

Évolution de la biodiversité et de la distribution paléobiogéographique des échinides sur les côtes atlantiques du Maroc du Tortonien à l'Actuel

Didier NÉRAUDEAU

Université de Rennes 1, UMR 6118 du CNRS, campus de Beaulieu,
avenue du Général Leclerc, F-35042 Rennes cedex (France)
Didier.Neraudeau@univ-rennes1.fr

Moussa MASROUR

Université Ibn Zohr, Faculté des Sciences, Département de Géologie,
BP 8106 Cité Dakhla, Agadir (Maroc)
moussamasrour@yahoo.fr

Néraudeau D. & Masrour M. 2008. — Évolution de la biodiversité et de la distribution paléobiogéographique des échinides sur les côtes atlantiques du Maroc du Tortonien à l'Actuel. *Geodiversitas* 30 (1): 211-232.

RÉSUMÉ

Une synthèse bibliographique des travaux consacrés au Mio-Plio-Quaternaire des côtes atlantiques marocaines a été complétée par de récentes investigations de terrain dans la région allant d'Agadir à Safi. Ce travail a permis d'identifier trois espèces ou sous-espèces d'échinides pour le Tortonien (cidaridé, *Schizaster* sp., *Scutella striatula*), une seule pour le Messinien (cidaridé), huit pour le Pliocène (cidaridé, *Psammechinus miliaris*, *Clypeaster aegyptiacus*, *Rotuloidea fimbriata*, *R. fimbriata fonti*, *Echinocyamus pusillus*?, *Echinolampas hoffmanni*, *Prospatangus* sp.), cinq pour le Pléistocène (*Paracentrotus lividus*, *Clypeaster rangianus*, *Heliophora orbiculus orbiculus*, *H. orbiculus semisol*, *E. hoffmanni*) et deux pour l'Holocène (*Echinus* sp., *P. lividus*). Sur le plan biostratigraphique, le Tortonien est caractérisé par *S. striatula*, le Pliocène par *R. fimbriata* et *C. aegyptiacus*, et le Pléistocène par *H. orbiculus* et *C. rangianus*. Le Messinien et l'Holocène demeurent mal caractérisés. Sur le plan paléobiogéographique, la répartition spatiale de ces échinides révèle un provincialisme qui, au Pliocène, opposait une province méditerranéenne à *Clypeaster altus-aegyptiacus*, débouchant sur les côtes atlantiques via la sous-province du détroit sud rifain, et une province atlantique ouest-africaine à *Rotuloidea fimbriata*, ne dépassant pas au nord la région de Casablanca. La veine d'eau méditerranéenne qui se prolonge actuellement au-delà du débouché atlantique de Gibraltar ne porte pas d'héritage significatif de son équivalente sud rifaine fini-néogène, les *Clypeaster* et *Echinolampas* présents au Miocène et au Pliocène ayant aujourd'hui disparu des côtes marocaines septentrionales.

MOTS CLÉS

Tortonien,
Messinien,
Pliocène,
Quaternaire,
Maroc,
océan Atlantique,
échinides,
biogéographie,
biodiversité.

ABSTRACT

Evolution of the echinoid biodiversity on the Morocco Atlantic coast from the Tortonian to the Present-Day.

The bibliographic synthesis of the works devoid to the Mio-Pliocene and the Quaternary of the Atlantic coast of Morocco has been completed by new field investigations in Agadir and Safi areas. This work has allowed to identify three Tortonian echinoid species or sub-species (*Cidaroid*, *Schizaster* sp., *Scutella striatula*), a single one for the Messinian (*Cidaroid*), eight for the Pliocene (*Cidaroid*, *Psammechinus miliaris*, *Clypeaster aegyptiacus*, *Rotuloidea fimbriata*, *R. fimbriata fonti*, *Echinocyamus pusillus*?, *Echinolampas hoffmanni*, *Prospatangus* sp.), five for the Pleistocene (*Paracentrotus lividus*, *Clypeaster rangianus*, *Heliophora orbiculus orbiculus*, *H. orbiculus semisol*, *E. hoffmanni*) and two for the Holocene (*Echinus* sp., *P. lividus*). On a biostratigraphical point of view, the Tortonian strata are characterized by *S. striatula*, the Pliocene ones by *R. fimbriata* and *C. aegyptiacus* and the Pleistocene deposits by *H. orbiculus* and *C. rangianus*. Messinian and Holocene strata are biostratigraphically badly characterized by echinoid markers. As far as the paleobiogeography is concerned, the spatial distribution of echinoids reveals a conspicuous provincialism which during the Pliocene opposed a Mediterranean province with *Clypeaster altus-aegyptiacus*, extending to the Atlantic coast via the sub-province of the south-Rifian strait, and a West-African Atlantic province with *Rotuloidea fimbriata*, limited to the North at the Casablanca area. The Mediterranean water vein which extends, in the Present-Day, in the Atlantic Ocean through Gibraltar does not show a significative inheritance of the uppermost Neogene South-Rifian water vein. Indeed, the *Clypeaster* and *Echinolampas* taxa abundant in these areas during Miocene and Pliocene have today totally disappeared from the northern coast of Morocco.

KEY WORDS

Tortonian,
Messinian,
Pliocene,
Quaternary,
Morocco,
Atlantic ocean,
echinoids,
biogeography,
biodiversity.

INTRODUCTION

Dans la recherche des relations entre le biota méditerranéen et le biota proche-atlantique avant et après la crise de salinité messinienne, le Néogène final des côtes marocaines est potentiellement riche d'informations fauniques et biogéographiques. En effet, le Maroc, à la différence de l'Espagne ou du Portugal, présente la particularité d'offrir sur son littoral actuel de riches gisements fossilifères fini-néogènes tant sur sa façade méditerranéenne (Chevalier 1962; Saint Martin 1990; Lachkhem 1982; El Hajjaji 1988; Benmoussa *et al.* 1989) que sur sa façade atlantique (Lecointre 1966b; Brébion & Oertlieb 1976; Wernli 1988). D'une part, les côtes méditerranéennes

comportent de riches séries néogènes comprenant des dépôts tortoniens, messiniens et pliocènes, étudiés depuis de nombreuses années, notamment pour les plate-formes carbonatées et les bioconstructions associées (Rouchy & Freneix 1979; Rouchy *et al.* 1986; Saint Martin & Rouchy 1986, 1990; Saint Martin & Cornée 1996; Garcia *et al.* 2004). D'autre part, les côtes atlantiques livrent de vastes affleurements de séries pliocènes et pléistocènes (Lecointre 1916a, b; 1949; 1963a, b; 1964; 1966a, b), des dépôts tortoniens localisés au nord, vers Rabat, et au sud, vers Tarfaya, et enfin le stratotype de la limite Tortonien-Messinien, à Rabat (Lecointre 1966b; Wernly 1977; Hilgen *et al.* 2000; Warny & Wrenn 2002; Krijgsman *et al.* 2004).

Cet article a pour premier objectif de réaliser la synthèse de toutes les espèces d'échinides recensées sur les côtes atlantiques marocaines, depuis les dépôts de la fin du Miocène jusqu'aux faunes de l'époque actuelle. Cette synthèse est ensuite utilisée pour comparer les échinofaunes des côtes méditerranéennes du Maroc (Lachkhem 1982; Lachkhem & Roman 1995) avec celles des côtes atlantiques, afin de mettre en évidence des similitudes ou des différences fauniques et paléoenvironnementales. Cette comparaison sert enfin à discuter les échanges fauniques entre Atlantique et Méditerranée occidentale avant et après l'événement messinien.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les faciès du Néogène final et du Quaternaire ancien pris en référence dans cette analyse sont ceux qui affleurent largement sur la façade atlantique marocaine, principalement dans les bassins de Dakhla, Tarfaya et Safi (Fig. 1).

Les inventaires fauniques ont été réalisés à partir des collections du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN; coll. Brébion, Lambert, Lardeux, Lecomte, Roman, Zbyszewski), des collections du ministère de l'Énergie et des Mines à Rabat (coll. Lecomte, Savey), de récoltes de l'un des auteurs (M. M.) à Agadir, à Aférni (près du cap Ghir), à Safi, à Tarfaya et aussi de récoltes d'amateurs (P. Nicolleau, R. Reboul) dans les régions de Dakhla et de Safi. Ces données de collections ont été complétées par la littérature et tout particulièrement les travaux de Brébion (1974, 1975; Brébion & Oertlieb 1976), Cottreau (1923), Lachkhem (1982), Lecomte (1916a, b, 1949, 1963a, b, 1964, 1966a, b) et Roman (1963, 1972; Aymé & Roman 1954; Gonçalves & Roman 1963).

Les différents spécimens figurés dans cet article sont conservés, selon les cas, au ministère de l'Énergie et des Mines à Rabat, au département de Géologie de l'université Ibn Zohr d'Agadir, au département Histoire de la Terre du MNHN, et dans les collections privées de P. Nicolleau et R. Baron.

LES DIFFÉRENTS FACIÈS NÉOGÈNES DES CÔTES MAROCAINES ATLANTIQUES

La série fini-néogène des côtes marocaines atlantiques comprend relativement peu de faciès marins fossilifères. Le Miocène supérieur marin a été reconnu au nord entre Casablanca et Tanger (Lecomte 1963b; Lamarti Sefian *et al.* 1998; Hilgen *et al.* 2000), mais l'essentiel des fossiles tortoniens et messiniens identifiés correspond à des microfossiles (Wernli 1977; Medioni & Wernli 1978; Lamarti Sefian *et al.* 1998; Warny & Wrenn 2002). Le Pliocène marin, et dans une moindre mesure le Quaternaire marin, sont présents, à quelques interruptions près, sur toute la côte atlantique marocaine (Lecomte 1916a, b; 1949; 1963a, b; 1964; 1966a, b; Choubert *et al.* 1966a, b). La macrofaune y est souvent abondante, notamment dans les lumachelles et conglomérats caractéristiques des dépôts plio-pléistocènes (Moghrébien *sensu lato*) ou dans les terrasses quaternaires riches en bivalves et plus localement en gastéropodes (Boistel 1905; Dollfus 1911; Brébion 1974, 1975; Brébion & Oertlieb 1976; Lecomte 1966b). L'échinofaune est souvent absente ou mal connue, et lorsqu'elle est observable elle apparaît peu diversifiée, et cela de Tanger à la frontière avec la Mauritanie, quels que soient les sites étudiés (Fig. 1).

RÉGION DE TANGER ET BASSIN DE CHARF-EL-AKAB
Le bassin mio-pliocène de Charf-el-Akab est situé à environ 20 km au sud de Tanger (Fig. 1) et s'étend sur une superficie d'environ 22 km². Ce bassin a fait l'objet de plusieurs études d'ordre sédimentologique ou micropaléontologique, dont les plus complètes sont celles de Choubert *et al.* (1966b), Medioni & Wernli (1978) et la plus récente celle de Lamarti Sefian *et al.* (1998). Au-dessus d'un substratum essentiellement paléogène et plissé, la série postnappe débute au Tortonien supérieur (zone à *Globorotalia menardii*) par des marnes biodétritiques et des biocalcarénites (faluns) à bryozoaires, passant latéralement à des marnes bleues, puis se poursuit avec des marnes gréseuses grises du Messinien inférieur (zone à *G. dutertrei*) et se termine par des sables jaunes peu fossilifères du Pliocène (zone à *G. margaritae*) (Medioni & Wernli 1978).

Malheureusement, sur le plan paléontologique, l'ensemble de ces dépôts a essentiellement été étudié du point de vue micropaléontologique afin d'en établir la stratigraphie par les foraminifères. Cependant, quelques niveaux à pectinidés ont été signalés, ainsi que des fragments (plaques, radioles) d'oursins non déterminés. Choubert *et al.* (1966b) ont recensé, dans le falun à bryozoaires du Tortonien supérieur, une riche faune de pectinidés comprenant *Manupecten fasciculatus* (Millet, 1854), *Chlamys varia* (Linnaeus, 1758), *Crassidoma multistriata* (Poli, 1796), *Flabellipecten* cf. *larteti* (Tournouër, 1873). Quant à Bourcart (1927), il aurait récolté dans les niveaux pliocènes des huîtres (*Ostrea lamellosa* (Brocchi, 1814), *Crassostrea edulis* (Linnaeus, 1758) et des pectinidés (*Pecten benedictus* (Lamarck, 1819), *Chlamys varia*, *Crassidoma multistriata*), mais la localisation de ses prélèvements fossilifères n'a jamais pu être confirmée par des recherches ultérieures. Quoi qu'il en soit, ni les faluns tortoniens, ni les marnes messiniennes, ni la lumachelle pliocène n'ont livré d'échinide déterminable. Quant au Quaternaire marin, il s'agit essentiellement d'argiles bleues à *Cerastoderma edule* (Linnaeus, 1867) et *C. edulis*, mais sans oursin, formant le substratum des dunes actuelles (Bourcart 1927). Toutefois, selon Lecointre (1952), le Quaternaire plus récent de Tanger comprend un calcaire à *Lithothamnium* de 2 m d'épaisseur, intercalé dans un grès calcaireux qui contient des morceaux de flysch, des fragments indéterminables de mollusques, coraux et bryozoaires, ainsi que des radioles d'*Echinus* sp. Ces mêmes radioles d'*Echinus* sont présents dans le sable dunaire sommital.

RÉGION DE RABAT ET STRATOTYPE MESSINIEN BASAL DE L'OUED AKRECH

Le Miocène

Comme l'ont souligné Bourcart (1927), puis Lecointre (1952), la paléogéographie et la paléontologie miocènes du Maroc sur sa façade atlantique sont mal connues et difficiles à appréhender, principalement en raison de la tectonique qui a profondément perturbé le registre sédimentaire de cette époque. Toutefois, les environs de Rabat (Fig. 1) constituent une exception remarquable, car ils présentent une série néogène exceptionnellement complète et

continue, du Tortonien au Pliocène. À ce titre, le site fait l'objet depuis quelques années d'investigations géologiques détaillées (e.g., Benson & Rakic El Bied 1996; Krijgsman *et al.* 2004) et en janvier 2000, au niveau de l'oued Akrech, a été choisi le stratotype GSSP (Global Stratotype Section and Point) de la base du Messinien (Hilgen *et al.* 2000). La coupe de référence débute par 5 m de sables jaunes glauconieux marins du Tortonien supérieur, classiquement dénommés « molasse jaune de base » (*sensu* Feinberg & Lorenz 1970), discordants sur le substratum dévonien, et comprenant plusieurs lits lumachelliques à bryozoaires et pectinidés (Wernli 1977). Viennent ensuite 2 m de marnes sableuses et glauconieuses avec de nombreux lits biogéniques, dont le dernier (0,3 m) est enrichi en polypiers et est localement appelé « coralline zone » ou « banc à coraux » (Wernli 1977). Le Messinien de l'oued Akrech commence directement au dessus de ce « banc à coraux », et correspond à des « marnes bleues » (environ 90 m), devenant beiges, voire rougeâtres, sous l'effet de l'altération.

Sur le plan paléontologique, ces terrains miocènes ont essentiellement fait l'objet d'études de la microfaune et des palynomorphes, à vocation biostratigraphique (Feinberg & Lorenz 1970; Wernli 1977, 1988; Warny & Wrenn 2002). Toutefois, le banc à coraux, compte tenu de sa richesse en macrofaune, a fait l'objet d'une étude détaillée des polypiers (Chevalier 1962). Son contenu en échinodermes est très réduit, car il s'agit de faciès assez profonds (environ 100 m selon Chevalier 1962) où l'on ne trouve que de grands radioles d'oursins réguliers (Wernli 1977) attribuables à des cidaridés. Le même constat s'applique aux marnes bleues messiniennes, encore plus profondes, et ne contenant que quelques radioles de cidaridés. À l'est de Rabat, dans le secteur de Dar bel Hamri (Fig. 1), un inventaire de la faune du Néogène final a été réalisé par Chavan (1944). Quatre faciès ont été distingués par l'auteur : 1) les « grès à polypiers » de base, qui correspondent vraisemblablement au « banc à polypier » du Tortonien supérieur de Rabat (Wernli 1977); 2) les « marnes bleues » qui, par rapport au même référentiel, sont plutôt d'âge messinien (Wernli 1977); 3) le « falun principal » glauconieux; et 4) les sables du Pliocène. Au final, malgré une riche

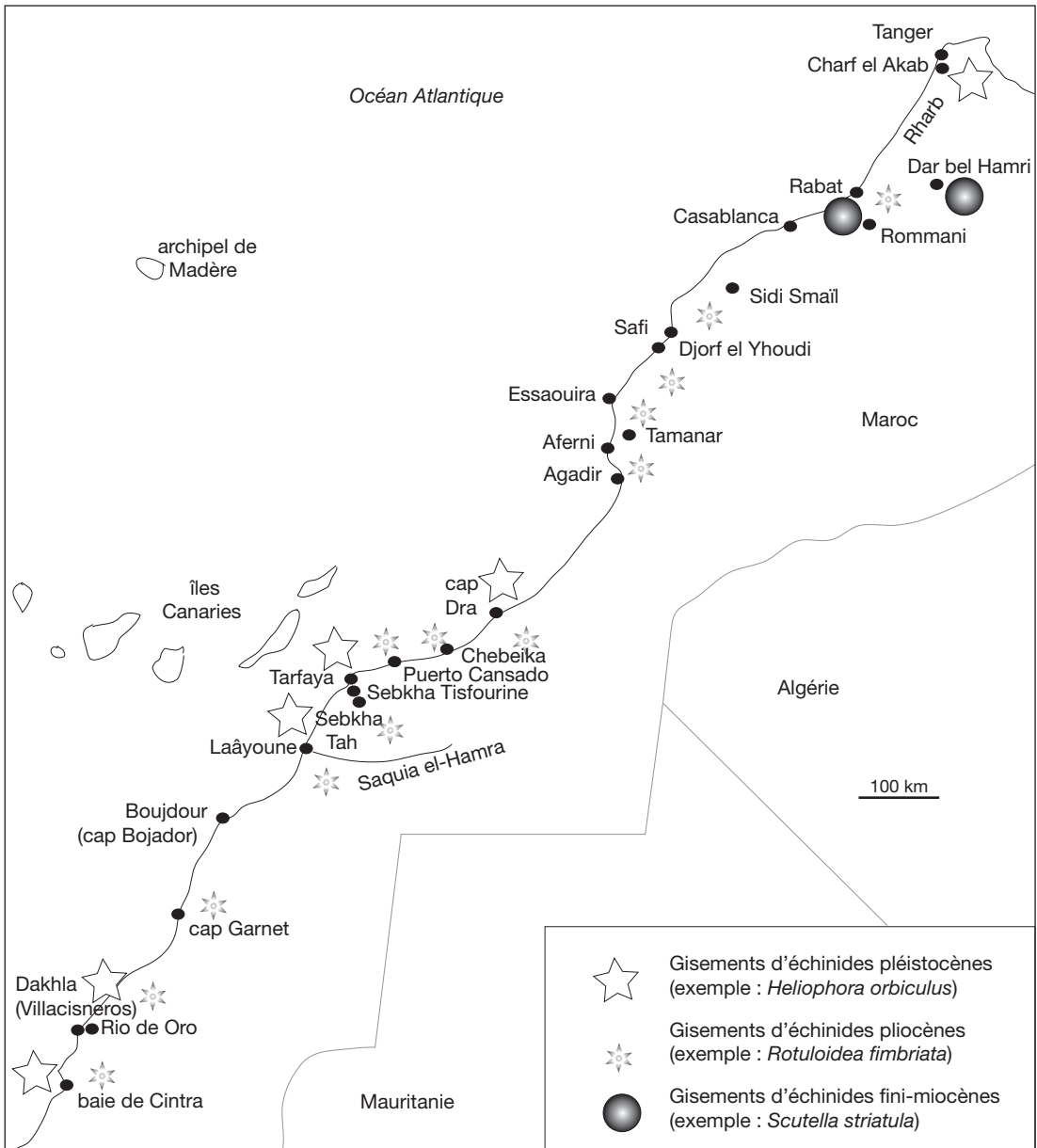


FIG. 1. — Localisation des gisements d'échinides étudiés (côte atlantique, Maroc), avec distinction des sites ayant livré respectivement des espèces fini-miocènes, pliocènes et pléistocènes.

faune comprenant plus de 140 espèces nominales, dont une forte proportion de mollusques, Chavan n'a recensé aucun échinoderme, ce qui démontre l'extrême pauvreté de cette série néogène en échi-

nides. D'ailleurs, avant Chavan (1944), un premier inventaire de la macrofaune néogène de ce secteur avait été réalisé par Gentil (1919), et aucun échinide n'avait été recensé dans les dépôts fini-miocènes et

pliocènes. Pourtant, au sud de Rabat, en direction de Romanni (Fig. 1) sur la rive sud de l'oued Akrech à El Krinza, Lecomte (1952) a inventorié dans un faciès de sables et calcaires molassiques jaunes, une faune assez diversifiée de bivalves et de gastéropodes à laquelle était parfois associé l'échinide *Scutella striatula* (Agassiz, 1841). Les collections du ministère de l'Énergie et des Mines à Rabat comportent encore un spécimen de cette espèce (Fig. 2C), issu de la collection Lecomte, dont l'étiquette mentionne qu'il a été récolté dans un gisement tortonien situé sur la route allant de Rabat à Romanni (« Camp Marchand » Lecomte 1952). Ce spécimen est très intéressant car il confirme la présence du genre *Scutella* sur les côtes marocaines atlantiques au Miocène. Sa datation tortonienne, si elle est authentique, est de première importance car elle est conforme avec la datation des plus récentes scutelles des côtes atlantiques ouest-européennes, localisées dans la région de Noyant, dans l'ouest de la France (Néraudeau 2007). À noter qu'au sud de Rabat, dans le secteur des Zaërs, Lecomte (1952) a trouvé des débris de *Schizaster* sp. en association avec des débris de *Scutella* dans des dépôts du Tortonien. Toujours au sud de Rabat, Lecomte (1952) mentionne également dans les environs de Fedhala, sur le site de Zoubia D'Babei, un calcaire blanc cristallin, situé sous la lumachelle pliocène, et contenant en abondance l'échinide *Amphiope arcuata*. Les collections du ministère de l'Énergie et des Mines à Rabat ont conservé un spécimen de *A. arcuata*, collecté par Lecomte, et provenant de ce site (étiqueté comme provenant de D'Babey, près de Sidi Larbi), ainsi qu'un *A. cf. elliptica* Desor, 1847 provenant des environs de Talerhza et daté de l'Aquitainien supérieur. Selon Lecomte (1952), les *A. arcuata* proviendraient de niveaux helvétiques. L'occurrence de ces *Amphiope* sur la côte marocaine atlantique au Miocène moyen est conforme à la dernière occurrence du genre sur la façade européenne atlantique, située vers la limite Miocène moyen-Miocène supérieur dans la mer des Faluns étendue sur l'Ouest de la France (Néraudeau 2007). À noter, enfin, que dans la partie est du secteur de Dar bel Hamri (Fig. 1), Lecomte (1916a, b), puis Gentil (1919), ont récolté des *Echinolampas doma* dans des niveaux miocènes antétortonien (inférieur ou moyen). De même, Lecomte (1952)

a récolté un *Clypeaster* sp. incomplet dans l'Helvétien du secteur de l'oued Akrech dans la périphérie sud-est de Rabat (Fig. 1).

Le Pliocène

Dans la région de Rabat, le Pliocène affleure plus largement que le Miocène et est davantage fossilifère. Ainsi, au nord, dans le secteur du Rharb, il se présente généralement sous la forme de sables jaunes lumachelliques ou d'argiles sableuses riches en pectinidés (*P. benedictus*, *C. multistriata*) et en huîtres (*O. lamellosa*), mais sans restes d'oursins déterminables. De même, en allant vers l'est, dans la partie méridionale de la plaine du Sebou (secteur de Dar bel Hamri), les lumachelles pliocènes sont toujours présentes, mais sans macroreste d'échinide à l'exception de rares radioles de cidaridés plus ou moins complets (Lecomte 1952). Ce n'est que dans les environs de Rabat (oued Akrech), où le Pliocène fossilifère est développé sous la forme de grès mollassiques, que l'on retrouve des échinides avec l'espèce *Clypeaster aegyptiacus* Michelin, 1862 associée à des pectinidés (*P. benedictus*) et des huîtres (*O. lamellosa*). Les dépôts pliocènes pélagiques affleurant au sud de Rabat et vers Salé, bien que très étudiés, n'ont pas livré d'échinides. Cependant, Lecomte (1952) signale dans le Pliocène de l'oued El Arjat, près de la ville de Salé, des restes de *Prosopatus* sp. (= *Spatangus* sp.).

Le Quaternaire

La Quaternaire marin des environs de Rabat a été étudié à diverses reprises, notamment par Bourcart (1927), Gigout (1951, 1957). Aucun échinide n'a été recensé dans les dépôts du Pleistocène, plus propices aux mollusques côtiers ou aux outillages paléolithiques (Biberson 1961), mais sur le site de Temara-Miramar, des dépôts datés du Flandrien (5970 ± 130 ans BP) ont livré un assemblage marin contenant des *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816) (Lecomte 1963b).

RÉGION DE CASABLANCA

Vers Casablanca, le Miocène affleure indirectement sous un entablement plio-quaternaire et ne peut généralement être échantillonné que par des tranchées ou des forages. Ces prélèvements ont livré

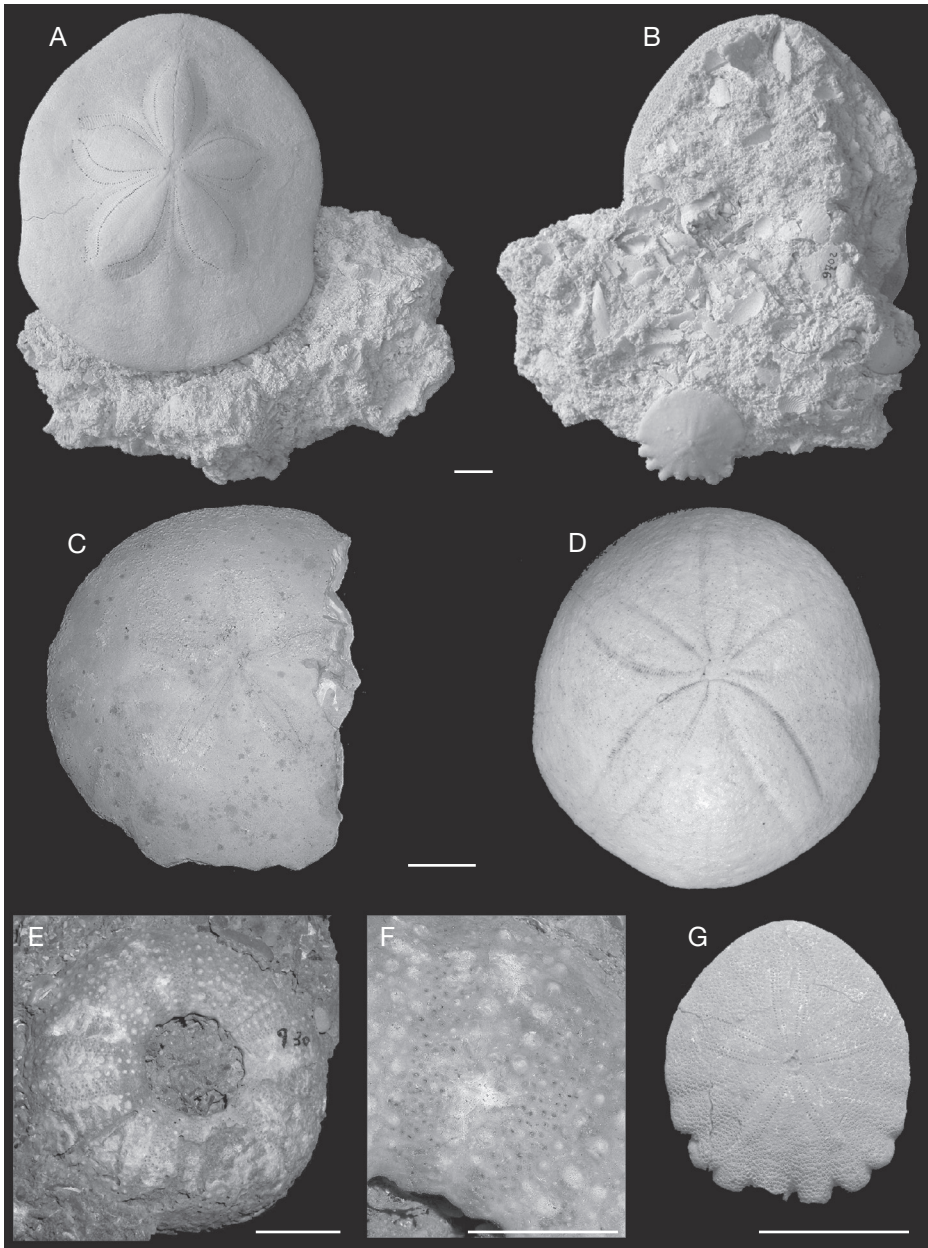


FIG. 2. — Principaux échinides rencontrés dans le Tortonien, le Pliocène et le Quaternaire du Maroc atlantique: **A**, *Clypeaster rangianus* (éch. 9702, collection P. Nicolleau, Niort), Pléistocène de Dakhla; **B**, *Heliophora orbiculus* var. *semisol* (éch. 9702, coll. P. Nicolleau, Niort), Pléistocène de Dakhla; **C**, *Scutella striatula* (éch. mm31, coll. G. Lecointre, ministère de l'Énergie et des Mines, Rabat), Tortonien, puits d'El Krinze sur la route de Rabat à Romanni; **D**, *Echinolampas hoffmanni* (éch. 9709, coll. P. Nicolleau, Niort), Pléistocène de Dakhla; **E**, **F**, *Paracentrotus lividus* (éch. q30, coll. G. Savey, Ministère de l'Énergie et des Mines, Rabat), Pléistocène, cap Dra; **G**, *Rotuloidea fimbriata* (éch. MNHN-n°R67295, coll. Brébion, Paris) Pliocène, Ait Iddir (région de Safi). Échelles: A-E, G, 1 cm; F, 0,5 cm.

une macrofaune qui a été initialement étudiée par Lecointre (1949) et complétée par Gigout (1951). Des gisements complémentaires ont également été prospectés au sud de Casablanca, vers El-Jadida (Mazagan). Au final, peu de fossiles ont pu être identifiés, et parmi eux des foraminifères, des pectinidés, quelques autres mollusques et des microrestes de poissons, mais aucun échinoderme.

Au sud, à mi-chemin entre Casablanca et Safi, dans le secteur de Sidi Smaïl (Fig. 1), le Pliocène se présente sous la forme d'un grès à pectinidés (*C. varia*) et à ostréidés (*O. lamellosa*, *Crassostrea gryphoides* (Schlotheim, 1813)) (Lecointre 1952). Ce faciès pliocène contient les spécimens les plus septentrionaux de l'échinide *Rotuloidea fimbriata* Etheridge, 1872 (Fig. 2G).

Enfin, à Casablanca, le Quaternaire ancien marin se présente essentiellement sous la forme d'un grès ou d'un conglomérat à mollusques, daté par la présence de *Trochatella trochiformis* (Born, 1778), et dépourvu d'échinides (Bourcart 1927, 1949; Lecointre 1949). Les faciès quaternaires du secteur de Casablanca ont été très étudiés, d'une part pour leur riche contenu en outillage paléolithique, d'autres part pour leur malacofaune (Biberson 1961; Lecointre 1963b).

RÉGION ALLANT DE SAFI À AGADIR

Dans la région d'Agadir, le Néogène est généralement discordant sur le Mésozoïque, tantôt sur le Jurassique, tantôt sur le Crétacé (Kilian 1917; Bourcart 1927; Ambroggi 1963), et plus rarement sur l'Oligocène, comme à Agadir même (Ambroggi 1963). Le Miocène est inconnu, et les dépôts pliocènes, qui ont subi les derniers mouvements tectoniques de l'Atlas, passent, en peu de kilomètres, d'une altitude positive à plus de 100 m sous le zéro marin (Lecointre 1966b).

Au nord d'Agadir, à une dizaine de kilomètres au sud de Safi (Fig. 1), le petit promontoire de Djorf el Yhoudi (Fig. 3A), situé sur la côte, correspond à l'un des gisements les plus riches du Pliocène atlantique marocain (Boistel 1905). Le Néogène, selon Gigout (1951), débute en discordance sur le Jurassique par des marnes vertes et des calcaires fins à débris d'huîtres et de balanes, et se poursuit par des sables carbonatés jaunes constituant la

lumachelle pliocène à pectinidés (e.g., *P. benedictus*, *C. multistriata*), huîtres (*O. lamellosa*), balanes et échinides. Cette lumachelle comporte en effet de spectaculaires accumulations de l'oursin *R. fimbriata* (Fig. 3B). La coupe se termine généralement par des calcaires à rares débris d'ostreidés (Boistel 1905) et une croûte quaternaire continentale à *Helix*. À noter que les collections du ministère de l'Énergie et des Mines à Rabat contiennent, en plus d'un spécimen de *R. fimbriata* provenant de Djorf el Yhoudi, un spécimen du même gisement étiqueté sous le nom d'*Hemiheliopsis fonti* Lambert, 1906 (coll. E. Roch). Roman (1963) a réétudié ce taxon et l'a considéré comme une variété de *R. fimbriata*, alors qu'auparavant Cottreau (1923) et Dartevelle (1953) en faisaient un synonyme de *Radiorotula orbiculus semisol*, espèce placée depuis dans le genre *Heliophora*. Au sud de Safi (Fig. 3C), d'Essaouira (Mogador) à Agadir, Boistel (1905) et Bourcart (1927) ont noté que la lumachelle pliocène affleure régulièrement et livre encore des *R. fimbriata*, comme dans les gisements du Cap Tafelnet et de Tamanar (Fig. 1), tandis que les faciès quaternaires susjacents comprennent des dépôts marins à ostréidés et gastéropodes, sans rotuloïde, et des dépôts plus continentaux à *Helix* (Lecointre 1963b). Plus au sud, à une trentaine de kilomètres au nord d'Agadir, existe un autre gisement fossilifère pliocène contenant des échinides, et décrit par Ambroggi (1963). Il s'agit du site d'Aferni, situé entre le cap Ghir et l'oued Tamri. L'un des auteurs (MM) a retrouvé la coupe réalisée par Ambroggi (Fig. 3D) et constaté que la barre gréseuse et lumachellique pliocène est aujourd'hui presque complètement disloquée. Toutefois, on trouve encore, dans les éboulis pliocènes surmontant le substratum hauterivien, des *R. fimbriata* (Fig. 3E). À Agadir (site de Tildi), Ambroggi (1963) a également levé une coupe (Fig. 3F) que l'un des auteurs (MM) a pu prospecter, sans toutefois y découvrir le moindre échinide. Enfin, dans la périphérie est d'Agadir, sur le site d'El Mhasseur (ou El Maasser) (Fig. 3G), Ambroggi (1963) citait des petits échinides réguliers indéterminables dans le Pliocène ancien. Cette coupe, dont le niveau à échinides réguliers, a pu être retrouvée par nos propres prospections (MM). L'unique spécimen observé sur le terrain, et quasi

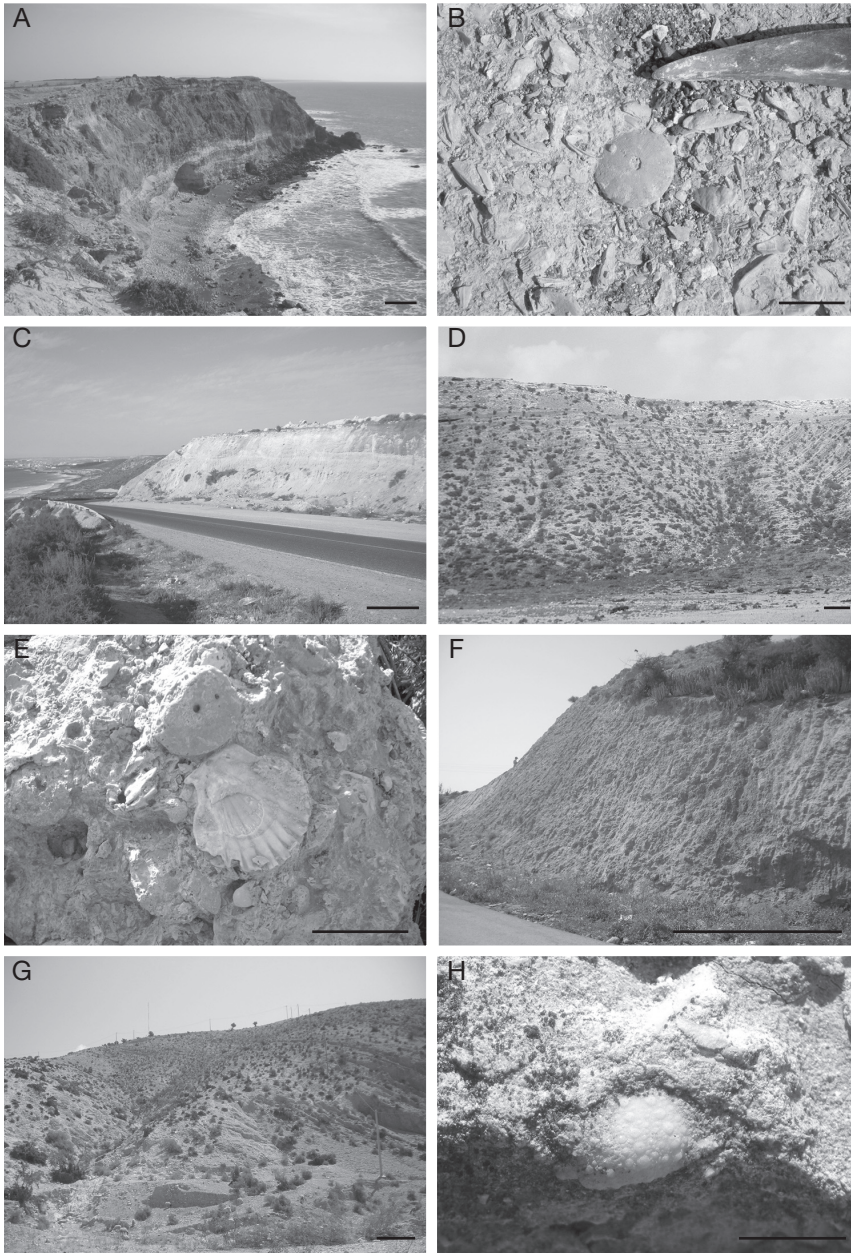


FIG. 2. — Principaux affleurements prospectés lors de la préparation de ce travail : **A, B**, gisement historique de Djorf el Yhoudi ; **A**, vue générale, flanc nord ; **B**, gros plan sur le faciès à rotules avec un spécimen de *R. fimbriata*, au centre ; **C**, affleurement en bord de route près de Safi (au fond du paysage), montrant les faciès à rotules, dans la moitié inférieure du talus ; **D, E**, gisement d'Aferni (en face du cap Ghir), les couches plio-pléistocènes constituent l'entablement de l'extrême sommet des reliefs, ces couches subhorizontales reposent en discordance sur le Jurassique supérieur plissé ; **D**, vue générale ; **E**, gros plan sur la lumachelle à pectinidés et à rotules du Pliocène ; **F**, coupe historique d'Agadir (site de Tildi) décrite par Ambroggi (1963) ; **G, H**, gisement historique (El Maasser) à petits échinides réguliers, décrit par Ambroggi (1963) dans le secteur d'Agadir ; **G**, vue générale ; **H**, gros plan sur le faciès à petits échinides réguliers avec un spécimen en place de *Psammechinus* cf. *miliaris*. Échelles : A, C, D, F, G, 4-5 m ; B, E, H, 1 cm.

impossible à dégager, est vraisemblablement un *Psammechinus* cf. *miliaris* (Gmelin, 1778) d'après la portion de test visible (Fig. 3H).

Le Quaternaire de la région d'Agadir a été étudié en détail à diverses reprises, ce qui a permis de distinguer, selon Meghraoui *et al.* (1998), quatre terrasses dont la plus haute (terrasse Q1) correspond aux lumachelles plio-pléistocènes du Moghrébien *s.l.* Aucun échinide déterminable n'y a été trouvé à ce jour. Les terrasses plus récentes ont été datées par U-Th et correspondent respectivement à Q2 (0,3-0,7 Ma), Q3 (0,2-0,3 Ma) et Q4 (0,1-0,2 Ma). Ce sont des terrasses à faciès de conglomérat et calcarénite (Q2), ou de sable et graviers (Q3, Q4), plus ou moins riches en mollusques, mais sans échinide déterminable.

RÉGION ALLANT DU CAP DRA À TARFAYA

La région de Tarfaya a été reconnue géologiquement pour la première fois par Alia Medina (1945) et a été ensuite abondamment étudiée par Choubert *et al.* (1966a) et Lecomte (1966b). Une grande partie de ces travaux était consacrée aux terrains crétacés, mais passait également en revue des dépôts néogènes remarquables attribués à la transgression moghrébienne *s.l.* Ces dépôts se présentent généralement sous la forme d'une plate-forme consolidée, appelée « dalle moghrébienne », bordant la frange côtière et recouvrant bien souvent directement les formations crétacées (essentiellement de l'Aptien, du Cénomanien ou du Campanien). Dans d'autres cas, le Moghrébien *s.l.* (Pliocène + Quaternaire) repose en discordance sur la formation marine miocène. Martinis & Visintin (1966) ont daté du Tortonien supérieur ces marnes miocènes (« Argiles de Tah »), au niveau de la falaise ouest de la Sebkhah Tah située au SSE de Tarfaya (Fig. 1), grâce à la présence de *Globorotalia menardii*. La seule macrofaune trouvée dans le Tortonien de la Sebkhah Tah est constituée de dents de poissons (e.g., *Hemipristis*, *Carcharodon*, *Galeocerdo*) (Lecomte 1966b). En dehors des niveaux sommitaux rapportés au Quaternaire ancien (Moghrébien supérieur), la plate-forme néogène comprend essentiellement des grès marins peu fossilifères et des lumachelles pliocènes à *R. fimbriata*, visibles dans les falaises occidentales à proximité de Tarfaya. Parmi les dépôts plio-quaternaires, dans

la partie sommitale de la série, les terrasses les plus élevées, notamment celle de la plage de Sidi Bou Maleh, au NNE de Chebeika (Fig. 1), comportent un falun très fossilifère daté du Quaternaire ancien par la présence de *T. trochiformis*. D'après Choubert *et al.* (1966a), la faune moghrébienne marine de Tarfaya provenant des niveaux inférieurs pliocènes diffère de celle du Pliocène sableux du couloir sud rifain par un net appauvrissement accompagné d'un renouvellement partiel. Choubert & Ambroggi (1953) ont ainsi recensé 118 taxons dans le Pliocène de Tarfaya contre 335 dans le Pliocène des zones plus septentrionales du Maroc. Selon Choubert *et al.* (1966a), la faune marine des niveaux supérieurs quaternaires serait encore plus pauvre, avec environ 70 espèces et variétés, dont 25 seraient endémiques et donc inconnues dans les régions proches des côtes méditerranéennes. Parmi ces formes locales, il y a essentiellement des oursins, des bryozoaires et des balanes.

L'espèce d'oursin la plus fréquente, et même souvent abondante, est *R. fimbriata*. Elle est principalement localisée dans la lumachelle à pectinidés pliocène, où elle est accompagnée par *C. varia*, *C. multistriata*, *Pecten reghiensis* Seguenza, 1902 et les huîtres *O. lamellosa* et *C. gryphoides* (Lecomte 1966b). En dehors de cette espèce prédominante des dépôts pliocènes, Choubert *et al.* (1966a), Lecomte (1966b), puis Roman (1972), ont recensé quatre autres espèces parmi les oursins.

Psammechinus dubius (Agassiz, 1840), espèce abondante au Mio-Pliocène en Méditerranée, a été récoltée au niveau de la Sebkhah Tisfourine, à quelques kilomètres au sud de Tarfaya (Fig. 1) (Lecomte, 1966b). Elle est issue de la lumachelle pliocène, au niveau d'un faciès particulièrement fossilifère contenant également l'huître *O. lamellosa* et des pectinidés, dont *Gigantopecten latissimus* (Brocchi, 1814). À noter que les marnes contenant ces fossiles ont livré des foraminifères et des ostracodes dont les assemblages, analysés par M. Marie et Mme Le Calvez, présentent un cachet pliocène sans toutefois contenir un marqueur précis de cette période.

Psammechinus miliaris, déjà signalée dans le Pliocène sableux du couloir sud rifain, a également été récoltée dans la partie ouest de la Sebkhah Tazra, juste au sud de Puerto Cansado (Fig. 1) (Lecomte 1966b).

Cette espèce, abondante du Quaternaire ancien à l'actuel, donne selon Roman (1972) un cachet boréal à l'échinofaune des faciès moghrébiens les plus récents. À noter que des spécimens rapportés à *Psammechinus* sp. ont aussi été récoltés à 9 km au nord et à 18 km à l'est de l'estuaire de Chebeika (Fig. 1) dans la lumachelle à pectinidés, donc dans la partie pliocène du Moghrébien (Lecointre 1966b). De plus, *R. fimbriata* et *P. miliaris* ont été trouvés dans la lumachelle sur un même site, dans la falaise dominant la Sebkha Tazra, vers Puerto Cansado (Lecointre 1966b). Enfin, dans la partie occidentale de la Sebkha Tah (Fig. 1), deux moules internes d'échinides réguliers pouvant rappeler des *Psammechinus*, ont été récoltés en association avec *R. fimbriata* (Lecointre 1966b).

Echinolampas hoffmanni Desor, 1847 espèce très largement répartie dans le Pliocène du bassin méditerranéen et signalée dans le Quaternaire ancien de l'île de Rhodes (Roman 1972), a été collectée dans la falaise côtière à 8 km à l'est du Cap Juby à Tarfaya (Fig. 1), dans la lumachelle rouge inférieure, en association avec *O. lamellosa* et *Flabellipecten almerai* (Carez, 1881) (Lecointre 1963b; 1966b). Par ailleurs, plus au sud, dans le secteur de la Saquia el-Hamra (Fig. 1), des *Echinolampas*, appartenant vraisemblablement à l'espèce *E. hoffmanni*, ont été collectés à la base de la formation pliocène d'El Aïoun (Laâyoune) par F. Hernandez-Pacheco et Alia-Medina (Lecointre 1963a, b), en association avec *R. fimbriata* et *Cidaris* sp.

À noter qu'au cours de la préparation de cet article, la visite des collections du ministère de l'Énergie et des Mines à Rabat (par MM) a permis de retrouver un spécimen initialement déterminé par M. L. Petitot comme *Strongylocentrotus* (Fig. 2E, F) et provenant des niveaux quaternaires du cap Dra (Fig. 1). Un nouvel examen de ce spécimen plaide plutôt pour son attribution à *P. lividus*, espèce morphologiquement très proche.

RÉGION DE DAKHLA (RIO DE ORO)

Les premières explorations du « Rio de Oro » (Fig. 1) sont dues au géologue espagnol Quiroga qui y fit une mission d'exploration en 1885 et conclut : « Je considère les calcaires fossilifères marins que l'on trouve depuis la côte jusqu'au puits Teguestemt,

et entre Rio de Oro et Cabo Bojador, comme pliocènes. » (Quiroga 1886). Puis, en 1902, l'abbé Font y Sagué, y récolta des fossiles (Font y Sagué 1911) qu'il confia à G. F. Dollfus, le premier pensant que les niveaux fossilifères du « Rio de Oro » étaient plutôt miocènes, le second jugeant, d'après les espèces fossiles, qu'il s'agissait plutôt de niveaux quaternaires (Dollfus 1911).

Cette polémique sur la datation des couches fossilifères du « Rio de Oro » dura jusque dans les années 1960 et commença à être en partie résolue avec les missions de Lecointre & Hernandez-Pacheco (1962). Ces auteurs ont notamment publié la coupe plio-pléistocène de la carrière d'Arciprès (ou Arcifrès), près de Villacisneros (Fig. 1), dans laquelle s'individualise clairement la lumachelle à huîtres et pectinidés, connue au nord jusqu'à Safi et particulièrement bien développée dans la province de Tarfaya (cap Juby), et datée du Pliocène par la plupart des auteurs. Parallèlement, un sondage réalisé dans le secteur du « Rio de Oro » (sondage Daora 1) a traversé selon Martinis & Visintin (1966), plus de 1 000 m de marnes miocènes, datées du Tortonien supérieur au moins pour la partie sommitale. En ce qui concerne le Pliocène, à Villacisneros même et jusqu'à 10 km au sud, la lumachelle est enrichie en pectinidés et contient notamment les espèces *F. almerai*, *P. benedictus*, *Chlamys flexuosa* (Poli, 1795) et *Aequipecten seniensis* (Lamarck, 1819) (niveau « 4m » Lecointre 1963a). On y trouve également les huîtres *O. lamellosa* et *C. gryphoides*, ainsi que l'échinide « emblématique » de ces niveaux pliocènes, *R. fimbriata* (Lecointre 1962, 1963a). Des échinides de cette espèce ont été recensés par Lecointre (1963a) en de nombreux endroits, comme au nord de Villacisneros (Dakhla), dans la Sebkha Asqueima, ou plus au sud, dans la baie de Cintra (Lecointre 1966a) (Fig. 1). À la carrière d'Arciprès, à Villacisneros, la lumachelle à pectinidés est précédée par un grès fin et dur contenant des moules internes de lamellibranches, souvent indéterminables, et lui aussi rapporté au Pliocène (niveau « 4i » in Lecointre 1963a). Les formes identifiées sont en partie communes avec celles de la lumachelle, comme *R. fimbriata*. À noter que c'est dans le secteur du Rio de Oro (site d'El Rostel) (Lecointre 1962) qu'a été initialement trouvée dans le Pliocène la forme

appelée *H. fonti* par Lambert (1906, 1928), ensuite considérée comme une simple variété de *R. fimbriata* par Roman (1963). Enfin, selon Lecomte (1963a), les dépôts pliocènes et notamment la lumachelle à pectinidés, disparaissent à environ 10 km au sud de Villacisneros (Dakhla) et sont inconnus en Mauritanie.

Toujours à Arciprès, mais au dessus de la lumachelle à pectinidés, Lecomte (1962, 1963a) a identifié un grès fin et dur à moules de grands *Mytilus* et de *T. trochiformis*, gastéropode qui, selon Brébion (1975) et Brébion & Ortlieb (1976) date le Quaternaire ancien. Ce premier faciès pléistocène contient également l'oursin *Heliophora orbiculus* var. *orbiculus* (Linnaeus, 1758) (*Radiorotula orbiculus* var. *dentata* in Font y Sagüé 1911 et Lecomte 1962).

Les derniers niveaux quaternaires de cette région correspondent en premier lieu à des sables grossiers et des grès tendres très fossilifères à fossiles marins comme *Anomia ephippium* (Linnaeus, 1758) ou *Conus testudinarius* Hwans in Bruguière 1792, et enfin des limons rouges à *Helix* (Font y Sagüé 1911; Lecomte 1963a). Les faciès sablo-gréseux marins, rapportés au Quaternaire récent, contiennent l'échinide *H. orbiculus* var. *semisol*, espèce de rotule qui est présente sur les côtes africaines occidentales (Mauritanie, Sénégal) tout au long du Quaternaire récent (Lecomte, 1964), jusqu'à l'actuel (Roman, 1963), et qui est bien représentée, à l'état fossile, depuis la baie de Cintra (site du Gour de Hassi Amtal) (Lecomte 1966a) jusqu'à Villacisneros (Dakhla) sur le site d'Arciprès, plus au nord (Lecomte 1963a). Les récentes récoltes de prospecteurs amateurs (P. Nicolleau, R. Reboul) dans le secteur de Dakhla ont permis de retrouver les faciès quaternaires à *H. orbiculus* var. *semisol* (Fig. 2B), avec des *E. hoffmanni* (Fig. 2D) et pour la première fois des *Clypeaster rangianus* Desmoulin, 1835 (Fig. 2A).

Enfin, de petits oursins ont été signalés dans les niveaux pliocènes au puits de Aouinat, à proximité du cap Garnet (à mi chemin entre le cap Bojador et le Rio de Oro) (Fig. 1), par Alia Medina (1949) et ont été figurés par Melendez (1947) sous le nom de « *Fibularia minuta* », synonyme de l'espèce *Echinocyamus pusillus* (O. F. Muller, 1776). Ce petit échinide est fréquent sur les côtes méditerranéen-

nes et sur les côtes atlantiques depuis le Miocène jusqu'à l'Actuel.

BIODIVERSITÉ ET EXTENSION PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE DES ÉCHINIDES

BIODIVERSITÉ ET PROBLÈMES DE REGISTRE FOSSILE

L'un des résultats les plus surprenants auxquels ce travail a abouti est l'identification d'une très faible diversité spécifique des échinides dans les dépôts pliocènes et quaternaires de la côte atlantique marocaine: huit espèces dans le Pliocène, cinq dans le Pléistocène, deux dans l'Holocène. Cette faible diversité est très étonnante lorsque l'on prend en compte le fait que des dépôts du Pliocène marin et, dans une moindre mesure, du Quaternaire ancien marin, affleurent quasiment en continu sur la côte marocaine atlantique entre Rabat et Dakhla. Si le nombre d'espèces inventoriées est si faible, c'est probablement pour des raisons écologiques et taphonomiques.

En effet, tant les faciès marins pliocènes que les faciès marins quaternaires sont des dépôts gréseux, voire conglomératiques et souvent lumachelliques, riches en pectinidés et en huîtres, qui témoignent de milieux de dépôt très côtiers, peu profonds et de haute énergie. Plus précisément, par comparaison aux faciès à scutelles (très similaires aux rotules, morphologiquement et écologiquement) que l'on trouve dans le Néogène de l'ouest de la France, les faciès à rotules correspondent à des sables peu profonds (infralittoral supérieur), de haute énergie, dans lesquels les principaux (seuls?) oursins à pouvoir vivre étaient des clypeastéroïdes très plats et à test épais (comme les rotules actuelles des côtes d'Angola ou les « sand dollars » actuels des côtes de Floride) (Cottreau 1923). Par conséquent, on ne peut s'attendre à trouver en abondance, en dehors des rotules, que très peu d'autres échinides autochtones, mais certaines espèces de milieu plus profond et plus calme ont pu cependant être rejetées sur les plages à rotules.

— Les *Echinocyamus*: ces tout petits clypeastéroïdes, plats et légers, ne sont jamais brisés par les vagues.

Malheureusement, ils ne mesurent que quelques millimètres de long, même adultes, et sont très difficiles à détecter dans les grès lumachelliques. En Espagne, ils sont présents dans les lumachelles à pectinidés du Messinien et du Pliocène, en association avec des grands *Clypeaster*. Cependant, ils ressemblent à de très jeunes individus de rotules (2, 3, 4 ou 5 mm), ovales et plats (Cottreau 1923) avec lesquels ils pourraient être confondus. Dans les faits, il semble que de tels échinides ont été effectivement trouvés par Alia Medina (1949) dans le Moghrébien *s.l.* du cap Garnet, entre le Rio de Oro et le cap Bojador.

– Les *Echinolampas*: tout comme les *Echinocyamus*, ces gros oursins irréguliers sont généralement associés aux grands clypeastéroïdes, que ce soit avec les *Scutella* dans le Miocène moyen et supérieur de l'ouest ou du sud-est de la France, ou avec les *Clypeaster*, dans le Mio-Pliocène du sud-est de l'Espagne. À l'échelle du Plio-Pléistocène marocain atlantique, ces échinides ont déjà été recensés en quelques points des secteurs de Tarfaya et de Dahkla et devraient donc pouvoir être retrouvés en d'autres sites.

– Les réguliers: la plupart des échinides réguliers préfèrent les substrats rocheux; or le milieu de vie des rotules correspondait plutôt à des fonds marins sableux. On peut cependant espérer trouver, dans les faciès sableux et coquilliers à rotules, des fragments de test de *Psammechinus* ou des radioles de cidaridés issus de biotopes voisins. Ces deux types de réguliers ont effectivement été récoltés dans divers sites plio-pléistocènes (Lecointre 1966b; Roman 1972), notamment vers Tarfaya. La découverte par l'un des auteurs (M. M.) dans les collections de Rabat d'un *P. lividus* (Fig. 2) provenant du Moghrébien du Cap Dra, et probablement pléistocène, prouve qu'une étude approfondie du Plio-Pléistocène marocain atlantique devrait permettre de recenser un plus grand nombre d'espèces d'oursins réguliers; d'ailleurs, dans les dépôts holocènes de la région de Rabat, Gigout (1957) a également recensé la présence de *P. lividus*, cette espèce étant vraisemblablement installée sur les côtes marocaines atlantiques depuis le début du Quaternaire, voire depuis le Pliocène, comme les *P. miliaris* qui lui sont souvent associés sur les côtes actuelles et qui sont

clairement identifiés dans les dépôts pliocènes du Maroc atlantique. Qui plus est, des fragments de test et des radioles d'*Echinus* sp. ont été identifiés (Lecointre 1952) dans l'Holocène des environs de Tanger, ce qui permet à nouveau d'envisager une diversité spécifique des réguliers plus importante dans le Pléistocène.

– Les spatangues: compte tenu de la forte énergie du milieu de dépôt, si des cadavres de spatangues fouisseurs de sables (ex: *Echinocardium*) ou de graviers coquilliers (ex: *Spatangus*), vivant dans une zone plus profonde de l'infralittoral, ont été rejetés sur les plages à rotules, il peut en subsister des fragments de test ou des plaques isolées. Les faciès à rotules sont souvent très durs et parfois avec une surface éolisée, ce qui rend l'observation de tels fragments très difficile. Les chances d'en trouver des traces seraient plus fortes s'il existait, dans le Pliocène ou le Quaternaire ancien, des niveaux meubles pouvant être lavés et tamisés et la recherche de tels faciès est en cours. Quoiqu'il en soit, ce type d'oursin n'a pas encore été clairement identifié dans le Plio-Quaternaire, à l'exception peut-être du *Prospatangus* sp. signalé par Lecointre (1952) et cité par Lachkhem (1982) dans le Pliocène de l'oued el Arjat. À noter également que Lecointre (1952) avait collecté des débris de *Schizaster* dans le Tortonien de Rabat.

EXTENSION PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE DES ÉCHINIDES

Le cas particulier des rotuloïdes

Depuis la description de *Rotuloidea fimbriata* par Etheridge en 1872, puis de *Hemiheliopsis fontii* par Lambert en 1906, les rotuloïdes du Pliocène marocain atlantique ont fait l'objet de nombreuses études détaillées. Ainsi Cottreau (1923) en a analysé les variations morphologiques en fonction de l'âge des spécimens et a proposé une première approche de leur évolution. Il en avait donné une description assez complète, combinant des critères ontogénétiques et des critères phylogénétiques, et ses travaux ont été par la suite largement repris pour établir un modèle d'évolution graduelle peramorphique à partir des rotuloïdes d'Afrique occidentale (Smith 1984). Roman (1963), a ensuite complété ce travail, essentiellement du point de vue systématique

et biostratigraphique, pour les espèces du Sahara occidental. Sur le plan systématique, il a mis en synonymie l'espèce *H. fonti* Lambert, 1906, avec *Heliophora orbiculus*, en lui accordant tout au plus le statut de variété, et a inventorié au Maroc une nouvelle forme, *H. orbiculus semisol* (Blainville, 1827) que Gonçalves & Roman (1963) avaient décrite pour le Quaternaire récent de l'Angola. Parallèlement, il a établi une zonation biostratigraphique des rotuloïdes ouest-africains comprenant *R. fimbriata* comme marqueur du Pliocène, *H. orbiculus orbiculus* comme espèce typique du Pléistocène ancien et *H. orbiculus semisol* comme forme la plus récente, existant depuis le Quaternaire récent jusqu'à l'Actuel.

Selon Cottreau (1923) : « Les *Rotuloidea fimbriata* du Pliocène marocain sont les ancêtres directs des *Heliophora rumphii* (Klein, 1734) vivant actuellement sur le littoral de l'Afrique occidentale. » De plus, Cottreau (1923) a été le premier à noter que l'évolution des rotuloïdes sur les côtes occidentales africaines avait été concomitante d'une migration. En effet, alors que les *R. fimbriata* s'étendaient au Pliocène jusque dans la région de Safi, au nord du Maroc, dans l'Actuel, leur extension la plus septentrionale, avec *H. orbiculus*, ne dépasse pas les côtes les plus méridionales du Maroc, vers Dakhla, tout en se prolongeant jusqu'en Angola. Les rotuloïdes constituent donc des échinides typiquement est-atlantiques qui n'ont jamais colonisé le Bassin méditerranéen, ni même le débouché atlantique du détroit sud rifain, que ce soit avant ou après la crise messinienne.

Le cas particulier des Clypeaster

Le genre *Clypeaster* est l'un des oursins les plus typiques du Néogène méditerranéen. Abondant et diversifié au Miocène moyen (Philippe 1998) en Méditerranée, il constitue encore dans ce bassin, au Tortono-Messinien, le principal échinide des faciès côtiers les moins profonds, notamment avec le groupe morphologique *C. altus* Leske, 1778 (Néraudeau *et al.* 2001). Ce groupe survit *in situ* à la crise messinienne, avec la forme *C. aegyptiacus*, et ne disparaît du bassin méditerranéen qu'au Quaternaire (Néraudeau *et al.* 2001). L'espèce *C. altus* semble dans le même

temps avoir colonisé le détroit sud rifain et son débouché atlantique, car elle était présente au Miocène moyen dans les régions sud rifaines (Fig. 4) et dans les îles de Madère, des Canaries et du Cap Vert (Lecointre, 1964). Au Pliocène, les *C. aegyptiacus* recensés par Lecointre (1952) au débouché atlantique du détroit sud rifain sont ensuite les représentants les plus occidentaux de l'espèce, par ailleurs largement répandue en Méditerranée, notamment en Algérie, en Tunisie et en Espagne (Lecointre & Roman, 1957). La plupart des auteurs s'accordent pour en faire le descendant pliocène, voire le synonyme, de l'espèce messinienne *C. altus* (Lecointre & Roman 1957; Néraudeau *et al.* 1999, 2001; Rose & Wood 1999). Cette espèce, typiquement méditerranéenne, était ainsi simultanément présente au Pliocène en Méditerranée et sur les proches côtes atlantiques du Maroc. Toutefois, il est difficile de dire si la population marocaine atlantique de cette espèce est issue d'une migration postmessinienne via le détroit sud rifain ou bien d'une migration antérieure, fini-miocène, de la forme ancestrale *C. altus*. En effet, l'absence, sur la côte atlantique du Maroc, de dépôts tortoniens ou messiniens contenant des *Clypeaster*, ne permet pas de conclure clairement. La seule certitude est que l'espèce, une fois disparue de Méditerranée, a également disparu du proche-atlantique, prouvant ainsi qu'elle n'avait pu s'acclimater de manière durable au débouché atlantique de la Méditerranée, à la différence des *Schizaster* et des *Echinolampas*, réfugiés sur le pourtour des îles du Cap Vert. Alors que le groupe morphologique méditerranéen *C. altus*-*C. aegyptiacus* n'a pas survécu au-delà du Pliocène, le groupe morphologique atlantique *C. rangianus* était présent dans les dépôts quaternaires des côtes marocaines les plus méridionales. Malgré la survie de cette dernière espèce aujourd'hui encore sur les côtes de Mauritanie et de l'archipel du Cap Vert, le genre *Clypeaster* n'a pas recolonisé les côtes marocaines (Mortensen 1948). Il apparaît ainsi que durant la période s'échelonnant de la fin du Miocène à l'Actuel, les *Clypeaster*, quelle que soit l'espèce, n'ont jamais colonisé les côtes marocaines comprises entre Boujdour (au sud) et Casablanca (au

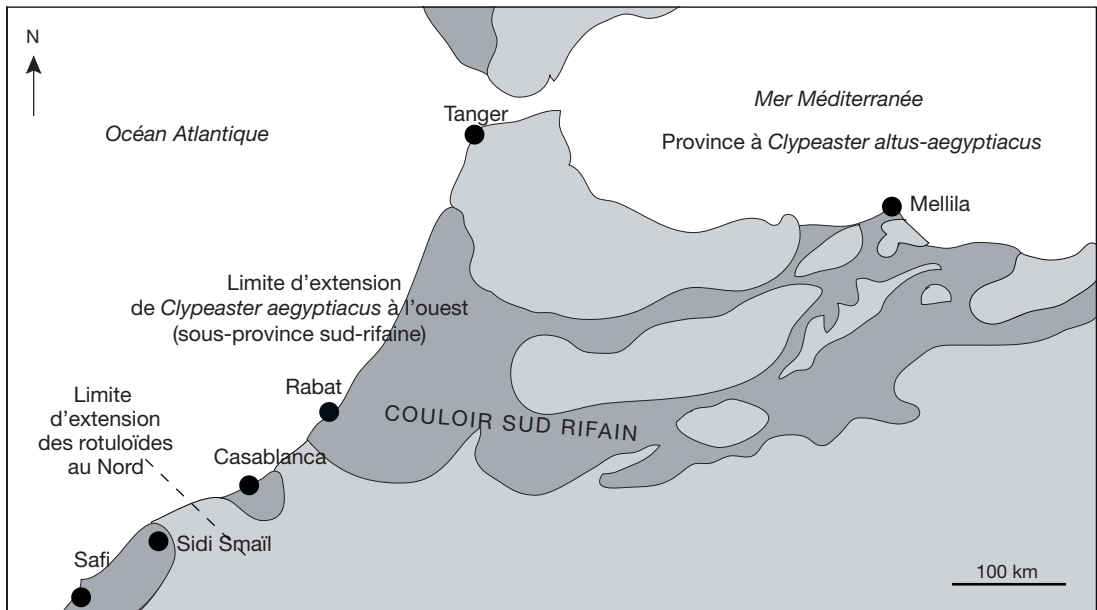


FIG. 4. — Carte paléogéographique du nord du Maroc à la fin du Néogène montrant les limites d'extension de la province à *Clypeaster altus-aegyptiacus* à l'ouest et de la province à rotuloïdes au nord.

nord), ce qui correspond approximativement à la zone d'extension de *R. fimbriata*.

Le cas particulier des Echinolampas

Les *Echinolampas hoffmanni* trouvés autrefois par Lecointre (1963) et Choubert *et al.* (1966a), puis récemment par R. Reboul (com. pers.), dans des dépôts plio-quaternaires à l'extrême sud des côtes marocaines (régions de Tarfaya, Dakhla et baie de Cintra) correspondent à une espèce largement répartie au Pliocène en Méditerranée, de l'Espagne à l'île de Rhodes (Roman 1972). Survivante en Méditerranée au début du Quaternaire, l'espèce a disparu à la fin du Pléistocène. Selon les travaux les plus récents, elle est l'ancêtre direct d'*E. rangi* Desmoulin, qui vit actuellement dans le secteur des îles du Cap Vert (Néraudeau *et al.* 1999; Rose & Wood 1999). Par conséquent, la forme atlantique actuelle apparaît comme la descendance récente, postnéogène et très localisée, de la forme méditerranéenne, cette dernière étant beaucoup plus ubiquiste et pérenne, du Miocène au Pléistocène et de la Méditerranée orientale au large de l'Afrique occidentale. Faute de

spécimens dans le Messinien et le Pliocène sud rifain occidental, il est difficile de déterminer clairement les relations entre les populations atlantiques et les populations méditerranéennes de cette espèce, notamment après la crise messinienne. Toutefois, l'absence d'occurrence d'*E. hoffmanni* dans le Plio-Pléistocène des régions comprises entre Tarfaya et Rabat, malgré la grande abondance des faciès propices à son développement (comme plus au sud, entre Tarfaya et Dakhla), plaide pour une rupture des échanges entre ces deux populations déjà accomplie au début du Pliocène. Selon cette hypothèse, il devient peu probable que les survivants postmessiniens de l'espèce en Méditerranée soient issus de la migration d'une population d'origine atlantique après la « crise de salinité ».

Les autres échinides méditerranéo-atlantiques du Maroc

Les rotuloïdes, les *Clypeaster* et les *Echinolampas* sont les groupes les mieux documentés à l'état fossile et les seuls à permettre de discuter véritablement les échanges fauniques entre Atlantique

et Méditerranée, avant, pendant et après la crise messinienne. Les *Schizaster*, qui sont représentés par deux espèces endémiques toujours vivantes, l'une de Méditerranée (*S. canaliferus* (Lamarck, 1816)), l'autre de l'Atlantique (*S. edwardsi* Cotteau, 1889 du Cap Vert), peuvent également constituer un quatrième cas intéressant; et cela d'autant plus que le morphe atlantique semble s'être individualisé du morphe méditerranéen au Messinien en Méditerranée (Néraudeau *et al.* 2001). Malheureusement, ce genre est quasi inconnu dans les dépôts plio-quaternaires atlantiques et l'histoire biogéographique des deux espèces est très difficile à appréhender. En ce qui concerne les autres genres d'échinides potentiellement présents tant sur les côtes atlantiques que sur les côtes méditerranéennes du Maroc (*Echinocardium*, *Echinocyamus*, *Echinus*, *Paracentrotus*, *Psammechinus*, etc.), trop peu de spécimens fossiles sont connus à ce jour pour discuter l'histoire des taxons. Il est juste possible d'examiner leur place dans les échinofaunes actuelles et d'en déduire quelques informations.

LES ÉCHINIDES DES CÔTES MAROCAINES ATLANTIQUES ACTUELLES

Lorsque l'on passe en revue la diversité actuelle des échinides sur les côtes marocaines atlantiques, on constate des différences importantes avec les échinofaunes antérieures, mio-pliocènes ou quaternaires, recensées sur les mêmes côtes. En effet, grâce aux travaux de Koehler (1921) ou de Tortonese (1965), il apparaît que plusieurs espèces des côtes marocaines actuelles n'ont pas été retrouvées à l'état fossile, ou alors uniquement dans des dépôts holocènes récents (flandriens et postérieurs).

Cela correspond en premier lieu aux réguliers Cidaridae tels que *Dorocidaris papillata* (Leske, 1778). Commune avec la Méditerranée, cette espèce vit généralement au dessous de 50 m de profondeur et au-dessus de 300-400 m, sur fond vaseux. Elle se retrouve au sud jusqu'au Canaries, au nord jusqu'en Norvège et à l'ouest jusqu'aux USA et aux Antilles. Le second cas est celui de *Stylocidaris affinis* (Philippi, 1845) qui, en Méditerranée, vit sur fond coralligène, entre 30 et 150 m, et dans l'Atlantique, n'est connu que sur les côtes africaines et aux Canaries vers le sud, et aux Antilles à l'ouest.

L'espèce ne remonte pas au nord au-delà du détroit de Gibraltar. Ces deux cidaridés pourraient correspondre, en totalité ou en partie, aux radioles trouvés jadis dans le Mio-Pliocène de Rabat. Le matériel ancien n'étant plus consultable (perdu?), de nouvelles récoltes seraient nécessaires pour confirmer ou non cette hypothèse.

Divers autres oursins réguliers communs dans l'Actuel sont totalement inconnus dans les échinofaunes marocaines atlantiques mio-pliocènes et quaternaires. En premier lieu, c'est le cas de *Centrostephanus longispinus* (Philippi, 1845) assez rare et très localisé, qui vit sur fonds coralligènes, vers 50 m ou un peu moins en Méditerranée et qui, côté Atlantique, descend aux Açores, aux Canaries et sur les côtes du Maroc. Cela concerne aussi *Arbacia aequituberculata* (Blainville, 1825), espèce littorale, rare sur les côtes méditerranéennes françaises, mais plus fréquente sur les côtes nord-africaines, qui descend, côté Atlantique, sur le littoral ouest-africain, et s'étend jusqu'aux Açores, à Madère et aux îles du Cap Vert. Enfin, *Genocidaris maculata* Agassiz, 1869 très répandu en Méditerranée, notamment sur les côtes nord-africaines, sur fonds coralligènes vers 50 m, est présent, côté Atlantique, au Congo, à Madère, aux Açores et sur les côtes des USA. Sa présence sur les côtes du Maroc n'est pas avérée. Le genre *Echinus*, uniquement connu par des radioles dans l'Holocène de Tanger, est pourtant représenté dans l'Actuel par trois espèces. *Echinus acutus* Lamarck, 1816 espèce à très vaste extension géographique, depuis la mer de Barentz au Nord, jusqu'au cap Bojador, au sud, entre 20 et 1 280 m de profondeur, est présent tant en Méditerranée qu'en Atlantique, généralement sur fond vaseux. *Echinus melo* Lamarck, 1816 plus rare que *E. acutus* vit souvent sur fond rocheux, vers 30-50 m de profondeur. Côté Atlantique, il ne dépasse pas les côtes du Portugal au nord et s'étend jusqu'aux Açores au sud. *Echinus esculentus* Linnaeus, 1758, n'existe pas en Méditerranée et vit donc exclusivement côté Atlantique, entre 10-15 m et jusqu'à 1 264 m. Cette espèce plutôt nordique, de la Manche et de l'Atlantique Nord, est connue jusqu'en Norvège, en Islande et au Spitzberg au nord, mais ne descend a priori pas plus bas que le Portugal au sud. Sa présence au Maroc n'est donc pas avérée.

Sphaerechinus granularis (Lamarck, 1816), espèce commune en Méditerranée, sur sables vaseux aux alentours ou à l'intérieur des prairies de zostères, entre 20 et 50 m, descend au sud, côté Atlantique, jusque sur les côtes ouest-africaines. *Paracentrotus lividus* (Lamarck, 1816), actuellement très commun tant en Méditerranée qu'en Atlantique, à la lisière des prairies de zostères, entre 3-4 et 30 m de profondeur sur substrat meuble ou sur rochers, n'a pourtant été recensé dans les dépôts fossiles du Maroc atlantique que dans l'Holocène de Rabat et le Pléistocène du cap Dra.

Finalement, les seuls oursins réguliers clairement identifiés sur les côtes marocaines atlantiques depuis le Pliocène et le Quaternaire ancien jusque dans l'actuel sont les *Psammechinus*, notamment *P. miliaris*. Cette forme littorale, descendant jusque vers 60 m, est très répandue dans la Manche et dans l'Atlantique, sur fond graveleux ou rocheux, voire sur le sable. Elle descend au Sud jusqu'au Portugal et au Maroc et reste inconnue en Méditerranée. *Psammechinus microtuberculatus* (Blainville, 1825), espèce très répandue dans toute la Méditerranée, en prairie de zostères, vers -25 m, ne dépasse pas, côté Atlantique, le Portugal au nord et s'étend jusqu'au Cap Vert au sud, mais sa présence n'est pas avérée sur les côtes marocaines.

Au total, sur les 12 espèces d'oursins réguliers potentiellement présentes sur les côtes marocaines atlantiques actuelles, seulement deux sont clairement identifiées dans les dépôts fossiles des mêmes régions, l'une depuis le Pliocène (*P. miliaris*), l'autre depuis le Pléistocène (*Paracentrotus lividus*). La présence de cidaridés et du genre *Echinus* est également mise en évidence dans le Plio-Pléistocène, mais sans qu'il soit possible de préciser les espèces concernées. Enfin, quatre espèces sont totalement inconnues à l'état fossile dans le Maroc atlantique (*C. longispinus*, *A. aequituberculata*, *G. maculata*, *S. granularis*).

En ce qui concerne les oursins irréguliers, les différences entre échinofaunes fossiles et échinofaune actuelle des côtes atlantiques marocaines sont encore plus marquées que pour les réguliers. Sur la dizaine, voire la douzaine, d'espèces potentiellement présentes, seulement une, *Echinocyamus pusillus* semble avoir été identifiée à l'état fossile,

dans les dépôts pliocènes du Maroc atlantique, mais sans certitude absolue. *Echinocyamus pusillus* est aujourd'hui commun en Méditerranée et en Atlantique, sur sables, graviers ou débris coquilliers, entre 30 et 200 m, depuis l'Atlantique Nord jusqu'au cap Bojador (Koehler 1921 ; David 1989). Par ailleurs, l'actuel *E. rangi* Desmoulins, connu entre la région du Cap Vert et le Cameroun, mais non avéré au large du Maroc, est le descendant direct du *E. hoffmanni* identifié dans le Plio-Pléistocène de Tarfaya et de Dakhla. Enfin, alors que *S. edwardsi* est actuellement connu au Cap Vert, mais pas au Maroc, il existerait des fragments de *Schizaster* dans le Tortonien supérieur de Rabat, mais pas dans les dépôts néogènes et quaternaires plus récents. À noter que les *Schizaster* sont représentés par des espèces différentes en Atlantique Est et en Méditerranée, puisque dans ce dernier domaine on trouve *S. canaliferus* qui vit sur fond vaseux, entre 20-30 m et 100 m de profondeur. Dans la famille des spatangidés, *Spatangus purpureus* O. F. Muller, 1776 vit actuellement tant en Méditerranée qu'en Atlantique, dans les fonds sableux, sablo-vaseux ou coralligènes, entre -15 et -50 m le plus souvent, mais est connu jusqu'à -900 m (Koehler 1921). Côté Atlantique, il remonte jusqu'au sud de l'Islande et à la Norvège, au nord, et descend au sud jusqu'aux Açores et au Sénégal (voire en Angola selon Tortonese 1965). Le genre est quasi inconnu à l'état fossile dans le Néogène final et le Quaternaire du Maroc atlantique, mais on peut remarquer que Lecoindre (1952) a signalé dans les dépôts anciens la présence de *Prospatangus* sp., sans qu'il soit possible aujourd'hui, malheureusement, de disposer de matériel étudiable.

Les huit autres espèces d'échinides irréguliers des côtes nord-africaines atlantiques actuelles sont totalement inconnues à l'état fossile dans les mêmes régions. Cela concerne tout d'abord *Brissopsis lyrifera* (Forbes, 1841), espèce de fonds sableux ou sablo-vaseux, surtout entre 40 et 50 m en Méditerranée, et entre 30 et 600 m en Atlantique où elle est connue au sud jusque sur les côtes de Sierra Leone, en Afrique occidentale (Koehler 1921 ; Tortonese 1965 ; David 1989). De même pour l'espèce voisine, *B. atlantica* Mortensen, 1907 qui peuple les mêmes régions, mais dans des eaux plus profondes (100 à

3 000 m). C'est le cas aussi de *Brissus unicolor* (Leske, 1778), assez rare en Méditerranée, où il est présent sur fonds vaseux vers 10-20 m de profondeur, mais pouvant descendre jusqu'à -240 m, et connu en Atlantique, restreint aux eaux chaudes des Açores, des Canaries, du Cap Vert et à l'ouest aux Antilles (Koehler 1921). Sa présence sur les côtes marocaines atlantiques n'est pas avérée au-delà du secteur de Gibraltar. Enfin, les quatre formes différentes du genre *Echinocardium*, à la fois très abondant et très diversifié (David & Laurin 1996), sont pourtant totalement absentes des terrains fossiles marocains atlantiques. *Echinocardium cordatum* (Pennant, 1777), fréquent tant en Méditerranée qu'en Atlantique, notamment au Maroc, est actuellement surtout présent dans la zone intertidale, mais peut descendre jusqu'à -150 m. C'est un oursin que l'on pourrait s'attendre à trouver, au moins en fragments, dans les faciès à rotules. *Echinocardium mediterraneum* (Forbes, 1844), connu surtout en Méditerranée à faible profondeur, tant côté nord-africain que côté européen, a été recensé du côté de l'Atlantique de Gibraltar au Golfe de Gascogne. *Echinocardium flavescens* (O. F. Muller, 1776), qui vit en Méditerranée entre 30 et 40 m sur fonds coralligènes ou graviers vaseux, se retrouve côté Atlantique, entre 6 et 150 m, depuis Gibraltar jusqu'en Norvège et en Islande et descend jusqu'aux Açores. *Echinocardium pennatifidum* Norman, 1868 connu uniquement en Atlantique et dans la Manche, vit surtout en zone intertidale, sur fonds sableux, mais peut descendre jusqu'à -150 m. À noter également que l'espèce méditerranéenne, plutôt rare, *Plagiobrissus costai* (Gasco, 1876), est connue côté Atlantique depuis Gibraltar jusqu'à Sainte-Hélène, entre -25 et -200 m (Tortonese 1965).

CONCLUSIONS

La synthèse bibliographique des travaux consacrés au Mio-Plio-Quaternaire des côtes atlantiques marocaines, complétée par de nouvelles investigations de terrain, permet de mieux définir la biodiversité des espèces d'échinides recensés dans le Pliocène et le Pléistocène. Quelques données additionnelles ont également pu être réunies pour le Tortonien, le

Messinien et l'Holocène. Toutefois, très peu d'espèces, variétés comprises, sont finalement mises en évidence (Tableau 1), avec respectivement trois formes pour le Tortonien (*Cidaridés*, *Schizaster* sp., *Scutella striatula*), une seule pour le Messinien (*cidaridés*), huit pour le Pliocène (*cidaridés*, *Psammechinus miliaris*, *Clypeaster aegyptiacus*, *Rotuloidea fimbriata*, *R. fimbriata fonti*, *Echinocyamus pusillus*?, *Echinolampas hoffmanni*, *Prospatangus* sp.), cinq pour le Pléistocène (*Paracentrotus lividus*, *Clypeaster rangianus*, *Heliophora orbiculus orbiculus*, *H. orbiculus semisol*, *E. hoffmanni*) et deux pour l'Holocène (*Echinus* sp., *P. lividus*).

Sur le plan biostratigraphique, à l'instar de Roman (1963), il est possible de caractériser le Tortonien par *S. striatula*, le Pliocène par *R. fimbriata* et *C. aegyptiacus* et le Pléistocène par *H. orbiculus* et *C. rangianus*. Le Messinien et l'Holocène demeurent mal caractérisés.

Sur le plan paléobiogéographique, est mis en évidence un provincialisme qui au Pliocène opposait une province méditerranéenne à *Clypeaster altus-aegyptiacus* débouchant sur les côtes atlantiques via la sous-province du détroit sud rifain, et une province atlantique ouest-africaine à *R. fimbriata*, ne dépassant pas au nord la région de Casablanca. Ce provincialisme semble avoir limité les échanges fauniques entre Atlantique Est et Méditerranée après la crise messinienne.

Par ailleurs, une veine d'eau méditerranéenne se prolongeant au-delà du débouché atlantique de Gibraltar (David 1989) permet actuellement à quelques espèces typiques de Méditerranée de s'implanter sur les côtes marocaines atlantiques septentrionales, tels *Brissus unicolor* ou *Echinocardium flavescens*. Il est vraisemblable qu'à la fin du Néogène, une veine d'eau comparable traversait le détroit sud rifain et se prolongeait dans l'Atlantique proche, jusqu'aux îles du Cap Vert (site le plus occidental à *C. altus*). Toutefois, l'échinofaune méditerranéenne qui a bénéficié de ces conditions locales particulières au Tortonien-Messinien ou au Pliocène n'a pas survécu aux refroidissements plio-pléistocènes et, à l'image des *Clypeaster* du groupe *altus-aegyptiacus* ou des *Echinolampas* (Néraudeau et al. 1999), ne se retrouve pas dans la veine d'eau méditerranéenne actuelle passant par Gibraltar. Il n'y a donc pas d'héritage

TABLEAU 1. — Tableau de synthèse des échinides fossiles mio-pliocènes et quaternaires recensés en différents points de la côte marocaine atlantique et au nord de la Mauritanie.

Âges	Tanger	Rabat Casablanca	Safi Agadir	Cap Dra Tarfaya	Rio de Oro Dahkla	Mauritanie
Holocène	<i>Echinus</i> sp.	<i>Paracentrotus lividus</i>				
Pléistocène				<i>Radorotula orbiculus</i> var <i>semisol</i> <i>Paracentrotus lividus</i> <i>Echinolampas hoffmanni</i>	<i>Radorotula orbiculus</i> var <i>semisol</i> <i>Echinolampas hoffmanni</i> <i>Clypeaster rangianus</i>	<i>Radorotula orbiculus</i> var <i>semisol</i>
Pliocène	Fragments d'échinides indet.	<i>Clypeaster aegyptiacus</i> <i>Prospatangus</i> sp. Radioles de cidaridés	<i>Rotuloidea fimbriata</i> <i>R. fimbriata</i> var. <i>fonti</i>	<i>Rotuloidea fimbriata</i> <i>Psammechinus miliaris</i> <i>Echinolampas hoffmanni</i> <i>Cidaris</i> sp.	<i>Rotuloidea fimbriata</i> <i>R. fimbriata</i> var. <i>fonti</i> <i>Echinocyamus pusillus</i> ? <i>Echinolampas</i> sp. <i>Cidaris</i> sp.	<i>Rotuloidea fimbriata</i>
Messinien	Fragments d'échinides indet.	Radioles de Cidaridés				
Tortonien supérieur	Fragments d'échinides indét.	Radioles de cidaridés <i>Scutella striatula</i> <i>Schizaster</i> sp.				

direct entre l'échinofaune de la veine d'eau et son équivalent sud rifain fini-néogène.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier B. David (université de Bourgogne) et J. Roman (MNHN) pour leurs corrections et critiques constructives. Ils tiennent également à exprimer leur gratitude envers P. Nicolleau et R. Reboul qui ont fourni du matériel inédit et des informations fondamentales pour l'actualisation des connaissances sur les échinides fini-néogènes et quaternaires des côtes marocaines atlantiques. Ce travail a également bénéficié de la consultation des collections du ministère de l'Énergie et des Mines à Rabat, en qui nous sommes reconnaissants. Enfin, nous remercions Jean-Paul Saint Martin qui a été à l'initiative de la journée APF (association paléontologique française) à l'origine du présent volume thématique.

RÉFÉRENCES

- ALIA MEDINA M. 1945. — Caracterización morfológica y geológica de la zona septentrional del Sahara español. *Trabajos del Instituto de Ciencias naturales Jose de Acosta*, série geológica, 2: 1-260.
- AMBROGGI R. 1963. — Étude géologique du versant méridional du Haut Atlas occidental et de la plaine du Souss. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 157: 1-321.
- AYMÉ J. M. & ROMAN J. 1954. — Découverte d'une nouvelle espèce d'*Amphiope* dans le Pliocène des environs d'Alger. *Publications du Service de la Carte géologique d'Algérie*, nouvelle série, 2: 165-172.
- BENMOUSSA A., EL HAJJAJI K., POUYET S. & DEMARCQ G. 1989. — Les mégafaunes marines du Messinien de Melilla (Nord-Est Maroc). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 73: 51-60.
- BENSON R. H. & RAKIC EL BIED K. 1996. — The Bou Regreg Section, Morocco: Proposed Global Boundary Stratotype Section and Point of the Pliocene. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 383: 51-150.
- BIBERSON P. 1961. — Essai de classification du Quaternaire

- marin du Maroc atlantique. *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France* 4: 67-70.
- BOISTEL A. 1905. — Les fossiles néogènes du Maroc, rapportés par M. Paul Lemoine. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 4, 5: 202-208.
- BOURCART J. 1927. — Premiers résultats d'une étude du Quaternaire marocain. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 4, 27: 3-33.
- BOURCART J. 1949. — Le Quaternaire du littoral marocain entre Casablanca et Safi. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 5, 19: 453-465.
- BRÉBION P. 1974. — Révision des Acanthines du Pliopliocène marocain et critique de l'origine chilopéruvienne de ces gastéropodes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série D, 278: 2901-2904.
- BRÉBION P. 1975. — Analyse malacologique du Quaternaire marin du Maroc atlantique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série D, 280: 963-966.
- BRÉBION P. & ORTLIEB L. 1976. — Nouvelles recherches géologiques et malacologiques sur le Quaternaire de la Province de Tarfaya (Maroc Méridional). *Geobios* 9 (5): 529-550.
- CHAVAN A. 1944. — Étude complémentaire de la faune de Dar-bel-Hamri. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 5, 14: 155-171.
- CHEVALIER J. P. 1962. — Les madréporaires miocènes du Maroc. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 173: 2-74.
- CHOUBERT G. & AMBROGGI R. 1953. — Note préliminaire sur la présence de deux cycles sédimentaires dans le Pliocène marin du Maroc. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 117: 5-53.
- CHOUBERT G., FAURE-MURET A. & HOTTINGER L. 1966a. — Aperçu géologique du bassin côtier de Tarfaya. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 175: 7-222.
- CHOUBERT G., FAURE-MURET A., HOTTINGER L. & LECOINTRE G. 1966b. — Le prétendu «Pliocène» de Charf el Akab est d'âge Tortonien. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 198: 29-33.
- COTTREAU J. 1923. — Les Rotuloidea du Pliocène marocain et leurs descendants actuels. *Annales de Paléontologie* 12 (3/4): 135-147.
- DARTEVELLE E. 1953. — Échinides fossiles du Congo et de l'Angola. *Annale du Musée royal du Congo belge*, Tervuren, 13: 1-240.
- DAVID B. 1989. — Faunes méditerranéenne et atlantique de part et d'autre du détroit de Gibraltar: les échinides irréguliers de la campagne BALGIM. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série 3, 309: 165-172.
- DAVID B. & LAURIN B. 1996. — Morphometrics and cladistics: measuring phylogeny in the sea urchin *Echinocardium*. *Evolution* 50 (1): 348-359.
- DOLLFUS G. F. 1911. — Étude des fossiles recueillis par N. Font y Sagué au Rio de Oro. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 4, 11: 218-238.
- EL HAJJAJI K. 1988. — Les Bryozoaires messiniens du bassin de Melilla (NE Maroc) et leur signification biostratigraphique, paléobiogéographique et paléocéologique. *Géologie méditerranéenne* 15: 105-121.
- ETHERIDGE R. 1872. — Appendix to Mr. Maw's Paper on the geology of Morocco, being a description of a new genus of fossil Scutelloid Echinoderm from Saffé, North Africa. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 28: 97-101.
- FEINBERG H. & LORENZ H. G. 1970. — Nouvelles données stratigraphiques sur le Miocène supérieur et le Pliocène du Maroc nord-occidental. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 225: 21-26.
- FONT Y SAGUÉ N. 1911. — Les formations géologiques du Rio de Oro (Sahara occidentale). *Bulletin de la Société géologique de France*, série 4, 11: 212-217.
- GARCIA F., CONESA G., MÜNCH P., CORNÉE J. J., SAINT MARTIN J.-P. & ANDRÉ J. P. 2004. — Évolution des environnements littoraux du bassin de Melilla-Nador (Nord-Est Maroc) au Messinien supérieur entre 6,0 et 5,77 Ma. *Geobios* 37: 23-36.
- GENTIL L. 1919. — Sur la géologie des environs d'Agadir. *Comptes rendus sommaires de la Société géologique de France* 17: 36-37.
- GIGOUT M. 1951. — Études géologiques sur la Meseta marocaine occidentale (arrière-pays de Casablanca, Mazagan et Safi). *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 86: 1-507.
- GIGOUT M. 1957. — Recherches sur le Quaternaire marocain. *Travaux de l'Institut des Sciences chérifiennes*, série Géologie et Géographie physique 7: 1-77.
- GONÇALVES F. & ROMAN J. 1963. — Une sous-espèce nouvelle de *Rotula orbiculus* Linné dans les formations plio-quaternaires de l'Angola. *Bolletín del Museo del Laboratorio de Mineralogía y de Geología de la Facultad de Ciencias*, Lisboa 9 (2): 99-106.
- HILGEN F. J., IACCARINO S., KRIJGSMAN W., LANGEREIS C. G. & ZACHARIASSE W. J. 2000. — The Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) of the Messinian Stage (uppermost Miocene). *Episodes* 23 (3): 172-178.
- KILIAN W. 1917. — Géologie des environs d'Agadir (Maroc). *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*: 33-37.
- KOEHLER R. 1921. — *Echinodermes*. Faune de France 1 Lechevalier P., Paris, 210 p.
- KRIJGSMAN, W., GABOARDI S., HILGEN F. J., IACCARINO S., DE KAENEL E. & VAN DER LAAN E. 2004. — Revised astrochronology for the Ain el Beida section (Atlantic Morocco): no glacio-eustatic control for the onset of the Messinian Salinity Crisis. *Stratigraphy* 1 (1): 87-101.
- LACHKHEM H. 1982. — *Les échinoïdes du Messinien du*

- Bassin de Melilla (Maroc septentrional). Étude systématique et paléocéologique.* Thèse, université d'Orsay, France (inédit).
- LACHKHEM H. & ROMAN J. 1995. — Les échinoides irréguliers (Néognathostomes et Spatangoïdes) du Messinien de Melilla (Maroc septentrional). *Annales de Paléontologie* 81 (4): 247-278.
- LAMARTI SEFIAN N., ANDRÉ J. P., EL HAJJAJI K., POUYET S. & BEN MOUSSA A. 1998. — Une plate-forme ouverte à faciès bryomol: le bassin Miocène supérieur de Charf El Akab (Maroc atlantique). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 327: 377-383.
- LAMBERT J. 1906. — Genre *Hemiheliopsis*. *Mémoire de la Société géologique de France* 14 (2/3): 124-128.
- LAMBERT J. 1928. — Révision des échinides fossiles de la Catalogne. 2^e partie. *Memoria del Museo de Ciencias naturales de Barcelona*, serie Geologica, 1 (2): 1-102.
- LECOINTRE G. 1916a. — Sur la géologie du djebel Outitâ et des environs de Dar Bel Hamri (Maroc occidental). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 162: 556.
- LECOINTRE G. 1916b. — Quelques résultats d'une mission dans le Gharb (Maroc occidental) en 1914. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 162: 719.
- LECOINTRE G. 1949. — Sur le Quaternaire des environs de Casablanca. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 5, 19: 585-595.
- LECOINTRE G. 1952. — Recherches sur le Néogène et le Quaternaire marins de la côte atlantique du Maroc. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*: 99.
- LECOINTRE G. 1962. — Sur la géologie de la presqu'île de Villacisneros, Rio de Oro. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 254 (6): 1121-1122.
- LECOINTRE G. 1963a. — Note sur le Néogène et le Quaternaire marins du Sahara espagnol (Seguiet el Hamra et Rio de Oro). *Notas y Comunicaciones del Instituto geologico y minero de España* 71: 5-38.
- LECOINTRE G. 1963b. — Recherches sur le Néogène et le Quaternaire marins de la côte atlantique du Maroc. Les acquisitions nouvelles durant la période de 1952 à 1962 (stratigraphie et paléontologie). *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 174: 1-75.
- LECOINTRE G. 1964. — Les relations du Quaternaire marin de la Mauritanie avec celui des régions avoisinantes. *Bulletin du Bureau de Recherches géologiques et minières* 2: 92-109.
- LECOINTRE G. 1966a. — Note sur le Néogène et le Quaternaire marins du Sahara espagnol (Seguiet el Hamra et Rio de Oro). Supplément. *Notas y Comunicaciones del Instituto geologico y minero de España* 91: 61-70.
- LECOINTRE G. 1966b. — Néogène récent et Quaternaire du Bassin côtier de Tarfaya. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 175: 253-288.
- LECOINTRE G. & HERNANDEZ-PACHECO M. F. 1962. — Sur la géologie de la presqu'île de Villacisneros Rio de Oro. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 254: 1121.
- LECOINTRE G. & ROMAN J. 1957. — Le gisement pliocène de l'oued el Oudiane (versant sud-est du Cap Bon, Tunisie) et sa faune de Clypeâstres. 82^e Congrès des Sociétés savantes: 61-73.
- MARTINIS B. & VISINTIN V. 1966. — Données géologiques sur le bassin sédimentaire côtier de Tarfaya (Maroc méridional), in REYRE D. (ed.) *Bassins sédimentaires du littoral africain*, Symposium de l'Association du Service des Géologues africains, Paris: 13-26.
- MEDIONI R. & WERNLI R. 1978. — Étude géologique du bassin postnappe mio-pliocène du Charf-el-Akab (Province de Tanger, Maroc). *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 275: 107-133.
- MEGHRAOUI M., OUTTANI F., CHOUKRI A. & FRIZON DE LAMOTTE D. 1998. — Coastal Tectonics across the South Atlas Thrust Front and the Agadir Active Zone, Morocco, in STEWART I. S. & VITA-FINZI C. (eds), *Coastal Tectonics. Geological Society of London Special Publication* 146: 239-253.
- MELENDEZ B. 1947. — *Tratado de Paleontologia. Tomo 1: Invertebrados. 1. Animales inferiores*. Instituto Lucas Mallada, Consejo superior de Investigaciones científicas, Madrid, 511 p.
- MORTENSEN T. 1948. — Clypeasteroidea, Clypeastridae, Arachnoididae, Fibulariidae, Laganidae, and Scutellidae, in MORTENSEN A. (ed.), *Monograph of the Echinoidea*. C. A. Reitzel, Copenhagen, 2 (4): 471 p.
- NÉRAUDEAU D. 2007. — Les bioaccumulations néogènes (calcaires à algues, faluns) d'Europe occidentale et leurs relations avec la crise messinienne. *Comptes Rendus Palevol* 6 (1-2): 59-71.
- NÉRAUDEAU D., GOUBERT E., LACOUR D. & ROUCHY J. M. 2001. — Changing biodiversity of Mediterranean irregular echinoids from the Messinian to the Present-Day. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 175: 43-60.
- NÉRAUDEAU D., ROMAN J. & BORGHI E. 1999. — Impact of the Messinian crisis on the Mediterranean echinoid fauna, in CANDIA CARNEVALI M. D. & BONASORO F. (eds), *Echinoderm Research 1998*. A. A. Balkema, Rotterdam: 355-360.
- PHILIPPE M. 1998. — Les échinides miocènes du Bassin du Rhône: révision systématique. 1^{ère} partie. *Nouvelles Archives du Musée d'Histoire naturelle de Lyon* 36: 3-241.
- QUIROGA F. 1886. — Apuntes de un viaje por el Sahara occidental. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* 15: 495-523.
- ROMAN J. 1963. — Les Rotules du Sahara espagnol. *Notas y Comunicaciones del Instituto geologico y minero de Espana* 70: 103-121.
- ROMAN J. 1972. — Les échinides du Moghrébien (Pliopliocène) du bassin côtier de Tarfaya (Maroc

- méridional). *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 228: 37-47.
- ROSE E. P. F. & WOOD J. L. 1999. — *Chlypeaster* and *Echinolampas* (Echinoidea: Irregularia) from Neogene basins of south-east Spain, and the Mediterranean Messinian "salinity crisis", in CANDIA CARNEVALI M. D. & BONASORO F. (eds), *Echinoderm Research 1998*. A. A. Balkema, Rotterdam: 377-382.
- ROUCHY J. M. & FRENEIX S. 1979. — Quelques gisements messiniens de Bivalves (formations des Tripolis d'Algérie et du Maroc). Signification paléoécologique. VIIth International Congress on the Mediterranean Neogene, Athens 1979. *Annales géologiques des Pays helléniques*, H. S., 3: 1061-1070.
- ROUCHY J. M., SAINT MARTIN J.-P., MAURIN A. & BERNET-ROLLANDE M.C. 1986. — Évolution et antagonisme des communautés bioconstructrices animales et végétales à la fin du Miocène en Méditerranée occidentale: biologie et sédimentologie. *Bulletin du Centre de Recherches, Exploration-Production Elf Aquitaine* 10: 333-348.
- SAINT MARTIN J.-P. 1990. — Les formations récifales du Miocène supérieur du Maroc et d'Algérie. *Mémoire du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris*, série C, 56: 1-351.
- SAINT MARTIN J.-P. & CORNÉE J. J. 1996. — The Messinian reef complex of Melilla, Northeastern rif, Morocco. *Concepts in Sedimentology and Paleontology*. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: p. 227-237.
- SAINT MARTIN J.-P. & ROUCHY J. M. 1986. — Intérêt du complexe récifal du Cap des Trois Fourches (Bassin de Nador, Maroc septentrional) pour l'interprétation paléogéographique des événements messiniens en Méditerranée occidentale. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série 2, 15: 957-962.
- SAINT MARTIN J.-P. & ROUCHY J. M. 1990. — Les plates-formes carbonatées messiniennes en Méditerranée occidentale: leur importance pour la reconstitution des variations du niveau marin au Miocène terminal. *Bulletin de la Société géologique de France*, 8, 6 (1): 83-94.
- SMITH A. B. 1984. — *Echinoid Palaeobiology. Special topics in Palaeontology 1*. George Allen and Unwin, Londres, 190 p.
- TORTONESE E. 1965. — *Fauna d'Italia. Echinodermata*. Calderini, Bologna, 422 p.
- WARNY S. A. & WRENN J. H. 2002. — Upper Neogene dinoflagellate cyst ecostratigraphy of the Atlantic coast of Morocco. *Micropaleontology* 48 (3): 257-272.
- WERNLI R. 1977. — Les foraminifères planctoniques de la limite mio-pliocène dans les environs de Rabat (Maroc). *Eclogae Geologicae Helveticae* 70: 143-191.
- WERNLI R. 1988. — Micropaléontologie du Néogène postnappe du Maroc septentrional et description systématique des Foraminifères planctoniques. *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc*, 331: 1-270.

Soumis le 4 avril 2007;
 accepté le 13 octobre 2007.