

BIOFACIÈS À BRYOZOAIRES ET ENVIRONNEMENTS SÉDIMENTAIRES AU MIOCÈNE SUPÉRIEUR DU MAROC NORD-ORIENTAL

*Khalil EL HAJJAJI**, *Simone POUYET*** et *Kamal EL KADIRI****

* Département de Géologie.

Faculté des Sciences. B.P. 2121, Tétouan-Maroc.

** Université Claude Bernard Lyon I.

Centre de Paléontologie Stratigraphique et Paléoécologie.
Villeurbanne-France.

*** Département de Mathématiques.

Faculté des Sciences, B.P. 2121, Tétouan-Maroc.

ABSTRACT

In northeastern Morocco the Upper Miocene littoral deposits show found different kinds of bryozoan biofacies linked to the main sea floor lithologies present, viz. conglomerates, bioclastic sands, marls, and coralline algal limestones. A palaeoecological analysis has been made taking into account the shape of zoaria and the distribution of species currently living in the Mediterranean. This has allowed to distinguish the environment of each bryozoan biofacies, as controlled by the nature of the substrate, water depth, sedimentation and hydrodynamic factors. The most highly diversified biofacies occurs where the sea floor shows small areas of detrital substrate at less than 100 m depth. Rocky substrates capable of supporting bryozoans present various habitats, such as pebble accumulations at depths between 10 and 30 m (conglomerate of Beni Bou Yacoub-Boudinar), consolidated calcareous debris of organic origin (algal limestones) from 30 to 60 m, and reef walls? (fossil assemblages which accumulated in argillaceous sands with *Megerlia truncata* at Idoudouhane-Melilla, and in clay-rich marls on the southern bank of the Medour River). The fossil bryozoan assemblage recorded from the organo-detrital rich marls of Bou Hamza-Segangane apparently corresponds to a muddy sea floor with a vegetable mat at c. 30 m depth.

Keywords: Bryozoans, biofacies, Upper Miocene, North-East Morocco, paleoecology.

RÉSUMÉ

Dans le secteur nord-oriental du Maroc, les dépôts littoraux du Miocène Supérieur présentent quatre principaux types de biofaciès à bryozoaires, en relation étroite avec la nature lithologique du sédiment: les conglomérats, les sables biodétritiques, les marnes organo-détritiques et les calcaires à Corallinacées. Une analyse paléoécologique est tentée en considérant la répartition des formes zoariales et la distribution des espèces vivant encore actuellement en Méditerranée, elle permet de caractériser l'environnement sédimentaire de chaque biofaciès (nature de substrat, profondeur, sédimentation, hydrodynamisme). Le mieux représenté est le fond détritique à petits substrats (–100 m environ), caractérisé par une grande diversité spécifique. Les fonds rocheux, disponibles pour les bryozoaires, sont représentés par des habitats variés: habitat à galets accumulés de –10 à –30 m (conglomérat de Beni Bou Yacoub-Boudinar), débris organogènes consolidés de –30 à –60 m (calcaires à algues) et parois récifales? (assemblages fossiles accumulés dans les sables argileux à *Megerlia truncata* d'Idoudouhane-Melilla et dans les marnes argileuses de la rive sud de l'Oued Medouar-Melilla). L'assemblage fossile à bryozoaires rencontré dans les marnes organo-détritiques de Bou Hamza (Segangane) semble correspondre à un fond vaseux à tapis végétal (–30 m environ).

Mots-Clès: Bryozoaires, biofaciès, Miocène Supérieur, NE Maroc, paléoécologie.

RESUMEN

En el sector noreste de Marruecos, los depósitos litorales del Mioceno Superior presentan cuatro grupos principales de biofacies con briozoarios en relación con las litofacies: conglomerados, arenas biodetríticas, margas organodetríticas y calizas con algas. El análisis paleoecológico se basa en el reparto de las formas zoariales y en la distribución de las especies que viven actualmente en el Mediterráneo, permitiéndonos caracterizar el medio sedimentario de cada biofacies (naturaleza del sustrato, profundidad, sedimentación, hidrodinamismo). El mejor representado es el fondo detrítico con sustratos variados (alrededor de 100 m), caracterizado por una gran diversidad específica. Los fondos rocosos, disponibles para los briozoarios, son variados: cantos acumulados con profundidades de 10 a 30 m (conglomerados de Beni Bou Yacoub-Boudinar), restos de organismos consolidados, entre 30 y 60 m (calizas con algas) y muros recifales? (conjuntos de fósiles acumulados en arenas arcillosas con *Megerlia truncata* de Idoudouhane-Melilla y en margas arcillosas de la orilla sur del río Medouar). Otros tipos de ambientes sedimentarios pueden estar igualmente presentes. Es el caso de los fondos limosos con vegetación (alrededor de 30 m) correspondientes a las margas de Bou Hamza (Segangane).

Palabras clave: Briozoarios, biofacies, Mioceno Superior, Noreste de Marruecos, paleoecología.

	Cg	Sb	M	Ca	B1	B2	B3	B4	B5
Membraniporiformes									
<i>Annectocyma arcuata</i> (Canu & Bassler, 1929)	0	2	0	0	0	3	3	2	0
<i>A. major</i> (Johnston, 1847)	1	2	2	0	0	2	1	2	1
<i>Arthropoma cecili</i> (Savigny-Audouin, 1826)	1	1	0	0	0	1	0	1	0
<i>Calloporina decorata</i> (Reuss, 1848)	0	3	0	1	0	1	1	1	1
<i>Chaperia annulus</i> (Manzoni, 1870)	0	2	0	1	0	1	0	0	0
<i>Chorizopora brongniarti</i> (Savigny-Audouin, 1826)	1	1	2	1	0	3	3	3	1
<i>Conopeum reticulum</i> (Linné, 1767)	1	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Copidozoum planum</i> (Hincks, 1880)	1	1	0	0	0	0	1	2	1
<i>Crassimarginatella solidula</i> (Hincks, 1860)	1	1	0	0	0	3	3	2	0
<i>Cryptosula pallasiana</i> (Moll, 1803)	0	1	2	0	1	1	0	0	0
<i>Diplosolen obelium</i> (Johnston, 1838)	0	1	0	0	0	1	3	3	1
<i>Distansescharella seguenzai</i> Cipolla, 1921	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Electra monostachys</i> (Busk, 1854)	0	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Escharella octodentata</i> (Hincks, 1880)	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>E. variolosa</i> (Johnston, 1838)	0	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>E. ventricosa</i> (Hassall, 1848)	0	1	0	0	0	0	1	0	2
<i>Escharina duertrei</i> (Savigny-Audouin, 1826)	1	2	0	0	0	0	1	1	2
<i>E. vulgaris</i> (Moll, 1803)	1	1	0	0	0	1	1	2	2
<i>Escharoides coccinea</i> (Abildgaard, 1806)	1	3	0	1	0	1	2	2	1
<i>Figularia figularis</i> (Johnston, 1847)	1	2	0	0	0	3	2	3	1
<i>Hagiosynodos latus</i> (Busk, 1856)	1	1	1	1	0	2	0	0	0
<i>Herentia hyndmanni</i> (Johnston, 1847)	1	0	0	0	0	0	1	1	2
<i>Hincksina flustroides</i> (Hincks, 1877)	0	1	0	0	0	2	2	1	1
<i>Hippoporina pertusa</i> (Esper, 1797)	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Lichenopora hispida</i> (Fleming, 1828)	0	2	1	1	0	2	0	2	1
<i>Micropora coriacea</i> (Johnston, 1847)	1	1	0	0	0	2	0	3	1
<i>Microporella ciliata</i> (Pallas, 1766)	1	2	2	0	0	2	1	2	2
<i>M. coronata</i> (Savigny-Audouin, 1826)	1	2	0	0	0	1	0	1	0
<i>Mollia patellaria</i> (Moll, 1803)	1	1	0	0	0	1	2	1	0
<i>Onychocella angulosa</i> (Reuss, 1848)	2	2	3	1	0	1	1	1	0
<i>Parellisina curvirostris</i> (Hincks, 1862)	0	1	0	0	0	0	0	2	1
<i>Plagioecia patina</i> (Lamarck, 1816)	0	3	0	1	0	1	2	3	0
<i>P. platydiscus</i> Harmelin, 1976	0	1	0	0	0	3	0	0	0
<i>P. sarniensis</i> (Norman, 1864)	1	1	1	0	0	1	1	3	0
<i>Prenantia cheilostoma</i> (Manzoni, 1869)	0	1	0	0	0	2	2	2	0
<i>Puellina cassidainsis</i> (Harmelin, 1984)	0	2	0	0	0	0	1	0	2
<i>P. pedunculata</i> Gautier, 1956	1	1	0	0	0	1	3	2	2
<i>P. picardi</i> Harmelin, 1988	1	2	0	1	0	1	0	1	1
<i>Reptadeonella violacea</i> (Johnston, 1847)	1	1	0	0	0	3	0	3	0
<i>Ramphonotus minax</i> (Busk, 1860)	0	2	0	1	0	0	0	1	1
<i>Rosseliana rosseli</i> (Savigny-Audouin, 1826)	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Schizobrachiella sanguinea</i> (Norman, 1868)	0	1	1	0	0	1	1	1	0
<i>Schizomavella auriculata</i> (Hassall, 1842)	0	1	1	1	0	3	2	3	2
<i>Schizoporella longirostris</i> Hincks, 1886	1	1	1	1	0	3	0	2	1
<i>Schizotheca fissa</i> (Busk, 1856)	1	1	1	1	0	2	1	2	0
<i>Tubulipora plumosa</i> Harmer, 1898	0	1	0	0	0	3	1	0	0
Celleporiformes									
<i>Celleporina costazi</i> (Savigny-Audouin, 1826)	2	2	1	2	0	2	0	0	0
<i>Turbicellepora coronopus</i> (Wood, 1844)	0	1	2	2	0	0	2	2	1
Cellariiformes									
<i>Cellaria fistulosa</i> Auct	0	3	0	2	0	0	2	2	0
<i>C. normani</i> Hastings, 1949	0	1	0	0	0	1	3	1	2
<i>C. salicornioides</i> Lamouroux, 1816	1	2	3	1	0	0	2	0	1
<i>Margaretta cereoides</i> (Ellis & Solander, 1786)	0	1	3	1	0	2	3	0	0
<i>Scrupocellaria scruposa</i> (Linné, 1758)	0	1	1	0	0	0	2	2	0
Vinculariiformes									
<i>Annectocyma arcuata</i> (Harmelin, 1976)	0	1	2	0	0	0	0	1	1
<i>Diporula verrucosa</i> (Peach, 1868)	0	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Froncipora verrucosa</i> (Lamouroux, 1821)	0	3	0	1	0	0	1	3	0
<i>Hornera frondiculata</i> Auct	0	3	0	2	0	0	1	3	1
<i>Idmidronea atlantica</i> (Forbes in Johnston, 1847)	0	3	0	0	0	2	3	2	1
<i>Meccynoecia proboscidea</i> (Milne-Edwards, 1838)	0	2	2	1	0	1	0	2	0
<i>Myriapora truncata</i> (Pallas, 1766)	2	3	0	3	0	1	3	1	0
<i>Omalosecosa ramulosa</i> (Linné, 1767)	0	2	0	0	0	0	2	1	0
<i>Palmiskenia skenei</i> (Ellis & Solander, 1786)	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Tervia irregularis</i> (Meneghini, 1845)	0	3	0	1	0	0	3	3	3
<i>Tessaradoma boreale</i> (Busk, 1860)	0	2	0	0	0	0	0	1	2
Bilamellaires									
<i>Adeonella polystomella</i> (Reuss, 1848)	0	3	0	1	0	0	2	0	0
<i>Porella colleti</i> (Jullien, 1903)	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Schizotheca serratumargo</i> (Hinks, 1886)	0	2	0	1	0	1	1	1	0
<i>Smittina cervicornis</i> (Pallas, 1766)	1	2	0	0	0	0	3	2	1

Tableau 1. Listes des espèces actuelles connues dans les biofacès du Miocène Supérieur du NE du Maroc et catégories de biotopes correspondant à leur distribution actuelle en Méditerranée. Cg: Conglomérats, Sb: Sables biotétritiques, M: Marnes, Ca: Calcaires à algues. Pour les biotopes actuels (B1 à B5), voir le texte.

ANALYSE PALÉOÉCOLOGIQUE DES BIOFACIÈS À BRYOZOAIRES

MÉTHODES D'ANALYSE

Pour déterminer le cadre environnemental de chaque biofaciès, une comparaison avec les différents biotopes en Méditerranée occidentale (Harmelin, 1976) a été tentée au moyen de la répartition des formes zoariales et de la distribution écologique des espèces vivant encore actuellement en Méditerranée, soit 68 espèces au total (Tableau 1). Une telle comparaison nécessite *a priori* une analyse détaillée des thanatocénoses actuelles, insuffisamment exploitées jusqu'à présent, pour appréhender les résultats taphonomiques.

Selon la nature du substrat et la profondeur, cinq types de biotopes fréquentés par les bryozoaires, ont été considérés:

Biotope B1: habitats superficiels, dessalés ou non, à algues photophiles et surplombs, 0-5 m.

Biotope B2: fonds à petits substrats (blocs, galets, sous-strate de l'herbier de Posidonies), 5-30 m.

Biotope B3: substrats rocheux, coralligènes et consolidés, 25-80 m.

Biotope B4: Fonds détritiques côtiers avec petits substrats, 40-100 m.

Biotope B5: fonds détritiques du large, 105-300 m.

Les similitudes entre les biofaciès à bryozoaires du Miocène Supérieur du Maroc et les 5 biotopes actuels de la Méditerranée occidentale sont appréciées au moyen d'un coefficient de similarité, le coefficient de Kojumdgieva (Kojumdgieva, 1976; Pouyet et David, 1987):

$$K = (Ca\% + Cb\%)/2, \text{ avec } Ca\% = (C/A) 100 \text{ et } Cb\% = (C/B) 100; \\ \text{avec } A = \text{nombre d'espèces de l'assemblage a,}$$

B = nombre d'espèces de l'assemblage b,
C = nombre d'espèces communes aux deux assemblages.

Les variables mises en jeu dans cette comparaison sont également soumises à deux techniques statistiques multidimensionnelles: l'analyse factorielle des correspondances ("factor Analysis") et la classification hiérarchique ("Cluster Analysis"). Le logiciel utilisé dans ce type d'analyse est le "Statgraphics Statistical Graphics System" (Version 5.0, 1991).

Méthode de la distribution écologique des espèces vivant encore actuellement

Pour chaque espèce vivant encore actuellement, nous avons d'abord établi sa répartition et son abondance relative suivant les biotopes concernés (Tableau 1). En premier temps, nous avons calculé le coefficient K qui exprime les sommes en pourcentage des espèces de chaque assemblage présentes dans les différents biotopes (Tableau 2). Ainsi, 50 % pour le biotope B5 dans le biofaciès des marnes signifie que la moitié des espèces de cet assemblage peut être trouvée dans le biotope B5. La même méthode a été utilisée par Harmelin *et al.* (1989) pour préciser le biotope de l'espèce *Distanses-charella seguenzai* Cipolla, 1921.

L'analyse factorielle des correspondances est réalisée à partir de 68 espèces et 9 variables (4 biofaciès et 5 biotopes). Ce sont les valeurs de l'abondance relative de chaque espèce qui interviennent dans l'élaboration des structures de l'analyse et qui sont codées de la manière suivante (Tableau 1):

0: espèce absente; 1: rare (1 à 10 colonies ou

Méditerranée Maroc	biofaciès biotopes				
	biotope B1	biotope B2	biotope B3	biotope B4	biotope B5
conglomérats N = 29	3,4	79,3	62,1	86,2	51,7
sables biodétritiques N = 66	4,5	63,6	65,2	77,3	51,5
marnes N = 20	5	80	70	75	50
calcaires à algues N = 25	-	68	72	72	48

Tableau 2. Distribution des espèces actuelles selon les cinq biotopes en Méditerranée actuelle (les chiffres correspondent au K, exprimant le pourcentage des espèces de chaque biofaciès pouvant être trouvées dans les différents biotopes). N = nombre d'espèces encore actuelles dans chaque biofaciès.

biofaciès biotopes		biofaciès du Miocène Supérieur du Maroc				biotopes actuels de la Méditerranée				
		Cg N=65	Sb N=196	M N=33	Ca N=81	B1 N=6	B2 N=134	B3 N=160	B4 N=152	B5 N=98
Encroûtants	Membraniporiformes	84,6	66,3	60,6	60,5	83,3	70,2	61,9	64,5	66,3
	Celléporiformes	3,1	5,1	6,1	4,9	-	7,5	6,3	5,3	3,1
Érigées souples	Cellariiformes	4,6	5,1	21,2	9,9	16,7	11,9	13,1	7,9	7,1
	Caténicelliformes	-	0,5	-	-	-	-	-	-	-
Érigées rigides	Vinculariiformes	3,1	14,7	9,1	17,3	-	6,7	11,2	15,1	17,3
	Bilamellaires	4,6	6,6	3	4,9	-	0,7	3,1	3,3	3,1
	Rétéporiformes	-	1,5	-	2,5	-	3	4,4	3,9	3,1
Encroûtants		87,7	71,4	66,7	65,4	83,3	77,7	68,2	69,8	69,4
Érigées souples		4,6	5,6	21,2	9,9	16,7	11,9	13,1	7,9	7,1
Érigées rigides		7,7	22,8	12,1	24,7	-	10,4	18,7	22,3	23,5

Tableau 3. Proportion relative (pourcentage de nombre d'espèces) des catégories de formes zoariales, et des espèces encroûtantes, érigées souples et érigées rigides dans les différents biofaciès (Cg, Sb, M, Ca) et biotopes (B1 à B5). N = nombre total des espèces.

fragments de colonies); 2: moyennement abondante (11 à 50); 3: abondante (plus de 50).

Les résultats obtenus sont présentés sous forme d'une projection des espèces et des variables sur le premier plan factoriel qui représente à lui seul presque 50% de l'inertie totale, pourcentage qui permet une interprétation satisfaisante. Nous avons simultanément présenté ces résultats sous forme d'un dendrogramme issu d'une classification ascendante hiérarchique (Fig. 2B) qui met également en valeur les similitudes entre les biofaciès miocènes et les biotopes actuels.

Méthodes d'analyse des formes zoariales

Au point de vue des formes zoariales, sept types zoariaux regroupés en trois catégories ont été retenus:

- Encroûtants: membraniporiformes, celléporiformes.
- Erigées souples: cellariiformes, caténicelliformes.
- Erigées rigides: vinculariiformes, bilamellaires, rétéporiformes.

Le calcul des proportions relatives de ces différen-

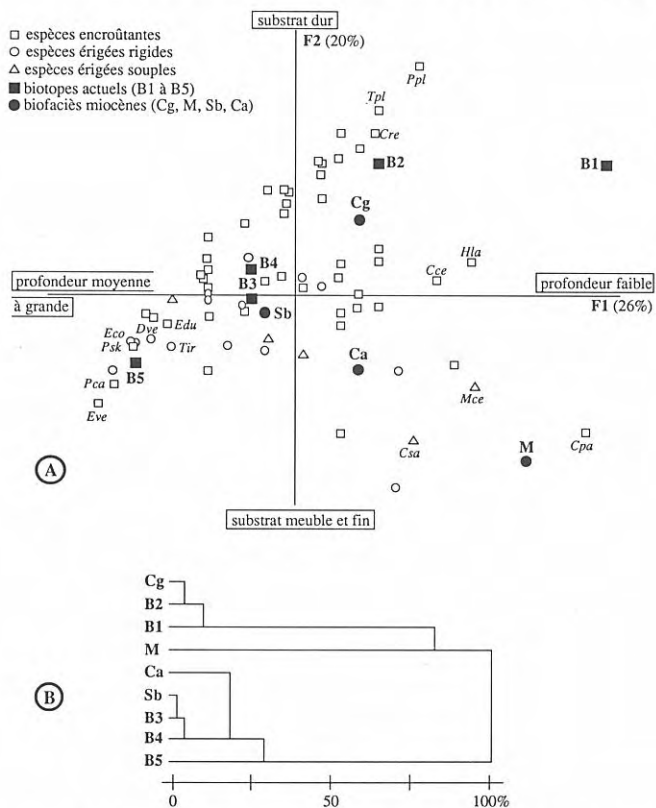


Figure 2. Analyse statistique multidimensionnelle des espèces actuelles connues dans le Miocène Supérieur du NE du Maroc avec indication des faciès sédimentaires miocènes (Cg, Sb, Ca, M) et actuels (B1 à B5). A: Analyse des correspondances (facteurs 1 et 2). B: Classification ascendante hiérarchique. Cpa: *Cryptosula pallasiana*, Csa: *Cellaria salicornioides*, Mce: *Margaretta cereoides*, Cco: *Celleporina costazi*, Hla: *Hagiosynodos latus*, Cre: *Conopeum reticulum*, Tpl: *Tubulipora plumosa*, Ppl: *Plagioecia platidiscus*, Edu: *Escharina dutertrei*, Dve: *Diporula verrucosa*, Tir: *Terzia irregularis*, Eoc: *Escharella octodentata*, Psk: *Palmiskenia skenei*, Pca: *Puellina cassidainis*, Eve: *Escharella ventricosa*.

tes formes zoariales (Tableau 3) porte sur l'ensemble des espèces répertoriées dans les quatre biofaciès et les cinq biotopes méditerranéens actuels (les formes non fossilisées ont été exclues). Les résultats ainsi obtenus sont projetés sur un diagramme triangulaire où chaque point correspond aux proportions relatives de trois catégories de formes zoariales (Fig. 3). Ainsi plus les points sont rapprochés, plus la similitude est forte. Par exemple, les proportions relatives des trois catégories zoariales obtenues dans le biofaciès des sables biodétritiques (Sb) ressemblent beaucoup plus à celles calculées dans les biotopes B4 et B5 que dans les autres; les points correspondants sur le diagramme sont très voisins. Tandis que les assemblages des conglomérats (Cg) donnent des proportions qui s'inscrivent dans l'aire la plus proche des biotopes B1 et B2. Les données sur la distribution écologique des espèces dans les biotopes méditerranéens actuels sont extraites principalement de Gautier (1962), Hermelin (1976) et Zabala (1986).

ANALYSE DES RÉSULTATS

La plupart des espèces encore actuelles connues dans les biofaciès sont réparties dans plusieurs biotopes, surtout dans les biotopes B2, B3 et B4, montrant une certaine équivalence écologique (disponibilité des supports, niveaux bathymétriques voisins...). Mais le calcul de K entre les biofaciès et les biotopes pris deux à deux permet cependant de repérer un certain degré de parenté (Tableau 2). Au niveau des formes zoariales (Tableau 3), on note la prédominance et la répartition sensiblement égale des encroûtants, aussi bien dans les différents biofaciès (64,6% à 87,2%) que dans les biotopes actuels (68,2% à 83,3%), cela témoigne donc de la présence suffisante de supports. Les proportions spécifi-

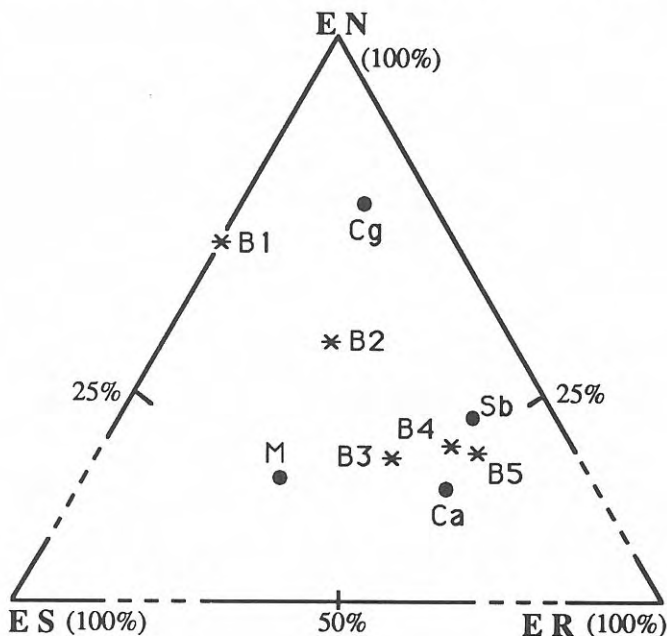


Figure 3. Diagramme triangulaire Encroûtants (EN)-Erigées Rigides (ER)-Erigées Souples (ES). Cg, Sb, M, Ca, correspondent aux biofaciès (voir Tableau 3); B1 à B5 aux biotopes (voir texte).

ques des formes érigées souples et érigées rigides sont par contre moins homogènes, permettant alors d'obtenir une image du contexte environnemental de chaque biofaciès, qui complète les résultats obtenus au niveau des distributions spécifiques.

L'analyse factorielle des correspondances des espèces du Miocène Supérieur du Maroc nord-oriental et qui vivent encore actuellement dans les principaux biotopes méditerranéens est présentée sur la Fig. 2. Le facteur F1 (26 %) sépare du côté positif les espèces sténobathes de faibles profondeurs (0-55 m environ); *Cryptosula pallasiana*, *Hagiosynodos latus*, *Plagioecia platydiscus*, *Tubulipora plumosa*, *Conopeum reticulum* des espèces de moyennes à grandes profondeurs telles que; *Tervia irregularis*, *Puellina cassidainis*, *Palmiskenia skenei*, *Escharella octodentata*, *Escharella ventricosa*, projetées sur la partie négative. Le long de ce facteur on note ainsi un arrangement ordonné des espèces selon la bathymétrie. La représentation simultanée des biotopes actuels confirme cette constatation. Le facteur F1 représente alors la profondeur. A cet arrangement bathymétrique, croissant de l'extrémité positive à l'extrémité négative de F1, nous pouvons alors rapprocher l'ordre **M-Cg-Ca-Sb** pour les biofaciès.

Le facteur F2 (20 %) pourrait par contre représenter la nature de substrat. Le pôle positif est occupé par un nuage de points formé d'une association d'espèces encroûtantes qui peuplent des habitats peu profonds et à substrats durs (galets, tests...). La plupart de ces espèces sont récoltées dans le biofaciès conglomératique (**Cg**). Le pôle négatif regroupe de rares espèces parmi lesquelles apparaissent des formes érigées souples (*Cellaria salicornioides*, *Margaretta cereoides*...). Tel assemblage semble indiquer un fond vaseux à débris organogènes; il ressemble à celui récolté dans le biofaciès des marnes (**M**) de Bou Hamza (Segangane). Au milieu de l'axe F2 se projette un nombre important d'espèces, dominées toujours par les encroûtants et auxquels s'ajoutent une proportion notable des érigés rigides. Cette association d'espèces caractérise des fonds détritiques grossiers relativement profonds. C'est à ce niveau où s'inscrit le biofaciès des sables biodétritiques (**Sb**).

Les données écologiques indiquées sur le plan factoriel F1 × F2 montre également un regroupement plus ou moins évident entre les biofaciès et les biotopes. On trouve ainsi, dans la partie positive des deux facteurs, le biofaciès des conglomérats (**Cg**) associé aux biotopes B1 et surtout B2, et qui s'opposent nettement au groupe (**Sb-B3-B4-B5**) projeté dans le quadrant négatif. Le biofaciès des marnes (**M**) est isolé du reste des biofaciès/biotopes, sur le côté $F1 > 0 \times F2 < 0$. Il s'agit vraisemblablement d'un biotope distinct abritant une faune particulière. Quant au biofaciès des calcaires à algues (**Ca**), il montre une tendance à se rapprocher beaucoup plus du groupe (**Sb-B3-B4**) que des autres.

Les rapports de similitudes entre les biofaciès et les biotopes sont évalués également à l'aide d'une classification ascendante hiérarchique. L'analyse du dendrogramme correspondant (Fig. 2B) montre clairement les similitudes. Il met en évidence 3 grands groupes d'environnements sédimentaires:

— Le premier groupe est formé de **Cg**, **B1** et **B2** et indique des milieux peu profonds à substrats durs.

— Le deuxième groupe comportant seulement les

marnes (**M**) qui représentent un milieu également peu profond et à sédimentation fine.

— Le troisième groupe est constitué de **Ca**, **Sb**, **B3**, **B4** et **B5**, il correspond à des fonds sédimentaires variés, relativement profonds et à texture plus ou moins grossière. A l'intérieur de ce dernier groupe, on peut distinguer à un niveau hiérarchique inférieur 3 sous-groupes: (**Ca**), (**Sb-B3-B4**) et (**B5**).

Les conglomérats

Les deux niveaux conglomératiques renfermant des bryozoaires appartiennent au Tortonien supérieur du bassin de Boudinar (Houzay in Guillemain et Houzay, 1982; Kharrim, 1987). 23 espèces récoltées dans le conglomérat gris à Beni Bou Yacoub et 54 dans le conglomérat basal à Moulay El Arbi. A l'exception d'un seul spécimen de *Smittina cervicornis*, espèce bilamellaire conservée par une large base de fixation, toutes les espèces du gisement de Beni Bou Yacoub sont membraniporiformes. Celles-ci occupent exclusivement les faces inférieures des galets. Une luminosité intense, ainsi qu'une forte sédimentation et une active énergie des eaux peuvent être limitantes pour ce type d'habitats cryptiques. Il n'y a aucune espèce profonde, et les espèces peu profondes sont relativement abondantes avec prédominance de *Biflustra savarti*, *Onychocella angulosa* et *Micro-porella coronata*. Ce type de biofaciès peut donc correspondre à une profondeur faible (10-30 m).

Dans le gisement conglomératique de Moulay El Arbi, le nombre d'espèces de bryozoaires est nettement supérieur à celui du conglomérat précédent avec seulement 10 espèces communes. Les membraniporiformes sont toujours dominants (78 %), fixés sur les nombreuses coquilles de *Glycymeris* et les fragments de gros Pectinidés. Le reste est composé de celléporiformes, vinculariiformes et lunulitiformes, avec respectivement 3,7 % des espèces et 5,5 % pour les cellariiformes et bilamellaires. Les espèces encore actuelles, connues dans ce gisement en particulier, sont fréquentes dans les fonds détritiques côtiers (40-100 m) et dans les biotopes infralittoraux (5-30 m), avec des proportions respectives de 86,2 % et 79,3 %. Certaines d'entre elles sont strictement littorales, vivant dans les 50 premiers mètres. C'est le cas de *Conopeum reticulum* et d'*Hagiosynodos latus*. Les distributions spécifiques selon les catégories zoariales situent également l'assemblage dans ce type de biotopes infralittoraux (Fig. 3). Le biotope de cet assemblage fossile peut donc correspondre à un fond détritique grossier relativement peu profond (20-50 m), parcouru par des courants et riche en petits substrats favorisant le développement des membraniporiformes.

Les sables biodétritiques

17 gisements différents ont été regroupés sous ce terme de sables biodétritiques, correspondant en réalité à des faciès et à des biotopes variés. En effet trois types de faciès peuvent être alors distingués:

Les sables biodétritiques de base: A l'exception des gisements de Tit-n-Tazart (Kert) et d'Ait Hossein (Segangane), interstratifiés dans la série messinienne, les dix autres gisements classés dans cette catégorie des faciès

correspondent tous à des formations de base, reposant sur le substratum directement ou par l'intermédiaire d'un conglomérat et affleurant en bordures des bassins. Il s'agit des gisements de Lari Oussardoun et de Sidi Haj Youssef (Boudinar), Aït-Amar, Irhazène, Amekranet et Idorhotsène (Melilla), Tela Akcha, Berghut et Ichemlalène (Kert) et le gisement de Jbel Lambignat (Kebdana). Ces gisements, très homogènes par leurs caractères paléontologiques et faciologiques, sont les plus riches en organismes divers et particulièrement en bryozoaires, avec 190 espèces au total. Les différences observées entre ces gisements portent essentiellement sur la diversité spécifique des bryozoaires, surtout au niveau des formes encroûtantes. Le facteur substrat peut donc être à l'origine de ces variations qui peuvent aussi être dues aux conditions de fossilisation et d'échantillonnage.

Dans ce stock important, les 66 espèces actuelles peuvent fréquenter les cinq biotopes concernés, mais avec une forte proportion d'espèces (77,3 %) trouvées dans les fonds détritiques côtiers avec petits substrats (40-100 m) et une bonne représentation des espèces occupant les biotopes infralittoraux et les fonds rocheux (Tableau 2). Cette faune bryozoologique regroupe les huit formes zoariales, largement dominées par les encroûtants (71,4 %), mais les érigées rigides sont relativement bien représentées (22,8 %), proportions similaires à celles qu'on peut trouver dans les biotopes détritiques côtiers et du large (Tableau 3, Fig. 3). Tout semble indiquer pour ce type de faciès un biotope des fonds détritiques riches en petits substrats, situés à environ 100 m de profondeur.

Les sables coquilliers meubles: 3 niveaux peuvent être intégrés dans ce deuxième type de faciès sableux.

— Les deux lentilles sableuses, visibles au sommet des marnes messiniennes, à Irhachamène et à Talilit (Boudinar). Elles se présentent comme des accumulations riches en mollusques, surtout les gastéropodes, et contiennent une faune de bryozoaires moins variée que dans le faciès précédent; 25 espèces récoltées à Irhachamène, dominées par les nombreux petits fragments de *Schizostomella* aff. *grinzingensis* David et Pouyet, 1976, et seulement 6 espèces, toutes fixées sur les valves d'huîtres, à Talilit.

— La plupart des espèces actuelles présentent un maximum de répartition bathymétrique dans les 80 premiers mètres. Parmi elles, *Conopeum reticulum*, *Cryptosula pallasiana* et *Hagiosynodos latus* sont des espèces superficielles. Au niveau des catégories zoariales, les membraniporiformes sont fortement prédominants (environ 80 %). Cet assemblage fossile pourrait donc être issu d'un biotope déritique peu profond (30-60 m) et accumulé, suite à une tempête, dans des niveaux relativement profonds.

— Le troisième niveau coquillier étudié est celui d'Idoudouhane, localisé dans la région sud du bassin de Melilla. Il s'agit d'un mince horizon de sables argileux riche en coquilles de *Megerlia truncata*. Les bryozoaires sont relativement peu nombreux (18 espèces) et se distinguent nettement des niveaux précédents par l'abondance de fragments de colonies érigées rigides (4) appartenant surtout à *Phoceana? pliocenica* Pouyet, 1978, *Mecynoecia proboscidea* et *Tervia irregularis*. Les membraniporiformes sont représentés par de rares spécimens appartenant à 10 espèces. Le reste de la faune est

composé de 1 celléporiforme (*Turbicellepora coronopus*) et de 3 cellariiformes dont *Cellaria salicornioides* abondant.

La profondeur correspondant à ce peuplement était probablement un peu plus grande que celle du peuplement précédent, mais elle ne devait pas être inférieure à 60 m (limite supérieure de l'intervalle bathymétrique de *Tervia irregularis*). Cela pourrait correspondre au reste d'une paléobiocénose ayant vécu sur un fond rocheux (base du récif corallien avoisinant?).

Les sables marneux: A Tanout-er-Roummane (Segangane), la série messinienne comporte dans sa partie médiane un dépôt de sables marneux jaunes qui se repère sur l'affleurement par des bancs et des lentilles d'huîtres et de Pectinidés. Ce faciès est par contre très pauvre en bryozoaires, 7 espèces seulement. A l'exception d'un rare membraniporiforme (*Biflustra savarti*), tous sont des cellariiformes, assez bien représentés par de nombreux petits fragments. La prépondérance de ces formes érigées souples semble indiquer un milieu littoral agité et à taux de sédimentation moyen à élevé, empêchant l'installation des encroûtants sur les nombreuses coquilles d'huîtres et de Pectinidés disponibles comme supports. Les sables marneux, affleurant juste au-dessus du conglomérat tortonien à Moulay El Arbi (Boudinar), ont fourni 12 espèces de bryozoaires dont le mauvais état de conservation laisse penser à un remaniement. La quasi-totalité de ces espèces sont présentes dans le conglomérat sous-jacent.

Les marnes

Bien que très développé dans cette région nord-est du Maroc, le faciès marneux paraît le moins riche en bryozoaires, même dans le cas où les supports, généralement sous forme de valves de Pectinidés, sont suffisamment présents. Seuls deux niveaux contiennent des bryozoaires.

Bou Hamza (Segangane): Ce gisement, intercalé entre deux formations cinéritiques, a fourni un assemblage de 29 espèces, bien conservées et largement dominées par un cellariiforme, *Margaretta cereoides*, dont les nombreux fragments parsèment la surface de l'affleurement, par *Calpensia calpensis* qui se présente fréquemment sous forme de colonies globuleuses de différente taille (1 à 15 cm de diamètre), utilisant souvent des agrégats de particules organo-détritiques pour leur développement, et par *Onychocella angulosa*. Dans ce gisement, relativement pauvre en supports durs, on note un affrontement très aigu entre les espèces encroûtantes, surtout entre *Calpensia calpensis* et *Onychocella angulosa*, avec une dominance nette de cette dernière. Celli-ci se développe même sur les colonies subsphériques de *Calpensia calpensis*. D'assez nombreuses autres formes unilamellaires encroûtantes se présentent en plus sous forme de colonies ou fragments détachés de leur support: *Lichenopora hispida*, *Biflustra savarti texturata*, *Cryptosula pallasiana*, *Umbonula macrocheila*, *Microporella ciliata*... Une végétation sous-marine devait donc exister dans ce milieu.

La comparaison de cet assemblage fossile avec les principaux biotopes en Méditerranée occidentale actuelle, montre une forte proportion des espèces encore vivantes (80 %) pouvant fréquenter les biotopes infralittoraux. En ce qui concerne les catégories zoariales, les

encroûtants (membraniporiformes et celléporiformes) sont prédominants avec 66,7%, mais les cellariiformes sont bien représentés tant qualitativement (21,2%) que quantitativement, traduisant une circulation importante des eaux. Le biotope correspondant le mieux à cet assemblage fossile semble être un fond vaseux à végétaux sous-marins, situé à environ 30 m de profondeur, équivalent au biotope à herbier de Posidonies où *Margaretta cereoides* abonde aussi.

Oued Medouar (Melilla): Dans la partie supérieure d'une formation de marnes argileuses, affleurant sur la rive sud de l'Oued Medouar, apparaît un horizon où on trouve une petite macrofaune de bivalves et de bryozoaires. Ces derniers, moins nombreux, comptent seulement 11 espèces dont 6 encroûtants (4 membraniporiformes et 2 celléporiformes), 2 vinculariiformes et 3 cellariiformes. Le nombre d'espèces communes entre ces deux assemblages fossiles est de 8, soit une similarité de 50%. Une similarité de même ordre existe aussi entre ce niveau et celui d'Idoudouhane, à proximité duquel il se trouve. Dans ces deux derniers niveaux, on

note une assez bonne représentation de l'espèce sténobathe de profondeur moyenne, *Tervia irregularis*, qui manque toutefois dans l'assemblage des marnes de Bou Hamza (Segangane). Les autres espèces actuelles, connues dans ce niveau de l'Oued Medouar, présentent un maximum de répartition verticale entre 20 et 80 m. Les caractéristiques de ce niveau, marqué surtout par une faible diversité des bryozoaires mais aussi de mollusques (8 bivalves et 3 gastéropodes) et par une dispersion de ces organismes dans un sédiment fin et riche en microfaunes planctoniques, permettent de supposer une accumulation. Celle-ci est formée par des éléments organo-détritiques, surtout les bryozoaires, qui proviennent probablement d'un milieu identique à ceux du niveau d'Idoudouhane, c'est-à-dire un fond rocheux situé à environ 60-80 m de profondeur.

Les calcaires à algues

Malgré les différences dans la composition spécifique, pouvant résulter en grande partie des conditions

Conglomérats : Beni Bou Yacoub	Habitat cryptique sous des pierres accumulées (10-30 m). Énergie forte, éclaircissement intense, taux de sédimentation élevé.
Moulay El Arbi-1	Fond détritique grossier à <i>Glycymeris</i> (20-50 m). Énergie modérée.
Sables biodétritiques : sables biodétritiques de base	Fond détritique riche en petits substrats. Profondeur environ 100 m, énergie modérée, taux de sédimentation faible à modéré.
lentilles de sables coquilliers de Boudinar	Accumulation à assemblage des fonds détritiques côtiers peu profond (30-60 m).
sables à <i>Megerlia truncata</i> d'Idoudouhane	Accumulation à assemblage reflétant un fond rocheux (60-80 m).
sables marneux de Tanout-er- Roummane	Habitat infralittoral à bancs d'Huîtres. Énergie et taux de sédimentation élevés.
Marnes Bou Hamza (Segangane)	Fond vaseux à tapis végétal. Profondeur environ 30 m, énergie forte, sédimentation fine moyenne à élevée.
Oued Medouar (Melilla)	Accumulation à assemblage des fonds rocheux (60-80 m).
Calcaires à algues	Fonds de débris organogènes concrétionnés (30-60 m). Courants modérés, taux de sédimentation faible.

Tableau 4. Biotopes et principaux facteurs écologiques correspondant au différents biofaciès distingués dans le Miocène Supérieur du Maroc nord-oriental.

de fossilisation et d'échantillonnage, les 3 niveaux de calcaires à algues; Moulay El Arbi (Boudinar), Sidi Mimoun et Iberkanène (Kebdana), montrent des ressemblances assez marquées. Outre les algues corallinacées qui constituent l'essentiel de la roche, les bryozoaires sont moyennement représentés (81 espèces), dominés par *Myriapora truncata*, espèce vivant actuellement en abondance dans les fonds coralligènes, entre 30 et 60 m (Gautier, 1962) 72 % des espèces actuelles connues dans ce biofaciès, se rencontrent également dans ce type de biotope, mais aussi dans le biotope des fonds détritiques côtiers. De même, la distribution des catégories zoariales est à peu près similaire à celle obtenue pour les deux types de biotopes, avec une nette dominance des encroûtants et une bonne représentation des érigés rigides (Tableau 3, Fig. 3). Il semble donc que le milieu correspondant à ce biofaciès soit un fond de débris organogènes concrétionnés, situé en position intermédiaire entre les fonds rocheux et les fonds détritiques côtiers, à environ 30-60 m de profondeur.

CONCLUSION

L'analyse comparée des biofaciès à bryozoaires rencontrés dans le Miocène Supérieur du NE du Maroc avec les principaux biotopes en Méditerranée actuelle, a permis de repérer plusieurs types de biotopes, s'étendant depuis le littoral jusqu'à environ 100 m de profondeur (Tableau 4).

Le mieux représenté, tant horizontalement que verticalement, est le fond détritique à petits substrats, caractérisé par une grande diversité spécifique. Les fonds rocheux, disponibles pour les bryozoaires, sont représentés par des habitats variés: habitat à galets accumulés (conglomérat de Beni Bou Yacoub-Boudinar), débris organogènes consolidés (calcaires à algues) et parois récifales? Ce dernier type de fonds rocheux n'est pas observable directement mais il semble être à l'origine de certains assemblages fossiles transportés et accumulés sous forme d'horizons dans le milieu environnant (assemblages fossiles des sables argileux à *Megerlia truncata* d'Idoudouhane et l'horizon des marnes argileuses de la rive sud de l'Oued Medouar). Chacun de ces habitats rocheux renferme une association d'espèces et de formes zoariales caractéristiques. D'autres types de biotopes peuvent être également présents. Ils sont rares et très localisés. C'est le cas des fonds vaseux à tapis végétal correspondant aux marnes de Bou Hamza (Segangane).

Compte tenu de l'âge de ces différents biofaciès étudiés dans le Miocène Supérieur du NE du Maroc, les sables biodétritiques, les marnes et les calcaires construits à algues appartiennent au cycle Messinien, alors que seul le biofaciès des conglomérats est attribué au Tortonien supérieur. On peut donc remarquer que c'est la mer messinienne qui a offert des fonds sédimentaires variés et favorables au développement des bryozoaires et autres faunes benthiques associées.

BIBLIOGRAPHIE

- Ben Moussa, A. 1991. *Les Bivalves néogènes des secteurs occidental et oriental du Maroc septentrional. Biostratigraphie, paléobiogéographie et paléocéologie*. Thèse Doctorat. d'Etat, Université. Claude Bernard-Lyon I, 1-295 (Inédit).
- El Hajjaji, Kh. 1992. Les Bryozoaires du Miocène supérieur du Maroc nord-oriental. *Documents des Laboratoires de Géologie*, Lyon, **123**, 1-355.
- Gautier, Y. V. 1962. Recherches écologiques sur les Bryozoaires Chilostomes en Méditerranée occidentale. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, Marseille, **24**, 38, 1-434.
- Guillemin, M. et Houzay, J. P. 1982. Le Néogène post-nappes et le Quaternaire du Rif nord-oriental. Stratigraphie et tectonique des bassins de Melilla, du Kert, de Boudinar et du Piedmont des Kebdana. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, Rabat, **314**, 7-238.
- Harmelin, J. G. 1976. Le sous-ordre des Tubaliporina (Bryozoaires Cyclostomes) en Méditerranée. *Mémoire de l'Institut. Océanographique de Monaco*, **10**, 1-326.
- Harmelin, J. G., Boronat, J., Moissette, P. et Rosso, A. 1989. *Distansescharella seguenzai* Cipolla, 1921 (Bryozoa, Cheilostomata), nouvelles données morphologiques et écologiques tirées de spécimens fossiles (Miocène, Pliocène) et actuels de Méditerranée. *Geobios*, Lyon, **22**, 485-501.
- Kharrim, M. R. 1987. *Pectinidés du Néogène du bassin de Boudinar (Rif oriental, Maroc)*. Thèse Doctorat. 3ème cycle, Université. Claude-Bernard, Lyon, I, 1-168 (inédit).
- Kojumdgieva, E. 1976. Paléocéologie des communautés des Mollusques du Miocène en Bulgarie du Nord-Ouest. I-Méthodes et généralités. *Geologia Balcanica*, Sofia, **4**, 1, 31-32.
- Morel, J. L. 1987. *Évolution récente de l'orogénèse rifaine et de son avant-pays depuis la fin de la mise en place des nappes (Rif, Maroc)*. Thèse d'Etat. in: *Mémoire Géodiffusion*, Paris, **4**, 1-584.
- Pouyet, S. and David, L. 1987. Stratigraphical and biogeographical significance of Bryozoan faunas from Miocene to Recent in Tethys and Paratethys. *Annales Instituti Geologici Publici Hungarici*, **70**, 455-462.
- Rouchy, J. M. 1982. La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. *Mémoire du Museum national d'Histoire naturelle*, Paris, sér. C, **50**, 1-267.
- Saint Martin, J. P. 1990. Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. *Mémoire du Museum national d'Histoire naturelle*, sér. C, Sciences de la Terre, **56**, 1-366.
- Wernli, R. 1987. Micropaléontologie du Néogène post-nappe du Maroc septentrional et description systématique des Foraminifères planctoniques. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, Rabat, **331**, 1-266.
- Zabala, M. 1986. Fauna dels Briozous del paísos Catalans. *Institut d'Estudis Catalans. Arxius de la Seccio de Ciències*, Barcelona, **84**, 1-1833.

Manuscrito recibido: 5 de octubre, 1992

Manuscrito aceptado: 10 de septiembre, 1993