



HAL
open science

Les Fezouata : le Burgess Shale ordovicien du Maroc

Bertrand Lefebvre, Mustapha Akodad, Khadija El Hariri, Juan-Carlos Gutierrez-Marco, Khaoula Kouraïss, Bernard Pittet, Farid Saleh, Thomas Servais, Muriel Vidal

► **To cite this version:**

Bertrand Lefebvre, Mustapha Akodad, Khadija El Hariri, Juan-Carlos Gutierrez-Marco, Khaoula Kouraïss, et al.. Les Fezouata : le Burgess Shale ordovicien du Maroc. *Géochronique*, 2020. hal-03003937

HAL Id: hal-03003937

<https://hal.science/hal-03003937v1>

Submitted on 13 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

Les Fezouata : le Burgess Shale ordovicien du Maroc

Au tout début du 21^e siècle, la vallée du Drâa (fig. 1), dans le Sud marocain, a été le cadre d'une découverte paléontologique majeure qui a révolutionné notre compréhension des toutes premières diversifications animales au début du Phanérozoïque.



Fig. 1. – Baignée au sud par le Drâa, la plaine des Ternata s'étend au nord de Zagora sur plus de 700 km². La Formation des Fezouata (Ordovicien inférieur), principalement constituée de silts fins, y affleure très largement, au pied des falaises grésio-quartzitiques du Premier Bani (Ordovicien moyen) ou localement protégées par des terrasses alluviales quaternaires. © F. Saleh.

Un jalon entre Explosion cambrienne et Grande Biodiversification ordovicienne

Il y a environ 550 à 525 millions d'années, les communautés dites d'Ediacara, qui ont dominé les écosystèmes marins du Protérozoïque terminal, déclinent puis disparaissent. Elles sont remplacées progressivement par les premières communautés animales du Cambrien (époque datant de 541 à 485 millions d'années). Cette transition majeure dans l'histoire de la vie sur Terre, souvent qualifiée d'« Explosion cambrienne », marque le début des temps phanérozoïques (du grec *phaneros*, visible et *zôon*, animal). Elle témoigne d'une importante complexification des écosystèmes marins, en relation étroite avec l'apparition des plus anciens représentants connus des principaux phylums animaux (annélides, arthropodes, brachiopodes, chordés, échinodermes, mollusques).

Notre connaissance de la vie marine au cours du Cambrien repose très largement sur des

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

faunes provenant de gisements dits « à préservation exceptionnelle » (ou *Lagerstätten*) dans lesquels, en raison de conditions taphonomiques et/ou diagénétiques très particulières, non seulement les « squelettes » des animaux sont conservés (carapaces, coquilles), mais aussi leurs restes organiques peu ou pas minéralisés (voir le dossier sur ce sujet publié dans le n°141 de *Géochronique*). Par conséquent, les assemblages récoltés dans les *Lagerstätten* offrent un aperçu moins parcellaire, plus proche de la composition originelle des communautés que les gisements fossilifères classiques, où seuls les restes minéralisés sont conservés.

L'Explosion cambrienne est remarquablement bien documentée, en raison du grand nombre de *Lagerstätten* découverts en Australie (Emu Bay Shale), en Chine (Chengjiang) ou encore au Groenland (Sirius Passett), dans des niveaux datés des Séries 2 et 3 du Cambrien. Largement popularisé par Stephen J. Gould dans son ouvrage *La vie est belle*, le site de Burgess Shale en Colombie britannique (Canada) est néanmoins probablement le plus célèbre de tous les *Lagerstätten* de cette période. Les assemblages marins à conservation exceptionnelle sont très diversifiés et indiquent que les organismes à squelette minéralisé ne constituaient qu'une composante mineure des communautés dès le Cambrien. Ils permettent également de mettre en évidence que les principaux phylums animaux étaient présents dès la Série 2 du Cambrien (forte disparité anatomique), mais que chacun d'entre eux n'était représenté que par un nombre réduit d'espèces (faible diversité taxonomique).

Au cours de l'Ordovicien (485-443 Ma), la diversification s'est poursuivie à un rythme effréné au sein de chaque phylum apparu précédemment au cours du Cambrien, avec une augmentation quasi-exponentielle de la biodiversité marine. Cette « Grande Biodiversification ordovicienne » s'est achevée par l'une des cinq crises biologiques majeures du Phanérozoïque, étroitement corrélée à une forte dégradation climatique : la glaciation hirnantienne (voir article de Ghienne et Razin, dans ce dossier). Toutefois, contrairement à l'Explosion cambrienne, la Grande Biodiversification ordovicienne est quasi-exclusivement documentée à partir des groupes fossiles qui possèdent un test minéralisé, présentant, par conséquent, un fort potentiel de préservation.

Jusqu'au début des années 2000, seuls deux *Lagerstätten* étaient connus dans l'Ordovicien. Le premier, Beecher's Trilobite Bed (Katien de l'État de New York, États-Unis), est associé à des environnements très particuliers (sources hydrothermales profondes), dans lesquels prospéraient des faunes peu diversifiées, dominées par quelques arthropodes probablement chimio-hétérotrophes. Le second *Lagerstätte*, Soom Shale (Hirnantien d'Afrique du Sud), correspond quant à lui à des fonds anoxiques, où seuls des restes d'organismes pélagiques

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

(vivant dans la colonne d'eau) ont été conservés (arthropodes, céphalopodes, conodontes, poissons agnathes). Malgré la multiplication du nombre de *Lagerstätten* ordoviciens découverts au début du 21^e siècle, aucun d'entre eux n'a fourni de faunes marines riches et diversifiées, qui pourraient être comparées à celles recueillies dans les nombreux gisements à conservation exceptionnelle des Séries 2 et 3 du Cambrien. La plupart de ces *Lagerstätten* ordoviciens sont en effet associés à des conditions environnementales très particulières ou extrêmes : remplissage d'un cratère d'impact (Winneshiek, dans le Darriwilien de l'Iowa, États-Unis), milieux abyssaux (Llanfawr, dans le Sandbien du Pays de Galles) ou saumâtres (sites du Katien du Manitoba, Canada). Notre connaissance de la Grande Biodiversification ordovicienne repose donc essentiellement sur les restes d'organismes pourvus de tests minéralisés, qui ne constituaient qu'une fraction mineure de la biodiversité originelle.

Mohamed Ben Moula, l'homme qui parlait à l'oreille des fossiles

Né en 1952 à Alnif, dans une famille berbère très modeste, Mohamed Ben Moula s'est tourné très tôt vers la recherche et la vente de fossiles, notamment de trilobites, particulièrement abondants dans les terrains paléozoïques environnants. Ses investigations l'ont conduit à explorer des secteurs de plus en plus éloignés, l'amenant à aller fouiller jusque dans la vaste plaine des Ternata, à plus de 200 km de son domicile. C'est dans cette région qu'au cours de l'hiver 1999-2000, il découvre un échantillon complet d'aglaspidide, un arthropode dont la carapace, faiblement sclérotisée n'est généralement pas préservée à l'état fossile (fig. 5A). Ce spécimen, exposé chez un important négociant de fossiles d'Alnif, attira l'attention de Peter Van Roy, un jeune doctorant belge en paléontologie de passage dans la région, qui rencontra Mohamed Ben Moula et l'incita à poursuivre ses recherches sur le terrain. Pendant plusieurs années, ce dernier va explorer de manière méthodique les vastes étendues désertiques s'étendant sur près de 700 km² entre la vallée du Drâa et les falaises du Premier Bani, au Nord de Zagora. Ne sachant ni lire, ni écrire, sans aucune formation en géologie, Mohamed Ben Moula va ainsi acquérir une connaissance extrêmement fine de la distribution des faunes, à la fois dans le temps et dans l'espace. De manière très empirique, il sera le premier à identifier les intervalles à préservation exceptionnelle puis, à l'intérieur de ceux-ci, à comprendre la relation très étroite entre horizons fossilifères et faciès (tempestites distales). Allongé sur le sol, il peut ainsi détecter de fines nuances de couleur ou de subtiles variations de lithologie qui lui permettent de repérer, de manière quasi-infaillible, la présence d'une lentille fossilifère de quelques millimètres d'épaisseur. S'étant construit sa propre stratigraphie et ayant

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

identifié les lithologies les plus favorables, Mohamed Ben Moula a très rapidement multiplié les découvertes spectaculaires (de limules minuscules aux anomalocaridides géants de 2 mètres de long). Collaborant très rapidement avec des scientifiques du monde entier, il les a non seulement guidés sur tous ses gisements, mais leur a aussi mis de côté les milliers de fossiles à préservation exceptionnelle qu'il y a découvert. En 2017, la Palaeontological Association britannique lui a décerné le prix Mary Anning, pour sa contribution extraordinaire à la paléontologie.



M. Ben Moula. © J. Vinther

Découvert au début des années 2000 par Mohamed Ben Moula (voir encadré) dans l'Ordovicien inférieur de la plaine des Ternata, au nord de Zagora (Maroc), le *Lagerstätte* des Fezouata est, à ce jour, le seul gisement ordovicien à conservation exceptionnelle ayant livré des faunes marines abondantes et diversifiées. Il permet donc de comparer, à préservation plus ou moins équivalente, des assemblages caractéristiques de l'Explosion cambrienne avec ceux, 20 à 30 millions d'années plus récents, de la Grande Biodiversification ordovicienne.

Contexte historique

L'exploration scientifique de l'Anti-Atlas central et, plus particulièrement, de la région de Zagora débute dès le 19^e siècle avec les expéditions menées par l'Allemand Friedrich Rohlfs (1862), puis le Français Charles de Foucauld (1883-1884), au cours desquelles sont effectuées les premières observations principalement géographiques et géomorphologiques sur la région. L'exploration géologique ne démarre toutefois véritablement que dans les années 1920-1930, avec le levé des premières coupes par Jacques Bondon, Louis Clariond et Louis Neltner. Ces

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

travaux essentiellement cartographiques permettent d'identifier la présence de roches ordoviciennes dans l'Anti-Atlas dès 1929 puis, au cours de la décennie suivante, d'y récolter les premiers fossiles datés de l'Ordovicien inférieur (Floien). Brièvement interrompus au début de la seconde guerre mondiale, les travaux de cartographie se poursuivent sous l'impulsion notamment de Georges Choubert (fig. 2) qui propose, dès 1942, de subdiviser la succession ordovicienne de l'Anti-Atlas en quatre grandes unités lithostratigraphiques : Schistes des Feijas externes, Quartzites du Premier Bani, Schistes du Ktaoua et Quartzites de Beni Selmane ou Deuxième Bani. C'est également Choubert qui, au début des années 1950, mettra en évidence la présence du Trémadocien dans la région située entre Agdz et Zagora, suite à la découverte d'une faune caractéristique de trilobites géants.



Fig. 2. – Le géologue français Georges Choubert (1908 - 1986) sur le terrain en 1967, dans le Haut-Atlas. © A. Michard

Les travaux de cartographie géologique réalisés par Jacques Destombes dans l'ensemble de l'Anti-Atlas au cours des années 1950 à 1980 lui permettent de préciser considérablement la stratigraphie et la géométrie des dépôts (voir article de Vidal *et al.* dans ce dossier). Il va ainsi subdiviser le Groupe des Feijas externes en quatre unités successives (voir article de Razin *et al.* dans ce dossier) : la Formation inférieure des Fezouata (Trémadocien), la Formation supérieure des Fezouata (Floien), la Formation du Zini (Floien) et la Formation du Tachilla (Darriwilien). Il récolte également des milliers de fossiles, parfaitement localisés géographiquement et stratigraphiquement, qu'il étudiera lui-même ou transmettra aux spécialistes des groupes concernés. Tous les échantillons de la collection Destombes récoltés et/ou décrits dans l'Ordovicien inférieur de la région de Zagora appartiennent soit à des

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

organismes planctoniques à test organique (acritarches, chitinozoaires, graptolites), soit à des animaux pourvus d'un squelette minéralisé : bivalves, brachiopodes, céphalopodes, conulaires, échinodermes, gastéropodes, hyolithes, ostracodes et trilobites. Ils constituent un assemblage caractéristique de l'Ordovicien inférieur, qui montre de fortes affinités avec les faunes contemporaines de la Montagne noire (France) et, dans une moindre mesure, d'Argentine et du Pays de Galles. Ces trois régions étaient alors situées, tout comme l'Anti-Atlas marocain, à des latitudes élevées dans l'hémisphère Sud.

Contexte géologique

Au cours de l'Ordovicien, l'Anti-Atlas marocain formait une vaste plateforme silicoclastique peu profonde, située à des latitudes élevées (60 à 70°S) en bordure du continent Gondwana. C'est dans la région de Zagora que les dépôts de l'Ordovicien inférieur sont les plus épais (environ 900 mètres de puissance). D'un point de vue géomorphologique, le Groupe des Feijas externes y forme les plaines et les dépressions où s'écoule le Drâa, entre les reliefs formés par les barres gréseuses sous-jacentes du Tabanite (Miaolingien) et celles, surincombantes, du Premier Bani (Darriwilien supérieur – Sandbien inférieur). En l'absence de niveau-repère dans cette région, les deux unités inférieures du Groupe des Feijas externes y sont généralement regroupées pour former la Formation des Fezouata (Trémadocien inférieur – Floien supérieur). Elle est constituée de siltites vertes, bleues ou beiges très monotones (900 mètres ; fig. 3), surmontées par les niveaux plus grossiers (barres gréseuses) de la Formation du Zini (Floien terminal, environ 10 mètres d'épaisseur). Les formations des Fezouata et du Zini correspondent à un même cycle de deuxième ordre, qui débute par les dépôts du Trémadocien inférieur, transgressifs et discordants sur les grès cambriens, et qui s'achève par les niveaux régressifs de la fin du Floien.

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

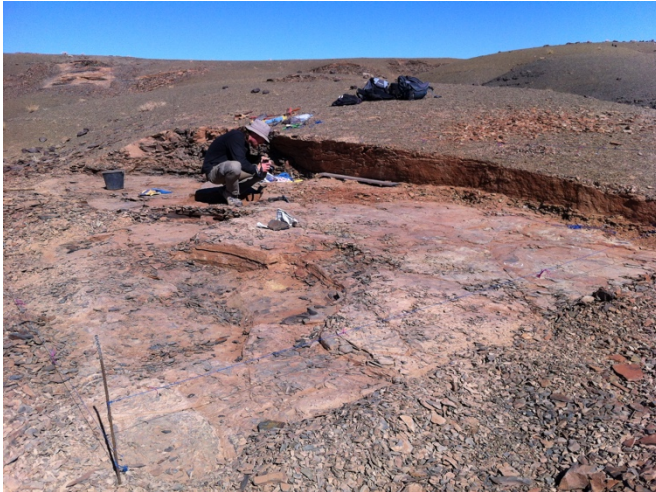


Fig. 3. – Chantier de fouilles dans les silts bleus de l'intervalle inférieur à préservation exceptionnelle (Trémadocien supérieur). L'horizon fossilifère a été dégagé, afin d'analyser la distribution spatiale des organismes au sein d'un même niveau. © B. Lefebvre.

L'analyse sédimentologique des dépôts de l'Ordovicien inférieur de la plaine des Ternata suggère la persistance, durant la plus grande partie de cet intervalle, des mêmes conditions environnementales, avec une action prédominante des tempêtes, modulée par l'influence des marées. Elle permet également de mettre en évidence l'existence de conditions plus proximales vers le sud-est (notamment dans la plaine des Fezouata, au sud de Zagora) et, inversement, plus distales, en direction du nord-ouest (dans la plaine des Ternata, en direction d'Agdz). Les tempêtes semblent avoir joué un rôle prépondérant à la fois dans la structuration des communautés, et dans l'établissement de conditions favorables (ou non) à leur préservation. Les horizons à conservation exceptionnelle sont ainsi généralement lenticulaires, peu épais (quelques millimètres) et scellés par un fin dépôt de tempête distale. Ils sont associés à des milieux relativement peu profonds (50 à 150 mètres), situés immédiatement en-dessous de la limite d'action des vagues de tempête. Chaque niveau résulte donc de l'enfouissement *in situ* et quasi-instantané d'une communauté essentiellement benthique (même si des restes d'organismes vivant dans la colonne d'eau sont préservés également) par une fine couche de sédiment. La réalisation de forages à l'aplomb de plusieurs sites fossilifères de la région de Zagora (fig. 4) a montré que cet ensevelissement et l'anoxie qui en résultait dans le sédiment représentent des conditions nécessaires, mais non suffisantes pour la préservation exceptionnelle : certains minéraux argileux semblent ainsi avoir joué un rôle majeur en ralentissant, voire en inhibant la dégradation des parties molles par les bactéries (voir encadré).

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

Préservation exceptionnelle et cycles orbitaux

L'analyse minéralogique par diffractométrie des rayons X (DRX) d'échantillons de sédiment prélevés dans l'intervalle inférieur du *Lagerstätte* des Fezouata (Trémadocien supérieur ; fig. 4) a permis de mettre en évidence que la distribution de certaines phases argileuses, et en particulier de chamosite, était étroitement corrélée à celle de la préservation exceptionnelle. La chamosite, un minéral argileux riche en fer, résulte de la conversion de la berthiérine au cours de la diagenèse. Des expériences de taphonomie expérimentale ont montré que la berthiérine détruisait les parois bactériennes et contribuait ainsi à ralentir les processus de décomposition. Cette caractéristique s'accorde donc bien avec les résultats des analyses de DRX, les parties molles n'ayant été conservées que dans les niveaux riches en chamosite (ex-berthiérine). Ces analyses montrent également que la concentration en chamosite varie de manière non-aléatoire et cyclique. En faisant l'hypothèse d'un taux de sédimentation relativement constant, il semblerait que les pics successifs de chamosite – et par conséquent, les horizons à préservation exceptionnelle – observés le long des carottes correspondent à des cycles d'environ 100 000 ans. Une telle cyclicité évoque celle de l'excentricité terrestre, dont les orbites autour du soleil sont plus ou moins circulaires ou elliptiques. Ces variations cycliques de l'excentricité terrestre (tous les 100 000 ans) peuvent avoir des conséquences sur le climat. Ainsi, lorsque l'orbite terrestre est circulaire, la distance au soleil reste à peu près constante et les variations saisonnières sont alors faibles. Au contraire, lorsque la trajectoire de la Terre devient plus elliptique, les contrastes saisonniers sont davantage marqués. Il en résulte que l'altération et l'érosion des continents s'accroissent, d'où des flux plus importants d'éléments chimiques, dont le fer, vers les océans. Ce fer réagit avec les phases argileuses primaires déjà présentes sur le fond marin, telles que l'illite ou la kaolinite, pour former de la berthiérine. Celle-ci, combinée à des conditions environnementales favorables (enfouissement des organismes par des dépôts de tempête, anoxie) favorise le ralentissement des processus de dégradation des parties molles et leur préservation. Le *Lagerstätte* des Fezouata permet donc de suggérer un probable contrôle de la conservation exceptionnelle par une horloge astronomique.

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	



Fig. 4. – Forage à l'aplomb d'un site à préservation exceptionnelle du Trémadocien supérieur de la région de Zagora. L'analyse des carottes ainsi obtenues apporte de précieux renseignements sur le milieu de dépôt (faciès sédimentaires, géochimie) et l'âge des niveaux (analyses palynologiques). © Y. Candela

Dans la plaine des Ternata, ces conditions optimales ont été réunies dans deux intervalles. Le premier, épais d'environ 70 mètres, est situé dans la partie inférieure de la coupe. Daté du Trémadocien supérieur, cet intervalle est celui qui a livré non seulement le plus grand nombre de niveaux à préservation exceptionnelle, mais aussi les faunes les plus abondantes et les plus diversifiées. Environ 240 mètres plus haut, un second intervalle à conservation exceptionnelle, d'extension plus réduite (environ 50 mètres d'épaisseur), a été identifié. Daté du Floien moyen, il a livré de nombreux niveaux fossilifères, mais les organismes à préservation exceptionnelle y sont peu nombreux et peu diversifiés.

La faune du *Lagerstätte* des Fezouata

Les niveaux à préservation exceptionnelle des Fezouata permettent de documenter une faune marine particulièrement riche et diversifiée (plus de 200 taxons répertoriés), principalement constituée d'arthropodes, d'échinodermes et d'éponges. Les organismes à tests minéralisés – les seuls à avoir été récoltés et décrits jusqu'alors – ne représentent que 30 à 40 % de la biodiversité totale connue aujourd'hui. Les assemblages sont donc très largement dominés par des organismes dont la paroi du corps était faiblement minéralisée ou sclérotisée (fig. 5). Parmi ceux-ci, le *Lagerstätte* des Fezouata a livré les plus anciens représentants connus de plusieurs groupes d'arthropodes (par exemple : cirripèdes, euryptérides, limules), ce qui semble indiquer que, même au sein de la composante peu minéralisée des assemblages, la Grande Biodiversification ordovicienne était déjà bien amorcée et qu'elle a même débuté plus tôt que jusqu'alors admis, dès l'Ordovicien inférieur. Toutefois, la grande majorité des organismes peu

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

minéralisés de la Formation des Fezouata appartiennent à des groupes typiques des *Lagerstätten* cambriens et le plus souvent considérés comme éteints à la fin du Miaolingien : c'est le cas notamment d'arthropodes tels que les anomalocaridides et les marrellomorphes (fig. 5B), des sachitides (mollusques primitifs) ou encore de plusieurs formes de démosponges.

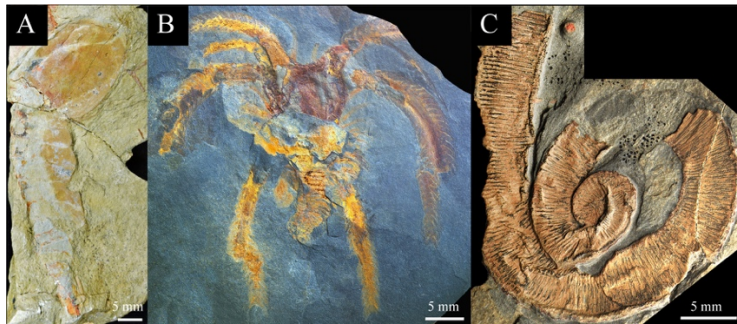


Fig. 5. – Fossiles à préservation exceptionnelle du *Lagerstätte* des Fezouata (Trémadocien supérieur). A) *Tremaglaspis*, un arthropode aglaspidide (coll. univ. Lyon 1). B) *Furca*, un arthropode marrellomorphe (coll. univ. Marrakech). C) *Palaeoscolex*, un ver palaeoscolécide (coll. univ. Marrakech). © E. Martin

La préservation de parties molles et/ou faiblement minéralisées représente un aspect spectaculaire du *Lagerstätte* des Fezouata, qui a permis de révéler l'anatomie, et parfois même de préciser les affinités biologiques, de plusieurs groupes d'organismes énigmatiques. Parmi ceux-ci, les machaeridiens n'étaient connus jusqu'alors que par leurs éléments squelettiques, généralement retrouvés isolés dans les dépôts paléozoïques. Rapprochés depuis 150 ans tantôt des annélides, des arthropodes, des échinodermes ou des mollusques, ces fossiles problématiques ont finalement pu être attribués aux annélides, suite à la découverte dans le *Lagerstätte* des Fezouata d'individus entièrement articulés et dont les parties molles étaient conservées. De la même manière, la découverte de parties molles préservées chez les stylophores (fig. 6), un autre groupe de fossiles énigmatiques du Paléozoïque interprétés soit comme des échinodermes, soit comme des chordés primitifs (ou calcichordés), a permis de démontrer que ces organismes étaient bien des échinodermes. Enfin, la préservation de structures internes (tube digestif) chez de nombreux autres fossiles (hyolithes, trilobites, fig. 7) apporte de précieux renseignements sur leur anatomie et leur mode de vie. Par exemple, certaines plaques fossilifères montrent des trilobites de l'espèce *Ampyx priscus* tous alignés dans le même sens, témoignant d'un comportement collectif. L'une des hypothèses retenues propose des regroupements avec alignements et déplacements lors de migrations vers des

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

environnements un peu plus profonds, afin d'échapper aux courants et à la turbidité liés aux tempêtes (voir actualité sur ce sujet, dans le numéro 152 de *Géochronique*).

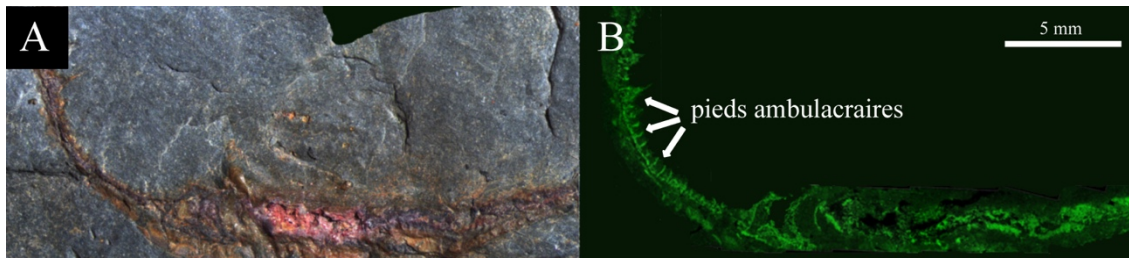


Fig. 6. – Préservation exceptionnelle de parties molles chez un échinoderme stylophore du Trémadocien supérieur de la Formation des Fezouata. A) *Bohemiaecystis* sp., individu en vue latérale (coll. univ. Marrakech). B) Cartographie élémentaire du fer réalisée chez le même individu, faisant apparaître les parties molles (colorées en vert) préservées dans le bras nourricier (pieds ambulacraires) et à l'intérieur du test (tube digestif). La préservation des parties molles permet de démontrer que les stylophores possédaient un bras comparable à celui des crinoïdes actuels (lys de mer, comatules) et non une queue musculieuse pourvue d'une notochorde, comme chez les vertébrés. © B. Lefebvre

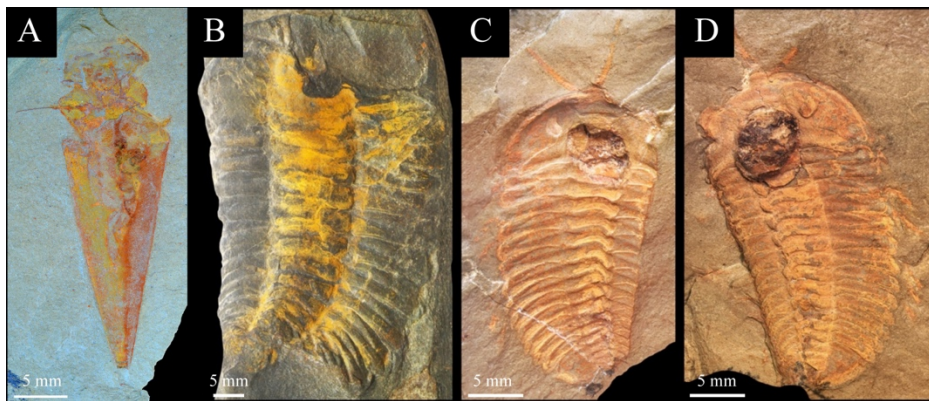


Fig. 7. – Préservation exceptionnelle de parties molles ou faiblement sclérotisées chez différents fossiles du Lagerstätte des Fezouata (Trémadocien supérieur). A) Hyolithe dont le tube digestif est conservé à l'intérieur de la coquille (coll. univ. Yale). B) Trilobite (*Bavarilla*) dont plusieurs appendices locomoteurs sont préservés, notamment sur le côté droit de la carapace (coll. univ. Marrakech). C-D) Autre échantillon de trilobite (*Bavarilla*) dont les antennes (à l'avant) et des appendices locomoteurs (sur le côté droit) sont conservés (coll. univ. Marrakech). © M. Marti Mus (A), E. Martin (B-D)

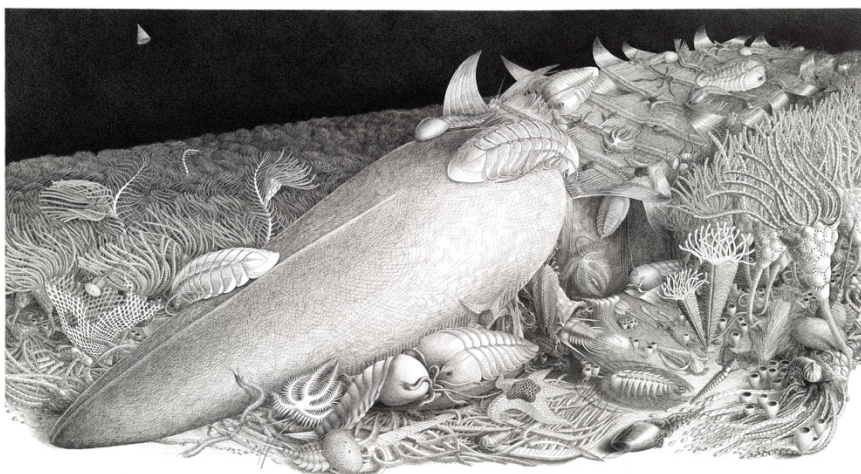
L'analyse paléocéologique de la Formation des Fezouata a permis de mettre en évidence la succession, au cours du temps, de trois types d'assemblages. Le premier est caractérisé par l'abondance de restes d'organismes planctoniques (acritarches, chitinozoaires, graptolites) et l'absence (ou l'extrême rareté) de faunes benthiques. Il se rencontre uniquement dans la partie inférieure de la coupe (Trémadocien inférieur à moyen) et il est associé à des fonds anoxiques.

N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

Le second type d'assemblages est celui qui a livré la majorité des niveaux à préservation exceptionnelle (Trémadocien supérieur). Il est caractérisé par des communautés peu diversifiées, dominées par un ou deux taxons localement très abondants. Celles-ci se sont développées lors d'épisodes de colonisation du fond marin par des organismes opportunistes, capables de s'implanter et de proliférer dans des milieux faiblement oxygénés. Le troisième type d'assemblages se rencontre principalement dans la partie supérieure de la coupe (Floien). Il est caractérisé par des faunes benthiques très riches et diversifiées, dominées par des brachiopodes articulés, des mollusques et des trilobites. Ces assemblages semblent correspondre à des communautés spécialisées, adaptées à des environnements légèrement moins profonds et bien oxygénés. Par conséquent, la très forte biodiversité observée dans la Formation des Fezouata est essentiellement cumulative : la majorité des organismes à préservation exceptionnelle ayant été récoltés dans des associations très peu diversifiées.

Les Fezouata : un *Lagerstätte* unique

La découverte du *Lagerstätte* des Fezouata a largement contribué à modifier notre compréhension des premières diversifications animales au cours du Paléozoïque. En effet, les gisements de la région de Zagora démontrent que de très nombreux groupes considérés jusqu'alors comme caractéristiques de l'Explosion cambrienne (par exemple : anomalocaridides, démosponges, lobopodes, marrellomorphes, sachitides) étaient non seulement encore présents, mais abondants et diversifiés au Trémadocien supérieur. Leur coexistence avec des organismes typiques de la Grande Biodiversification ordovicienne (par exemple : crinoïdes, étoiles de mer, graptolites, ostracodes) suggère que ces deux événements évolutifs appartiennent vraisemblablement à une seule et même phase de diversification majeure, plus ou moins continue du Cambrien à la fin de l'Ordovicien.



N°	Reçu le	1 ^{er} lecteur	2 ^e lecteur	3 ^e lecteur	4 ^e lecteur	5 ^e lecteur	Nb ca + esp
6	19/10/19	Fanchon	F.Dr	BF	Ph.L.	D.R.	

Fig. 8. – Reconstitution artistique d'un fond marin du Trémadocien supérieur de la région de Zagora. Le cadavre d'un *Aegirocassis benmoulai* (arthropode anomalocaridide pélagique de grande taille) échoué sur le fond, au milieu d'une prairie d'échinodermes éocrinoides, attire de nombreux organismes nécrophages, parmi lesquels différents types d'arthropodes (aglaspidides, marrellomorphes, trilobites), ainsi que des vers et des étoiles de mer primitives. Reconstitution réalisée par Madmeg.

La présence de nombreux groupes emblématiques des *Lagerstätten* cambriens dans l'Ordovicien inférieur du Maroc, tout comme la préservation de parties molles ont logiquement conduit à interpréter les sites de la région de Zagora comme une sorte de « Burgess Shale ordovicien ». Malgré des similitudes avec les sites cambriens, les processus taphonomiques à l'origine de la préservation exceptionnelle dans les Fezouata semblent toutefois différents. En effet, contrairement aux *Lagerstätten* cambriens (par exemple, Burgess Shale, Chengjiang), les seuls restes originellement mous conservés dans les sites des Fezouata sont ceux abrités à l'intérieur de carapaces ou de coquilles. Il semblerait par conséquent que les conditions de préservation aient été moins favorables et n'aient pas permis la conservation de parties molles originellement externes. Ce biais taphonomique explique probablement l'absence dans les sites marocains d'organismes totalement dépourvus d'éléments squelettiques (par exemple : méduses, chordés primitifs), alors que ceux-ci sont présents dans la plupart des *Lagerstätten* cambriens. Par conséquent, malgré leur extraordinaire richesse, il est probable que les sites marocains ne révèlent qu'une partie de leur biodiversité originelle.

**B. Lefebvre¹, M. Akodad², K. El Hariri³, J. C. Gutiérrez-Marco⁴, K. Kouraïss³, B. Pittet¹,
F. Saleh¹, T. Servais⁵ et M. Vidal⁶**

¹ UMR CNRS 5276 LGLTPE, Université Lyon 1, 69622 Villeurbanne, France

² Faculté Pluridisciplinaire de Nador, 67200 Nador, Maroc

³ Faculté des Sciences et Techniques, Université Cadi-Ayyad, 40000 Marrakech, Maroc

⁴ Instituto de Geociencias CSIC-UCM, 28040 Madrid, Espagne

⁵ UMR CNRS 8198 Evo-Eco-Paleo, Université de Lille, 59655 Villeneuve d'Ascq, France

⁶ UMR CNRS 6538 Domaines océaniques, Université de Brest, 29280 Plouzané, France