	258
La 'redécouverte' des sites de la région des Kem Kem	261
Nouvelles découvertes	269
Empreintes de dinosaures	272
Conclusions	273
Bibliographie	274

Chapitre 7

Microvertébrés de la transition Jurassique-Crétacé du synclinal d'Anoual (Haut Atlas Oriental), Maroc

*Microvertebrates at the Jurassic-Cretaceous transition in the Anoual Syncline
(Eastern High Atlas, Morocco)*

Résumé	285
Abstract	287
Résumé en arabe	291
Introduction	293
Contexte géologique	294
Faunes d'Anoual	296
« Poissons »	296
Tortues	297
Crocodyles	297
Lissamphibiens	297
Dinosaures	298
Lépidosauriens	298
Ptérosaures	299
Mammifères	299
Paléobiogéographie	301
Conclusion	301
Références	301
Annexe : Liste faunique	304

Chapitre 8

Vertébrés du Crétacé supérieur basal (Cénomaniens-Turonien) du plateau des Hamadas, SE du Maroc

*Vertebrates from the early Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of the Hamadas plateau,
SE Morocco*

Résumé	307
Abstract	309

Résumé en arabe	311
Introduction	312
Cadre géologique et historique	313
Les assemblages de vertébrés	315
L'assemblage composite des «Kem Kem beds»	315
L'assemblage d'Agoult	324
L'assemblage de Goulmima	325
Datation, paléoenvironnements et relations paléobiogéographiques	327
Conclusion	333
Références	336

Chapitre 9

Les Vertébrés des phosphates crétacés-paléogènes (72,1-47,8 Ma) du Maroc

The Vertebrates from the Cretaceous-Palaeogene (72.1-47.8 Ma) phosphates of Morocco

Résumé	351
Abstract	355
Résumé en arabe	357
Historique	359
Les phosphates d'Afrique du Nord et du Proche-orient	359
La découverte des phosphates au Maroc	360
Les travaux pionniers de Camille Arambourg	362
Travaux récents et Convention franco-marocaine	364
Géologie	365
Contexte paléogéographique général	365
Géographie	365
Stratigraphie et sédimentologie	365
Paléogéographie et paléoenvironnement	370
Origine des phosphates	370
Systematique	372
Généralités et premières découvertes	372
Poissons cartilagineux (Chondrichthyens)	372
Hexanchiformes	377
Echinorhiniformes	377
Squaliformes	378
Pristiophoriformes	378
Squatiformes	378
Heterodontiformes	378
Orectolobiformes	378
Lamniformes	379
Carcharhiniformes	381
Rajiformes	382
Myliobatiformes	383

Torpediniformes	384
Autres sélaciens	384
Chimères	385
Intérêt des faunes de sélaciens	385
Poissons osseux (Actinoptérygiens)	386
Pycnodontiformes	388
Téléostéens	389
Aulopiformes	389
Ichthyodectiformes	389
Elopiformes	389
Albuliformes	390
Osteoglossiformes	390
Perciformes	390
Tetraodontiformes	391
Intérêts des faunes d'actinoptérygiens	391
Reptiles	391
Squamates	395
Crocodyliiformes	401
Chéloniens	407
Plésiosaures	412
Ptérosaures	414
Dinosaures non-aviens	415
Dinosaures aviens (oiseaux)	415
Intérêt des faunes de reptiles	419
Mammifères	420
Proboscidiens	422
Hyracoïdes	423
« Condylarthres » ou paenungulés primitifs	423
Hyaenodontidés	424
Intérêt des faunes de mammifères	425
Conclusions	426
« Point-chaud » de paléobiodiversité	426
Crises biologiques des limites Crétacé-Tertiaire (K/Pg) et Paléocène-Eocène (P/E)	428
Paléobiogéographie	430
Paléoenvironnements	431

Chapitre 10

Les amphibiens et lépidosauriens du Cénozoïque du Maroc

Amphibians and lepidosaurians from the Cenozoic of Morocco

Résumé	453
Abstract	455
Résumé en arabe	457

Introduction	459
Aperçu sur la systématique des amphibiens et lépidosauriens trouvés au Maroc	459
Les gisements du Cénozoïque du Maroc	460
Les faunes anciennes du Cénozoïque du Maroc	461
Le Paléocène supérieur (59-55Ma)	461
L'Eocène inférieur (55-49 Ma)	464
Remarques sur les faunes du Cénozoïque ancien	465
L'émergence des faunes modernes: Le Miocène	466
Le Miocène moyen	468
Le Miocène supérieur	468
Remarques générales sur les faunes du Miocène	470
La mise en place de la faune actuelle	470
La transition entre Pliocène et Pléistocène	472
Le Pléistocène inférieur	472
Du Pléistocène moyen à l'Actuel (depuis 800 000 ans)	476
Conclusions	478
Références	479

Chapitre 11

Les faunes de vertébrés marins et terrestres du Paléogène du bassin d'Ouarzazate, Maroc

The marine and terrestrial vertebrate faunas from the Paleogene of the Ouarzazate basin, Morocco

Résumé	485
Abstract	487
Résumé en arabe	491
Historique et intérêt général des gisements à vertébrés paléogènes du Bassin d'Ouarzazate	493
Cadre général géographique, structural, géologique et stratigraphique	494
Principaux niveaux et sites fossilifères	494
Localités sans mammifères	496
Localités à mammifères	498
Faunes	500
Caractères généraux	500
Ichthyofaune	500
Herpétofaune	503
Faune mammalienne	503
Faune thanétienne	504
Ichthyofaune	504
Herpétofaune	505
Faune mammalienne	506
Les formes "insectivores" : « Cimolesta » et Pantolesta (Eutheria), ?Tenrecoidea (Afrotheria)	506
Les « créodontes » Hyaenodontidae (Hyaenodontida)	510

Les Adapisoriculidae (Euarchonta?)	511
Les primates : Altiatlasius	511
Les condylarthres	512
Les paenungulés	513
Faune yprésienne	513
Ichthyofaune	513
Herpétofaune	513
Faune mammalienne	515
Faune lutétiennes(Aznag)	516
Ichthyofaune	516
Faune mammalienne	518
Caractères et signification générale des faunes du Paléogène du bassin d'Ouarzazate	518
Références	521

Chapitre 12

Mammifères du Néogène continental du Maroc : Faunes, biochronologie et paléobiogéographie

Neogene mammals' localities of Morocco: Faunas, biochronology and paleobiogeography

Résumé	527
Abstract	529
Résumé en arabe	537
Définition du Néogène	539
Néogène continental du Maroc	539
Les gisements à vertébrés néogènes du Maroc	541
Les gisements miocènes	541
Miocène moyen	541
Beni Mellal	541
Azdal (bassin d'Aït Kandoula)	542
Jebel Rhassoul (moyenne Moulouya)	547
Pataniak 6 (Jebel Irhoud)	547
Miocène supérieur	548
Oued Zra (moyenne Moulouya)	548
Afoud 6 (bassin d'Aït Kandoula)	548
Oued Tabia (bassin d'Aït Kandoula)	549
Taskourift (bassin de Ouarzazate)	549
Azaghar (bassin d'Aït Kandoula)	549
Wanou (bassin d'Aït Kandoula)	550
Afoud 7 (bassin des Aït Kandoula)	550
Khendek el Ouaich (bassin de Taza-Guercif)	550
Afoud 1, 2 et 5 (bassin des Aït Kandoula)	550
Zidania	551
Les gisements mio-pliocènes	551



Lissasfa (Casablanca)	551
Aïn Guettara (bassin de Taza-Guercif)	551
Les gisements pliocènes	552
Azib (bassin d'Aït Kandoula)	552
Afoud 8 (bassin d'Aït Kandoula)	552
Aghouri (bassin d'Aït Kandoula)	552
Ahl al Oughlam (Casablanca)	552
Khemis (région de Safi)	555
Biochronologie	555
Biogéographie	558
Conclusions	559
Références	560
Annexe : Listes fauniques des gisements miocènes et pliocènes à mammifères du Maroc	569

Index

Symboles

?ptéranodontidés 19

A

- Abdounia* 381
Abdounodus 421, 424
Abelisauria 257
Abelisauridae 257, 415
Abelisauridés 16, 329
Acaenasuchus 150
Acanthodactylus 471, 477
Acanthodida 69
Acanthodidae 69
Acanthodiens 11, 69
Acanthodii 69
Acanthomorph 169
Acanthomorpha 207, 208
Acanthomorphe 167, 207, 208
Acanthomorphes 168, 181, 207, 214, 215
Acanthomorphs 170, 171
Acanthoptérygiens 325
Acrodonta 126, 127, 128
Actinistia 18, 134, 150, 175, 183
Actinistiens 11, 183
Actinopterygian 170
Actinopterygians 169
Actinoptérygien 70, 179
Actinoptérygiens 11, 18, 20, 167, 176, 180, 181, 182, 183, 186, 190, 197, 211, 213, 214, 215, 372, 387
Actinopterygii 129, 130, 177, 211
Actinopterygii 71
Adapisoriculidae 22, 485
Ad-Dakhla 168, 170, 183, 209, 210, 215
Adrar Mgorn 22, 498
Adrar Mgorn 1 461
Adrar Mgorn 2 497
Aëtosaures 13
Aetosauria 142
Afoud 548
Africanomys 559
Afriquiamus 17, 300
Afrodon 511
Afrothères 21, 424
Agama Bibroni 478
Agamidae 460, 505
Aghouri 552
Aglegal 128
Aglégal 113, 115, 128, 150
Agoult 168, 169, 170, 181, 193, 195, 198, 199, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 212, 214, 216, 324, 330, 332
Agoultichthys 169, 193
Ahermoumou 180, 194
Ahl Al Oughlam 470, 527
Aidachar 201
Aigialosauridés 19, 395
Aiguillo 53
Aïn El Kerma 181
Aïn Guettara 551
Aïn Jourdel 553
Aipichthyoidea 208
Aït Kandoula 527
Aït Sedrat 527
Akka 12
Akrabou 18, 315
Albanerpeton 288
Albanerpetontidae 16, 288, 459
Albula 199, 390
Albulidae 199, 390
Albuliform 170
Albuliforme 168
Albuliformes 14, 215
Albuliformes 198, 199, 390
Alcelaphini 553
Alepisauridae 389
Alfred Beaugé 362
Algérie 273
Alienochelys 408, 409, 412

- Alimentaire 335
 Alligatoidea 405
 Allocaudata 459
 Almasauridae 134
Almasaurus 134, 135, 136
Alopias 381
 Alopiidae 381
 Alpes Carniques 63
Altiatlasius 22, 485, 511
Alytes 473
Alytes Muletensis 475
 Alytidae 459
 Ameskrout 111, 115
 Amiidae Calamopleurus 193
 Amiiiformes 193, 211
 Amirien 476
 Ammonite 324, 327, 330
 Amniota 122, 137
 Amniotes 118
 Amphibien 505
 Amphibiens 22, 459, 485, 493, 541, 548
 Amphisbaeniens 22, 460, 505
 Anacoracidae 381
Anancus 555
 Angiospermes 293
Angistorhinus 145, 146
Angolachelys 410
 Anguilliformes 214, 390
 Anhangueridés 19
Anomotodon 380
 Anotophysi 203
 Anoual 16, 167, 169, 179, 183, 185, 196, 200,
 213, 287, 294
Anoualerpeton 297
 Anoures 19, 459, 496, 548
 Anoures 541
 Anti-Atlas 53
 Aoufous 18, 179, 318, 327
 Apodes 459
 Appareil De Weber 203, 204
 Aptien 297
Araiochelys 411
Arambourgiana 414
Arambourgisuchus 403, 404
 Araripemydidés 18, 319
Araripichthys 14, 168, 170, 181, 188, 211
Archaeophis 465
 Archontes 485
 Archosaure 150
 Archosaures 118, 129, 146
 Archosauria 142, 146
 Archosauriformes 13, 141, 145, 150, 151
 Archosauromorpha 139
 Archosauromorphes 150
 Ardenne 61
 Argan 148
 Argana 13, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117,
 118, 119, 120, 126, 127, 128, 130, 133,
 139, 146, 148, 149, 150, 151, 175, 176,
 178, 183, 185, 187, 188
Arganaceras 122, 124, 125, 149
Arganarhinus 140, 142
Arganasaurus 144
Arganasuchus 142, 143, 144
 Arganodontidae 132
Arganodus 133, 134, 150, 169, 178, 185
Argentoconodon 17
Argillochelys 410
Argochampsia 403, 405
 Aridification 472
Armigatus 170, 202
 Armorica 68
Asiatoceratodus 185
 Aspidorhynchidae 198, 214
 Aspidorhynchiforme 181, 193
 Aspidorhynchiformes 14, 168, 198
 Aspidorynchids 170
 Aspiration 432
 Assa 12
Atlantosuchus 403, 404
Atlasaurus 15
Atlasaurus Imelakei 249, 256, 259
Atlasodon 17, 300
 Atopocephala 130, 132, 187
Atractosteus 169, 182, 191
 Atreipus–Grallator 128
 Aulopiformes 14, 168, 181, 215
 Aulopiformes 181, 205, 389
 Aulopiforms 170
Axelrodichthys 184
Aygroua 288, 297
 Azaghar 549
 Azarifeneria 138, 139
 Azdal 542

Azendohsaurus 139
Azendohsaurus laaroussii 258
Azhdarchidae 413, 414
azhdarchidés 19
Azib 552
Aznag 498

B

Bahariasaurus 264
Bahariya 211, 329
Bahia 183
Bahira De Tadla 527
Baleaphryne Muletensis 475
Bartschichthys 187
Baryonyx Walkeri 267
Bassin D'ouarzazate 485, 493
Bathonian 287
Batoide 324
Batoïdes 377
Batrachotomus 143, 144
Beatragus 553
Bekrit 365
Belonostomus 189, 198
Benguérir 370
Benicerus 542
Beni Mellal 23, 466, 527
Berberosaurus 15
Berberosaurus Liassicus 249, 257, 271
Berriasian 287
Berriasien 297
Berycifformes 208
Bigoudine 113, 115, 117, 147
Bioproductites 370
Biostratigraphie 65
Biostratigraphique 385
Bitis 471
Bivalves 330
Blanidae 473
Blanus 471
Boidae 22, 460, 506
Boréosphéniens 301
Bothremydidae 20, 409, 411, 503
Bothremydidés 18, 319
Bothremys 411
Boualitomus 421, 425
Bou Hanifia 557



Boulmane 22
Bovidés 542
Brachaeluridae 379
Brachiosaurus 259
Brachychirotherium 128
Brachydeiridae 91
Brachyopsemys 410
Brachythoraci 53
Brives 372
Brookvaliidae 132
Brychetus 200
Bufo 466
Bufo Bufo Spinosus 476
Bufonidae 459, 548
Bufo Regularis 466
Bufo Viridis 470
Burnhamia 384

C

Cadavres 372
Caecilians 288
Caecilien 297
Calamopleurus 169, 182
Camerosporites 148
Camille Arambourg 362
Capitosauroidea 128
Captorhinidae 126
Captorhinidés 13
Carbone 369
Carcharhinidae 381
Carcharhiniformes 20
Carcharhiniformes 374, 381, 504
Carcharodontosauridae 257
Carcharodontosauridé 330
Carcharodontosaurus 15, 19, 249
Carcharodontosaurus Saharicus 257, 263
Carinodens 398
Carnien 147, 148, 150
Carnien 112, 113, 133, 135, 136, 139, 143, 145, 147, 150, 151
Carnivores 542, 553
Casablanca 551
Ceará 193
Cénomaniens 258, 461
Cénozoïque 459
Céphalopodes 363

- Cerastes* 473
Ceratodus 169, 185
 Ceratosauria 257
 Cercopithécidés 553
 Cétacés 555
Cetiosaurus mogrebiensis 255
 Chaîne alimentaire 328
 Chalcides 471
Chamaeleo chamaeleon 478
 Chamaeleonidae 460, 505
 Chanidae 203
 Chanoidei 203
 Characea 296
 Characidae 505
 Chéloniens 364, 381, 419
 Chéloniens 407, 408
 Cheloniidae 20, 409, 410
 Chelonioidea 409
 Chemostratigraphiques 369
Chenaniusuchus 403, 404
Chiloscyllium 379
 Chimères 385
Chinlesaurus 150
 Chirocentrites 201
 Chiroptères 518, 555
 Chirothéroïdes 128, 149
Chirotherium 128
 Chondrichthyens 11, 53, 167, 372, 374
 Chronostratigraphiques 385
 Cimolesta 22, 485, 506
Cimolestes 508
 Cimolestidae 506
 Cimolestidés 506
 Cinto euganeo 202, 207
 Cladistia 186
Cladocyclus 201
 Cladotheria 299
 Climatiida 69
 Climatiidae 69
 Clupavid 169
 Clupavidae 181, 204
Clupavus 170, 189, 204
 Clupeomorpha 202, 212, 386
 Clupéomorphe 212
 Clupéomorphes 168, 181, 203, 214, 325
 Clupeomorphs 169, 170
 Coccosteidae 89
 Coccosteidae 89
 Coelacanth 169
 Coelacanthes 14, 18, 167, 175, 179, 180, 183, 185, 297, 318, 328
 Coelacanthidae 176
 Coelacanthus 288
 Colobodontidae 129, 150
Coluber 467
 Colubridae 460
Concavotectum 169, 184, 204
 Condylarthres 21, 423, 512
Coniophis 463, 506
 Continental intercalaire 293, 313, 327, 329
 Continental intercalaire 167, 169, 179
Coronella girondica 477
 Cotinguiba 215
 Couches rouges 293
 Couloir d'argana 167, 213
Coupatezia 383, 504, 513
 Créodontes 21, 485
 Crétacé 249, 463
Cretolamna 379, 380
 Cricétidés 542
 Crise K/Pg 391
 Crocodiles 18, 319
 Crocodiliens 493, 494
Crocodylus 401
 Crocodylia 403, 404, 405
 Crocodylifformes 20, 364
 Crocodylifformes 401, 402
 Crocodyloidea 405
Crocodylus 404, 405
Crosbysaurus 150
 Crossognathiform 170, 188
 Crossognathiforme 168
 Crossognathiforme 188
 Crossognathiformes 181, 202
 Crustacés 325
 Cryptodires 20, 409, 410, 411
Ctenacanthidae 58
 Ctenodactylidae 558
 Cténodactylidés 542
 Cyclotosauridae 128
Cyclotosaurus 150
Cylindracanthus 210, 391
 Cypriniformes 288, 297
 Cypriniformes 179

D

Dalatiidae 378
Dalle à Thersitées 369
Danien 386
Danogaleus 385
Daouitherium 21, 421, 423
Daoura 181
Dasornis 416, 417
Dasyatidae 383
Dasyatis 377
Dasyatoidea 383
Dasyptelis 473
Dasyrhombodus 384
Davichthys 170, 190, 198
Deinotherium 542
Dekkar 287, 294
Delpitia 385
Deltadromeus 19, 249
Deltadromeus agilis 257
Denaéidae 59
Denisodon 299
Dentilepisosteus 191
Dercetid 170
Dercetidae 207, 215, 389
Dercetis 207
Dermochelyidae 409
Dermochelyoidea 20, 409
Desmotosuchus 150
Dévonien 53
Dicraeosaurus 258
Dicynodontia 137
Dinichthyidae 92
Dinichthyidae 91
Dinosaures 255, 319, 328, 370, 413
Dinosauriformes 146
Dinosauromorpha 146
Dinosauromorphes 129
Diodorus 146, 147
Diplocaulidae 120, 148
Diplocaulidés 13
Diplocaulus 120, 121, 122
Diplocercides 12
Diplodocoidea 256
Diplomystus 202, 203
Diplospondichthys 169, 181, 186, 197, 211
Diplurus 150

Dipneuste 12, 150
Dipneustes 18, 133, 134, 167, 175, 176, 179,
180, 183, 184, 185, 213, 297, 318, 328
Dipnoi 18, 132, 175, 184, 288
Dipnorhynchidae 90
Dipodidae 558
Dipteronotus 129, 130, 131, 169, 178, 188
Discoglossidae 459, 548
Discoglossus 466
Discoglossus scovazzi 474
Domaine Sud-téthysien 430
Donodon 17
Dopasia 468
Doukkala I 477
Doukkala II 476
Dromaeosauridae 268
Dunkleosteidae 89, 93
Dunkleosteus 79, 81, 82, 94, 95, 97
Dunnophis 463, 506
Dutuitosaurus 136, 137
Duwi 201
Dyrosauridae 401, 403, 505
Dyrosauridés 404, 406
Dyrosaurus 372, 401, 404
Dyskritodon 17, 299

E

Echinorhiniformes 377
Echinorhinus 378
Echkar 327, 329
Edaphodon 385
Egertonodus 297
Eifélien 53
Elapidae 460
Elasmobranchii 55
Élasmosaure 332
Elasmosauridae 412, 413, 414
Élasmosauridé 326
Elasmosauridés 18
El Atrous 53
El Borouj 360
Elephas 555
El Harhoura 1 477
El Harhoura 2 477
El-Mers 14, 167, 169, 179, 180, 191
Elopidae 198, 212
Elopiformes 198, 389

- Élopiformes 181, 215
 Elopomorpha 181, 198
 Elopomorphes 168, 390
 Elopomorphs 170
Elopopsis 170, 194, 202
 Emsien 53
 Enchodontidae 205, 206, 215, 389
 Enchodontoids 170
Enchodus 170, 192, 196, 205, 206, 389
 Endémisme 68, 412, 419
 English Chalk 196
Enneabatrachus 16, 288, 297
 Eocène 460, 485
Eocyclotosaurus 128, 129, 150
Eodiaphyodus 196, 199
Eoraptor 150
Eostegostoma 379
Eotorpedo 384
Eotrigonodon 211
 Eotrigonodontidae 210, 391, 505
 Équidés 553
Equus 558
Eremias 466
Eremiasaurus 398
Erfoudichthys 184, 203
Ergetonodus 288
 Erguitaia 383
Eritherium 21, 421, 423
Erpetoichthys 186
 Errachidia 170, 208
 Erycinae 467
Eryx 467
Eryx primitivus 472
Euarchonta 511
Eubiodectes 201
Euclastes 408, 409, 410, 412
Eumeces 466
Eumeces algeriensis 471, 477
 Eurasie 469
 Euraxemididés 18
 Euraxemydidés 319
 Eureptiles 118
Eurygnathohippus 555
Eurypholis 206
Eusthenopteron 13
 Eusuchien 18
 Euteleostei 212, 386
 Euthériens 485
 Eutrachiurides 197, 210
- F**
- Famennien 53
Fasolasuchus 143, 144
 Félidés 553
 Floreste 202, 212
 Foraminifères 330, 331, 516
 Formation Akrabou 330
 Formation Alcântara 328, 330
 Formation Apon 331
 Formation d'Anoual 293
 Formation de Ksar Metlili 293
 Formation Ifezouane 315, 325, 327
 Formations Alcântara 335
 Formation Santana 330, 331
 Formation Sao Khua 328
 Formations Aoufous 315
 Frasnien 53
- G**
- Galeocerdo* 381
 Ganntour 176, 181, 196, 197, 199, 206, 207, 209, 210, 365, 409
Ganntouria 384
 Gara Sbaa 258
 Gara Sbâa 181, 319
Garatherium 511
 Gastéropodes 330, 363
Gaudryella 212
Gavialis 405
 Gavialoidea 405
 Gavialoïdes 405
 Ggazelles 553
 Géantes Océpechelon 412
 Gekkonidae 460, 505
 Gerbillidés 555
Ghrisichthys 170, 188, 201
 Gibraltar 469, 551
 Ginglymodes 167, 179, 180, 211
 Ginglymodi 177, 189, 191, 192, 193, 213
 Ginglymodian 169
 Ginglymods 170

Ginglymostoma 379
Ginglymostomatidae 379
Giraffatitan 259
Giraffidés 549
Givétien 53
Gliridae 558
Globidens 399
Gnathosaurinae 17, 289
Gnathosaurinés 299
Gnathostomes 11, 53
Gnathostomes 11
Gobiconodon 17, 299
Golfes 370
Gondwana 53, 287, 293
Gonorynchiformes 203
Goulmima 18, 168, 170, 181, 188, 195, 199,
201, 202, 205, 206, 211, 214, 331, 332,
333
Goulmimichthys 170, 202, 206
Grenouilles 319
Grotte des Hominidé 476
Grotte des Rhinocéros 476
Groupe de Dekkar 293
Guefait-1 468
Guenfouda 477
Guergouri 360
Gymnophiones 16
Gymnophiones 297
Gymnura 383
Gymnuridae 383

H

Hadjoula 198
Hahnodon 289, 299
Halecomorph 169
Halécomorphe 180, 193
Halécomorphes 14, 167, 193
Halecomorphi 193
Halisaurus 397
Hamadachelys 18
Hamadas 179
Hamar Laghdad 55
Hamer Lakhdad 12
Hamrabortis 383
Hangenberg 65

Hasseine 113, 115, 116
Haut Atlas 293
Heckelichthys 170, 194, 201
Hemiscylliidae 379
Hemiscyllium 379
Hemorrhoids hippocrepis 471
Heptranchias 377
Herrerasaurus 150
Heterobatis 385
Heterodontiformes 378
Heterodontus 378
Hexanchiformes 377
Hexanchus 377
High Atlas 287
Hipparion 547
Holocène 459
Hologinglymostoma 385
Holonematidae 92
Holonematidae 91
Holostéens 18, 213
Holostei 193
Homalopagus 170, 208
Hyaenodontida 515
Hyaenodontidae 508
Hyaenodontides 21
Hyaenodontidés 485, 510
Hyaenodontidés 424
Hybodontiformes 384
Hyla meridionalis 472
Hylidae 459
Hypomylos 17, 300
Hyposaurus 404
Hypsobatidae 382
Hypurostégie 201, 204
Hyracoidea 515
Hyracoïdes 21, 423, 542

I

Ibérie 469
Ichthyocodon 17
Ichthyoconodon 299
Ichthyodectes 201
Ichthyodectiform 170
Ichthyodectiforme 168, 180, 201
Ichthyodectiformes 14, 167, 168, 200, 213,
215

- Ichthyodectiforms 170, 171
Ichthyotringa 170, 192
 Ichthyotringid 170
Ichthyovenator 268
Idrissia 170, 190, 211
 Ifezouane 18, 179, 318
 Ikakern 113, 114, 115, 148, 149
 Ilhas 193
 Ilimzi 22, 461
 Imin'Tanout 197
 In Beceten 200
 Indice de Shannon 61
 Insectivores 22, 485
 Intercalaires 368
 Irhoud Ocre 472
 Irohalène 113, 114, 115, 129, 130, 133, 135,
 136, 139, 140, 143, 144, 145, 147, 150
Irritator 267
 Ischnacanthida 69
 Ischnacanthidae 69
 Ischnacanthiformes 69
Ischnolepis 130, 132, 187
Isistius 378
Isochirotherium 128
 Isotopes stables 369
Ixobatis 385
- J**
- Jalodontidae 56
 Jbel Amessaoui 12
 Jbel Debouâa 12
 Jbel Oum Tkout 167, 169, 180, 186, 187, 203,
 207, 211, 214, 216
 Jbel Titert 12
 Jbel Tselfat 168, 170, 181, 189, 190, 192, 194,
 195, 198, 201, 202, 204, 205, 206, 207,
 208, 211, 212, 214, 215
 Jebel Rhassoul 547
 Jurassique 249
- K**
- Kaf-Taht-el Ghar 477
 Kannemeyeriidae 137
 Kannemeyeriiformes 150
 Kehf-el Baroud 477
 Kem Kem 14, 15, 249
 Kem Kem beds 167, 168, 169, 170, 179, 180,
 181, 182, 183, 184, 185, 187, 191, 193,
 200, 201, 203, 204, 211, 213, 313, 319,
 321, 324, 328, 329, 330, 334
Kemkemia 268
Kentisuchus 406
Kenyalagomys 542
Kermichthys 170, 190, 212
 Khemis 555
 Khendek el Ouaich 468, 550
 Khouribga 360
Khouribgaleus 385
Kobus 553
Kolpochoerus 555
 Komen 201, 202
 K/Pg 428
Kryptotherium 17, 299
 Ksar Jilali 294
 Ksar Metlili 287, 293, 294
- L**
- Labrostocheilus* 411
 Lacertidae 460
 Lagomorphes 542
Lahimia 421, 425
 Lamnidae 380
 Lamniformes 379
 lamproies 167
 Latidae 209
Latimeria 183
Latoglossus 466, 548
Latoglossus zraus 468
Latonina 466
 Laurasiatiques 520
 Laurussia 67
 Lavage-tamisage 373
 Lavocat 314
Lebonichthys 199
Leidybatis 383
Leiodon 372
 Leiosteidae 91
 Lepidosaurians 288
 Lépidosaurians 22
 Lépidosauriens 16, 298, 496

Lépidosauromorphes 129
Lepidotes 14, 169, 182, 191, 297
Lepisosteidae 190, 213
Lépisostéiforme 191
Lepisosteiformes 189, 190, 191
Lépisostés 14
Lepisosteus 191
Lepospondyli 120
Leptocéphale 389
Leptosuchus 150
Lepus 555
Lézards 319, 460, 493
Lias 273
Limite K/Pg 428
Limite Paléocène-Eocène 515
Limite P/E 429
Limite Pliocène-Pléistocène 470
Lissamphibiens 16, 459
Lissamphibiens 297
Lissasfa 551
Lissoberyx 170, 195, 208
Lissodus 288, 297
Listriodon 542
Lithoptila 416, 418
London Clay 199, 200, 209
Lophiomys 555
Lophobatis 383
Lungfish 169
Lusitanichthys 169, 204
Lutétien 369, 493

M

Maastrichtien 362, 365, 429
Macaca 553
Macroprotodon 471
Macrosemiid 169
Macrosemiidae 181, 190, 192
Macrosemiidé 325
Macrosemiiforme 168
Macrosemiiformes 189, 192, 193, 216
Macrovipera 471
Macrovipera mauritanica 477
Madtsoiidae 460, 513
Madtsoiidés 19
Maghrebianichthys 170, 208
Maider 81, 85, 86, 87, 88, 90, 96
Maïder 11, 12, 53
Malpolon 471
Malpolon monspessulanus 477
Mammals 289
Mammifères 299, 370, 420, 485, 493
Maniraptora 17, 289, 298
Maniraptoriformes 298
Marizal 204
Maroccosuchus 403, 405, 406
Massif rhénan 68
Mauritanichthys 130, 131, 132, 169, 178, 187
Mawsonia 169, 184
Mawsonia lavocati 267
Mawsoniidae 18, 183
Megalopidae 199, 389, 390
Mégaprédateurs 431
Melgou 372
Mellalien 528
Mellalomys 544
Membre Hasseine 148
Mer des Phosphates 370
Mer varisque 68
Meseta 53
Meskala 176, 181, 199, 210, 211, 365
Mésosuchien 18
Mésozoïque 460
Messinien 469
Metoposauridae 136, 144
Metoposaurus 137, 144, 150
M'Fis 12
Microderon 17, 300
Microdyromys 550
Microrestes 53
Microvertébrés 494
Minimus 17, 300
Minutosaccus 147
Miocène 460
Miocène moyen 527
Miocène supérieur 528
Mio-Pliocène 551
Mitsukurinidae 380
Mobulidae 384
Moghreberia 137, 138, 139
Montagne Noire 67
Monts-Ste-Croix 67
Moradisaurinae 127
Moradisauriné 151

Moradisaurus 127, 149
 Mosasauridae 394, 395
 Mosasauridés 19, 20, 395, 411
 Mosasaurinae 397
 Mosasauroides 18, 326, 331
Mosasaurus 397
 Moulouya 527
 Moyen Orient 469
 Mrakib 53
 M'riert 53, 81, 85, 86, 93
 Multituberculata 17, 289, 299
 Myctophiformes 214
 Myliobatidae 377, 383
 Myliobatiformes 20, 374
Myliodasyatis 385
 Mylostomatidae 92, 94
 MYLOSTOMATIDAE 91, 94
Myocricetodon 550
 Myocricetodontinae 558
 Myxines 167

N

Naja antiqua 467
Naja iberica 469
 Namoura 199, 203
 Narcine 384
 Narcinidae 384
Natrix maura 477
Natrix natrix 477
 Nectridea 120
Nematonotus 206
Neoceratodus 169, 185
 Néogène 527
 Néornithes 21
 Niger 255
Nigersaurus taqueti 258
 Noasauridé 15
 Nodules 326
 Norien 113, 147, 148
Notidanodon 377
 Notopteridae 200, 213
Notorynchus 377
 Notosuchiens 18
 N'Tagourt 22
 N'Tagourt 2 464
 Nursallia 170, 189, 195

O

Obaichthys 191, 211
Ocepechelon 408, 409
Ocepeia 421, 424
Ocepesuchus 403, 405
 Ochotonidé 542
 OCP 364
 Odontaspididae 380
Odontochelys 407
 Odontopterygiformes 21, 417
Odontorhynchus 384, 513
 Office Chérifien des Phosphates 360
 Oiseaux 391, 415, 416, 419, 553
 Oiseaux à pseudo-dents 417, 419
 Olénékien 113, 128, 149, 151
 Oligocène 466
 Omalodontida 55
Omosoma 170, 195, 208
Omomopsis 170, 195, 208
Onchopristis 18
 Ongulés 21
Oniichthys 191
 Onychodontidae 90
 Onychodontiformes 13
Ophisaurus 468
Ophisaurus koellikeri 471, 474
 Orectolobidae 379
 Orectolobiformes 20, 374, 378, 504
Orectolobus 379
 Ornithischia 415
 Ornithischiens 15, 328
 Ornithocheiridae 17, 289
 Ornithocheiridés 19
 Ornithocheiridés 299
 Ornithodira 146
 Orodontida 60
 Orodontidae 60
 Osmeroides 170, 199
 Osmeroididae 199
 Ostariophysans 170
 Ostariophyse 168, 325
 Ostariophyses 168, 181, 203
 Ostariophysini 203, 386
 Ostéichthyens 20
 Osteichthyes 71
 Osteoglossidae 200, 390

Osteoglossiformes 200, 216, 297, 390
 Osteoglossiforms 288
 Osteoglossomorph 169
 Osteoglossomorpha 199, 200
 Ostéoglossomorphe 180, 318
 Ostéoglossomorphes 14, 167, 179, 200, 214
 Osteoglossomorphs 169
 Ostéolépide 13
 Osteolepididae 91
 Osteopygoides 410
Ostracion 211
 OT1 167, 169, 180, 186
 Otodontidae 380
Otodus 379, 380
Otophysi 203, 204
 Ouazazate 22, 527
 Oued Chebbi 12
 Oued Eddahab 365
 Oued Ed-Dahab 176, 182
 Oued Erguita 370
 Oued Oussen 197
 Oued Tabia 549
 Oued Zem 197, 360
 Oued Zra 468, 548
 Oulad Abdoun 21, 176, 181, 196, 197, 198,
 199, 200, 201, 206, 207, 209, 210, 211,
 360, 365, 407
 Oulad Bou Ali 364
 Oulad Bou Aziz 364
 Ouledia 513

P

Pachyrhizodontidé 331
 Pachyrhizodontoidei 202
 pachyrhizodontoids 170
Pachyvaranidae 399, 413
 Pachyvaranidés 395
Pachyvaranus 399, 413
 Paenungulata 421
 Paenungulé 513
 Paenungulés 21, 423, 424
Palaeocarcharodon 380, 381
Palaeogaleus 381
Palaeonotopterus 169, 184, 200
 Palaeophidés 20

Palaeophiidae 400, 413, 460
Palaeophis 400, 413, 464
Palaeophis maghrebianus 465
Palaeorhincodon 379
Palaeoryctes 508
 Palaeoryctidae 506
Palaeotethys 68
Palaeotragus 542
Paleobalistum 195
 Paléobiodiversité 61, 426
 Paléobiogéographie 67, 430
 Paléocène 362, 429, 459, 485
 Paléocène-Eocène 428
 Paléoenvironnement 65
 Paléoenvironnements 431
 Paléogéographie 53
 Paleonisciform 170
 Paleonisciformes 213
Paleorhinus 142, 150
 Paléoryctidés 506
 Paléozoïque 53
 Pangée 112, 118, 149
 Pantolesta 22, 485, 506
 Pantotheria 17, 289, 299
Paracirculina 148
Paradicerus 542
Paraethomys 550
Paramacellodus 16, 288, 298
 Parapalaeobatidae 382
Parapliohyrax 542
 Parareptiles 13, 118, 151
 Parareptilia 122
 Paratypothorax 150
 Paravinciguerra 170, 190, 205
 Pareiasaure 125, 149
 Paréiasaure 124, 126, 149
 Pareiasaures 149
 Paréiasaures 149, 151
 Pareiasauria 122, 125, 126
Parotodus 380
 Passages Crétacé-Tertiaire 428
 Pataniak 6 23, 466, 544, 547
Patinasporites 147
 Paulchoffatiides 299
 P/E 428
 Pelobatidae 459
Pelodytes 473

- Pelodytidae 459
 Pelomedusoides 505
Pelophylax 473
Pelophylax saharicus 476
 Pelotas 206, 207, 215
 Peramurans 300
 Perciformes 168, 215
 Perciformes 209, 210, 390
 Perciforms 170, 171
 Perleidiformes 129, 167, 169, 176, 188, 213
Perleidus 131, 189
 Permien 113, 118, 120, 121, 123, 124, 125, 126,
 127, 148, 149, 151
 Permien-Trias 113, 118
Phacodus 196, 389
Phaethon 417, 418
 Phaethontidae 417, 418
 phaethontiformes 21
 Phaethontiformes 417, 418
Phaethusavis 418
 Phaétons 417
 Phiomyidae 558
 Phoebodontida 55
 Phoebodontidae 55
 Pholidosauridae 406
 Phosphapal 364
 Phosphates 168, 170, 171, 176, 181, 196, 197,
 209
Phosphatherium 21, 364, 421, 423
Phosphatochelys 411
Phosphatodraco 413, 414
 Phosphatogenèse 370
Phosphatosaurus 404
Phosphichthys 209, 390
 Phosphonatator 199, 390
Phyllodontidae 199, 390
Phyllodus 199, 390
 Phytosaures 13
 Phytosauria 141, 145
 Pietraroia 198
 Pipidae 459, 548
 Pipidés 19
 Placentaires 21
 Placerias 138, 150
 Placodermes 11, 12
 Plaine du Dra 11, 53
 Plateau des Hamadas 312, 334
 Plateau des phosphates 312
Platecarpus (?) 399
 Pléistocène 459
 Plésiosaure 413
 Plésiosaures 412, 413
Plesiosaurus 412
Pleurodeles 473
 Pleurodires 20, 409, 410, 505
Plicatoscyllium 379
 Pliocène 470, 528, 551
 Point-chaud 426
Polonosuchus 150
 polycotyliidé 331
 polycotyliidés 18, 326
 polymixiids 170
 Polymixiiformes 208
 Polyptères 18, 167, 175, 180, 181, 186, 190,
 214, 318, 324
 Polypterid 169
Polypterus 186
 Porochara 296
Porocharacées 296
 Porodermoides 385
Postosuchus 143, 144
 Primates 485, 553
 Pristidae 382
 Pristiophoriformes 378
Pristiophorus 378
 Proboscidea 421, 515
 Proboscidiens 21, 422, 542, 549
Procheirichthys 130, 131, 178, 188
Procolophonichnium 128
 Procolophonoidés 129
 Procolophonomorpha 122
Prodeinotherium 542
Prognathodon 397
Progonomys 548
Prolagus 551, 555
Promegalops 390
Pronotacanthus 212
 Prophaethontidae 418
 Protacrodontoidea 58
 Protalactaga 547
Protarpon 199, 390
 Protostegidés 18
Protostomias 170, 189, 212
 Province Phosphogénique Atlantique 365

Province Phosphogénique Méditerranéenne 365
Pseudaetobatus 383
Pseudenzonalasporites 147
Pseudobeaconia 188
Pseudocoracidae 381
Pseudocorax 381
Pseudoegertonia 199
Pseudopalatus 150
PTEM 430
Ptérosaure 413, 420
Ptérosaures 17, 299, 319, 370, 413, 414
Ptychadena 466
Ptychoceratodontidae 185
Ptychotrygonidae 382
Ptyctodontidae 91, 92
Pycnodont 169
Pycnodonte 180, 181, 194, 325
Pycnodontes 14, 167, 168, 179, 194, 195, 196, 213, 214, 215, 297, 326
Pycnodontes 213, 215
Pycnodontidae 505
Pycnodontiformes 193, 388
Pycnodonts 169, 170, 171, 288
Pycnodonts 170
Python 467
Python maurus 467

R

Radiations 65
Raies 377, 493
Rajiformes 382
Rana ridibunda 476
Ranidae 459
Rauisuchia 142
Rauisuchiens 13
Rebbachisauridae 256
Rebbachisauridé 329, 330
Rebbachisaurus 15, 18, 19
Rebbachisaurus garasbae 256
Red Beds 287
Redfieldiidae 131
Redfieldiiformes 131, 132, 167, 176, 187, 213
Reptiles 363, 391, 392, 395, 401, 419, 485
Requins 493

Rhabdognathus 404
Rharbichthys 170, 192, 206
Rhinobatidae 382
Rhinobatos 382
Rhinocéros 555
Rhinoptera 383
Rhinopteridae 377, 383
Rhombodontidae 377, 384
Rhombodus 384
Rhothonemys 411
Rhynchobatidae 382
Rhynchobatus 382
Rhynchodercetis 170, 192, 204, 207
Rhynchosauroïdes 128, 148
Rio de Oro 183
Rivière Driss 114
Rotodactylus 128
Rubricacaecilia 288, 297
Rugops primus 265
Russellosaurina 399
Rutiodon 146

S

Sahel Alma 199, 215
Salamandridae 473
Salmoniforme 212
Salmoniformes 212
Sandownidae 409, 410
Santana 183, 191, 211
Sarcoptérygiens 11, 12, 18, 71
Sarcopterygii 132, 185
Sarcosuchus 406
Saurischia 415
Saurischiens 15, 273, 328
Saurocephalus 389
Saurodon 389
Saurodontidae 201, 389
Sauropode 319, 413
Saurorhamphus 206
Scapanorhynchus 379, 380
Scheenstia 169, 191
Schizorhiza 382
Scincidae 460
Sciuridae 558
Sclerorhynchidae 382

- Sclerorhynchus* 378
 Scolécophidien 506
 Scolécophidiens 460
Scomberodon 197, 209
Scomberomorus 391
 Scombridae 391
 Scombrids 170
 Scombroides 209
 Scyliorhinidae 382
Seggeurius 21, 421
 Sélaciens 363, 364, 369, 372, 485
 Sélaciens 16, 373
 Sélandien 369, 421
 Selenosteidae 84, 91, 92, 93
 Selenosteidae 91, 93
 Selenosteidés 12
 Semionotiformes 189, 192, 211, 297
 Sémionotiformes 14
 Semionotiforms 288
Serengetilagus 555
Serenoichthys 169, 186, 187
 Serpent 319
 Serpents 364, 460, 493
 Serranidae 209, 390
Serratolamna 381
 Serratolamnidae 381
 Sidi Abdallah 472
 Sidi Chennane 369
 Sidi Daoui 461
 Sidi Mansour 113, 115, 116, 117, 147, 148
 Sigda 181
Sigilmassasaurus brevicollis 268
 Silesauridae 146
 Silésauridé 13
Silesaurus 150
Silurana 466
 Siluriformes 505
Simoliophis 19
 Sirénidés 19, 319
Sivatherium 552
Somniosus 378
Sorbinichthys 202
 Sous 176, 181
 Souss 365, 407
Spalerosophis 478
Spaniodon 212
 Sparidae 210, 390
 Sparidés 553
Sparus 210
 Sphénodontes 16, 298
 Sphénodontiens 460
 Sphenodonts 288
Sphyraena 209, 391
 Sphyraenidae 391
Sphyraenodus 197, 209
Spinocaudichthys 169, 181, 186, 207
 Spinosauridae 257
 Spinosauridé 319, 329, 330
Spinosaurus 19, 249
Spinosaurus aegyptiacus 265
Spinosaurus maroccanus 266
 Spirales dentaires 69
Spiritisporites 148
Squalicorax 379, 381
 Squaliformes 377, 378
Squalus 378
 Squamata 288
 Squamates 18, 298, 394, 460, 395, 413, 485, 541
 Squatiniformes 378
Squatiscyllium 379
Stagonolepis 150
Stagonosuchus 144
 Stahleckeria 138
 Stégosaures 273
Stephanodus 211, 391
 Stereospondyli 128, 134, 144
 Stethacanthidae 59
Stichoberyx 170, 195, 208
 Stomatosuchidé 18
 Stomiatiformes 168, 181, 205, 212, 216
 Stomiatiforms 170
Stratodus 170, 196, 207, 389
 Stromer 314
Stromerichthys 197, 211
 Suchia 142
Sudania 187
 Symmetrodon 17, 289, 299
Symmoriidae 59
 Synapsides 118
Synaptichnium 128
 Synclinal d'Anoual 293
 Synechodontiformes 384

T

- Tadrart Ouadou 113
Tafilalt 11, 15, 53, 81, 84, 85, 86, 87, 88, 90, 91, 93, 95, 96, 312
Tagourt 498
Tanameurt 113, 114, 115, 128, 149
Tanoutia 383, 385
Tanzanie 255
Taourirt-Guercif 527
Taouz 12, 55
Tapejaridés 19
Taphocénose 431
Taphocoenose 504
Taphrosphyni 411
Taphrosphys 411, 412
Taquetochelys 288, 297
Tarratosaurus 17, 288, 298
Tasbacka 410
Taskourift 549
Taza-Guercif 23
Tazoudasaurus 15, 249
Tazoudasaurus naimi 249, 255
Tecovasaurus 150
Teleost 170
Téléostéens 14, 20, 167, 168, 180, 181, 197, 198, 203, 205, 208, 209, 211, 212, 213, 214, 215, 324, 326, 386, 388
Téléostéens 389
Teleostei 177, 197, 212
Teleosts 170
Temnospondyles 13, 150
Temnospondyli 121, 123, 128, 134, 144
Tenrecoidea 506, 509
Tensiftien 476
Tertiaire 459
Téthys 331, 335, 510
Tetralophodon 551
Tetraodontiformes 210, 391
Tétrapodes 117, 118, 128, 148, 149
Thanétien 386, 461
Thanétiens 520
Therapsida 137
Thérapside gorgonopsien 149
Thérapsides 13, 129, 151
Theretairus 16, 288, 298
Thereuodon 17, 300
Theropithecus 553
Theropoda 17, 289, 298
Théropodes 15, 256, 319, 328
Thoracosaurus 405
Thorectichthys 169, 203
Thrissopater 212
Thrissopteroides 212
Thuringe 68
Ticinosuchus 144
Tilemsy 209
Timahdit 365
Timezgadiouine 113, 114, 115, 126, 127
Tinerhir 22
Tinerhodon 22, 485, 510
Tingaleus 504
Tingitana 16, 298
Tingitana anoualae 288
Tingitanichthys 170, 194, 202
Tiouraren 327
Titanichthyidae 94
Titanosauriformes 413, 415
Tithonian 288
Todralestes 508
Todralestidae 508
Todrasaurus 505
Todrasaurus gheerbranti 463
Tomistoma 405
Tomistominae 405
Tomistominé 405
Torpedinidae 384
Torpediniformes 384
Tortues 319, 381, 395, 407, 409, 493
Tourbihine 113, 114, 120, 121, 123, 124, 126, 127, 148, 149
Trachichthyids 170
Transgression 330
Transition Crétacé-Tertiaire 363
Trématochampsidés 18
Trematosteidae 91
Triakidae 381
Trias 112, 117, 118, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 139, 140, 141, 143, 145, 146, 147, 148, 150, 151
Tribosphenida 17, 289, 299
Tribotherium 17, 300
Trichiuridae 209, 215, 391
Trichiurides 210

Trichiurids 170
Trichiurus 197, 210, 391
 Triconodonta 17, 289, 299
Trilophosaurus 150
 Trionychoidea 20
Triplomystus 203
 Tristichopteridae 94
 Trogonophiidae 471
Trogonophis darelbeidae 471
Trogonophis wiegmanni 477
 Tropidophiidae 460, 506
Tselfatia 170, 194, 204
 Tselfatiiform 169
 Tselfatiiforme 180, 204, 319
 Tselfatiiformes 14, 167, 205, 213
 Tselfatiiforms 170
 Turolien 549

U

Ullmannia 148
 Ummulisani 411
 Upwellings 372, 426
 Urodèles 541, 459

V

Valanginien 297
Vallecillo 195, 202, 331
 Vallée du Dra 85, 86, 88, 90
 Vallésien 548
 Vannage 372
 Varanidae 460
 Varanoïde 413
 Variscides 53

Végétaux 325
 Velociraptorinae 17, 289, 298
 Vertébrés 363
 Vertébrés terrestres 370
Vipera maghrebiana 467, 469
 Viperidae 460
 Voltzia 148
Vulcanodon 269
 Vulcanodontidae 255

W

Wadi Milk 327
 Wanou 550
 Weltonia 377

X

Xenopus 466
 Xiphiidae 210, 391
 Xiphiids 170
Xiphiorhynchus 197, 210, 391

Y

Yabrudichthys 206
 Youssoufia 360
 Yprésien 362, 365, 386, 421, 464, 519

Z

Zalambdodontes 509
Zarafasaura 412, 413, 414
 Zidania 551
 Zone paléarctique 469
 Zones de conodontes 65
 Zramys 548

Paléontologie des vertébrés du Maroc : état des connaissances

Vertebrate Paleontology of Morocco: The state of knowledge



Samir Zouhri est Professeur de paléontologie à la Faculté des Sciences Aïn Chock, Université Hassan II de Casablanca, Maroc. Titulaire d'un doctorat de l'Université de Paris VII, soutenu en 1992 au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, il a intégré le Département de Géologie de la Faculté des Sciences à Casablanca où il a soutenu son «Doctorat d'Etat» en 2002. Parallèlement à ses activités d'enseignement et de recherche, Samir Zouhri a assuré dans sa Faculté la fonction de Directeur du Laboratoire de Géosciences (2005-2010) et celle de Chef du Département de Géologie (2004-2010).

Samir Zouhri is Professor of Paleontology at the Faculty of Science Ain Chock, University Hassan II in Casablanca, Morocco. A PhD from the University of Paris VII in 1992 defended at the National Museum of Natural History in Paris, he joined the Faculty of Science of Casablanca. In parallel with teaching and research activities, Samir Zouhri has assured in its Faculty the responsibility of Director of Geosciences Laboratory (2005-2010) and the Head of Department of Geology (2004-2010).

Le présent ouvrage est le premier livre de son genre dans le domaine de la paléontologie marocaine. Il ouvre grand les principales fenêtres de la paléontologie des vertébrés au Maroc. Ce livre rassemble une douzaine de chapitres qui sont les contributions de nombreuses équipes de paléontologues chacune dans son champ de spécialisation. Le lecteur est introduit, dans un ordre chronologique, aux principales thématiques de la paléontologie des vertébrés développées au Maroc depuis environ un siècle de recherche scientifique dans ce domaine. Les différents chapitres procurent un aperçu historique et les développements récents concernant les thématiques abordées. Les textes sont amplement illustrés et accompagnés d'une bibliographie exhaustive. En tant que tel, le livre ne vise pas seulement à donner un aperçu sur les principales thématiques de la paléontologie des vertébrés marocaine aux spécialistes, mais il peut aussi constituer un ouvrage de référence aux étudiants et aux jeunes chercheurs et les aider à mieux appréhender les différents domaines de recherche en paléontologie des vertébrés marocaine.

The present book is the first detailed compiling of the most important Moroccan vertebrate paleontology topics. This book includes a dozen of chapters which are the contributions of several paleontologists' teams each in their field of specialization. The reader is thus introduced, in chronological order, to the main topic of vertebrate paleontology developed in Morocco for a century. The chapters provide an historical overview and recent developments concerning the topics covered. The texts are amply illustrated and accompanied by an exhaustive bibliography. As such, the book not only aims at providing an overview for specialists, but may also help students better apprehend the diverse vertebrate paleontology fields research ongoing in Morocco.

L'impression
de cet ouvrage
a été réalisée
avec le soutien de :



Académie
Hassan II
des Sciences
& Techniques

ISBN: 2-85363-099-4
ISSN: 0249-7549