

Les gisements à échinodermes de l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas oriental (Maroc) : un patrimoine scientifique exceptionnel à préserver

Bertrand LEFEBVRE^{1*}, Fleur NOAILLES¹, Benjamin FRANZIN¹, Serge REGNAULT²,
Elise NARDIN³, Aaron W. HUNTER⁴, Samuel ZAMORA⁵, Peter VAN ROY⁶,
Khadija EL HARIRI⁷ & Nezha LAZREQ⁸

1. UMR CNRS 5125 Paléoenvironnements & Paléobiosphère, Université Lyon 1, France. *e-mail: bertrand.lefebvre@univ-lyon1.fr
2. Muséum d'Histoire Naturelle, Nantes, France.
3. LMTG- Observatoire Midi-Pyrénées, Toulouse, France.
4. Department of Palaeontology, The Natural History Museum, London, Royaume-Uni.
5. Área y Museo de Paleontología, Universidad de Zaragoza, Espagne.
6. School of Geological Sciences, University College Dublin, Irlande.
7. Faculté des Sciences et Techniques, Université Cadi Ayyad, Marrakech, Maroc.
8. Faculté des Sciences Semlalia, Université Cadi Ayyad, Marrakech, Maroc.

Résumé. Plusieurs Lagerstätten à échinodermes ont été découverts au cours des dix dernières années dans l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas oriental (Tafilalt occidental, Maroc). Ces niveaux ont livré des assemblages particulièrement riches et diversifiés d'échinodermes. La préservation exceptionnelle de ces organismes témoigne d'un enfouissement rapide et *in situ* de communautés benthiques particulièrement denses constituées quasi-exclusivement d'échinodermes. Trois assemblages sont décrits : Bou Nemrou (Sandbien basal), piste de Jorf (Sandbien supérieur) et enfin, Tizi n'Mouri (Katien supérieur). L'intérêt scientifique majeur de ces faunes (implications paléocéologiques et paléogéographiques) est brièvement présenté. Enfin, la préservation de ces gisements, qui constituent un élément majeur du patrimoine paléontologique du Sud marocain, est abordée.

Mots clés : Maroc, Anti-Atlas, Ordovicien supérieur, échinodermes, Lagerstätten, patrimoine paléontologique.

Late Ordovician echinoderm Lagerstätten from the eastern Anti-Atlas (Morocco): an example of exceptional scientific heritage worthy of protection.

Abstract. In the last ten years, several Late Ordovician echinoderm Lagerstätten have been discovered in the eastern Anti-Atlas (western Tafilalt) of Morocco. These levels have yielded extremely rich and diverse echinoderm assemblages. The exquisite preservation of most organisms suggests rapid and *in-situ* burial of large, particularly dense benthic communities largely dominated by echinoderms. Three « starfish beds » are briefly described: Bou Nemrou (earliest Sandbian), piste de Jorf (late Sandbian), and Tizi n'Mouri (late Katian). The major scientific relevance of these faunas is outlined herein (for example their palaeoecological and palaeogeographical implications). Finally, the conservation of these levels, which represent a major piece of the palaeontological heritage of southern Morocco, is discussed.

Key words: Morocco, Anti-Atlas, Upper Ordovician, echinoderms, Lagerstätten, palaeontological heritage.

INTRODUCTION

Au cours de ces dernières années, les prédictions des phylogénies moléculaires, qui suggéraient une origine beaucoup plus ancienne (Protérozoïque supérieur au lieu de Cambrien inférieur) pour les métazoaires, ont été corroborées par de nombreuses découvertes paléontologiques : embryons phosphatés de Chine, traces fossiles, « small shelly fossils » ou encore réinterprétation de certains organismes des « faunes d'Ediacara » (Dzik 1999, 2003, Fedonkin 2003, Hua *et al.* 2003, Jensen 2003, Seilacher *et al.* 2003, Dornbos *et al.* 2005, Droser *et al.* 2006, Gostling *et al.* 2007, Steiner *et al.* 2007, Bengtson & Rasmussen 2009). Paradoxalement, cette meilleure connaissance de la faune et des écosystèmes du Protérozoïque terminal renforce encore davantage le caractère exceptionnel et massif de la diversification majeure des métazoaires au cours du Paléozoïque inférieur (Vannier 2009). Celle-ci est traditionnellement subdivisée en deux étapes successives : l'« explosion cambrienne » et la « grande biodiversification ordovicienne ».

L'explosion cambrienne (542 à 489 Ma) est caractérisée par le déclin des faunes dites « d'Ediacara », la mise en place des principaux plans d'organisation animale (phylums) et l'apparition des premiers écosystèmes marins

complexes (Knoll & Carroll 1999, Valentine *et al.* 1999, Conway Morris 2000, Erwin 2000, Vannier 2007). Les causes de l'explosion cambrienne sont probablement multiples et complexes : fragmentation du supercontinent Rodinia, modification de la géochimie des eaux océaniques, disparition progressive des fonds marins scellés par des voiles microbiens en raison d'une bioturbation croissante (« révolution agronomique »), accroissement de la complexité des réseaux trophiques (apparition de la prédation) et probablement en relation avec celui-ci, développement d'organes et de comportements complexes (locomotion, vision, fouissage, biominéralisation). L'explosion cambrienne est désormais relativement bien connue grâce à la découverte de nombreux sites à préservation exceptionnelle (Konservat-Lagerstätten) ayant livré des restes abondants d'une grande variété d'organismes possédant ou non un exosquelette minéralisé. Les Lagerstätten cambriens les plus connus sont Sirius Passett (Cambrien inférieur, Groënland ; Conway Morris *et al.* 1987), Chengjiang (Cambrien inférieur, Chine ; Chen 2004, Hou *et al.* 2004), Burgess Shale (Cambrien moyen, Canada ; Conway Morris 1986, 1989, Gould 1989, Briggs *et al.* 1994, Caron & Jackson 2006, 2008) ou encore les niveaux à anthraconite (« orsten ») de l'Alum Shale (Cambrien supérieur, Suède ; Müller & Walossek 1985).

La grande biodiversification ordovicienne (environ 488 à 443 millions d'années) est caractérisée par la disparition de nombreux clades cambriens, un accroissement exponentiel de la biodiversité au sein de chaque phylum (multiplication par trois du nombre de familles, par quatre du nombre de genres) et l'apparition d'écosystèmes « modernes », suite à la colonisation de la tranche d'eau (diversification du microphytoplancton et du necton) et à une exploitation plus intensive du fond marin par les organismes fouisseurs (Droser & Finnegan 2003, Webby 2004, Harper 2006, Servais *et al.* 2008, 2009). Parmi les causes les plus fréquemment invoquées pour cette seconde phase de diversification figurent un contexte géodynamique et climatique favorable (dispersion maximale des masses continentales, longue période de « greenhouse », niveau marin particulièrement élevé), mais aussi la diversification majeure du microphytoplancton (à la base des réseaux trophiques) ou encore d'autres hypothèses plus contestées, comme un superplume mantellique (Barnes 2004) ou l'impact d'un astéroïde (Schmitz *et al.* 2008). Contrairement à l'explosion cambrienne, la grande biodiversification ordovicienne a été principalement documentée à partir d'assemblages fossiles « classiques », constitués exclusivement de restes d'organismes à test minéralisé. En effet, très peu de gisements à conservation exceptionnelle ont été décrits jusqu'à présent dans l'Ordovicien et pratiquement tous n'ont livré que des faunes marines atypiques et peu diversifiées (fonds anoxiques) par rapport à celles du Cambrien : par exemple, Winnieshiek (Ordovicien moyen, Canada ; Liu *et al.* 2006), Beecher's Trilobite Bed (Ordovicien supérieur, Etats-Unis ; Cisne 1975, 1981, Whittington & Almond 1987, Fortey 2000) ou encore Soom Shale (Ordovicien supérieur, Afrique du Sud ; Aldridge *et al.* 2001, Whittle *et al.* 2007).

Dans ce contexte, la découverte au cours de ces dix dernières années d'une douzaine de sites à préservation exceptionnelle dans l'Ordovicien de l'Anti-Atlas marocain revêt une importance scientifique de premier plan (Van Roy 2006a). En effet, ces gisements ont livré des restes abondants de faunes marines diversifiées, constituées non seulement d'organismes possédant un test minéralisé (brachiopodes, échinodermes, graptolites, mollusques, ostracodes, trilobites), mais aussi de formes généralement non fossilisées, telles que des démosponges, différents types d'organismes vermiformes, de nombreux arthropodes (aglaspidides, chelionellides, euryptérides, limules, marrellomorphes), ainsi que des eldonioïdes ou encore des machaeridiens dont les plaques sont préservées en connexion anatomique (Samuelsson *et al.* 2001, Van Roy & Bashar 2001, Van Roy *et al.* 2004, 2007, Van Roy 2006a,b, Van Roy & Tetlie 2006, Botting 2007, Van Roy & Lefebvre 2008, Vinther *et al.* 2008). La moitié de ces nouveaux Konservat-Lagerstätten ont été découverts dans l'Ordovicien inférieur de la région de Zagora (Anti-Atlas central) ; les autres sont situés dans l'Ordovicien supérieur du Tafilalt occidental et des environs d'Erfoud (Anti-Atlas oriental) (Van Roy 2006a). Ils offrent l'opportunité inédite de pouvoir comparer, à préservation équivalente, des assemblages marins benthiques diversifiés de l'Ordovicien avec ceux, plus anciens, mais mieux connus, du Cambrien.

La plupart des sites à préservation exceptionnelle de l'Anti-Atlas oriental offrent en outre la particularité d'avoir livré plusieurs niveaux particulièrement riches en échinodermes remarquablement conservés. Dans leur grande majorité, les échinodermes du Cambro-Ordovicien possèdent pourtant des tests particulièrement fragiles, constitués d'un grand nombre d'éléments squelettiques (plaques), dont la cohésion était principalement assurée, du vivant de l'organisme, par des tissus « mous » (formes de « type 1 », d'après la classification taphonomique proposée par Brett *et al.* 1997). Par conséquent, la découverte de restes d'échinodermes intacts est extrêmement rare et requiert des conditions de préservation très particulières (par exemple : enfouissement rapide suite à une tempête ou à une turbidite). De tels niveaux sont généralement désignés « starfish beds » ou « echinoderm Lagerstätten » (Smith 1988, Brett *et al.* 1997). Plusieurs d'entre eux ont été décrits au Paléozoïque inférieur, comme par exemple dans le Cambrien inférieur et moyen de Chine (formations de Balang et de Kaili; Parsley & Zhao 2006, Zhao *et al.* 2007, Lin *et al.* 2008a,b), l'Ordovicien moyen de Bretagne (Formation de Postolonnec ; Hunter *et al.* 2007) et l'Ordovicien supérieur de Bohême (formations de Letná et de Zahorany ; Ubaghs 1979, Petr 1989), de l'Oklahoma (Bromide Formation ; Sprinkle 1982) ou d'Ecosse (Lady Burn Starfish Bed ; Bather 1913, Donovan *et al.* 1996). Outre une préservation exceptionnelle, les *starfish beds* de l'Ordovicien supérieur du Maroc présentent un grand nombre de caractéristiques communes avec les autres Lagerstätten à échinodermes du Paléozoïque inférieur : (1) ils sont dominés par une ou deux espèces ; (2) ils sont caractérisés par de très fortes densités des individus, comparables à celles des populations denses d'ophiures actuelles (plus de 100 individus/m²) ; (3) ils ne s'observent que très ponctuellement, dans des niveaux stratigraphiques bien précis ; et enfin (4) la faune associée (brachiopodes, mollusques, trilobites) est généralement rare et beaucoup moins diversifiée que dans les niveaux sus- et sous-jacents (Lefebvre 2007a).

Parmi les Lagerstätten à échinodermes découverts au cours de ces dix dernières années dans l'Anti-Atlas marocain, ceux de l'Ordovicien supérieur sont à la fois particulièrement importants d'un point de vue scientifique, mais aussi les plus spectaculaires et, par conséquent, les plus exposés à une exploitation commerciale de grande ampleur. Ainsi, les différents *starfish beds* du Tafilalt occidental permettent-ils de documenter une période-clé dans la diversification ordovicienne d'un phylum de métazoaires. Leur présence dans différents niveaux stratigraphiques permet de retracer l'évolution, au sein d'une même région, de populations d'échinodermes avant, pendant et après le pic de diversité du Sandbien supérieur - Katien inférieur (Sprinkle & Guensburg 2004). Ce type d'approche n'était possible, jusqu'à présent que dans un nombre restreint de régions, généralement situées à proximité de l'équateur au cours de l'Ordovicien (par exemple : l'Amérique du Nord). Avec la découverte de ces nombreux *starfish beds*, l'Anti-Atlas marocain devient la région de référence pour l'analyse de la diversité des échinodermes ordoviciens pour les régions de la Province méditerranéenne (Afrique du Nord, Europe occidentale et

centrale), alors situées à des paléolatitudes élevées, proches du pôle Sud. Les Lagerstätten du Tafilalt occidental offrent donc la possibilité de pouvoir comparer, pour la première fois, des signaux « régionaux » de biodiversité (équatorial vs. polaire) et par conséquent, de mieux appréhender la dimension spatiale et temporelle de la biodiversification majeure des échinodermes au cours de l'Ordovicien supérieur (Lefebvre 2007a, Lefebvre *et al.* 2007).

Le présent article a pour objectif de présenter succinctement plusieurs Lagerstätten à échinodermes découverts récemment dans l'Ordovicien supérieur du Tafilalt occidental, dans le but à la fois d'en souligner l'intérêt scientifique majeur, mais aussi afin d'attirer l'attention sur l'exploitation commerciale intensive qui en est faite depuis une dizaine d'années et les risques qu'elle fait courir, à terme, sur ce patrimoine paléontologique exceptionnel.

LES NOUVEAUX LAGERSTÄTTEN A ECHINODERMES DE L'ORDOVICIEN SUPERIEUR DU MAROC

Historiquement, l'étude des échinodermes de l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas peut être subdivisée en quatre étapes successives (Tab. I).

Au cours des années 1940-1950, les premiers restes d'échinodermes (crinoïdes et diploporites) sont signalés, puis sommairement décrits dans l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas marocain (Choubert & Termier 1947, Termier & Termier 1947, 1950).

Lors des années 1960-1970, les récoltes abondantes réalisées par Jacques Destombes dans le cadre de ses recherches au sein du Service d'Etude des Gîtes Minéraux, puis du Service de la Carte géologique du Ministère de l'Energie et des Mines, ont alimenté une importante production scientifique, avec la mise en évidence de trois classes supplémentaires : édiroastéroïdes, rhombifères et stylophores (Chauvel 1966, 1969, 1971, 1977, 1978, Termier & Termier 1970).

Au cours des années 1980-1990, tout (ou presque) semblait avoir été déjà écrit sur les faunes d'échinodermes de l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas, d'où une forte baisse de l'activité scientifique les concernant (Destombes *et al.* 1985, Le Menn & Spjeldnaes 1996, Ruta 1999).

Depuis le début du XXIème siècle, la description d'assemblages d'échinodermes provenant de gisements « classiques » se poursuit (Gutiérrez-Marco *et al.* 2003, Alvaro *et al.* 2007). Cependant, l'événement majeur des années 2000 demeure la découverte de plusieurs *starfish beds* dans l'Ordovicien supérieur du Tafilalt occidental (Lefebvre & Prandini 2005a,b, Van Roy 2006a, Lefebvre *et al.* 2007, Nardin 2007, Régnault 2007, Sumrall & Zamora 2007, Franzin 2008, Noailles-Gobry 2008). En l'espace de quelques années, autant de genres nouveaux d'échinodermes ont été signalés qu'au cours du demi-siècle précédent (Tab. I). Cinq classes nouvelles sont mentionnées pour la première fois dans l'Ordovicien supérieur de cette région : astéroïdes, cyclocystoïdes, ophiuroïdes, solutes et somastéroïdes. Trois de ces nouveaux Lagerstätten à échinodermes sont décrits plus en détail ci-dessous. Le

Tableau I. Evolution du nombre de genres et de classes d'échinodermes signalés dans l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas (Maroc) de 1940 à nos jours.

	1940	1960	1980	2000	2009
nombre de genres	0	5	25	27	50+
nombre de classes	0	2	5	5	10

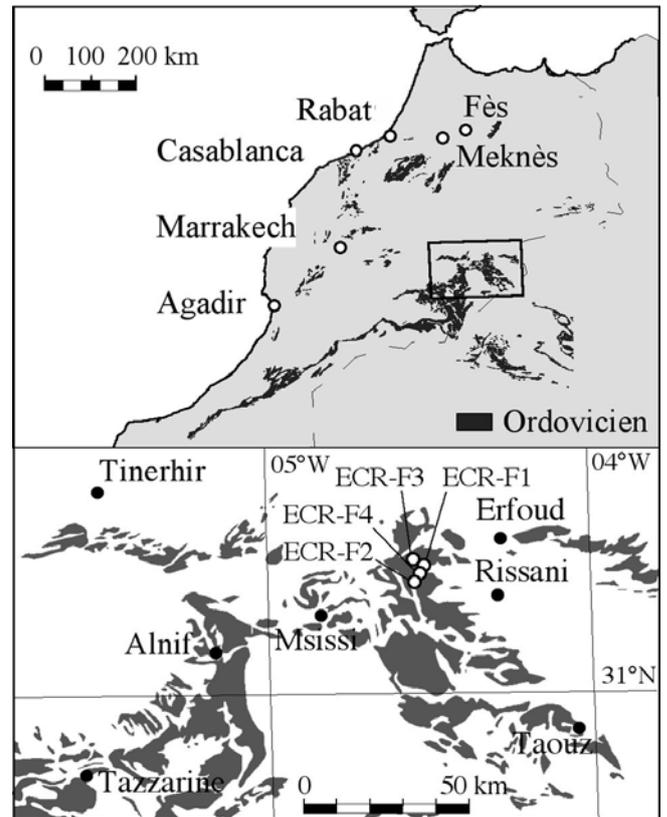


Figure 1. Localisation géographique de la région d'étude (Tafilalt occidental, Anti-Atlas oriental, Maroc) et au sein de celle-ci, des gisements à échinodermes cités dans le texte, tous situés dans le massif de Tijarfaïouine : ECR-F1 (Tizi n'Mouri, Katien supérieur), ECR-F2 (carrière Lahcen, Katien supérieur), ECR-F3 (piste de Jorf, Sandbien supérieur) et ECR-F4 (Bou Nemrou, Sandbien basal).

matériel illustré dans cette note est déposé dans les institutions publiques suivantes : Museum für Naturkunde, Berlin (MB), Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon (ML), Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille (MHNM), Muséum d'Histoire Naturelle de Nantes (MHNN), Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse (MHNT) et Université Claude Bernard - Lyon 1, Villeurbanne (FSL).

Contexte géographique et géologique

Les trois *starfish beds* présentés ici ont été découverts dans le Jbel Tijarfaïouine, massif de l'Anti-Atlas oriental culminant à 1108 m et situé à mi-chemin entre Msissi et Rissani, au Nord de la route Alnif-Rissani (Fig. 1). D'un point de vue structural, le Jbel Tijarfaïouine appartient au domaine du Tafilalt occidental. Il est situé sur le flanc Est du massif précambrien de l'Ougnate et au Nord-Est du vaste synclinal du Maïder (Destombes 2006c). Le Jbel Tijarfaïouine est constitué de collines molles, bordées à

Figure 2. Position stratigraphique des trois Lagerstätten à échinodermes décrits dans le Jbel Tijarfaïouine (Anti-Atlas oriental) (à droite) exprimée par rapport aux principales subdivisions de l'Ordovicien supérieur définies par la Sous-Commission Internationale de Stratigraphie de l'Ordovicien (ISOS), les échelles régionales utilisées pour les îles britanniques (Avalonia), l'Afrique du Nord et l'Europe du Sud-Ouest (Province méditerranéenne) et enfin, les différentes unités lithostratigraphiques identifiées dans l'Anti-Atlas (corrélations d'après Destombes *et al.* 1985, Elaouad-Debbaj 1986, Gutiérrez-Marco *et al.* 2003, Bourahrouh *et al.* 2004, Webby *et al.* 2004, Bergström *et al.* 2009).

Hirnantien	Ashgill	Hirnantien	Gr. du 2ème Bani	Fm. supérieure du 2ème Bani	
				Fm. inférieure du 2ème Bani	
Katien		Kralodvorien	Gr. du Ktaoua	Fm. supérieure du Ktaoua	
		Bérounien		Fm. supérieure de Tiouririne	★ ECR-F1
		Fm. inférieure du Ktaoua		★ ECR-F3	
Sandbien	Caradoc	Dobrotivien (p.p.)	Gr. du 1er Bani (p.p.)	Fm. Izegguirène	★ ECR-F4

l'Ouest par l'Oued El Caïd Rami et au Nord, par une faille Est-Ouest, dont le tracé coïncide partiellement avec celui de l'Oued Ouidane-Sedar. Tous les Lagerstätten à échinodermes décrits ici proviennent de la partie occidentale du massif, qui est située sur la carte topographique de Msissi au 1/100.000 et la carte géologique de Todrha - Maïder au 1/200.000 (Destombes 2006c). La partie orientale du Jbel Tijarfaïouine s'étend quant à elle sur la feuille adjacente de Tafilalt - Taouz au 1/200.000 (Destombes 2006d). Le Jbel Tijarfaïouine est une structure monoclinale faiblement pentée vers le Sud-Est (environ 11°; Van Roy 2006a).

Dès les années 1940-1950, quatre subdivisions majeures ont été identifiées au sein de la série ordovicienne de l'Anti-Atlas (Choubert 1942, 1952, Choubert & Termier 1947). Les travaux de cartographie réalisés par Jacques Destombes entre 1950 et 1991 ont non seulement permis de confirmer ce découpage, mais aussi d'en préciser le calage stratigraphique (Destombes 1962, 1971, 2006a-d, Destombes *et al.* 1985, Elaouad-Debbaj 1986, Gutiérrez-Marco *et al.* 2003, Bourahrouh *et al.* 2004). Ces quatre termes majeurs correspondent : (1) au Groupe des Feijas externes (Trémadocien - Darriwilien supérieur), (2) au Groupe du Premier Bani (Darriwilien supérieur - Sandbien basal), (3) au Groupe du Ktaoua (Sandbien inférieur - Katien) et enfin, (4) au Groupe du Deuxième Bani (Hirnantien).

Le Jbel Tijarfaïouine est constitué d'une puissante série de l'Ordovicien moyen et supérieur, caractérisée par d'importantes variations de faciès et d'épaisseurs (Destombes 2006c,d). L'Ordovicien moyen y est représenté par des argilites du Groupe des Feijas externes (sommet de la Formation du Tachilla, Darriwilien supérieur) que surmontent les dépôts du Groupe du Premier Bani. Ces derniers sont beaucoup moins épais que dans la région centrale de l'Anti-Atlas, où ils forment une puissante barre grés-quartzitique (de 250 à plus de 400 m d'épaisseur), au sein de laquelle peuvent être clairement identifiées cinq subdivisions majeures : les formations de Taddrist, Bou-Zeroual, Guezzart, Ouine-Inirne et Izegguirène (Destombes *et al.* 1985, Gutiérrez-Marco *et al.* 2003, Destombes 2006a,b). Latéralement, l'épaisseur du Groupe du Premier Bani décroît progressivement vers l'Est. Au-delà de la région située à l'Ouest de la feuille Todrha-Maïder au

1/200000 (flanc ouest du synclinal du Maïder et jusqu'au nord d'Alnif), il devient impossible de reconnaître les différentes subdivisions identifiées dans l'Anti-Atlas central (Destombes 2006c,d). Ainsi, dans le massif de Tijarfaïouine, le Groupe du Premier Bani débute par un horizon-repère ferrugineux oolithique (le « niveau d'Imin'Tourza »), que surmonte une centaine de mètres de dépôts siliciclastiques « indifférenciés », riches en micas (grès, quartzites, argilites gréseuses), dont la succession a été décrite en détail par Destombes (2006c). A la fin des années 1990, de nombreuses carrières ont été ouvertes dans les grès du Premier Bani du Jbel Tijarfaïouine, afin d'en extraire de grandes dalles riches en trilobites remarquablement préservés (*Basilicus*, *Placoparia*, *Selenopeltis*). Ces carrières ont connu un regain d'activité au début des années 2000, avec la découverte, puis l'exploitation commerciale de plusieurs niveaux à préservation exceptionnelle ayant livré des eldonioïdes, des arthropodes chélienellides (*Duslia insignis*), différents organismes problématiques (« vers », formes discoïdales) et enfin, des échinodermes (ophiures et éocrinoïdes, notamment) (Van Roy 2006a). Le plus ancien des trois Lagerstätten à échinodermes décrit ici (ECR-F4, Bou Nemrou) provient de ces carrières (gisement « KR-1 » in Van Roy 2006a). Les niveaux correspondants ont généralement été considérés comme équivalents à ceux de la Formation d'Izegguirène et, par conséquent, attribués au Sandbien inférieur (Ordovicien supérieur basal ; Fig. 2) (Lefebvre *et al.* 2007, Régnauld 2007, Franzin 2008). En toute rigueur, la possibilité que ces niveaux soient légèrement plus anciens (Darriwilien supérieur) ne peut toutefois pas être exclue pour l'instant. Toutes les recherches effectuées jusqu'à présent pour déterminer l'âge précis de ces gisements à l'aide de microfossiles sont demeurées vaines (Van Roy 2006a).

Dans l'Anti-Atlas central, la limite entre les dépôts grés-quartzitiques du Groupe du Premier Bani et les argilites sus-jacentes du Groupe du Ktaoua est particulièrement nette (Destombes 2006a,b). Latéralement, elle demeure assez bien marquée jusque dans la région de Tazzarine, mais plus à l'Est, elle devient beaucoup plus délicate à mettre en évidence, en raison de la lithologie également à dominante gréseuse des dépôts de la base du du Groupe du Ktaoua (Destombes 2006c,d). Ainsi, dans le massif de Tijarfaïouine, aucun changement

lithologique majeur n'est perceptible entre les derniers niveaux gréseux du Groupe du Premier Bani et la base du Groupe du Ktaoua. Dans l'Anti-Atlas oriental, le Groupe du Ktaoua forme une puissante falaise grés-argileuse (100 à 500 m), au sein de laquelle trois subdivisions majeures ont été identifiées : la Formation inférieure du Ktaoua (argilo-gréseuse), la Formation supérieure de Tiouririne (gréseuse) et enfin, la Formation supérieure du Ktaoua (argileuse) (Destombes 1971, 2006c,d, Destombes *et al.* 1985, El Maazouz & Hamoumi 2007). Dans le massif de Tijarfaiouine, seuls les deux premiers termes de cette trilogie sont présents (Destombes 2006d). Ils sont localement surmontés, en discordance, par des grès quartzeux attribués au Groupe du Deuxième Bani (Hirnantien) et/ou par des argilites et des grès de la base du Silurien (Llandoverly). L'absence de dépôts appartenant à la Formation supérieure du Ktaoua s'explique probablement par leur érosion lors de la glaciation hirnantienne, comme cela a été documenté un peu plus à l'Ouest, dans la région d'Alnif (Villas *et al.* 2006, Alvaro *et al.* 2007). Dans le massif de Tijarfaiouine, les dépôts du Groupe du Ktaoua témoignent d'une sédimentation perturbée, dans un milieu peu profond (shoreface à offshore supérieur), avec d'importantes variations latérales de faciès et d'épaisseurs, et localement, un puissant épisode conglomératique (le conglomérat d'Imzizoui), situé à la base (ou au sein) de la Formation supérieure de Tiouririne (Destombes 2006c,d, El Maazouz & Hamoumi 2007). Ces perturbations locales de la sédimentation résulteraient d'instabilités tectoniques liées à une forte phase d'extension de cette région de la marge gondwanienne au cours de l'Ordovicien supérieur (Raddi *et al.* 2007). Destombes (2006d) a fourni une description détaillée du Groupe du Ktaoua dans la partie orientale du Jbel Tijarfaiouine, dans laquelle il signale trois gisements fossilifères (localités 1249, 1250 et 1254), tous situés dans la Formation supérieure de Tiouririne, au-dessus du conglomérat d'Imzizoui. Les trois sites décrits par Destombes (2006d) ont livré une faune benthique diversifiée constituée de trilobites (*Calymenella*, Cyclopygidae, *Eudolalites*, *Klouceki*, *Mucronaspis*, *Prionocheilus*, *Selenopeltis* et Trinucleidae), de brachiopodes, de bryozoaires, de gastéropodes, de lamellibranches et de rares échinodermes (*Maghreboecystis*). La composition de ces trois assemblages apparaît très différente de celles des deux Lagerstätten à échinodermes découverts récemment dans la Formation inférieure du Ktaoua (Lefebvre *et al.* 2007, Nardin 2007, Franzin 2008, Noailles-Gobry 2008), qui n'ont quasi-exclusivement livré que des restes, extrêmement abondants et remarquablement préservés, d'échinodermes (faune associée rare ou absente). Le plus ancien de ces deux *starfish beds* (ECR-F3, piste de Jorf) a été récolté dans la partie inférieure de la Formation inférieure du Ktaoua (Sandbien supérieur ; Fig. 2). Ce site est actuellement épuisé (R. Reboul, comm. pers.). Le second gisement (ECR-F1, Tizi n'Mouri), toujours en cours d'exploitation, est caractérisé par la présence de deux niveaux fossilifères situés à proximité de la limite entre la Formation inférieure du Ktaoua et la Formation supérieure de Tiouririne (Katien supérieur ; Fig. 2). Au moins l'un des deux niveaux de Tizi n'Mouri a également été exploité dans un autre site du Jbel Tijarfaiouine, environ 5 km plus au

Sud-Ouest (ECR-F2, carrière Lahcen), mais aujourd'hui totalement épuisé (R. Reboul, comm. pers.).

Taphonomie

Bien qu'ils soient d'âges différents, les trois Lagerstätten à échinodermes du Jbel Tijarfaiouine présentent un certain nombre de caractéristiques communes : (1) ils sont associés à des lithologies relativement grossières (grès) ; (2) leur extension stratigraphique est particulièrement réduite et strictement limitée à un (ou plusieurs) horizon(s) ; (3) ils sont quasi-exclusivement constitués d'échinodermes, dont même les éléments squelettiques les plus fragiles (brachioles, bras) sont préservés en connexion anatomique ; et enfin, (4) lorsque des surfaces suffisamment grandes sont observables, elles montrent fréquemment une orientation préférentielle des individus et/ou de certains de leurs appendices (aulacophores, brachioles, tiges). Ces caractéristiques suggèrent que les *starfish beds* du Tafilalt occidental résultent probablement de l'enfouissement extrêmement rapide, *in situ* et de leur vivant, de populations entières d'échinodermes établies sur et/ou à proximité de l'interface eau-sédiment. En effet, les trois assemblages exceptionnels sont quasi-exclusivement constitués de taxons appartenant à la catégorie des « échinodermes de type 1 » (astérozoaires, cyclocystoïdes, édréoastéroïdes, éocrinoides, solutes, stylophores) dans la classification taphonomique élaborée par Brett *et al.* (1997). Cette classification identifie trois catégories principales au sein des échinodermes, en fonction de la résistance à la désarticulation des éléments constitutifs de leur squelette : les formes de type 3 sont celles qui possèdent les squelettes les plus rigides et, inversement, celles de type 1, celles dont le test est le plus fragile. Diverses expériences de taphonomie expérimentale menées sur des échinodermes de type 1 actuels (étoiles de mer, ophiures) ont permis de mettre en évidence que, même en l'absence de courants, le délai entre la mort de l'organisme et la complète désarticulation de son squelette était très court (de quelques jours à quelques semaines) (Nebelsick 1995, 2004, Brett *et al.* 1997, Kerr & Twitchett 2004). Par conséquent, les échinodermes de type 1 sont *a priori* les moins susceptibles d'être préservés intacts.

L'analyse du contexte sédimentaire des trois *starfish beds* du Tafilalt occidental suggère, pour chacun d'entre eux, un milieu de dépôt peu profond, bien au-dessus de la limite d'action des vagues de tempête (offshore supérieur à shoreface) (El Maazouz & Hamoumi 2007). Il est donc probable que la préservation tout à fait exceptionnelle de ces assemblages résulte de leur enfouissement brutal et soudain par des sédiments remaniés lors d'une forte tempête. De plus, la présence de nombreuses formes vagiles au sein de ces assemblages (astérozoaires, solutes, stylophores) implique également que cet enfouissement a dû être suffisamment profond pour qu'elles ne puissent pas regagner la surface. Le caractère instantané (« *snapshot* ») de l'enfouissement de populations d'organismes vivants semble confirmé par diverses observations, comme par exemple, celle d'ophiures « figées » en train de capturer de petits éocrinoides, vraisemblablement pour s'en nourrir (ECR-F4, Bou Nemrou ; Fig. 3B) ou encore, celle de dizaines de spécimens de mitrates préservés avec leur

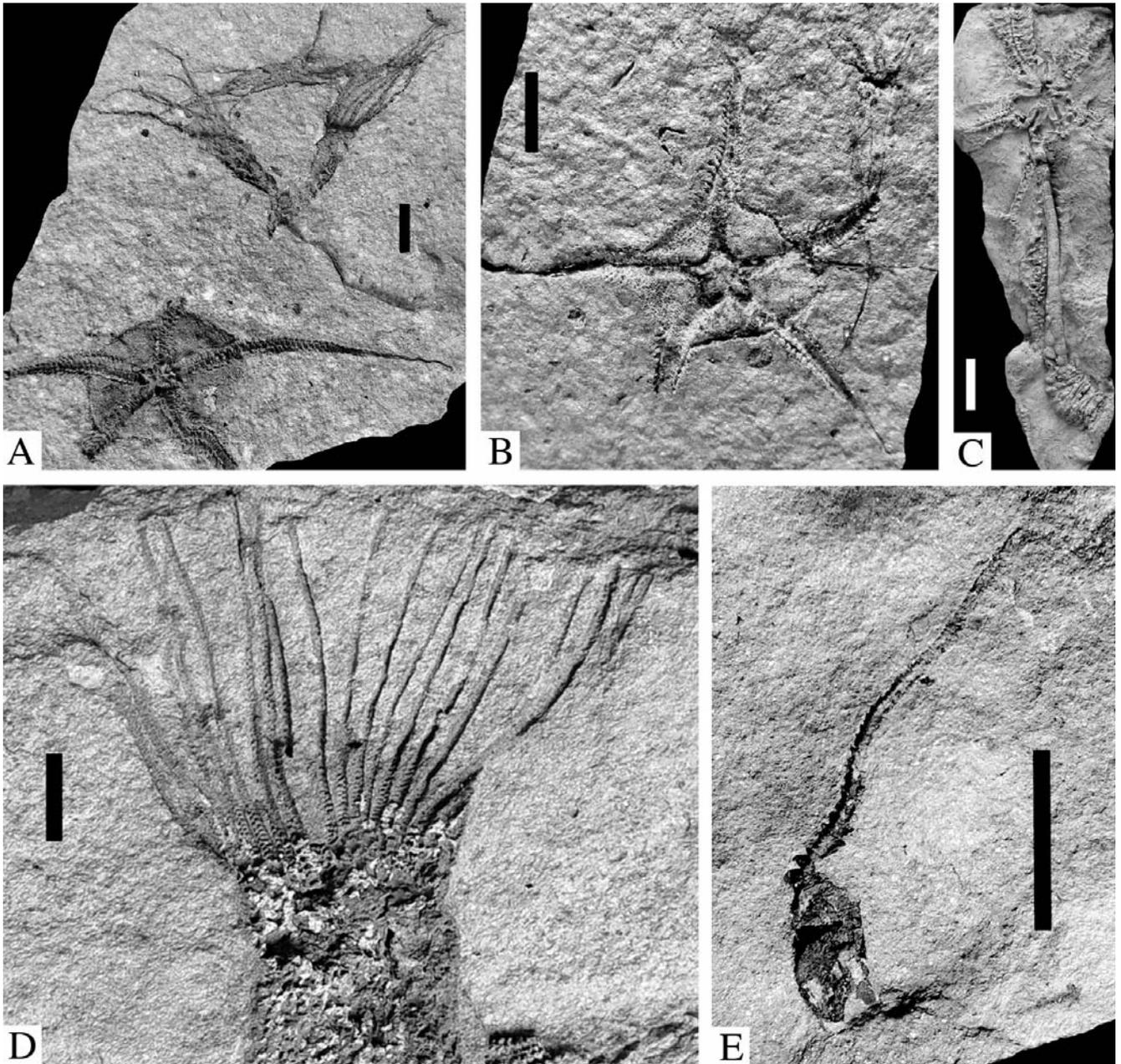


Figure 3. Exemples de préservation exceptionnelle d'échinodermes de l'Ordovicien supérieur (toutes les barres d'échelle représentent 1 cm). A. Association d'une ophiure protastéride et de plusieurs individus de l'éocrinoïde *Ascocystites* ; Bou Nemrou (ECR-F4), Jbel Tijarfaïouine, Maroc, Sandbien basal, MHNM.15406.32 (original). B. Ophiure protastéride ayant capturé un éocrinoïde de petite taille (*Ascocystites*), probablement pour s'en nourrir ; Bou Nemrou (ECR-F4), Jbel Tijarfaïouine, Maroc, Sandbien basal, MHNM.15690.92 (original). C. Ophiure protastéride (*Bohemura jahni*) ayant capturé un solute de grande taille (*Dendrocystites sedgwicki*), vraisemblablement pour s'en nourrir ; Zahorany, près de Béroun, Bassin de Prague, République tchèque, Katien inférieur, MB.E.6490 (moulage). D. Exemple de préservation exceptionnelle des brachioles d'un échantillon d'*Ascocystites* (Eocrinoidea) de grande taille ; Bou Nemrou (ECR-F4), Jbel Tijarfaïouine, Maroc, Sandbien basal, FSL 424998 (original). E. Un individu du mitrate *Anatifopsis* (Stylophora) préservé en position de vie, avec l'aulacophore déployé et faisant face au courant ; Bou Nemrou (ECR-F4), Jbel Tijarfaïouine, Maroc, Sandbien basal, MHNT.PAL.2005.0.161 (original).

aulacophore en position déployée, faisant face à la direction estimée du courant (ECR-F3, piste de Jorf ; Fig. 4). Cette posture correspond à la position de vie présumée de l'organisme (Fig. 3E ; Lefebvre 2003, Parsley & Gutiérrez-Marco 2005). Son observation demeure toutefois exceptionnelle, car les mitrates sont généralement préservés avec leur aulacophore replié au-dessus de la thèque (posture résultant d'une contraction *post mortem* de la

structure et/ou correspondant à une position de détresse ; Kolata & Jollie 1982, Kolata *et al.* 1991, Parsley 1991, Lefebvre 2003).

La préservation des échinodermes sessiles de type « pelmatozoaire » (crinoïdes, éocrinoïdes) est également riche en enseignements. Leurs appendices nourriciers (brachioles, bras), pourtant particulièrement délicats, sont conservés intacts (Figs. 3A, D). Toutefois, même si de

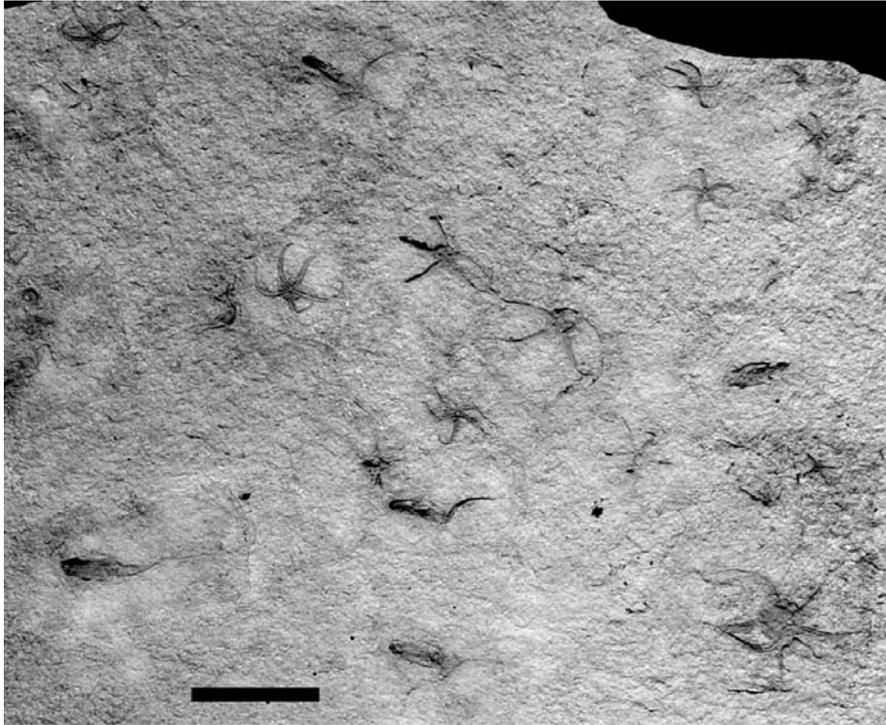


Figure 4. Plaque de grès du gisement de la piste de Jorf (ECR-F3), Jbel Tijarfaiouine, Maroc, Sandbien supérieur, montrant un assemblage relativement dense d'ophiures protastérides et de stylophores mitrates (*Eumitrocystella*) préservés en position de vie (la barre d'échelle correspond à 1 cm). Tous les stylophores présentent la même orientation, avec leur aulacophore faisant face au courant ; MHNN.P.035380 (original).

longues portions de leurs tiges sont également préservées en connexion avec la thèque, elles apparaissent toujours tronquées distalement (les structures d'ancrage situées à l'extrémité des pédoncules sont systématiquement absentes; Nardin 2007). Ce type de préservation est en bon accord avec l'hypothèse d'un enfouissement rapide des organismes suite à une très forte tempête. Il implique également une origine para-autochtone pour les formes fixées de type « pelmatozoaire », puisqu'elles ne sont pas préservées en position de vie, attachées à leur substrat d'origine. Il est toutefois probable que ce transport ait été relativement bref et sur de courtes distances. Les expériences de taphonomie expérimentale montrent en effet que, dans les heures qui suivent la mort de l'organisme, le cadavre d'une ophiure (échinoderme de type 1) peut supporter sans dommage un hydrodynamisme élevé (Brett *et al.* 1997, Kerr & Twitchett 2004). Enfin, au moins dans le gisement de Bou Nemrou (ECR-F4), l'hypothèse d'un transport limité semble confirmée par la juxtaposition, dans les mêmes niveaux, de spécimens de l'éocrinoïde *Ascocystites* présentant des tailles très différentes (hauteur de la thèque comprise entre 9 et 150 mm) et correspondant vraisemblablement à différents stades de croissance (Régnauld 2007).

Il est probable que ce soit le même processus taphonomique (enfouissement rapide et *in situ* de communautés benthiques par des dépôts de très fortes tempêtes) qui soit au moins en partie à l'origine de la préservation exceptionnelle d'organismes peu ou pas minéralisés (chéliionellides, eldonioïdes, « vers ») observée dans plusieurs autres niveaux fossilifères du gisement de Bou Nemrou (ECR-F4). Toutefois, la nature du sédiment (grès) et l'abondance des traces fossiles observées à

l'intérieur de celui-ci témoignent d'une bonne oxygénation du fond marin (Van Roy 2006a). Par conséquent, même profondément enfouies à l'occasion d'une forte tempête, les parties molles des organismes auraient dû être dégradées rapidement. Leur préservation implique l'intervention probable d'un processus taphonomique complémentaire, capable de bloquer la décomposition rapide des cadavres, comme par exemple, la présence d'un voile microbien (Van Roy 2006a). Aucune trace de voile microbien, ni aucun signe de préservation de « parties molles » (podia, par exemple) n'ont été signalés jusqu'à présent dans les trois *starfish beds* du Jbel Tijarfaiouine.

Composition des assemblages

Les trois assemblages d'échinodermes à préservation exceptionnelle découverts récemment dans l'Ordovicien supérieur du Jbel Tijarfaiouine sont caractérisés par des compositions taxonomiques très différentes. Bien que chacun d'entre eux soit dominé, en nombre d'individus, par une poignée d'espèces, leur biodiversité globale est tout à fait remarquable : au moins 25 taxons, dont une grande majorité de formes nouvelles. Leur inventaire est toutefois loin d'être terminé et chaque nouvelle campagne de terrain entraîne son lot de découvertes. Par exemple, le nombre de taxons actuellement recensés dans le gisement de Bou Nemrou (ECR-F4) est presque deux fois supérieur à celui figurant dans la liste préliminaire établie par Lefebvre *et al.* (2007). La description systématique de ces assemblages représente un chantier de longue haleine, qui débute à peine (Nardin 2007, Régnauld 2007, Sumrall & Zamora 2007, Franzin 2008, Noailles-Gobry 2008).

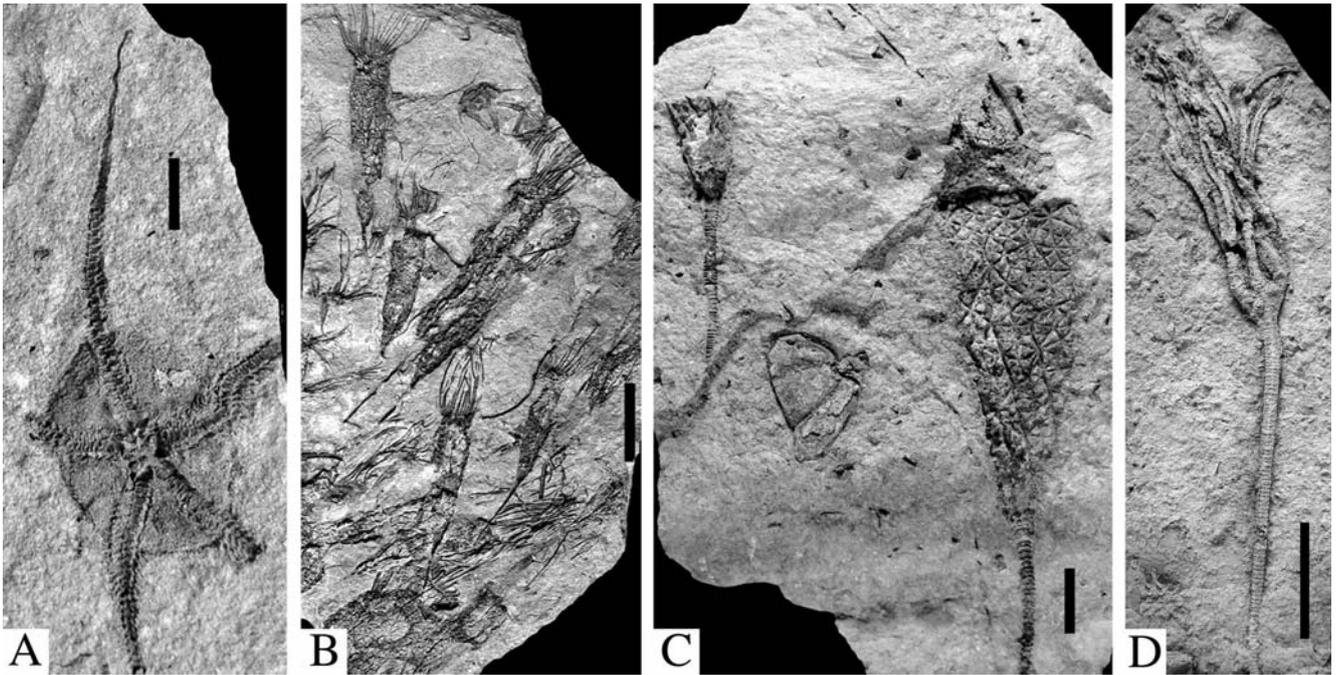


Figure 5. Assemblage d'échinodermes du gisement de Bou Nemrou (ECR-F4), Jbel Tijarfaïouine, Maroc, Sandbien basal (toutes les barres d'échelle représentent 1 cm). A. Ophiure protastéride, MHN.M.15406.32 (original). B. Plaque de grès exposant de nombreux individus de l'éocrinoïde *Ascocystites*, FSL 424998 (original). C. Association de deux échantillons de l'éocrinoïde *Ascocystites* avec le stylophore cornute *Scotiaecystis*, MHN.M.15690.49 (original). D. Crinoïde disparide, MHN.M.15406.3 (moulage).

Bou Nemrou (ECR-F4)

L'assemblage de Bou Nemrou (Fig. 5) est le plus ancien et également le plus diversifié. Il est dominé par les éocrinoïdes (*Ascocystites*) et les stylophores (Lefebvre *et al.* 2007, Régnault 2007). Ces derniers sont représentés par au moins sept taxons différents (soit quatre de plus que dans Lefebvre *et al.* 2007) : quatre mitrates (*Anatifopsis*, *Aspidocarpus*, *Eumitrocystella*, *Diamphidiocystis*) et au moins trois cornutes (*Cothurnocystis*, *Milonicystis*?, *Scotiaecystis*). Les stylophores les plus communs semblent être *Anatifopsis*, *Eumitrocystella* et *Scotiaecystis*. Au moins quatre autres classes d'échinodermes sont présentes (Crinoidea, Cyclocystoidea, Edrioasteroidea et Ophiuroidea) et contribuent plus modestement (en nombre d'individus) à la composition de l'assemblage de Bou Nemrou. Les crinoïdes sont rares, mais apparemment relativement diversifiés (Franzin 2008). Les édrioastéroïdes sont représentés par au moins deux taxons d'isorophides. Ces derniers sont fixés sur des conulaires de grande taille (Sumrall & Zamora 2007). Les cyclocystoïdes ne sont connus que par un seul individu, dont les deux faces sont remarquablement préservées (L. Lacombe, comm. pers.). Les ophiures sont assez communes, mais apparemment peu diversifiées (protastérides). Enfin, la présence potentielle d'étoiles de mer (Lefebvre *et al.* 2007, p. 128) et de somastéroïdes (Lefebvre & Prandini 2005a,b) n'a pas été confirmée -pour l'instant- dans le gisement de Bou Nemrou.

Piste de Jorf (ECR-F3)

Ce site (Fig. 6) a livré un assemblage d'échinodermes nettement moins diversifié que dans le gisement précédent. Son exploitation intensive a permis l'extraction de plaques

de grès littéralement couvertes, en proportions relativement équivalentes, d'ophiures et de stylophores (densités fréquemment supérieures à 100 individus / m² ; Lefebvre & Prandini 2005b, p. 43). Toutefois, chacune de ces deux classes n'est représentée que par un seul taxon : une forme nouvelle de protastéride et le mitrate *Eumitrocystella* (Lefebvre *et al.* 2007). Ce gisement a également livré de rares individus appartenant à deux autres classes d'échinodermes (Eocrinoidea, Soluta). Les éocrinoïdes ne sont connus que par un seul échantillon, remarquablement préservé, de *Cardiocystites* (Nardin 2007). Les solutes sont représentés par de rares individus de petite taille appartenant vraisemblablement à une forme nouvelle, proche du genre *Dendrocystites* (Noailles-Gobry 2008).

Tizi n'Mouri (ECR-F1)

Dans ce dernier gisement, l'exploitation de deux *starfish beds* à proximité de la limite entre la Formation inférieure du Ktaoua et la Formation supérieure de Tiourine a fourni un assemblage particulièrement diversifié d'échinodermes (Fig. 7) largement dominé par des solutes de grande taille (*Dendrocystites*), associés à des ophiures (encrinastérides et protastérides) et à des rhombifères glyptocystitides (*Homocystites*) (Lefebvre *et al.* 2007, Noailles-Gobry 2008). Au moins cinq autres classes d'échinodermes ont été signalées dans ces mêmes niveaux (Asteroidea, Crinoidea, Diploporita, Edrioasteroidea et Stylophora). La plupart des étoiles de mer de l'Ordovicien supérieur du Maroc en vente dans le commerce proviennent vraisemblablement de l'un de ces niveaux, comme le suggère leur association fréquente avec des échantillons d'*Homocystites* et d'ophiures (Lefebvre & Prandini 2005a, p. 15). Peu

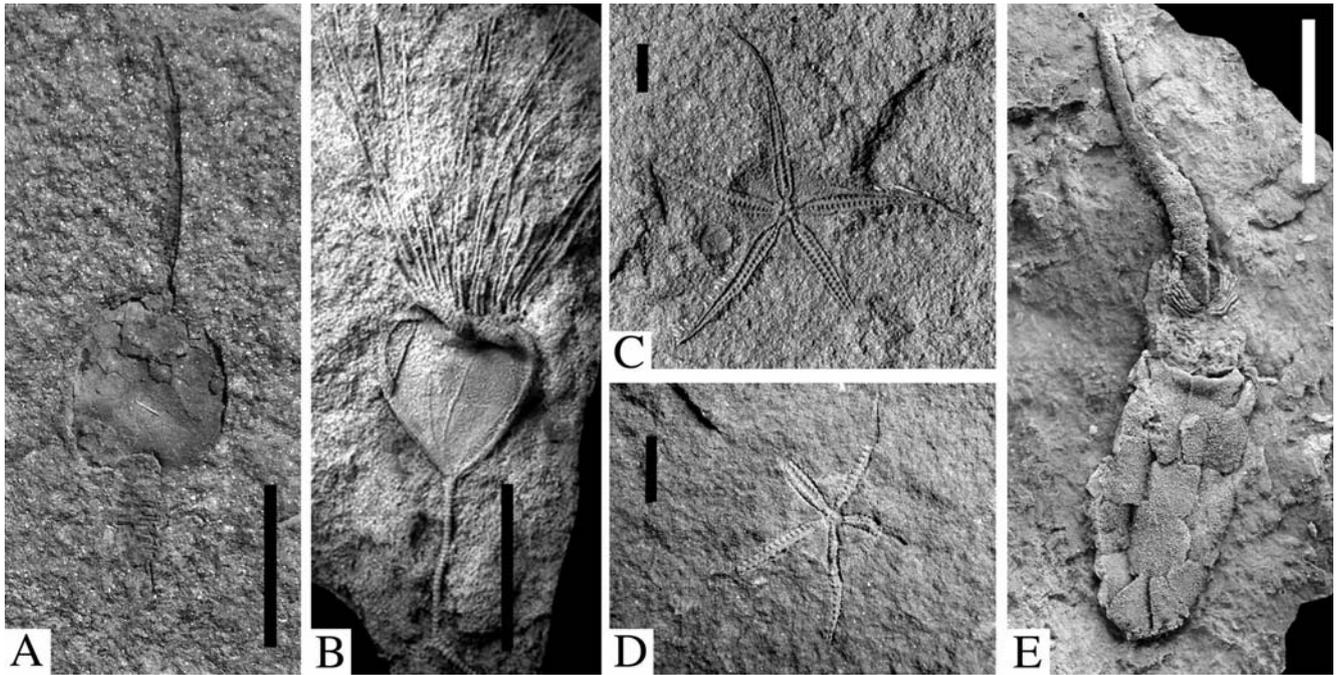


Figure 6. Assemblage d'échinodermes du gisement de la piste de Jorf (ECR-F3), Jbel Tijarfaiouine, Maroc, Sandbien supérieur (toutes les barres d'échelle représentent 1 cm). A. Solute de petite taille appartenant probablement à un genre nouveau, MHNN.P.045601 (original). B. Echantillon remarquablement préservé de l'éocrinoïde *Cardiocystites*, MHN.M.15406.13 (moulage). C. Ophiure protastéride, MHNN.P.035381 (original). D. Ophiure protastéride, MHN.M.15406.23 (original). E. Un individu du stylophore mitrate *Eumitrocystella*, préservé en position de vie (aulacophore déployé), ML20-269457 (moulage).

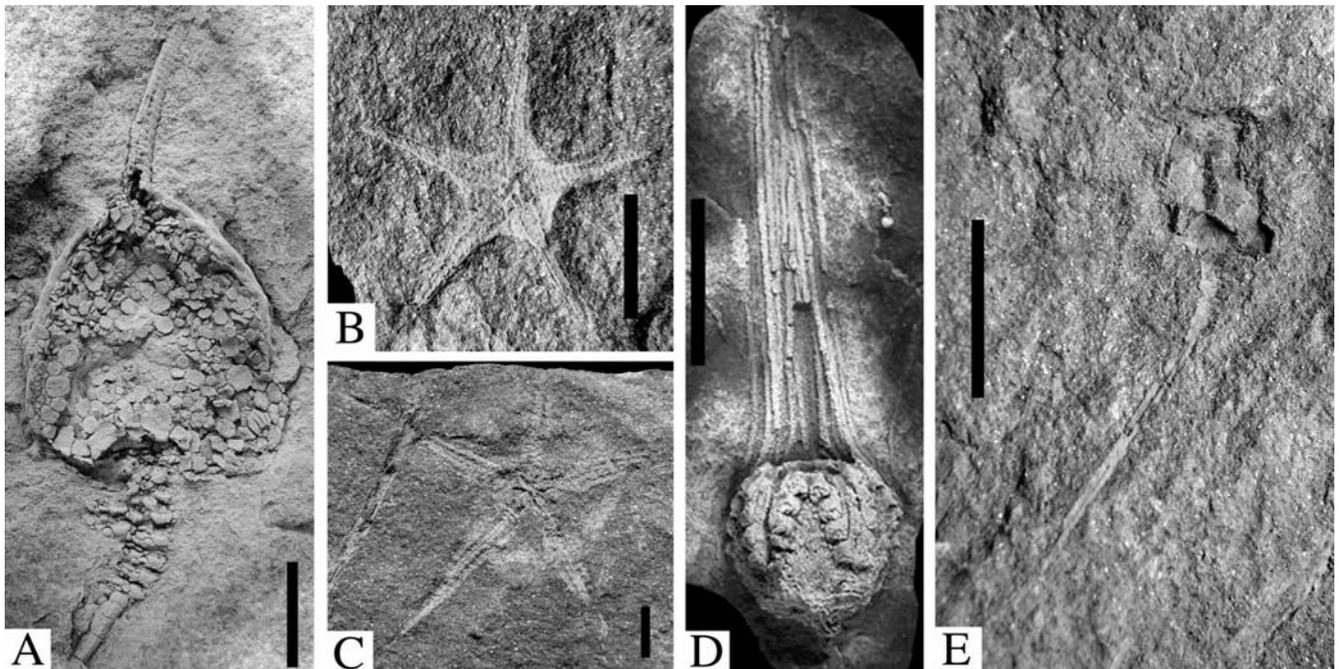


Figure 7. Assemblage d'échinodermes du gisement de Tizi n'Mouri (ECR-F1), Jbel Tijarfaiouine, Maroc, Katien supérieur (toutes les barres d'échelle représentent 1 cm). A. Echantillon du solute de grande taille *Dendrocystites sedgwicki*, ML20-269442 (moulage). B. Ophiure encrinastéride, MHNT.PAL.2005.0.142 (original). C. Ophiure protastéride, MHN.M.15406.10 (original). D. Exemplaire remarquablement préservé du diploporite *Asterocystis*, MHNT.PAL.2005.0.141 (moulage). E. Individu de petite taille (juvénile ?) du rhombifère *Homocystites*, MHN.M.15406.15 (original).

d'échantillons d'astéroïdes étant actuellement déposés en collection, leur diversité et leur abondance restent toutefois difficiles à estimer. Les crinoïdes ne sont connus, pour l'instant, que par un seul individu (Franzin 2008). Les

diploporites sont assez communs, mais représentés par le seul genre *Asterocystis* (Lefebvre *et al.* 2007). Les rares échantillons de conulaires retrouvés dans ce gisement sont fréquemment recouverts par de nombreux exemplaires

d'édrioastéroïdes isorophides, distincts de ceux observés à Bou Nemrou (Sumrall & Zamora 2007). Enfin, les stylophores, relativement rares, sont représentés par au moins deux formes différentes de mitrates (*Anatifopsis*, *Eumitrocystella*).

Implications paléoécologiques

Outre une qualité de préservation tout à fait exceptionnelle, les trois assemblages décrits ci-dessus partagent également des caractéristiques très particulières d'un point de vue paléoécologique. Ainsi, leur composition taxonomique apparaît très différente, tant qualitativement que quantitativement, de celle des niveaux sous- et sus-jacents. Les trois *starfish beds* du Jbel Tjarfaïouine correspondent à la préservation *in situ* d'assemblages particulièrement denses (plus de 100 individus / m²) et quasi-exclusivement constitués d'échinodermes (Fig. 4). La faune associée (brachiopodes, bryozoaires, conulaires, mollusques, ostracodes, trilobites) y est étonnamment rare et peu diversifiée par rapport à la situation dans le reste de la série. Ces caractéristiques se retrouvent en fait dans la plupart des *starfish beds* du Paléozoïque inférieur (Petr 1989, Lefebvre 2007a), mais aussi dans des assemblages fossiles plus récents (Ishida & Fujita 2001, Williams *et al.* 2006, Zaton *et al.* 2008). Dans la nature actuelle, les échinodermes -et plus particulièrement les ophiures- peuvent également former des peuplements particulièrement denses (plusieurs dizaines à plusieurs centaines d'individus / m²), capables de recouvrir le fond marin sur de grandes superficies (Fujita & Ohta 1989, 1990, Fujita 1992, Aronson & Blake 1997, Kogure & Nagasawa 2004). Ces populations denses actuelles sont très fréquentes dans les environnements profonds (plate-forme distale, pente), mais beaucoup plus rares dans des milieux moins profonds (plate-forme proximale, littoral) (Fujita & Ohta 1992, Aronson & Blake 1997). Elles sont également généralement caractérisées par une faune associée rare et peu diversifiée. Par conséquent, les populations denses d'échinodermes actuelles et fossiles sont souvent interprétées comme des assemblages opportunistes, capables de prospérer dans des environnements oligotrophiques, trop pauvres en nutriments pour le maintien d'écosystèmes plus complexes et plus diversifiés (Fujita & Ohta 1992, Aronson & Blake 1997, Lefebvre 2007a, Zaton *et al.* 2008). Il est donc probable que les différents *starfish beds* du Jbel Tjarfaïouine correspondent à de brèves perturbations des écosystèmes (suite à une chute de la productivité primaire?), caractérisés par le remplacement temporaire de communautés benthiques complexes et diversifiées (à brachiopodes, échinodermes, mollusques, trilobites) par des assemblages opportunistes, dominés par un (ou plusieurs) taxon(s) d'échinodermes. De plus, les populations denses d'ophiures provenant de certains gisements de l'Ordovicien supérieur du Tafilalt occidental (piste de Jorf, notamment ; Fig. 4) comptent parmi les plus anciens exemples connus de ce type de communauté, qui est toujours bien représentée dans la nature actuelle (Fujita 1992, Aronson & Blake 1997, Lefebvre 2007a).

Bien que probablement opportunistes, les différents assemblages d'échinodermes du Jbel Tjarfaïouine n'en apparaissent pas moins remarquablement structurés et

constitués d'organismes exploitant différents types de ressources. Dans leur grande majorité, les échinodermes qui composent ces assemblages possèdent un mode de vie suspensivore microphage. Toutefois, la morphologie de ces organismes permet de mettre en évidence un très net étagement des communautés. Ainsi, la répartition de certains groupes était probablement limitée au niveau de l'interface eau-sédiment (de 0 à 5 cm au-dessus du fond ; cyclocystoïdes, ophiures, stylophores). D'autres échinodermes pouvaient filtrer à différentes hauteurs au sein de la colonne d'eau, que ce soit dans la partie basse (jusqu'à 15-20 cm au-dessus du fond ; diploporites, rhombifères), ainsi que certains petits crinoïdes et éocrinoides ou dans la partie haute de celle-ci (plus de 20 cm au-dessus du fond ; *Ascocystites*, *Cardiocystites*, certains crinoïdes) (Nardin 2007, Régnault 2007, Franzin 2008). Bien que dépourvus de tiges, les édrioastéroïdes du Jbel Tjarfaïouine avaient toutefois la possibilité de pouvoir filtrer au-dessus de l'interface eau-sédiment, car ils vivaient fixés sur les parois d'organismes-hôtes, tels que les conulaires. Un mode de vie détritivore peut être envisagé dans le cas de certains échinodermes vagiles qui vivaient au niveau de l'interface eau-sédiment (certaines ophiures, solutes) (Noailles-Gobry 2008). Enfin, d'autres formes étaient plus généralistes et probablement macrophages (étoiles de mer, certaines ophiures), comme le suggèrent par exemple, plusieurs échantillons d'ophiures de Bou Nemrou (ECR-F4) préservés en train de capturer de petits éocrinoides (*Ascocystites* ; Fig. 3B). Dans ce cas très précis, il n'est toutefois pas possible de déterminer s'il s'agit de prédation ou de nécrophagie. Des observations comparables ont d'ailleurs été réalisées dans l'Ordovicien supérieur de Bohême (Bérounien), qui a fourni plusieurs individus de l'ophiure *Bohemura jahni* préservés en train de capturer de petits hyolites ou d'autres échinodermes (le solute *Dendrocystites sedgwicki* ; Fig. 3C) (Petr 1989). Les ophiures du gisement de Bou Nemrou (Dobrotivien supérieur) ont donc livré l'un des plus anciens témoignages directs de l'existence d'un mode de vie macrophage chez les échinodermes.

Implications paléogéographiques

Au cours de l'Ordovicien, le domaine anti-atlasique était situé sur la marge Nord-Ouest du super-continent Gondwana (Afrique, Amérique du Sud, Antarctique, Arabie, Australie, Inde, Madagascar), à proximité du Pôle Sud (Destombes *et al.* 1985, Cocks 2001, Fortey & Cocks 2003, Lefebvre & Fatka 2003, Raddi *et al.* 2007). Les faunes benthiques de l'Ordovicien de l'Anti-Atlas (brachiopodes, échinodermes, mollusques, trilobites) montrent de fortes affinités avec celles d'autres régions de la marge nord-occidentale du Gondwana (Algérie, Arabie, Lybie) et/ou du domaine péri-gondwanien proche (Alpes carniques, Bohême, Massif armoricain, Montagne Noire, Péninsule ibérique, Sardaigne) (Chauvel 1966, 1977, 1978, Havlicek 1971, 1989, Destombes & Henry 1987, Babin & Destombes 1990, Horny 1997, Vidal 1998, Gutiérrez-Marco *et al.* 1999, 2003, Fortey & Cocks 2003, Lefebvre 2007b). Le terme de « Province méditerranéenne » est fréquemment employé pour désigner ces régions qui ont livré des faunes froides (sub-polaires) très comparables au

cours de l'Ordovicien (Havlicek 1989, Fortey & Cocks 2003, Lefebvre & Fatka 2003, Bergström *et al.* 2009).

En ce qui concerne plus précisément les échinodermes, tous les organismes décrits jusqu'à présent dans l'Ordovicien moyen et supérieur de l'Anti-Atlas proviennent de gisements « classiques », ayant également livré des assemblages benthiques riches et diversifiés de brachiopodes, mollusques et trilobites. Ces échinodermes montrent au moins pour l'intervalle Darriwilien – Katien inférieur, de très fortes affinités avec les faunes signalées dans d'autres régions de la province méditerranéenne. Comme en Bohême, en Espagne ou dans le Massif armoricain, il s'agit d'assemblages de plate-forme moyenne à distale, largement dominés par les diploporites, parfois associés à d'autres formes nettement plus rares, telles que les rhombifères ou les stylophores (Chauvel 1966, 1977, 1978, Cripps 1990, Beisswenger 1994, Ruta 1999, Gutiérrez-Marco *et al.* 2003, Alvaro *et al.* 2007, Lefebvre 2007b). Les Lagerstätten à échinodermes découverts récemment dans le Tafilalt occidental ont livré des assemblages moins profonds, dont la composition est sensiblement différente de celle des faunes décrites jusqu'alors dans l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas (Lefebvre *et al.* 2007). En effet, les diploporites ne contribuent que très modestement à la diversité de ces *starfish beds*, qui sont largement dominés par d'autres groupes rares ou absents dans les gisements « classiques » : éocrinoïdes, ophiures, stylophores et solutes. Cette différence de composition des assemblages au sein d'une même région peut résulter d'un biais taphonomique (certains groupes étant moins susceptibles que d'autres d'être préservés dans des gisements « classiques ») et/ou traduire des exigences écologiques distinctes selon les taxons.

Malgré ces différences, la grande majorité des échinodermes récoltés dans les Lagerstätten du Jbel Tijarfaiouine montrent les mêmes fortes affinités avec les faunes décrites dans l'Ordovicien moyen à supérieur de Bohême, du Massif armoricain et de la Péninsule ibérique. Par exemple, l'éocrinoïde *Ascocystites* (Bou Nemrou, ECR-F4) a été également signalé dans l'Ordovicien moyen de Normandie et du Portugal, ainsi que dans l'Ordovicien supérieur de Bohême (Barrande 1887, Chauvel 1941, Régnault 1990, Young & Donovan 1993). L'éocrinoïde *Cardiocystites* (piste de Jorf, ECR-F3) est une forme extrêmement rare, qui n'a été signalée jusqu'alors que par une poignée d'échantillons en provenance de Bohême, mais aussi du Pays de Galles (Barrande 1887, Dean & Smith 1998). Le mitrate *Aspidocarpus* (Bou Nemrou, ECR-F4) est très proche de l'espèce *A. bohemicus*, décrite par Ubaghs (1979) dans la Formation de Letna (Sandbien supérieur) en Bohême. De même, les échantillons de *Diamphidiocystis* (Bou Nemrou, ECR-F4) apparaissent morphologiquement beaucoup plus proches de la forme armoricaine, sensiblement du même âge (Darriwilien supérieur ; Chauvel 1981), que de l'espèce laurentienne *D. drepanon*, beaucoup plus jeune (Katien supérieur ; Kolata & Guensburg 1979). Les grands solutes de Tizi n'Mouri (ECR-F1) sont probablement conspécifiques avec la forme bohémienne *Dendrocystites sedgwicki* (Noailles-Gobry 2008), qui est peut-être également présente en Espagne (Gil Cid *et al.*

1996). Parmi les taxons présents dans les *starfish beds* du Tafilalt occidental certains représentent manifestement des formes endémiques (par exemple : le mitrate *Eumitrocystella*, certaines ophiures). D'autres, au contraire, appartiennent à des genres relativement cosmopolites, comme par exemple, le mitrate *Anatifopsis* ou le rhombifère *Homocystites* (Lefebvre *et al.* 2007). Enfin, plusieurs édiroastéroïdes sembleraient témoigner d'affinités assez fortes avec des taxons laurentiens (Amérique du Nord ; Sumrall & Zamora 2007).

Les *starfish beds* du Jbel Tijarfaiouine permettent également de documenter l'évolution de populations denses, peu profondes, d'échinodermes au sein d'une même région, de la base du Sandbien au Katien supérieur. D'une manière générale, ils illustrent une transition progressive depuis des assemblages assez proches de ceux de l'Ordovicien inférieur à moyen, dominés par les éocrinoïdes et les stylophores, vers des communautés plus caractéristiques de l'Ordovicien supérieur, où l'importance relative de ces deux classes est moindre, et au sein desquelles d'autres groupes prennent progressivement le relais (ophiures, rhombifères et solutes). La même tendance se retrouve au moins partiellement, au sein des autres régions de la Province méditerranéenne. Cependant, au cours du Katien supérieur, les communautés d'échinodermes caractéristiques des eaux froides, subpolaires de la marge Nord-Ouest du Gondwana disparaissent brusquement dans la très grande majorité des régions de la Province méditerranéenne (Algérie, Alpes carniques, Lybie, Massif armoricain, Montagne Noire, Péninsule ibérique, Sardaigne) (Lefebvre 2007b). Durant tout le Katien supérieur, elles sont relayées par de nouvelles communautés d'échinodermes inféodées jusqu'alors à des eaux froides à tempérées, dont la distribution paléogéographique était jusqu'alors restreinte à des paléolatitudes plus basses en domaine péri-gondwanien (Birmanie, Chine du Sud, Iran, Thaïlande) et/ou sur les marges du continent Baltica (Estonie, Russie, Scandinavie). Ces assemblages sont dominés par le coronoïde *Mespilocystites*, des crinoïdes (*Ristnacrinus*) et différents rhombifères (*Caryocrinites*, *Caryocystites*, *Corylocrinus* et *Proteocystites*), inconnus jusqu'alors (ou très rares) dans la Province méditerranéenne (Bather 1910, Dreyfuss 1939, Chauvel & Le Menn 1972, 1979, Chauvel *et al.* 1975, Botquelen & Le Menn 2006, Lefebvre 2007b). Dans ces régions, les communautés de brachiopodes et de trilobites enregistrent des bouleversements similaires, avec la disparition brutale des assemblages polaires méditerranéens et leur remplacement par des faunes plus tempérées, comparables à celles de Baltica ou d'Asie du Sud-Est (Fortey & Cocks 2005). Cette perturbation majeure des écosystèmes, fréquemment désignée « Boda event », pourrait résulter d'une modification de la circulation océanique (avec l'arrivée d'eaux moins froides en domaine polaire) et/ou d'une brève phase de réchauffement climatique avant la glaciation hirnantienne (Villas *et al.* 2002, Fortey & Cocks 2005). Dans ce contexte, les faunes d'échinodermes du gisement de Tizi n'Mouri (ECR-F1 ; Katien supérieur) présentent un intérêt tout particulier, car elles témoignent de la persistance, localement, d'assemblages méditerranéens caractéristiques, dominés

par les solutes et les ophiures. Ceci est d'autant plus remarquable que, quelques dizaines de kilomètres plus à l'Est (Khabt-El-Hajar, à l'Est d'Erfoud), les niveaux contemporains du Katien supérieur ont livré un assemblage d'échinodermes très différent, dont la composition (crinoïdes, diploporites encroûtants) évoque déjà fortement celle des autres régions de la Province méditerranéenne (Termier & Termier 1950, Destombes *et al.* 1985, Le Menn & Spjeldnaes 1996, Vennin *et al.* 2004, El Maazouz & Hamoumi 2007, Lefebvre *et al.* 2007).

UN PATRIMOINE EN PERIL A PRESERVER

La plupart des Lagerstätten à échinodermes du Tafilalt occidental proviennent de sites exploités commercialement dès les années 1990 pour en extraire de grandes dalles de grès riches en restes de trilobites de l'Ordovicien supérieur (Van Roy 2006a). A la fin des années 1990, ces carrières ont connu un regain d'activité avec la découverte des premiers restes d'organismes « mous » à préservation exceptionnelle (Samuelsson *et al.* 2001, Alessandrello & Bracchi 2003), suivie de peu de celle des premiers *starfish beds* (Van Roy 2006a, Lefebvre *et al.* 2007). Depuis une dizaine d'années, l'exploitation des Lagerstätten à échinodermes du Jbel Tijarfaiouine alimente non seulement un important commerce local (Alnif, Erfoud), mais aussi le vaste marché international des bourses de minéraux et fossiles. Les plaques de grès recouvertes d'éocrinoides (*Ascocystites*), d'ophiures et/ou de rhombifères se vendent à prix d'or dans les plus grandes manifestations asiatiques (Tokyo), européennes (Sainte-Marie-aux-Mines, Millau, Munich, Stuttgart), ou nord-américaines (Cartersville, Costa Mesa, Denver, Springfield et surtout Tucson). Elles se retrouvent également en vente sur internet, où des dizaines de sites (essentiellement américains et britanniques) proposent un vaste choix de pièces, le plus souvent fortement préparées, dans des gammes de prix allant de quelques dizaines à plusieurs milliers d'euros. En l'espace de quelques années, la notoriété des gisements à échinodermes du Jbel Tijarfaiouine est devenue telle que des sociétés touristiques, comme par exemple celle des frères Segaoi à Erfoud (Sahara Treasures), les ont inclus dans tous leurs circuits d'excursions géologiques, au même titre que d'autres sites majeurs du patrimoine paléontologique marocain tels que, par exemple, les célèbres gisements à crocodiles et dinosaures du Crétacé inférieur des Kem Kem (Buffetaut 1994, Russell 1996, Taquet & Russell 1998, Lapparent de Broin 2002, Dal Sasso *et al.* 2005).

L'exploitation commerciale intensive des *starfish beds* du Tafilalt occidental a eu pour effet d'attirer l'attention de la communauté scientifique sur l'existence, jusqu'alors insoupçonnée, d'assemblages d'échinodermes tout à fait exceptionnels, à plus d'un titre. Elle a cependant également contribué à disperser, voire à faire totalement disparaître, un grand nombre de données scientifiques capitales concernant, par exemple, l'origine et le contexte géologique des échantillons ou encore la biodiversité des assemblages. De plus, la grande majorité des échinodermes provenant des Lagerstätten du Jbel Tijarfaiouine appartiennent à des espèces, voire à des genres nouveaux. Aussi, en l'absence

de tout contrôle, leur extraction et leur commercialisation à grande échelle ont entraîné des pertes irrémédiables d'un point de vue scientifique, d'autant plus que plusieurs gisements sont d'ores et déjà épuisés, comme par exemple celui de la carrière Lahcen (ECR-F2) ou celui de la piste de Jorf (ECR-F3). Toutefois, l'impact de cette exploitation commerciale intensive des *starfish beds* marocains devrait être en partie atténué par l'acquisition de plusieurs centaines d'échantillons d'échinodermes en provenance des différents sites (y compris de ceux désormais épuisés), par plusieurs musées d'histoire naturelle européens (Berlin, Lyon, Marseille, Nantes, Stockholm, Toulouse) et, dans une moindre mesure, par diverses collections universitaires européennes (Lyon 1, Saragosse) ou nord-américaine (Yale). Si une infime partie de ce matériel a été acquise auprès de revendeurs locaux (Alnif, Erfoud) et/ou lors de bourses internationales de minéraux et fossiles, l'origine géographique (coordonnées GPS) et stratigraphique de la très grande majorité des échantillons est toutefois parfaitement connue. Par conséquent, ces collections constituent d'ores et déjà un référentiel de premier plan pour l'analyse scientifique des assemblages d'échinodermes du Jbel Tijarfaiouine et leur conservation pour les générations futures.

CONCLUSION

A la fin des années 1990, l'exploitation commerciale de plusieurs carrières dans des niveaux gréseux particulièrement fossilifères de l'Ordovicien supérieur du Tafilalt occidental a permis de mettre en évidence l'existence de plusieurs *starfish beds*. En l'espace de quelques années, ces gisements ont livré des assemblages inédits, particulièrement riches et diversifiés d'échinodermes, tous caractérisés par une qualité de préservation tout à fait exceptionnelle. L'intérêt scientifique de ces faunes est absolument majeur. Ainsi, elles bouleversent tout d'abord l'état des connaissances accumulées depuis un demi-siècle sur ce groupe dans l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas. Cette région possède désormais l'une des faunes d'échinodermes parmi les plus riches et les plus diversifiées au monde (dix classes, plus d'une cinquantaine de genres) pour l'intervalle Sandbien-Katien. Elle constitue par conséquent un référentiel international pour l'analyse de la biodiversité des échinodermes au cours de l'Ordovicien supérieur. Elles permettent ensuite de documenter l'évolution au cours du temps, au sein d'une même région, de populations denses, probablement opportunistes, d'échinodermes et de mettre en évidence, au sein de celles-ci, la part croissante occupée par les ophiures. Elles confirment donc l'origine probablement très ancienne (Ordovicien supérieur) des populations denses d'ophiures, qui jouent encore actuellement un rôle majeur dans les écosystèmes benthiques profonds (étage bathyal). Enfin, les *starfish beds* du Jbel Tijarfaiouine ont livré des assemblages d'échinodermes caractéristiques de mers froides (subpolaires) et peu profondes (au-dessus de la limite d'action des vagues de tempête), directement comparables à ceux observés dans d'autres régions de la Province méditerranéenne (Bohême, Massif armoricain et Péninsule ibérique). Toutefois, l'assemblage le plus récent (Tizi n'Mouri, ECR-F1) témoigne de la persistance de ce

type de communautés dans le Tafilalt occidental au cours du Katien supérieur alors que, dans toutes les autres régions de la Province méditerranéenne, les faunes inféodées aux eaux froides (subpolaires) disparaissent subitement au profit d'assemblages plus tempérés.

Au même titre que les gisements à vertébrés du Crétacé inférieur des Kem Kem, les sites de l'Ordovicien supérieur du Tafilalt occidental, qui ont livré non seulement plusieurs *starfish beds* mais aussi divers assemblages à préservation exceptionnelle (Van Roy 2006a, Vinther *et al.* 2008), constituent donc l'un des éléments majeurs du patrimoine paléontologique du Sud marocain. Toutefois, face à la dégradation rapide des gisements (conduisant dans certains cas à leur épuisement), il importe de réfléchir à la mise en œuvre d'une politique de préservation raisonnée de ces sites. Celle-ci passe tout d'abord par la poursuite des actions scientifiques déjà engagées, telles que la poursuite des travaux sur le terrain, l'acquisition de matériel par diverses institutions publiques, puis la description de ces assemblages (Lefebvre *et al.* 2007, Nardin 2007, Régnault 2007, Sumrall & Zamora 2007). Dans l'avenir, ces actions mériteraient d'être complétées par la mise en valeur de certains sites (panneaux explicatifs, sentiers géologiques), avec la création de collections de référence dans des musées locaux (Alnif, Erfoud) et/ou nationaux (Marrakech, Rabat) et, éventuellement, dans le cas des sites les plus sensibles, tenter de contrôler davantage l'exploitation commerciale intensive qui en est faite (par exemple, en n'autorisant la vente que des formes déjà connues et en préemptant les fossiles appartenant à des taxons nouveaux).

Remerciements.

Cet article est une contribution de l'Equipe « Vie Primitive » de l'UMR CNRS 5125 et du projet espagnol Consolider CGL 2006 - 12975/BTE (« MURERO »). Il s'agit également d'une contribution aux projet PICG 503 « Ordovician Palaeogeography

and Palaeoclimate », et National Geographic 8598-09 « Exceptionally preserved Lower Ordovician fossils from southeastern Morocco and the nature of the Great Ordovician Biodiversification Event ». Les résultats présentés ici s'inscrivent dans le cadre du projet de coopération CNRST-CNRS entre Marrakech et Lyon intitulé « Les faunes à conservation exceptionnelle de l'Ordovicien de l'Anti-Atlas (Maroc) : implications évolutives et écologiques ». Les auteurs tiennent à remercier M. Casier et M. Slimani pour avoir relu et corrigé ce manuscrit. Les auteurs sont également particulièrement reconnaissants à Véronique et Roland Rebol pour leur forte implication dans la préservation du patrimoine paléontologique marocain, le matériel qu'ils ont rendu accessible pour cette étude et toutes les informations cruciales qu'ils ont pu fournir concernant les sites à préservation exceptionnelle du Tafilalt occidental. Patrick Catto, Laurent Lacombe, Jean-Pierre Prandini et Daniel Vizcaïno sont également remerciés pour le prêt et/ou le dépôt d'échantillons scientifiquement importants. Jacques Destombes est chaleureusement remercié pour tous les renseignements extrêmement précieux qu'il a fourni sur la stratigraphie de l'Anti-Atlas et pour tous les documents qu'il a gracieusement mis à disposition des auteurs. Abel Prieur est vivement remercié pour avoir facilité l'accès aux échantillons déposés dans les collections de l'Université Lyon 1, mais aussi pour avoir réalisé la majorité des clichés de fossiles figurés dans la présente note. Les auteurs tiennent également à remercier tous les conservateurs qui ont rendu possible l'examen des échantillons d'échinodermes déposés dans les collections dont ils ont la charge : Didier Berthet (Muséum d'Histoire naturelle de Lyon), Pierre Dalous (Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse), Christina Franzen-Bengtson (Naturhistoriska riksmuseet, Stockholm), Anne Médard Blondel et Sylvie Pichard (Muséum d'Histoire naturelle de Marseille) et enfin, Christian Neumann (Museum für Naturkunde, Berlin). BL a bénéficié du soutien de la Communauté Européenne (Research Infrastructure Action under the FP6 Structuring the European Research Area Programme) par le biais des projets Synthesys DE-TAF-4766 (Museum für Naturkunde, Berlin) et SE-TAF-4765 (Naturhistoriska riksmuseet, Stockholm). AWH a bénéficié du soutien de la JSPS (Japan Society for the Promotion of Science) et de l'Université de Tokyo.

Références

- Aldridge R.J., Theron J.N. & Gabbott S.E. 2001. The Soom Shale. In : Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (eds) - *Palaeobiology II*. Oxford, 340-342.
- Alessandrello A. & Bracchi G. 2003. *Eldonia berbera* n. sp., a new species of the enigmatic genus *Eldonia* Walcott, 1911 from the Rawtheyan (Upper Ordovician) of Anti-Atlas (Erfoud, Tafilalt, Morocco). *Atti Soc. ital. Sci. nat. Mus. Civ. Stor. nat. Milano*, 144, 337-358.
- Alvaro J.J., Vennin E., Villas E., Destombes J. & Vizcaïno D. 2007. Pre-Hirnantian (latest Ordovician) benthic community assemblages: controls and replacements in a siliciclastic-dominated platform of the eastern Anti-Atlas, Morocco. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 245, 20-36.
- Aronson R.B. & Blake D.B. 1997. Evolutionary paleoecology of dense ophiuroid populations. *Paleont. Soc. Papers*, 3, 107-119.
- Babin C. & Destombes J. 1990. Les mollusques bivalves et rostroconches ordoviens de l'Anti-Atlas marocain : intérêt paléogéographique de leur inventaire. *Géol. méditerran.*, 17, 243-261.
- Barnes C.R. 2004. Was there an Ordovician superplume event ? In : Webby B.D., Droser M.L., Paris F. & Percival I. (eds). *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York, 77-80.
- Barrande J. 1887. *Système Silurien du centre de la Bohême. Volume VII. Classe des Echinodermes, Ordre des Cystidées*. Prague, 233 p.
- Bather F.A. 1910. Ordovician Cystidea from the Carnic Alps. *Riv. Ital. Paleont.*, 16, 38-54.
- Bather F.A. 1913. Caradocian Cystidea from Girvan. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 49, 359-529.
- Beisswenger M. 1994. A calcichordate interpretation of the new mitrate *Eumitrocystella savilli* from the Ordovician of Morocco. *Paläont. Z.*, 68, 443-462.
- Bengtson S. & Rasmussen B. 2009. New and ancient trace makers. *Science*, 323, 346-347.
- Bergström S.M., Chen X., Gutiérrez-Marco J.C. & Dronov A. 2009. The new chronostratigraphic classification of the Ordovician System and its relation to major regional series and stages and to 13C chemostratigraphy. *Lethaia*, 42, 97-107.
- Botquelen A. & Le Menn J. 2006. Echinodermes de l'Ordovicien supérieur (Ashgill) de Sardaigne et d'Algérie. *Geobios*, 39, 13-23.
- Botting J.P. 2007. «Cambrian» demosponges in the Ordovician of Morocco: insights into the early evolution of sponges. *Geobios*, 40, 737-748.
- Bourahrouh A., Paris F. & Elaouad-Debbaj Z. 2004. Biostratigraphy, biodiversity and palaeoenvironments of the chitinozoans and associated palynomorphs from the Upper

- Ordovician of the Central Anti-Atlas, Morocco. *Rev. Palaeobot. Palyn.*, 130, 17-40.
- Brett C.E., Moffat H.A. & Taylor W.L. 1997. Echinoderm taphonomy, taphofacies, and Lagerstätten. *Paleont. Soc. Papers*, 3, 147-190.
- Briggs D.E.G., Erwin D.H. & Collier F.J. 1994. *The Fossils of the Burgess Shale*. Washington DC, 238 p.
- Buffetaut E. 1994. A new crocodylian from the Cretaceous of southern Morocco. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 319, 1563-1568.
- Caron J.B. & Jackson D.A. 2006. Taphonomy of the Greater Phyllopod Bed community, Burgess Shale. *Palaaios*, 21, 451-465.
- Caron J.B. & Jackson D.A. 2008. Paleocology of the Greater Phyllopod Bed community, Burgess Shale. *Palaeoogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 258, 222-256.
- Chauvel J. 1941. Recherches sur les cystoïdes et les carpoïdes armoricains. *Mém. Soc. géol. minéral. Bretagne*, 5, 1-286.
- Chauvel J. 1966. *Echinodermes de l'Ordovicien du Maroc*. Paris, 120 p.
- Chauvel J. 1969. Données nouvelles sur le genre *Destombesia* Chauvel (échinoderme cystoïde, Ordovicien de l'Anti-Atlas marocain). *Notes Serv. géol. Maroc*, 29, 25-31.
- Chauvel J. 1971. Les échinodermes carpoïdes du Paléozoïque inférieur marocain. *Notes Serv. géol. Maroc*, 31, 49-60.
- Chauvel J. 1977. Note complémentaire sur les cystoïdes rhombifères (Echinodermes) de l'Ordovicien marocain. *Notes Serv. géol. Maroc*, 38, 115-139.
- Chauvel J. 1978. Compléments sur les échinodermes du Paléozoïque marocain (diploporites, éocrinoïdes, édiroastéroïdés). *Notes Serv. géol. Maroc*, 39, 27-78.
- Chauvel J. 1981. Etude critique de quelques échinodermes stylophores du Massif armoricain. *Bull. Soc. géol. minéral. Bretagne* C, 13, 67-101.
- Chauvel J. & Le Menn J. 1972. Echinodermes de l'Ordovicien supérieur de Coat-Carrec, Argol (Finistère). *Bull. Soc. géol. minéral. Bretagne* C, 4, 39-61.
- Chauvel J. & Le Menn J. 1979. Sur quelques échinodermes (cystoïdes et crinoïdes) de l'Ashgill d'Aragon (Espagne). *Geobios*, 12, 549-587.
- Chauvel J., Meléndez B. & Le Menn J. 1975. Les échinodermes (cystoïdes et crinoïdes) de l'Ordovicien supérieur de Luesma (Sud de l'Aragon, Espagne). *Estud. Geol.*, 31, 351-364.
- Chen J.Y. 2004. *The Dawn of Animal World*. Nanjing, 366 p.
- Choubert G. 1942. Constitution et puissance de la série primaire de l'Anti-Atlas. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 215, 445-447.
- Choubert G. 1952. Géologie du Maroc. Fascicule 1, 2ème partie. Histoire géologique du domaine de l'Anti-Atlas. *Notes Mém. Serv. géol. Maroc*, 100, 77-194.
- Choubert G. & Termier H. 1947. Sur la stratigraphie de l'Ordovicien marocain. *C.R. somm. Soc. géol. France*, 16, 335-337.
- Cisne J.L. 1975. Anatomy of *Triarthrus* and the relationships of the Trilobita. *Fossils and Strata*, 4, 45-63.
- Cisne J.L. 1981. *Triarthrus eatoni* (Trilobita): anatomy of its exoskeletal, skeletomuscular, and digestive systems. *Palaentograph. Amer.*, 9, 95-142.
- Cocks R.L. 2001. Ordovician and Silurian global geography. *J. Geol. Soc. London*, 158, 197-210.
- Conway Morris S. 1986. The community structure of the Middle Cambrian Phyllopod Bed (Burgess Shale). *Palaentology*, 29, 423-467.
- Conway Morris S. 1989. The persistence of Burgess Shale-type faunas : implications for the evolution of deeper-water faunas. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci.*, 80, 271-283.
- Conway Morris S. 2000. Significance of early shells. In : Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (eds). *Palaebiology II*. Oxford, 31-40.
- Conway Morris S., Peel J.S., Higgins A.K., Soper N.J. & Davis N.C. 1987. A Burgess Shale-like fauna from the Lower Cambrian of North Greenland. *Nature*, 326, 181-183.
- Cripps A.P. 1990. A new stem-craniate from the Ordovician of Morocco and the search for the sister-group of the Craniata. *Zool. J. Linn. Soc.*, 100, 27-71.
- 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. *J. Vert. Paleont.*, 25, 888-896.
- Dean J. & Smith A.B. 1998. Palaeobiology of the primitive Ordovician pelmatozoan echinoderm *Cardiocystites*. *Palaentology*, 41, 1183-1194.
- Destombes J. 1962. Stratigraphie et paléogéographie de l'Ordovicien de l'Anti-Atlas (Maroc). Un essai de synthèse. *Bull. Soc. géol. France*, 7, 453-460.
- Destombes J. 1971. L'Ordovicien au Maroc. Essai de synthèse stratigraphique. *Mém. BRGM*, 73, 237-263.
- Destombes J. 2006a. Carte géologique au 1/200 000 de l'Anti-Atlas marocain. Paléozoïque inférieur : Cambrien moyen et supérieur – Ordovicien - Base du Siliurien. Feuille Zagora-Coude du Dra. Chapitre A. *Notes & Mém. Serv. Géol. Maroc*, 273bis, 1-54.
- Destombes J. 2006b. Carte géologique au 1/200 000 de l'Anti-Atlas marocain. Paléozoïque inférieur : Cambrien moyen et supérieur – Ordovicien – Base du Silurien. Feuille Jbel Saghro – Dadès. Chapitre C. *Notes & Mém. Serv. géol. Maroc*, 161bis, 1-41.
- Destombes J. 2006c. Carte géologique au 1/200 000 de l'Anti-Atlas marocain. Paléozoïque inférieur (Cambrien moyen et supérieur, Ordovicien, base du Silurien). Chapitre D. Feuille Todhra - Maïder. Mémoire explicatif. *Notes & Mém. Serv. géol. Maroc*, 243bis, 1-58.
- Destombes J. 2006d. Carte géologique au 1/200 000 de l'Anti-Atlas marocain. Paléozoïque inférieur : Cambrien moyen et supérieur – Ordovicien – Base du Silurien. Feuille Tafilalt – Taouz. Chapitre E. *Notes & Mém. Serv. géol. Maroc*, 244bis, 1-69.
- Destombes J. & Henry J.L. 1987. Trilobites Calmoniidae de l'Ordovicien supérieur du Maroc et les origines de la Province Malvino-Cafre. *Lethaia*, 20, 129-139.
- Destombes J., Hollard H. & Willefert S. 1985. Lower Palaeozoic rocks of Morocco. In : Hollard H. (ed). *Lower Palaeozoic Rocks of the World. Volume 4. Lower Palaeozoic of North-western and West-central Africa*. New York, 91-336.
- Donovan S.K., Paul C.R.C. & Lewis D.N. 1996. Echinoderms. In : Harper D.A.T. & Owen A.W. (eds). *Fossils of the Upper Ordovician*. London, 202-267.
- Dreyfuss M. 1939. Les cystoïdes de l'Ordovicien supérieur du Languedoc. *Bull. Soc. géol. France*, 9, 117-133.
- Dornbos S.Q., Bottjer D.J., Chen J.Y., Oliveri P., Gao F. & Li C.W. 2005. Precambrian animal life: taphonomy of phosphatized metazoan embryos from southwest China. *Lethaia*, 38, 101-109.
- Droser M.L. & Finnegan S. 2003. The Ordovician radiation: a follow-up to the Cambrian explosion ? *Integr. Comp. Biol.*, 43, 178-184.
- Droser M.L., Gehling J.G. & Jensen S.R. 2006. Assemblage palaeoecology of the Ediacara biota: the unabridged edition ? *Palaeoogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 232, 131-147.
- Dzik J. 1999. Organic membranous skeleton of the Precambrian metazoans from Namibia. *Geology*, 27, 519-522.
- Dzik J. 2003. Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities. *Integr. Comp. Biol.*, 43, 114-126.
- Elaouad-Debbaj Z. 1986. Chitinozoaires de la Formation du Ktaoua inférieur, Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas (Maroc). *Hercynica*, 2, 35-55.

- El Maazouz B. & Hamoumi N. 2007. Différenciation paléogéographique à l'Ordovicien supérieur dans le Tafilalt (Anti-Atlas oriental, Maroc) sous l'interaction de la glaciation et de la tectonique. *C. R. Geoscience*, 339, 562-571.
- Erwin D.H. 2000. Metazoan origins and early evolution. *In* : Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (eds). *Palaeobiology II*. Oxford, 25-31.
- Fedonkin M.A. 2003. The origin of the Metazoa in the light of the Proterozoic fossil record. *Paleont. Res.*, 7, 9-41.
- Fortey R.A. 2000. Olenid trilobites: the oldest known chemoautotrophic symbionts? *PNAS.*, 97, 6574-6578.
- Fortey R.A. & Cocks L.R. 2003. Palaeontological evidence bearing on global Ordovician-Silurian continental reconstructions. *Earth-Sci. Rev.*, 61, 245-307.
- Fortey R.A. & Cocks L.R. 2005. Late Ordovician global warming – The Boda event. *Geology*, 33, 405-408.
- Franzin B. 2008. *Les crinoïdes (Echinodermata) de l'Ordovicien de l'Anti-Atlas (Maroc) : implications paléobiogéographiques et évolutives*. Master 2 Univ. Lyon 1, 37 p.
- Fujita T. 1992. Dense beds of ophiuroids from the Paleozoic to the Recent: the significance of bathyal populations. *Otsuchi Mar. Res. Cent. Rep.*, 18, 25-41.
- Fujita T. & Ohta S. 1989. Spatial structure within a dense bed of the brittle star *Ophiura sarsii* (Ophiuroidea : Echinodermata) in the bathyal zone off Otsuchi, Northeastern Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 45, 289-300.
- Fujita T. & Ohta S. 1990. Size structure of dense populations of the brittle star *Ophiura sarsii* (Ophiuroidea: Echinodermata) in the bathyal zone around Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64, 113-122.
- Gil Cid M.D., Dominguez Alonso P., Silvan Pobes E. & Escribano Rodenas M. 1996. *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp.; primer Cornuta para el Ordovícico español. *Estud. Geol.*, 52, 313-326.
- Gostling N.J., Donoghue P.C.J. & Bengtson S. 2007. The earliest fossil embryos begin to mature. *Evolution & Development*, 9, 206-207.
- Gould S.J. 1989. *Wonderful Life*. New York, 347 p.
- Gutiérrez-Marco J.C., Rabano I., Sarmiento G.N., Aceñolaza G.F., San Jose M.A., Pieren A.P., Herranz P., Couto H.M. & Piçarra J.M. 1999. Faunal dynamics between Iberia and Bohemia during the Oretanian and Dobrotivian (late Middle – earliest Upper Ordovician), and biogeographic relations with Avalonia and Baltica. *Acta Univ. Carol., Geol.*, 43, 487-490.
- Gutiérrez-Marco J.C., Destombes J., Rábano I., Aceñolaza G.F., Sarmiento G.N. & San José M.A. 2003. El Ordovícico Medio del Anti-Atlas marroquí: paleobiodiversidad, actualización bioestratigráfica y correlación. *Geobios*, 36, 151-177.
- Harper D.A.T. 2006. The Ordovician biodiversification: setting an agenda for marine life. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 232, 148-166.
- Havlicek V. 1971. Brachiopodes de l'Ordovicien du Maroc. *Notes Mém. Serv. géol. Maroc*, 230, 1-135.
- Havlicek V. 1989. Climatic changes and development of benthic communities through the Mediterranean Ordovician. *Sborn. Geol. Ved, Geol.*, 44, 79-116.
- Horny R. 1997. Ordovician Tergomya and Gastropoda (Mollusca) of the Anti-Atlas (Morocco). *Sborn. Narod. Muz. Praze*, 53, 37-78.
- Hou X.G., Aldridge R.J., Bergström J., Siveter D.J., Siveter D.J. & Feng X.H. 2004. *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China – The Flowering of Early Animal Life*. Oxford, 233 p.
- Hua H., Pratt B.R. & Zhang L.Y. 2003. Borings in *Cloudina* shells: complex predator-prey dynamics in the terminal Neoproterozoic. *Palaios*, 18, 454-459.
- Hunter A.W., Lefebvre B., Régnault S., Roussel P. & Claverie R. 2007. A mixed ophiuroid-stylophoran assemblage (Echinodermata) from the Middle Ordovician (Llandeilian) of western Brittany, France. *In* : Alvaro J.J., Aretz M., Boulvain F., Munnecke A., Vachard D. & Vennin E. (eds). *Palaeozoic Reefs and Bioaccumulations: Climatic and Evolutionary Controls*. *Geol. Soc. London, Spec. Publ.*, 275, 71-86.
- Ishida Y. & Fujita T. 2001. *Ophiura sarsii sarsii* (Echinodermata, Ophiuroidea) from the late Middle Miocene to Early Pliocene formations of North Hokkaido, Japan. *J. Geol. Soc. Japan*, 107, 784-793.
- Jensen S. 2003. The Proterozoic and Earliest Cambrian trace fossil record: patterns, problems, and perspectives. *Integr. Comp. Biol.*, 43, 219-228.
- Kerr T.J.V. & Twitchett R.J. 2004. Experimental decay and disarticulation of *Ophiura texturata*: implications for the fossil record of ophiuroids. *In* : Heinzeller T. & Nebelsick J.H. (eds). *Echinoderms: München*. Rotterdam, 439-446.
- Knoll A.H. & Carroll S.B. 1999. Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology. *Science*, 284, 2129-2137.
- Kogure Y. & Nagasawa T. 2004. Relationship between the distribution of *Ophiura sarsii* (Echinodermata, Ophiuroidea) and benthic environmental variables in the sea of Japan. *Biogeography*, 6, 17-26.
- Kolata D.R. & Guensburg T.E. 1979. *Diamphidiocystis*, a new mitrate « carpod » from the Cincinnati (Upper Ordovician) Maquoketa Group in southern Illinois. *J. Paleont.*, 53, 1121-1135.
- Kolata D.R. & Jollie M. 1982. Anomalocystitid mitrates (Stylophora-Echinodermata) from the Champlainian (Middle Ordovician) Guttenberg Formation of the Upper Mississippi Valley Region. *J. Paleont.*, 56, 631-653.
- Kolata D. R., Frest T. J. & Mapes R. H. 1991. The youngest carpod: occurrence, affinities and life mode of a Pennsylvanian (Morrowan) mitrate from Oklahoma. *J. Paleont.*, 65, 844-855.
- Lapparent de Broin F. de. 2002. *Elosuchus*, a new genus of crocodile from the Lower Cretaceous from the North of Africa. *C.R. Palevol*, 1, 275-285.
- Lefebvre B. 2003. Functional morphology of stylophoran echinoderms. *Palaeontology*, 46, 511-555.
- Lefebvre B. 2007a. Early Palaeozoic palaeobiogeography and palaeoecology of stylophoran echinoderms. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 245, 156-199.
- Lefebvre B. 2007b. Changes in Late Ordovician (pre-Hirnantian) echinoderm assemblages: palaeoenvironmental and palaeobiogeographical implications. *Acta Palaeont. Sin.*, 46 (Suppl.), 241-248.
- Lefebvre B. & Fatka O. 2003. Palaeogeographical and palaeoecological aspects of the Cambro-Ordovician radiation of echinoderms in Gondwanan Africa and peri-Gondwanan Europe. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 195, 73-97.
- Lefebvre B. & Prandini J.P. 2005a. Nouveau panorama des échinodermes (3ème partie). *Minéraux & Fossiles*, 338, 5-21.
- Lefebvre B. & Prandini J.P. 2005b. Nouveau panorama des échinodermes (4ème partie). *Minéraux & Fossiles*, 339, 39-52.
- Lefebvre B., Nardin E., Hunter A.W. & Régnault S. 2007. Les échinodermes de l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas (Maroc) : biostratigraphie et paléobiodiversité. *Afr. Geosci. Rev.*, 14, 123-148.
- Le Menn J. & Spjeldnaes N. 1996. Un nouveau crinoïde Dimerocrinitidae (Camerata, Diplobathrida) de l'Ordovicien supérieur du Maroc. *Geobios*, 29, 341-351.
- Lin J.P., Ausich W.I. & Zhao Y.L. 2008a. Settling strategy of stalked echinoderms from the Kaili Biota (Middle Cambrian), Guizhou Province, South China. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 258, 213-221.
- Lin J.P., Ausich W.I., Zhao Y.L. & Peng J. 2008b. Taphonomy, palaeoecological implications, and colouration of Cambrian gogiid echinoderms from Guizhou Province, China. *Geol. Mag.*, 145, 17-36.

- Liu H.P., McKay R.M., Young J.N., Witzke B.J., McVey K.J. & Liu X. 2006. A new Lagerstätte from the middle Ordovician St. Peter Formation in northeastern Iowa, USA. *Geology*, 34, 969-972.
- Müller K.J. & Walossek D. 1985. A remarkable arthropod fauna from the Upper Cambrian Orsten of Sweden. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci.*, 76, 161-172.
- Nardin E. 2007. New occurrence of the Ordovician eocrinoid *Cardiocystites*: Palaeogeographical and palaeoecological implications. *Acta Palaeont. Pol.*, 52, 17-26.
- Nebelsick J.H. 1995. Actinopalaentological investigations on echinoids: the potential for taphonomic interpretation. In : Emson R.H., Smith A.B., Campbell A.C. (eds). *Echinoderm Research 1995*. Rotterdam, 209-214.
- Nebelsick J.H. 2004. Taphonomy of echinoderms: introduction and outlook. In : Heinzeller T. & Nebelsick J.H. (eds). *Echinoderms: München*. Rotterdam, 471-477.
- Noailles-Gobry F. 2008. *Les solutes (Echinodermata, Blastozoa) de l'Ordovicien supérieur de l'Anti-Atlas oriental (Maroc) : paléocologie, ontogénie, diversité, affinités et implications paléogéographiques*. Master 2 Univ. Lyon 1, 45 p.
- Parsley R.L. 1991. Review of selected North American mitrate stylophorans (Homalozoa: Echinodermata). *Bull. Amer. Paleont.*, 100, 5-57.
- Parsley R.L. & Gutiérrez-Marco J.C. 2005. Stylophorans in middle Arenig shallow water siliciclastics: *Vizcainocarpus* from the Infout Syncline in Morocco's western Meseta. *Bull. Geosci.*, 80, 185-192.
- Parsley R.L. & Zhao Y. 2006. Long stalked eocrinoids in the basal Middle Cambrian Kaili Biota, Taijiang County, Guizhou Province, China. *J. Paleont.*, 80, 1058-1071.
- Petr V. 1989. Revision of morphology and ecology of *Bohemura jahni* Jaekel, 1903 (Ophiuroidea, Protasteridae) from Bohemian Middle Ordovician. *Sborn. Narod. Muz. Praze*, 45, 1-20.
- Raddi Y., Baïdier L., Tahiri M. & Michard A. 2007. Variscan deformation at the northern border of the West African Craton, eastern Anti-Atlas, Morocco: compression of a mosaic of tilted blocks. *Bull. Soc. géol. France*, 178, 343-352.
- Régnauld S. 1990. Morphologie et ontogénèse des *Ascocystitidae* (Eocrinoida): données fournies par l'étude des faunes de l'Ordovicien du Massif armoricain (France). *Rev. Paléobiol.*, 9, 349-358.
- Régnauld S. 2007. Présence de l'éocrinioïde *Ascocystites* Barrande (Echinodermata, Blastozoa) dans l'Ordovicien supérieur (Caradoc) de l'Anti-Atlas (Maroc) : premières données. *Ann. Paléont.*, 93, 215-227.
- Russell D.A. 1996. Isolated dinosaur bones from the middle Cretaceous of the Tafilalt, Morocco. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* 4, 18, 349-402.
- Ruta M. 1999. A new stylophoran echinoderm, *Juliaecarpus milnerorum*, from the late Ordovician Upper Ktaoua Formation of Morocco. *Bull. Nat. Hist. Mus. London (Geol.)*, 55, 47-79.
- Samuelsson J., Van Roy P. & Vecoli M. 2001. Micropalaeontology of a Moroccan Ordovician deposit yielding soft-bodied organisms showing Ediacara-like preservation. *Geobios*, 34, 365-373.
- Schmitz B., Harper D.A., Peucker-Ehrenbrink B., Stouge S., Alwmark C., Cronholm A., Bergström S.M., Tassinari M. & Xiaofeng W. 2008. Asteroid breakup linked to the Great Ordovician Biodiversification Event. *Nature Geosci.*, 1, 49-53.
- Seilacher A., Grazhdankin D. & Legouta A. 2003. Ediacaran biota: the dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleont. Res.*, 7, 43-54.
- Servais T., Lehnert O., Li J., Mullins G.L., Munnecke A., Nützel A. & Vecoli M. 2008. The Ordovician biodiversification: revolution in the oceanic trophic chain. *Lethaia*, 41, 99-109.
- Servais T., Harper D.A.T., Li J., Munnecke A., Owen A.W. & Sheehan P.M. 2009. Understanding the Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): influences of paleogeography, paleoclimate, or paleoecology? *GSA Today*, 19, 4-10.
- Smith A.B. 1988. Patterns of diversification and extinction in Early Palaeozoic echinoderms. *Palaeontology*, 31, 799-828.
- Sprinkle J. 1982. Echinoderm faunas from the Bromide Formation (Middle Ordovician) of Oklahoma. *Univ. Kansas paleont. contrib.*, monogr. 1, 1-369.
- Sprinkle J. & Guensburg T.E. 2004. Crinozoan, blastozoan, echinozoan, asterozoan, and homalozoan echinoderms. In : Webby B.D., Paris F., Droser M.L. & Percival I.G. (eds). *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York, 266-280.
- Steiner M., Li G., Qian Y., Zhu M. & Erdtmann B.D. 2007. Neoproterozoic to early Cambrian small shelly fossil assemblages and a revised biostratigraphic correlation of the Yangtze Platform (China). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 254, 67-99.
- Sumrall C.D. & Zamora S. 2007. A new Ordovician edrioasteroid fauna shows strong connection between Morocco and North America. 2007 GSA Denver Annual Meeting, 26-14.
- Taquet P. & D.A. Russell. 1998. New data on spinosaurid dinosaurs from the Early Cretaceous of the Sahara. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 327, 347-353.
- Termier G. & Termier H. 1947. Paléontologie marocaine. I. Généralités sur les invertébrés fossiles. *Notes Mém. Serv. géol. Maroc*, 69, 1-391.
- Termier G. & Termier H. 1950. Paléontologie marocaine. II. Invertébrés de l'Ere Primaire. Fascicule IV. Annélides, arthropodes, échinodermes, conularides et graptolithes. *Notes Mém. Serv. géol. Maroc*, 79, 1-281.
- Termier H. & Termier G. 1970. Un échinoderme encroûtant de l'Ashgill (Ordovicien supérieur) du Tafilalt (Sud marocain) : *Herpetocystis destombesi* nov. gen. nov. sp. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 271, 1260-1263.
- Ubahgs G. 1979. Trois Mitrata (Echinodermata : Stylophora) nouveaux de l'Ordovicien supérieur de Tchecoslovaquie. *Paläont. Z.*, 53, 98-119.
- Valentine J.W., Jablonski D. & Erwin D.H. 1999. Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion. *Development*, 126, 851-859.
- Vannier J. 2007. Early Cambrian origin of complex marine ecosystems. In : Williams M., Haywood A.M., Gregory F.J. & Schmidt D.N. (eds). *Deep-Time Perspectives on Climate Change: Marrying the Signal from Computer Models and Biological Proxies*. Micropalaeont. Soc. Spec. Publ. London, 81-100.
- Vannier J. 2009. Au Cambrien, les écosystèmes s'organisent. *La Recherche*, 428, 33-38.
- Van Roy P. 2006a. *Non-trilobite arthropods from the Ordovician of Morocco*. Thèse Univ. Gand, 230 p.
- Van Roy P. 2006b. An aglaspidid arthropod from the Late Ordovician of Morocco with remarks on the affinities and limitations of Aglaspidida. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci.*, 96, 327-350.
- Van Roy P. & Bashar B. 2001. Konservat-Lagerstätten from Late Ordovician coarse-clastic strata in southeastern Morocco. *Early palaeogeographies and biogeographies of Western Europe and North Africa*. Lille, Abstracts, 66.
- Van Roy P. & Lefebvre B. 2008. Exceptional fossils from the Lower Ordovician of Morocco. *Geophys. Research Abstr.*, 10, EGU2008-A-10080
- Van Roy P. & Tetlie O.E. 2006. A spinose appendage of a problematic arthropod from the Early Ordovician of Morocco. *Acta Palaeont. Pol.*, 51, 239-246.
- Van Roy P., Botting J.P., Vandenbroucke T., Van Damme D. & Van Damme K. 2004. Konservat-Lagerstätten from the Arenig

- (Early Ordovician) of Morocco. *48th Palaeontological Association Annual Meeting*. Lille, Abstracts, 186.
- Van Roy P., Lefebvre B., El Hariri K. & Hafid A. 2007. Exceptionally preserved faunas from the Lower Ordovician of the Anti-Atlas, Morocco. *The First MAPG International Convention Conference & Exhibition*. Marrakech, Abstracts, 139.
- Vennin E., Alvaro J.J., Villas E. & Destombes J. 2004. High-latitude bryozoan-dominated communities as a major carbonate factory on mixed carbonate-siliciclastic platforms of the late Ordovician northern Gondwana. *Erlang. Geol. Abh.*, 5, 73.
- Vidal M. 1998. Trilobites (Asaphidae et Raphiophoridae) de l'Ordovicien inférieur de l'Anti-Atlas, Maroc. *Palaeontograph. Abt. A*, 251, 39-77.
- Villas E., Vennin E., Alvaro J.J., Hammann W., Herrera Z.A. & Piovano E.L. 2002. The late Ordovician carbonate sedimentation as a major triggering factor of the Hirnantian glaciation. *Bull. Soc. géol. France*, 173, 569-578.
- Villas E., Vizcaino D., Alvaro J.J., Destombes J. & Vennin E. 2006. Biostratigraphic control of the latest-Ordovician glaciogenic unconformity in Alnif (Eastern Anti-Atlas, Morocco), based on brachiopods. *Geobios*, 39, 727-737.
- Vinther J., Van Roy P. & Briggs D.E.G. 2008. Machaeridians are Palaeozoic armoured annelids. *Nature*, 451, 185-188.
- Webby B.D. 2004. Introduction. In : Webby B.D., Paris F., Droser M.L. & Percival I.G. (eds). *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York, 1-37.
- Webby B.D., Cooper R.A., Bergström S.M. & Paris F. 2004. Stratigraphic framework and time slices. In : Webby B.D., Paris F., Droser M.L. & Percival I.G. (eds). *The Great Ordovician Biodiversification Event*. New York, 41-47.
- Whittington H.B. & Almond J.E. 1987. Appendages and habits of the Upper Ordovician trilobite *Triarthrus eatoni*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, 317, 1-46.
- Whittle R.J., Gabbott S.E., Aldridge R.J. & Theron J.N. 2007. Taphonomy and palaeoecology of a Late Ordovician caryocaridid from the Soom Shale Lagerstätte, South Africa. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 251, 383-397.
- Williams M., Smellie J.L., Johnson J.S. & Blake & D.B. 2006. Late Miocene asterozoans (Echinodermata) in the James Ross Island volcanic group. *Antarctic Sci.*, 18, 117-122.
- Young T.P. & Donovan D.K. 1993. The eocrinoid *Ascocystites* Barrande (Echinodermata, Blastozoa) from the Middle Ordovician of central Portugal, with comments on the stratigraphy of the Brejo Fundeiro Formation. *Atlant. Geol.*, 29, 149-154.
- Zaton M., Salamon M.A., Boczarowski A. & Sitek S. 2008. Taphonomy of dense ophiuroid accumulations from the Middle Triassic of Poland. *Lethaia*, 41, 47-58.
- Zhao Y., Parsley R.L. & Peng J. 2007. Early Cambrian eocrinoids from Guizhou Province, South China. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 254, 317-327.

Manuscrit reçu le 23 novembre 2009

Accepté le 28 juin 2010