



HAL
open science

Le Tafilalt Biota : des animaux au corps mou dans des sables de l'Ordovicien supérieur du Maroc

Juan Carlos Gutiérrez-Marco, Peter van Roy, Bertrand Lefebvre, Samuel Zamora, Sofia Pereira, Isabel Rabano

► **To cite this version:**

Juan Carlos Gutiérrez-Marco, Peter van Roy, Bertrand Lefebvre, Samuel Zamora, Sofia Pereira, et al.. Le Tafilalt Biota : des animaux au corps mou dans des sables de l'Ordovicien supérieur du Maroc. Géochronique, 2020. hal-03004070

HAL Id: hal-03004070

<https://hal.science/hal-03004070v1>

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	2/10/19	Fanchon	D.R.	J. Martin	F.Dr	BF	

Le Tafilalt Biota : des animaux au corps mou dans des sables de l'Ordovicien supérieur du Maroc

Contexte géographique, géologique et évolutif

La présence de fossiles dans des sédiments marins siliciclastiques à grain moyen ou grossier est généralement limitée, au Paléozoïque, à certains niveaux de concentration hydrodynamique (lumachelles) et à de très rares dépôts dits « à préservation exceptionnelle ». Dans ce dernier cas, les coquilles et les carapaces n'ont pas été dissoutes lors de la diagenèse et peuvent même apparaître avec tous leurs éléments articulés.

Dans l'Anti-Atlas marocain, la recherche intensive de gisements paléontologiques susceptibles d'être exploités à des fins commerciales a permis de découvrir, au cours de ces vingt dernières années, un grand nombre de sites particulièrement fossilifères dans les grès de l'Ordovicien supérieur. Ceux-ci ont ainsi livré des faunes particulièrement riches en échinodermes (« *starfish beds* » ou « *echinoderm meadows* ») et, dans une moindre mesure, d'autres assemblages quasi-exclusivement constitués de trilobites. Dans les deux cas, la conservation tout à fait remarquable d'organismes parfaitement articulés, ainsi que la grande continuité latérale des niveaux fossilifères (sur plusieurs dizaines de mètres carrés dans le cas des échinodermes) résulteraient de l'enfouissement rapide par des dépôts de tempête, *in situ* et de leur vivant, de communautés benthiques particulièrement denses et très souvent dominées par des échinodermes.

Au Maroc, ce type de préservation dans des grès de l'Ordovicien supérieur se rencontre principalement dans les régions situées à l'ouest et au nord-est de la plaine du Tafilalt, où se concentrent les principales excavations et carrières commerciales. D'un point de vue stratigraphique, l'âge des niveaux fossilifères exploités s'étend du sommet du Groupe du Premier Bani à la partie terminale de la Formation Supérieure de Tiourine (voir article de Razin *et al.* sur la stratigraphie ordovicienne, dans ce dossier). Ceci représente un intervalle chronostratigraphique compris entre le Dobrotivien terminal (base du Sandbien : environ 458 millions d'années) et le Bérounien terminal (limite entre Katien inférieur et supérieur : environ 448 millions d'années). Les principales localités sont situées dans le Tafilalt occidental (gisements de Bou Nemrou / Jbel Tijarfaïouine et El Caid Rami *s.l.*), ainsi que, plus à l'est, dans les environs d'Erfoud (sud du Jbel Arfoud, Khab-el-Hejar...).

Ces gisements d'échinodermes et de trilobites conservés intacts dans les grès de l'Ordovicien marocain présentent toutefois une caractéristique qui les rend encore plus uniques

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

d'un point de vue paléontologique. En effet, ces sites ont livré non seulement d'innombrables fossiles d'organismes possédant un « squelette » (brachiopodes, échinodermes, mollusques, trilobites), mais aussi, dans plusieurs niveaux, des restes d'animaux dont la paroi du corps (carapace) était peu minéralisée, voire entièrement 'molle'. À cela s'ajoute le fait que, dans ces mêmes niveaux, certains trilobites ont conservé des traces de leur anatomie interne, comme par exemple des parties de leur système digestif ainsi que des surfaces d'insertion musculaire. Il s'agit donc à proprement parler de gisements dits « à préservation exceptionnelle » ou *Konservat-Lagerstätten*, dans lesquels les parties « molles » ou sclérotisées (peu ou pas biominéralisées) des organismes peuvent être préservées. Ces faunes remarquablement conservées dans des sédiments sableux peu profonds constituent collectivement le « *Tafilalt Biota* ». Leur biodiversité demeure toutefois très nettement inférieure à celle observée dans les gisements à préservation exceptionnelle de l'Ordovicien inférieur de l'Anti-Atlas central (« *Fezouata Biota* », voir Lefebvre *et al.* ce dossier), associés quant à eux à des dépôts de tempêtes nettement plus distaux.

L'existence de faunes à préservation exceptionnelle dans les gisements du Tafilalt apporte par conséquent des informations extrêmement précieuses sur la composition et la structuration des écosystèmes marins de hautes latitudes – le Maroc étant alors situé à proximité du pôle Sud – au cours de l'importante phase de diversification ordovicienne dite « GOBE » (*Great Ordovician Biodiversification Event*), qui précède la première crise biologique majeure du Phanérozoïque, associée à la glaciation hirnantienne (voir Ghienne et Razin, ce dossier).

Eldonioïdes

L'une des singularités des fossiles formant le *Tafilalt Biota* est la coexistence de plusieurs modes de préservation des organismes à corps « mou » ou dont l'exosquelette était faiblement sclérotisé. Ainsi, parmi les formes les plus abondantes et les plus emblématiques de ces gisements marocains figurent les eldonioïdes (fig. 1), un groupe énigmatique d'animaux discoïdes asymétriques, exclusivement paléozoïques (Cambrien-Dévonien), parfois rapprochés des hémichordés, et dont la préservation est étonnamment similaire à celle des fossiles édiacariens des Flinders Ranges en Australie. Les fossiles du Tafilalt sont des paropsonémides (= eldonioïdes post-cambriens) conservés sous forme de moulages et d'empreintes dans des grès, par différents mécanismes ou combinaisons taphonomiques telles que les « moulages gravitaires » (*gravity casts*), empreintes dont la convexité est dirigée vers le bas, les « masques mortuaires » (*death masks*), empreintes dont la convexité est au contraire orientée vers le haut

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

ou encore les « endoreliefs » (terme qui désigne des empreintes présentant différentes orientations au sein d'un sédiment massif). Malgré des conditions de conservation qui évoquent fortement celles des fameuses faunes dites d'Ediacara, du Néoprotérozoïque terminal, il semblerait que la préservation des eldonioïdes marocains résulte davantage de la résistance originelle de leurs téguments coriacés que du rôle joué par des voiles microbiens, comme cela a été suggéré dans le cas des gisements précambriens. Au Maroc, le paropsonémide le plus abondant est *Discophyllum peltatum*, décrit localement sous le nom d'« *Eldonia berbera* ». De section plano-convexe, il montre généralement différents types de structures caractéristiques, comme par exemple un « sac enroulé » en position centrale (possible cavité interne ou « cœlome » entourant le tube digestif), ou encore une ornementation périphérique délicate, constituée de fines crêtes radiales, reliées par de petites connexions latérales ou dissépiments (fig. 1).



Fig. 1. – *Discophyllum*, un fossile discoïde énigmatique (eldonioïde), typique du *Tafilalt Biota*, montrant une préservation du type Ediacara dans des grès grossiers. Remarquer le bord plissé de l'échantillon dans le coin inférieur gauche ; les échelles jaunes représentent 10 mm. © J.C. Gutiérrez-Marco

Vers et organismes vermiformes

Parmi les animaux vermiformes, les fossiles complets de palaeoscolécidés sont rares mais remarquables (fig. 2). Malgré un fort aplatissement dans les grès, la cuticule phosphatisée de leurs sclérites (squelettes articulés constitués de nombreux éléments ou sclérites) présente

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

encore des microstructures d'échelle micronique. Dans ce cas, il est possible que l'enrobage rapide de ces organismes par des voiles microbiens ait favorisé la réplique de leur cuticule délicate par du phosphate de calcium (crandallite), à un stade très précoce de la diagenèse. Les machaeridiens représentent un groupe d'annélides paléozoïques fréquemment conservés dans les siltites sombres intercalées dans les grès. Ils possèdent un exosquelette dorsal formé de plusieurs rangées de plaques calcaires triangulaires qui, normalement, se détachent et se dispersent juste après la mort de l'animal. Cependant, plusieurs gisements du Tafilalet ont livré des restes localement abondants de machaeridiens dont les sclérites sont complets et articulés (fig. 3). Une telle préservation est à ce jour unique au monde.



Fig. 2. – *Gamascolex*, un ver palaeoscolécidé avec sa cuticule et ses sclérites finement phosphatées ; échelles : 5 mm, sauf la microphotographie en bas, à droite (100 µm). © C. Alonso

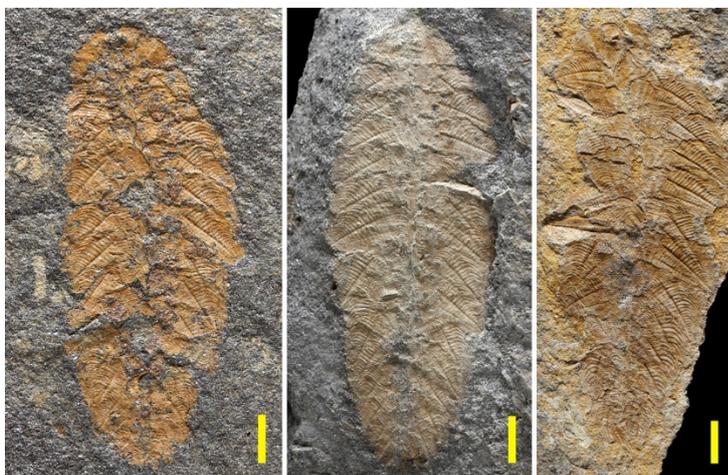


Fig. 3. – *Plumulites*, un annélide « blindé » par une armure dorsale de plaques calcaires ; échelles : 5 mm. © C. Alonso

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

Arthropodes

Les trilobites représentent, avec les échinodermes, l'un des groupes les plus abondants et les plus diversifiés du *Tafilalt Biota*. Ils ont donc logiquement fait l'objet de recherches intensives de la part des fouilleurs professionnels. Parmi les trilobites, il existe un pourcentage élevé d'individus entiers et complets dans de nombreux gisements, mais ce qui leur confère un intérêt tout particulier – tant scientifiquement que commercialement – est la présence de plusieurs niveaux ayant livré des assemblages particulièrement denses et monospécifiques de certaines formes, comme par exemple *Selenopeltis* (fig. 4). Il est possible que de telles concentrations d'organismes intacts, tous de même âge, préservés *in situ*, représentent des « instantanés » en relation avec un comportement grégaire au moment de la mue ou de la reproduction, comme le font par exemple les limules actuelles. Localement, dans certains sites marocains, les mues collectives de trilobites trinuécléidés peuvent générer des niveaux lenticulaires de calcarénites biodétritiques, véritables lumachelles quasi-exclusivement constituées par l'accumulation de leurs éléments squelettiques désarticulés.



Fig. 4. – Niveaux de concentration de trilobites épineux (*Selenopeltis*) à l'est d'Erfoud ; échelles : 10 cm. © J.C. Gutiérrez-Marco

Certains gisements ont également livré des restes de trilobites caractérisés par la préservation tout à fait exceptionnelle de leur anatomie interne, avec certaines structures « molles » fossilisées, telles que, par exemple, le tube digestif chez plusieurs individus du genre *Uralichas* (fig. 5) et de la famille Asaphidae. De la même manière, des bandes axiales métamériques paires observées dans les segments thoraciques antérieurs du trilobite *Selenopeltis* et conservées sous forme d'apatite pourraient représenter des traces de musculature intersegmentaire phosphatisée ou alors des glandes digestives (fig. 5).

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



Fig. 5. – Vestiges de l'anatomie interne chez les trilobites *Uralichas* (à gauche: avec la trace du tube digestif formant une bande axiale sombre) et *Selenopeltis*, avec des aires d'insertion musculaire phosphatées sur l'axe du thorax (centre), également visibles à la lumière ultraviolette (à droite) ; échelles : 10 mm. © C. Alonso

Les trilobites ne sont toutefois pas les seuls arthropodes récoltés dans les grès de l'Ordovicien supérieur du Tafilalt. Ces sites ont également livré les restes de nombreux autres groupes, dont la carapace était plus faiblement sclérotisée et qui sont donc généralement rares ou absents dans la plupart des gisements fossilifères « classiques » : aglaspides, chéloniellides ou encore euryptérides. Parmi ceux-ci, le chéloniellide *Duslia* sp. (fig. 6), dont on connaît plusieurs milliers d'individus, représente probablement la forme la plus commune dans les sites du Tafilalt. Sa morphologie évoque celle de l'espèce *D. insignis*, décrite dans l'Ordovicien supérieur de République tchèque à partir de quelques échantillons. De petites différences morphologiques (aspect antérieur du bouclier céphalique) et de tailles entre *Duslia* marocaine et tchèque devraient toutefois justifier l'attribution de la forme du Tafilalt à une espèce nouvelle. Une seconde forme de chéloniellide nettement plus rare a été récoltée dans deux localités du Tafilalt. Elle appartient probablement au genre *Triopus* et témoigne, elle aussi, de l'existence de fortes affinités avec les faunes de Bohême, tout comme d'ailleurs l'unique échantillon de l'aglaspidide *Chlupacaris dubia* récolté dans la Formation Supérieure de Tiouririne, à l'est d'Erfoud. Contrairement aux autres aglaspides connus, il semblerait que sa cuticule, extrêmement fine et délicate, ait été originellement calcifiée et non phosphatisée. Dans le Tafilalt, un seul autre spécimen d'aglaspidide est pour l'instant connu ; il provient de niveaux légèrement plus anciens (Formation d'Izeguirène) et sa morphologie évoque celle du genre cambro-ordovicien *Tremaglaspis*. Les grès de l'Ordovicien supérieur du Tafilalt ont également livré les restes, rares, de quelques autres arthropodes faiblement sclérotisés, parmi lesquels un possible nektaspide, un probable euryptéride (scorpion des mers), ainsi que plusieurs boucliers céphaliques portant de petits yeux en position dorsale.

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

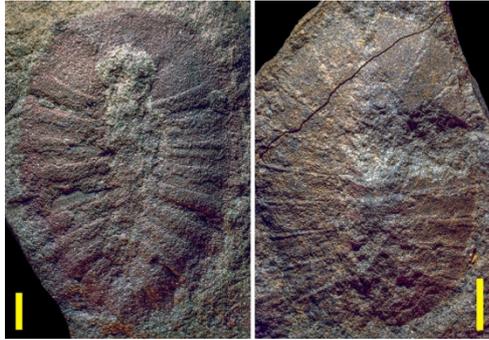


Fig. 6. – *Duslia* (à gauche) et *Triopus* (à droite), deux arthropodes chéloniellides caractérisés par un exosquelette faiblement sclérotisé ; gisement de Bou Nemrou (*Tafilalt Biota*) ; échelles : 10 mm. © P. Van Roy

Échinodermes

Dans la majorité des gisements fossilifères « classiques » du Paléozoïque, il est extrêmement rare de retrouver des spécimens d'échinodermes complets, car leur squelette calcitique, constitué de plusieurs milliers de plaques, se désarticule généralement rapidement (en quelques jours à quelques semaines) après la mort de l'animal. Dans ce contexte, la découverte de plusieurs niveaux ayant livré des milliers d'échinodermes entièrement articulés, formant parfois des accumulations particulièrement denses et spectaculaires dans l'Ordovicien supérieur du Tafilalt, est tout à fait remarquable et constitue l'un des *Lagerstätten* à échinodermes les plus riches au monde pour cette période. La plupart des gisements comparables, de même âge, proviennent de régions alors situées à de plus faibles latitudes, comme par exemple le *Lady Burn starfish bed* (Écosse) ou encore le *Lagerstätte* de Brechin (Canada).

La préservation tout à fait exceptionnelle des échinodermes du Tafilalt, ainsi que l'orientation systématique des individus (fig. 7) témoignent de l'enfouissement rapide et *in situ*, par des dépôts de tempête, de populations grégaires formant de véritables prairies sur le fond marin. Le caractère instantané de cette préservation est illustré, par exemple, par des ophiures littéralement « figées » en train de capturer, vraisemblablement pour s'en nourrir, de jeunes individus d'éocrinoïdes (fig. 8).

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



Fig. 7. – Grande plaque de grès montrant plusieurs dizaines d’individus complets d’échinodermes appartenant au genre d’éocrinoïdes *Ascocystites*. L’orientation préférentielle des individus et la préservation de structures particulièrement fragiles (appendices nourriciers, par exemple) témoignent de leur enfouissement rapide et *in situ*, par des dépôts de tempête : gisement de Bou Nemrou (*Tafilalt Biota*). échelle : 5 cm. © C. Alonso

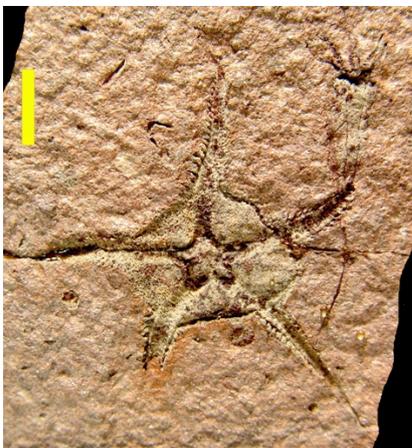


Fig. 8. – Ophiure « figée » en train de saisir par ses bras un échantillon d’éocrinoïde (*Ascocystites*) vraisemblablement pour s’en nourrir. Gisement de Bou Nemrou (*Tafilalt Biota*) ; échelle : 10 mm. © B. Lefebvre

La composition des assemblages d’échinodermes varie d’une localité à l’autre, reflétant probablement à la fois de subtiles différences environnementales (hydrodynamisme, bathymétrie...), mais aussi l’évolution des communautés benthiques sur près de 10 millions d’années. La plupart des niveaux à échinodermes du *Tafilalt Biota* sont très largement dominés par un seul taxon. Avec neuf classes représentées (crinoïdes, diploporites, édriostéroïdes, éocrinoïdes, étoiles de mer, ophiures, rhombifères, solutes, stylophores), ils comptent parmi les gisements les plus diversifiés en domaine péri-gondwanien. Les faunes d’échinodermes de l’Ordovicien supérieur du *Tafilalt* montrent des affinités paléobiogéographiques très fortes avec celles, contemporaines, de République tchèque et, dans une moindre mesure, d’Espagne et de

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

France.

Cnidaires

Dans les sites du Tafilalt, les cnidaires (coraux, méduses) sont représentés à la fois par des fossiles relativement communs, les conulaires, et par des formes nettement plus rares, les hydrozoaires. Les conulaires forment un groupe éteint de scyphozoaires, qui possédaient une coquille pyramidale très allongée. Au Maroc, les dimensions parfois inhabituelles (50 cm ou plus) de certains conulaires « géants », comme *Archaeoconularia* cf. *imperialis*, s'expliquent peut-être par leur croissance lente dans des eaux froides. Les conulaires avaient vraisemblablement un mode de vie grégaire. Ainsi, dans l'Ordovicien supérieur du Tafilalt, ils sont souvent retrouvés dressés, en position de vie, dans des niveaux de grès quartzeux très purs, dans lesquels ils formaient des colonies partiellement enfouies dans le fond marin (fig. 9). Les portions émergées de leurs coquilles étaient alors souvent colonisées par des épibiontes (brachiopodes craniides et échinodermes édrioastéroïdes). Les conulaires sont également fréquemment conservés « à plat », dans des horizons d'accumulation générés par des tempêtes.



Fig. 9. – Conulaire (*Archaeoconularia*), montrant la préservation de son périoderme phosphaté dans des grès siliceux ; échelles graphiques 20 mm (à gauche) et 1 mm (à droite). © C. Alonso

Les hydrozoaires sont des organismes très rarement préservés dans le registre fossile. L'unique spécimen découvert dans le Tafilalt, bien qu'il soit conservé en relief, ne montre malheureusement pas suffisamment d'éléments anatomiques pour pouvoir être étudié en détail.

Autres organismes

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

Les coquilles de brachiopodes et de mollusques sont courantes dans les différents sites de l'Ordovicien supérieur du Tafilalt. Elles sont toutefois rares ou absentes dans les niveaux à préservation exceptionnelle. Elles se concentrent principalement dans des niveaux d'accumulation (lumachelles).

Les graptolites (hémichordés coloniaux) sont relativement rares dans le *Tafilalt Biota*. Ils sont préservés sous la forme d'empreintes carbonées ou ferrugineuses (pyritisation préalable), autant dans des grès à grain moyen ou grossier, que dans les siltites argileuses et micacées intercalées entre ceux-ci (fig. 10).

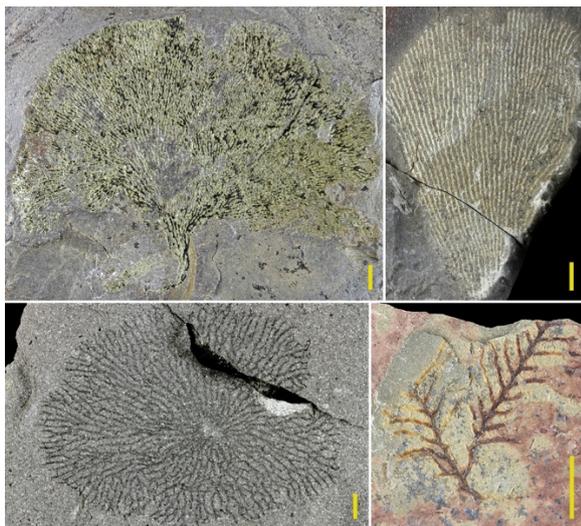


Fig. 10. – Graptolites benthiques, *Dictyonema* spp. et *Ptilograptus* (en bas à droite), El Caïd Rami ; échelles graphiques 5 mm. © C. Alonso

Traces fossiles

Enfin, les conditions environnementales très peu profondes, bien oxygénées, associées au *Tafilalt Biota* favorisent l'enregistrement dans les grès de nombreuses structures organiques telles que les traces fossiles ou des structures sédimentaires induites par des microbes ou « MISS » (*microbially-induced sedimentary structures*).

Les traces fossiles abondent localement dans certaines couches de grès, qui alternent avec celles contenant les restes d'organismes à préservation exceptionnelle. Par exemple, les grandes pistes en forme de lianes (= *Neoeione moniliformis*) sont très répandues dans la Formation Supérieure de Tiouririne, dans la partie la plus orientale de l'Anti-Atlas (fig. 11).

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



Fig. 11. – *Neoeione*, une grande piste en forme de cordon qui est conservée sur la surface supérieure d'un banc de grès du Katien, dans le Tafilalt oriental. © J. Cabo

Les surfaces organiques texturées sont relativement communes dans les grès laminés, ainsi qu'au toit des grès massifs. Elles se présentent sous la forme d'abondantes structures ridées, plissées témoignant de l'existence de voiles microbiens. Parmi les formes les plus fréquentes de ces structures figurent celles classiquement connues sous le nom de « peau d'éléphant » (ou « *Kinneyia* »), qui ont été en partie attribuées à l'ichnofossile *Rugalichnus matthewii*.

J.C. Gutiérrez-Marco¹, P. Van Roy², B. Lefebvre³, S. Zamora⁴, S. Pereira⁵ et I. Rábano⁶

¹ CSIC-UCM, Dr. Severo Ochoa 7-4^a pl., 28040 Madrid, Espagne.

² Department of Geology, Ghent University, Krijgslaan 281, Building S8, 9000 Ghent, Belgium.

³ UMR CNRS 5276 LGLTPE, Université Lyon 1, 2 rue Dubois, 69622 Villeurbanne cedex, France.

⁴ IGME, Manuel Lasala 44-9^oB, 50006 Zaragoza, Espagne.

⁵ Centro de Geociências, Universidade de , Rua Silvio Lima, 3030-790 Coimbra, Portugal.

⁶ IGME, Ríos Rosas 23, 28003 Madrid, Espagne.