

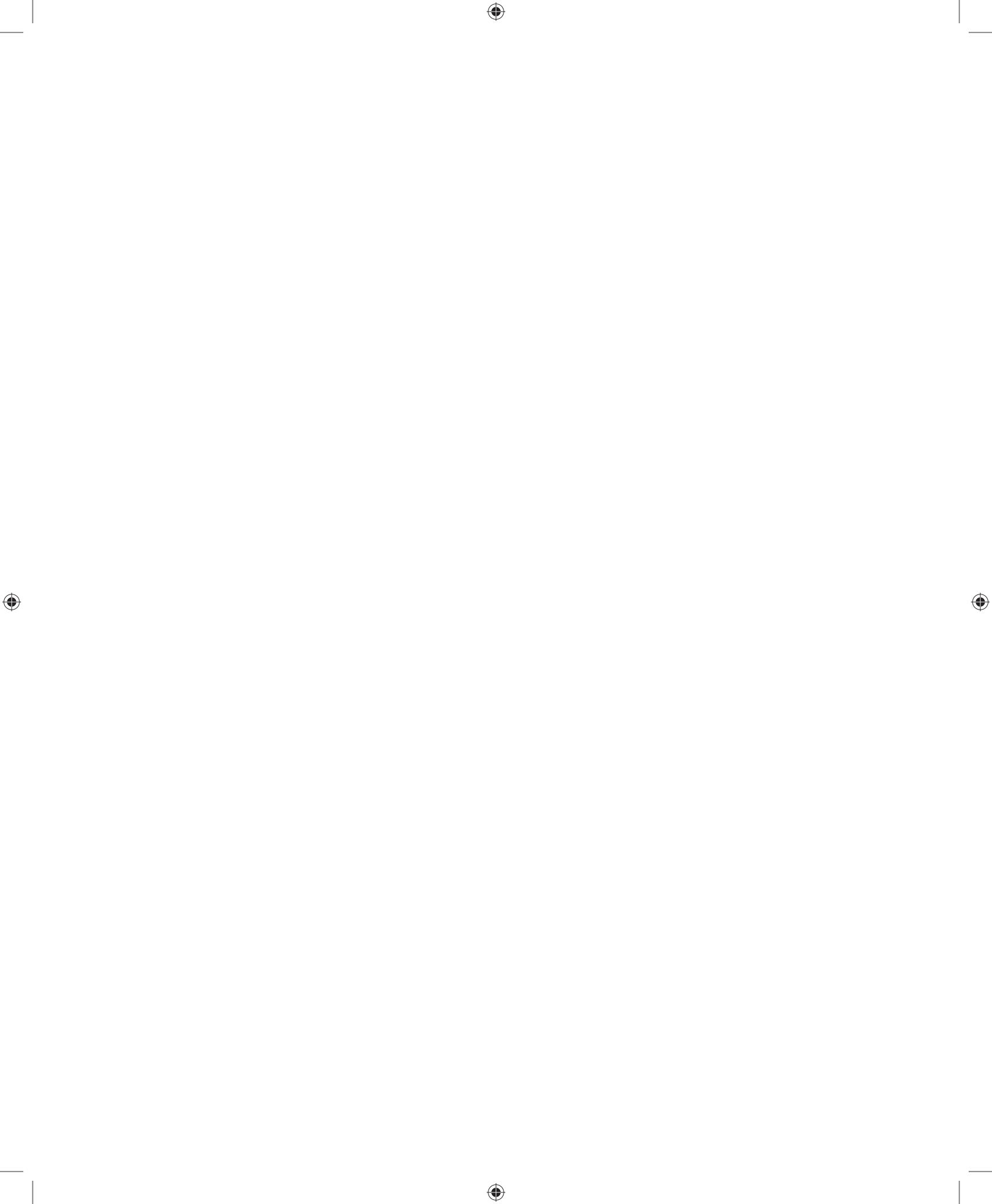
Les dinosaures du Maroc – aperçu historique et travaux récents

Nizar IBRAHIM¹, Paul C. SERENO¹, Samir ZOUHRI²

- 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 *Tazoudasaurusnaimi*, 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

► **Keywords** – Dinosaurs, Morocco, Mesozoic

► **Abstract** – 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 the southeastern part of the country. Dinosaur remains found in Morocco are noteworthy both because of their often exquisite preservation and because they record a relatively high level of taxonomic diversity. At least three lineages of sauropods and an equal number of theropod lineages have been recorded and the named taxa include some of the largest predatory dinosaurs known.

The first expeditions, carried out between 1925 and 1955 in the Jurassic of the Atlas mountains yielded important sauropod material, described as a new species of *Cetiosaurus*, but likely distinct from the latter genus. Another large sauropod, *Rebbachisaurus garasbae*, was described from Cretaceous outcrops of the Kem Kem region in the southeast of the country. While the anatomy of this genus remains poorly known, members of the Rebbachisauridae have been reported from South America, Europe and other parts of Africa, adding to our understanding of the morphology and evolutionary history of the group.

In the 1960s and 1970s little research and fieldwork was carried out, but Dutuit described a new putative dinosaur, *Azendohsaurus laaroussi*, a taxon that is now thought to be an archosauromorph of uncertain affinities.

After this period of decreased activity, geological and paleontological fieldwork in the Atlas region in the 1970s and 1980s revived research projects and provided important data on the evolution of sauropod dinosaurs in particular. The most important discovery of this time is that of the sauropod *Atlasaurus imelakei*. A detailed description of *Atlasaurus* has not been published to date, but preliminary observations suggest that it was closely related to brachiosaurids such as *Brachiosaurus* and *Giraffatitan*. *Atlasaurus* preceeded these taxa by at least 10 million years, adding to the importance of this sauropod, as this interval in sauropod evolution is poorly known and sampled.

In the 1990s and 2000s, new research efforts in the Kem Kem region have yielded remains of several large theropods: *Spinosaurus*, *Carcharodontosaurus* and *Deltadromeus*. New reconstructions, including the first detailed one published for the giant allosauroid *Carcharodontosaurus*, confirm that these taxa are amongst the largest terrestrial predators known. *Spinosaurus*, a giant, semiaquatic theropod with 2 m tall dorsal spines, and first described from Egypt, is now known from several isolated specimens and a partial skeleton from the Kem Kem region. *Deltadromeus*, a theropod of uncertain

affinities, is noteworthy for its very slender built. The poorly known *Sigilmassasaurus* is here considered to be a synonym of *Spinosaurus*. The Kem Kem sequence has also yielded remains of an abelisaurid that appears to be very similar to *Rugops primus* from Niger. Caution has to be taken when naming taxa based on the often highly incomplete material from the Kem Kem sequence, often isolated vertebrae and teeth. A recently named theropod, *Kemkemia auditorei*, is now thought to represent a crocodylomorph instead. Theropod remains appear to be particularly abundant in the Kem Kem sequence, with sauropods represented by less common fossils and ornithomorphs represented by ichnofossils only. Suggestions that the abundance of theropods could be a consequence of time averaging or collecting biases are not supported by available evidence from field collecting and the distribution of taxa in other North African deposits.

More recently, finds in the Early Jurassic of the High Atlas have further improved the fossil record of dinosaurs, in particular the discovery of the basal sauropod *Tazoudasaurus naimi* and the possible abelisauroid *Berberosaurus liassicus*. *Tazoudasaurus* represents one of the oldest known sauropods and is now known from multiple individuals and several ontogenetic stages. The material sheds light on sauropod evolution during the late Early Jurassic, a poorly known interval due to a general lack of suitable continental deposits elsewhere. In its skull morphology, *Tazoudasaurus* bears similarities to the Chinese taxa *Shunosaurus* and *Abrosaurus*, but is most similar to the basal sauropod *Vulcanodon*. The contemporaneous theropod *Berberosaurus* is only known from relatively incomplete material; it may represent the oldest abelisauroid.

Localities in the High Atlas and in the Kem Kem region are focal points of ongoing research projects. Isolated dinosaur specimens have also been reported from the Moroccan Cretaceous phosphate deposits. In addition to body fossils, the Moroccan Atlas has also yielded some of the most remarkable dinosaur ichnofossil sites known, and theropod, sauropod and stegosaur tracks have been described. A poorly known dinosaur track horizon has also been described from the Cretaceous Kem Kem sequence.

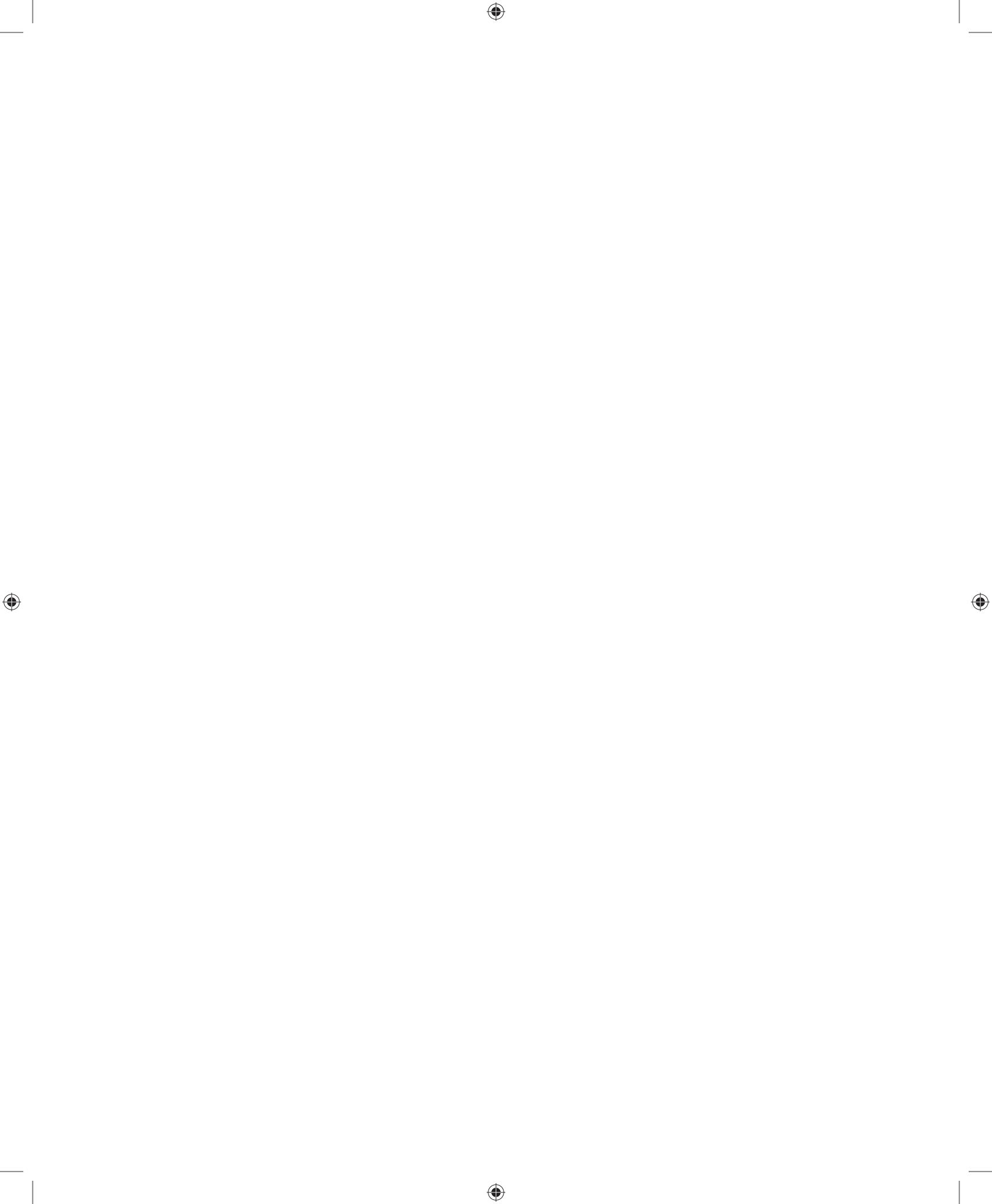
It is likely that many more discoveries will be made in Africa in the coming years, providing a larger context for the Moroccan discoveries. Because of their stratigraphic relevance and their diversity the Moroccan taxa are particularly important and the country will continue to play a crucial role in the study of African dinosaurs. It is likely that many of the recent dinosaur discoveries will soon be on display in Morocco, as several new research collections have been created and paleontological exhibits are in development.

ديناصورات المغرب: لمحة 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، أدمشأربح بحثية جديدة بمنطقة كمكم إلى اكتشاف عدة عينات من الديناصورات ذوات الأقدام العملاقة بما في ذلك سبينوسوريس، كركارودونتوسوريس و ديلتادروميبس. 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

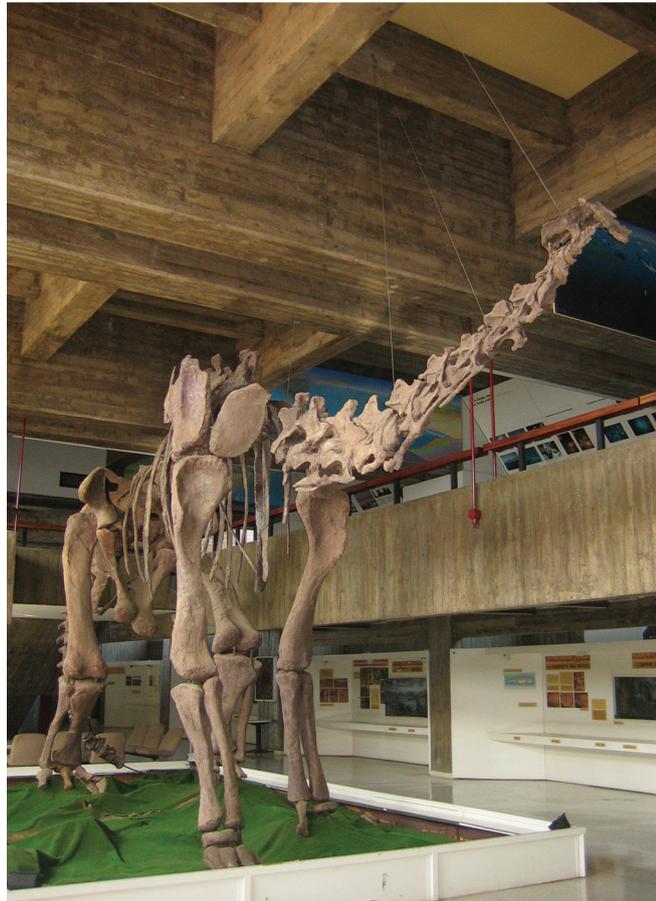
fossiles. Il a été trouvé, entre autre, dans des terrains rapportés à l’Albien ou au Cénomanién, des dents et éléments crâniens et postcrâniens de dinosaures théropodes et sauropodes [Russell, 1996 ; Sereno *et al.*, 1996 ; Cavin *et al.*, 2010 ; Ibrahim *et al.*, 2010]. Le matériel de sauropode, provenant 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'*Azendohsaurus*, trouvée à Madagascar, suggère qu'il s'agit probablement d'un archosauromorphe [Flynn et al., 2010]. Les caractères cranio-dentaires d'*Azendohsaurus* 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 Tilougguait 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].

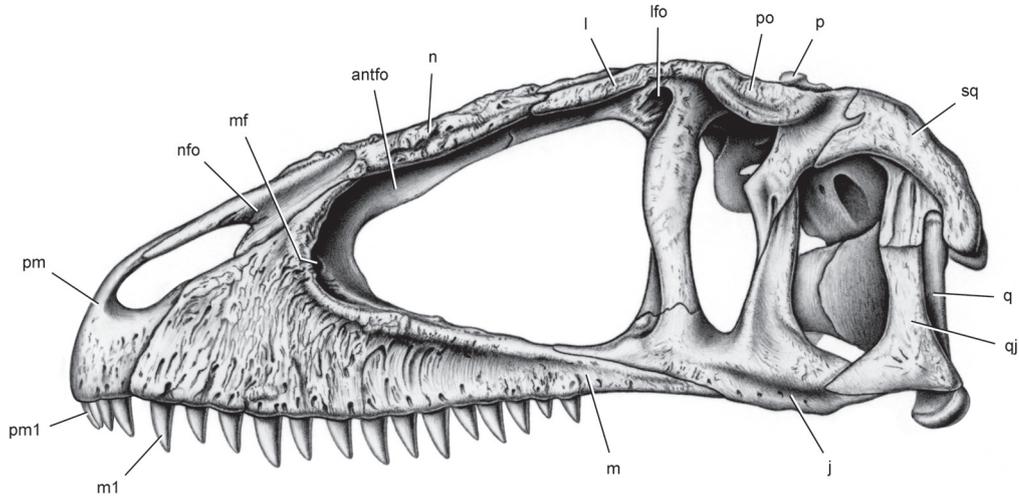
La 'redécouverte' des sites de la région des Kem Kem

Depuis les années 1990, les sédiments continentaux de la région des Kem Kem ont de nouveau fourni à des équipes internationales [Serenó *etal.*, 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 [Serenó 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 [Serenó *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

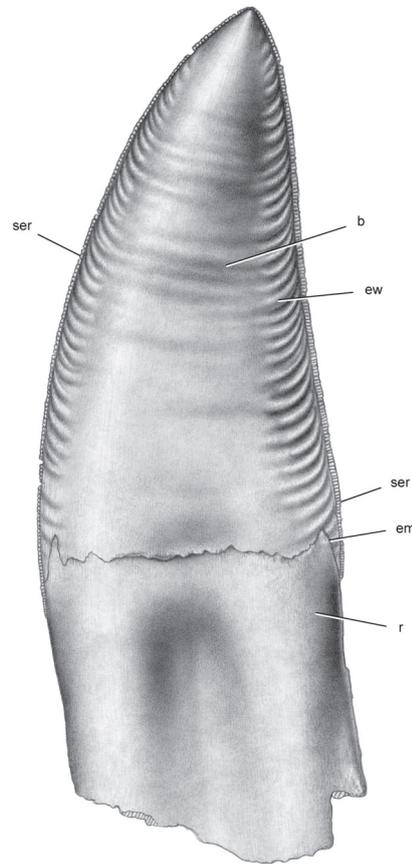


► **Figure 3.** Reconstitution du crâne de *Carcharodontosaurus*, basée sur le matériel décrit par Sereno *et al.* [1996] et *Acrocanthosaurus* [Currie et Carpenter, 2000]. Longueur du crâne : environ 1.55 m. Illustration scientifique : Carol Abraczinskas.

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

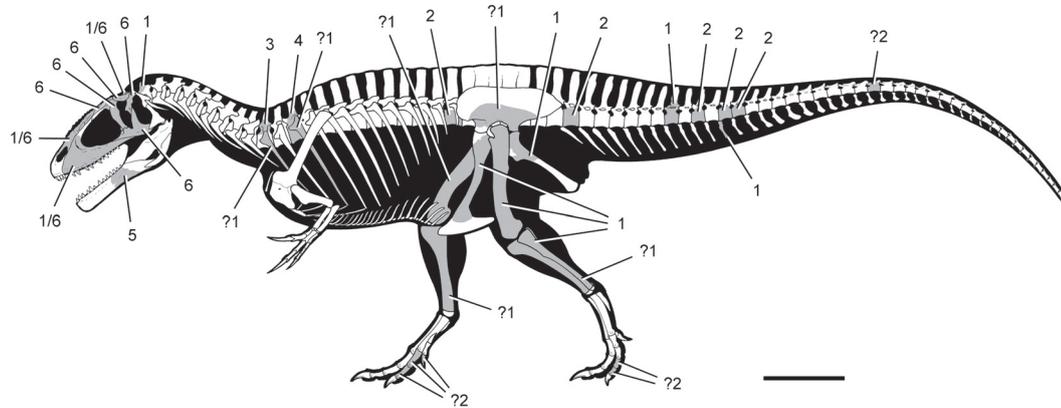


► **Figure 4.** Dent de *Carcharodontosaurus saharicus* [UCRC PV600]. Echelle : 2 cm. Illustration scientifique: Carol Abraczinskas.

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 [Sereno *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.

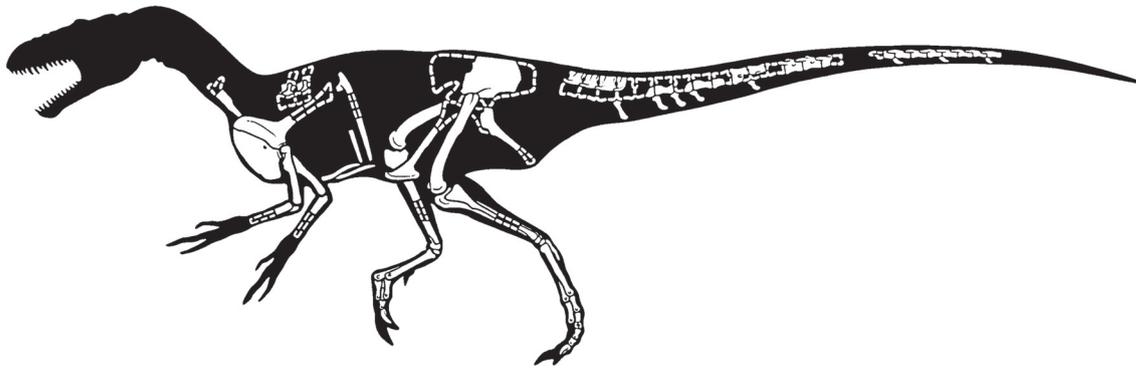


► **Figure 5.** Squelette de *Carcharodontosaurus*, reconstitution. Spécimens utilisés dans la reconstitution : 1, IPHG 1922 X 46 [Stromer, 1931] ; 2, spécimens MNHN sans numéro de collection, figurés par Lapparent [1960] ; 3, NMC 41858 [Russell, 1996] ; 4, NMC 41850 [Russell, 1996] ; 5, NMC 41859 [Russell, 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

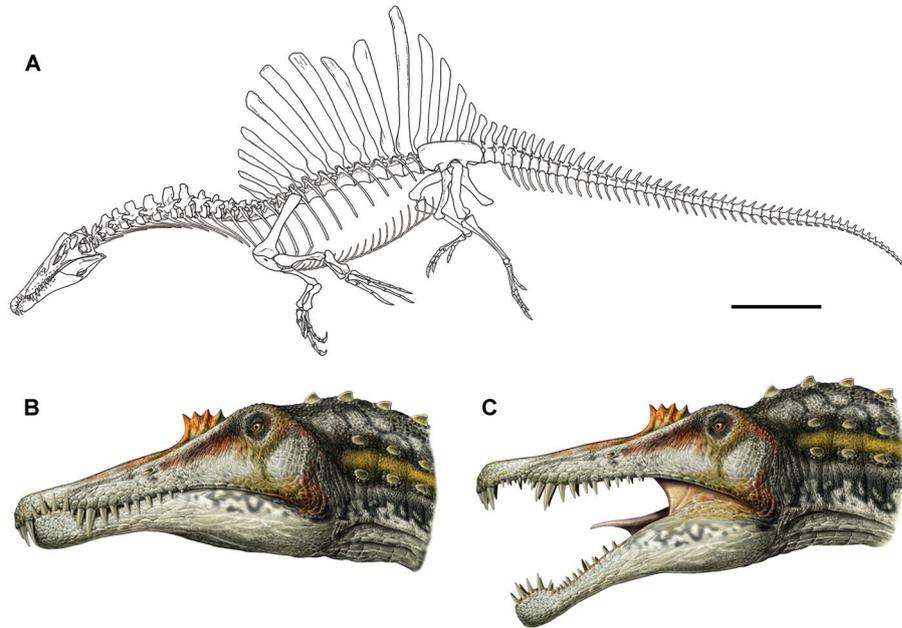


► **Figure 6.** *Deltadromeus agilis*, reproduit de Sereno *et al.*(1996). Longueur du squelette, environ 7 m.
Figure 6. *Deltadromeus agilis*, from Sereno *et al.*(1996). Length of skeleton, about 7 m.

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 Cénomaniens 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 ornementé 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 néothéropode 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.

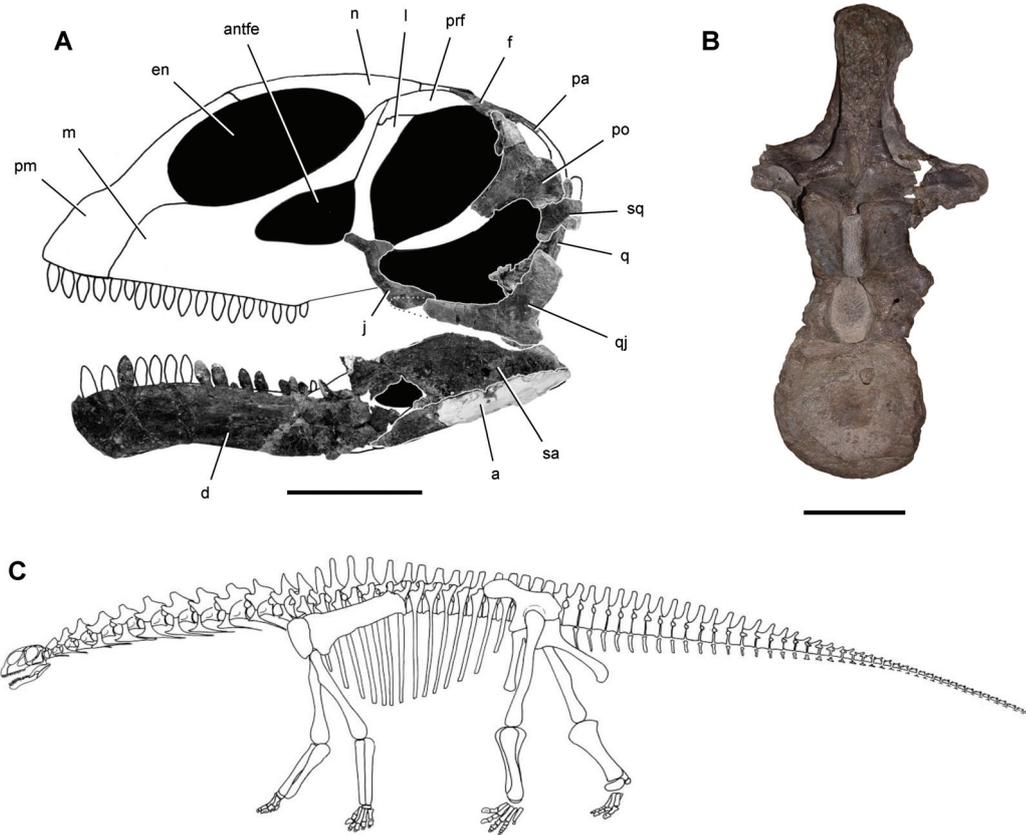
Bien que la plupart des spécimens soient représentés par des ossements isolés, la région des Kem Kem a fourni l'un des assemblages de dinosaures les plus diversifiés d'Afrique. Il semble que les théropodes soient les plus abondamment représentées, suivis par les sauropodes, alors qu'aucun ornithischien 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 même 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], éclaircit 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/angularaire ; 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 Abelisauroides 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 Abelisauroides [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 Abelisauroides.

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 F., 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. & MIETTOP. (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. – *CR 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 Naturali 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 LOEFFEJ. (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.
- DÉPÉRET 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.
- GAUFFREF. (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 del'Académie desSciences,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.
- LÄNGE. (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.
- LAVOCATR.(1954a). – Reconnaissance géologique dans les Hammadas des confins algéro-marocains du Sud. – *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, **116**, 1-147.
- LAVOCATR. (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 imelakein.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. – *Revistadel Museo Argentinode 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., Computationalpaleontology. – 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 Mémoiresdu Service de Mines Carte, Géologique duMaroc* 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.