



Université d'Oran 2 Mohamed Ben Ahmed
Faculté des Sciences de la Terre et de l'Univers

THESE

Pour l'obtention du diplôme de Doctorat 3^{ème} cycle « L.M.D »
En Sciences de la Terre
Option : Paléontologie-Sédimentologie

**Établissement d'un modèle d'évolution des *Zoophycos* sur des coupes
de références pendant le Phanérozoïque (Algérie)**

Présentée et soutenue publiquement par :

M. Bouchemla Imad

Devant le jury composé de :

Bessedik Mostefa	Professeur	Université d'Oran 2	Président
Bendella Mohamed	Professeur	Université d'Oran 2	Rapporteur
Atif Khireddine F.T.	MCA	Université d'Oran 2	Examineur
Adaci Mohammed	MCA	Université de Tlemcen	Examineur
Zaagane Mansour	MCA	Université de Mascara	Examineur

Année 2020-2021

Avant-propos

Finalement, les quatre années de thèse ont connu beaucoup d'événements spéciaux qui sont à la fois heureux et tristes, avec la patience qui était le seul moteur pour continuer et arrivé jusqu'au but.

Ce modeste travail est achevé grâce à une longue formation universitaire, il n'aurait pu voir le jour sans l'aide de nombreuses personnes que je n'oublierai pas leur solidarité, ils m'ont accompagné pendant ce travail et que je remercie très fort.

Il est cher à mon cœur d'exprimer toute ma gratitude à mon directeur de thèse, Monsieur **BENDELLA Mohamed**, Professeur à l'Université d'Oran 2, qui m'a si bien intégré dans son domaine de recherche d'ichnologie, il a su me faire confiance. Je le remercie énormément pour tous les conseils judicieux et les discussions précieuses avec un esprit ouvert qui ont été d'un grand intérêt et m'ont beaucoup apporté. Je n'oublierai jamais son soutien moral inconditionnel et ses encouragements incessants. J'ai appris, à son contact, à repousser mes limites et à forger mon caractère.

Vraiment, vraiment, c'est un grand Merci que j'adresse, à Monsieur **BESSEDIK Mostefa**, Professeur à l'Université d'Oran 2, pour avoir accepté de juger et de présider ce jury de thèse. C'est un honneur de faire partie de votre projet doctoral.

J'adresse également mes sincères remerciements et toute ma reconnaissance à Monsieur **ATIF Khireddine Faiycel Tewfik** Maitre de Conférences-A- à l'Université d'Oran 2, qui a accepté d'examiner ce travail.

Toute ma gratitude à Monsieur **ADACI Mohammed** Maitre de Conférences-A- à l'Université Abou Bakr Belkaid (Tlemcen), sa présence parmi les membres de jury me comble énormément.

Je voudrais également exprimer ma gratitude et mon respect à Monsieur **ZAAGANE Mansour** Maitre de Conférences-A- à l'Université Mustapha Stambouli (Mascara), sa présence parmi le jury c'est une première à l'Université d'Oran 2.

Il m'est très agréable de dire un grand Merci à Monsieur **BENYOUCEF Madani**, Professeur à l'Université Mustapha Stambouli (Mascara). Plusieurs missions de terrain ont été réalisées en sa compagnie, il m'a permis d'évoluer en termes de sédimentologie et de reconstitution environnementale. Merci d'avoir guidé ma route pendant ces quatre années et merci pour l'accueil chaleureux chez toi cher frère.

Mes remerciements vont également à Monsieur **BENHAMOU Miloud**, Professeur à l'Université Oran 2 qui m'a bien intégré dans son laboratoire de Géodynamique des Bassins sédimentaires et Bilan Sédimentaire.

Une reconnaissance un Peu spéciale pour Monsieur **OUALI MEHADJI Abdelkader** porteur de Master GBS dont je faisais partie et qui m'a ouvert les portes de la recherche.

J'exprime, aussi, mes remerciements et ma gratitude à toutes personnes ayant collaborées de près ou de loin pour la réalisation de ce travail, je cite :

Monsieur **SADKI Driss** (Professeur Faculté des Sciences, Université Moulay Ismaïl, Maroc) pour la détermination des ammonites du Toarcien ;

Monsieur **SCHERZINGER Armin** (chercheur indépendant, Allemagne) d'avoir accepté de collaborer dans mon premier article en assurant la détermination des ammonites du Jurassique supérieur de la Formation de Faïdja ;

Monsieur le Professeur **LAGHNAOUI Abdelouahed** et le Docteur ichnologue **BEL EL HAOUZ Wahiba** (Institut de géologie et des technologies pétrolières, Université fédérale de Kazan (région de Volga), Fédération Russe), trouvent ici tous mes remerciements pour les discussions fructueuses en ichnologie ;

Monsieur **FERRE Bruno** (chercheur indépendant, France), toujours disponible, merci Bruno ; et **VINN Olev** (chercheur senior, Université de Tartu, Estonie) pour sa précieuse collaboration de mes travaux scientifiques.

J'adresser aussi ma profonde reconnaissance pour le Professeur **CHABOU Moulley Charaf**, Directeur de l'Institut d'Architecture et des Sciences de la Terre, Université Ferhat Abbas Sétif 1 pour son soutien moral, encouragement et l'approbation pour la confection des lames minces au sein de son Département des Sciences de la Terre.

Le secteur du Nador et spécialement les données de l'article de la région de Faïdja n'aurait jamais pu voir le jour sans l'apport logistique de la famille **KHAROUBI** surtout **Hadj Djelloul** dont je serai toujours reconnaissant pour m'avoir accueilli chaleureusement plusieurs fois lors de mes passages dans la commune de Faïdja.

Comment ne pas penser à mon meilleur ami **ISSADI Belkacem** que j'ai côtoyé durant plusieurs années et qui n'a cessé à me soutenir et m'encourager durant les moments difficiles, malgré la distance qui nous sépare.

Un étrange merci et spécial pour mon sac à dos professionnel bleu qui a résisté pendant 7 ans, il a été utilisé pour toutes mes missions de terrain depuis ma licence à l'Université de Sétif jusqu'à aujourd'hui.

Enfin, je ne peux oublier les membres de ma famille, pour leur soutien moral et financier. Une pensée toute distinctive envers mes parents, mon frère **Amine** et mes petites sœurs. Je leur suis très reconnaissant de m'avoir poussé, appuyé, aidé dans les moments laborieux, pour m'avoir donné le courage de continuer avec la même rigueur tout au long de ces années de géologie mystérieuse.

Toutes mes gratitudes vont à tous ceux qui ont participé, de près ou loin, à l'élaboration de ce travail.

A tous, Merci
Bouchemla Imad

Je dédie cet événement marquant dans ma vie et ce fruit à mes très chers parents, mon frère et mes petites sœurs, ainsi que toute ma famille.

A la Mémoire de mon grand-père "Rabah Mahmoud", décédé cet été. Son absence a laissé un vide terrible dans nos cœurs. Du 'Allah, le tout puissant, vous accueille dans son vaste paradis.

Résumé

Zoophycos est une trace fossile largement répandue en Algérie. Pendant tout le Phanérozoïque, elle est habituellement liée à des séries sédimentaires carbonatées, mais elle est tout de même signalée dans des formations silicoclastiques. Cette trace énigmatique a une évolution morphologique, environnementale et spatio-temporelle très variable. Tous ces critères justifient l'analyse approfondie de cette trace sur plusieurs coupes. Les secteurs choisis appartiennent à différents domaines géographiques et géologiques de l'Algérie afin de mieux contraindre ses différentes morphologies et de reconstituer plus précisément les environnements de dépôt de chacune de ses formes.

Les *Zoophycos* du Paléozoïque (Emsien Terminal/Givétien) de la coupe de Marhouma (Saoura, plateforme saharienne), sont caractérisés par des morphologies assez distinctes. Elles varient depuis des formes larges en «J» à des formes en «U» de dimensions variables (*Zoophycos cauda-galli*). Elles montrent des lamelles primaires avec ou sans tube marginal de diamètre différent. L'étude ichnologique, ichnométrique, ichnofabrique et sédimentologique de l'Emsien/Givétien du Km 30 montre des morphologies d'une exceptionnelle conservation traduisant une fluctuation bathymétrique du shoreface inférieur à l'offshore inférieur. La distribution des traces fossiles est sous le contrôle : (i) de tempêtes pour les dépôts d'âge emsien et givétien, (ii) des conditions paléoécologiques où les dépôts eiféliens reflètent une période stressante et dysoxique.

En Algérie occidentale, les spécimens mésozoïques (domaines pré-atlasique et atlasique occidental) sont très répandus et documentent l'apparition de nouvelles morphologies de *Zoophycos* simples et spiralées (*Zoophycos brianus*) et des formes en «U». Les formes étudiées du Jurassique inférieur sont exceptionnelles par l'occurrence de nouvelles formes simples, planes en queue de coq. Elles ont été considérées par nos prédécesseurs comme des formes caractéristiques du Paléozoïque. Les formes du Jurassique moyen sont caractérisées par le développement, pour la première fois, des lamelles primaires et secondaires bien distinctes. Ces variétés morphologiques sont liées à des environnements profonds de type offshore. Cette conformation diffère légèrement de celle des formes en éventail du Jurassique supérieur. Elles sont typiques de l'ichnofaciès à *Cruziana* dans sa partie proximale, correspondant à l'offshore transitionnel/offshore supérieur. Durant le Crétacé inférieur (Ouarsenis), les *Zoophycos* évoluent nettement : ils sont caractérisés par de nouvelles formes larges, spiralées et complexes associés à d'autres formes plus petites et moins complexes. Ces formes reflètent un milieu de dépôt de mer ouverte calme, typique d'une bordure de plateforme/offshore inférieur.

L'évolution morphologique des *Zoophycos* continue sans interruption au cours du Tertiaire et, en particulier, au Miocène dans le bassin du Bas Chéelif. Leur présence s'illustre par des formes plus spectaculaires, larges et plus complexes. Les spécimens rencontrés constituent les morphologies étudiées les plus abouties, représentées par des formes spiralées et larges, parfois superposées les unes sur les autres. Ils représentent la phase ultime de complexité telle que la définit la littérature. Ils se développent dans des environnements de type offshore perturbés par des périodes dysoxiques.

En Algérie, sur la base des résultats obtenus, le modèle d'évolution de l'ichnogène *Zoophycos* montre une remarquable variation, déjà reconnue par nos prédécesseurs en Europe et en Asie. La différence se situe essentiellement au niveau des environnements de dépôt des formes algériennes. Toutes les formes étudiées caractérisent généralement une plateforme continentale ; elles ne trahissent aucune tendance évolutive de bathymétrie croissante depuis les environnements paléozoïques peu profonds vers les grandes profondeurs cénozoïques. La théorie de la migration de l'organisme responsable des *Zoophycos* est dès lors très discutable et ne se reflète en aucun cas dans les résultats obtenus. Concernant sa morphologie, l'évolution et la complexité de la trace sont néanmoins irréfutables. En Algérie, son évolution est documentée à partir du Crétacé inférieur.

Mots Clés : Évolution des *Zoophycos*, Algérie, Phanérozoïque, ichnofaciès, environnement de dépôt, morphologie, dysoxie.

Abstract

Zoophycos is a widespread trace fossil in Algeria. Throughout the Phanerozoic, it is usually associated within carbonate sedimentary series, but it is also reported in siliciclastic formations. This enigmatic trace displays a highly variable morphological, environmental and spatiotemporal evolution. All these criteria make this trace fossil suitable for an in-depth analysis through several sections. These latter are located within scattered areas belonging to different geographical and geological domains of Algeria in order to tightly constrain the various morphologies of this trace fossil and to reconstruct more precisely the depositional environments of each respective form.

The Palaeozoic (Late Emsian/Givetian) *Zoophycos* specimens of the Marhouma section (Saoura, Saharan platform) are characterised by quite distinct morphologies. They vary from large J-shaped to U-shaped morphs of variable dimensions (*Zoophycos cauda-galli*), showing primary lamellae with or without marginal tubes of different diameters. The ichnological, ichnometric, ichnofabric and sedimentological studies of the Emsian/Givetian deposits of the Km 30 section, evidenced exceptionally preserved morphologies reflecting a bathymetric fluctuation from the lower shoreface to the lower offshore zones. Trace fossil distribution is under control of: (i) storm events for the Emsian and Givetian deposits, (ii) palaeo-ecological conditions for which where the Eifelian deposits evidence a stressful and dysoxic period.

In western Algeria, Mesozoic specimens (pre-Atlas and western Atlas domains) are widespread and display new simple and spiral morphologies of *Zoophycos* (*Z. briantus*), as well as U-shaped morphs. The studied Lower Jurassic forms are exceptional as for their genuine appearance of new simple, flat, cock-tail shaped spreiten. They had been considered by former researchers as characteristic forms of the Palaeozoic strata. The Middle Jurassic forms are characterised by the development of distinct primary and secondary lamellae for the first time. These morphological varieties are related to deep offshore environments. This configuration slightly differs from the fan-shaped spreiten of the Upper Jurassic. They are typical of the proximal *Cruziana* ichnofacies, corresponding to the upper to transitional offshore zones. During the Early Cretaceous (Ouarsenis Range) the *Zoophycos* evolved markedly, since they are characterised by new large, spiraling and complex forms associated with other smaller and less complex ones. Such forms reflect a quiet open sea depositional environment that is typical of a lower offshore/shelf-edge zone.

The morphological evolution of the ichnogenus *Zoophycos* continues unabated during the Tertiary, more especially the Miocene of the Lower Chelif Basin. They occur as the most spectacular, large, spiraling and complex spreiten, which are sometimes superimposed on each other. They are considered as the most developed studied morphologies, reflecting the ultimate phase of complexity as defined in the literature. They are growing in offshore environments disrupted by hypoxic periods.

In Algeria, based on these brand-new data, the *Zoophycos* evolutionary model displays a noticeable difference as defined by former researchers in Europe and Asia. This difference most likely addresses the depositional environments of these Algerian forms. All studied specimens generally indicate a continental shelf zone, showing no bathymetric evolutionary trend from the shallow Palaeozoic environments to the deep Cenozoic depths. The migratory theory of *Zoophycos* tracemakers is highly questionable and does not match our results in any way. However, as far as morphology is concerned, the evolution and complexity of these trace fossils is unquestionable. In Algeria, this evolution is observable since the Early Cretaceous.

Keywords: *Zoophycos* evolution, Algeria, Phanerozoic, ichnofacies, depositional environment, morphology, dysoxia.

ملخص

زوفيكوس هو أثر أحفوري منتشر على نطاق واسع في الجزائر. في جميع أنحاء القنروزيك، عادة ما يكون مرتبطًا بالرسوبيات الكلسية، مع هذا فقد تمت ملاحظته في رسوبيات السيليكوكلاستيك. هذا الأثر الغامض له تطور شكلي، بيئي ومكاني-زمني متغير للغاية. كل هذه المعايير جعلت تتبعه يتطلب تحليلًا معمقًا لعدة مقاطع. القطاعات المختارة هي أجزاء من مناطق جغرافية وجيولوجية مختلفة في الجزائر وهذا من أجل تحديد الأشكال المختلفة وإعادة بناء البيئات الرسوبية بدقة لكل شكل.

يتميز زوفيكوس عصر الحياة القديم (لامسيا العلوي / جيفيسيا) لمقطع المرحومة (الساورة، المنصة الصحراوية) بأشكال مختلفة تمامًا، وهي تختلف من أشكال كبيرة الحجم على شكل حرف "J" إلى أشكال متغيرة الأحجام على شكل حرف "U" (زوفيكوس كودالكلي)، تتميز بصفائح أولية مع أو بدون أنبوب هامشي ذو أقطار مختلفة. تُظهر الدراسة الإيكولوجية، والإيكولوجية، والإيكولوجية، والدراسة الرسوبية للامسيا العلوي / جيفيسيا لمقطع الكيلومتر 30، أشكالًا مختلفة الحفظ، تعكس تقلبًا في قياس الأعماق من السطح الساحلي السفلي إلى أسفل الهضبة المنخفضة. يتم التحكم في توزيع آثار الحفريات من خلال عاملين رئيسيين: (i) تأثير العواصف على رواسب لامسيا و جيفيسيا، (ii) تأثير الظروف البيئية القديمة حيث تعكس رواسب الإفيليا فترة مرهقة تعاني من نقص فادح في الأكسجين.

في غرب الجزائر، تنتشر عينات عصر الحياة الوسيط (ما قبل أطلس والأطلس الغربي) بشكل كبير وتشهد ظهور أشكال جديدة من أشكال الزوفيكوس البسيطة واللولبية (زوفيكوس بريانتوس)، وأخرى على شكل حرف "U". تعتبر الأشكال المدروسة من العصر الجوراسي السفلي استثنائية بظهور أشكال جديدة بسيطة ومسطحة على شكل ذنب ديك، حيث اعتبرهم الباحثون من أشكال عصر الحياة القديم المميزة. تتميز أشكال العصر الجوراسي الأوسط ولأول مرة بتطوير صفائح أولية وثنائية مميزة بوضوح. ترتبط هذه الأصناف المورفولوجية بالبيئات البحرية العميقة (الهضبة المنخفضة). يختلف هذا التكوين قليلاً عن أشكال المروحة التي تميز العصر الجوراسي العلوي، حيث تمثل السحنة الإيكولوجية من نوع كروزيانا في الجزء القريب منها (بروكسيمال)، والتي تتوافق مع بيئة المنطقة الانتقالية من الهضبة المنخفضة السفلي. خلال العصر الطباشيري السفلي (الونشريس)، تتطور الزوفيكوس بشكل ملحوظ، وتتميز بظهور أشكال جديدة كبيرة ولولبية ومعقدة مقترنة بأشكال أخرى صغيرة وأقل تعقيدًا. تعكس هذه الأشكال بيئة ترسيب هادئة نموذجية لبحر مفتوح ممتد من الهضبة المنخفضة السفلي إلى حافة الجرف القاري.

يستمر التطور المورفولوجي للزوفيكوس بلا توقف خلال عصر الحياة الثالث وخاصة حقبة الميوسان لحوض الشلف السفلي. هذه الأنواع تتميز بأكثر الأشكال روعة، وواسعة، وتعقيدًا، وهي الأكثر تطورًا من بين الأشكال التي تمت دراستها، ممثلة بأشكال لولبية وعريضة، وأحيانًا متداخلة في بعضها البعض. هذه الأشكال تعكس المرحلة النهائية من التعقيد المذكور في الأبحاث العلمية. أنواع حقبة الميوسان تتمركز في بيئات بحرية نموذجية للهضبة المنخفضة تضطرب بفترات نقص الأكسجين.

على ضوء النتائج التي تم الحصول عليها، يُظهر النموذج التطوري للزوفيكوس فارقًا ملحوظًا مقارنة بنماذج أوروبا وآسيا. يرتكز هذا الاختلاف بشكل خاص على بيئات التوضُّع الرسوبية للأنواع الجزائرية. تُظهر جميع الأشكال التي تمت دراستها عمومًا بيئة بحرية تتمثل في الجرف القاري، ولا تظهر أي نزعة تطويرية إيجابية من بيئات عصر الحياة القديمة الضحلة إلى أعماق عصر الحياة الثالث. إن نظرية هجرة الكائن الحي المسؤول عن الزوفيكوس قابلة للنقاش إلى حد كبير ولا تعكس بأي حال النتائج التي تم الحصول عليها. ومع ذلك، فيما يتعلق بالمورفولوجيا، فإن تطور وتعقيد الزوفيكوس أمر لا يمكن إنكاره. في الجزائر، حيث أن هذا التطور المورفولوجي تمت ملاحظته ابتداءً من العصر الطباشيري السفلي.

الكلمات المفتاحية: تطور الزوفيكوس، الجزائر، القنروزيك، السحنة الإيكولوجية، بيئة الترسيب، المورفولوجيا، نقص الأكسجين.

Chapitre I: Généralités

*Partie I : Géographie et
géologie générale*

PROBLEMATIQUE ET OBJECTIF

La première utilisation du terme ichnologie revient au chercheur [E. Hitchcock \(1858\)](#) qui étudia les traces de vertébrés des séries mésozoïques de la vallée du Connecticut (Etats Unis). A cet effet, on peut dire que c'est une science charnière entre la paléontologie et la sédimentologie. Elle concerne l'étude globale des traces fossiles animales et végétales (*palichnologie*) ou actuelles (*néoichnologie*).

L'apport de l'ichnologie consiste surtout sur l'analyse et l'interprétation des séries sédimentaires pour des raisons multiples : elles sont autochtones ; elles représentent parfois le seul témoin de la vie ; elles sont le résultat du comportement de l'organisme responsable reflétant ainsi les conditions paléoécologiques du milieu (température, salinité, oxygénation...). L'étude des traces fossiles permet d'établir les relations entre les organismes et le substrat et elle permet de détecter le taux de sédimentation et de l'érosion.

En présence d'une trace fossile, la première question qu'on se pose quel est l'organisme responsable ? La réponse à cette question n'est pas toujours évidente. Beaucoup de traces fossiles sont attribuées à des organismes éteints (e.g., trilobites), ce qui rend difficile l'interprétation morphologique par analogie à leurs équivalents actuels. Ceci nous incite à analyser en détail la morphologie, les dimensions des traces fossiles pour en déduire surtout le comportement (*behaviour*) de l'organisme responsable.

Zoophycos est à la tête de ces traces énigmatiques, jusqu'à l'heure actuelle l'organisme responsable est mal connu, évolution morphologique impressionnante, extension verticale depuis le Cambrien jusqu'à l'Holocène, extension latérale depuis les plateformes proximales jusqu'aux grandes profondeurs.

Cette trace se présente avec des formes simples semi-circulaires, mais également aussi en trois dimensions, avec une structure spiralée enroulée autour d'un axe vertical avec ou sans lobes allongés et discontinus. Sur la surface supérieure du banc, il ressemble à une trace de balai, à un parapluie ou à un parachute doté de côtes arquées ou en spirales. Entre les côtes, des lamelles en forme de ménisque sont plus ou moins évidentes.

Cette architecture complexe du terrier nécessite un substrat déjà cohérent, mais non encore lithifié, donc intermédiaire entre "*softground*" et "*firmground*", il se trouve généralement dans les marnes et mudstones hémipélagiques ou dans les calcaires. Dans les milieux à analyser, un tel substrat se forme dans des conditions de ralentissements ou d'arrêts de sédimentation. Il se

révèle donc un bon indice biosédimentaire et son emploi pourrait se généraliser dans les reconstructions paléoenvironnementales.

En termes de bathymétrie, cette trace caractérise une large aire sédimentaire dans des milieux extrêmement et apparemment différents, elle apparaît entre ces zones d'eaux peu profondes (shoreface) où les terriers verticaux prédominent et les zones assez profondes (Bassins), où s'épanouissent principalement des traces (pistes) superficielles. Ceci a été révélé selon les modèles qui traitent l'évolution environnementale des *Zoophycos*, qui montrent clairement un passage depuis les environnements marins allant de la plateforme interne jusqu'au bassin. (e.g., Uchman & Demircan, 1999; Olivero, 2003; Seilacher, 2007; Knaust, 2009a; Zhang *et al.*, 2015b; Monaco *et al.*, 2016; Nasiri *et al.*, 2018; Bayet-Goll *et al.*, 2020; Bouchemla *et al.*, 2021).

A la lumière de ces données, le présent travail tente à reconstituer les environnements de dépôt des *Zoophycos* et les traces associées, des séries géologiques d'âge différents. Cette approche permet à :

1. Reconstituer les différents environnements de dépôts des séries sédimentaires étudiées riche en *Zoophycos*. Est-ce que les organismes responsables ont réellement migrés depuis les environnements peu profonds aux bassins durant le Phanérozoïque ?

2. Dresser un modèle évolutif des *Zoophycos* à partir des coupes étudiées, et concernant le NW et le SW algérien.

3. Établir une comparaison avec les modèles européennes et asiatiques (Olivero, 2003; Zhang *et al.*, 2015b; Monaco *et al.*, 2016). Est-ce que notre modèle est comparable à nos prédécesseurs ?

Pour cela, le choix a été fixé sur des coupes de référence publiées ou inédites, riches en *Zoophycos* (NW et SW algérien) s'étalant depuis le Dévonien jusqu'au Miocène.

I. CADRE GENERAL

A. Cadre général de l'Algérie Nord occidentale

L'Afrique du Nord «île de chaînes alpines», large de 300 à 400km, étendue sur près de 2000km. C'est un domaine de hautes terres dissymétriques, d'altitude moyenne qui diminue d'Ouest en Est (800 à 900m au Maroc et en Algérie, 300m en Tunisie) (Meghraoui, 1982). L'agencement du dispositif montagneux se caractérise par l'existence de deux alignements plus ou moins parallèles limitant la bande intermédiaire des Hautes Plaines (Fig. 1). Géologiquement, la partie septentrionale est marquée par l'empreinte de l'orogénèse alpine (domaines tellien et atlasique), où les formations sédimentaires de couverture de ces domaines sont d'âge Méso-Cénozoïque et qui reposent sur un socle varisque (Kazi Tani, 1986; Kacemi, 2013).

1. Domaine Tellien

C'est un domaine très complexe et comporte des reliefs qui s'alignent parallèlement au littoral. Ils sont fragiles, sensibles à l'érosion, en raison de leurs lithologies où dominent essentiellement les flyschs. Ce sont des massifs typiquement méditerranéens : pas de grandes barrières montagneuses, mais une juxtaposition de reliefs, de petites plaines littorales et sublittorales, de courtes vallées fluviales et de bassins insérés entre des massifs montagneux. Les alignements essentiels sont constitués au Maroc par l'arc rifain (2456m au Djebel Tidirhine) (Oliva *et al.*, 2018). En Algérie, l'alignement se dédouble, le premier relief côtier est représenté par le massif des Traras, en bordure du littoral oranais, le Dahra se poursuit avec les Monts de Miliana, à l'Est d'Alger la Grande Kabylie, dominée par la chaîne calcaire du Djurdjura (2350m). Plus au Sud, le second alignement tellien débute à la frontière marocaine avec les Monts de Tlemcen, les Monts de Daïa puis les Tessala, ils se poursuivent avec les Béni Chougranes et l'Ouarsenis (1985m). Il se termine plus à l'Est par une succession de massifs isolés. En Tunisie l'Atlas tellien se resserre et perd de l'ampleur, il se termine avec les Monts de Kroumérie (Fig. 1).

Du point de vue géologique, ce domaine représente le siège de l'individualisation du bassin Néogène (bassin du Bas Chéelif). Il est intramontagneux périméditerranéen, caractérisé par une série sédimentaire essentiellement marneuse. Les principaux affleurements sont d'âge miocène, et reposent en discordance angulaire sur un socle schisteux crétacé. L'épaisseur de la série dans les zones axiales peut atteindre les 4000m (S.N. Répal, 1952). Dans les confins méridionaux de ce bassin affleure le massif de l'Ouarsenis qui représente une série stratigraphique extrêmement variée, où elle englobe des terrains appartenant au Paléozoïque mais ils restent toujours méconnus ;

Le Mésozoïque, généralement caractérisé par des dépôts évaporitiques et carbonatés du Trias, des dépôts carbonatés et détritiques constituant les plateformes jurassiques, avec des formations généralement marneuses, carbonatées, marno-calcaires et même détritiques de type flysch d'âge Crétacé (Tchoumatchenco *et al.*, 1995).

Au Cénozoïque, la sédimentation est le plus souvent marneuse et détritique.

2. Domaine des Hautes Plaines

Les deux grands alignements de reliefs atlasiques, dessinent une sorte de parallélogramme, qui représentent les Hautes Plaines (Fig. 1), particulièrement bien représentées en Algérie et qui peut être subdiviser d'Est en Ouest en trois unités :

- a. Les Hautes-plaines constantinoises ;
- b. Les Hautes-plaines algéroises ;
- c. Les Hautes-plaines oranaises.

Trois grands ensembles géologiques caractérisent cette partie de ce domaine :

- a. L'avant-pays occidental (domaine tlemcénien) qui comprend, Monts de Tlemcen, Monts de Daïa, Monts de Saida et Monts de Tiaret ;
- b. Domaine pré-atlasique représenté par les Monts du Nador ;
- c. Les premiers chainons de l'Atlas Saharien affleurant dans la région de Mécheria.

La géologie est représentée par une série de formations allant du Mésozoïque au Quaternaire avec des périodes de non dépôt et d'érosion, reposant sur un substratum Paléozoïque qui affleure très localement dans les horsts de Ghar-Roubane (Monts de Tlemcen) (Benest, 1985).

3. Domaine Atlasique

Au Sud du domaine des Hautes Plaines s'étend le second alignement montagneux qui correspond au domaine atlasique. C'est une chaîne intracratonique plissée, bien individualisée, orientée sensiblement NE-SW. Elle débute à l'Ouest avec l'Anti-Atlas, décalée vers le Nord, où s'impose la barrière du Haut Atlas qui porte le point culminant du Maghreb avec le Djebel Toubkal (4167m) (Oliva *et al.*, 2018). Elle se prolonge vers l'Est par les chaînes calcaires moins culminantes et discontinues de l'Atlas saharien algérien.

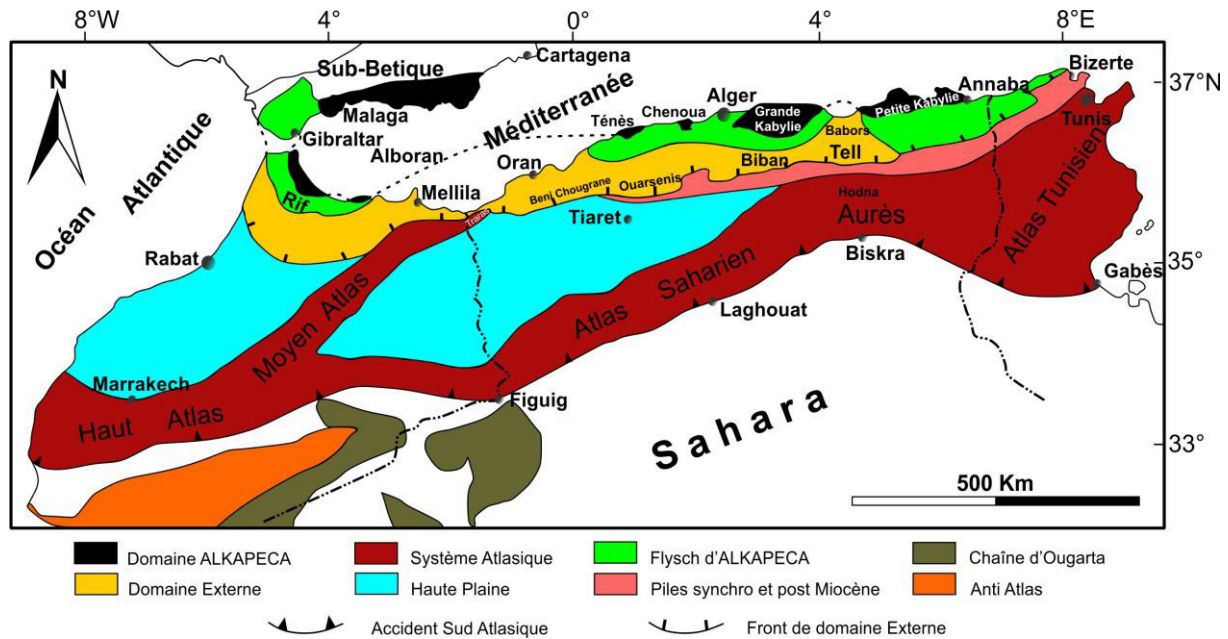


Fig. 1. Grands traits géographiques de la chaîne alpine en Méditerranée occidentale (Benest, 1985).

Ce dernier est subdivisé, d'Ouest en Est, en trois faisceaux de plis (Fig. 1) :

- L'Atlas Saharien occidental représenté par les Monts des Ksour ;
- L'Atlas Saharien central ou médian qui englobe le Djebel Amour et les Monts des Ouled Naïl;
- L'Atlas Saharien oriental correspondant aux Monts des Aurès.

Cette chaîne est formée par une série sédimentaire essentiellement d'âge Mésozoïque. Elles débutent par un Trias diapirique qui affleure dans quelques localités telles que la région d'Ain Ouarka, et Djenien Bourzeg suivi par le Jurassique dans la partie méridionale au SW, et un Crétacé qui est encore plus représentable dans la partie septentrionale au NE.

B. Cadre général de la Plateforme Saharienne

Le Sahara algérien, partie demeurée stable de la plaque africaine. Elle fait partie d'une immense aire géographique qui s'étend depuis l'Atlantique à l'Ouest jusqu'à la mer rouge dans le prolongement oriental, et atteint la Méditerranée vers le Nord. La partie occidentale est limitée par l'accident sud-atlasique qui, sur 2000km, le sépare des différents domaines géologiques de l'Algérie septentrionale (l'Atlas Saharien, les Hautes Plaines et le domaine Tellien), sur une ligne passant par Agadir, Biskra jusqu'à Gabès. En Algérie, le Sahara est habituellement, subdivisé en deux parties : le Sahara occidental (Haut Sahara) et le Sahara oriental (Bas Sahara). Géologiquement, il occupe la partie occidentale de la dalle précambrienne et représente l'un

des plus importants bassins sédimentaires dans l'Afrique et même au monde, et il comporte (Fig. 2) :

Un Paléozoïque transgressif et discordant sur un socle précambrien qui constitue généralement une épaisse couverture sédimentaire. Il comprend des terrains allant du Cambrien au Carbonifère, inclus le Permien qui n'est pas assez développé dans le Sahara algérien (e.g., Abadla dans la région de Béchar) (Fabre, 2005).

Méso-Cénozoïque plus ou moins développé, marqué, par des régions très plates ou légèrement redressées, correspondant au Grand Erg oriental et occidental, aux plateaux de : Tinrhert, Tademaït, Mzab, TidiKelt, Touat et Sud-Tinrhert, ainsi qu'aux régions relativement déprimées de Gourara. Ces vastes plateaux correspondent aux "bassins mésozoïques sahariens".

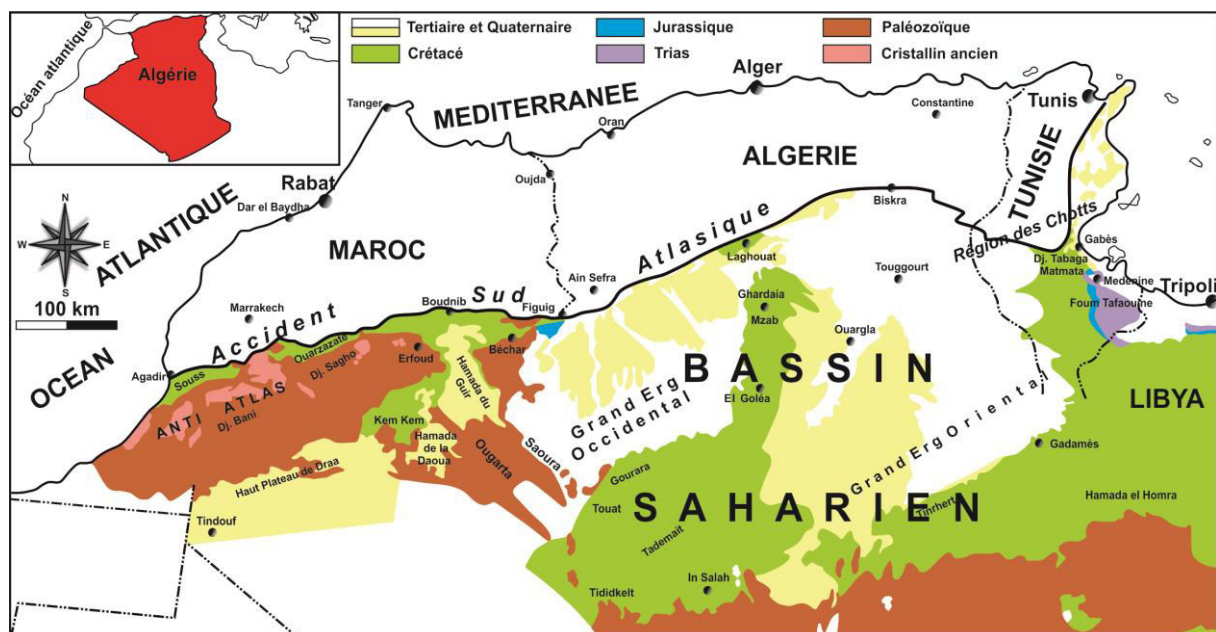


Fig. 2. Situation géographique et géologique du Sahara algérien et les régions avoisinantes (modifié d'après Benyoucef, 2012).

L'histoire géologique de l'Algérie s'inscrit dans une longue évolution géodynamique qui correspond à une zone ayant subi plusieurs phases de déformation et de sédimentation depuis le Précambrien jusqu'à l'actuel, où la partie méridionale est affectée par les deux orogénèses Paléozoïque calédonienne et hyrcénienne, tandis que la partie septentrionale est marquée par l'empreinte de l'orogénèse alpine.

*Partie II: Généralités
ichnologiques*

INTRODUCTION

Zoophycos [Massalongo, 1855](#) est une trace fossile énigmatique, complexe de tous les archives sédimentaires enregistrés depuis le Cambrien jusqu'à l'Holocène. Elle a attiré l'attention des ichnologues depuis les trois derniers siècles par sa complexité, sa variabilité morphologique et l'anonymat de l'organisme responsable qui reste jusqu'à lors controversé.

Il a été considéré à l'origine comme la majorité des traces fossiles comme une empreinte végétale (algue ou *Fucoïdes*), cette idée a été largement répandue au 19^{ème} siècle. C'est à partir du 20^{ème} siècle, où les ichnologues proposaient une origine probable animale. Cela a eu pour conséquence un foisonnement important de synonymes et d'hypothèses sur l'origine de la trace. Peu d'ichnogenres se caractérisent par cette variété impressionnante d'interprétation diverses, causée aussi, en grande partie, par sa extrême variabilité morphologique ([Olivero, 1994](#)).

Les différentes formes de *Zoophycos*, montrent généralement une évolution depuis des formes simples avec des lobes semi-elliptiques et des *spreites* subcirculaires pendant le Paléozoïque jusqu'aux des formes plus spiralées avec des *spreites* continus durant le Mésozoïque. Finalement les formes cénozoïques sont plus complexes, avec des lobes et des *spreites* plus allongés et discontinus ([Seilacher, 1977, 2007](#); [Bottjer et al., 1988](#); [Olivero, 1996](#); [Chamberlain, 2000](#); [Knaust, 2004](#); [Monaco et al., 2016](#)).

Cependant, cet ichnotaxon est admet comme une trace fossile marine avec tout une histoire évolutionnaire à travers le Phanérozoïque. Il a été signalé depuis les environnements paléozoïques peu profonds (littoral), jusqu'aux environnements profonds (bassin) pendant le Cénozoïque.

En Algérie, sont très peu les géologues qu'ont cité la présence des traces de *Zoophycos* dans leurs séries sédimentaires traitées (e.g., [Lucas, 1938, 1950, 1952](#); [Mekahli, 1998](#)), sans aucune interprétation sédimentologique et environnementale détaillée.

II. CARACTERES DES ZOOPHYCOS

A. Construction générale ([Fig. 3](#))

En se référant à la description figurée dans l'ouvrage de [Sarle \(1906\)](#), les caractéristiques de base qui composent l'ichnogenre *Zoophycos* sont ([Fig. 3](#)) :

- 1- **Le tube marginal**: une structure tubulaire bordant une zone de sédiment bioturbé et considéré comme un tunnel, creusé par un organisme fouisseur ;

- 2- **La lame:** elle correspond au sédiment bioturbé compris à l'intérieur de la courbure du tube marginal (aussi considéré comme un *spreite*) ;
- 3- **Les lamelles primaires:** sont des structures striées et arquées caractérisant la lame. Elles sont interprétées comme étant des positions successives du tube marginal, qui s'engendrent de ses déplacements latéraux au sein du sédiment ;
- 4- **Les lamelles secondaires:** elles sont obliques, faisant un angle bien déterminé entre deux lamelles primaires, traduisant l'extrême exploitation du sédiment par l'animal producteur. Elles ne sont pas toujours visibles.

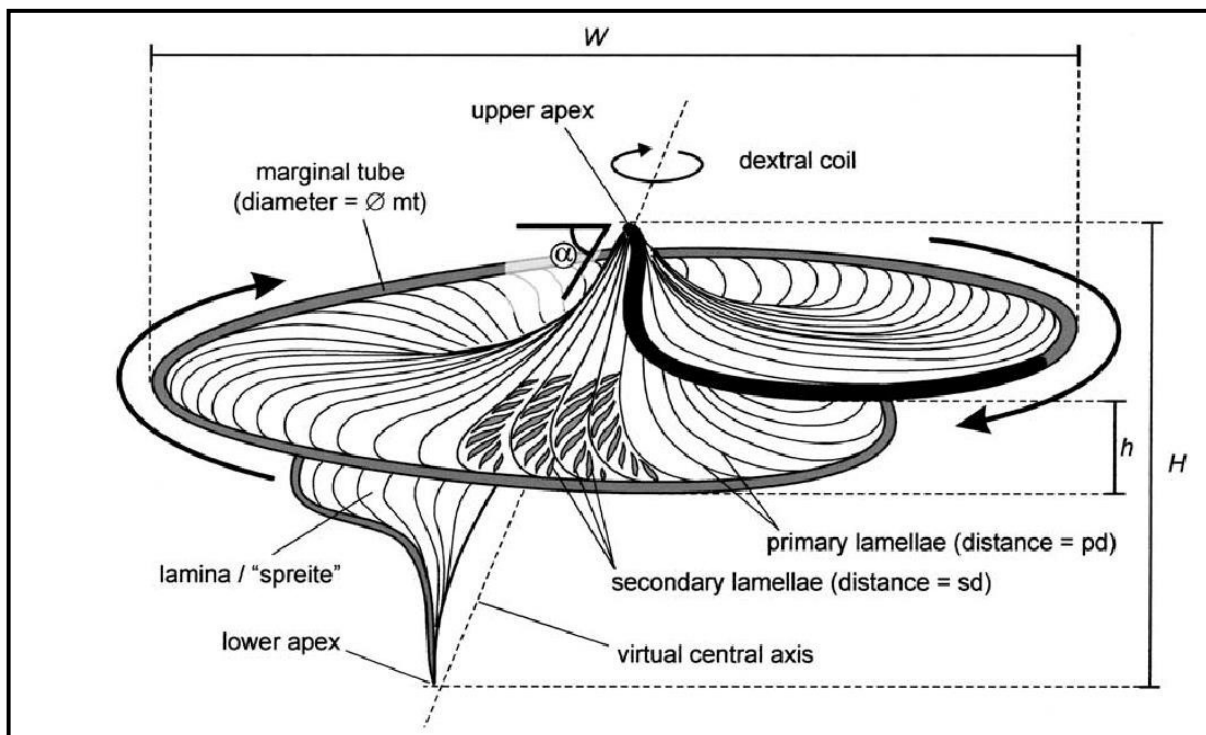


Fig. 3. Morphologie de base d'un *Zoophycos* en 3D (d'après [Olivero, 2003](#)). La flèche indique la direction de construction de la lame,

W = largeur de la structure ; H = hauteur du système du terrier ; h = distance verticale entre deux tours d'enroulement successifs ; pd = distance entre deux lamelles primaires consécutives ; sd = distance entre deux lamelles secondaires consécutives ; $\varnothing mt$ = diamètre du tube marginal ; α = l'angle entre le plan de la stratification et la partie supérieure de la lame.

B. Mode de Construction des *Zoophycos*

1. Construction de la lame (Fig. 4)

Suivant les caractéristiques précédentes et selon toutes les descriptions, *Zoophycos* est généralement formé par des *spreites* (lames) résultant du déplacement latéral du terrier. Le dernier emplacement de ce terrier correspond au tube marginal. Il est vide, parfois rempli de matériel pyritisé, généralement un terrier ouvert non doublé d'une couleur différente de l'encaissant. Le tube borde la lame, qui est caractérisée par des lamelles primaires. Ces

dernières se plient et deviennent tangente à proximité du tube marginal, leur convexité indique le sens de progression du *spreite* (Fig. 4).

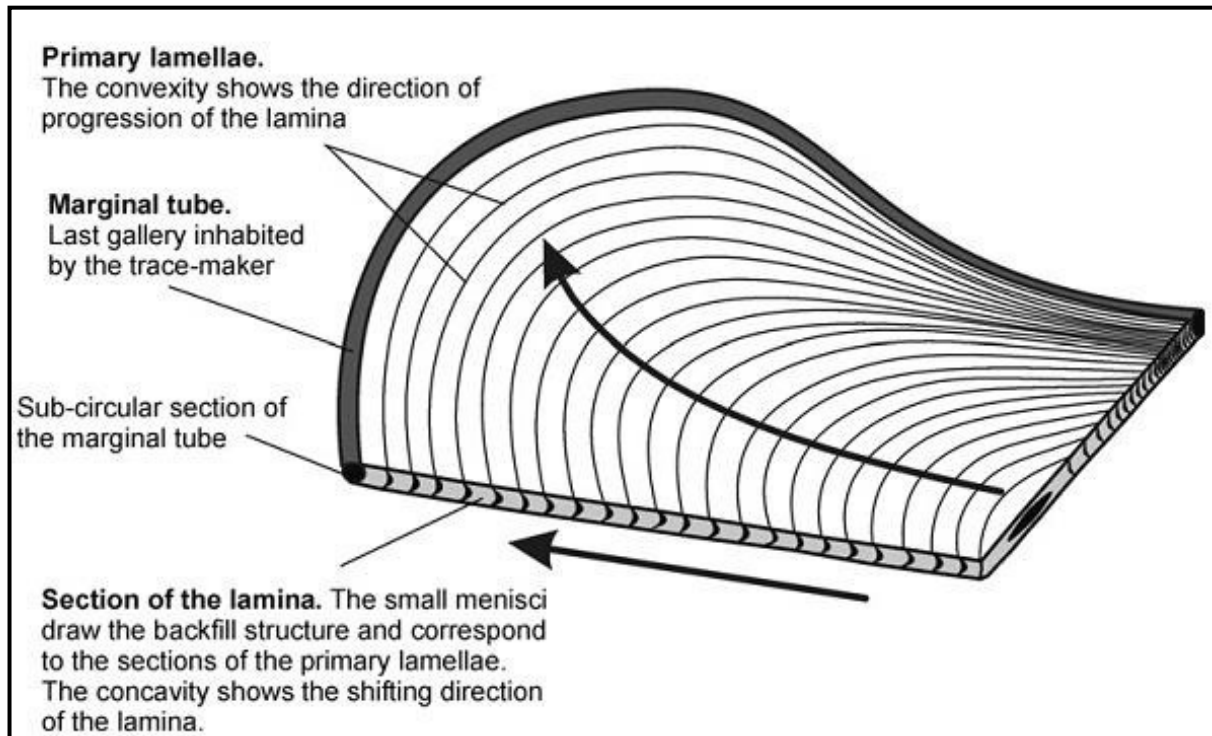


Fig. 4. Caractéristiques morphologiques générales d'une simple lame de *Zoophycos* (Olivero & Gaillard, 2007).

L'aspect de remblayage résulte de l'alternance des structures courbées de couleurs et/ou de compositions variées, formant des structures en «ménisques» (e.g., Zhang *et al.*, 2015a; Sedorko *et al.*, 2018b; Vinn *et al.*, 2020), très observables dans les carottages (e.g., Okada, 1980; Wetzel & Werner, 1981; Wetzel, 1984, 1985, 1987; Löwemark, 2015). Cependant, une analyse en trois dimensions est largement conseillée (Ekdale *et al.*, 1984) pour attribuer avec certitude ces structures aux *Zoophycos*, car il est généralement confondu avec d'autres traces similaires (*Rhizocorallium* ou *Teichichnus*).

Ces structures sont les sections des lamelles primaires et leur concavité correspond à la direction du déplacement latéral du tube marginal à l'intérieur du sédiment (c'est-à-dire la direction de la construction de la lame) (Olivero & Gaillard, 2007). La lame peut être simple (plane) ou complexe (spirale).

a. Les formes planes simples :

Ces formes peu communes mais très informatives, la lame est de forme lunaire avec un côté incurvé occupé par un tube marginal ouvert et un côté droit opposé qui correspond à la première

position du tube marginal. Entre les deux, la lame en forme de muscle est constituée de lamelles primaires régulières indiquant les différentes positions intermédiaires du tube marginal.

b. Formes complexes spiralées :

La lame est enroulée en spirale autour d'un axe central vertical, formant une trace en forme de cône bien marquée. L'extrémité conique supérieure forme le sommet qui pointe vers le haut (apex), ainsi, le tube marginal délimite le bord extérieur de la totalité du *spreite*. Le tube marginal a deux extrémités distantes : la partie supérieure se termine vers l'apex et représente l'ouverture du terrier à l'interface eau-sédiment ; la partie inférieure est située profondément dans le sédiment et forme le segment le plus profond de la trace. Cette configuration du terrier est faite d'une façon ascendante (*upward*) à la base des modèles proposés par [Olivero \(2003\)](#) ; [Löwemark & Schäfer \(2003\)](#); [Olivero & Gaillard \(2007\)](#). Néanmoins, d'autres auteurs ont proposé un mouvement descendant (*downward*) à partir du fond marin ([Kotake, 1989, 1991](#); [Bayet-Goll et al., 2020](#)).

Ces deux formes, représentent les *Zoophycos* les plus répandus, où la construction de la lame est la plus facile à observer et à comprendre. Cependant, d'autres formes plus complexes tels les polylobées présentent un mode de construction assez complexe de la lame (e.g., [Bromley & Hanken, 2003](#)). Ceci est dû à la présence de plusieurs stades de développement des lobes prolongeant comme des langues à partir de la forme initiale de *Zoophycos*. Le tube marginal correspond au terrier entourant la trace et mettant fin au développement de la lame.

2. Construction des lamelles secondaires :

La trace *Zoophycos* présente une architecture plus complexe, qui est due à la présence de lamelles secondaires, ce sont des structures obliques régulièrement disposées entre les lamelles primaires. Jadis, ces structures ont été déjà décrites dans d'autres travaux comme des «lamelles mineures» ([Simpson, 1970](#); [Kotake, 1989](#); [Bromley & Hanken, 2003](#)). Actuellement, nommées «lamelles secondaires» ([Gaillard & Olivero, 1993](#); [Olivero, 1994, 2003](#); [Olivero & Gaillard, 1996](#)). Généralement, elles sont souvent mal conservées, mais leur présence s'avère très utile à comprendre le mode de construction des lamelles primaires.

Les lamelles secondaires ([Olivero & Gaillard, 2007](#)) sont des structures sigmoïdales de quelques millimètres de long, disposées obliquement entre les lamelles primaires. L'angle entre les lamelles primaires et secondaires varie de quelques degrés à près de 40°-45°. Il influence fortement la visibilité des lamelles secondaires. Si elles sont conservées, elles se distinguent

comme une alternance de structures sigmoïdales surélevées et striées (alternance parfois sombre /claire) où chaque ensemble de lamelles secondaires dessine une bande parallèle au bord de la lame.

L'orientation des lamelles est toujours la même dans chaque bande et dans toute la lame. Les bandes sont séparées par un mince sillon creux qui correspond aux lamelles primaires. Cette organisation a été précédemment illustrée par [Simpson \(1970\)](#). Ces deux variétés de lamelles, préservent des pelotes fécales (e.g., [Wetzel & Werner, 1981](#); [Löwemark & Schäfer, 2003](#)).

Afin de comprendre le mode de construction de telles structures, il est nécessaire d'observer le bord de la lame avec le tube marginal. L'exemple ci-dessous ([Fig. 5](#)), montre un spécimen du Jurassique moyen de France ayant la fin d'une bande de lamelles secondaires. Le tube marginal borde cette bande, tourne parallèlement à la dernière lamelle secondaire et continue de se rapprocher de la bande précédente. Il apparaît comme l'extension latérale d'une lamelle primaire. Cela montre clairement que la lame est construite en ajoutant des bandes ultérieures de lamelles secondaires. La courbure de ces derniers éléments correspond au sens de progression de la trace en développement, qui est la même dans toute la lame.

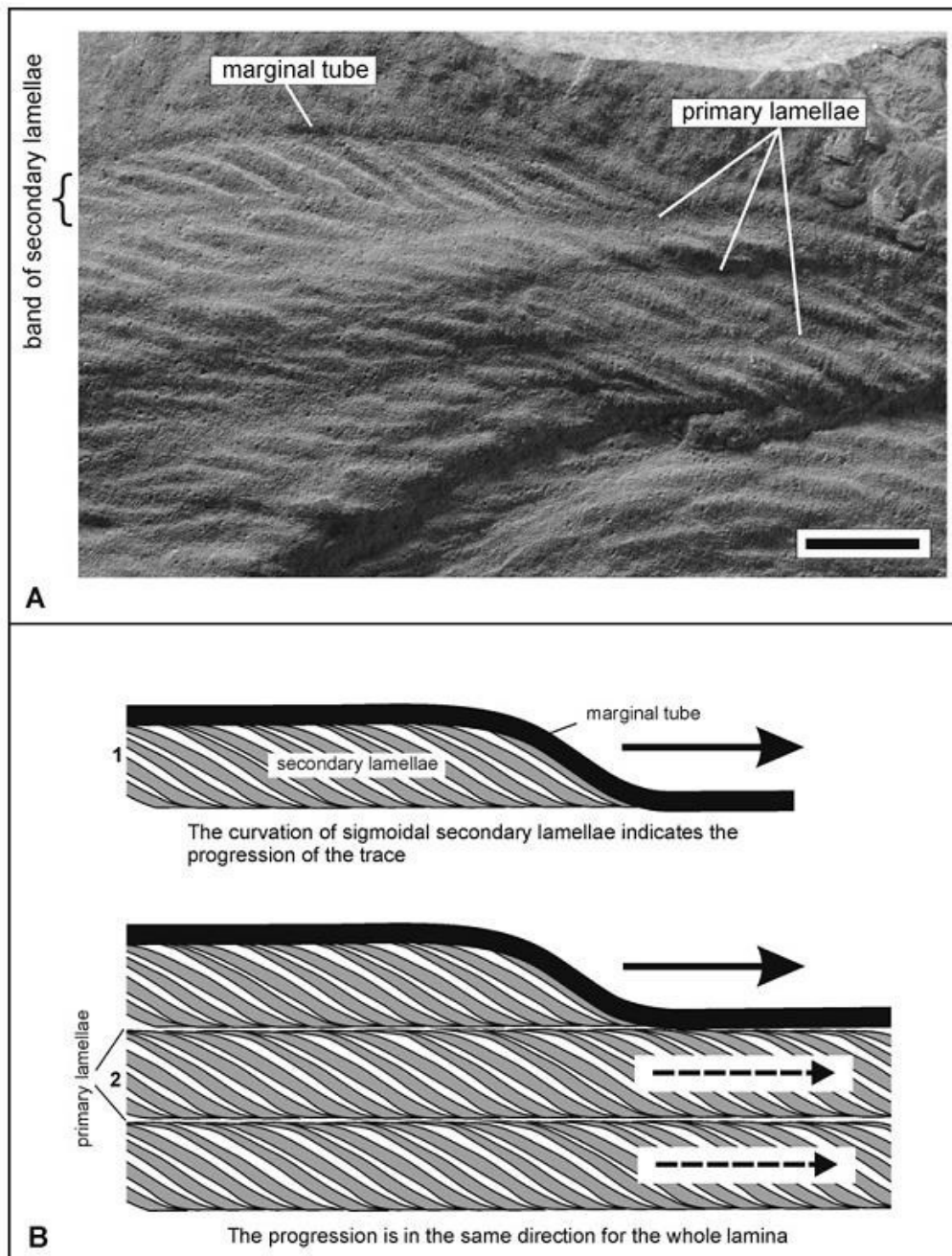


Fig. 5. (A) Fin d'une bande de lamelles secondaires (e.g., Jurassique moyen-France). Barre d'échelle = 1 cm. (B) Construction des bandes de lamelles secondaires. (d'après Olivero & Gaillard, 2007).

3. Programme de "Mining" dans la construction des lamelles :

A l'heure actuelle, le producteur de *Zoophycos* est inconnu, ce qui a poussé les chercheurs de proposer plusieurs candidats, dont le plus plausible correspond à un organisme vermiforme (*ver-like*) qui se nourrit de sédiments marin représenté soit par des polychètes (Bischoff, 1968; Ekdale & Lewis, 1991; Knaust, 2009a) ; échiurides (Kotake, 1989,1992); sipunculides (Wetzel & Werner, 1981; Olivero, 2003; Olivero & Gaillard, 2007). Cependant, un ver sipunculide est considéré comme le candidat le plus probable chez les ichnologues (Olivero, 2003).

Plusieurs espèces se nourrissent de sédiments qui creusent et les mangent avec un proboscis extensible. Ces vers ont également une caractéristique importante: leur bouche et leur anus sont situés à la même extrémité antérieure de leur corps (Cutler, 1994; Brusca & Brusca, 2002). Pour comprendre comment ces lamelles se forment Olivero & Gaillard (2007), ont proposé le mécanisme suivant (Fig. 6) :

L'animal vit et se déplace à l'intérieur du tube marginal où la majeure partie du corps du ver reste, tandis que le proboscis extensible antérieure, par laquelle il se nourrit du sédiment en créant les lamelles secondaires. Le proboscis est élargit pour se connecter au tube marginal bordant la précédente bande de lamelles secondaires (A). Ensuite, le proboscis se retire dans le nouveau tunnel oblique en expulsant les matières fécales. Ces dernières remplissent partiellement la galerie en formant une lamelle fécale secondaire (B). Après cette phase d'excrétion, le proboscis est invaginé (C). Ensuite, une phase de locomotion se produit et l'animal tout entier avance légèrement (D). Au moment de l'arrêt de l'animal, une phase d'ingestion commence et le proboscis est étendu vers le tube marginal précédent (E). En faisant cela, des sédiments fermes inexploités sont écrasés sur la galerie oblique précédemment créée, qui s'effondre et disparaît rapidement. Lorsque le proboscis est complètement étendu et connecté au tube marginal (F), ce mécanisme a produit une lamelle secondaire. Cette nouvelle lamelle est parallèle à la précédente lamelle fécale secondaire. Puis, le proboscis se retire de la galerie, expulsant ainsi les pelotes fécales en remplissent à nouveau le tube (G). une autre lamelle fécale est produite (H) (Fig. 6).

L'animal continue ainsi et construit une longue bande de lamelles secondaires (Fig. 6), consistant en une alternance de sédiments non exploités (lamelle sédimentaire secondaire) et de matières fécales (lamelle fécale secondaire). La totalité du *spreite* est donc le résultat de différentes bandes de lamelles secondaires, produites les unes après les autres. L'ensemble du mécanisme permet une exploitation régulière et efficace des sédiments et présente trois phases principales:

1. Phase de locomotion: progression de l'organisme tout entier à l'extrémité de la partie active du tube marginal.
2. Phase d'ingestion: extension du proboscis avec ingestion de sédiment. Formation d'une lamelle sédimentaire secondaire par l'effondrement des sédiments fermes.
3. Phase d'excrétion: le proboscis se retire avec l'excrétion de sédiment non digéré. Formation d'une lamelle fécale secondaire par dépôt de matière fécale.

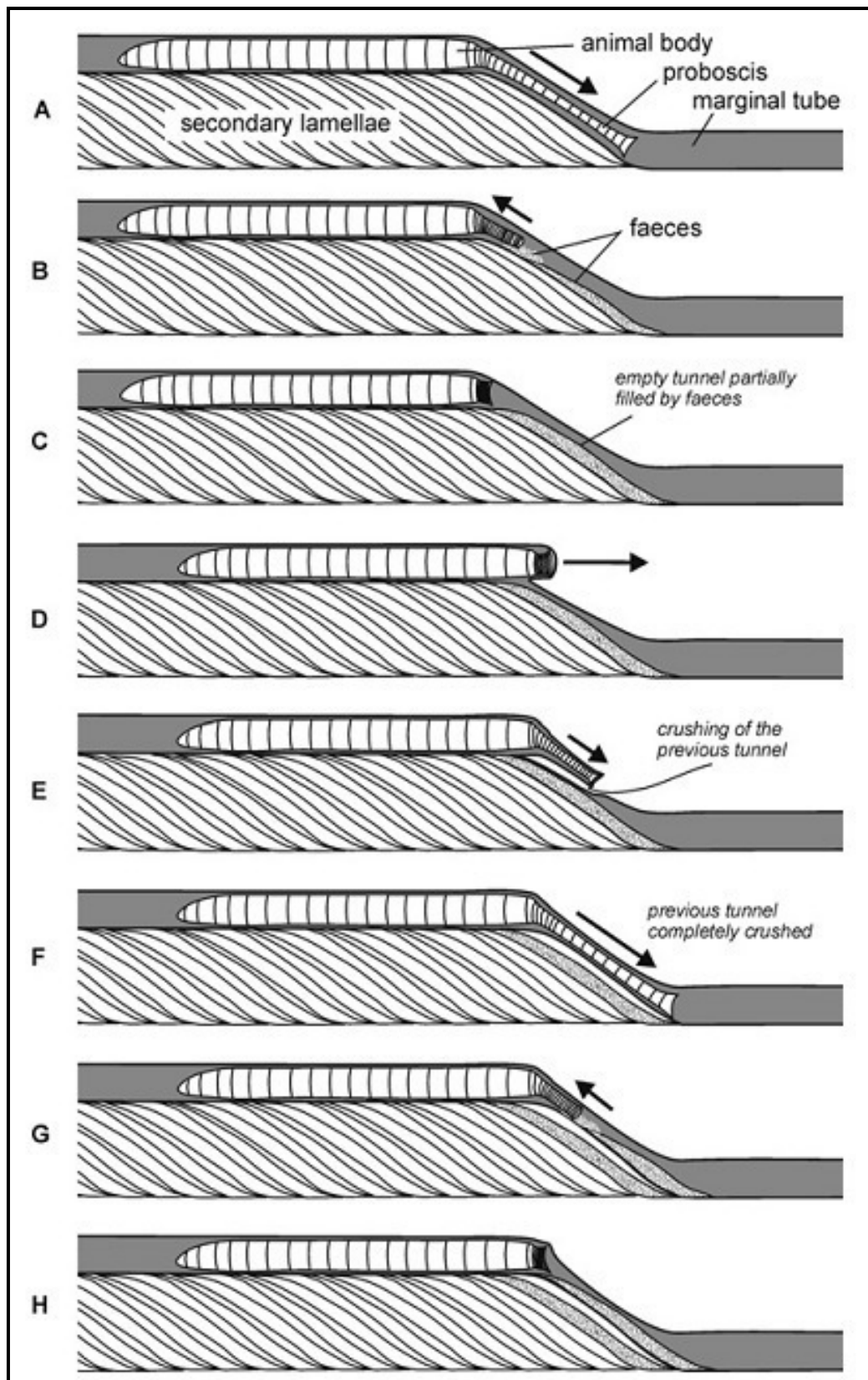


Fig. 6. Mécanisme de construction des lamelles secondaires (d'après [Olivero & Gaillard, 2007](#)).

Dans un modèle de construction ascendant (*upward*) du terrier, montre que le sens d'alimentation de l'organisme dans le tube marginal est dirigé vers le haut (apex), vers le fond marin (Fig. 7A). Ce mouvement est lent car il correspond à une activité alimentaire complexe. Quand une nouvelle bande de lamelles secondaires atteint la surface, l'organisme retourne dans le tube marginal ouvert nouvellement formé (Fig. 7B). Ce mouvement est rapide car il correspond à une simple activité de locomotion. Ensuite, l'animal recommence à produire une nouvelle bande de lamelles secondaires, toujours produites dans une direction ascendante.

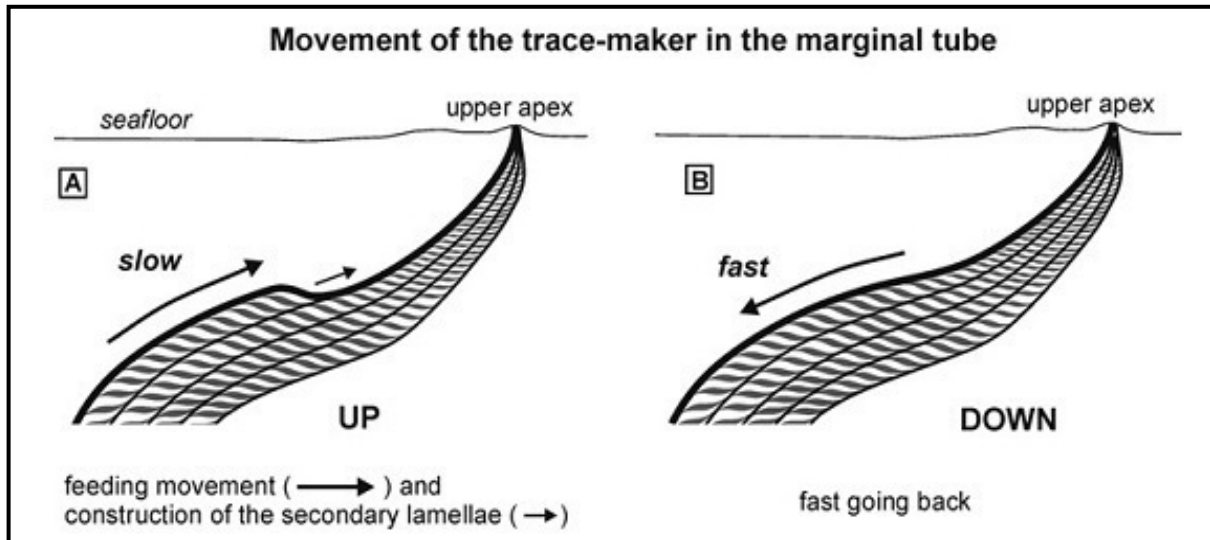


Fig. 7. Mouvement du producteur dans le tube marginal et direction de construction de la lame selon un modèle ascendant (d'après Olivero & Gaillard, 2007).

Ce type de mouvement ascendant pour chaque bande de lamelles secondaires est caractérisé par une diminution de la surface exploitée par l'animal, en allant vers le point de départ au niveau du fond marin (apex). Cette diminution est constante pour toutes les bandes, permettant ainsi à l'animal à maintenir une aération continue de son tube. Il garde ainsi la même ouverture avec un diamètre fixe du tube marginal au niveau de l'apex. Ce dernier est considéré comme un repère de construction du terrier.

Le producteur s'enfonce peu profondément dans le tube marginal (zone d'activité) près de son ouverture au fond de la mer, où l'oxygénation est optimale. Cela correspond au programme minier le plus efficace en matière de dépense énergétique (Olivero & Gaillard, 2007).

III. MODÈLES MORPHOLOGIQUES

Zoophycos est considéré comme une trace fossile très complexe et particulière, elle se révèle justement par son pouvoir de se présenter sous plusieurs formes, avec des dimensions variables. Elle est enregistrée dans des faciès et des terrains différents tout au long du Phanérozoïque. Depuis que cette trace est admise comme un terrier (e.g., Sarle, 1906; Seilacher, 1967b; Simpson, 1970; Wetzel & Werner, 1981; Kotake, 1989), plusieurs tentatives ont été lancées pour reproduire sa morphologie. Elles suivent des modèles généralement originaux, le plus souvent un seul groupe de *Zoophycos* d'âge et de terrain spécifique. L'objectif est de comprendre le mode de configuration du terrier et la raison réelle pour laquelle il a été construit. Pour cela, le long de ce chapitre un inventaire des modèles récents les plus explicatifs des *Zoophycos* complexes est présenté (Lewis, 1970; Bradley, 1973; Ekdale, 1977; Wetzel & Werner, 1981; Kotake, 1989; Ekdale & Lewis, 1991; Löwemark & Schäfer, 2003; Olivero & Gaillard, 2007). Il est tout de même nécessaire de présenter brièvement quelques modèles anciens qui ont été repris et développés ou même critiqués par la suite.

Le modèle classique de Seilacher (1967b) décrit *Zoophycos* comme un terrier attribué à un ver, il se nourrit de sédiment dans un tunnel spiralé. La forme ressemble à une lame qui avait deux ouvertures à l'interface eau-sédiment. Le terrier donc se présente sous une forme complexe en «U».

Le Modèle de Bischoff (1968) consiste en une construction du terrier, faite par un animal vermiforme. Il est composé de trois parties : une partie postérieure, fixée dans le secteur central ; une partie médiane qui se déplace latéralement, en formant ainsi la lame ; et une partie antérieure, extensible comme la médiane, qui se déplace d'avant en arrière dans le tube marginal.

Le modèle de Simpson (1970) envisage que la construction de la lame de *Zoophycos* s'effectue d'une façon discontinue. Il se déplace latéralement en ingérant des sédiments, l'organisme fouisseur évacue ses excréments du terrier à la surface des fonds marins.

A. Modèle de Lewis (1970) : (Fig. 8-9)

Cet auteur proposa deux modèles de construction pour les *Zoophycos* qui proviennent de Groupe Amuri de la Nouvelle-Zélande (Crétacé supérieur-Oligocène).

Le premier “*shifting worm model*” considère que la trace comme un *spreite*, créée par un ver vivant à l’intérieur d’un tube en «J». Il se déplace continuellement et latéralement à travers le sédiment, en rejoignant à chaque fois le centre de la section transversale (Fig. 8).

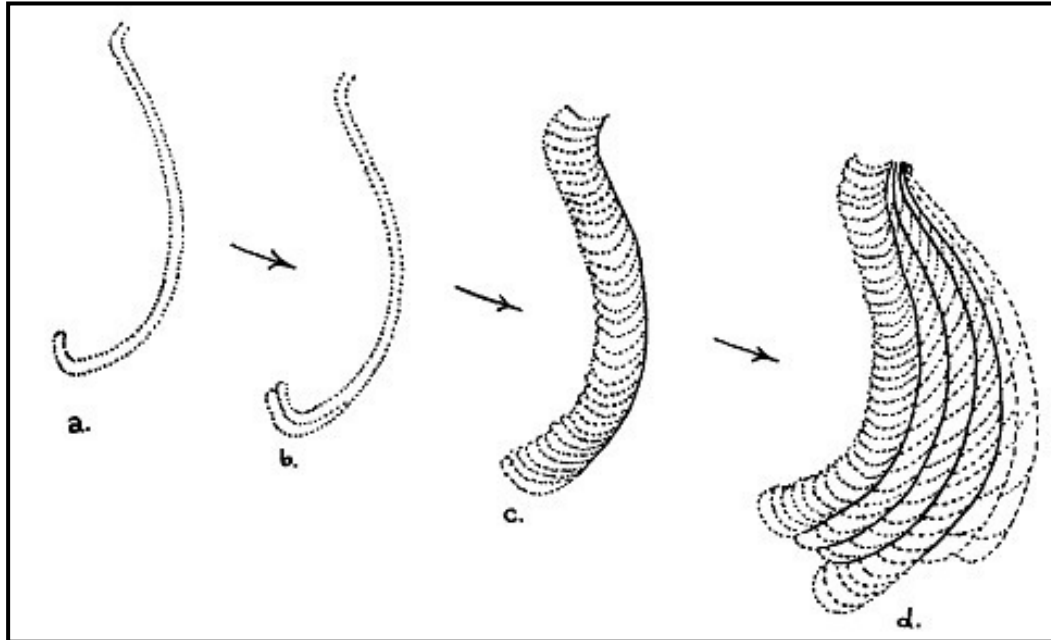


Fig. 8. Les différentes étapes de construction de “*shifting worm model*” des *Zoophycos* de la Nouvelle-Zélande (Lewis, 1970). Cette figure montre la succession de galeries en « J » ainsi creusées forme une structure laminaire à lobes.

Le second “*discoïdal animal model*” suggère que le *Zoophycos* est édifié par une série de terriers rayonnants. Elles sont faites par un organisme dont sa largeur devait être égale à la distance maximale entre les côtes (lamelles primaires), ou à la largeur des différents lobes extérieurs du *Zoophycos*. L’auteur propose un organisme de forme aplatie, cylindrique ou discoïdale et qui aurait creusé de la marge vers le centre. Il est marqué par un apex conique, pour pouvoir communiquer avec l’extérieur (Fig. 9).

B. Modèle de Bradley (1973) : (Fig. 10)

Bradley, 1973, présente un modèle très original, où le *Zoophycos* est construit par *Umbellula*, un organisme constitué par une colonie de polypes fixé par un pédoncule sur le sédiment. Une fois les polypes s’y installent, le pédoncule du premier individu s’accroît et s’enfonce dans le sédiment. Cet organe possède des muscles longitudinaux pour faciliter les mouvements spiralés et d’autres périphériques. Ces derniers permettent des mouvements péristaltiques avec une fluidification du sédiment. Ainsi, les particules riches en matière nutritive sont entraînées vers le haut et s’y trouvent concentrées ce qui facilite la tâche aux polypes. Le matériel non

exploitable se concentre aux bords du pédoncule. Les mouvements péristaltiques continus et, en même temps latéraux, du pédoncule construisent ainsi une lame de *Zoophycos*.

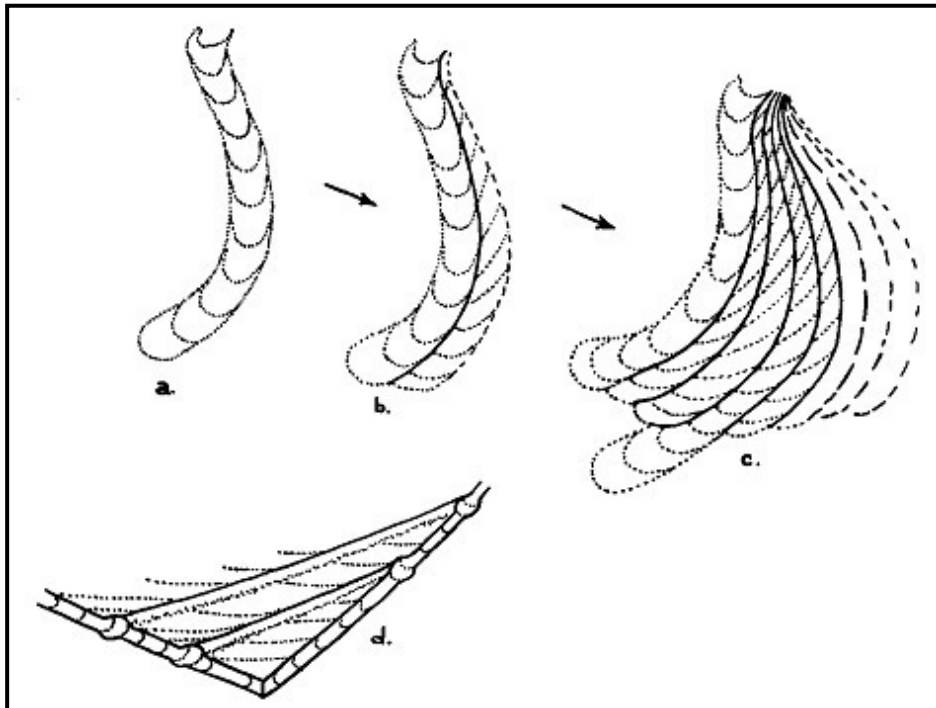


Fig. 9. Les différentes étapes de construction de “*discoidal animal model*” des *Zoophycos* de la Nouvelle-Zélande (Lewis, 1970). Cas d'un organisme en forme discoïdale se déplaçant constamment vers l'interface eau-sédiment.

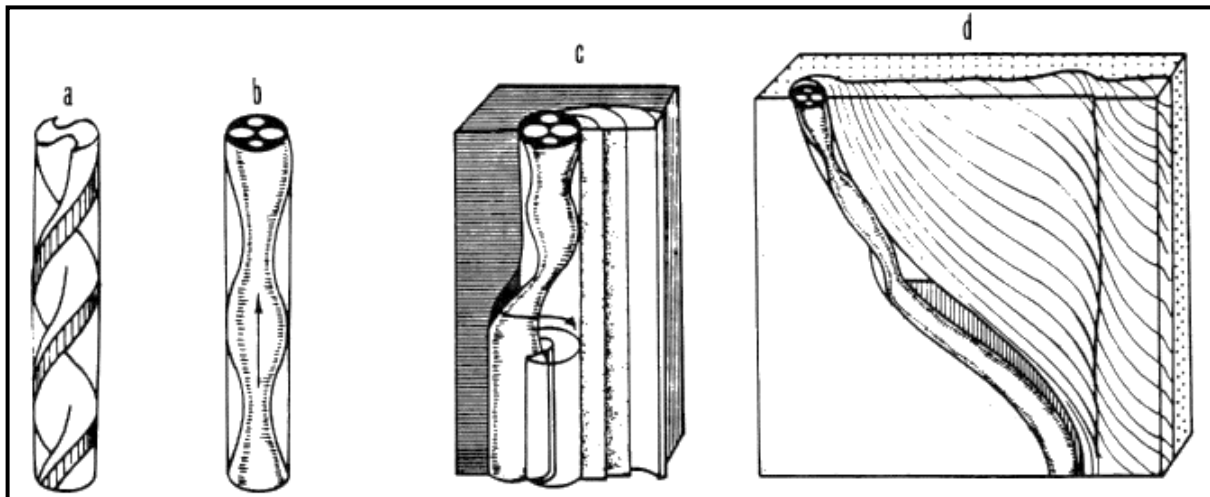


Fig. 10. Modèle de construction du *Zoophycos* par l'organisme *Umbellula* (d'après Bradley, 1973). (a-b) coupe de l'organisme *Umbellula*. (c) mouvements péristaltiques de l'organisme dans le sédiment. (d) formation d'une lame de *Zoophycos*.

C. Modèle d'Ekdale (1977) :

Ekdale critique l'hypothèse de Simpson (1970), à la base des résultats obtenus par les compagnes du DSDP. Il a remarqué l'accumulation de pelotes dans la lame à l'opposé de l'hypothèse de Simpson (1970), qui prévoit l'empilement d'une bonne partie des pelotes sur le fond marin. Il pensa alors que l'organisme crée son terrier au moyen d'un corps long et extensible ou d'un proboscis réversible, qui forme des tunnels rayonnants. A partir de l'axe central du terrier l'organisme s'étend pour se nourrir des sédiments riches en matière organique. Puis, il se rétracte en sécrétant des pelotes fécales par un anus antérieur. Ce mouvement répété le long de chemins adjacents dans le même plan, le fouisseur pourrait produire un *spreite* de *Zoophycos*. Selon Ekdale, 1977 une telle méthode, nécessite un animal à corps mou, tel que les vers sipunculien, et un tube digestif en forme de «U» avec une bouche et un anus antérieur, tel que les phoronides.

D. Modèle de Wetzel & Werner (1981) : (Fig. 11)

A la base des carottes prélevées dans le talus continental des côtes occidentales africaines, les auteurs ont considéré le *Zoophycos* comme un *spreite* complexe formé par le déplacement d'un tube courbé comparable à celle envisagée par Seilacher (1967a). Ils distinguent deux types fondamentaux de *Zoophycos*. Un type en forme de «U» et l'autre en forme de «J». Le premier a un *shaft spreite* en forme de «U» avec deux ouvertures vers le fond marin, tandis que le second a un *shaft spreite* en forme de «J» avec une seule ouverture. La forme du *spreite* peut être hélicoïdale, en forme de trompette ou de langue, et elle peut être formée de façon continue ou discontinue.

E. Modèle de Kotake (1989) : (Fig. 12)

Il a étudié des exemplaires de *Zoophycos* bien exposés du Pliocène supérieur du Japon. Dans une section verticale, il a reconnu trois étapes successives de développement géométrique d'une forme spiralée ascendante, qui s'enroule autour d'un tunnel axial vertical. En commençant par le haut (stade I) avec un ensemble de spires de petits diamètres avec des bords arqués et dont le contour est presque circulaire et ne contient que des lamelles primaires. Le stade II du développement comprend un motif légèrement lobé avec des lamelles primaires et secondaires qui apparaissent en plan horizontal et des bords distaux arqués en section verticale. Les spires de plus grands diamètres du stade III deviennent subhorizontales, jusqu'à obliques inclinées, avec des lamelles primaires et secondaires. Le rayon du *spreite* et la taille des pelotes fécales contenus augmente vers le bas. Cette morphologie serait le modèle de base pour expliquer la

morphologie spiralée descendante complexe, suivant un modèle éthologique de nourriture de détritux.


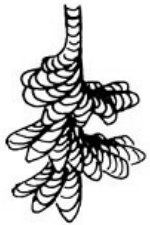

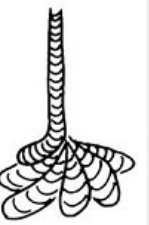
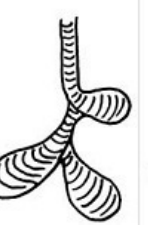
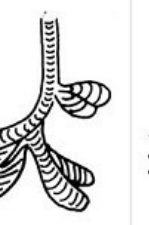



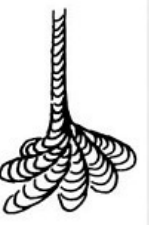
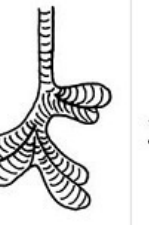
Helicoidal		Trumpet-like		Tongue-like		
Continuously formed	Discontinuously formed	Continuously formed	Discontinuously formed	Continuously formed	Discontinuously formed	
						U-type
				Not observed		J-type

Fig. 11. Les différents types morphologiques décrits par [Wetzel & Werner \(1981\)](#). Les terriers sont subdivisés sur la base de *shaft*-type, type «U» ou «J», et s'ils sont formés de façon continue ou discontinue.

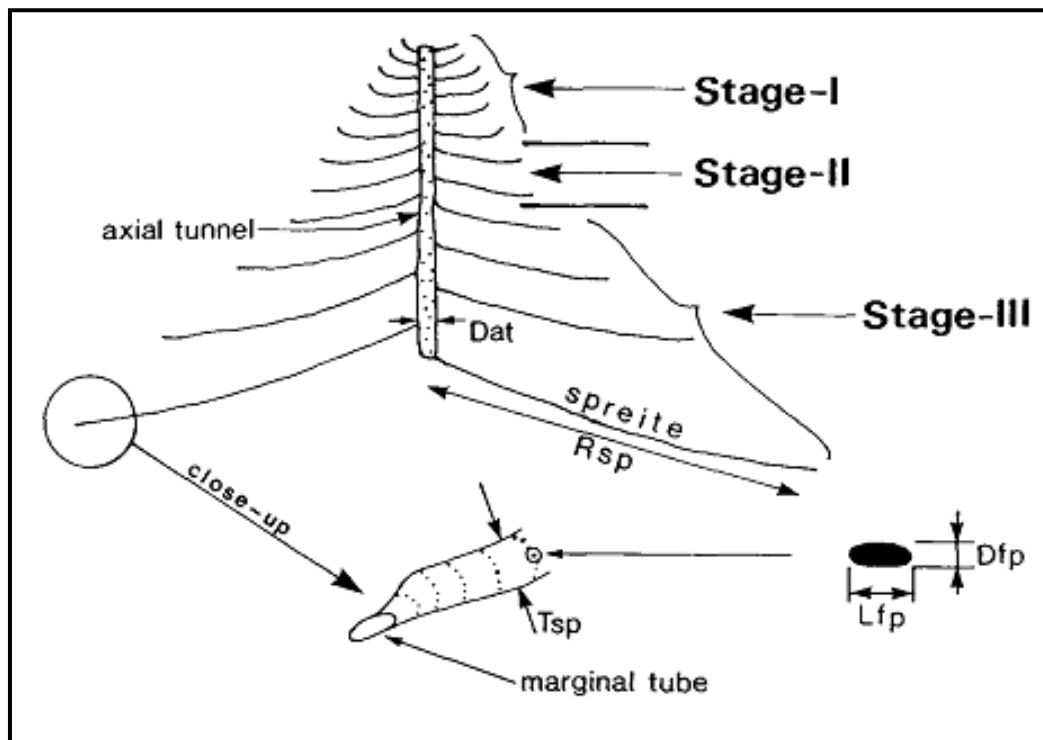


Fig. 12. Morphologie de base, terminologie et mesures d'un *Zoophycos* spiralé en coupe transversale (d'après [Kotake, 1989](#)). Dat: Diamètre du tunnel axial, Rsp: Rayon du spreite. Tsp: Épaisseur du spreite, Dfp: Diamètre d'une pelote fécale, Lfp: Longueur d'une pelote fécale.

F. Modèle d'Ekdale & Lewis (1991) : (Fig. 13)

Le modèle proposé par ces deux auteurs s'applique aux formes de *Zoophycos* de la Nouvelle-Zélande. Ils le considèrent comme le résultat de combinaison de plusieurs terriers en «U» «type *Rhizocorallium*». Ces dernières traces ont été observées par les auteurs dans le même faciès carbonaté, Ekdale & Lewis, 1991 pensent que ces *Rhizocorallium* représentent un échec de construction de *Zoophycos*. Au Début, l'animal construit son terrier en forme de «U», qui s'allonge graduellement et l'animal se nourrit progressivement à l'intérieur et à l'extérieur du sédiment (Fig. 13A-B). Une fois le point creusé le plus éloigné est atteint, l'animal se retire de l'extrémité proximale de son terrier et il recommence à creuser un nouveau terrier en forme de «U» qui recouvre partiellement le précédent (Fig. 13C-D). L'animal continue de construire son terrier en le déplaçant de façon protrusive et périodique, vers la droite pour créer une structure enroulée, composée par le chevauchement de plusieurs terriers en «U» (Fig. 13E-F). Finalement, deux structures à lames spiralées complexes ont été configurées (Fig. 13G).

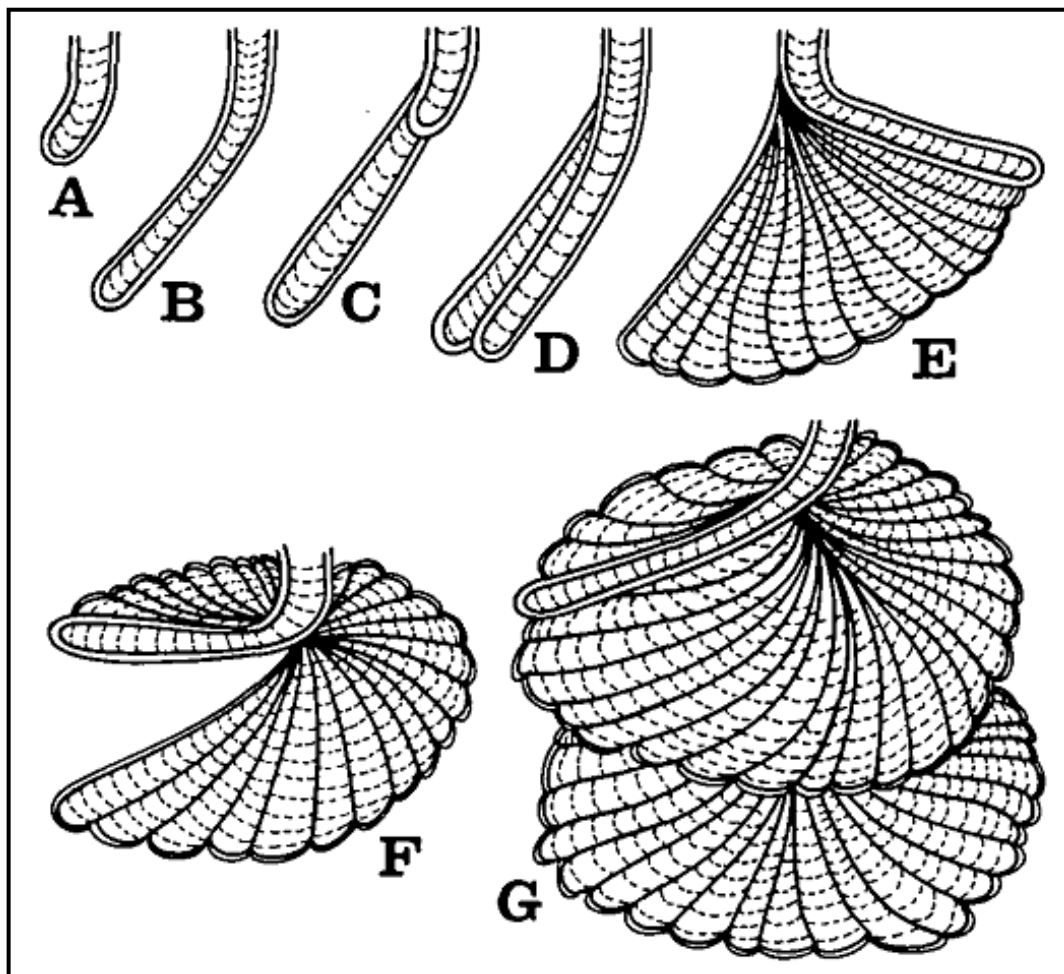


Fig. 13. Reconstitution schématique des étapes de la production des *Zoophycos* du Groupe Amuri de la Nouvelle-Zélande (d'après Ekdale & Lewis, 1991).

G. Modèle de Löwemark & Schäfer (2003) : (Fig. 14)

Ces deux auteurs ont effectué une analyse radiographique (rayons X) sur une variété des *Zoophycos* d'âge quaternaire, préservés dans des carottes prélevées de la marge continentale portugaise. Elle révèle des formes complexes à enroulement spiralé, dont la construction est ascendante (*upwards*). Cette configuration est faite en plusieurs étapes depuis le fond marin. L'organisme creuse son terrier dans le sédiment qui devient ultérieurement le tube marginal (Fig. 14a), le matériel sédimentaire introduit est déposé d'un seul côté du terrier et au même temps, il retire le sédiment de l'encaissant afin de maintenir le tube marginal ouvert (Fig. 14b). Ce processus conduit à un déplacement latéral successif du tube marginal à travers le sédiment, en créant une lame verticale (Fig. 14c-d). Une fois la bande supérieure du tube marginal atteint presque la position horizontale, le décalage latéral tourne du vertical à l'horizontal et la lame (*spreite*) commence à s'enrouler autour d'un axe central à laquelle l'extrémité supérieure est connectée (Fig. 14e), résultant une forme de *Zoophycos* à enroulement spiralé (Fig. 14f).

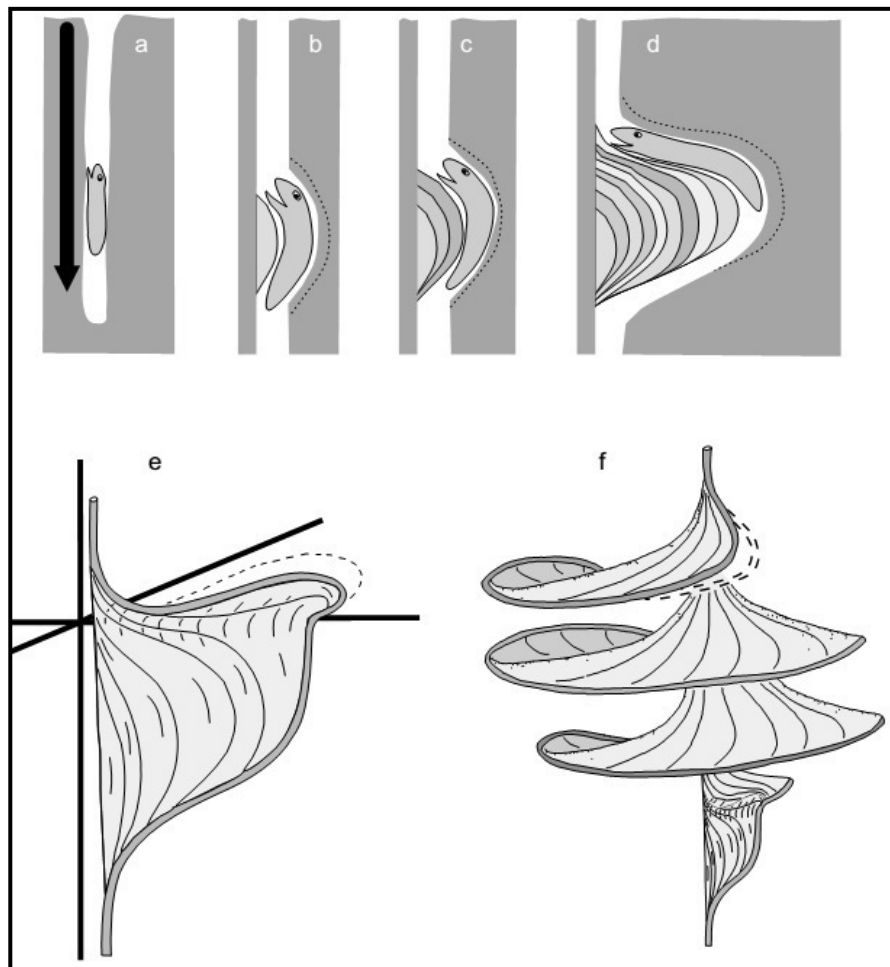


Fig. 14. Modèle de configuration d'un *Zoophycos* spiralé du quaternaire à la lumière des observations de la radiographie (rayons X) (d'après Löwemark & Schäfer, 2003).

H. Modèle d'Olivero & Gaillard (1996, 2007) : (Fig. 15)

Le modèle proposé par Olivero & Gaillard reste le plus original et le plus interprétatif traitant les variétés des *Zoophycos* spiralés. Ils envisagent une configuration du terrier ascendant au lieu de descendant en accord avec Löwemark & Schäfer (2003). Au début, l'organisme creuse un simple tube presque vertical, avec une ouverture à l'interface eau-sédiment (Fig. 15A). Le tube est déplacé latéralement, créant ainsi une lame en forme de muscle (Fig. 15B). Le côté incurvé, où le tube est maintenant "marginal", correspond à la zone d'activité de l'animal. Le côté droit correspond à la position initiale du tube. La lame commence à se tourner vers le plan horizontal (Fig. 15C). Un tour d'enroulement est créé et la lame tourne autour d'un axe central (Fig. 15D). L'apex supérieur correspond à l'ouverture au fond de la mer. Par l'ajout d'un nouveau tour d'enroulement, une forme complexe spiralée est créée (Fig. 15E).

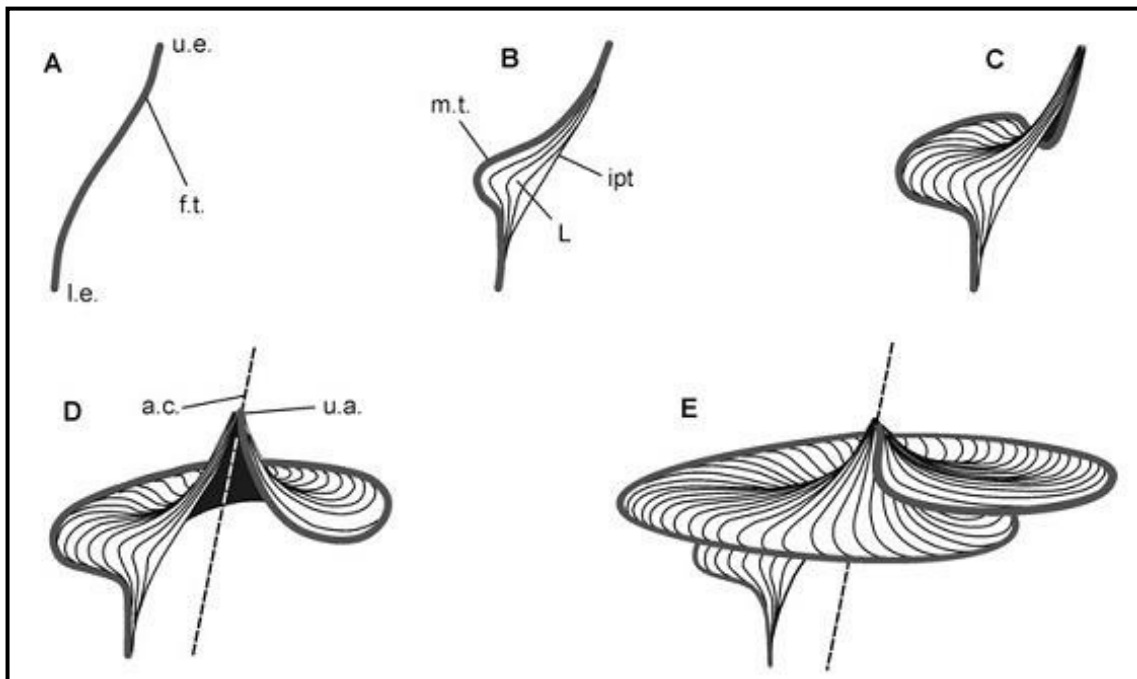


Fig. 15. Modèle de construction d'un *Zoophycos* spiralé (d'après Olivero & Gaillard, 2007). (u.e.: extrémité supérieure, f.t.: premier tube, i.e.: extrémité inférieure, m.t.: tube marginal, i.p.t.: position initial du tube, L: lame, a.c.: axe d'enroulement, u.a.: apex supérieur).

IV. SYSTEMATIQUE ET CONFUSION ICHNOTAXONOMIQUE

Les différents modèles morphologiques présentés par les ichnologues sont de grande valeur, pour mieux comprendre le mode de construction du terrier de certains groupes de *Zoophycos*. Ils restent néanmoins, insuffisants pour expliquer la grande variabilité morphologique de cette énigmatique trace fossile qui possède une grande extension spatio-temporelle (e.g., [Patel et al., 2009](#)). Ceci a poussé les ichnologues du 19^{ème} et le début du 20^{ème} siècle à proposer plusieurs genres et espèces pour cette trace (voir détail partie historique) ce qui a compliqué la systématique des *Zoophycos*. Actuellement, la quasi-totalité des chercheurs préfèrent rester sur le plan générique (*Zoophycos* [Massalongo, 1855](#)). Cette idée est réfutée par [Zhang & Gong \(2012\)](#), qui conseillent fortement l'utilisation de l'ichnoespèce en gardant 09 citées dans la littérature depuis 1855 jusqu'au 2011 et qui sont :

Zoophycos cauda-galli [Vanuxem, 1842](#) ;
Zoophycos curtain [Vanuxem, 1842](#) ;
Zoophycos velum [Vanuxem, 1842](#) ;
Zoophycos brianteus [Massalongo, 1855](#) ;
Zoophycos villae [Massalongo, 1855](#) ;
Zoophycos liasinus [Fisher-Ooster, 1858](#) ;
Zoophycos flabelliformis [Fisher-Ooster, 1858](#) ;
Zoophycos insignis [Squinabol, 1890](#) ;
Zoophycos rhodensis [Bromley & Hanken, 2003](#).

Remarque : le long de ce manuscrit la classification systématique de [Zhang & Gong \(2012\)](#) est retenue. Jusqu'à l'heure actuelle, d'autres confusions ichnotaxonomiques demeurent entre *Zoophycos* et d'autres ichnogenres. Des tentatives ont été proposées pour la distinction entre ces traces fossiles par [Knaust \(2009a, 2013\)](#); [Zhang & Gong \(2012\)](#).

A. *Zoophycos-Spirophyton* : (Fig. 16)

Spirophyton [Hall, 1863](#) est un ichnogenre dont la configuration morphologique est très similaire au *Zoophycos*, permettant à l'auteur de le considérer comme un simple synonyme. Plus récemment, d'autres auteurs, pensent qu'il s'agit d'un autre ichnogenre ([Simpson, 1970](#); [Miller & Johnson, 1981](#); [Miller, 1991](#)). En effet, [Antun \(1950\)](#) et [Gaillard et al. \(1999\)](#), ont réalisé une étude comparative entre ces deux ichnogenres. Les différences entre les deux traces fossiles sont clairement illustrées dans la figure 16.

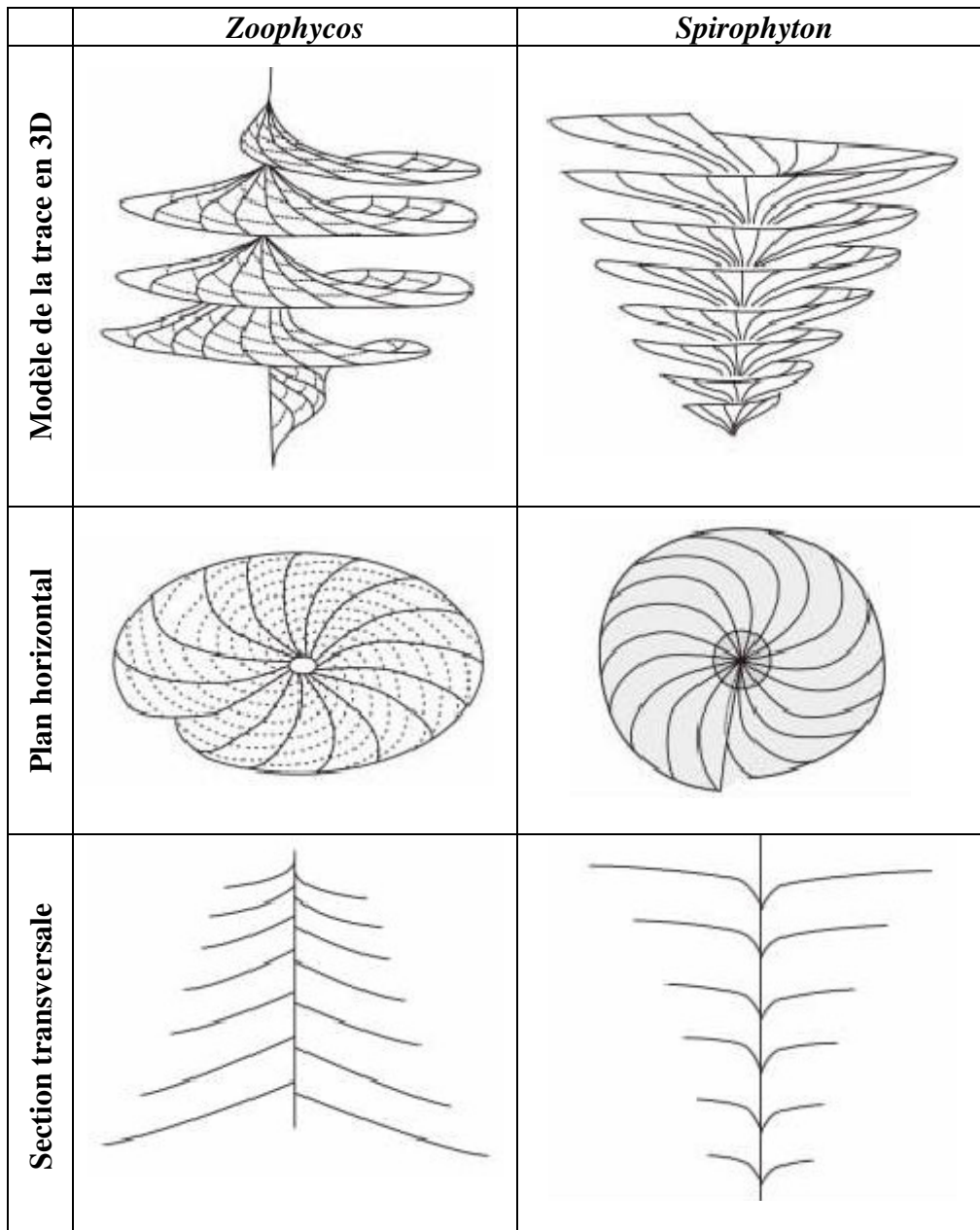


Fig. 16. Différence illustrative entre *Zoophycos* et *Spirophyton* (Zhang & Gong, 2012). La morphologie de *Zoophycos* en 3D d'après Löwemark & Werner (2001); et de *Spirophyton* d'après Hall (1863).

Les *Spirophyton* sont généralement des terriers constitués par une lame qui s'enroule autour d'un axe, marqué par un tube évident. Cette architecture est aussi observable dans certains *Zoophycos* (e.g., Kotake, 1989). Toutefois, la morphologie en 3D des *Zoophycos* spiralés (e.g., Löwemark & Werner, 2001; Löwemark & Schäfer, 2003; Olivero & Gaillard, 2007) montrent clairement une construction spiralée ascendante des lames. Elles ont une convexité vers l'axe central et cela se manifeste superficiellement sur le plan horizontal, où la dernière lame est dirigée vers le haut. En revanche, les *Spirophyton* présentent une construction morphologique descendante (e.g., Antun, 1950) dont les lames se dirigent vers le bas en rejoignant l'axe central.

Sur le plan horizontal, cet ichnofossile apparaît sous la forme d'un tube cylindrique central, affaissé et entouré d'une lame concave.

Selon une section transversale, *Zoophycos* est principalement composé de plusieurs bandes subhorizontales (sections des lames) courbées vers le bas, étroites en haut et larges en bas. Elles s'alternent alternativement autour du tube cylindrique, faisant un angle large. Contrairement au *Spirophyton* qui montre des bandes larges en haut et étroites en bas, faisant un angle presque aigu avec le tube cylindrique. Le bord des bandes est toujours courbé vers le haut.

En outre, la présence d'un tube marginal et des lamelles secondaires pour les *Zoophycos*, pourraient être un caractère important de nuance entre ces deux ichnogenres.

A la lumière de cette comparaison, [Zhang & Gong \(2012\)](#), suggèrent l'intégration des *Zoophycos* et *Spirophyton* dans deux sous catégories différentes du «groupe des *Zoophycos*» *sensu* [Uchman \(1995, 1999\)](#).

Pour la systématique des *Spirophyton*, ces auteurs retiennent uniquement deux ichnoespèces qui sont : *S. typum* [Hall, 1863](#) et *S. eifeliense* [Kayser, 1872](#).

B. *Zoophycos-Rhizocorallium* :

Généralement, un petit diamètre du tube marginal et une largeur faible du terrier, avec des lobes à contour semi circulaire, sont utilisés comme critères de base pour distinguer les deux ichnogenres ([Häntzschel, 1960](#); [Fürsich, 1974a](#); [Seilacher, 2007](#)). Cependant, la transition entre les deux ichnogenres existe et empêche une attribution sans ambiguïté ([Knaust, 2009a, 2013](#)). Cet auteur suggère, que ces deux traces sont produites par le même animal. Cette transition entre les deux ichnogenres est désignée par les *Rhizocorallium-like Zoophycos* décrit par [Bromley et al. \(1999\)](#). De ce fait, un déplacement latéral avec un approfondissement progressif des terriers individuels de *Rhizocorallium* autour d'un axe central, peuvent progressivement conduire au développement d'un système de *spreite* donnant ainsi, un *Rhizocorallium-like Zoophycos* ([Häntzschel, 1960](#); [Bradley, 1973](#); [Miller & D'Alberto, 2001](#); [Bromley & Hanken, 2003](#); [Neto de Carvalho & Rodrigues, 2003](#)).

C. *Zoophycos-Echinospira* :

Echinospira est une trace fossile, relativement de petite forme, avec un contour lobé, appartenant au groupe des *Zoophycos*. Elle est communément décrite comme un synonyme de *Zoophycos* (e.g., [Seilacher, 1986](#); [Ekdale & Lewis, 1991](#)). Cependant, selon [Ekdale \(1992\)](#), elle

présente des caractéristiques différentes qui permettent la distinction avec les autres traces du groupe des *Zoophycos*. En effet, elle a un système de terriers contenant plusieurs éléments en forme de «U» ressemblant au *Rhizocorallium* (Uchman & Demircan, 1999). Le système tout entier résulte de déplacements latéraux et horizontaux successifs d'un terrier initial. Il est relié à une structure cylindrique centrale (Knaust, 2013), toute en remodelant tous les terriers précédemment formés. Ce scénario diffère de celui des *Zoophycos*, qui se forme par un mouvement latéral hélicoïdal descendant ou ascendant, dont les lobes où les *spreites* en forme de «U» sont totalement maintenus sans aucune destruction notable.

V. LES ICHNOFACIES DE SEILACHER

A. Ichnofaciès et bathymétrie : (Fig. 17)

Les traces fossiles, étant autochtones, apportent des données précieuses pour les tentatives de reconstruction paléoécologique (Frey, 1978). Une association de traces serait le résultat de l'action de différents organismes qui vivaient dans des conditions très semblables, pour marquer ce type particulier de milieu. C'est le concept d'ichnofaciès, introduit par Seilacher (1963, 1964). Il proposa un certain nombre de faciès ichnologiques caractéristiques de différents intervalles bathymétriques, même si d'autres paramètres peuvent jouer un rôle primordial (Seilacher, 1963, 1964; Seilacher & Meischner, 1964).

Les traces fossiles dans des ichnofaciès donnés, ont souvent des morphologies semblables qui sont vraisemblablement dues aux activités identiques des organisations fossiles qui les ont faites (Bendella, 2012). Ce concept est le meilleur outil paléontologique pour l'interprétation d'ancien environnement. Comme les géologues cherchaient depuis longtemps un moyen pour évaluer la bathymétrie, le concept d'ichnofaciès fut rapidement accepté (Olivero, 1994). Il fut même considéré par beaucoup comme un «dogme» exempt de toute critique (Byers, 1982).

L'ichnofaciès est une association caractéristique d'ichnotaxons qui expriment l'expression directe de conditions paléoenvironnementales telles que l'oxygénation, la bathymétrie, la salinité, la consistance du substrat (Bromley, 1991). En outre, ses analyses sont pleinement intégrées à la sédimentologie, la paléontologie et à la stratigraphie, et s'avèrent être un outil puissant pour les reconstitutions à haute résolution des environnements de dépôt (e.g., Pemberton *et al.*, 2001; Bann & Fielding, 2004; Fielding *et al.*, 2006).

À l'origine, Seilacher (1967b), a défini six ichnofaciès, désignés d'après un ichnotaxon caractéristique. Ceux-ci se répartissent en quatre types marins caractérisant un *Softground* (*Skolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos*, et *Nereites*), un autre contrôlé par la nature du substrat

(*Glossifungites*) et finalement, un seul ichnofaciès continental (*Scoyenia*). Ultérieurement, Frey & Seilacher (1980); Bromley *et al.* (1984), ajoutent successivement deux autres ichnofaciès (*Trypanites*, *Teredolites*) contrôlés par la consistance du substrat (type *Hardground*). Frey & Pemberton (1984), ont proposé l'ichnofaciès à *Psilonichnus* typique du milieu intertidal et supratidal (dune littoral).

Plus récemment, un autre ichnofaciès a été introduit par Bromley & Asgaard (1993) basé sur la nature du substrat (*shellground*), il s'agit de l'ichnofaciès à *Gnathichnus*. Les environnements continentaux ont été soutenu par deux autres ichnofaciès introduits par Buatois & Mángano (1995); l'ichnofaciès à *Mermia* qui correspond à un milieu lacustre et l'ichnofaciès à *Coprinisphaera* qui correspond à un milieu fluvial.

1. Les ichnofaciès marins de type *Softground* :

Les ichnofaciès marins dont le substrat est de type *Softground* sont probablement les plus traditionnels. Ils font majoritairement l'objet de plusieurs recherches ichnologiques jusqu'à la reconnaissance et l'introduction des notions de surfaces d'omissions (séquences stratigraphiques), contrôlées par la nature du substrat (Pemberton *et al.*, 1992). Cinq ichnofaciès typique d'un substrat de type *Softground* sont reconnus à l'heure actuelle : *Psilonichnus*, *Skolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos* & *Nereites*.

a. Ichnofaciès à *Psilonichnus* : (Fig. 17-18)

L'ichnofaciès à *Psilonichnus* montre une faible ichnodiversité des traces fossiles, dominées par des terriers verticaux d'habitation en forme de «J», «U», et «Y», produits par des crabes. La présence locale des pistes et empreintes de pas de vertébrés, ainsi que les traces de racines est notable (Buatois & Mángano, 2011). C'est un ichnofaciès typique d'arrière-plage (*backshore*), les dunes côtières, et les plaines supratidales (MacEachern *et al.*, 2007b). Frey & Pemberton (1987), ont indiqué que de tels environnements sont soumis à des variations extrêmes des niveaux d'énergie, des types de sédiments et des structures sédimentaires physiques et biogéniques.

b. Ichnofaciès à *Skolithos* : (Fig. 17-18)

L'ichnofaciès à *Skolithos* peut être identifié par une faible ichnodiversité, avec la dominance des terriers simples, verticaux, d'habitation à l'exemple des *Skolithos*, *Diplocraterion* et *Arenicolites* (Bendella *et al.*, sous presse). Ils sont produits généralement par des organismes suspensivores ou des prédateurs passifs. Les traces horizontales produites par une faune mobile

sont rares. De telle association indique typiquement des environnements de l'estran (foreshore) et le shoreface moyen à supérieur dominés par l'effet des vagues. Cependant, il pourrait être présent dans les grandes profondeurs aux niveaux des systèmes de turbidité, et dans les environnements continentaux (delta, système fluvial). Cela reflète la nature opportuniste de cette ichnofaciès (Buatois & Mángano, 2011).

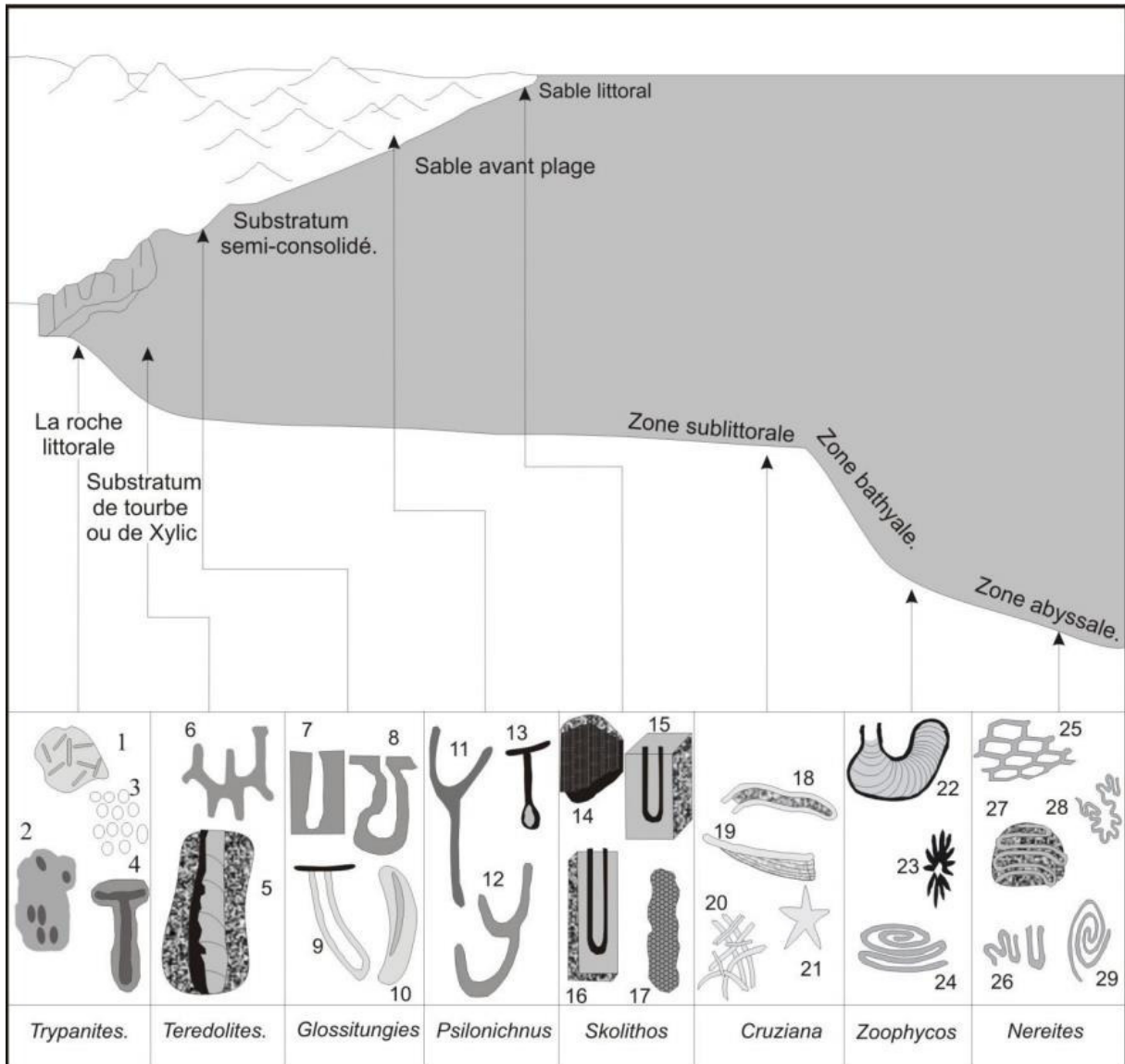


Fig. 17. Distribution des ichnofaciès marines montrant les ichnogènes de chacun (Seilacher, 1963, 1967b; Crimes, 1975; Ekdale *et al.*, 1984).

1- *Caulostrepis*, 2- *Entobia*, 3- *Echinoid boring*, 4- *Trypanites*, 5- *Teredolites*, 6- *Thalassinoides*, 7-8- *Gastrochanenolites*, 9-15- *Diplocraterion* (*Glossufingites*), 10-14 *Skolithos*, 11-12- *Psilonichnus*, 13- *Macanopsis*, 16- *Arenicolites*, 17- *Ophiomorpha*, 18- *Rhizocorallium*, 19- *Teichichus*, 20- *Planolites*, 21- *Asteriacites*, 22-24- *Zoophycos*, 23- *Lorenzina*, 25- *Paleodictyon*, 26- *Taphrohelminthopsis*, 27- *Helminthoidea*, 28- *Cosmoraphe*, 29- *Spirorhaphe*.

c. Ichnofaciès à *Cruziana* : (Fig. 17-18)

L'ichnofaciès à *Cruziana* est caractérisé par une grande diversité et abondance de traces fossiles avec une large variété de catégories éthologiques y compris de locomotion (*Diplichnites*), repos (*Asteriacites*) et de nourriture (*Phycodes*) produits par une faune mobile. Elles reflètent l'abondance et la diversité de la faune benthique. Sur le plan environnemental, cet ichnofaciès se localise à partir d'une zone située légèrement au-dessus de la base d'action des vagues de beau temps jusqu'à la base d'action des vagues de tempête, dans une aire sédimentaire allant du shoreface inférieur à l'offshore inférieur (MacEachern & Pemberton, 1992; MacEachern *et al.*, 1999 ; Bouchemla *et al.*, 2020, 2021).

d. Ichnofaciès à *Zoophycos* : (Fig. 17-18)

Classiquement, cet ichnofaciès se place entre ceux à *Cruziana* et à *Nereites* au-dessous de la base d'action des vagues de tempête, particulièrement au niveau de l'étage bathyal. Il se caractérise par un taux énergétique faible, avec des boues riches en matière organique mais très peu oxygénées (Frey & Pemberton, 1984; MacEachern *et al.*, 2007a). Il est dominé par des structures de nourriture simple à complexe avec ou sans *spreites*. Ces conditions permettent l'établissement de nombreux fousseurs (Bromley & Asgaard, 1991), dont les *Zoophycos*, *Phycosiphon* et *Chondrites* sont les traces fossiles les plus caractéristiques. Toutefois le seul ichnotaxon vraiment distinctif est celui de *Zoophycos*.

e. Ichnofaciès à *Nereites* : (Fig. 17-18)

C'est un ichnofaciès qui occupe souvent l'étage bathyal à abyssal, avec une énergie très faible mais à oxygénation normale. Ce milieu est perturbé par l'arrivée des coulées turbiditiques (MacEachern *et al.*, 2007a), il caractérise également les carbonates pélagiques (Pemberton *et al.*, 1990). C'est un ichnofaciès très répandu dans les dépôts de type flysch avec une ichnodiversité très élevée, dominé par l'occurrence des traces complexes de graphoglyptides. Ce type de traces est le résultat des organismes cultivant des bactéries et piégeant les microorganismes, en association avec des traces de pacages et de cultures. Selon le temps de dépôt ces traces fossiles regroupent deux associations, pré et post-dépôt (Bendella, 2012; Bendella & Ouali Mehadji, 2014).

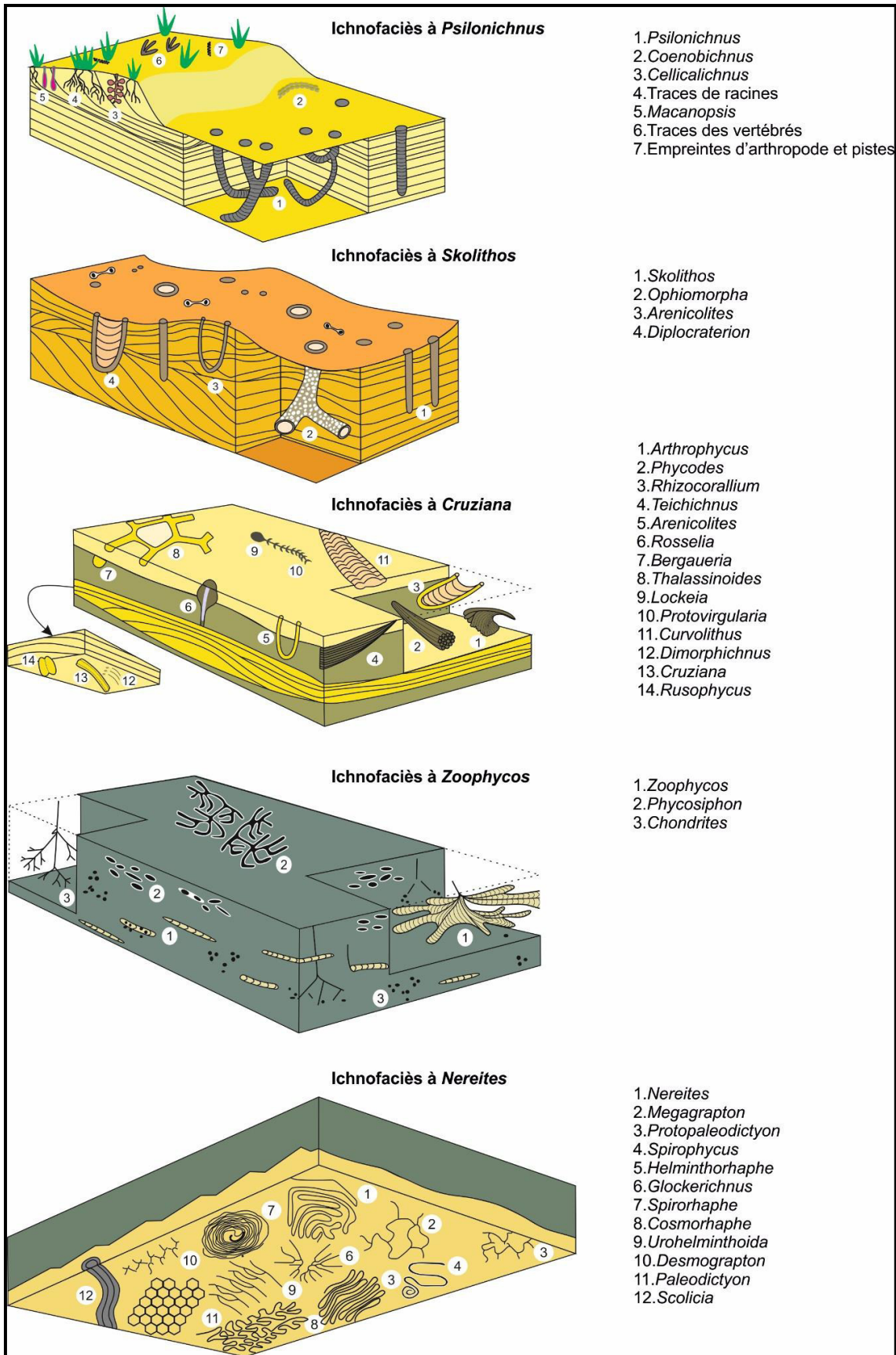


Fig. 18. Associations de traces fossiles caractéristiques des différents ichnofaciès marins de type softground (Buatois & Mángano, 2011).

2. Les ichnofaciès contrôlés par la nature de substrat :

Les ichnofaciès contrôlés par la nature du substrat a suscité beaucoup d'attention pendant les deux dernières décennies. Ils jouent un rôle primordial à délimiter les surfaces de discontinuités utilisées en stratigraphie séquentielle (MacEachern *et al.*, 1992; Pemberton *et al.*, 2004). Quatre ichnofaciès se distinguent: ichnofaciès à *Glossifungites*, *Trypanites*, *Teredolites* et *Gnathichnus* (Fig. 19).

a. Ichnofaciès à *Glossifungites* : (Fig. 17-19)

Il se développe dans des substrats fermes (*firmground*), non-lithifiés dans un milieu littoral, en particulier les substrats fermes carbonatés semi-consolidés, ainsi dans les surfaces d'omission sublittorale (MacEachern *et al.*, 2007a). Les conditions énergétiques sont faibles à fortes (Frey & Pemberton, 1984). Cet ichnofaciès est caractérisé par des structures d'habitation verticales à subverticales, colonisées par des organismes suspensivores. Les ichnotaxons les plus fréquents sont: *Glossifungites*, *Diplocraterion*, *Skolithos*, *Arenicolites* et *Thalassinoides*.

b. Ichnofaciès à *Trypanites* : (Fig. 17-19)

L'ichnofaciès à *Trypanites* est caractérisé par des perforations d'habitat, produit dans des substrats marins entièrement lithifiés tels que les récifs, les côtes rocheuses, les rochers de plage dans un milieu littoral à sublittoral, rarement continental. Les traces les plus caractéristiques sont *Trypanites*, *Gastrochaenolites* et *Entobia*, elles sont le résultat d'organismes endobiontes perforants dont les producteurs typiques sont les polychètes (*Trypanites*), les bivalves (*Gastrochaenolites*) et les éponges (*Entobia*) (Buatois & Mángano, 2011).

c. Ichnofaciès à *Teredolites* : (Fig. 17-19)

Cet ichnofaciès est enregistré dans des substrats ligneux (trunks d'arbres), dont le principal composant est le *Teredolites*, produit par des bivalves pholadides foreurs de bois (e.g., *Teredo*, *Martesia*, *Lyrodus*,) (Buatois & Mángano, 2011).

d. Ichnofaciès à *Gnathichnus* : (Fig. 19)

C'est un ichnofaciès matérialisé par les perforations de coquilles et les bulders, où il est caractérisé par une dominance des traces de radulation et de rongement qui sont produites par des algues brouteuses (Buatois & Mángano, 2011). Ichnofaciès à *Gnathichnus* est généralement enregistré dans un espace restreint, mobile au sein d'un substrat de type *shellgrounds*, sous des

conditions énergétiques modérées. Il est connu depuis le Jurassique, les exemples les plus fréquents sont : *Oichnus* et *Entobia* (Gibert *et al.*, 2007).

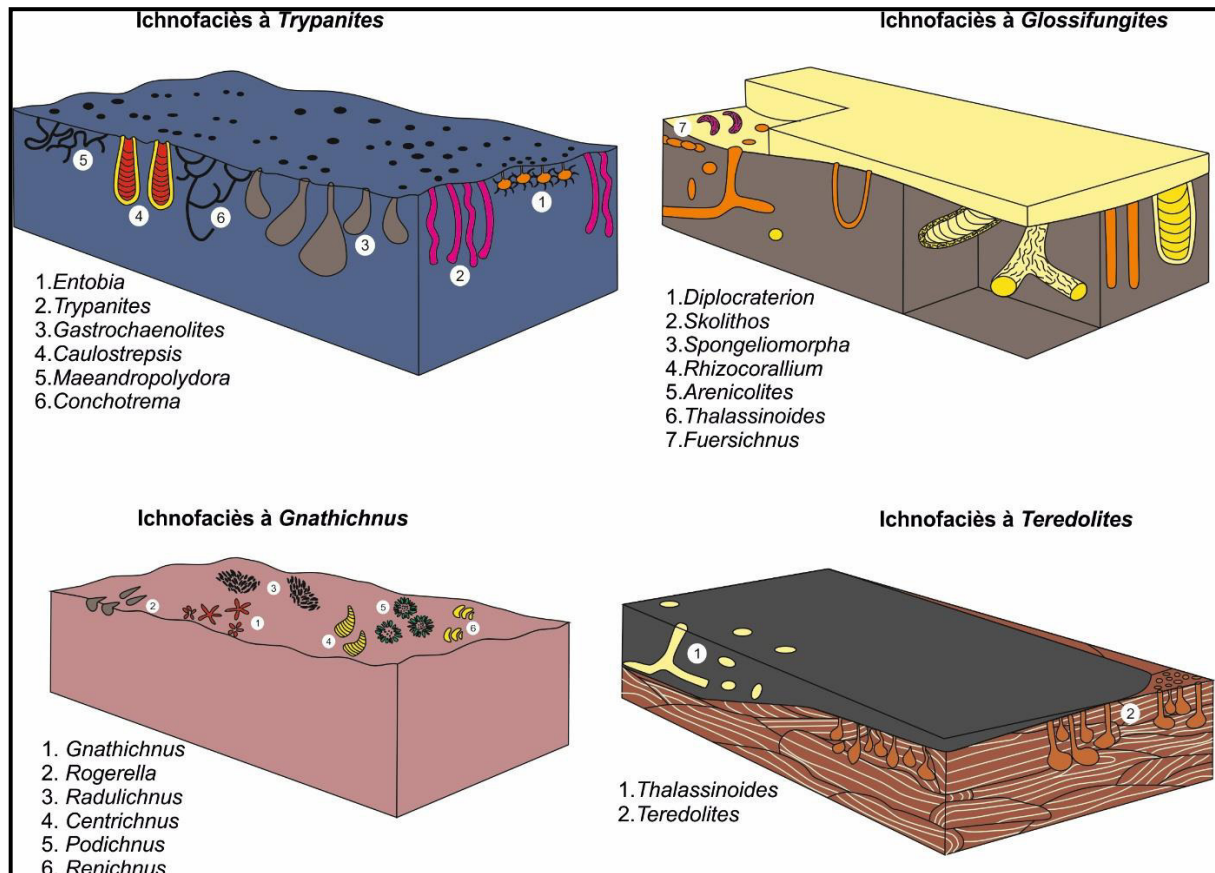


Fig. 19. Association des traces fossiles caractéristiques des ichnofaciès contrôlés par la nature du substrat (d'après Buatois & Mángano, 2011).

3. Les ichnofaciès continentaux d'invertébrés :

Ces ichnofaciès occupent plutôt des environnements subaquatiques à purement terrestre, dont les modèles proposés ont atteint des niveaux de résolution similaire à ceux des ichnofaciès des environnements marins (Buatois & Mángano, 2011) (Fig. 20).

a. Ichnofaciès à *Scoyenia* : (Fig. 20)

Il est représenté par une très faible diversité de traces fossiles caractérisant des milieux fluviaux ou lagunaires, avec un substrat argileux ou sableux ; phénomènes d'oxydation dus à des émergences fréquentes (Frey & Pemberton, 1984). Des traces d'habitation et de locomotion des insectes ainsi que des empreintes de pas dinosauriens sont généralement associées aux paléosols subaériens.

b. Ichnofaciès à *Mermia* : (Fig. 20)

Cet ichnofaciès est caractérisé par une association de terriers horizontaux à subhorizontaux, traces de locomotion, avec une diversité généralement élevée à modérée. Il est communément présent dans les systèmes lacustres ouverts, mais aussi il peut se présenter dans les lacs carbonatés (Gibert *et al.*, 2000; Buatois *et al.*, 2000; Genise *et al.*, 2010).

c. Ichnofaciès à *Coprinisphaera* : (Fig. 20)

Le composant typique de cet ichnofaciès est la trace d'insecte *Coprinisphaera* qui se développe généralement dans les paléosols (Genise *et al.*, 2000). Il est exposé dans divers environnements subaériens notamment fluviale, ainsi que les milieux éoliens. Des traces ovales et des traces de plantes peuvent être associées.

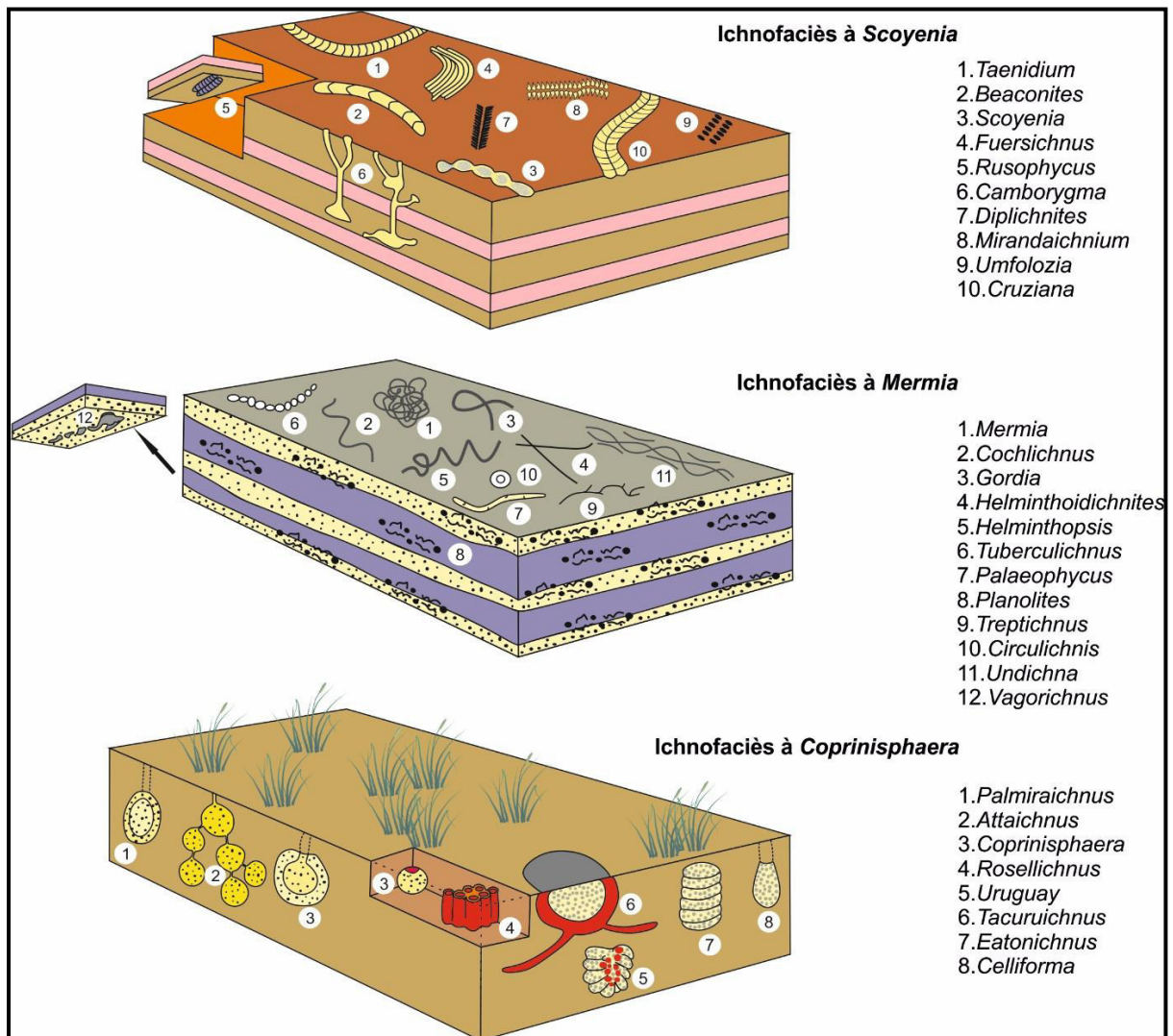


Fig. 20. Association des traces fossiles caractéristiques des ichnofaciès continentaux d'invertébrés (d'après Buatois & Mángano, 2011).

4. Les ichnofaciès continentaux de vertébrés :

Lockley *et al.* (1994), ont proposé une série d'ichnofaciès de vertébrés. Cependant, les travaux ultérieurs de Hunt & Lucas (2007), ont démontré que ces ichnofaciès doivent être considérés comme des ichnocénoses, par le manque de récurrences. Par conséquent, ces auteurs ont réévalué ces ichnofaciès en gardant uniquement cinq archétypaux pour les environnements continentaux et côtiers.

a. Ichnofaciès à *Chelichnus* :

Il est caractérisé par la dominance des pistes de tétrapodes dont les empreintes manuelles et pédestres sont de forme égale, de taille sous-égale et présentent des impressions digitales courtes (Buatois & Mángano, 2011). Cet ichnofaciès se produit dans un environnement éolien, notamment dans les dunes. Il englobe deux ichnocénoses: *Chelichnus* et *Brasilichnium* (Hunt & Lucas, 2007).

b. Ichnofaciès à *Grallator* :

Cet ichnofaciès représente un raffinement de plusieurs ichnofaciès anciennement introduit par Lockley *et al.*, (1994), et Lockley (2007), maintenant considérés comme des ichnocénoses. Il est caractérisé par la dominance des pistes de Théropodes tridactyles ou d'autres bipèdes. Il occupe typiquement les environnements de rivages lacustres (Buatois & Mángano, 2011) avec quatre ichnocénoses: *Grallator*, *Eubrontes*, *Jindongornipes* et *Avipeda* (Hunt & Lucas, 2007).

c. Ichnofaciès à *Brontopodus* :

Il est caractérisé par la dominance des pistes d'organismes herbivores avec une présence subordonnée de pistes de carnivores. Ichnofaciès à *Brontopodus* est enregistré dans les environnements côtiers (entre la ligne de rivage et la plaine côtière), y compris les marges lacustres (Buatois & Mángano, 2011). Il comprend cinq ichnocénoses: *Parabrontopodus*, *Caririchnium*, *Ceratopsipes*, *Amblydactylus* et *Brontopodus* (Hunt & Lucas, 2007).

d. Ichnofaciès à *Batrachichnus* :

Cet ichnofaciès représente une grande variété environnementale, allant de cône alluvial distal, et plaines fluviales, jusqu'aux plaines de marée (*tidal flats*). Il est caractérisé par la prédominance des pistes de carnivores quadrupèdes, avec deux ichnocénoses distinctes, le *Batrachichnus* et *Chirotherium* (Hunt & Lucas, 2007).

e. Ichnofaciès à *Characichichnos* :

Il est représenté généralement dans les milieux lacustres et les zones intérieures des estuaires dominés par les marées. Cet ichnofaciès est caractérisé par les empreintes de natation et les pistes, avec une ichnodiversité modérée. Trois ichnocénoses sont reconnues (Hunt & Lucas, 2007), *Serpentichnus* caractérisant le Paléozoïque, *Characichichnos* le Jurassique moyen, et *Hatcherichnus* le Jurassique supérieur.

B. Problème lié à l'ichnofaciès à *Zoophycos* :

Selon le modèle de Seilacher (1967b), cet ichnofaciès se positionne classiquement entre l'ichnofaciès à *Cruziana* et celui de *Nereites*, il caractérise l'étage bathyal où l'intervalle bathymétrique correspond au talus continental (Seilacher, 1967b; Frey & Pemberton, 1984,1985; Bromley, 1991). La sédimentation est dominée par une boue exempte de toute perturbation hydrodynamique, riche en matière organique et un taux d'oxygène très faible. Il est caractérisé par un ensemble de traces appartenant à la classe éthologique *fodinichnia*, avec des terriers simples à complexes, généralement avec des *spreites* (Buatois *et al.*, 2002; MacEachern *et al.*, 2007a,b; Buatois & Mángano, 2011). *Zoophycos* est la trace typique de cet ichnofaciès, elle est signalée à toutes les profondeurs au cours des temps géologiques. Le Paléozoïque est représenté par des spécimens de faible profondeur (e.g., Zhang, 2014; Zhang & Zhao, 2015; Li *et al.*, 2017; Naciri *et al.*, 2018; Bouchemla *et al.*, 2021), ce qui pose un problème d'identification d'ichnofaciès, alors qu'au Mésozoïque et Cénozoïque des formes profondes dominent (e.g., Uchman & Demircan, 1999; Olivero, 2003; Richiano, 2015; Zhang *et al.*, 2015b; Monaco *et al.*, 2016).

Cette variation bathymétrique, témoigne que le producteur de cette trace s'adapte aux différents aspects paléoécologiques. Selon MacEachern *et al.* (2007a), l'organisme a pu concurrencer avec succès la faune benthique diverse associée aux ichnofaciès à *Cruziana* et à *Nereites*. En revanche, rares autres organismes qui ont pu le concurrencer et tolérer le manque d'oxygène.

L'organisme responsable de cette trace tolère donc non seulement des profondeurs d'eau variables, mais reflète également de différents types du substrat, de ressources alimentaires variables, hydrodynamismes fluctuants, ainsi que des taux d'oxygènes différents. Par conséquent, leurs traces apparaissent dans l'ichnofaciès à *Cruziana* et *Nereites* (Crimes *et al.*, 1981), En effet, leur tolérance peut être une caractéristique environnementale la plus distinctive.

L'ichnofaciès à *Zoophycos* ne peut être utilisé comme indicateur bathymétrique spécifique à l'étage bathyal, ce qui pourrait laisser croire à une utilisation hâtive du modèle de [Seilacher \(1967b\)](#).

VI. HISTORIQUE DE RECHERCHES ET INTERPRETATION

La trace fossile *Zoophycos* a été l'objet, depuis près de trois siècles (19^{ème}, 20^{ème} et 21^{ème}), à de nombreuses études. Elle a été interprétée à l'origine comme des algues marines appelées '*Fucoïdes*' semblablement à ceux des *Chondrites* et *Gyrophyllites* (e.g., [Dumortier, 1859, 1861](#)). Cette théorie d'empreinte végétale s'est largement imposée dans le 19^{ème} siècle et le début de 20^{ème} siècle, d'autres hypothèses, plus novatrices, sont continuellement créées ([Olivero, 1994](#)).

A. Recherches préliminaires et l'hypothèse végétaliste :

La première description de l'ichnogène *Zoophycos* revient à [Brongniart \(1828\)](#), en lui attribuant en premier lieu le nom de *Fucoïdes circinatus*, ultérieurement, rebaptisée *Alectorurus* par [Schimper \(1869\)](#). La forme de la trace décrite par l'auteur rappelle une queue de coq «*cauda-galli*» ([Fig. 21](#)). Cette trace a été également décrite par [Hisinger \(1837\)](#), dans le Silurien de Suède, d'Allemagne et de France tout en privilégiant l'origine algaire (*in* [Barsanti, 1902](#)).

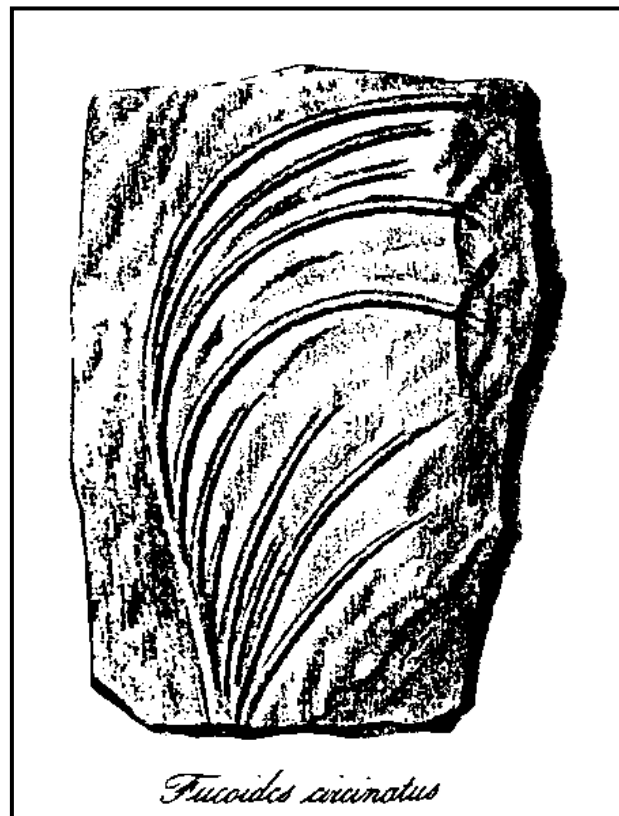


Fig. 21. Illustration schématique de *Fucoïdes Circinatus* ([Brongniart, 1828](#)).

Vanuxem (1842), décrit des formes du Dévonien des Etats-Unis (in Taylor, 1967), où il a repris la ressemblance avec les formes en queue de coq et baptisa la trace *Fucoïdes cauda-galli*. Il propose le nom *Retort Fucoïdes* pour un exemplaire dont la lame se replie sur elle-même (Fig. 22), et *Fucoïdes velum* pour certaines formes provenant du «Waverly Groupe». L'auteur explique l'origine de ces formes par des forces excentriques (courant ?) tourbillonnaires sur le fond marin (in Taylor, 1967), il hésita sur l'origine végétale.

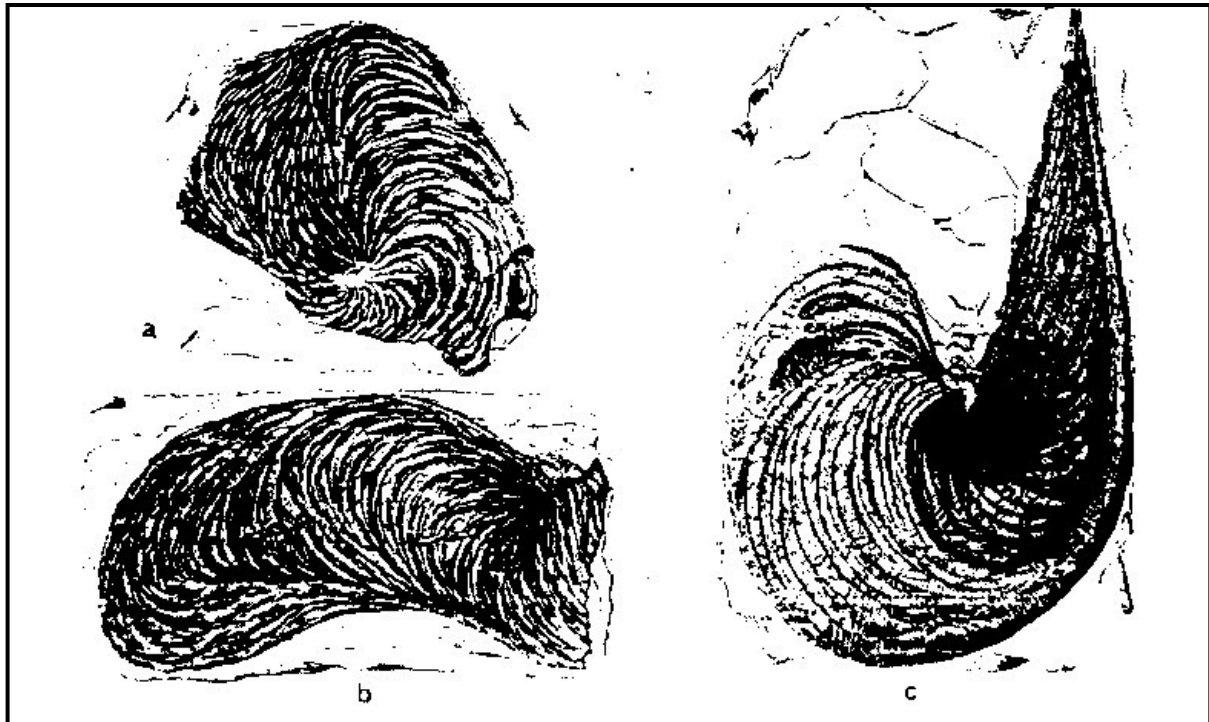


Fig. 22. Exemplaires figurés par Vanuxem (1842). (a-b). *Fucoïdes cauda-galli* ; (c). *Retort Fucoïdes*.

Dans les terrains crétacés de la Brianza (Nord d'Italie), Villa (1844), décrit des formes discoïdes, d'aspect tourbillonnaire, ayant une dépression en entonnoir au centre. Il ignore ses origines et hésite entre une origine animale ou végétale. Il a envoyé quelques spécimens au paléophytologue Hunger dans la même année, il propose une origine végétale appelée communément les *Fucoïdes briantus* (Villa, 1844).

C'est à partir de 1851 qu'apparaît pour la première fois le nom *Zoophycos* Massalango, 1851. Mais une année auparavant, cet auteur italien a observé des traces fossiles similaires aux formes décrites par Villa (1844), connues sous le nom de *Zonarites ? caput-medusa*, elles sont classées parmi les plantes aquatiques cellulaires (in Gastaldi, 1866). L'année suivante (1851), il a introduit le nom *Zoophycos* pour ces formes provenant de la région de Bolca (Italie) déjà interprété comme des *Fucoïdes*. En 1852, Massalango replace ces traces parmi les «*Zoophyta calcifera*» (Anthozoaires), toute en les considérant comme des animaux (Massalango, 1852).

En 1854, [Massalongo](#) a entré en contact avec le zoologue Milne-Edwards (in [Gastaldi, 1866](#); [Barsanti, 1902](#)) qui lui propose le nom «*Algarum*» pour ses traces avec une origine végétale. Cette proposition fut acceptée par [Massalongo](#) en 1855 mais en préférant l'ichnogenre *Zoophycos*. La ressemblance entre ces formes, et celles de *Furoides briantus* Villa et *Gorgonia targionii* Meneghini, a poussé Massalongo à proposer quatre nouvelles espèces : *Zoophycos brianteus*; *Z. villae* (= *Gorgonia targionii* Meneghini); *Z. caput-medusa* et *Z. scarabelli* (qui se rapproche au *Furoidem cochleatum* Savi & Meneghini) (in [Massalongo, 1855](#)) (Fig. 23).

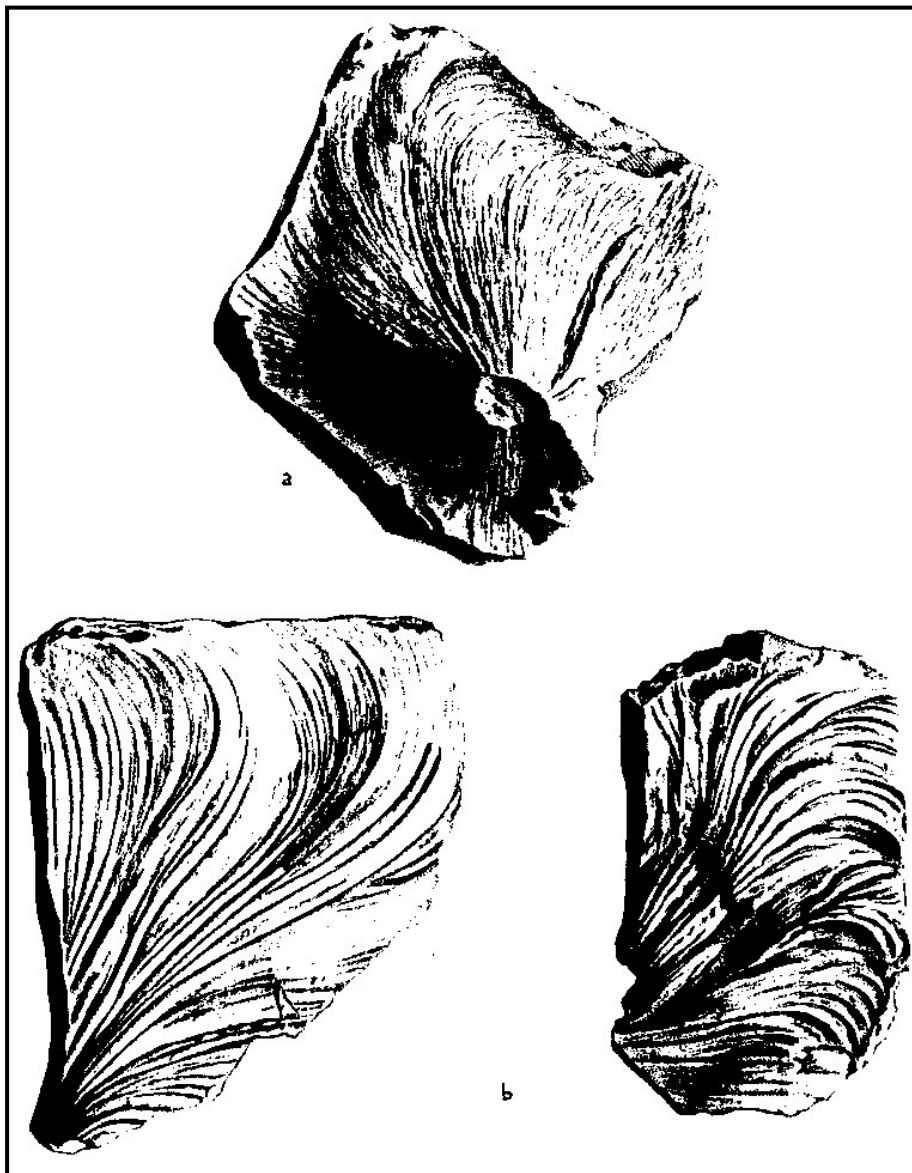


Fig. 23. Les spécimens de *Zoophycos* représentés par [Massalongo \(1855\)](#). (a). *Zoophycos brianteus* ; (b). *Zoophycos villa*.

Fischer-Ooster (1858), a décrit des traces très similaires à celles représentées par Massalongo auxquelles le nom de *Taonurus* est retenu, et l'introduction de deux nouvelles espèces : *Taonurus brianteus*, *T. flabelliformis*, dont la reproduction graphique certifiée d'une grande originalité dans l'organisation de la trace (Fig. 24).

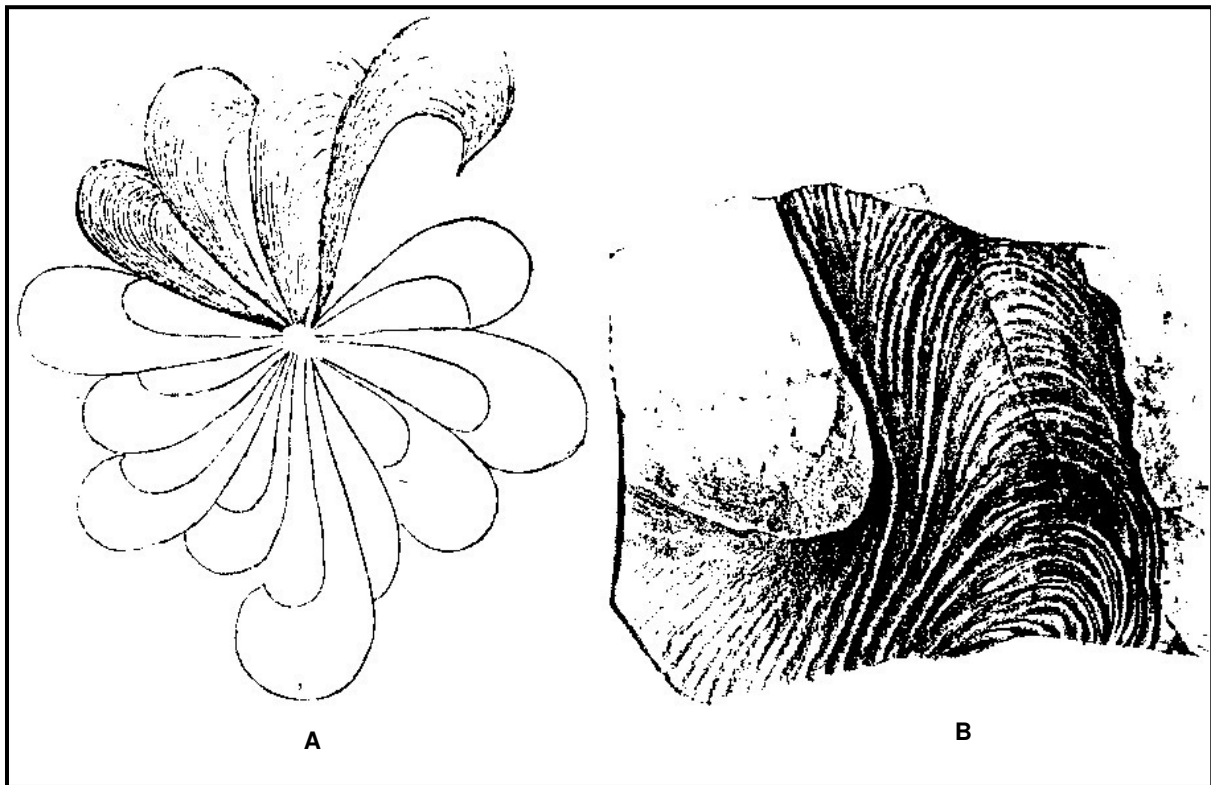


Fig. 24. Les spécimens figurés par Fischer-Ooster (1858). (A). *Taonurus flabelliformis* ; (B). *Taonurus brianteus*.

Les années suivantes Dumortier (1859, 1861), en étudiant la géologie de la vallée du Rhône, décrit des traces très abondantes qui ornent des bancs calcaires jaunes appelés localement «Calcaires à *Fucoïdes* et à coups de balai». Il montre l'aspect général de la roche, garnie de stries comme celles laissées par le passage d'un balai. Elles ont été nommées *Chondrites scoparius*, et l'origine algale «*Fucoïdes*» est toujours maintenue (Fig. 25).

Dans le Paléozoïque supérieur des Etats-Unis (états de New-York et Ohio), Hall (1863), propose le nom de *Spirophyton* pour une variété de traces ressemblant aux *Zoophycos* et il décrit quatre espèces : *Spirophyton cauda-galli*, *S. vélum*, *S. typum* et *S. crassum* (in Taylor, 1967). Les deux premiers peuvent être rapproché à *Fucoïdes cauda-galli* Vanuxem, 1842 et *F. velum* Vanuxem, 1842 (Olivero, 1994). L'auteur américain interpréta ces formes comme des algues marines.

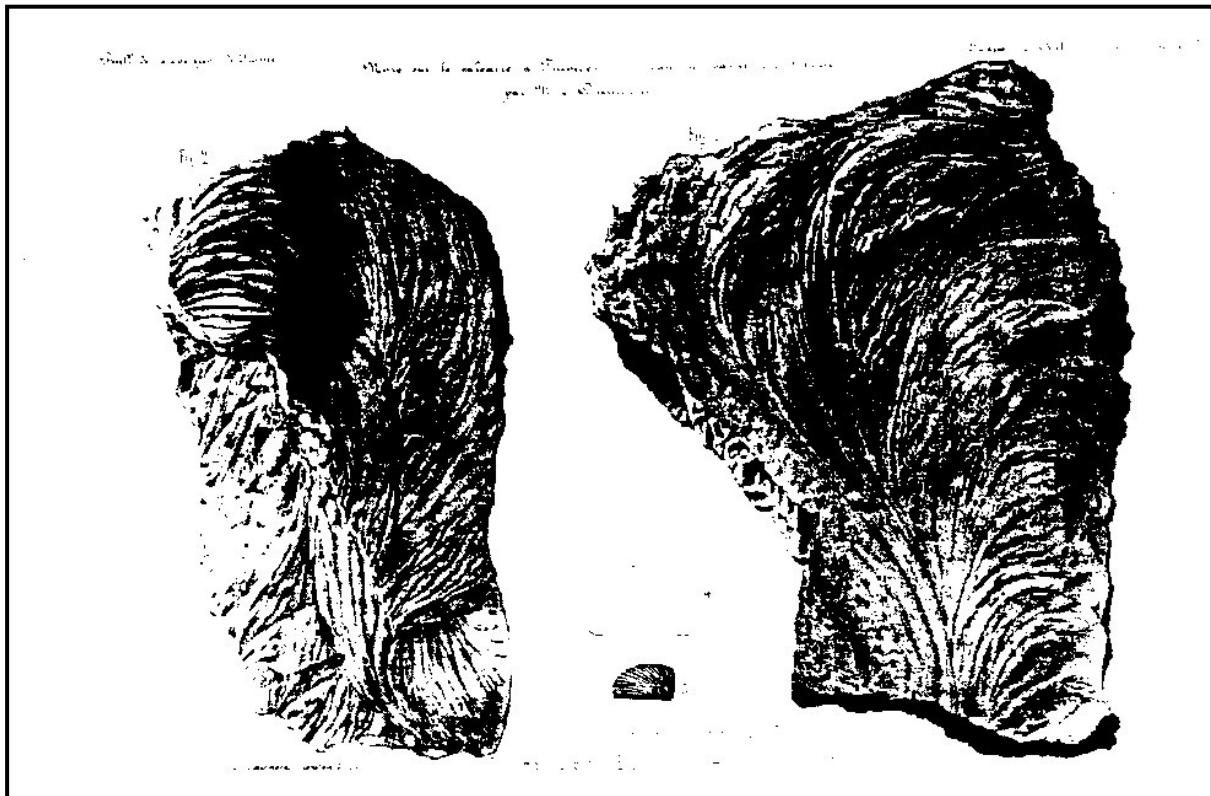


Fig. 25. La trace *Chondrites scoparius* provenant des calcaires jurassiques de la vallée du Rhône (Dumortier, 1859).

Heer (1865), attribua le nom de *Zoophycos* à quelques traces interprétées comme des algues marines, en 1877, il changea d'opinion en les intégrant dans le groupe «incertae sedis», et le nom de *Zoophycos* est remplacé par *Taonurus* Fischer-Ooster, 1858 (in Barsanti, 1902).

Une année plus tard Gastaldi (1866), adopta le nom de *Zoophycos* pour des traces qui proviennent de la colline de Turin et des Apennins (Fig. 26). Il distingua deux morphotypes : une en forme de «balai» et l'autre en forme de «touffe». Ces deux formes devraient se rapporter à un nouveau type, en «éventail» (Gastaldi, 1866). Pour l'origine de ses exemplaires, Gastaldi préféra l'origine végétale tout en remarquant l'absence totale de tout sort de résidu de corps organique, mais seulement une empreinte.

Dans la même année l'américain Lesquereux étudia des traces végétales, qu'il leur attribue le nom de *Caulerpites*, qui fut réfuter par Schimper (1869), et remplacer par *Physophycus*. Il préféra le terme *Alectorurus* pour remplacer *Fucoides circinatus* Brongniart, 1828 (Schimper, 1869). Lesquereux a considéré également que les Alectoruridae sont interprétés comme des algues et il y place les genres suivants: *Alectorurus*, *Spirophyton*, *Physophycus*, *Uphantaenia*, *Dictyophyton*, *Taonurus* et *Zoophycos* (in Barsanti, 1902). Quelques années plus tard, cet auteur

introduit le genre de *Cancellophycus* [Saporta, 1873](#) synonyme selon lui de *Taonurus* [Fischer-Ooster, 1858](#) et de *Zoophycos* [Massalongo, 1855](#) (in [Barsanti, 1902](#)).

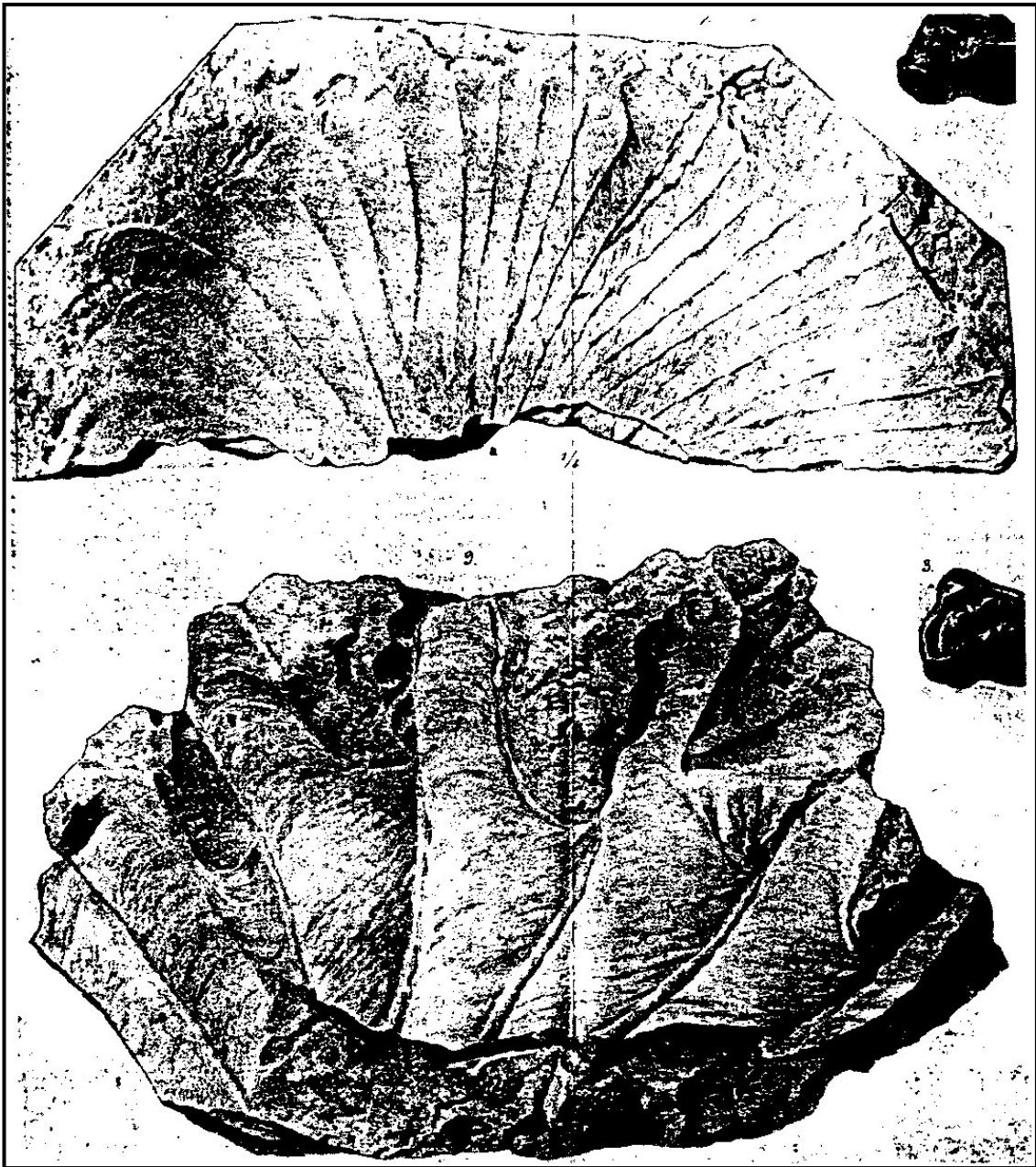


Fig. 26. *Zoophycos* figurés par [Gastaldi \(1866\)](#), conservés au Musée de l'Université de Turin. Le premier provient de la colline de Turin, le deuxième des Apennins.

B. Le temps du doute et le foisonnement des hypothèses :

[Geinitz & Liebe, 1870](#) ont proposé une nouvelle théorie qui interprète les *Zoophycos*, comme tout simplement des structures de pression (in [Lessertisseur, 1955](#)). [Kayser \(1872\)](#), cita la découverte d'un fossile étrange qui ressemble à ceux décrits auparavant dans les faciès de Grès de l'Eifel du Dévonien moyen (in [Barsanti, 1902](#)) et une nouvelle espèce est créée, nommée

Spirophyton eifeliense. Il a remarqué en étudiant ses morphotypes des lames qui augmentent de taille du bas vers le haut avec un enroulement spiralé senestre. Cet auteur revient à l'hypothèse végétale, où il est convaincu de l'appartenance de ses spécimens aux algues (e.g., *Volubilaria mediterranea*; *Dictyomenia volubilis*) qui se développent en forme spiralée (in Barsanti, 1902).

L'année suivante Hutton (1873), a considéré que ces traces ressemblent à des *Pinna plicata* (Stevens, 1968; Plička, 1969).

Saporta, 1873 édita son traité paléontologique réservé aux plantes jurassiques tout en proposant l'utilisation de *Cancellophycus* en remplacement à *Zoophycos* Massalongo, 1855 et *Taonurus* Fischer-Ooster, 1858. Cette hypothèse est basée sur la différence d'âge entre ces deux traces. Quatre espèces ont été définies : *Cancellophycus scoparius* (= *Chondrites scoparius* Dumortier, 1859), *C. liasinus*, *C. marioni*, *C. reticularis*, (Fig. 27).

Ce terme reste utilisable en France (Olivero, 1994), et également en Algérie (e.g., Benest et al., 1977) pour désigner certaines formations riches en *Zoophycos* «Calcaires à *Cancellophycus*».

Römer (1880), a évoqué une nouvelle hypothèse en observant les *Spirophyton cauda-galli* ; pour l'auteur il ne s'agirait pas de restes organiques vu l'absence totale de substance différente de la roche et l'irrégularité de la trace (in Barsanti, 1902). Cette théorie a été appuyée et renforcée par des arguments originaux cités par Nathorst (1881). Ce dernier, a considéré que les Alectoruridae sont simplement des traces d'origine hydrodynamique (mouvements de l'eau) ou créés par le déplacement d'animaux inférieurs, il se base surtout sur l'absence totale d'un représentant vivant de ces algues hypothétiques. Finalement, Nathorst, s'interroge sur l'absence totale de la matière organique dans certaines formations, alors qu'elles contiennent une masse importante de ces fossiles (Nathorst, 1881). Il a réussi à prouver sa théorie par des expériences.

La même année, Saporta & Marion (1881), publient un autre travail dans lequel ils réfutent la théorie de Nathorst et soutiennent sans aucune hésitation que les Alectoruridae sont à l'origine des plantes. De plus, ils ont inventorié trois nouvelles espèces : *Taonurus panescorsi*; *T. ultimus* et *Glossophycus camillae*, figurés par Saporta (1882) (Fig. 28).

En 1883, la théorie végétaliste a été appuyée par Rouault (in Lessertisseur, 1955) et plus tard par Dawson (1886), Lesquereux (1886) et Sacco (1886). Ce dernier a inventorié trois nouvelles espèces : *Zoophycos gastaldii* (Miocène), *Z. gastaldii* var. plioc. (Pliocène) et le *Z. funiculatus* (Oligocène). Elles sont interprétées comme des algues ayant vécu sur des fonds littoraux peu profonds.

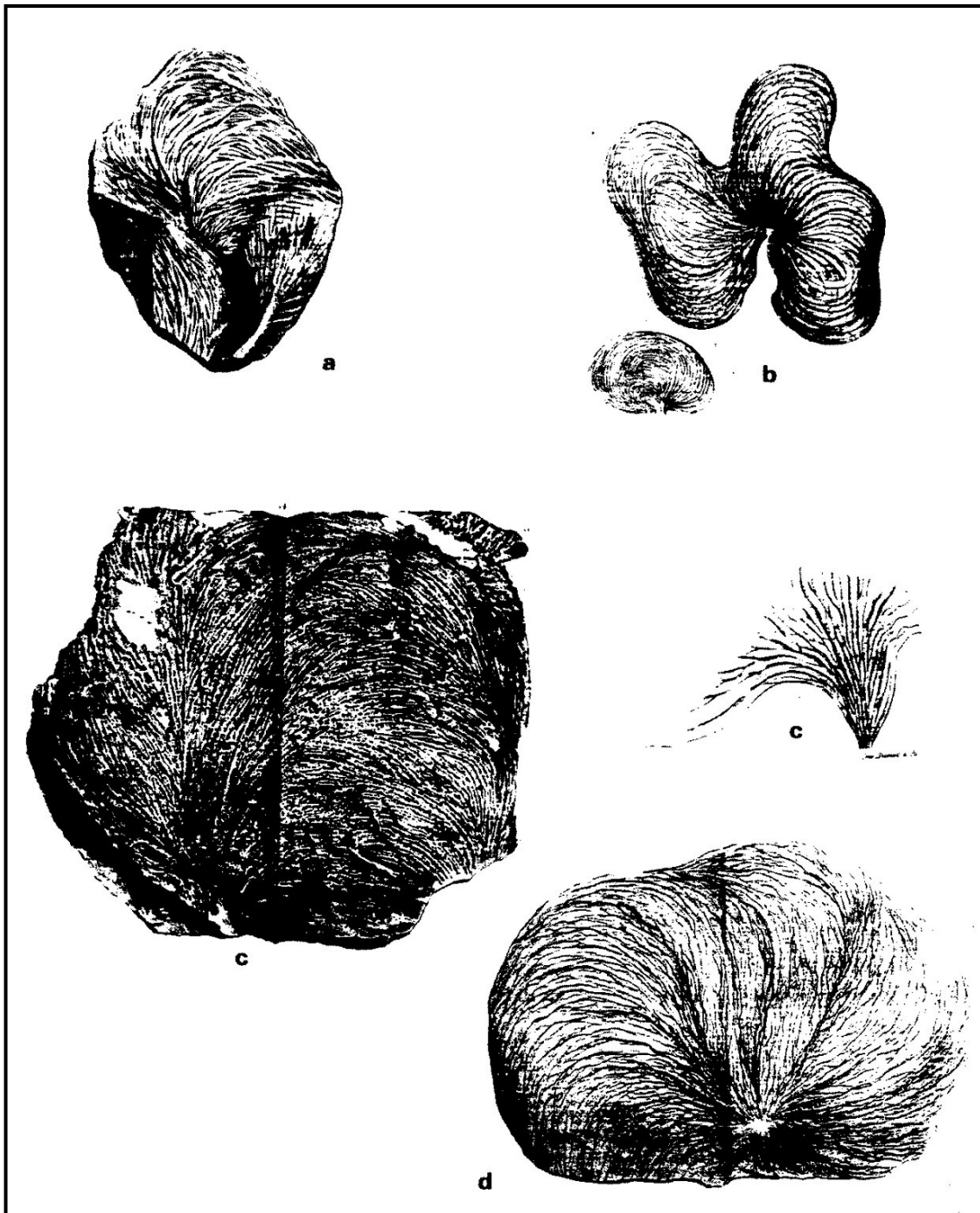


Fig. 27. Différents spécimens de *Cancellophycus* définies par [Saporta \(1873\)](#). (a). *C. reticularis*; (b). *C. marioni*; (c). *C. coparius* (d). *C. liasinus*.

D'autres théories voient le jour en considérant que les *Zoophycos* comme des restes d'animaux tel que les Spongiaires ([Lebesconte, 1886](#)). Dans la même année Nathorst édita un travail dans lequel il répond aux critiques de [Saporta & Marion \(1881\)](#) ayant proposé à nouveau l'origine végétale et en confirmant encore une fois ses idées sur les structures d'origines inorganiques ([Nathorst, 1886](#); [Barsanti, 1902](#)).

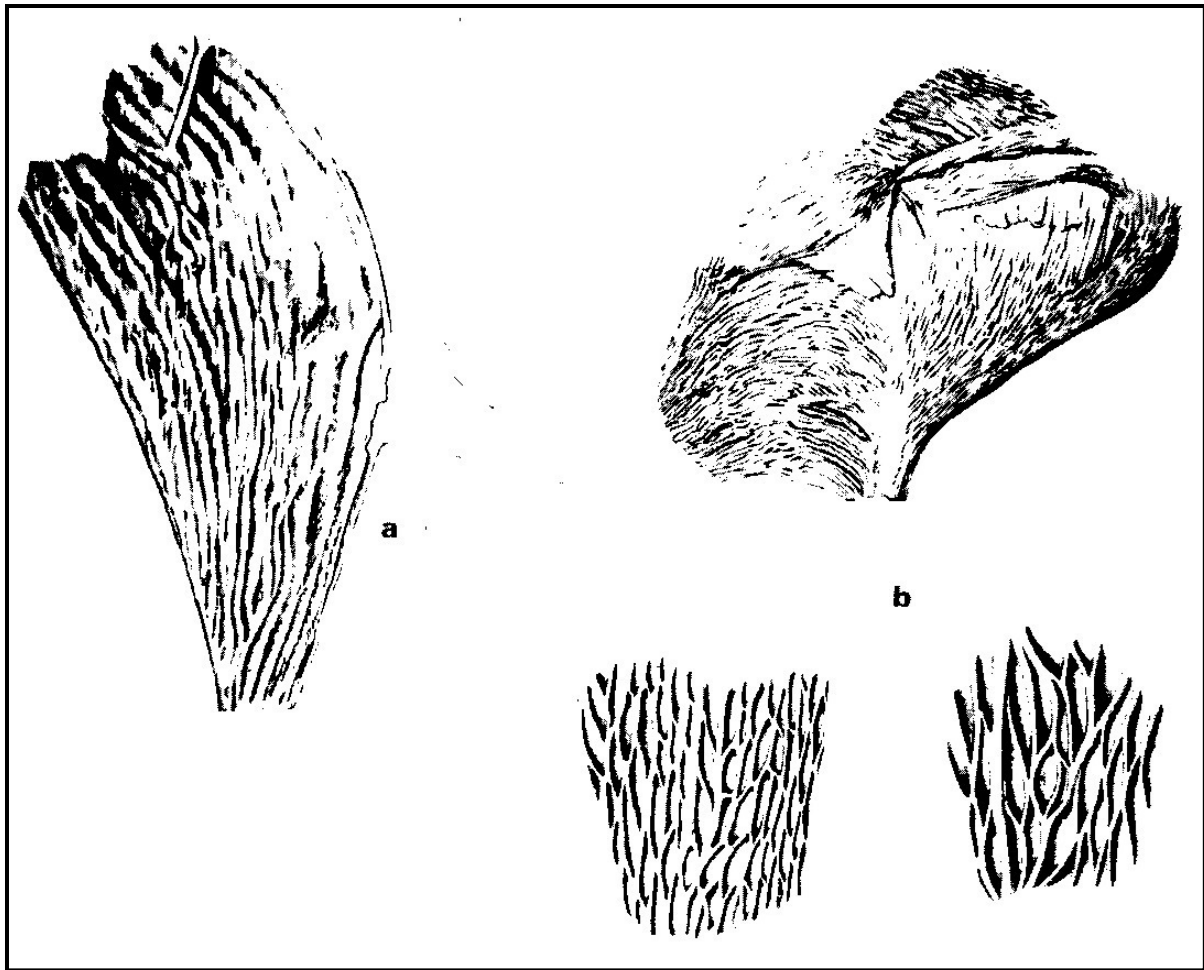


Fig. 28. Illustrations schématiques des spécimens inventoriés par Saporta & Marion (1881), figurés, in Saporta (1882). (a). *Glossophycus camillae*; (b). *Taonurus panescorsi*.

Maillard (1887), sur la base des travaux anciens, il a distingué deux catégories : des traces simplement d'origine mécaniques (e.g., *Alectorurus* et *Spirophyton*) et d'autres végétales (e.g., *Taonurus*, *Cancellophycus* et *Zoophycos*).

Une année plus tard Sacco (1888), introduit une nouvelle espèce *Zoophycos pedemontanus*. Il a établi également un schéma évolutif de cette trace du Silurien jusqu'au Pliocène.

Boursault, 1889 introduit une nouvelle espèce *Taonurus boloniensis* et soutient l'origine algair (in Barsanti, 1902).

Pliocène	<i>Zoophycos gastaldii</i> var. plioc. Sacco
	<i>Zoophycos gastaldii</i> Sacco
Miocène	<i>Zoophycos ultimus</i> Saporta & Mario
	<i>Zoophycos scarabelli</i> Massalongo
Oligocène	<i>Zoophycos funiculatus</i> Sacco
	<i>Zoophycos pedemontanus</i> Sacco
Eocène	<i>Zoophycos caput-medusae</i> Massalongo
	<i>Zoophycos</i> cf. <i>villae</i> Massalongo
	<i>Zoophycos flabelliformis</i> Fischer-Ooster
	<i>Zoophycos targionii</i> Savi & Meneghini
Crétacé	<i>Zoophycos villae</i> Massalongo
	<i>Zoophycos brianteus</i> Massalongo
	<i>Zoophycos tenuestriatus</i> Heer
	<i>Zoophycos emarginatus</i> Cocchi
Jurassique	<i>Cancellophycus</i> Saporta
Lias	<i>Cancellophycus</i> Saporta
	<i>Physophycus</i> Schimper
Carbonifère	<i>Lophoctenium</i> Richter
Dévonien	<i>Spirophyton</i> Hall
	<i>Lophoctenium</i> Richter
Silurien	<i>Alectorurus</i> Schimper

Tabl. 1. Schéma évolutif des *Zoophycos* du Silurien jusqu'au Pliocène (Sacco, 1886, 1888).

Raciborski (1890), en parlant de l'espèce de *Taonurus ultimus* Saporta & Marion, 1881 rappelle que Lomnicki proposa pour la même espèce le nom de *Glossifungites saxicava* qu'il l'interprète comme des spongiaires. A cet effet, il a proposé l'espèce *Glossifungites ultima* Saporta & Marion, 1881 au lieu de l'espèce *Taonurus ultimus* (in Barsanti, 1902). Selwin (1890), propose l'origine animal pour ces traces, suggérant ainsi, un animal doté de tentacules qui se déplace sur un fond à sédimentation sableuse ou boueuse à faible profondeur (in Barsanti, 1902). Squinabol (1890), est plutôt partisan à l'hypothèse végétale, ainsi il a créé : *Zoophycos casolensis*, *Z. insignis*, *Z. lorenzini*, et le nouveau genre *Flabellophycus* (in Barsanti, 1902).

Fuchs (1893), réfuta l'origine végétale et expliqua que les *Zoophycos* sont des traces de ponte laissées sur des sédiments profonds. Cette hypothèse originelle fut rapidement acceptée par la communauté scientifique. Il a également créé une nouvelle espèce *Spirophyton janii*.

[Barsanti \(1902\)](#), regroupe tous les travaux de ses prédécesseurs traitant les *Zoophycos* dans un catalogue, où il soutient l'origine végétale. Il a décrit, *Zoophycos* aff. *flabelliformis* [Fischer-Ooster, 1858](#) et *Z. insignis* [Squinabol, 1890](#) provenant des terrains Eocènes de la Toscane. [Seward \(1903\)](#), propose une origine mécanique pour ce type de trace ([Plička, 1968](#)).

En 1906 [Sarle](#), publia un travail sur le spécimen *Taonurus*, en le considérant comme synonyme de *Physophycus*, *Alectorurus*, *Glossophycus*, *Cancellophycus*, *Spirophyton*, et *Zoophycos*. Il interprète et pour la première fois ce spécimen comme un terrier faite par un organisme semblable à la trace *Daedalus* [Rouault, 1883](#). Elle est connue depuis le Cambrien inférieur jusqu'au la fin du Tertiaire. L'idée d'un terrier fut très acceptée et appuyée par [Douvillé \(1907\)](#), [Clough et al. \(1910\)](#),

L'origine végétale et l'interprétation algaire de la trace *Zoophycos* réapparaît encore une fois en Italie par [Canavari \(1910\)](#). [Rovereto \(1920\)](#), réalisa des analyses chimiques sur le remplissage de ces spécimens.

[Venzo \(1950\)](#), en découvrant deux niveaux très riches en *Zoophycos* au Nord de l'Italie, il a adopté *Zoophycos brianteus* [Massalongo, 1955](#) et *Z. insignis* [Squinabol, 1890](#) (Fig. 29). Il propose deux origines possibles, (i) des empreintes d'algues semblables à l'actuel *Sargassum*, (ii) des organismes végétaux planctoniques, dont les traces de *Zoophycos* seront le résultat de leur fossilisation sur le fond de mer.

[Wells \(1955\)](#), et [Williams \(1957\)](#), soutiennent l'hypothèse de l'action de courants superficiels. Plus tard, [McGugan \(1963\)](#) proposa soit une accumulation d'algues qui, une fois desséchées s'affaîsseraient et se courberaient jusqu'à produire des formes semblables aux *Zoophycos*, soit un hydro-médusoïde. [Gottis \(1967\)](#), adopta la théorie du tassement sédimentaire.

En Algérie, [Lucas \(1938, 1950\)](#) fut le premier géologue à citer la trace *Zoophycos* dans les Monts de Tlemcen. Il a découvert en fait, de nombreux spicules qui peuvent être rapportées à des Spongiaires à côté de la trace, ce qui le pousse à privilégier la théorie animale tels que les Alcyonnaires. Dans son *Traité de Paléontologie* cette interprétation est intégralement reprise par [Piveteau \(1952\)](#). Au cours des années suivantes, de nombreux autres travaux ont été menés dans la même région, traitant la paléogéographie des faciès à *Cancellophycus* (e.g., [Benest et al., 1977](#)).

Dangeard (1947), a une situation encore plus nuancée en supposant que la présence de spicules puisse être une particularité indépendante. Legrand (1948) avec beaucoup de prudence doute de pouvoir considérer *Zoophycos* comme une trace d'organisme vivant, en se limitant à dire qu'elle est liée aux conditions de sédimentation.

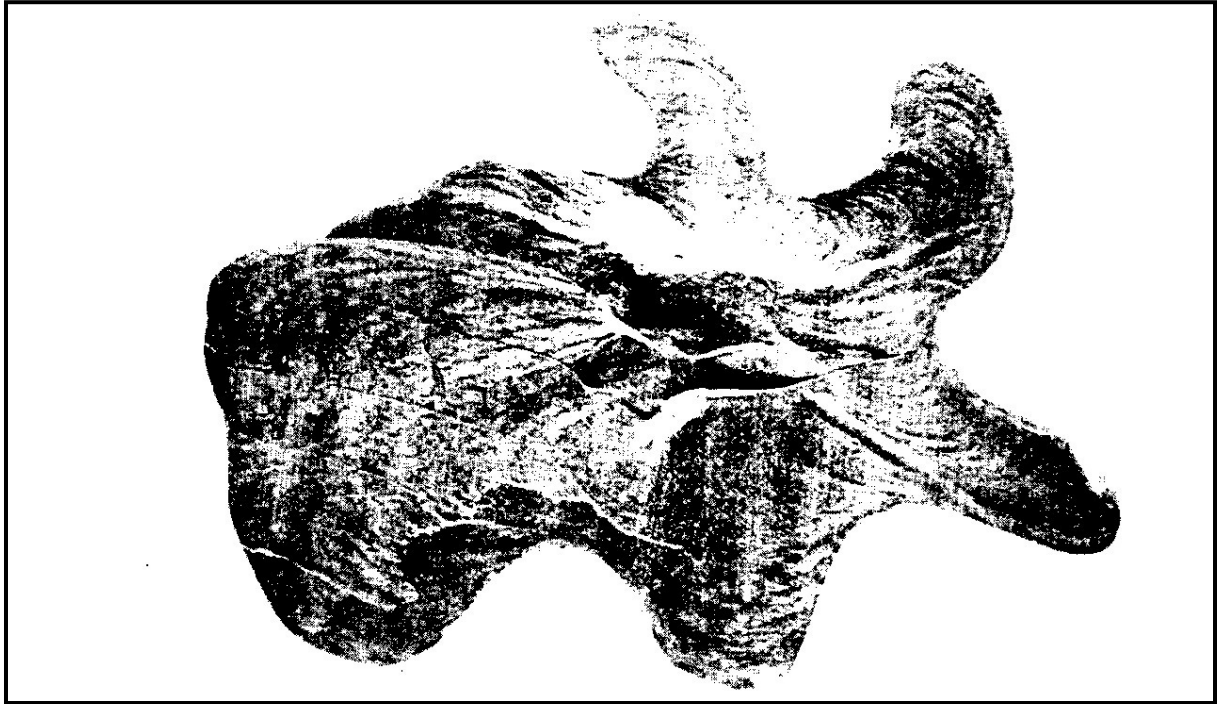


Fig. 29. *Zoophycos insignis* Squinabol, 1890, provenant de la région de Bergame, Italie du Nord (Venzo, 1950).

Dans les années soixante Plička (1962, 1965a,b, 1966, 1968, 1969, 1970) et Bischoff (1968), proposent des hypothèses en expliquant les *Zoophycos* comme étant des empreintes de certaines parties anatomiques de Polychètes. Plička proposa l'hypothèse la plus originale qui interprète les *Zoophycos* comme l'empreinte des parties antérieures tentaculées de Sabellides, dont son représentant actuel appelé *Spirographis spallanzanii* Viviani, 1805 (Fig. 29).

Les spécimens proposés par cet auteur, le genre *Paleospirographis* Plička, 1962, puis *Paleospira* Plička, 1965a et enfin l'espèce *Spirographis carpatica* Plička, 1968. Son travail est complété par de nombreux dessins de l'animal en question (Fig. 30). Cette hypothèse a été appuyée par Stevens (1968) et Girotti (1970). Ce dernier a créé le genre *Echinospira* et l'espèce *Echinospira pauciradiata* pour ses exemplaires du Serravallien Tortonien d'Italie centrale.

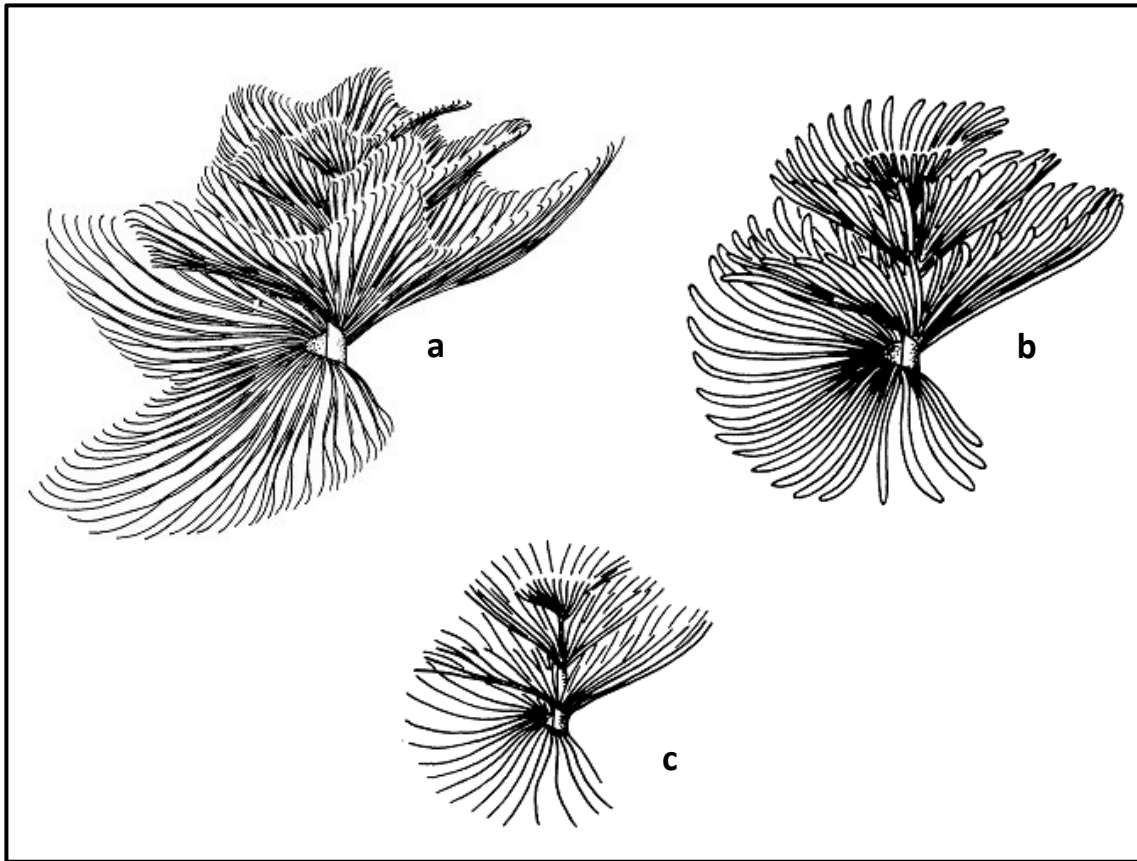


Fig. 30. Reconstitutions des parties anatomiques des vers sabellides, rappelant les empreintes de type *Zoophycos*. (a). *Zoophycos* Massalongo, 1955; (b). *Palaeospira* Plička, 1964; (c). *Spirographis* Viviani, 1805 (d'après Plička, 1970).

C. Les recherches récentes et les modèles proposés :

L'hypothèse du terrier proposée par Fuchs (1893), revient avec une affirmation par Heim (1922). Avec une explosion de travaux entre les années 1955 et l'époque actuelle, cette hypothèse a été de plus en plus confirmée et partagée dans la communauté des chercheurs. Il ne serait être question d'analyser ici tous ces travaux mais on peut citer, entre autres les plus novateurs qui soutiennent l'idée avec certitude et qui construisent leurs interprétations sur l'effet que la trace *Zoophycos* est à l'origine un terrier: Lessertisseur (1955); Taylor (1967); Seilacher (1967a,b); Bischoff (1968); Simpson (1970); Lewis (1970); Osgood & Smzuc (1972); Bradley (1973); Häntzschel (1975); Ekdale (1977); Ksiazkiewicz (1977); Miller (1984); Wetzel & Werner (1981); Bromley & Ekdale (1986); Wetzel (1987); Bottjer *et al.* (1988); Kotake (1989); Ekdale & Lewis (1991); Bromley (1991); Olivero (1994, 2003); Fu & Werner (1995); Uchman (1995, 1999); Olivero & Gaillard (1996, 2007); Miller & D'Alberto (2001); Löwemark & Schäfer (2003); Bromley & Hanken (2003); Knaust (2009a,b); Löwemark (2012, 2015); Zhang *et al.* (2015a,b); Monaco *et al.* (2016); Nasiri *et al.* (2018); Mekki *et al.* (2019); Bayet-Goll *et al.* (2020); Bouchemla *et al.* (2020, 2021).

1. Modèles éthologiques et morphologiques :

Cette trace a été l'objet de nombreuses discussions depuis son apparition (près de trois siècles). Actuellement, il y a une quasi-unanimité sur l'hypothèse d'un terrier édifié par un animal fouisseur, qui travaille le sédiment pour se nourrir et habiter (Olivero, 1994, 1996, 2003, 2007). Le désaccord persiste sur le mode de configuration du terrier et les raisons réelles de son édification (de nutrition ou d'habitation).

Au cours de ces dernières décennies, plusieurs travaux ont été dirigés pour essayer d'expliquer et d'argumenter le comportement (*behaviour*) de l'organisme responsable et qui reste jusqu'à lors énigmatique et controversé. Les modèles éthologiques restent spéculatifs en raison de la grande variabilité morphologique de la trace, l'anonymat de l'organisme responsable et son absence totale dans les sédiments actuels.

a. Modèles de "l'alimentation de dépôt" (*Deposit-feeding (strip mine) models*; Seilacher, 1967a,b; Simpson, 1970; Wetzel & Werner, 1981; Ekdale & Lewis, 1991; Kotake, 1992; Olivero & Gaillard, 1996; Knaust, 2009a; Zhang & Zhao, 2015) :

Ce modèle est le plus admis par la communauté des ichnologistes, vu le potentiel à expliquer le comportement et la morphologie d'une grande variété des *Zoophycos* appartenant à différents âges géologiques. Selon ce modèle, l'animal creuse au début le tube marginal de son terrier dans le sédiment, dont la forme pourrait être en «U», «J» ou même spiralé (e.g., Seilacher, 1967a,b; Simpson, 1970; Wetzel & Werner, 1981; Ekdale & Lewis, 1991; Olivero & Gaillard, 1996). L'alimentation s'effectue le long de la paroi extérieure du tube, tout en exploitant le sédiment riche en nutriment. L'organisme secrète des pelotes fécales le long de la paroi intérieure. La progression successive et latérale de l'animal dans le sédiment à partir du tube marginal donne lieu un ensemble de lamelles constituant une lame (*spreite*). Elle est souvent délimitée par le tube marginal. En ce qui concerne la construction des terriers en «U» et en «J», Wetzel & Werner (1981) proposent un animal à corps extensible, où sa partie postérieure résiderait dans le tube marginal alors que sa partie antérieure se déplacerait latéralement pour cultiver d'éventuels nutriments piégés dans le sédiment. C'est donc un animal dépositivore dont le candidat le plus proche est un ver sipunculien (Wetzel & Werner, 1981; Olivero & Gaillard, 1996). Cependant, Ekdale & Lewis (1991) proposent soit des Polychètes, soit des vers Hémichordés.

b. Modèles de "l'alimentation de détritrus" (*detritus-feeding (cesspit) models*; Kotake, 1989, 1991, 1992) :

Il explique que son modèle dépend de la présence de matière nutritive dans les *spreites* de *Zoophycos* qui les attribuent à un organisme détritivore. Il propose un animal vivant dans le tube axial se nourrit de détritrus faits essentiellement de cendres volcaniques dans l'interface eau-sédiment (ouverture du terrier). Après l'exploitation de cette matière, l'organisme secrète des pelotes fécales d'une manière ordonnée en profondeur, puis il les retire de la zone d'alimentation et d'habitation. Le terrier spiralé est construit d'une façon descendante et les lames correspondent à une zone de décharge. Kotake (1992), propose un organisme vermiforme de type échiurien. Ce modèle présente quelques difficultés et il a été vivement critiqué surtout pour expliquer les autres variétés de *Zoophycos*.

c. Modèles de la "décharge" (*Refuse (ballast) dump models*; Bromley, 1991; Löwemark & Schäfer, 2003; Knaust, 2009b) :

Bromley (1991), propose son modèle à la base des granules présentent sur les *spreites* comme étant un ballast. Ce dernier est le résultat d'un matériel superficiel introduit dans le terrier puis compacté avec un mucus sous forme des granules. Ce processus a pour but de compenser la matière digérée par l'organisme et consolider les parois du terrier. Il s'agit d'un animal fouisseur, créant un terrier de nutrition, stabilisé par des ballasts (Bromley, 1991; Löwemark & Schäfer, 2003; Knaust, 2009b). Mais le plus important, c'est qu'il est difficilement imaginable que l'animal ne remarque pas que ce ballast est plus nutritif que le sédiment hôte (Löwemark & Schäfer, 2003).

Cette hypothèse a été appuyée par des études détaillées sur la teneur en carbone organique contenue dans les *spreites* des *Zoophycos* (talus continental ibérique, Löwemark & Schäfer, 2003) (large du Nord-Ouest africain, Wetzel, 1981; Wetzel & Werner, 1981). Les résultats ont montré une forte concentration du carbone organique sur les *spreites* comparativement à l'encaissant. Ces résultats, discréditent davantage tout comportement impliquant l'alimentation par dépôt (Löwemark, 2015).

d. Modèles de la "cachette" (*Cache models*; Jumars *et al.*, 1990; Bromley, 1991; Fu & Werner, 1995; Bromley *et al.*, 1999; Miller & D'Alberto, 2001; Löwemark & Schäfer, 2003; Löwemark, 2012, 2015) :

Ce modèle montre que l'organisme reflète un comportement de cache. L'auteur responsable collecte et dépose dans son terrier la nourriture sous forme de pelotes pendant les périodes de richesse du milieu. Cette matière nutritive est utilisée pendant les périodes de crises (famines) (Jumars *et al.*, 1990; Bromley, 1991; Miller & D'Alberto, 2001). Il s'agit d'un organisme autocoprophage. Cette matière trophique remonte des profondeurs par les courants saisonniers d'upwelling (e.g., Honjo, 1982; Wefer, 1989).

Ce modèle explique à la fois la présence de certains *Zoophycos* très riches en pelotes qui traduisent un travail continu, de stockage de matière organique, durant les périodes de disponibilité de la nourriture, et d'autres formes qui sont pauvres à cause de leur ré-exploitation durant les périodes de crises. Löwemark & Schäfer (2003), adoptent une stratégie de combinaison d'alimentation sélective de détritus à la surface (*selective surface detritus feeding*) et de stockage à court terme similaires aux modèles préconisés par Jumars *et al.* (1990), Bromley (1991), et Miller & D'Alberto (2001).

e. Modèles du "jardinage" (*Gardening models*; Bromley 1991; Bromley & Hanken, 2003; Gong *et al.*, 2008; Löwemark, 2015):

Ce modèle présume que certains *Zoophycos* surtout les plus complexes pourraient être à l'origine d'une activité de jardinage. L'organisme exploite la matière organique présente dans le détritus et rejette des pelotes fécales le long du son terrier. La circulation continue de l'animal dans les lames et le tube marginal assure l'infiltration de l'eau riche en oxygène dans le terrier permettant aux micro-organismes de se prospérer. Ils en exploitent et transfèrent la matière introduite jusqu'à leur maturation. Après la maturation de cette matière organique, l'organisme use périodiquement ce contenu microbien. Cette idée est soutenue à la base d'analyses chimiques qui révèlent des framboïdes de pyrite associée aux pelotes fécales stockées dans différentes parties du terrier (Gong *et al.*, 2008).

f. Modèles "complexe" (*Complex models*; Bromley & Hanken, 2003; Knaust, 2009a):

Au cours de la dernière décennie, plusieurs modèles complexes combinant deux ou plusieurs comportements ont été préconisés pour expliquer la morphologie de certains *Zoophycos*. Par exemple, à la base des descriptions de *Zoophycos* du Pliocène de Rhodes, Bromley & Hanken (2003) ont suggéré que différentes parties de la trace pouvait avoir différentes explications éthologiques. Dans ce cas, les *Zoophycos* consistaient à une construction descendante à plusieurs tours d'enroulement avec un grand nombre de lames longues et minces espacées les

unes des autres. Le terrier prend la forme d'une jupe (forme spiralé) où les spires coniques inférieures seront produites par le résultat de l'alimentation par dépôt et de jardinage, tandis que, les lames lobées, minces, longues et rayonnantes représentent principalement le jardinage ou la chimiosymbiose. Comme aucun signe de ré-exploitation dans le terrier n'a été observé, les auteurs suggèrent un modèle de décharge (*sensu* Bromley, 1991) associé au jardinage (Bromley & Hanken, 2003). En outre, Knaust (2009a), a envisagé un scénario consistant en plusieurs comportements liés à diverses parties du système du terrier. La cheminée est utilisée pour l'habitation et probablement pour l'exploitation de la nourriture en suspension par un organisme suspensivore mais occasionnellement changé à l'alimentation par dépôt au moment de la création des lames. Elles représenteraient un lieu de nourriture par le même organisme, en suggérant un ver polychète comme producteur.

2. Modèles environnementaux et morphologiques :

Tout au long du Phanérozoïque les *Zoophycos* sont signalés dans des environnements différents. Les formes paléozoïques caractérisent les milieux proximaux peu profonds, migrant vers les plateformes distales et le talus pendant le Mésozoïque. Durant le Cénozoïque et l'Holocène, les *Zoophycos* s'installent principalement dans le bassin (e.g., Zhang *et al.*, 2015b; Monaco *et al.*, 2016). Cette évolution chronologique et environnementale coïncide avec un développement et une variation morphologique notable. Cette configuration présente quelques exceptions où ces formes ont été signalées dans les plaines deltaïques dévoniennes (Tankard & Barwis, 1982) et les milieux glaciomarins (Gong *et al.*, 2008).

a. Modèle d'Olivero (2003) : (Fig. 31)

Cet auteur a étudié en détail des milliers de formes de *Zoophycos* récoltées dans les dépôts mésozoïques du bassin subalpin de France. Les formes étudiées s'étalent depuis le Jurassique inférieur jusqu'au Crétacé supérieur. Olivero adopta un seul ichnogenre de *Zoophycos*, ayant les caractères principaux suivants : 1) une lame ascendante enroulée en spirale ; 2) un axe virtuel central sans véritable cheminée verticale ; 3) un tube marginal ; 4) un système du tube en J ; avec une seule ouverture au fond marin ; 5) les lames marginales sont plus au moins lobées. Ces caractères représentent quatre morphotypes qui se succèdent dans le temps et révélant deux évolutions claires et bien documentées. (i) il existe une complexité croissante de la morphologie, des formes simples (Jurassique inférieur) aux formes complexes fortement lobées (Crétacé supérieur), avec des exemples intermédiaires ; (ii) il y a un décalage bathymétrique nette de plateforme (Jurassique inférieur) au bassin profond (Crétacé supérieur).

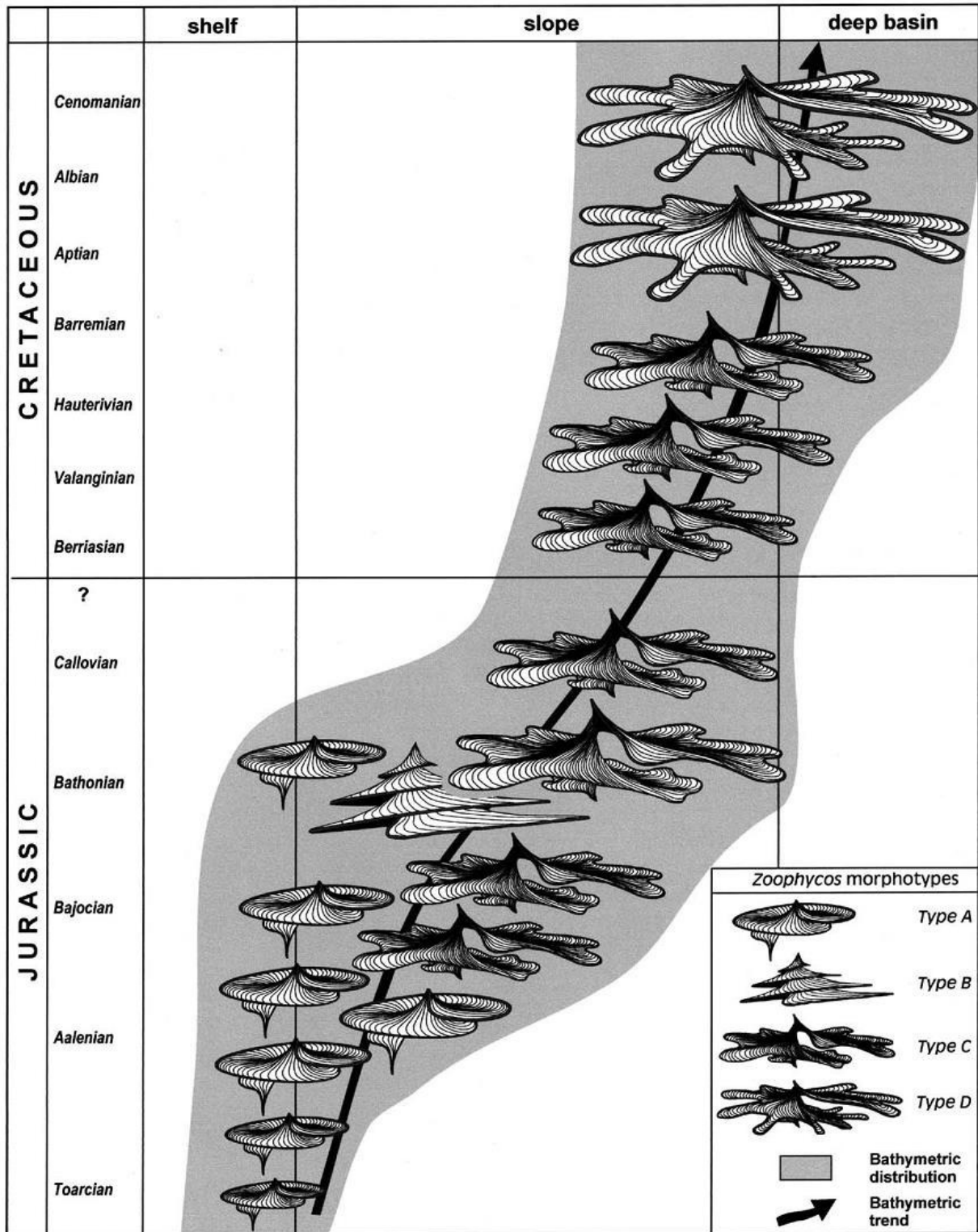


Fig. 31. Tendence évolutive des *Zoophycos* du Bassin Subalpin Français (d'après Olivero, 2003). Notez la complexité croissante des lames, de leurs dimensions et du décalage bathymétrique depuis les environnements peu profonds (plateforme) aux environnements plus profonds (Bassin).

Olivero, remarque que le changement bathymétrique des milieux de dépôt coïncide avec une nette évolution morphologique des *Zoophycos*. Il considère que les organismes responsables s'adaptent aux nouvelles conditions paléoécologiques des environnements. Il confirme que

cette trace présente une capacité évolutive et adaptative environnementale et morphologique considérable.

b. Modèle de Zhang et al. (2015b) : (Fig. 32-33)

Ces auteurs démontrant la macroévolution des *Zoophycos* pendant le Phanérozoïque. Ils rassemblent 448 points dans la construction d'une base de données. Elle comporte 291 articles publiés entre 1821 à 2015, révélant la présence de 180 spécimens allant du Cambrien au Paléogène. Ils concluent que la distribution paléogéographique des *Zoophycos* est étroitement liée à la tectonique des plaques et au déplacement du supercontinent «pangea». Cette distribution est indépendante des latitudes. Les résultats montrent également que la migration des *Zoophycos* d'un milieu littoral-néritique à un milieu bathyal est régit en fonction de la stratification des eaux. Cette base de données comporte également des études paléontologiques, des analyses géochimiques et des reconstitutions paléogéographiques (Fig. 32). Cette étude montre que la macroévolution des *Zoophycos* pendant le Phanérozoïque, est intimement liée à la biodiversité mondiale, la richesse en matière nutritive et la macroévolution des organismes responsables des *Zoophycos*. Elle montre également la relation entre les changements morphologiques de cette trace et le système adaptatif et la physiologie des organismes responsables.

Ces auteurs ont considéré que la macroévolution morphologique des *Zoophycos* pendant le Phanérozoïque passe d'une petite forme, simple, hélicoïdale, en forme de coq, circulaire/elliptique avec des *spreites*, et d'un ou deux tours sans lobes marginaux au Paléozoïque, aux formes larges, complexes, hélicoïdales et lobées avec des *spreites* à plusieurs tours d'enroulements au Cénozoïque (Fig. 33). Du point de vue bathymétrique, les habitats des *Zoophycos* sont passés d'une plateforme interne au Paléozoïque au plateforme externe-talus continental au Mésozoïque arrivant aux profondeurs bathyales et abyssales durant le Cénozoïque.

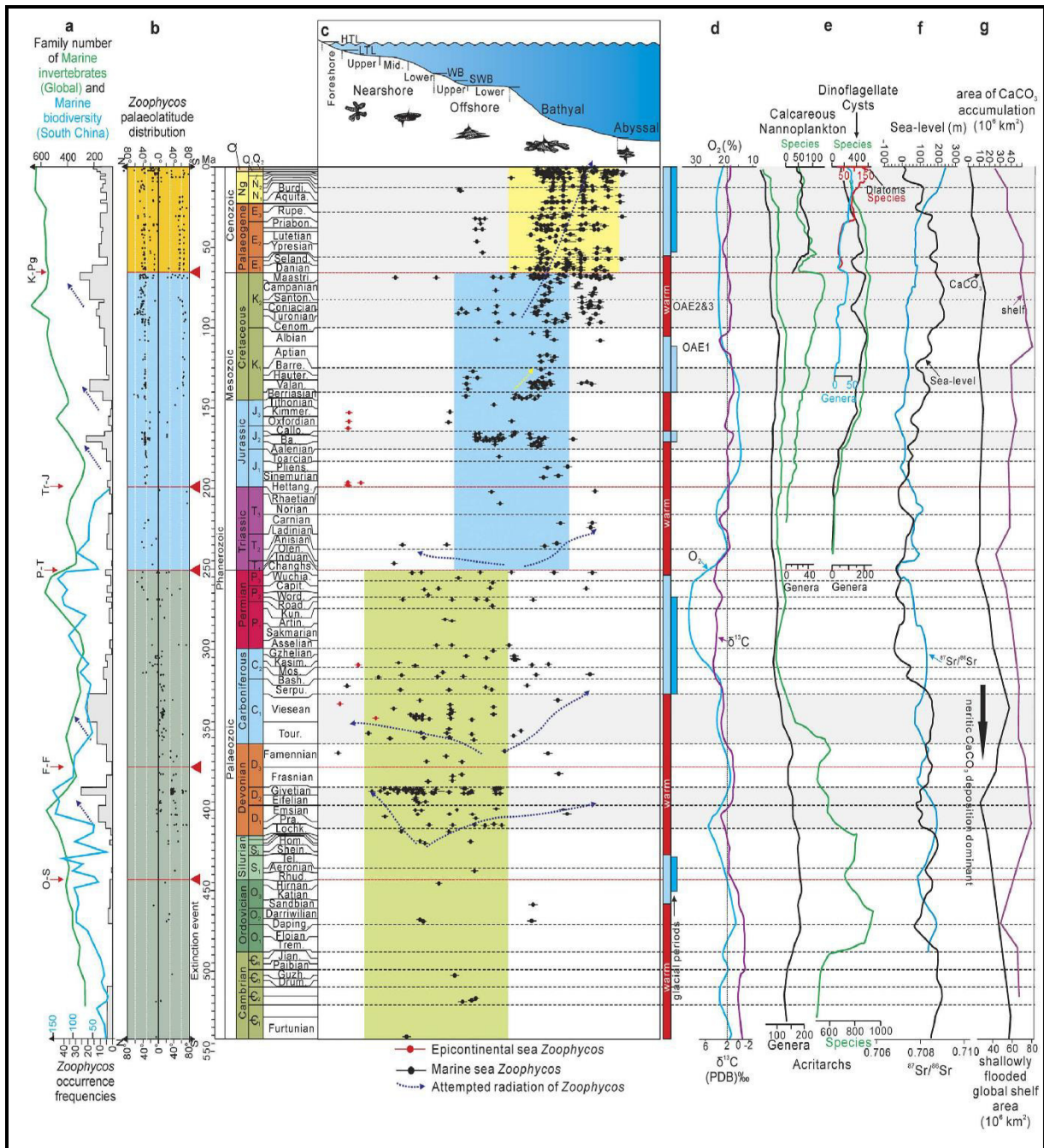


Fig. 32. Distribution spatio-temporelle des *Zoophycos* pendant le Phanérozoïque et son contexte bio-environnemental (Zhang *et al.*, 2015b).

Abréviation : HTL = ligne de marée haute, LTL = ligne de marée basse, WB = base d'action des vagues, SWB = base d'action de tempêtes. Les sections grisâtres de la figure représentent les cinq sommets des *Zoophycos* pendant le Phanérozoïque. **(a)** Courbes du nombre global de familles d'invertébrés marins ; **(b)** Répartition paléo-latitudinale des *Zoophycos*. **(c)** Distribution bathymétrique des *Zoophycos*. **(d)** Colonne enregistrant les changements climatiques, les périodes glaciaires, courbes d'oxygène atmosphérique et $\delta^{13}\text{C}$. **(e)** Courbes de diversité des acritaches, du nanoplankton calcaire, des dinoflagellés et des diatomées. **(f)** Courbes des variations du niveau de la mer et les rapports $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$. **(g)** Courbes des zones d'accumulation de CaCO_3 et la zone de plateforme mondiale peu inondée.

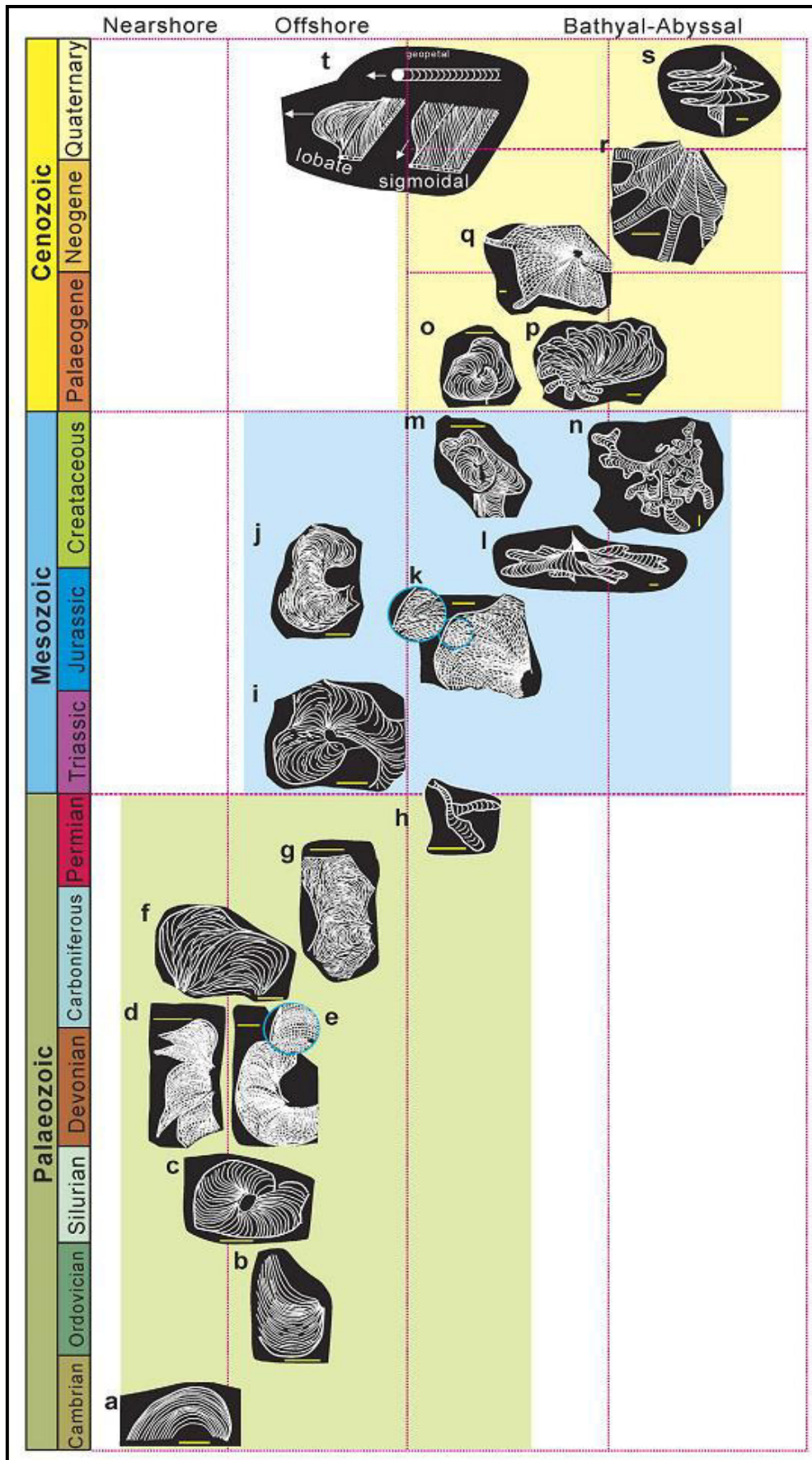


Fig. 33. Macroévolution morphologique des *Zoophycos* pendant le Phanérozoïque (Zhang et al., 2015b). (L'échelle est de 05 cm).

c. Modèle de Monaco et al. (2016) : (Fig. 34)

Ils étudient environ 200 spécimens de *Zoophycos*, dont 90 ont été détaillés. Ils caractérisent une série sédimentaire pélagique des Apennins (Nord d'Italie) allant du Crétacé supérieur jusqu'au Miocène inférieur. Cette série stratigraphique est datée par des méthodes magnéto, bio, chimio, téphro-stratigraphiques et radio-isotopes. Cette étude montre quatre morphotypes de *Zoophycos* avec des variations des lamelles majeures et mineures (lamelles primaires et secondaires), de l'apex, des lobes et des tours d'enroulement. Le type 1 en forme de cône (Crétacé-Eocène), type 2, forme hélicoïdal (Eocène supérieur-Oligocène moyen), type 3, en forme polylobé (Oligocène) et le type 4 en forme plate d'âge Oligocène supérieur-Miocène inférieur.

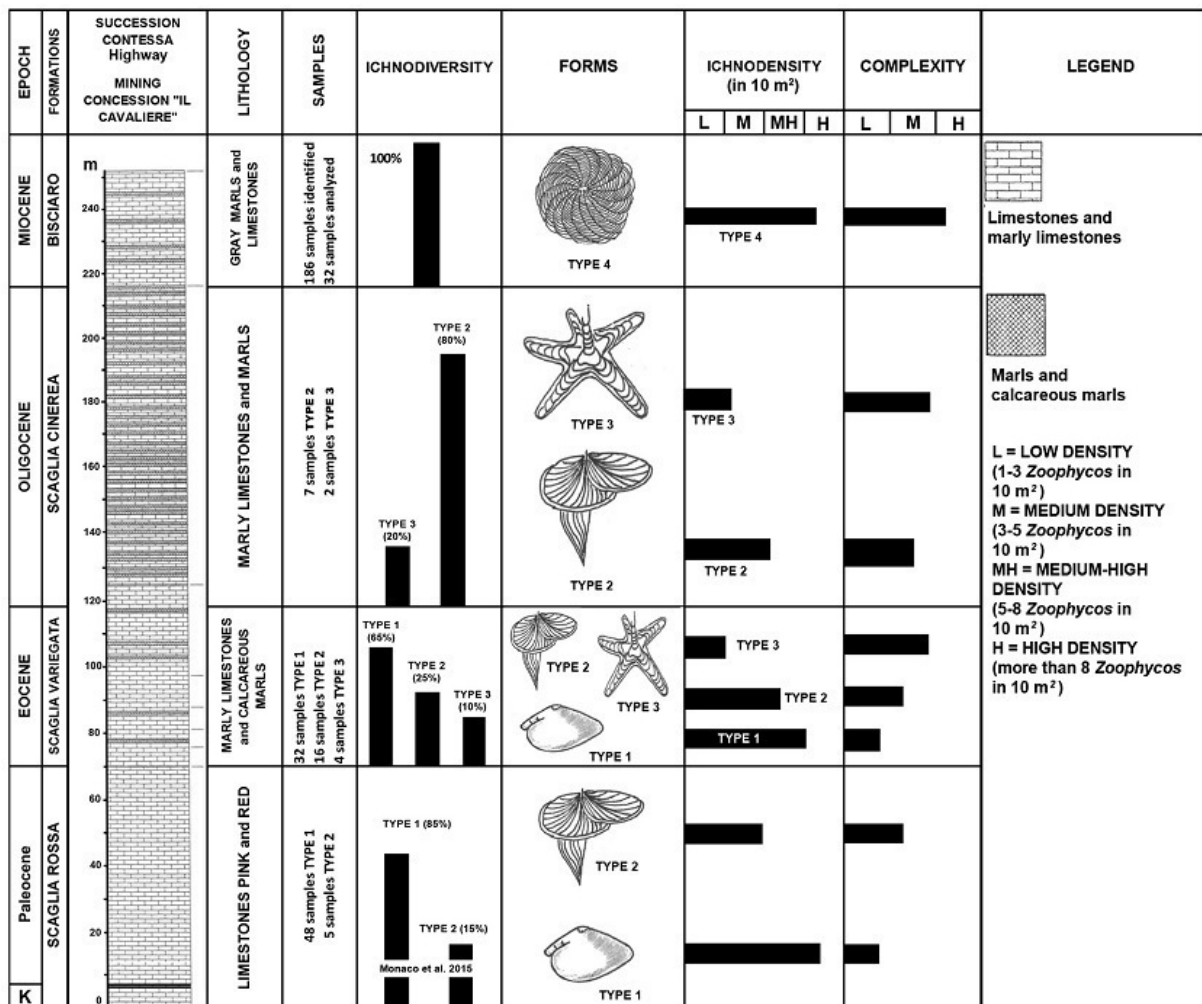


Fig. 34. Charte comparative avec la stratigraphie, tendance évolutive et caractéristiques ichnologiques des morphotypes de *Zoophycos* du Crétacé au Miocène dans la région de Gubbio (Apennin central) (d'après Monaco et al., 2016).

Cette variation morphologique spatio-temporelle révèle une tendance évolutive bien définie pour ces ichnotaxons. Quatre formations ont été étudiées montrant ainsi une distinction notable des conditions environnementales allant d'une plateforme (Groupe de Scaglia inférieur), une pente continentale à inclinaison faible (dépôts avant-flysch, Paléogène), à environnement franchement Bassin d'âge Éocène. Ces deux derniers milieux montrent une ichnodensité élevée traduisant des conditions très favorable (énergie faible, substrat stable, richesse en matière nutritive dans des sédiments volcano-sédimentaires et turbiditiques, Formation de Bisciario d'âge Miocène).

Monaco *et al.* (2016), considèrent que le changement des conditions environnementales se répercute automatiquement sur la morphologie des *Zoophycos*. Elle varie de quelques structures spiralées (Crétacé-Éocène) à des formes variées de dimensions plus importantes ayant plusieurs tours d'enroulement (Éocène-Miocène). L'analyse taphonomique révèle des lamelles et des lobes en forme de «U» traduisant le développement ontogénique des organismes responsables. Ces auteurs proposent des vers sipunculien comme candidats potentiels.

VII. MATERIELS ET METHODES

Ce modeste travail est basé sur des techniques traditionnelles sur terrain comme au laboratoire. Il se base essentiellement sur l'ichnologie, sédimentologie et stratigraphie. Les terrains étudiés sont de natures lithologiques variées, carbonatée, détritique et mixte. Il utilise des approches différentes mais complémentaires, afin de mieux comprendre la logique sédimentologique des coupes étudiées et mettant en évidence des assemblages ichnologiques dans un contexte environnemental précis.

A. Sédimentologie et stratigraphie :

Plusieurs séries sédimentaires et coupe de références (Algérie occidentale), réputées par la richesse en trace fossiles spécialement les *Zoophycos* ont été choisies. Ces coupes appartiennent à des domaines géologiques, structurales et géographiques différents (les Monts d'Ougarta, les Monts des Ksours, les Monts du Nador, les Monts de l'Ouarsenis et les Monts de Dahra). Ces coupes de références ont été réétudiées en détail (banc par banc) tout en prenant en considération les paramètres suivants : la lithologie, les variations verticales et latérales des faciès et des épaisseurs, les figures sédimentaires hydrodynamiques et biologiques, la géométrie des corps sédimentaires (chenalisations et amalgamations). Ces techniques de base sont appuyées par une étude pétrographique poussée (échantillonnage systématique). Elle a pour but une étude du microfaciès (taille et composition des grains, composants bioclastiques et non-

bioclastiques et textures). Cette technique est basée sur la nomenclature de [Dunham \(1962\)](#) complétée par celle d'[Embry & Klovan \(1971\)](#) afin d'aboutir à la texture des roches étudiées, une interprétation hydrodynamique et la tendance évolutive des milieux. La biostratigraphie des séries étudiées est basée sur des données antérieures ou de nouveaux résultats obtenus par notre prospection de terrain.

B. Ichnologie :

L'étude ichnologique est basée essentiellement sur un inventaire détaillé des traces fossiles. Elles ont été photographiées à la lumière naturelle (soit au laboratoire), en plus, la description morphologique est appuyée par des mesures détaillées des spécimens (ichnométrie) suivant les méthodes de [Bromley \(1996\)](#). Plusieurs paramètres ont été pris en considération telle que la paroi des terriers (doublé ou non), ramification (absence/présence), remplissage des terriers (passif/actif), polarité toponomique (stratinomique). Tous ces paramètres se réfèrent à la classification de [Seilacher \(1964\)](#).

En plus, pour évaluer le degré (taux) de bioturbation, nous procédons à l'utilisation de l'indice de bioturbation (BI) selon le modèle de [Reineck \(1963\)](#), actualisé et modifié par [Taylor & Goldring \(1993\)](#) et [Taylor et al. \(2003\)](#). Le terme d'ichnodiversité est récurrent dans ce manuscrit, il traduit le nombre d'ichnotaxon existant dans chaque série étudiée. Dans la mesure du possible une nouvelle conception est utilisée, elle concerne la variabilité des plans corporels morphologiques des traces fossiles (ichnodisparité). Cette méthode est introduite par [Buatois & Mángano \(2011, 2013\)](#) et [Buatois et al. \(2017\)](#). Elle représente et regroupe les différentes variations morphologiques de toutes les catégories d'ichnotaxons désigné par CAD '*categories of architectural designs*'.

L'inventaire des traces fossiles des séries étudiées *in-situ* sont systématiquement ordonnées alphabétiquement. Elles sont décrites et détaillées selon les classifications modernes adoptées par [Bromley \(1981\)](#), [Bertling et al. \(2006\)](#) et [Rindsberg \(2012\)](#). Ces traces fossiles sont ensuite associées pour donner des ichnofaciès selon [MacEachern et al. \(2012\)](#).

***Chapitre II:
Lithostratigraphie,
Ichnologie et
Paléoenvironnement***

Paléozoïque

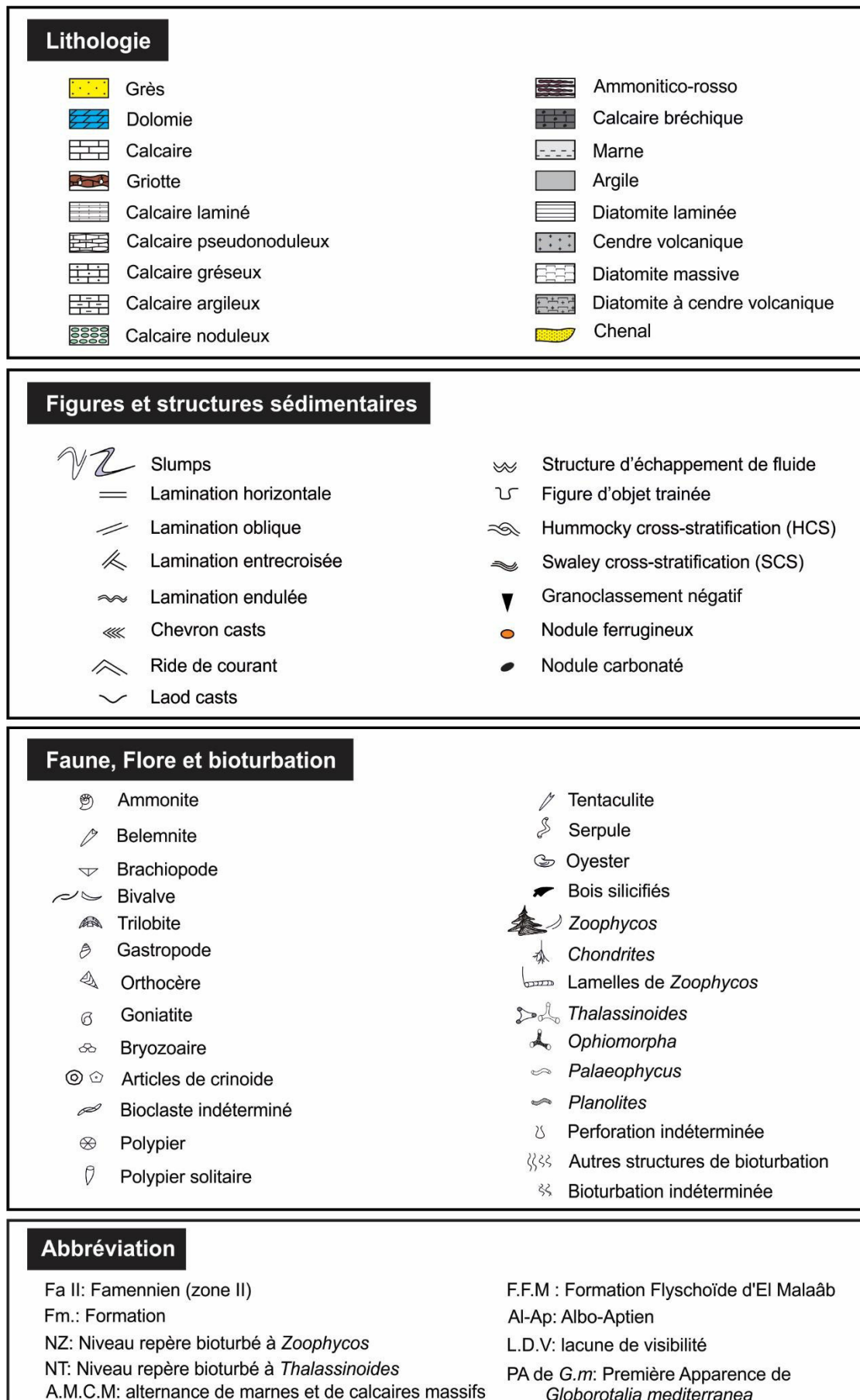


Fig. 35. Symboles représentatifs de lithologie, figures et structures sédimentaires ainsi la faune, flore et bioturbation.

I. LES MONTS D'OUGARTA

A. Introduction

Les dépôts dévoniens de la Saoura (Ougarta) reposent sur une large plateforme appartenant à la marge passive nord Gondwanienne (Maillet *et al.*, 2013). Les meilleurs affleurements se focalisent dans le secteur de Marhouma, s'étendant depuis le Pragien au Famennien terminal. Ils forment ainsi, la fameuse coupe référentielle de « Km 30 » ("coupe de Marhouma"). Celle-ci a fait l'objet de nombreux travaux stratigraphiques et paléontologiques, notamment ceux de Menchikoff (1930, 1933, 1936), Le Maître (1952), Alimen *et al.* (1952), Petter (1959), Casier (1985), Fabre (1976, 2005) et Paris *et al.* (1997). Bien que les dépôts paléozoïques de la Saoura soient connus depuis plus d'un siècle (Gautier, 1902), les traces fossiles de cette série sont encore mal connues et seules quelques études ont été menées à ce jour (Bendella, 2012; Bendella & Ouali Mehadji, 2014).

Dans le secteur de Marhouma, le Dévonien inférieur à supérieur (Emsien terminal-Frasnien Ia-Ib) est caractérisé par l'installation de La Formation de Chefar El Ahmar. Elle a fait l'objet de plusieurs études d'ordre stratigraphiques, paléontologiques et biostratigraphiques. La plupart des travaux se focalise surtout dans la partie basale de la Formation de Chefar El Ahmar, qui est riche en faunes. Le premier travail paléontologique réalisé est celui de Le Maître (1952), qui s'intéressa particulièrement au niveau riche en polypiers, brachiopodes et trilobites, il le nomma le "banc coralligène". Petter (1959) a étudié les ammonoïdes du Dévonien moyen et supérieur de la vallée de la Saoura et cita deux espèces dans ce niveau (*Agoniatites occultus* Barrande, 1865 et *Foordites platypleura* Frech, 1889). Visant le même groupe faunique, Göddertz (1987) présenta un travail sur les goniatites de la coupe du Km 30, les biozonations de ces goniatites sont corrélées aux zones standards de conodontes du Dévonien moyen. Il met en évidence une zone dans laquelle se produit le passage Dévonien inférieur à moyen. Plus tard, Boumendjel *et al.* (1997) ont attribué cette zone à l'Emsien terminal. Ouali Mehadji (2004) remonte à l'origine du terme coralligène et sa différence avec celui de l'Ougarta, et par conséquence, il le redéfinit comme un niveau majeur à Faune Benthique Variée (FBV). Il a également étudié le peuplement de brachiopodes de ce niveau, dont les résultats ont été publiés plus tard (e.g., Ouali Mehadji *et al.*, 2004). La richesse faunique de ce niveau a conduit à la réalisation de nombreux travaux sur d'autres groupes paléontologiques traitant les polypiers (Besseglier, 2014), et les trilobites (Khaldi *et al.*, 2015; Crônier *et al.*, 2016). Benachour (2011), s'est intéressé spécialement sur les modalités de la transgression du Dévonien moyen. Sur la base d'étude des ostracodes. Maillet *et al.* (2013),

ont raffiné les limites du Givétien et ses subdivisions dans la Saoura ("Km 30"). Une année plus tard, [Tandjaoui-Arif \(2014\)](#), en étudiant les conodontes de la Formation de Chefar El Ahmar, elle apporte des précisions biostratigraphiques du Dévonien moyen. Elle a mis en évidence plusieurs bioévénements au sein de cette formation (*Chotec*, *Otomari*, *Kacàk*, *Pumilio* et *Taghanic event*).

Cependant, c'est la première fois, que des chercheurs algériens abord l'aspect ichnologique de cette unité lithostratigraphique. Il est utilisé comme un outil pour les implications paléo-environnementales et paléoécologiques. Pour cela, plusieurs associations ichnofaciologiques intégrées dans leur ichnofaciès. La découverte récente de plusieurs niveaux à *Zoophycos* a suscité une étude ichnologique facilitant l'établissement de ces associations. L'objectif est de réaliser un inventaire détaillé des spécimens de *Zoophycos* et des traces fossiles associées afin d'aboutir à un des conclusions paléo-environnementales précises.

B. Cadre géologique

La chaîne de l'Ougarta fait partie de la bordure nord-ouest de la plateforme saharienne. Elle correspond à un bassin aulacogène subsident ([Fabre, 1976, 2005](#); [Collomb & Donzeau, 1974](#)) qui s'est installé sur la marge septentrionale du proto-Gondwana ([Maillet et al., 2013](#)). Ce bassin est mobile, à substratum volcano-sédimentaire précambrien et une couverture sédimentaire paléozoïque très épaisse ([Chikhaoui, 1974](#)). Le précambrien apparaît en boutonnières dans les anticlinaux évidés (e.g., Djebel Boukbaissat), tandis que les grès et les quartzites Cambro-Ordoviciens dessinent des crêtes monoclinales arquées. La lithologie est composée, au-dessus des rhyolithes et des arkoses précambriennes, par une série sédimentaire détritique et carbonatée continue du Cambrien au Dévonien.

A la base, le Cambro-Ordovicien est dominé par des grès quartzitiques massifs et des argiles sableuses formant ainsi le cœur de la chaîne de l'Ougarta. L'Ordovicien se poursuit avec des argiles à blocs (Formation des Argiles d'El Kseib) et des barres quartziques (Formation des Grès de Serraf). La limite supérieure de l'Ordovicien correspond à une surface de comblement en milieu périglaciaire sur laquelle s'est avancée une mer silurienne ([Arbey, 1971](#); [Fabre, 2005](#); [Ghienne et al., 2007](#)). La limite Siluro-Dévonienne est progressive, sans aucune discontinuité apparente, mais l'apparition du Chitinozoaires *Urnochitina urna* [Eisenack, 1934](#), souligne la limite Pridoli-Lochkovien ([Paris et al., 1981](#)). La série du Dévonien inférieur est très étalée, elle apparaît à la faveur des crêtes dyssémitriques (*cuestas*)

encadrées par des formations lacustres, éoliennes et fluviatiles d'âge Mio-Plio-Quaternaires (hamadas, ergs et alluvions).

Au Dévonien moyen, la mer transgresse et envahit de grandes aires de la plateforme saharienne. Elle est matérialisée dans les Monts de l'Ougarta par des alternances marno-calcaires (Formation de Chefar El Ahmar) qui surmontent les dépôts silico-clastiques du Dévonien inférieur (Formation de Teferguenite).

Le Dévonien supérieur est représenté par trois unités lithostratigraphiques: la partie supérieure de la Formation de Chefar El Ahmar (Frasnien Ia-Ib), est formée de calcaire noduleux de type griotte; la Formation des Argiles de Marhouma (Famennien II à VI) caractérisée par des dépôts argilo-gréseux riche en traces fossiles telles que *Nereites irregularis*, *Paleodictyon*, *Protopaleodictyon submontanum* caractérisant l'ichnofaciès à *Nereites* (Bendella & Ouali Mehadji, 2014); et la Formation des Grès de Marhouma (Strunien) composée de barres gréseuses épaisses à abondantes structures de déformation synsédimentaire. La série du Paléozoïque est en discordance angulaire avec les Formations néogènes de la Hamada du Guir.

Géomorphologiquement, la chaîne d'Ougarta s'étend sur 450 km de longueur et 200 km de largeur; elle est caractérisée par deux alignements de reliefs moyennement élevés (250 m environ) et de direction NW-SE : le faisceau de la Saoura au NE et le faisceau de la Daoura au SE (Fig. 36A-B). Ces deux faisceaux à morphologie appalachienne (Conrad *et al.*, 1970; Aït Kaci, 1990) sont séparés par Erg Er-Raoui. Elle est limitée au Nord par la Hamada du Guir, au Sud-ouest par Erg Chech et Erg Iguidi, au Nord-Ouest par le plateau de Kem-Kem et au Nord-Est par le Grand Erg occidental (Fig. 36B). Elle constitue le prolongement de l'Anti-Atlas marocain au Nord-Ouest et le bouclier de Touareg au Sud. Elle se présente sous forme d'anticlinaux droits, en dômes, et de synclinaux évasés.

C. Description de la série

La coupe objet de la présente étude fait partie de la région dite communément Marhouma, à environ 30 km au Sud-Est de la ville de Beni-Abbès. Elle est limitée au Nord par l'Oued Saoura, au Sud par la route nationale N°6, reliant Béchar à Adrar ; à l'Ouest par la Hamada du Guir et à l'Est par l'Oued Teferguenite (Fig. 36C). Les dépôts du Dévonien moyen sont de direction NE-SO. Ils sont représentés par la Formation de Chefar El Ahmar (Pouyeto, 1965; Bastien *et al.*, 1965; Boumendjel *et al.*, 1997), atteignant une épaisseur de 155 m dans ce présent travail. Elle est limitée à la base par la Formation de Teferguenite (Praguien-Emsien

supérieur) et au sommet par la Formation des Argiles de Marhouma (Famennien II à VI) (Fig. 37; Fig. 38A-B). Sur la base des caractéristiques lithologiques et paléontologiques, la Formation de Chefar El Ahmar est subdivisée en trois membres informels (Fig. 37) :

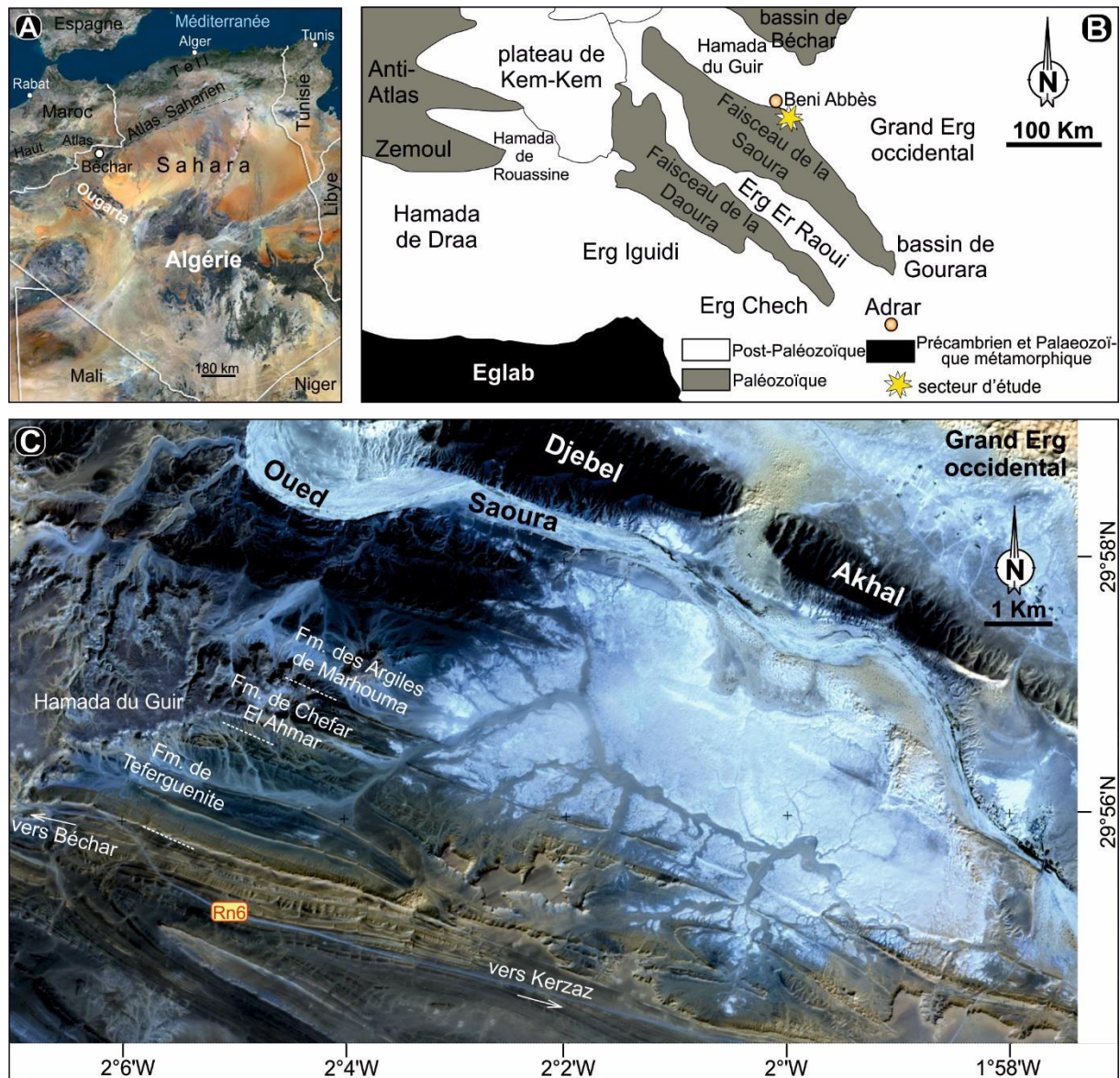


Fig. 36. Localisation du secteur d'étude. **A.** Imagerie satellitaire (Google Earth) montrant la position générale des Monts d'Ougarta. **B.** Carte géologique de la chaîne d'Ougarta (d'après Bendella & Ouali Mehadji, 2014). **C.** Image satellitaire (Google Earth) montrant la position de la Formation de Chefar El Ahmar.

1. Marno-Calcaires inférieurs (35m)

Ce membre correspond au « banc coralligène de Le Maître (1952), et au FBV de Ouali Mehadji (2004). Il est formé d'une alternance irrégulière de marnes verdâtres riches en ostracodes (0.10-2.20 m) avec des bancs calcaires bioclastiques (0.10-0.40 m) grisâtres à bleuâtres (Fig. 38C), parfois argileux, à limites nettes, à structures tabulaires, ou rarement en

pseudo-nodules. Ces bancs calcaires renferment une riche faune benthique formée de tiges de crinoïdes (Fig. 38D), des coraux tétracoralliaires (Rugosa) de la famille des Laccophyllidae et des Halliidae, des coraux hexagonaires et des tabulés (Favositidae), des brachiopodes (e.g., Atrypidae, Nucleospiridae, Delthyrididae et Uncinulidae) (Fig. 38D-E), des trilobites (e.g., Phacopidae, Proetidae) (cf. Ouali Mehadji, 2004; Besseghier, 2014; Khaldi *et al.*, 2015), et accessoirement des bryozoaires, bivalves, des gastéropodes (Platyceratidae indéterminés), des orthocères et des goniatites.

L'examen microscopique des bancs calcaires montre qu'il s'agit d'une biomicrite de texture wackestone-packstone à plaques de crinoïdes, sections de trilobites, de brachiopodes, de bivalves, de gastéropodes et de tentaculites, des coraux tabulés branchus (*Parastriatopora*), des valves d'ostracodes et des bryozoaires de type fistuliporides, ainsi que des grains détritiques de la taille des silts (Fig. 39A-B et C). Dans la partie basale du membre, on distingue un banc calcaire à colonies encrustantes de *Romingeria umbellifera* Billings, 1859, et deux niveaux bioturbés à *Zoophycos* (NZ1) et *Chondrites*.

La partie sommitale du premier membre se caractérise par l'intercalation de deux niveaux calcaires argileux bioclastiques à bivalves, tiges de crinoïdes et trilobites (*Barrandops granulops*, *Phacops* sp., *Austerops menchikoffi* Le Maître, 1952, *Erbenochile erbeni* Alberti, 1981, et *Cornuproetus cornutus* Goldfuss, 1843). Elle s'achève par une vire marneuse verdâtre d'environ 2,5 m d'épaisseur.

Les dépôts du membre inférieur (la partie de "FBV") sont attribués à l'Emsien terminal (Le Maître, 1952; Göddertz, 1987). Les conodontes ont permis à Göddertz (1987) de situer le passage Emsien-Eifelien dans un intervalle situé à trois mètres au-dessus du "FBV".

2. Marno-Calcaires médians (105m)

Il est formé d'une alternance de marnes verdâtres ou gris sombres (de 0.30m à 1.5m) avec des bancs calcaires centimétriques (de 0.10 m à 0.5 m), bien continus latéralement, de couleur verte, bleuâtre ou violacée à la patine comme à la cassure (Fig. 40A). Certains bancs calcaires se chargent de grains de quartz détritiques.

La partie basale du membre a livré des trilobites (*Barrandops* sp., *Austerops kermiti* McKellar & Chatterton, 2009), des goniatites (*Sobolewia*, *Parodiceras*, et *Agoniatites*), des orthocères et des bivalves de grande taille.

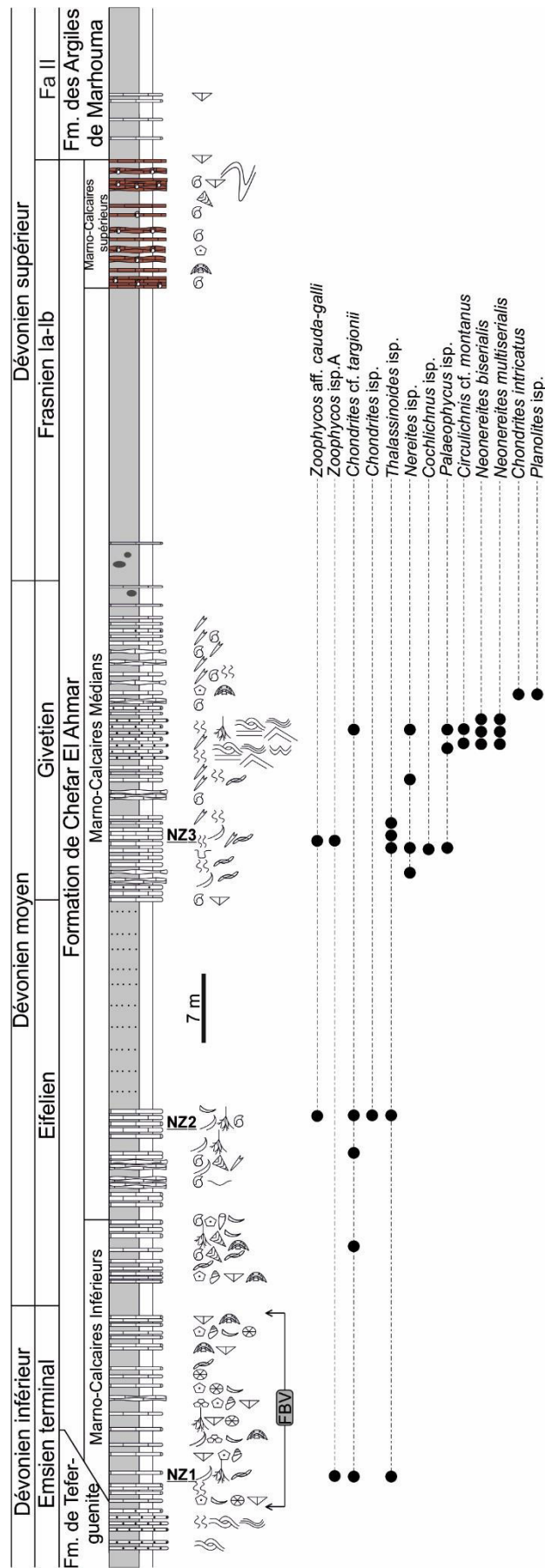


Fig. 37. Colonne lithostratigraphique de la Formation de Chefar El Ahmar dans le secteur de Marhouma (ou "Km 30"), montrant la répartition des traces fossiles.

Les parties basale et médiane du membre se distinguent aussi par l'intercalation des bancs calcaires bioturbés à *Zoophycos* (NZ2 et NZ3), *Palaeophycus* isp., *Chondrites* isp., *Nereites* isp. et *Thalassinoides* isp. La partie sommitale du membre a livrée de rares goniatites et trilobites. Certains niveaux calcaires ont livré une riche faune de tentaculites.

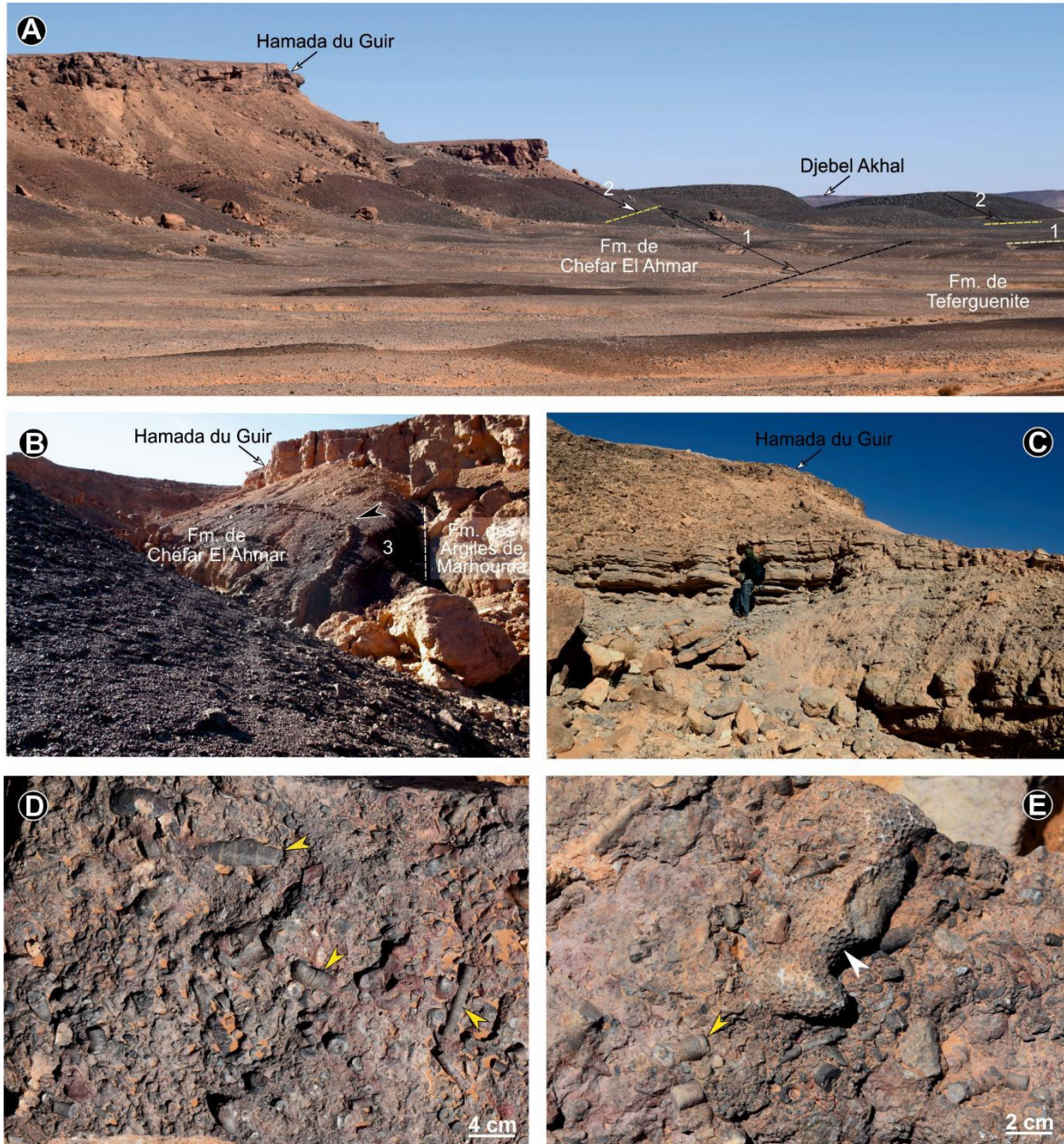


Fig. 38. Photos panoramiques de terrain de la Formation de Chefar El Ahmar. **A.** Vue panoramique du membre inférieur (1) et médian (2) de cette formation ; **B.** Vue panoramique du Membre Marno-Calcaires supérieurs ; **C.** Vue panoramique montrant la partie supérieure du niveau majeur à Faune Benthique Variée ("FBV"); **D** et **E.** Calcaires bioclastiques riches en crinoïdes (flèches jaunes) et en coraux (flèche blanche) appartenant au Membre Marno-Calcaires inférieurs (partie du "FBV").

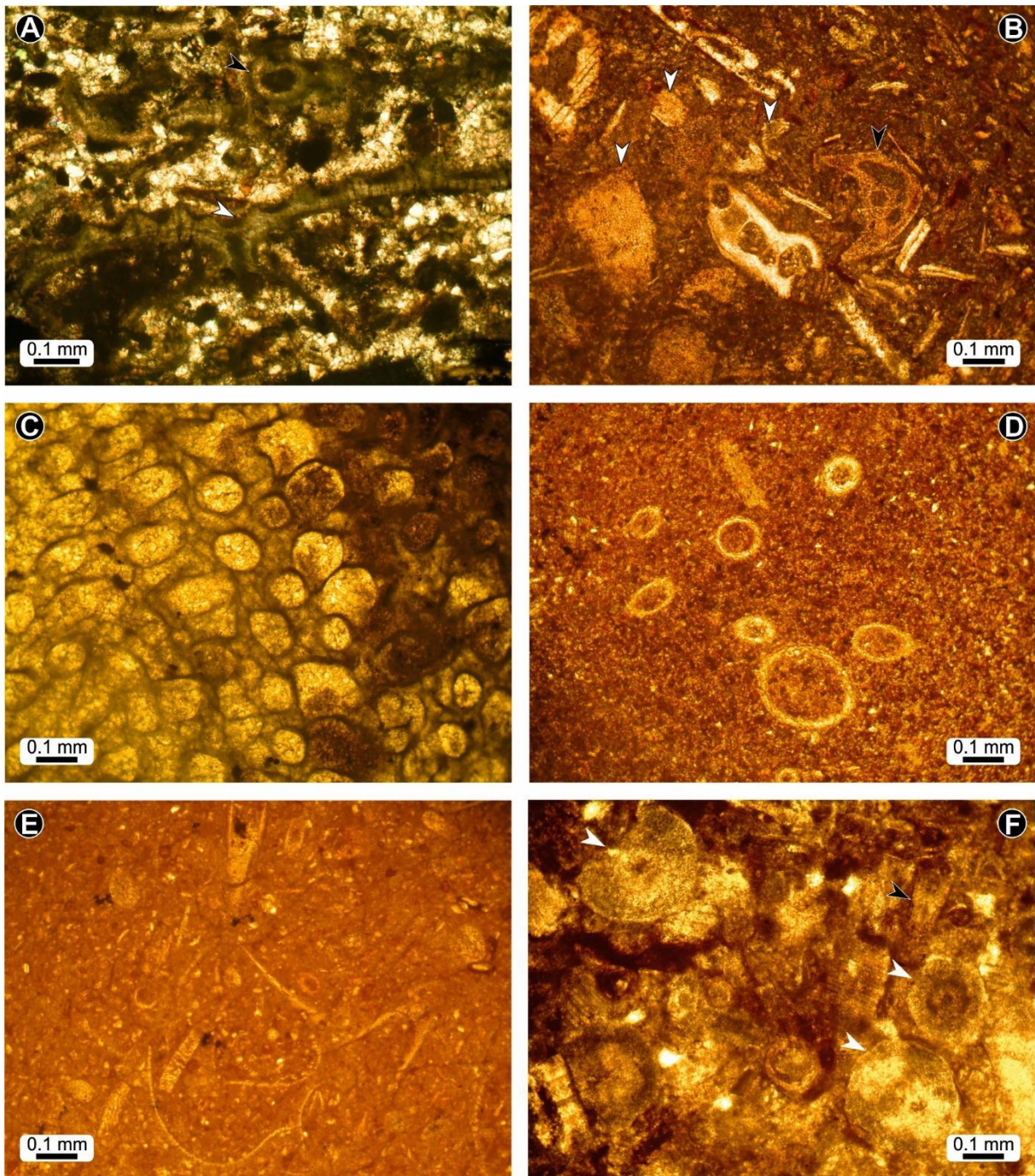


Fig. 39. Photomicrographies des lames minces de la Formation de Chefar El Ahmar. **A.** Biomicrite à texture wackestone montrant une coquille de brachiopode à texture fibreuse avec des ornements extérieurs (flèche blanche) et sections d'échinoderme (flèche noire) (Membre Marno-Calcaires inférieurs). **B.** Biomicrite à texture packstone comprenant des sections de bivalves et de brachiopodes, de trilobite (flèche noire) et de plaques de crinoïdes (flèches blanches) (Membre Marno-Calcaires inférieurs). **C.** Vue microscopique d'une section du bryzoaire *Fistuliporidé* (Membre Marno-Calcaires inférieurs). **D.** Mudstone à wackestone avec des sections de tentaculites (Membre Marno-Calcaires médians). **E.** Biomicrite à texture wackestone comprenant des sections de tentaculites et de trilobites (Membre Marno-Calcaires médians). **F.** Oobiomicrorite à texture packstone (Membre Marno-Calcaires médians).

Le microfaciès est généralement dominé par une biomicrite de texture mudstone-wackestone à tentaculites, valves d'ostracodes, sections de bivalves, de gastéropodes et de trilobites (Fig. 39D-E). Certains niveaux calcaires de couleur verdâtre révèlent une texture packstone riche en grains de quartz subarrondis, débris de bivalves, plaques d'échinodermes et d'oolithes (Fig. 39F). Les alternances marno-calcaires du deuxième membre sont interrompues par deux vires argileuses à passées de silts et de grès (Fig. 40B) (de 0.05 à 0.15 m, atteignant parfois 15 m) à laminations parallèles, obliques, entrecroisées en mamelon (HCS) et en creux (SCS), et figures d'échappement de fluides (Fig. 40C-D). Ces bancs gréseux préservent des figures d'érosion (*groove-* et *flute-casts*) unidirectionnelles, des figures de charges et ichnofossiles (*Planolites* isp., *Chondrites intricatus*, *Palaeophycus* isp., *Neonereites biserialis*, *N. multiserialis* et *Circulichnus* cf. *montanus*).

Ce membre s'achève par l'installation d'une combe marneuse décamétrique (de 50 m) de couleur gris sombre (Fig. 40F), à quelques passées calcaires minces (Fig. 40E) et à nodules carbonatés circulaires et de différents diamètres (de 0.1 cm à 0.50 cm). Il est attribué stratigraphiquement au Eifelien-Frasnien inférieur (Göddertz, 1987; Maillet *et al.*, 2013).

3. Marno-Calcaires supérieurs (15m)

Ce membre est formé d'une alternance slumpée d'argiles verdâtres ou rougeâtres feuilletées (de 0.20 m à 0.60m) avec des bancs calcaires noduleux à pseudo-noduleux (0.20 m à 0.50 m), (Fig. 38B), intensément bioturbés, de couleur rouge et riche en ammonoïdes (e.g., *Koenenites*; *Manticoceras*). La faune associée est représentée par de rare trilobites, orthocères, brachiopodes, tiges de crinoïdes, polypiers solitaires et gastéropodes. Il s'agit d'un faciès de type griotte. L'examen microscopique révèle une biomicrite de texture mudstone-wackestone à tentaculites, ostracodes et sections de goniatites. Il est attribué stratigraphiquement au Frasnien Ia-Ib (Petter, 1959, 1960; Casier, 1982; Boumendjel *et al.*, 1997).

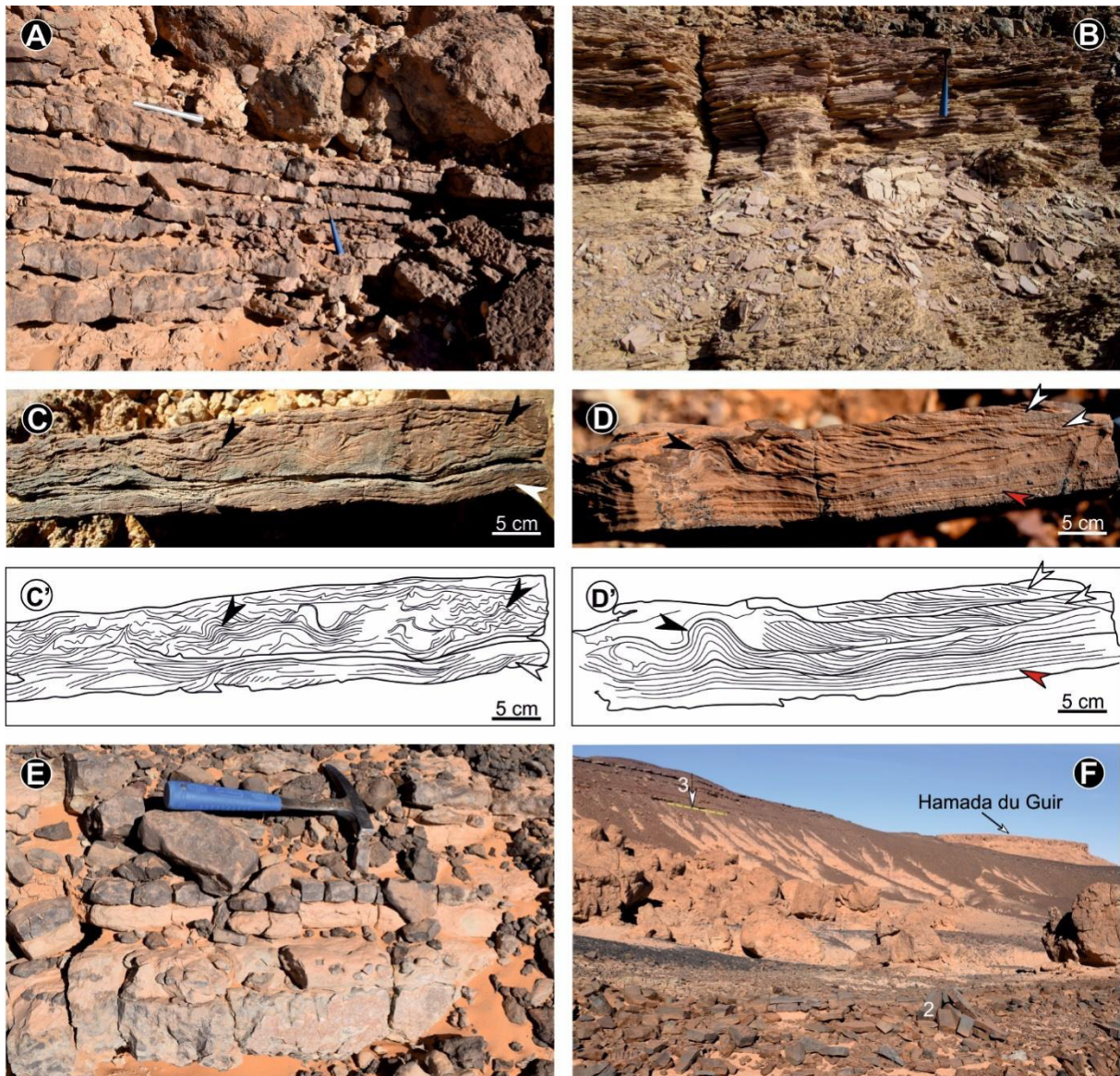


Fig. 40. Photos d'affleurement de la Formation de Chefar El Ahmar. **A.** Alternance de marnes et des niveaux centimétriques de calcaires dans le Membre Marno-Calcaires médians. **B.** Alternances d'argiles, de siltes et des grès du Membre Marno-Calcaires médians. **C et D.** Bancs centimétriques montrant des laminations parallèles (flèche rouge), obliques (flèche blanche) avec des convolutes (flèche noire) dans le Membre Marno-Calcaires médians. **E et F.** Marnes grisâtres à grisâtres foncées comprenant de minces niveaux de calcaires et de nodules carbonatés en forme circulaire (la partie supérieure du deuxième membre).

D. Etude ichnologique

L'assemblage des traces fossiles de la Formation de Chefar El Ahmar est caractérisé par une diversité faible à modéré (Tabl. 2), elles sont décrites dans un ordre alphabétique.

Ichnogénre *Chondrites* von Sternberg, 1833

Remarques : La morphologie des *Chondrites* est variée, dans la littérature avec plusieurs ichnoespèces (Osgood, 1970; Chamberlain, 1971).

La systématique et la révision de l'ichnogenre *Chondrites* revient à Fu (1991), Uchman (1999) et plus récemment à Uchman *et al.* (2012). Dans le secteur d'étude trois ichnoespèces sont identifiées :

***Chondrites intricatus* Brongniart, 1828** (Fig. 41A)

Description: Il s'agit de petits systèmes de terriers ramifiés en forme d'arbre, droits, courts, et rayonnants vers le bas. Ils sont préservés en position épichniale et le remplissage est plus sombre que la roche hôte. Dans un spécimen plus complet, les branches sont réparties de manière compacte et superposées les uns sur les autres. La largeur de la trace est d'environ 10 mm, tandis que la largeur d'un seul terrier avoisine 1 mm.

Discussion: Les spécimens étudiés sont attribués à *Chondrites intricatus* en raison de leur morphologie et de l'angle de ramification (Vinn *et al.*, 2020). De plus, les diamètres des terriers sont caractéristiques pour ces variétés d'ichnoespèces. *C. intricatus* et *Planolites* isp. sont associés au niveau du deuxième niveau repère à *Zoophycos* (NZ2).

***Chondrites* isp.** (Fig. 41B)

Description: Cet ichnotaxon est représenté par un système de ramification régulièrement horizontal à subhorizontal formant un réseau dendritique, dont le remplissage des terriers est de même couleur et de même nature que l'encaissant. Les branches mesurent en moyen 0,5 à 1 mm de largeur et environ 4 à 5 mm de longueur, conservées en épirelief positifs dans le Membre Marno-Calcaires médians. Cette trace est fréquemment associée avec des *Zoophycos*.

Discussion: Les spécimens décrits sont attribués aux *Chondrites* isp. en raison de leur morphologie et de l'angle de ramification caractéristique, ainsi que le diamètre du terrier. Contrairement, les *C. targionii*, montrent des tunnels à ramification successive primaire, légèrement incurvés avec un angle faible. Ces paramètres sont généralement utilisés pour distinguer les différentes ichnoespèces de *Chondrites*. *Chondrites* isp. et *Zoophycos* sont généralement présents et en association dans le deuxième niveau repère à *Zoophycos* (NZ2).

***Chondrites* cf. *targionii* Brongniart, 1828** (Fig. 41C)

Description: *C. targionii* correspond également à une structure ramifiée caractérisée par un diamètre légèrement plus grand que celui de *C. intricatus* et des branches plus irrégulières et courbées. Cette trace se présente sous forme de petites structures arborescentes, légèrement incurvées, ramifiées, parallèles ou obliques au plan de stratification. L'angle de ramification

est de 30° à 45°, avec une largeur du terrier est de 1 mm, montrant un remplissage identique que la roche hôte. Ces structures sont préservées en épirelief concave ou convexe.

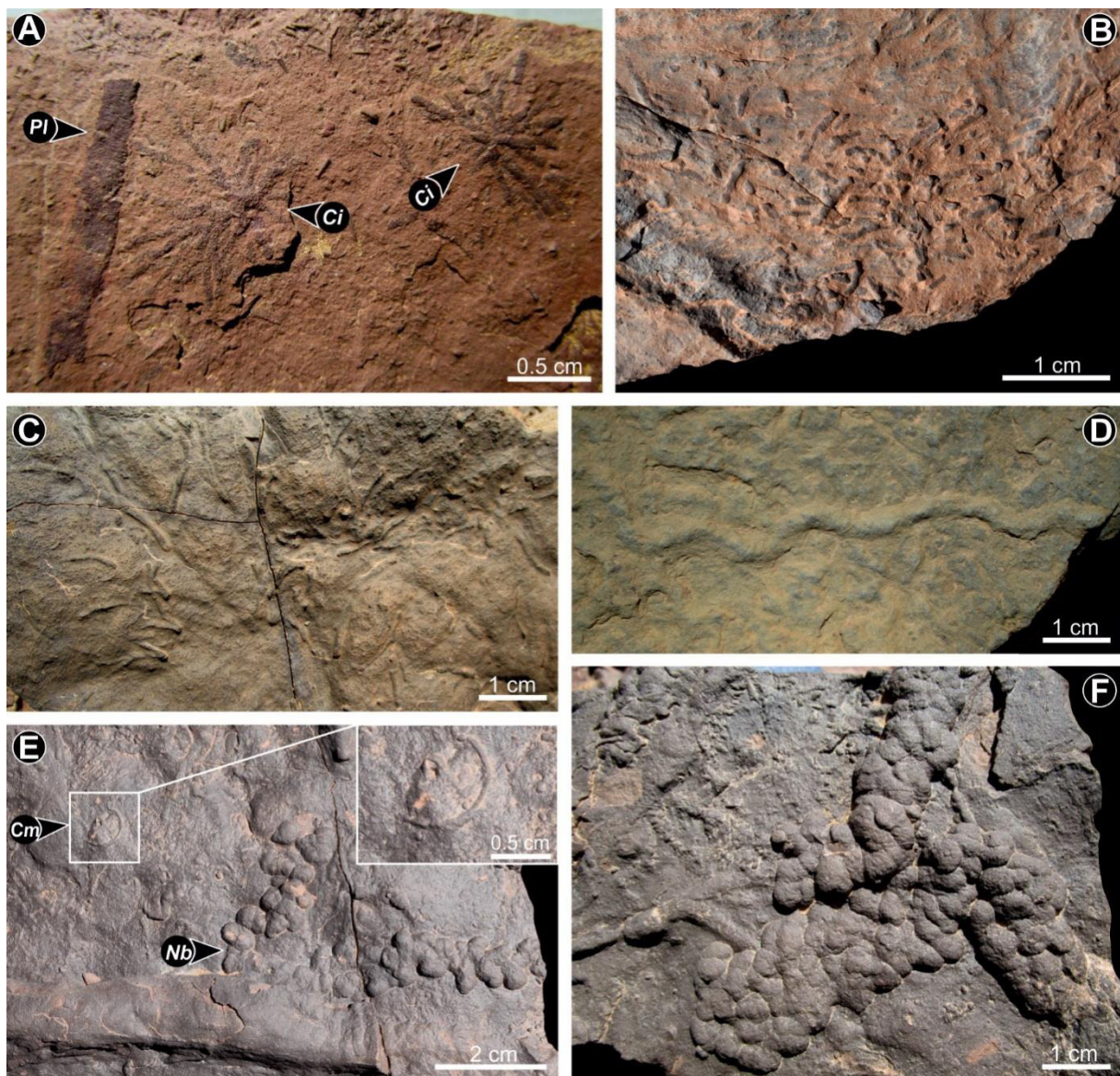


Fig. 41. Traces fossiles du Membre Marno-Calcaires médians. **A.** *Chondrites intricatus* (**Ci**), et *Planolites* isp. (**Pl**); **B.** *Chondrites* isp. **C.** *Chondrites* cf. *targionii*; **D.** *Cochlichnus* isp.; **E.** *Neonereites biserialis* (**Nb**), et *Circulichnis* cf. *montanus* (**Cm**); **F.** *Neonereites multiserialis*.

Traces fossiles	Catégories éthologiques	Classification stratinomique	Occurrence	Nombre des spécimens
<i>Chondrites intricatus</i>	<i>Fodinichnia/Chemichnia/Agrichnia</i>	Epirelief	MMM	4
<i>Chondrites</i> isp.	<i>Fodinichnia/Chemichnia/Agrichnia</i>	Epirelief	MMI/MMM	7
<i>Chondrites</i> cf. <i>targionii</i>	<i>Fodinichnia/Chemichnia/Agrichnia</i>	Epirelief/Plein relief	MMM	3
<i>Circulichnis</i> cf. <i>montanus</i>	<i>Fodinichnia</i>	Hyporelief	MMM	1
<i>Cochlichnus</i> isp.	<i>Fodinichnia/ Pascichnia/ Repichnia</i>	Epirelief	MMM	3
<i>Neonereites biserialis</i>	<i>Pascichnia</i>	Hyporelief	MMM	5
<i>Neonereites multiserialis</i>	<i>Pascichnia</i>	Hyporelief	MMM	2
<i>Nereites</i> isp.	<i>Repichnia/ Pascichnia/ Fodinichnia</i>	Epirelief	MMM	10
<i>Palaeophycus</i> isp.	<i>Domichnia</i>	Epirelief	MMM	6
<i>Planolites</i> isp.	<i>Pascichnia</i>	Epirelief	MMM	2
<i>Thalassinoides</i> isp.	<i>Domichnia/ Fodinichnia</i>	Hyporelief	MMI/MMM	11
<i>Zoophycos</i> aff. <i>cauda-galli</i>	<i>Fodinichnia</i>	Plein relief	MMM	19
<i>Zoophycos</i> isp. A	<i>Fodinichnia</i>	Plein relief	MMI/MMM	17

Tabl. 2. Enregistrement des traces fossiles de la Formation de Chefar El Ahmar, avec leur éthologie respective, classification stratinomique, occurrence dans des unités stratigraphiques et le nombre de spécimens pour chaque ichnotaxon. Abréviation : MMI: Membre Marno-Calcaires inférieurs; MMM: Membre Marno-Calcaires médians; MMS: Membre Marno-Calcaires supérieurs.

Discussion: Les terriers étudiés ici sont caractérisés par des tunnels primaires à ramification successive et à angle aigu, légèrement incurvés, qui sont les éléments les plus diagnostiques de *C. targionii* (Fu, 1991; Uchman, 1999).

Les *Chondrites* sont des traces très communes, décrites dans une large gamme de lithologie (dépôts silicoclastiques et carbonatés) et d'environnements (milieux marins peu profonds et profonds), typiques des environnements dysoxiques stables (Ekdale & Mason, 1988; Seilacher, 1990; Fu, 1991; Bromley, 1996). Elles caractérisent également les sédiments marins profonds et bien oxygéné (Ekdale & Bromley, 1983). Ethologiquement, les *Chondrites* restent encore ambigus, ce qui donne lieu à un certain nombre de modèles de comportement pour expliquer sa forme distinctive (Seilacher, 1990; Fu, 1991; Głuszek, 1998). Cependant, selon Baucon *et al.* (2020), les producteurs construisent des *Chondrites* principalement pour : (1) recherche de nourriture dans les sédiments (*fodinichnion*); (2) fournir aux symbiotes des agents chimiques (*chimichnion*); et (3) la culture et l'ingestion de bactéries (*agrichnion*). Cet ichnotaxon a été considéré comme l'action d'animaux vermiformes se nourrissant de la boue (Richter, 1931). Les candidats suspects sont : annélides (Bromley, 1996; Hertweck *et al.*, 2007), vers sipunculoïdes qui se nourrissent de détritus (Simpson, 1956; Ferguson, 1965) ou bivalves chimiosymbiotiques (Seilacher, 1990; Fu, 1991). Cet ichnogenre est principalement enregistré depuis le Cambrien à l'Holocène (Crimes, 1992; Zhao & Tong, 2010; Baucon *et al.*, 2020).

Ichnogenre *Circulichnis* Vialov, 1971

Remarques: *Circulichnis* est un ichnogenre monospécifique avec une large gamme environnementale (Pickerill, 1994; Buatois *et al.*, 1998; McCann & Pickerill, 1988). Selon l'art. 33.2 du Code International de la Nomenclature Zoologique (ICZN), Keighley & Pickerill (1997), ont proposé de corriger le nom ichnogénérique original de *Circulichnis* en *Circulichnus* en raison de sa terminaison incorrecte. Cependant, *Circulichnis* a été à l'origine défini par Vialov (1971, p. 91) et, selon Uchman & Rattazzi (2019), *Circulichnus* n'est pas recommandé pour une utilisation ultérieure et représente un synonyme junior de *Circulichnis* Vialov, 1971.

***Circulichnis* cf. *montanus* Vialov, 1971 (Fig. 41E)**

Description: Il s'agit d'une trace annulaire incomplète, lisse, circulaire à légèrement elliptique, dont le diamètre du terrier est d'environ 1 mm et le diamètre total de la structure est

de l'ordre de 10 mm. Le remplissage du terrier est identique à l'encaissant, il est préservé en hyporelief positif et rarement enregistré dans les bancs gréseux du membre médian de la Formation de Chefar El Ahmar. Cette trace est associée avec *Neonereites biserialis* et *N. multiserialis*.

Discussion: *Circulichnis* a probablement été produit par des organismes vermiformes au moment de nourriture (Pickerill & Keppie, 1981; Fillion & Pickerill, 1984). Uchman & Rattazzi (2019) ont proposé un nouveau modèle comportemental : ils considèrent *Circulichnis* comme un terrier d'exploration ; le producteur s'est déplacé à travers la couche sous-jacente de sédiments pour l'exploitation de nutriments pour vérifier son utilité d'alimentation. Les auteurs se réfèrent à plusieurs taxons de polychètes dans des sédiments marins et aux oligochètes dans des sédiments continentaux (Uchman & Rattazzi, 2019). Cet ichnogenre est largement distribué dans divers types de roches sédimentaires marines (Fillion & Pickerill, 1984; McCann & Pickerill, 1988), mais il est également enregistrée dans des environnements non marins (Buatois & Mángano, 1993).

Ichnogenre *Cochlichnus* Hitchcock, 1858

Remarque: Cet ichnotaxon a été discuté par Elliott (1985), Fillion & Pickerill (1990), Głuszek (1995), et Buatois *et al.* (1997).

Cochlichnus isp. (Fig. 41D)

Description: C'est un terrier horizontal lisse, non ramifié, simple, non doublé, régulièrement à irrégulièrement courbé et sinueux. Il est conservé au sommet, sur la surface supérieure du banc en position d'éporelief convexe. Sur le plan transversal, le terrier est représenté par une section circulaire ; la longueur est de 100 mm et le diamètre de 4 à 5 mm. Le remplissage du terrier est identique à la roche hôte. Cette trace est rarement préservée dans la partie médiane de la Formation de Chefar El Ahmar.

Discussion: *Cochlichnus* s'étale du Précambrien à l'Holocène (Fillion & Pickerill, 1990) avec une large gamme environnementale, enregistré depuis les milieux marins peu profonds (ichnofaciès à *Cruziana*) (Webby, 1970), au milieux marins profonds (Książkiewicz, 1977) et même lacustres (ichnofaciès à *Mermia*) (Moussa, 1970; Metz, 1987; Lucas & Lerner, 2005). Elle est communément interprétée comme une trace fossile de nourriture, de pacage ou de locomotion (Buatois *et al.*, 1997). D'après Moussa (1970), et Metz (1987), un organisme

vermiforme (e.g., nématode) est généralement le producteur le plus typique de cette trace. Cependant, [Hakes \(1976\)](#), a suggéré des annélides comme de potentiels producteurs, et à de larves d'insectes marines et continentales par [Metz \(1992\)](#), et [Uchman et al. \(2004\)](#).

Ichnogre *Neonereites* [Seilacher, 1960](#)

Remarques: La taxonomie de l'ichnogre *Neonereites* a été largement discutée dans la littérature et reste controversée jusqu'à présent. D'après [Seilacher & Meischner \(1964\)](#), [Chamberlain \(1971\)](#), [Rindsberg \(1994\)](#), et [Uchman \(1995\)](#), cet ichnotaxon représente des variantes de préservation de *Nereites*. Cependant, d'autres auteurs ([Hakes, 1976](#); [Fillion & Pickerill, 1990](#); [Crimes & McCall, 1995](#); [Orr & Pickerill, 1995](#); [Orr et al., 1996](#)) préfèrent et favorisent l'hypothèse de deux ichnogres bien distincts. Le débat sur ces deux ichnogres n'est toujours pas complètement résolu. Le long de ce manuscrit, la deuxième hypothèse est soutenue pour éviter la confusion ichnotaxonomique.

***Neonereites biserialis* [Seilacher, 1960](#) (Fig. 41E)**

Description: Il s'agit d'une trace à aspect de chaînette horizontale, avec un trajet courbé, légèrement court et droit. Elle est faite d'une rangée bisériée de boutons sphériques alternés, représentant apparemment des pelotes fécales. La longueur de la trace atteint 7 cm, et environ 1 cm de large. Elle est préservée exclusivement en hyporelief positif dans les bancs gréseux de la partie supérieure de la formation étudiée.

Discussion: La distinction entre les différentes ichnoespèces de *Neonereites* est basée sur le nombre de rangées de pelotes sphériques. C'est le résultat d'un organisme fouisseur endogène ([Bouchemla et al., 2020](#)). Le terrier montre principalement deux rangées de pelotes sub- à sphériques alternées. Ce spécimen est attribué et décrit comme *N. biserialis*, il ressemble aux spécimens décrits par [Bouchemla et al., 2020](#) (Fig. 9C).

***Neonereites multiserialis* [Pickerill & Harland, 1988](#) (Fig. 41F)**

Description: Cette ichnoespèce diffère de la précédente par la présence de trois ou plusieurs rangées de pelotes alignées. Elle se présente sous forme d'une chaînette horizontale et incurvée de plusieurs centimètres de long avec une largeur variable, mais n'excède jamais 3 cm. Cette trace est préservée en hyporelief convexe, en association avec *Neonereites biserialis* et *Circulichnis cf. montanus*.

Discussion: Par opposition à *N. biserialis* le spécimen décrit est attribué à *N. multiserialis* en raison de ses caractéristiques morphologiques, qui présentent plusieurs rangées de pelotes sub- à sphériques disposées en trois rangées ou plus.

Neonereites est considéré soit comme un terrier endogène, soit une piste d'un organisme benthique, très probablement un ver polychète (Fillion & Pickerill, 1990; Bendella *et al.*, 2011). Il s'agit d'une catégorie de traces caractéristiques des milieux marins profonds (Chamberlain & Clark, 1973; Uchman, 1995), mais elles sont également signalées dans des milieux marins peu profonds (e.g., Narbonne, 1984; Bendella *et al.*, 2011; Bouchemla *et al.*, 2020). Cette trace est signalée depuis le Protérozoïque supérieur jusqu'à l'Éocène (Pickerill, 1991).

Ichnogre *Nereites* McLeay, 1839

Remarques: De nombreuses ichnoespèces de *Nereites* ont été décrites dans la littérature et sont maintenant considérées comme des variantes de préservation de quelques ichnoespèces (Uchman, 1995; Mángano *et al.*, 2000). Cependant, certains ichnotaxons sont considérés comme un synonyme junior de *Nereites*, tels que *Helminthoida*, *Scalarituba* et *Neonereites*. Ces ichnogènes sont parfois signalés et utilisés comme synonymes (e.g., Pemberton *et al.*, 2001; Bouchemla *et al.*, 2020, 2021). Dans la Formation de Chefar El Ahmar, les *Nereites* sont des ichnotaxons très communs dans le membre médian, et présentent parfois des pistes très longues, continues et bien conservées.

Nereites isp. (Fig. 42A)

Description: Il s'agit d'une trace horizontale, irrégulière en méandre, comprenant un sillon médian (dépression) en forme de ruban de 3-4 mm de large. Cette dépression est entourée des deux côtés par un sédiment réélaboré, donnant l'aspect de petits lobes réguliers, étroitement espacés, ovales ou circulaires. La trace est caractérisée par des longueurs variables de quelques centimètres à plusieurs dizaines de centimètres. Elle caractérise la partie supérieure (épirelief) des bancs calcaires ou/et calcaires gréseux. *Nereites* isp. est enregistrée dans la partie médiane du deuxième membre de la Formation de Chefar El Ahmar, elle est en association avec les ichnotaxons *Cochlichnus* isp., *Palaeophycus* isp. et *Zoophycos*.

Discussion: Le groupe de *Nereites* (Chamberlain & Clark, 1973) ou nereitids *sensu* Seilacher (2007), est composé de nombreuses traces fossiles à trajet sinueux (Uchman, 1995). Les

ichnofossiles synonymes et appartenant à ce groupe sont généralement représentés par : *Nereites*, *Helminthoidea*, *Phyllocytes*, *Scalartituba*, *Palaeohelminthoidea* et *Neonereites*. La distinction entre ces ichnotaxons est axée principalement sur la zone réélaborée et remblayée (*backfilled area*), l'alternance du ménisque et le comportement des différents organismes responsables (Chamberlain, 1980). Cependant, selon ce même auteur et en se basant sur la différence dans la structure médiane occupant la dépression, seulement les ichnogènes *Nereites* et *Scalartituba* sont des synonymes valides et ils sont maintenus dans ce groupe. Les autres ichnotaxons sont souvent considérés comme des ichnogènes séparés dans la littérature (e.g., Crimes & McCall, 1995; Orr & Pickerill, 1995; Orr *et al.*, 1996).

Nereites a été interprété comme une trace de locomotion, de pacage (*pascichnia*, *grazing trace*) et de nourriture (Seilacher, 1983, 1986; Orr, 1995; Mángano *et al.*, 2000). L'organisme potentiel des *Nereites* reste encore incertain, mais vraisemblablement une sorte d'animal vermiforme, probablement un entéropeuste (e.g., Seilacher, 1983, 1986; Devera, 1989; Rindsberg, 1994; Orr, 1995; Mángano *et al.*, 2000). Les arthropodes sont également considérés comme des producteurs potentiels des *Nereites* (Rindsberg & Martin, 2003; Martin & Rindsberg, 2007). Cet ichnofossile est généralement interprété comme un élément typique des environnements marins profonds (ichnofaciès à *Nereites*) (Seilacher, 1964, 1977; Uchman 1995, 1998 ; Bendella et Ouali Mehadji, 2014). Cependant, il est également signalé dans les environnements de plateforme continentale faisant partie de l'ichnofaciès à *Cruziana* (Garcia Ramos, 1976; Crimes & Germs, 1982; Bendella *et al.*, 2011; Bouchemla *et al.*, 2020, 2021). *Nereites* est connu du Cambrien (e.g., Aceñolaza & Alonso, 2001) à l'Holocène (Wetzel, 2002).

Ichnogène *Palaeophycus* Hall, 1847

Remarques: Cet ichnogène a été discuté et révisé par Keighley & Pickerill, 1995; Pemberton & Frey (1982). Cependant, la distinction entre *Palaeophycus* et *Planolites* est faite par Keighley & Pickerill (1995), ils suggèrent que la doublure du terrier devrait être considérée comme un paramètre significatif sur le plan ichnogénérique. Ils considèrent que l'absence de la doublure est un critère distinctif des *planolites*. Sa présence permet la reconnaissance des *Palaeophycus*.

***Palaeophycus* isp.** (Fig. 42B)

Description: Il s'agit d'un terrier simple, horizontal, non-branchu, subcylindrique, droit à légèrement courbé et à paroi doublée. Il présente des dimensions variables : le diamètre est de 1 cm, la longueur observable de la trace est d'environ 10 cm. Le remplissage du terrier est identique à l'encaissant, il est généralement préservé en épirelief des faciès gréseux, rarement à la semelle (hyporelief) des faciès carbonatés. Cet ichnotaxon est très commun dans le membre médian de la Formation de Chefar El Ahmar.

Discussion: *Palaeophycus* est considéré comme une forme eurybathique (Pemberton & Frey, 1982), interprétée comme un terrier de vers polychètes (Uchman, 1995; Tchoumatchenco & Uchman, 2001), attribuée également à des vers prédateurs (Pemberton & Frey, 1982). Il est enregistré depuis le Cambrien jusqu'à l'actuel.

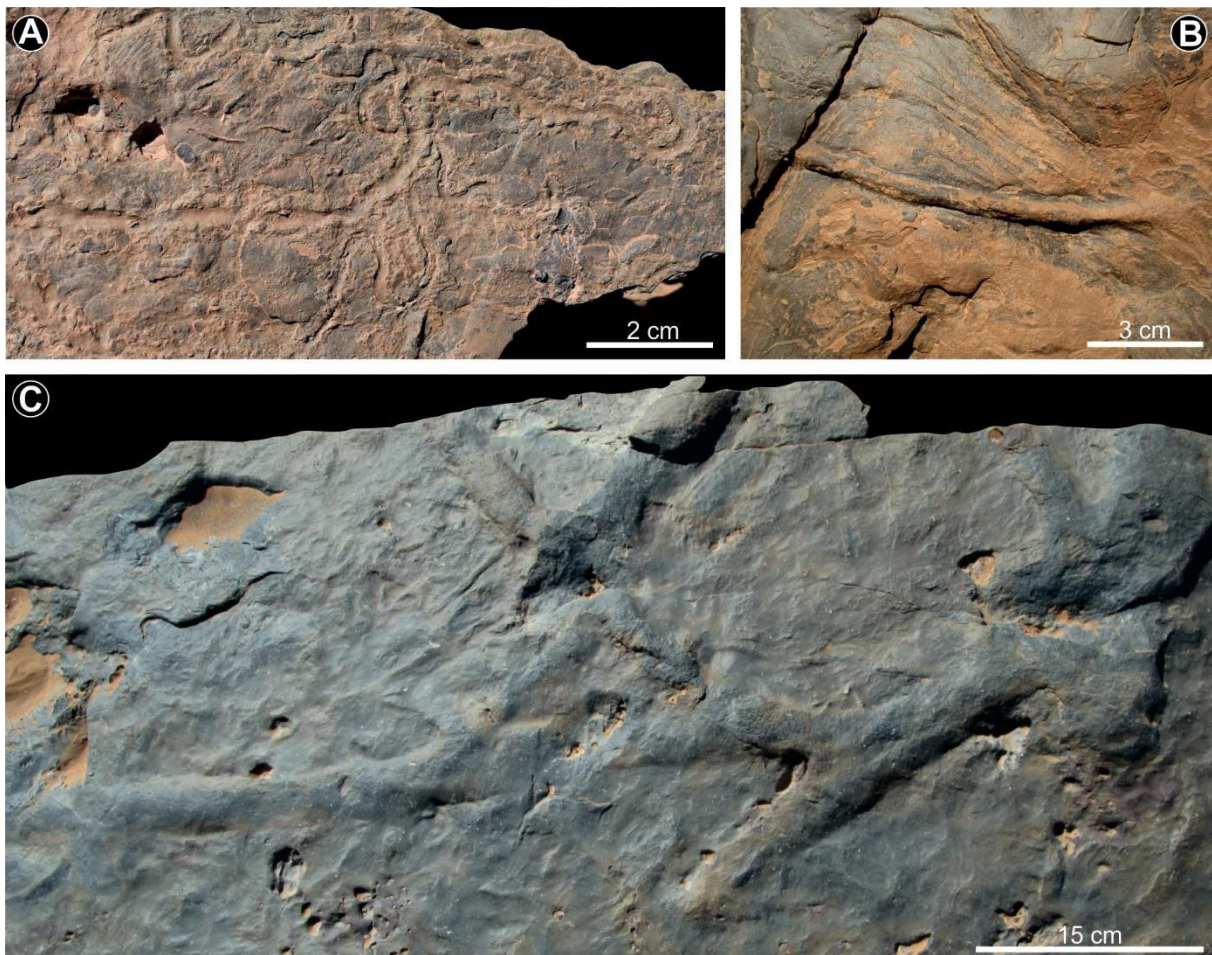


Fig. 42. Traces fossiles du Membre Marno-Calcaires médians. A. *Nereites* isp.; B. *Palaeophycus* isp.; C. *Thalassinoides* isp.

Ichnogre *Planolites* Nicholson, 1873

Remarque: La diagnose proposée par Pemberton & Frey (1982), a été modifiée par Fillion & Pickerill (1990), afin de mieux différencier les ichnogènes proches et ressemblants aux *Planolites*.

***Planolites isp.* (Fig. 41A)**

Description: Il s'agit d'un petit terrier horizontal, simple, non ramifié, cylindrique à subcylindrique. Il est marqué par l'absence de double paroi, il est droit à légèrement incurvé, ayant une longueur de 30 mm, et 5 mm de diamètre. Le terrier est activement rempli de sédiments, de couleur et/ou de lithologie différente de celle de l'encaissant. Il est rare dans la formation étudiée, lorsqu'il est présent il s'associe avec les *Chondrites*, et il est préservé en position épichniale.

Discussion: Le terrier est interprété comme le résultat des activités de nourritures d'animaux mobiles tels que les polychètes endobenthiques ou d'autres organismes vermiformes (Chamberlain, 1971; Häntzschel, 1975; Pemberton & Frey, 1982; Fillion & Pickerill, 1990; Uchman, 1995). Les *Planolites* sont signalés dans des environnements à bathymétrie variable, il s'échelonne depuis le Précambrien jusqu'à l'actuel.

Ichnogre *Thalassinoides* Ehrenberg, 1944

Remarques: Cette trace est représentée par un terrier ramifié tridimensionnel, de diamètre variable. Fürsich (1973); Ekdale, (1992); Schlirf (2000) et El-Sabbagh *et al.* (2017) ont largement discuté les problèmes ichnotaxonomiques de cet ichnogre.

***Thalassinoides isp.* (Fig. 42C)**

Description: C'est un système du terrier en position hypichniale, formé par des tunnels essentiellement horizontaux, lisses, ramifiés, elliptiques à aplatis. Il a des branches en forme de «Y», et le remplissage est identique à l'encaissant. Le terrier mesure 10 cm de diamètre avec une longueur variable (50-70 cm). Cette trace est commune dans le membre médian de la Formation de Chefar El Ahmar, généralement en association avec les *Zoophycos* dans les trois niveaux repères (NZ1, NZ2 et NZ3).

Discussion: *Thalassinoides* est interprété comme une structure d'habitation et de nourriture des crevettes thalassinidiennes, en particulier des callianassidés (Knaust, 2017). Elle est

caractéristique des environnements marins peu profonds et bien oxygénés (Palmer, 1978; Archer & Maples, 1984; Frey *et al.*, 1984; Mángano & Buatois, 1991; El-Sabbagh *et al.*, 2017; Vinn *et al.*, 2020), mais est également signalée dans des environnements profonds (Uchman & Tchoumatchenco 2003; Wetzel *et al.*, 2007; Bendella & Ouali Mehadji, 2014). Cependant, les terriers étudiés et leurs dimensions assez important témoignent à la faveur d'une grande disponibilité de taux d'oxygène (El-Sabbagh *et al.*, 2017; présent travail). Elle est connue depuis le Cambrien (Wang *et al.*, 2019) à l'Holocène (Curran & Frey, 1977).

Ichnogénre *Zoophycos* Massalongo, 1855

Remarques: *Zoophycos* a probablement été créé par un animal qui se nourrit de la boue des fonds marins, et qui exploite un substrat de type *softground* riche en nutriments (Uchman, 1995, 1998; Olivero, 2003). Il a été attribué à un organisme semblable à un ver tels que : sipunculoïdes, polychètes, hémichordés et arthropodes (Wetzel & Werner, 1981; Ekdale & Lewis, 1991; Olivero, 2003). Cependant, plusieurs modèles ont été proposés pour expliquer et comprendre le comportement du producteur de *Zoophycos*, mais malheureusement il reste encore non résolu et débattu jusqu'à présent, donnant naissance par conséquence à plusieurs modèles éthologiques (voir premier chapitre pour le détail des modèles proposés).

***Zoophycos* aff. *cauda-galli* Vanuxem, 1842 (Fig. 43A-D)**

Description: Il s'agit d'un terrier préservé en position endichniale, le remplissage est généralement de même couleur et de même nature lithologique que l'encaissant. La trace se présente généralement en forme de «U», parfois même un peu asymétrique et sans aucun tube marginal proéminent. Elle a un contour lobé et sa partie distale est fortement élargies. La largeur des lobes est d'environ 15 à 20 cm, alors que la longueur de la trace entière est > 30 cm. Elle est marquée par des lamelles primaires fines et régulières d'environ 2 à 3 mm d'épaisseur, avec une absence totale des lamelles secondaires.

Occurrences: *Zoophycos* aff. *cauda-galli* caractérise surtout le deuxième et le troisième niveaux repères à *Zoophycos* (NZ2 et NZ3), sans aucune différence majeure (mode de préservation et dimensions des spécimens).

Discussion: Les spécimens étudiés sont similaires à *Z. cauda-galli* par la forme générale de la trace, les dimensions du *spreite* et les lamelles primaires. Des ichnoespèces similaires à celles de la Formation Chefar El Ahmar sont signalées par Vanuxem, 1842 et Song *et al.*

(2016). Le premier dans le Groupe Hamilton de New York et Ohio (USA) d'âge Dévonien (Vanuxem, 1842: pp. 128-129, fig. 30), le seconds dans la Formation de Taiyuan d'âge Permien inférieur en Chine (Song *et al.*, 2016). En Algérie, ce spécimen a déjà été signalé précédemment dans la Formation de Mélah d'âge Jurassique moyen (Mekki *et al.*, 2019).

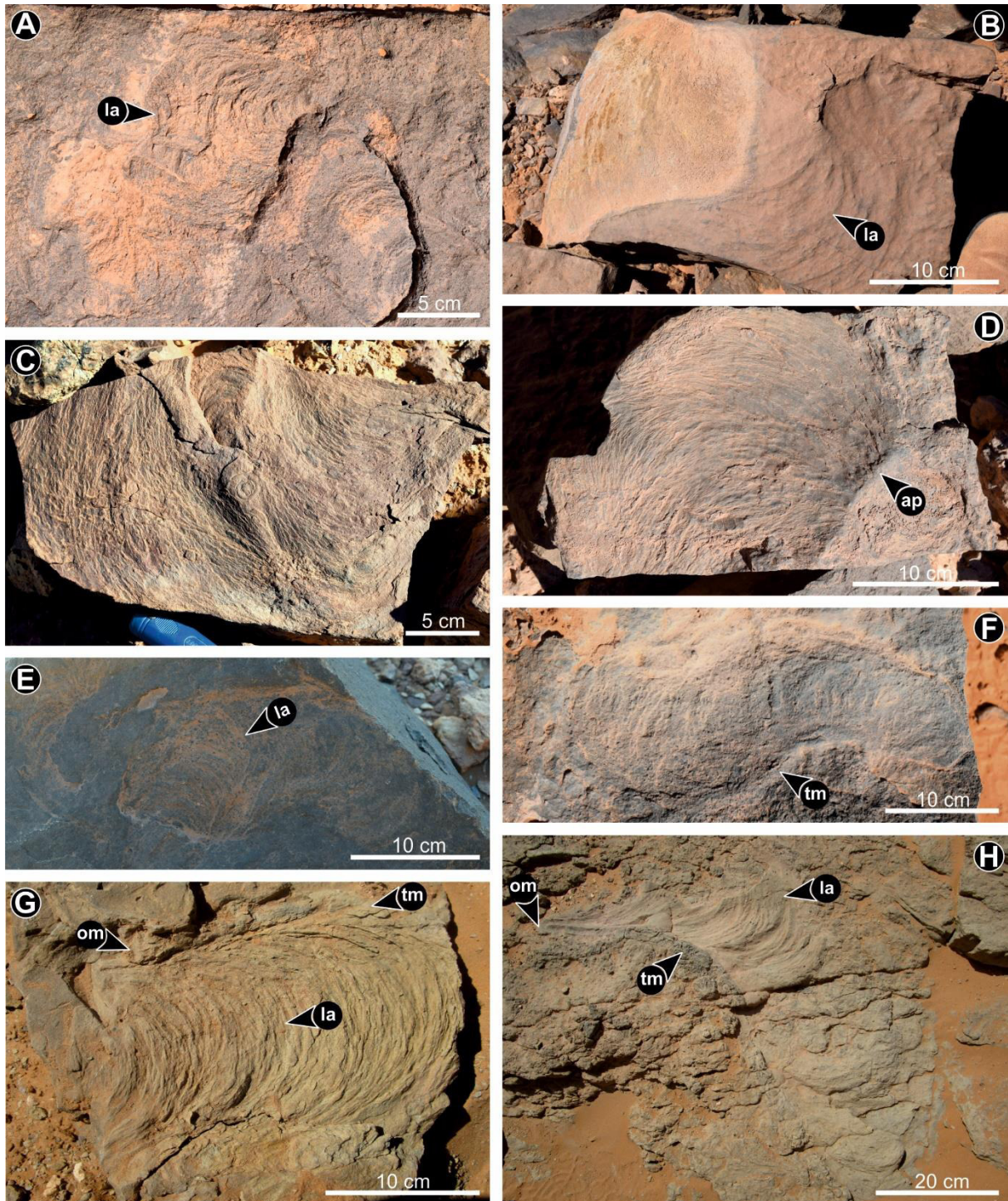


Fig. 43. Différents spécimens de *Zoophycos* décrits dans la Formation de Chefar El Ahmar. A-D. *Zoophycos* aff. *cauda-galli* Vanuxem, 1842; A. B. D. Niveau 3, C. Niveau 2. E-H. *Zoophycos* isp. A; E. F. Niveau 3, G. H. Niveau 1. ap: apex, la: lamelle, tm: tube marginal, om: ouverture du tube marginal.

Zoophycos isp. A (Fig. 43E-H)

Description: C'est un terrier préservé en position endichniale avec un *spreite* sub-hélicoïdal, de couleur et de granulométrie identique à l'encaissant. La trace se présente en forme de «U», de longueur plus importante que la largeur. Elle est caractérisée par un contour lobé, droit à incurvé, présentant des lamelles primaires. Elles sont bien développées, plus ou moins régulières d'environ 3 à 5 mm d'épaisseur, les lamelles secondaires sont absentes. Les lobes sont entourés d'un tube marginal proéminent, pointu vers le haut (au niveau de l'ouverture). Les différents spécimens présentent des diamètres variables de ce tube, d'environ 1 à 1,9 cm en moyenne. La longueur maximale de la trace est > 60 cm.

Occurrence: Premier et troisième niveaux repères à *Zoophycos* (NZ1 et NZ3). La morphologie et le mode de préservation des spécimens dans ces deux niveaux repères sont identiques. Cependant, les traces dans le premier niveau (NZ1) ont tendance à être plus grandes que celles du troisième niveau (NZ3).

Discussion: Les spécimens décrits ressemblent à *Z. aff. cauda-galli* par l'absence de lamelles secondaires. Toutefois, *Zoophycos isp. A* présente un tube marginal proéminent et des lobes beaucoup plus étroits. De plus, ce spécimen a toujours des lobes droits à incurvés tandis que les lobes de *Z. aff. cauda-galli* sont souvent larges et incurvés. Ces ichnoespèces se présentent sous deux morphotypes bien distincts : le premier avec un tube marginal en «U» et le deuxième avec un tube marginal en «J».

E. Ichnofabrique, ichnométrie et tiering

Ces trois paramètres sont définis par la composition, l'occurrence, l'abondance et la diversité de la taille des ichnofossiles (en particulier l'ichnométrie), la profondeur d'enfouissement des *Zoophycos* et les relations induites par le recoupement des traces fossiles. Le concept d'ichnofabrique comprend tous les aspects de la texture et de la structure interne des sédiments qui résultent de la bioturbation à toutes les échelles (Bromley, 1994). Il en résulte alors d'un large spectre de texture en fonction des stratégies de colonisation et les styles de *tiering* induits par les organismes perturbateurs de sédiments, les conditions physico chimiques et écologiques de l'environnement.

L'indice de bioturbation (BI) est appliqué pour les trois niveaux à *Zoophycos* de la Formation de Chefar El Ahmar, afin de reconstituer les conditions paléoenvironnementales régnautes

pendant leurs mises en place. L'intensité de la bioturbation est estimée à l'aide de l'échelle établit par Taylor & Goldring (1993), et Taylor *et al.* (2003) (Tabl. 3). Ces auteurs identifient et caractérisent des faciès qui reflètent des stratégies, des styles de colonisation et des styles de *tiering* d'organismes soumis à des conditions paléoécologiques différentes. Dans le cas des communautés endobenthiques, le taux de bioturbation diminue généralement avec la profondeur. Un sédiment totalement bioturbé suggère un taux faible de sédimentation. Une bioturbation faible implique des facteurs stressants. Le zéro sur échelle de Taylor *et al.* (2003), suggère une absence totale de toute activité endobenthique. Il peut également s'agir de non conservation des traces au moment d'une sédimentation rapides (e.g., dépôts sous l'effet des tempêtes).

Dans le secteur d'étude, la taille des *Zoophycos* est considérablement variable, les spécimens de grandes dimensions sont enregistrés dans le premier niveau repère à *Zoophycos* (NZ1). Il est dominé par des formes plus larges avec des *spreites* en «U» et en «J». Ces formes diminuent considérablement de taille, avec ou sans tube marginal au troisième niveau repères (NZ3). De plus, les trois (3) niveaux montrent une diminution progressive de dimensions des paramètres ichnométriques (Tabl. 4), ce qui, devrait être probablement lié aux différents stades ontogéniques des organismes responsables. Ceci peut également témoigner de l'hétérogénéité des conditions paléoenvironnementales (McIlroy, 2007b).

L'ichnodiversité est plutôt faible dans les niveaux repères, caractérisée par les ichnogenres *Zoophycos-Thalassinoides-Chondrites* dans le premier niveau (NZ1); *Zoophycos-Chondrites-Thalassinoides-Planolites* dans le deuxième niveau (NZ2); et finalement par *Zoophycos-Nereites-Thalassinoides* dans le troisième niveau.

1. Premier niveau repère à *Zoophycos* (NZ1): Dans ce niveau, les *Zoophycos* isp. sont considérés comme les trace fossiles les plus abondantes, présentant des *spreites* arqués en «U» et en «J» avec une longueur moyenne dépassant 30 cm. Ces spécimens sont caractérisés par des lamelles primaires nettes avec un diamètre robuste du tube marginal (voir Fig. 43G-H) (entre 1,5 et 1,9 cm en moyenne). La distance entre ces lamelles est d'environ 4 mm, avec une pénétration moyenne dans le sédiment est de 3 cm. En outre, certains *Thalassinoides* isp. et *Chondrites* isp. sont observés en association avec les *Zoophycos*. Ce niveau est caractérisé par un indice de bioturbation global élevé, atteignant le degré 4 sur l'échelle de Taylor *et al.* (2003), reflétant une intensité de la bioturbation variable entre 61-90%. Ce taux reflète probablement de très bonnes conditions paléoécologiques (e.g., bonne oxygénation, taux de

sédimentation faible et disponibilité de matières nutritives) (Taylor & Goldring, 1993; Taylor *et al.* 2003), permettant le développement de spécimens de larges et denses *Zoophycos*.

2. Deuxième niveau repère à *Zoophycos* (NZ2): L'association d'ichnofabrique dans ce niveau, consiste principalement en *Zoophycos* aff. *cauda-galli* avec d'autres spécimens isolés en forme de «J». Contrairement à ce dernier, tous les spécimens de *Zoophycos* sont marqués par l'absence du tube marginal, mais en revanche, les lamelles primaires sont bien nettes. La longueur moyenne des *spreites* est considérable (27 cm). Avec les *Zoophycos*, les *Chondrites* sont les traces fossiles les plus abondantes. Ils se présentent comme des structures ramifiées arboriformes, recoupant parfois les *Zoophycos*. Les *Planolites* et les *Thalassinoides* sont très rares. Ce niveau renferme des *Zoophycos* moins abondants relativement au NZ1.

Le deuxième niveau repère à *Zoophycos* (NZ2), d'âge Eifélien, est caractérisé par : (i) réduction considérable de l'intensité de bioturbation, estimée entre 5 et 30% (degré 1 à 2 de l'échelle de Taylor & Goldring (1993); (ii) bancs riches en *Chondrites* en association avec les *Zoophycos* ; (iii) faible développement des *Zoophycos*, caractérisés par des tubes marginaux distinctifs (Fig. 44D); (iv) l'abondance des ostracodes de *Metacopina* soulignant un environnement néritique distal, légèrement hypoxique et calme (Casier, 1985; Maillet *et al.*, 2013). Pendant l'Eifélien, ces strates marquent un changement brutal souligné par une élévation significative du niveau marin (Tandjaoui-Arif, 2014). Elles se déposent pendant et suggèrent des conditions environnementales dysoxiques et stressantes.

3. Troisième niveau repère à *Zoophycos* (NZ3): Cet ichnofabrique est marqué par des *Zoophycos* de taille moyenne, préservés à la surface supérieure du banc (*epichnia*). Elles sont représentées principalement par *Zoophycos* aff. *cauda-galli*, associés avec d'autres formes de petite taille. Elles ont des lobes en forme de «U» plus étroits, droits, parfois incurvés, présentant des lamelles claires. La distance entre les lamelles est d'environ 1,5 mm en moyenne, le tube marginal est proéminent de 0,6 cm de diamètre. La profondeur de pénétration dans le sédiment est d'environ 1,1 cm ; illustrant ainsi, un *tiering* moins profond. Les *Zoophycos* de taille moyenne montrent des *spreites* plus petits, indiquant un substrat carbonaté cohérent incompatible pour la conservation de trace fossiles de grande taille.

Classification	% de Bioturbation	Degré
Pas de bioturbation	0	0
Bioturbation clairsemée: stratification distincte, peu de traces discrètes et/ou structures d'échappement	1-5	1
Bioturbation faible: stratification distincte, faible densité des traces, et souvent une abondance des structures d'échappement	6-30	2
Bioturbation modérée: limites nettes de stratification, traces discrètes et rare recouplement	31-60	3
Bioturbation élevée: limites indistinctes de stratification, densité élevée des traces avec des recouplements communs	61-90	4
Bioturbation intense: stratification complètement perturbée; remaniement limité en raison de surimpression répétée	91-99	5
Bioturbation complète: sédiment remanié en raison de surimpression répétée	100	6

Tabl. 3. Indice de Bioturbation (BI) basé sur la quantité de remaniement par rapport au fabrique sédimentaire originel (d'après Taylor & Goldring, 1993).

Niveaux à <i>Zoophycos</i>	Ichnotaxons de <i>Zoophycos</i>		Diamètre moyen du tube marginal (cm)	Profondeur moyenne de pénétration (<i>tier</i>) (cm)	Largeur moyenne du <i>spreite</i> (cm)	Longueur moyenne du <i>spreite</i> (cm)	Distance entre les lamelles (mm)	Trace fossiles associées
NZ1	<i>Z. aff. cauda-galli</i>		-	-	-	-	-	<i>Thalassinoides</i> , <i>Chondrites</i> .
	<i>Zoophycos</i> isp. A	Forme en 'U'	1.5	2.8	10.5	27	2	
		Forme en 'J'	1.9	3	16	45	4	
NZ2	<i>Z. aff. cauda-galli</i>		-	2.6	15.7	27.4	1.9	<i>Thalassinoides</i> , <i>Chondrites</i> , <i>Planolites</i>
	<i>Zoophycos</i> isp. A	Forme en 'U'	-	-	-	-	-	
		Forme en 'J'	1.5	1.6	13	30.1	2.5	
NZ3	<i>Z. aff. cauda-galli</i>		-	2.3	11.5	23.7	1.6	<i>Thalassinoides</i> , <i>Nereites</i> .
	<i>Zoophycos</i> isp. A	Forme en 'U'	0.6	1.1	7	16.5	1.5	
		Forme en 'J'	-	-	-	-	-	

Tabl. 4. Paramètres ichnométriques des ichnotaxons de *Zoophycos* et leurs traces fossiles associées le long des trois niveaux repères à *Zoophycos* dans la Formation de Chefar El Ahmar.

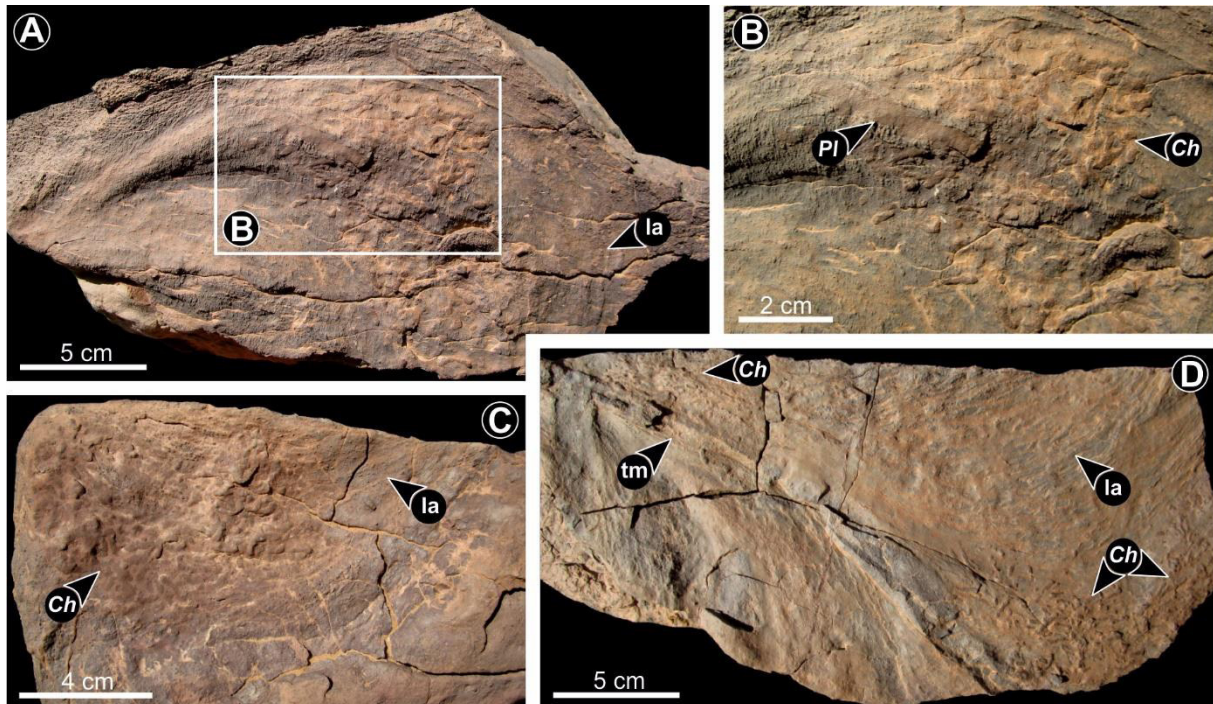


Fig. 44. A-D. Association et recoupement des *Planolites* isp. et *Chondrites* isp. avec les *Zoophycos* dans le deuxième niveau repère à *Zoophycos* (NZ2), provenant du Membre Marno-Calcaires Médiens. **Pl:** *Planolites* isp., **Ch:** *Chondrites* isp., **la:** lamelle, **tm:** tube marginal.

De plus, les spécimens de *Zoophycos* isp. (formes en «U») sont caractérisés par une largeur et une longueur de *spreites* inférieures, à celles des niveaux précédents, alors que les spécimens de *Z. aff. cauda-galli* présentent une taille similaire à celles du deuxième niveau repère à *Zoophycos*. Dans le même banc, *Zoophycos* coexistent avec les *Nereites* isp. ; qui sont très abondants dans ce niveau. Elles sont préservées en position épichniale comme des traces, bien continues, en se recoupent parfois. En outre, d'énormes systèmes de terriers en forme de «Y» de l'ichnogène *Thalassinoides* sont également observés à la semelle du banc, ce qui représente un *tiering* profond. A la lumière de ces données, le troisième niveau repère à *Zoophycos* est caractérisé par des facteurs paléoécologiques favorables par rapport au niveau précédent, permettant ainsi le développement des traces fossiles denses de nourriture et de pacage (*Zoophycos* et *Nereites*). Par conséquent, l'intensité de la bioturbation est estimée par une bioturbation globale modérée atteignant le degré 3 reflétant une intensité de bioturbation variable de 31 à 60%.

Certaines relations de recoupement entre les ichnotaxons de dimension variable (petits grands) (Fig. 44) peuvent être observées dans de ces trois niveaux repères à *Zoophycos* (e.g., *Zoophycos* sont généralement recoupés par des *Chondrites* isp., mais rarement par des *Chondrites* isp. et *Planolites* isp. tous ensemble). Cependant, tous ces ichnotaxons sont

concentrés dans la partie supérieure des bancs (i.e., les derniers centimètres). Par conséquent, la bioturbation des assemblages des traces fossiles est représentée principalement par des *tierings* moins profonds (Fig. 45), tandis que les traces les plus profondes comme *Thalassinoides* isp. sont rares et observés uniquement au troisième niveau (NZ3). C'est donc une conséquence des facteurs environnementaux (e.g., l'oxygène, la matière organique et la consolidation du substrat) qui ont régi la pénétration dans le sédiment (*tiering*) des communautés endobenthiques (Bromley, 1990, 1996).

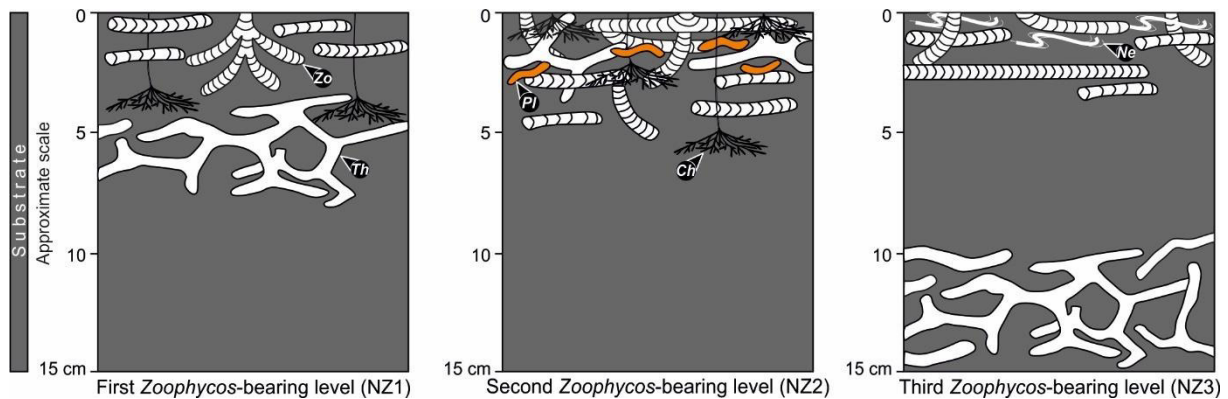


Fig. 45. Diagrammes de *tiering* des trois niveaux repères à *Zoophycos* (NZ) de la Formation de Chefar El Ahmar. **Zo:** *Zoophycos*, **Th:** *Thalassinoides*, **Pl:** *Planolites*, **Ch:** *Chondrites*, **Ne:** *Nereites*.

La Formation de Chefar El Ahmar est représentée par trois niveaux repères à *Zoophycos* : deux d'entre eux (NZ1 et NZ3) sont contrôlés par des conditions paléocéologiques favorables permettant le développement d'une bioturbation à intensité modérée à élevée. Contrairement au NZ2 qui montre une intensité faible de bioturbation, reflétant des facteurs stressants matérialisés par un taux faible d'oxygénation.

F. Discussion

Le Dévonien inférieur à supérieur (Emsien terminal-Frasnien Ia-Ib) des Monts d'Ougarta est représenté par la Formation de Chefar El Ahmar qui est bien exposée dans le secteur de Marhouma ("Km30"). L'observation de terrain, couplée à une étude pétrographique et paléontologique, a mis en évidence trois principaux membres lithologiques (Membre Marno-Calcaires inférieur, médian et supérieur). Cette formation est caractérisée par une ichnodiversité faible à modérée, elle est composée de 13 ichnotaxons. *Zoophycos* est la trace fossile la plus commune et surtout la plus abondante dans les trois niveaux repères (Tabl. 2), elle montre deux morphologies principales qui se composent de formes étroitement lobées avec un tube marginal distinct (*Zoophycos* isp. A) et des formes à larges lobes sans tube marginal distinct (*Zoophycos* aff. *cauda-galli*).

Le Membre Marno-Calcaires inférieur, consiste principalement en une alternance irrégulière de marnes et de calcaires. Elle renferme une faune benthique diversifiée, nommée à l'origine "niveau Coralligène" par [Le Maître \(1952\)](#), rebaptisé "FBV" ("niveau majeur à Faune Benthique Variée") par [Ouali Mehadji \(2004\)](#). Le microfaciès est caractérisé par une dominance de bioclastes, associés occasionnellement avec des oolites baignant dans une matrice micritique. Il contient en outre, des grains squelettiques provenant de la fragmentation de coquille d'organismes benthiques tels que les trilobites, les brachiopodes et les coraux. Les textures varient du wackestone au packstone, parfois grainstone. La partie la plus basale de ce membre est constituée d'un niveau riche en *Zoophycos*, concentrés dans la partie supérieure d'un banc calcaire riche en bioclastes, mince et monotone à texture packstone, de couleur grisâtre à grisâtre foncé.

Tous les fossiles récoltés sont sténohalins, indiquant des conditions marines normales ; les textures wackestone à packstone reflètent une énergie modérée des vagues tandis que les textures grainstone suggèrent l'influence et la dominance fréquentes des vagues de tempêtes ([Aigner, 1982](#)). L'organisme responsable de *Zoophycos* a colonisé le substrat après le dépôt d'une boue riche en matière organique apportée par les vagues de tempête. La diversité des textures et la taille des bioclastes indiquent un dépôt sous l'influence de tempêtes dans un environnement de shoreface inférieur à offshore de transition (e.g., [Miller et al., 1988](#); [Miller, 1991](#); [Fürsich & Oschmann, 1993](#)).

Les données ichnologiques du Membre Marno-Calcaires inférieurs indiquent un assemblage de traces fossiles de faible diversité, composé de *Thalassinoides* isp., *Chondrites* isp. et *Zoophycos* très abondants (NZ1). Ces derniers sont représentés uniquement par *Zoophycos* isp. A. *Zoophycos* est une trace fossile de nourriture, post-dépositionnelle, complexe, dont les premières formes sont répertoriées dans le Cambrien inférieur du Sud-Est de la Californie ([Sappenfield et al., 2012](#)).

Dans le membre inférieur, *Zoophycos* présente une taille assez grande, généralement plus large de 20 cm et les diamètres des tubes marginaux de spécimens en forme de «U» et de «J», dépasse 1,5 cm ([Fig. 43G-H](#)). Selon [Wetzel & Werner \(1981\)](#), le tube marginal en «U» ouvert, permettait la circulation de l'eau de mer dans des conditions benthiques faiblement oxygénées. Cependant, le tube en «J» reflète des conditions environnementales à oxygénation normale ([Wetzel & Werner, 1981](#); [Wetzel, 1991](#); [Bromley & Hanken, 2003](#)). Cette caractéristique morphologique et la rareté des traces de *Chondrites* reflètent un taux d'oxygénation moyen à

élevé (conditions oxiques). Un taux d'oxygène élevée et un niveau trophique faible influence directement la taille des *Zoophycos*. Ceci explique le mélange des formes de grande et petite taille (Wetzel & Werner, 1981; Nasiri *et al.*, 2018), et se répercute directement sur le degré de *tiering* (pénétration dans le sédiment de l'organisme responsable) (Nasiri *et al.*, 2018). Le taux d'oxygénation dans les sédiments est un indicateur important des conditions de vie des organismes qui se nourrissent de la boue tels que l'organisme potentiel des *Zoophycos*. Cependant, leurs grandes tailles au sein du premier niveau repère (NZ1) pourrait être expliqué tout simplement par la grande taille de l'organisme responsable dans un milieu bien oxygéné et riches en nutriments (e.g., Vinn *et al.*, 2020).

Le Membre Marno-Calcaires inférieurs, est caractérisé par une faune benthique très diversifiée, témoignant de la disponibilité de nutriments et les bonnes conditions paléocéologiques, dans un environnement non-stressant. Le premier niveau repère à *Zoophycos* (NZ1) est caractérisé par une texture de wackestone à packstone riche en bioclaste. Ces dépôts résultent probablement d'un événement de tempête, déposés sous la base d'action des vagues de beau temps, qui sont contrôlés par un hydrodynamique modéré et un taux de sédimentation faible. Par conséquent, les deux morphotypes de *Zoophycos*, représentés par des tubes marginaux en forme de «J» et en «U», ont probablement exploité un substrat riche en nutriments juste après l'événement de tempête (e.g., Zhang, 2014; Zhang & Zhao, 2016). Cela pourrait être à l'origine d'un comportement écologique d'organismes opportunistes exploitant un large volume de dépôts de tempête riches en matière nutritive (Gaillard *et al.*, 1999; Zhang, 2014; Zhang & Zhao, 2016; Li *et al.*, 2017). Ceci explique la grande taille des traces fossiles et le taux élevé de bioturbation dans ce niveau riche en *Zoophycos*. Les parties médiane et supérieure de ce membre, sont caractérisés par une faune benthique abondante et diversifiée, et les traces de *Zoophycos* se raréfient de plus en plus. Les données ichnologiques, lithologiques et paléontologiques indiquent un environnement de dépôt fluctuant du shoreface inférieur à offshore de transition (Fig. 46).

Le Membre Marno-Calcaires médians débute par l'apparition d'une petite faune pélagique représentée par des goniatites, des orthocères, des tentaculites, et occasionnellement de la faune benthique. Il correspond à des dépôts à dominance boueuse parfois bioclastiques, montrant une texture allant du mudstone à wackestone, avec des sections de faunes pélagiques et un ciment micritique rougeâtre à violacé. Les traces fossiles sont représentées par *Zoophycos*, *Chondrites* isp., *C. targionii*, rare *Planolites* isp., et *Thalassinoides* isp. Cette ichnoassociation forme le deuxième niveau repère à *Zoophycos* (NZ2). La partie inférieure de

ce membre est dominée par les *Zoophycos* et les *Chondrites*, elles représentent deux traces fossiles de nourriture les plus abondantes. Les *Chondrites* ont souvent été considérées comme un indicateur d'anoxie dans les eaux marines profondes (Bromley & Ekdale, 1984; Savrda & Bottjer, 1989; Gong & Droser, 2001; Mekki *et al.*, 2019). Ils sont le résultat d'organismes vermiformes cherchant de la nourriture dans le sédiment (*fodinichnion*) (Baucon *et al.*, 2020). Cela pourrait suggérer une certaine carence en oxygène dans les sédiments lors du dépôt de ce deuxième niveau repère à *Zoophycos*.

Planolites représente une trace fossile d'habitation et de nourriture (e.g., Pemberton & Frey, 1982; Fillion & Pickerill, 1990). Sa coexistence avec les *Chondrites* au-dessus de quelques *spreites* de *Zoophycos* dans certains cas, et uniquement des *Chondrites* dans d'autres (Fig. 44), peut indiquer que les organismes responsables de ces deux traces réussissent à exploiter les nutriments stockés dans les *spreite* de *Zoophycos* pendant les périodes d'indisponibilité de nourriture (famine). Cela fournit et soutient la possibilité que les organismes responsables de *Zoophycos* et *Chondrites* tolèrent les conditions dysoxiques.

Les Marno-calcaires médians sont caractérisés par l'abondance de la faune pélagique (goniatites, orthocères et tentaculites), la rareté de la faune benthique, le microfaciès qui illustre une texture mudstone à wackestone, et enfin la dominance des traces de *Zoophycos* et *Chondrites*. Ces caractéristiques reflètent un environnement pauvre en oxygène et un niveau trophique faible (Bromley, 1990; Bhatt *et al.*, 2012). Il représente très probablement des conditions d'offshore inférieur (Fig. 46), ponctuées de courtes périodes d'oxygène normal. Pendant l'Eifelien cet environnement a subi un approfondissement à la suite d'un épisode transgressif au-dessus du membre inférieur (Tandjaoui-Arif, 2014).

La partie médiane de ce membre est caractérisée par le développement du troisième niveau repère à *Zoophycos* (NZ3). Il est marqué par une abondance des *Zoophycos* avec une faible variation morphologique, une taille plus petite que les niveaux précédents. Les spécimens *Z. aff. cauda-galli* et *Zoophycos isp. A*, sont en association avec les ichnotaxons *Nereites isp.* et *Thalassinoides isp.* L'analyse microfaciologique révèle une biomicrite de texture packstone avec une fréquence élevée de débris d'organismes, et des grains de quartz sub-arrondis et des oolites. En-dessus, la sédimentation est dominée par des bancs de calcaires gréseux à purement gréseux, montrant une abondance des structures sédimentaires telles que les laminations parallèles et des petites structures de tempêtes (HCS et SCS), avec les figures d'objets trainés (*groove*) et d'affouillements (*flute-casts*).

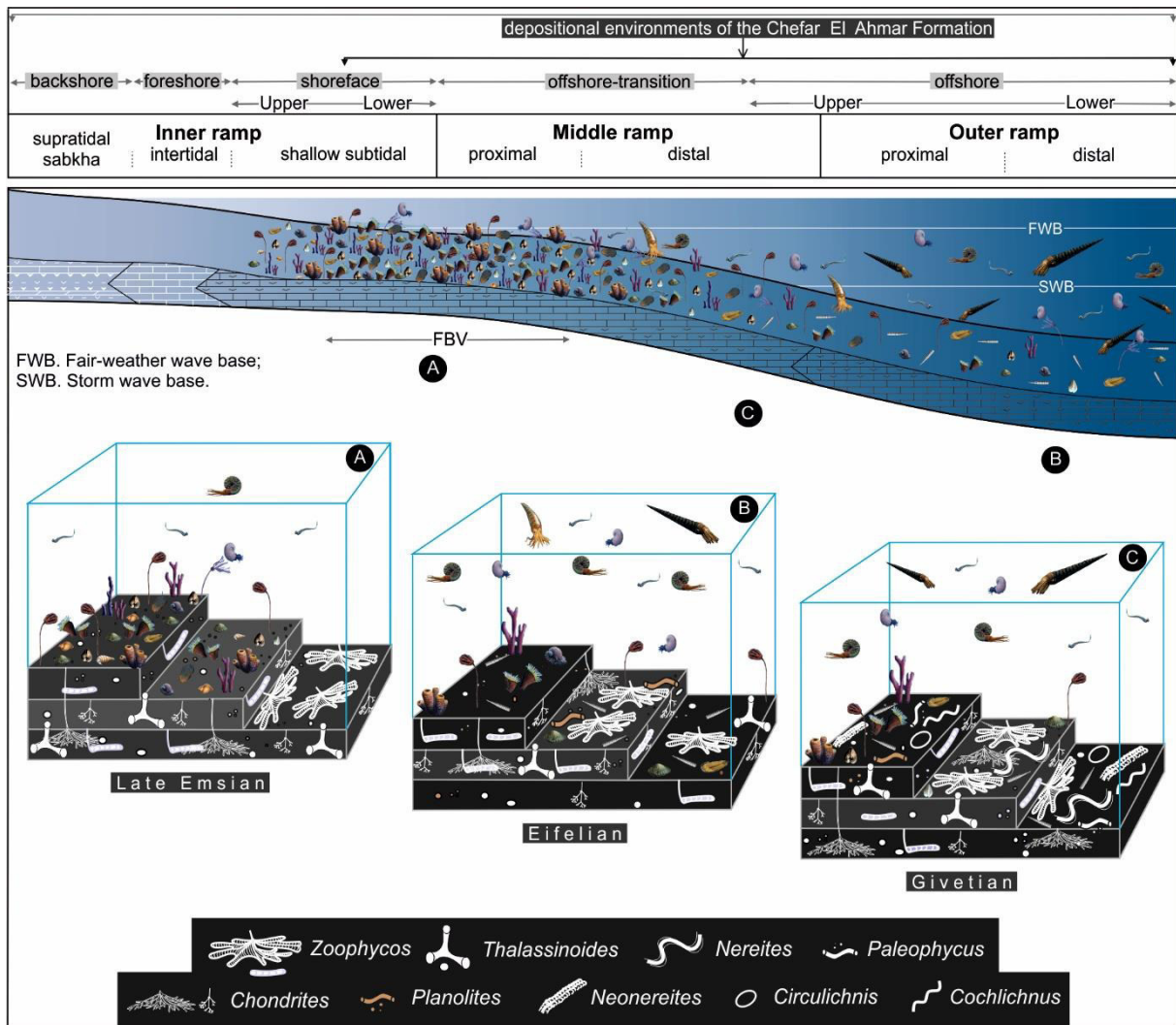


Fig. 46. Bloc diagramme schématique illustrant la tendance paléoenvironnementale de la Formation de Chefar El Ahmar et les traces fossiles associées, y compris les niveaux repères à *Zoophycos*.

Les laminations entrecroisées en dôme (HCS) et en creux (SCS) sont principalement interprétées comme la migration et l'aggradation combinées de dunes tridimensionnelles symétriques, d'écoulements oscillatoires, de longue période. Elles sont également expliquées par des écoulements combinés à dominance oscillatoire, situés entre la base d'action des vagues de tempête (SWB) et la zone de déferlements, au-dessus de la base d'action des vagues de beau temps (FWWB) (Dashtgard *et al.*, 2012). Cependant, ces structures à petite échelle (micro HCS et micro SCS) résultent des tempêtes intenses, dans une plateforme distale et profonde (Gupta, 1993, 1998). Ces structures sont associées avec les ichnotaxons suivantes : *Planolites* isp., *Chondrites* isp., *C. cf. intricatus*, *Cochlichnus* isp., *Palaeophycus* isp., *Neonereites biserialis*, *N. multiserialis* et *Circulichnis cf. montanus*. Cette ichnoassociation est dominée par des traces de nourriture (*fodinichnia*), d'habitation (*domichnia*), de pacage (*pascichnia*), et de locomotion (*repichnia*), d'organismes suspensivores ou limivores. *Nereites*

est généralement considéré comme un élément typique d'un environnement marin profond, caractéristique de l'ichnofaciès à *Nereites*. Néanmoins, il est signalé dans des environnements marins peu profonds de l'ichnofaciès à *Cruziana* (Metz, 2012; Kikuchi, 2018). De plus, *Neonereites* est également signalé dans des milieux marins peu profonds (Narbonne, 1984; Mángano *et al.*, 2000; MacEachern *et al.*, 2007a; Bendella *et al.*, 2011; Bouchemla *et al.*, 2020, 2021). *Neonereites*, *Palaeophycus* et *Planolites* sont considérés comme des ichnotaxons repères des *crossing-facies* (Hakes, 1976). La bioturbation exceptionnellement élevée de la partie médiane du Membre Marno-Calcaires médians de la Formation de Chefar El Ahmar est interprété comme une conséquence évidente des tempêtes. Elles approvisionnent le milieu en matière nutritive et en taux d'oxygène.

L'ichnofaciès à *Cruziana* est caractérisé par une grande variété de catégories éthologiques, y compris les traces d'habitation, de locomotion, de repos, de nourriture et de pacage (MacEachern *et al.*, 2007b; Buatois & Mángano, 2011). Elles sont en association avec des structures irrégulièrement inclinées et horizontales telles que les *Thalassinoides* (MacEachern *et al.*, 2007b). Cette ichnoassociation reflète l'expression distale de l'ichnofaciès à *Cruziana*. En outre, les ichnofabriques à *Zoophycos* des dépôts paléozoïques cités dans la littérature sont enregistrés dans l'ichnofaciès à *Cruziana* distale (e.g., Miller, 1991; Seilacher, 2007; Kotake, 2014; Zhang *et al.*, 2015b; Sedorko *et al.*, 2018a). Ces caractéristiques sédimentologiques et ichnologiques suggèrent que l'environnement de dépôt se situe entre l'offshore de transition à l'offshore supérieur (Fig. 46). Il est au-dessus de la limite basale d'action des vagues de tempêtes enregistrant de courtes phases d'accalmie (faible énergie hydrodynamique). La partie supérieure de ce membre est caractérisée par une alternance d'argiles et de calcaires grisâtres à grisâtres foncés sans aucune structures sédimentaires. Elle montre la présence d'une faune pélagique représentée par, les goniatites et les tentaculites. Le microfaciès est une biomicrite de texture mudstone à wackestone. Tous ces critères indiquent un environnement d'offshore inférieur soumis à des pulsations transgressives marines.

Le Membre Marno-Calcaires supérieurs est marqué par le développement du faciès pseudo-noduleux calcaires et des dépôts argileux, affectés par des structures de *slumps*. L'abondance des ammonoïdes (goniatites), la rareté de la faune benthique, le microfaciès qui révèle une texture mudstone à wackestone dominé par des tentaculites, suggèrent que ce membre s'est déposé sur la bordure de la plateforme continentale (début du talus continental ?). Il est considéré comme la partie la plus profonde de la Formation de Chefar El Ahmar.

G. Occurrence des *Zoophycos* Dévoniens et comparaison

Les successions lithologiques du Dévonien sont caractérisées principalement par des dépôts riches en *Zoophycos*. Ils sont principalement limités exclusivement aux environnements marins de plateforme (Zhang *et al.*, 2015b). L'organisme producteur a été considéré comme un élément actif des dépôts marins peu profonds du Dévonien au Permien (Bayet-Goll *et al.*, 2020). Le faciès à *Zoophycos* est décrit dans plusieurs coupes du monde entier (e.g., USA: Senglaub, 2004; Bolivie: Gaillard & Racheboeuf, 2006; Australie: Ellenor, 1970). Des études plus récentes du Dévonien inférieur en Chine (Zhang, 2014; Zhang & Zhao, 2016; Li *et al.*, 2017) et en Brésil (Sedorko *et al.*, 2018b) montrent des séries riches en *Zoophycos* déposées sur des plateformes sous l'influence des tempêtes.

Le Membre Marno-Calcaires inférieur (Emsien Terminal-Eifelien Inférieur) de la Formation de Chefar El Ahmar, est représenté par des *Zoophycos* denses enregistrés dans un banc déposé sous l'influence des tempêtes (NZ1). Ils sont représentés par des *Zoophycos* avec un *spreite* en forme de «J» et des spécimens en forme de «U» avec des tubes marginaux et des lamelles primaires). Le premier avec un *spreite* en forme de «J» est comparable aux formes signalées dans le Dévonien de la Lybie (Seilacher, 2007) et de la Chine (Zhang, 2014). Le deuxième avec un *spreite* arqué en forme de «U» peut être comparé au *Zoophycos* du Dévonien de New York (Miller, 1991) et également de la Chine (Zhang, 2014). *Zoophycos* est généralement associé avec *Thalassinoides* et *Chondrites* dans un substrat de type *softground*. Cet ichnoassemblage est signalé en Chine (e.g., Zhang, 2014; Zhang & Zhao, 2016; Li *et al.*, 2017), au USA (Miller, 1991) et en Brésil (Sedorko *et al.*, 2018b) dans des sédiments marins peu profonds sous l'influence des tempêtes. Cette association est attribuée à une stratégie d'un organisme opportuniste dans un milieu calme (post-tempête) riche en nutriment (Gaillard *et al.*, 1999; Zhang, 2014; Zhang & Zhao, 2016; Li *et al.*, 2017). Les *Zoophycos* sus-cités et ceux décrits dans le membre inférieur de la Formation de Chefar El Ahmar (Dévonien inférieur) reflètent typiquement des conditions similaires ichnologiques (même association), environnementales (shoreface inférieur à offshore de transition) et événementielles (tempête).

Le Membre Marno-Calcaires médians est représenté par l'apparition de deux niveaux majeurs d'âge respective Eifelien et Givétien, caractérisés par une richesse en *Zoophycos*. Le deuxième niveau repère à *Zoophycos* (NZ2, Eifelien) marqué par des périodes d'accalmie dans un environnement d'offshore inférieur, sous des conditions stressantes et dysoxiques. Le troisième niveau repère à *Zoophycos* (NZ2, Givétien) traduit des conditions environnementales

de type offshore transition-offshore supérieur sous l'influence des tempêtes. Plusieurs coupes d'âge Dévonien moyen (monde entier), révèlent des *Zoophycos* dans des milieux peu profonds (shoreface) à profonds (offshore supérieur), mais toujours soumis à l'action des tempêtes. Quelques exemples sont cités ci-dessous : Formation de Yarrimie (Nord-Est de la Nouvelle-Galles, Sud d'Australie, [Ellenor, 1970](#)) ; Membre Kiddville d'âge Givétien (centre du Kentucky aux États-Unis, [Brett et al., 2018](#)) ; Praguien supérieur à Givétien inférieur (Bassin de Paraná, Sud du Brésil, [Horodyski et al., 2019](#)). Ils ont été également signalés dans des milieux calmes et dysoxiques : Province du Guizhou (Chine, [Wang, 2004](#)), la Formation de Ponta Grossa (Bassin de Paraná, Sud du Brésil, [Sedorko et al., 2018b, 2019](#)), et l'Eifelien-Givétien du Sub-Groupe Bidouw (Sub-Bassin Clanwilliam, Afrique du Sud, [Penn-Clarke et al., 2019](#)).

Dans le supercontinent Gondwanien, des comparaisons préliminaires, principalement basées sur les données d'observation de plusieurs localités datées du Dévonien, mettent en évidence de fortes similitudes (ichnologique, paléocéologique et sédimentologique) avec les ichno-assemblages à *Zoophycos* de la Formation de Chefar El Ahmar (Emsien terminal, Eifelien et Givétien). Les quelques nuances enregistrées sont probablement liées aux latitudes (positions paléogéographiques, et emplacements respectifs dans le supercontinent du Gondwana).

Mésozoïque

II. LES MONTS DES KSOUR

A. Introduction

L'Algérie est subdivisée en deux majeurs domaines qui s'opposent par leur histoire et leur structure géologique. Un domaine septentrional occupant le Nord de l'Algérie et qui fait partie de la Chaîne Alpine, édifié au cours du Tertiaire et qui demeure encore instable aujourd'hui. Un domaine méridional saharien qui est un domaine relativement stable depuis la fin du Précambrien. La frontière entre ces deux domaines est délimitée par l'accident sud atlasique qui suit le revers sud de l'Atlas saharien. Les Monts des Ksour font partie de l'Atlas Saharien qui est une chaîne intracontinentale formée au cours du Tertiaire et qui constitue l'avant-pays de la chaîne alpine d'Afrique du Nord ou les Maghrébides. Elle représente un ensemble de reliefs alignés sur environ 1200 km, constituant une barrière naturelle entre le Nord et le Sud de l'Algérie. Elle est caractérisée principalement par des dépôts mésozoïques surtout le Jurassique qui est bien développé.

Les Monts des Ksour relèvent les plus grands et importants travaux retraçant l'évolution des connaissances géologiques sur l'Atlas saharien particulièrement Mésozoïque. Les premiers travaux remontent à [Pouyanne & Peron \(1882\)](#); [Welsch \(1890\)](#), qui consistent à une exploration préliminaire sur la géologie régionale. Plusieurs cartes géologiques de l'Atlas saharien ont été menées par [Flamand \(1911\)](#). La période jurassique des Monts des Ksour a intéressé les géologues dès la fin du 18^{ème} siècle, où les premières études réalisées sont, en majeure partie, d'ordre stratigraphique (e.g., [Arkell & Lucas, 1953](#); [Lasnier, 1965](#); [Bassoullet, 1966](#)). En outre, [Flamand \(1911\)](#); [Laffitte \(1939\)](#); [Cornet \(1952\)](#), s'intéressent à l'aspect tectonique et cartographique de cette région, ils mettent en évidence l'accident Nord-atlasique. [Busson \(1970\)](#), a fait une synthèse fondamentale sur le Mésozoïque saharien en établissant une corrélation entre le domaine saharien et le domaine atlasique.

Ultérieurement, des thèses de géodynamiciens et des travaux plus récents souvent inédits ont été réalisés notamment ceux de [Douihasni \(1976\)](#); [Kazi-Tani \(1986\)](#); [Aït Ouali \(1991\)](#); [Mekahli \(1998\)](#); [Yelles-Chaouche et al., \(2001\)](#); [Sebane \(2007\)](#); [Meddah \(2010\)](#); [Kacemi \(2013\)](#), traitant principalement la stratigraphie, la paléontologie et la géodynamique du bassin ksourien.

B. Cadre général

L'Atlas saharien s'étend sur environ 1200 km selon une direction SW-NE, depuis le Haut Atlas marocain à l'Ouest jusqu'à l'Atlas tunisien à l'Est ([Fig. 47A](#)). Vers le nord, la chaîne de l'Atlas saharien est juxtaposée avec le domaine des Hauts Plaines. Sa limite sud correspond à une

dislocation tectonique majeure (faille Sud Atlasique), le long de laquelle l'Atlas saharien est renversé sur la plateforme saharienne. Il comprend une série de petites chaînes longues de quelques centaines de km, d'Ouest en Est on distingue : les Monts des Ksour, le Djebel Amour, les Monts des Ouled-Naïl, les Monts des Aurès, les Monts du Nememcha-Mzab et les Monts du Melegue. Les secteurs d'études font partie des Monts des Ksour (Fig. 47A-B) et correspondent respectivement au (i) secteur de Mékalis et (ii) secteur d'Aïn Ouarka. Deux entités lithologiques sont riches en trace fossiles ont été choisies : la Formation de Mélah dans le premier secteur et la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala dans le deuxième secteur (Fig. 47B).

La sédimentation mésozoïque se fait dans de petits bassins formés à la suite d'un rift triasique. Il est représenté généralement par des argiles versicolores, d'évaporites, interrompues sporadiquement par des coulées occasionnelles de lave basaltique (e.g., diapir d'Aïn Ouarka). Au cours du Jurassique inférieur et moyen, les conditions marines prévalaient et le bassin du Ksour se comble par une épaisse série sédimentaire. Le renouvellement des processus de rifting augmente de nouveau l'espace disponible (accommodation) et grâce à une subsidence intense les plateformes carbonatées sont noyées. Le Jurassique inférieur et moyen sont caractérisés par d'épaisses séries de calcaires, de calcaires bréchiques (e.g., Formation des Brèches de Raknet El Kahla), de grès et de marnes (Bassoullet, 1973; Mekahli, 1998). Au-dessus duquel s'installe des dépôts silicoclastiques (3000m) marines et continentaux (e.g., Kacemi, 2013), allant du Jurassique supérieur au Crétacé inférieur (Formations de Djara, Aïssa, Tiloula et Tiout). La structuration de la sédimentation mésozoïque s'est faite au cours de l'Éocène et de l'Oligocène (Dewey *et al.*, 1973). Les unités jurassiques formaient des crêtes séparées par de larges synclinaux composés de formations datées du Crétacé inférieur. Les corniches calcaires Cénomano-Turonien (Formation de Rhoundjaïa) occupent le sommet des synclinaux (Benyoucef *et al.*, 2017).

Le premier secteur d'étude (coordonnées 32° 41' 38.22" N; 0° 10' 37.03" W) est situé à environ 7 km au Sud du petit village d'Aïn Ouarka, sur le versant Nord-Ouest de Djebel Chemarickh (Fig. 47B). Le second secteur (coordonnées 33° 1' 6.16" N; 0° 23' 45.99" W) est situé à environ 9 km à l'Est de la route nationale n°6 sur le versant Sud-Est du Djebel Souiga (Fig. 47B), près de la source d'eau communément appelée 'Aïn Dehara' (Fig. 53C).

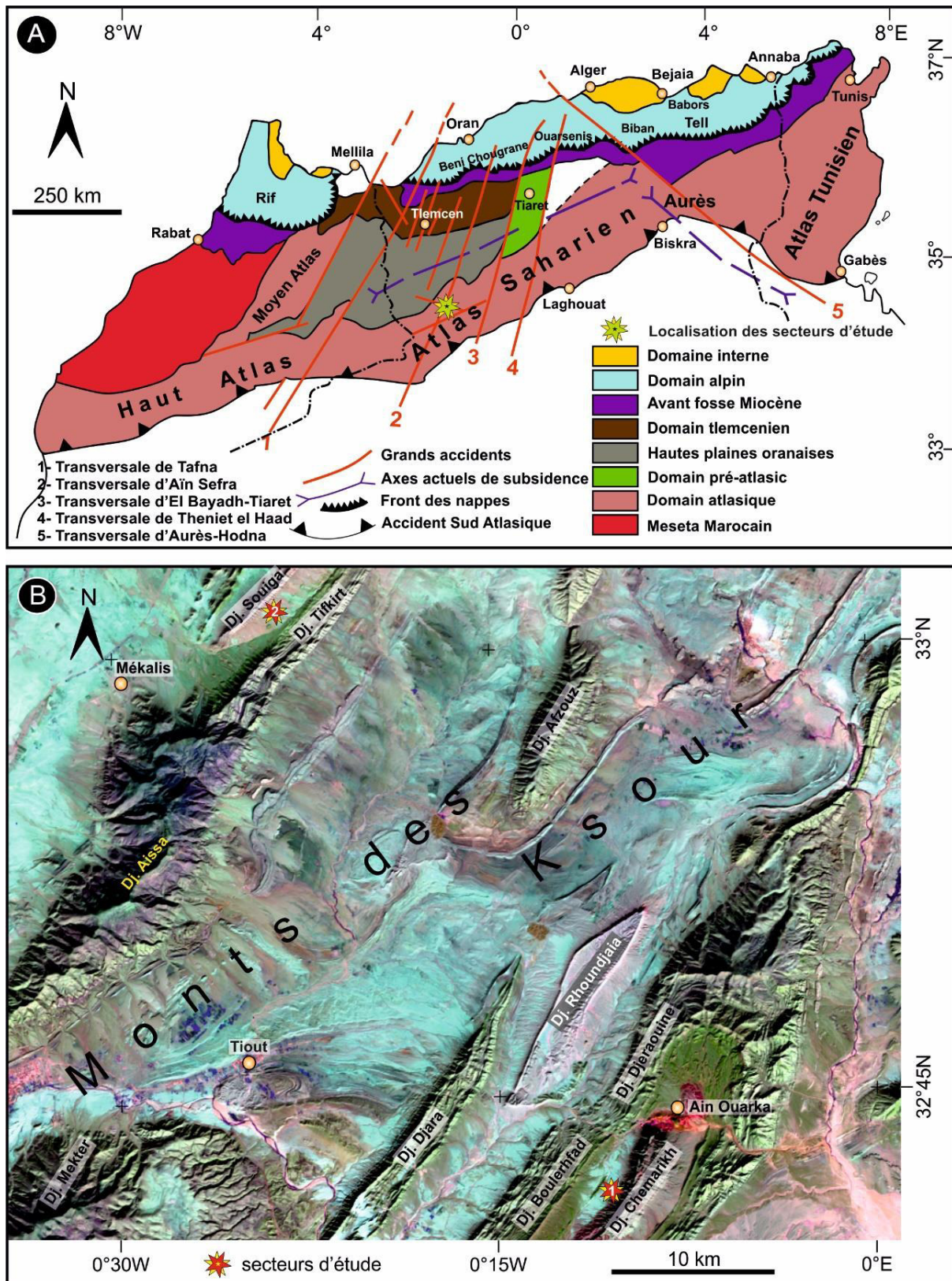


Fig. 47. A. Position géographique des deux secteurs d'étude par rapport aux grands traits géographiques et structuraux de la mosaïque atlasique de l'Afrique du Nord-Ouest (d'après Elmi, 1978, simplifié in Ouared, 1987). B. Image satellitaire (Google Earth) montrant les deux secteurs d'étude.

Secteur d'Aïn Ouarka (Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala)**A. Lithostratigraphie :**

Dans le secteur d'Aïn Ouarka, initiée de 'CKH' par (Mekahli, 1995), la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala d'âge Toarcien, affleure sur le flanc NW du Djebel Chémarikh. La coupe a été levée dans un petit ravin au Sud d'Aïn Rhézala. Elle correspond à une alternance marno-calcaires riches en ammonites et microfilaments d'épaisseur variable (de 65 à 110m). Le rapport marne/calcaires est faible à la base et s'élève au fur et à mesure vers le sommet, montrant une richesse en traces fossiles particulièrement en *Zoophycos*. Elle s'achève dès l'apparition des calcaires noirâtres de la Formation Aaléno-Bajocien des Brèches de Raknet El Kahla (Mekahli, 1995) (Fig. 48A-C). Dans ce travail nous reprenons brièvement la description faite par Mekahli (1998), pour les deux premiers membres car, notre intérêt se focalise principalement sur le membre supérieur vu sa richesse en *Zoophycos*.

1. Membre Marno-Calcaires espacés (27m)

Ce membre est représenté par une alternance marno-calcaires, espacée à dominante marneuse. Les bancs calcaires sont ondulés, parfois noduleux et contiennent des débris noirâtres d'organismes, souvent des posidonomyes. Il est caractérisé par une association d'ammonites qui indique la Zone à Gradata du Toarcien moyen (Mekahli, 1998).

2. Membre Marno-Calcaires à microfilaments (19m)

Ce membre est caractérisé par des marnes moins épaisses relativement au membre précédent et des bancs calcaires plus épais riches en microfilaments et en ammonites. Elles indiquent un âge Toarcien supérieur réparties majoritairement dans deux zones : Zone à Bonarelli et Zone à Speciosum) (Mekahli, 1998).

3. Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* (21m)

Ce membre s'étale sur près de 21 m d'épaisseur, il débute dès l'apparition du premier niveau calcaire à *Zoophycos*. A la base, il est formé par une alternance plus ou moins régulière, légèrement espacée, entre des bancs calcaires minces (0,10-0,15 m) de couleur blanchâtre à la patine, grisâtre à la cassure (Fig. 48B), et d'interlits marneux verdâtres clairs (0,10-0,40 m), à bioclastes indéterminés.

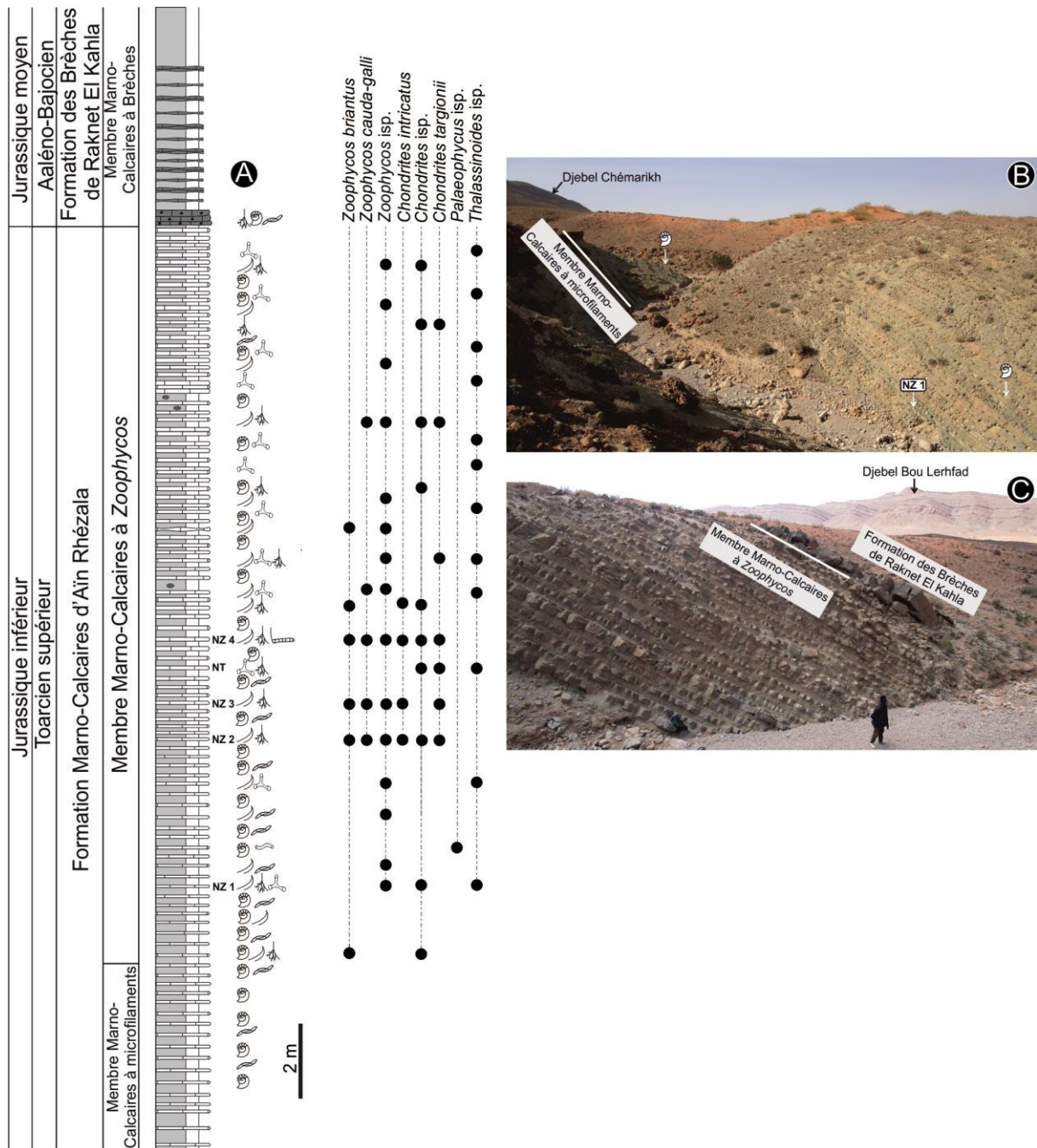


Fig. 48. Succession lithostratigraphique et représentations photographiques de la section étudiée. **A.** Colonne lithostratigraphique du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*. **B.** Vue panoramique montrant le contact entre le Membre Marno-Calcaires à microfilaments et le Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala, noter les deux niveaux d'assemblages d'ammonites et le premier niveau repère à *Zoophycos* (NZ1). **C.** Vue panoramique montrant le contact entre la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala (partie supérieure du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*) et la Formation des Brèches de Raknet El Kahla.

Les traces fossiles apparaissent timidement avec de rares *Chondrites* et de *Zoophycos* qui prennent progressivement de l'ampleur pour marquer le premier niveau repère (NZ1). Cette partie du membre est caractérisée par une riche association d'ammonites de petites tailles, rarement pyriteuses. Au-dessus, cette alternance laisse place à une série de bancs calcaires

réguliers, rarement ondulés, généralement plus épais (0,20-0,45 m) et de petites combes marneuses (0.10-0.30 m), à rares nodules carbonatés. Elle commence par l'apparition des niveaux calcaires blanchâtres à grisâtres riche en *Zoophycos*, *Chondrites* (NZ2, NZ3, NZ4 respectivement) et *Thalassinoides* (NT). Vers le sommet, l'alternance marno-calcaires riche en faune pélagique est plus prononcée (Fig. 48C). Les traces fossiles sont surtout dominées par des *Thalassinoides* accessoirement des *Chondrites*, les *Zoophycos* sont rares. Le Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* s'achève dès l'apparition du banc calcaire bréchi que décimétrique (0.60-0.90 m), de couleur grisâtre foncée à noirâtre à la patine comme à la cassure. Il annonce la base de la Formation des Brèches de Raknet El Kahla (Fig. 48C).

L'examen microscopique des bancs calcaires montre qu'il s'agit d'une biomicrite de texture wackestone, refermant : grains de quartz, sections de bivalves à tests minces, calcisphères, spicules de spongiaires, foraminifères benthiques, et sections de crinoïdes saccomidés (*Saccocoma* sp.) (Fig. 49).

Les ammonites sont représentées par deux assemblages : le premier récolté dans une vire marneuse (la base de ce membre) verdâtre (0,25-0,35 m) (Fig. 48B), renfermant les espèces suivantes : *Grammoceras* aff. *Striatulum* (Sowerby), *Pseudogrammoceras* sp., *P. gr. fallaciusum* (Bayle), *Esericeras* sp., *Harpoceras* sp., *H. cf. serpentinum* (Reinecke), *Lytoceras* sp., *Phylloceras* sp., *Pseudogrammoceras* cf. *muelleri* (Denckman) (Fig. 50A-H). Ils caractérisent la Zone à Bonarellii (Toarcien supérieur) ; le second assemblage a été rapporté dans un banc calcaire centimétrique (0,10-0,15 m) au-dessus de NZ1 (Fig. 48B). Il est formé uniquement par des *Pseudogrammoceras* cf. *pseudostruckmanni* (Gabilly) (Fig. 50I), caractérisant le Toarcien supérieur (Zone à Speciosum ou à Meneghinii). Ces données confirment les attributions stratigraphiques de Mekahli (1998).

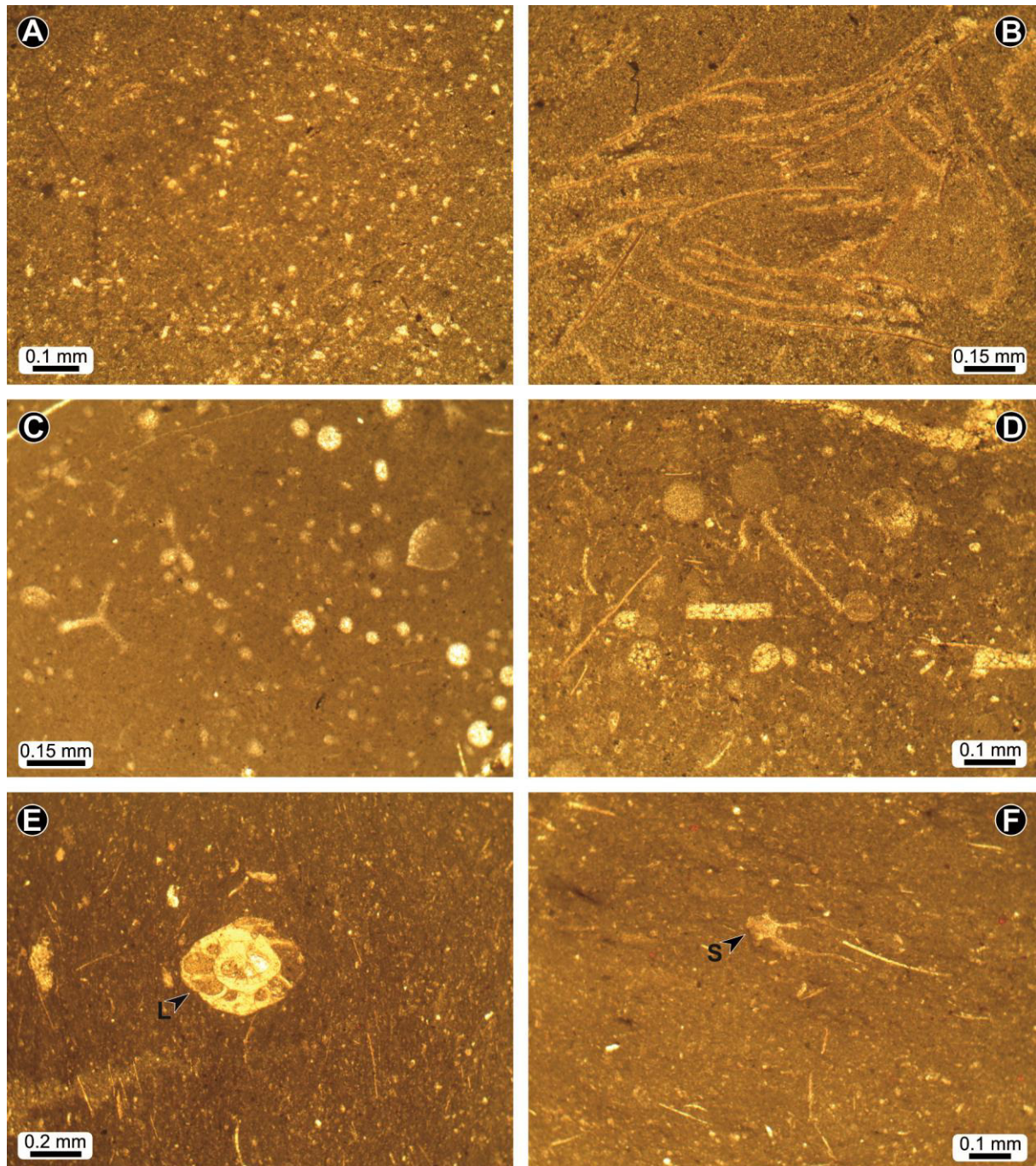


Fig. 49. Photomicrographies des lames minces du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*. **A.** wackestone à grains de quartz sub-arrondis à sub-angulaires de la taille de silts avec de rares sections de bivalves à test mince. **B.** wackestone riche en bivalves à test mince. **C.** wackestone à calcisphères et spicules d'éponges. **D.** wackestone à bivalves à test mince et calcisphères. **E-F.** wackestone riche en bivalves à test mince, sections de foraminifères benthiques (**L** ; *Lenticulina*) et de saccocomidé (**S** ; *Saccocoma* sp.).

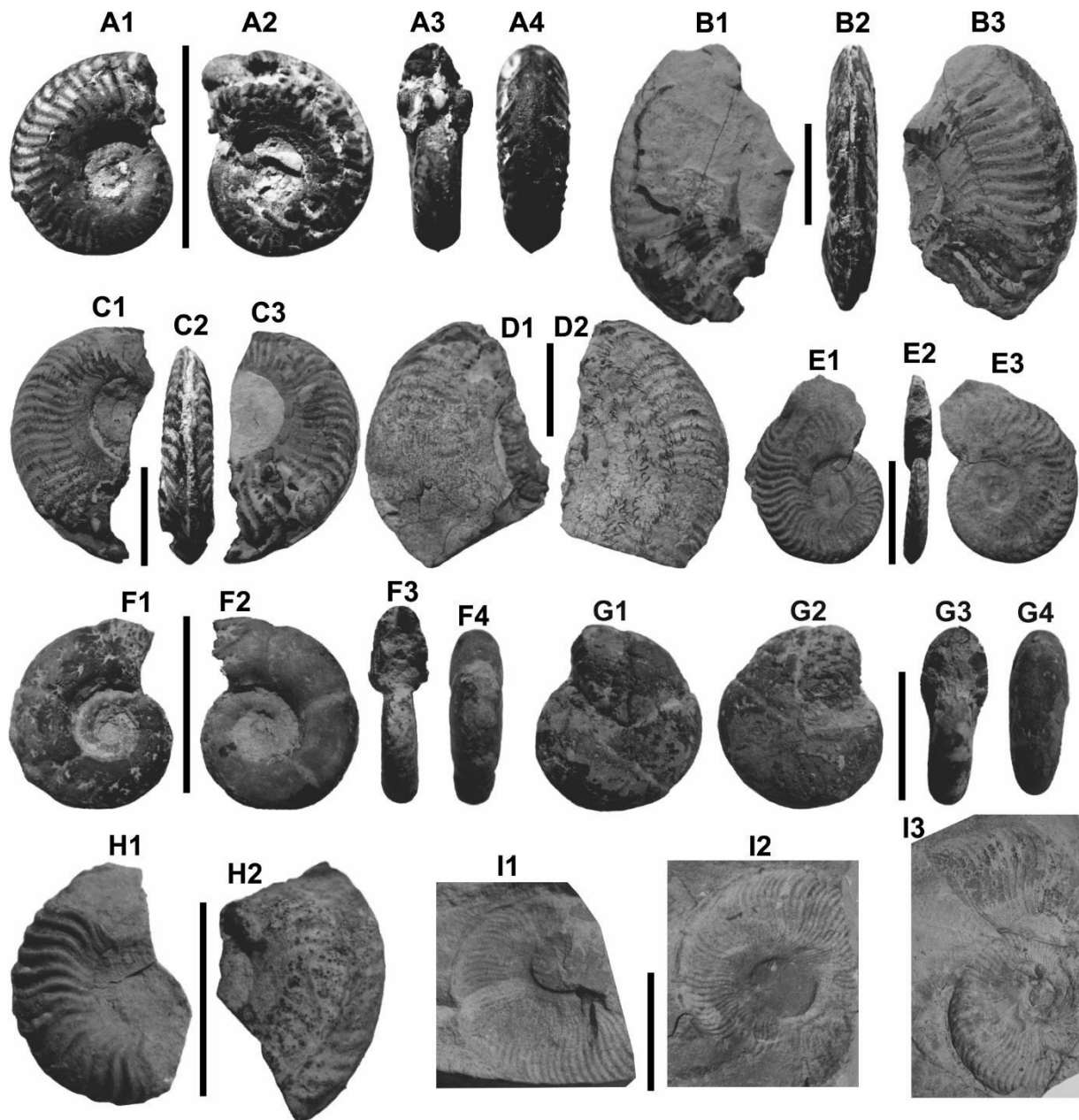


Fig. 50. Ammonites du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* de la Formation Marno-Calcaires d'Ain Rhézala. **A.** *Grammoceras* aff. *Striatulum*. **B.** *Pseudogrammoceras* gr. *fallaciusum*. **C.** *Esericeras* sp. **D.** *Harpoceras* sp. **E.** *Harpoceras* cf. *serpentinum*. **F.** *Lytoceras* sp. **G.** *Phylloceras* sp. **H.** *Pseudogrammoceras* cf. *muelleri*. **I.** *Pseudogrammoceras* cf. *pseudostruckmanni*. Les taxons **A-H** forment le premier assemblage et les taxons **I** le second. A1, A2: vue latérale, A3, A4: vue ventrale. B1, B3: vue latérale, B2: vue ventrale. C1, C3: vue latérale, C2: vue ventrale. D1, D2: vue latérale. E1, E3: vue latérale, E2: vue ventrale. F1, F2: vue latérale, F3, F4: vue ventrale. G1, G2: vue latérale, G3, G4: vue ventrale. H1, H2: vue latérale. I1, I2, I3: vue latérale. Barre d'échelle : 1,5 cm.

B. Description des traces fossiles

Chondrites Von Sternberg, 1833

Chondrites intricatus Brongniart, 1828 (Fig. 51A)

Description : C'est un système de petits terriers ramifiés nettement aplatis, arboriforme et droits pénétrant vers le bas. La largeur des tunnels est constante pour tous les spécimens, avec une moyenne de 0,3 à 0,5 mm, tandis que la largeur varie de 15 à 20 mm au maximum. Les branches forment des angles aigus, généralement inférieur à 45°. La plupart des spécimens montrent des branches de second ordre, avec des longueurs limitées, tandis que les branches de troisième ordre sont rares. La trace est préservée exclusivement en plein relief (*endichnia*), remplie d'un matériel beaucoup plus clair que l'encaissant, et s'associe habituellement avec *C. targionii*.

Discussion : Dans le Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*, *C. intricatus* et *C. targionii* co-existent généralement dans les mêmes niveaux, notamment dans les niveaux repères à *Zoophycos*. Ces deux traces se recoupent de temps à autre, où les grands terriers de *C. targionii* recoupent ceux de petits terriers de *C. intricatus*. Cette association reflète probablement des conditions déficitaires d'oxygénées (Vinn *et al.*, 2020). Les spécimens étudiés sont attribués à *C. intricatus*, pour leur morphologie typique, angle de ramification caractéristique et leur taille distinctive (Baucon *et al.*, 2020).

Chondrites isp. (Fig. 51B)

Description : Il s'agit d'un système du terrier composé de plusieurs éléments horizontaux, rarement connectés. Ils sont cylindriques, droits ou légèrement courbés, sans paroi distinctif et remplis de matériel plus sombre que l'encaissant. Les terriers ont un diamètre de 0,5-1,5 mm et une longueur variable (5-25 mm), préservés en plein relief (*endichnia*) et en épirelief positif.

Discussion : Le spécimen décrit est attribué à *Chondrites* isp. en raison de l'absence des ramifications spécifiques des *Chondrites*. A l'opposé des *C. intricatus* et *C. targionii* qui montrent plusieurs ordres de branches interconnectées, ce spécimen se présente sous forme de plusieurs terriers millimétriques isolés très rarement interconnectés.

***Chondrites targionii* Brongniart, 1828** (Fig. 51C)

Description : La trace correspond à des tunnels horizontaux, aplatis et ramifiés, droits à légèrement courbés. Les branches de second ordre sont dominantes, longues de 10-15 mm, alors que les branches de troisième ordre sont très rares. La plupart des tunnels ont une largeur qui varie de 0,7-1,5 mm, et l'ensemble de système du terrier peut atteindre 25-30 mm de long. Ce spécimen est préservé à la fois en épirelief positif avec un remplissage plus sombre que l'encaissant, et en plein relief en association avec *C. intricatus*, avec un remplissage plus clair que la roche hôte.

Discussion : Ces traces fossiles présentent les caractéristiques générales de *C. targionii*, par la présence d'une ramification successive primaire à secondaire, avec des tunnels nettement plus larges (Fu, 1991; Uchman, 1999; Uchman *et al.*, 2012). En outre, les différents paramètres de longueur et de largeur des tunnels sont beaucoup plus grands que ceux de *C. intricatus*. Généralement, *Chondrites Von Sternberg, 1833* est considéré comme une trace éthologiquement complexe, à la fois de type *fodinichnion*, *chimichnion* où même *agrichnion* (Baucon *et al.*, 2020). Plusieurs candidats peuvent être à l'origine de cette trace, mais elle est généralement attribuée à des vers sipunculoïdes. Selon Seilacher (1990) et Fu (1991), le producteur potentiel est un organisme chimiosymbiotique qui tolère des conditions oxiq-anoxiques.

Palaeophycus* Hall, 1847**Palaeophycus isp.*** (Fig. 51D)

Description : c'est un terrier simple, horizontal, droit à légèrement incurvé en méandre, non branchu, cylindrique à subcylindrique préservé en plein relief. Le terrier se distingue par une double paroi mais sans aucune ornementation extérieure. Il est rempli de matériel ferrugineux qui le nuance de l'encaissant. Il mesure près de 0,5 cm de diamètre, alors que la longueur observable du terrier est d'environ 10 cm. Cette trace est très rare dans le secteur étudié.

Discussion : *Palaeophycus* est un terrier de type '*facies-crossing*', interprété comme (i) une trace d'habitation de vers polychètes où prédateurs (Tchoumatchenco & Uchman, 2001; Pemberton & Frey, 1982), (ii) éventuellement une trace de nourriture (*fodinichnia*). Il pourrait être donc de type *scavengers* où *deposit-feeders* (Fürsich *et al.*, 2018). C'est une trace signalée dans différents environnements depuis le Cambrien à l'actuelle (in Bendella, 2012).

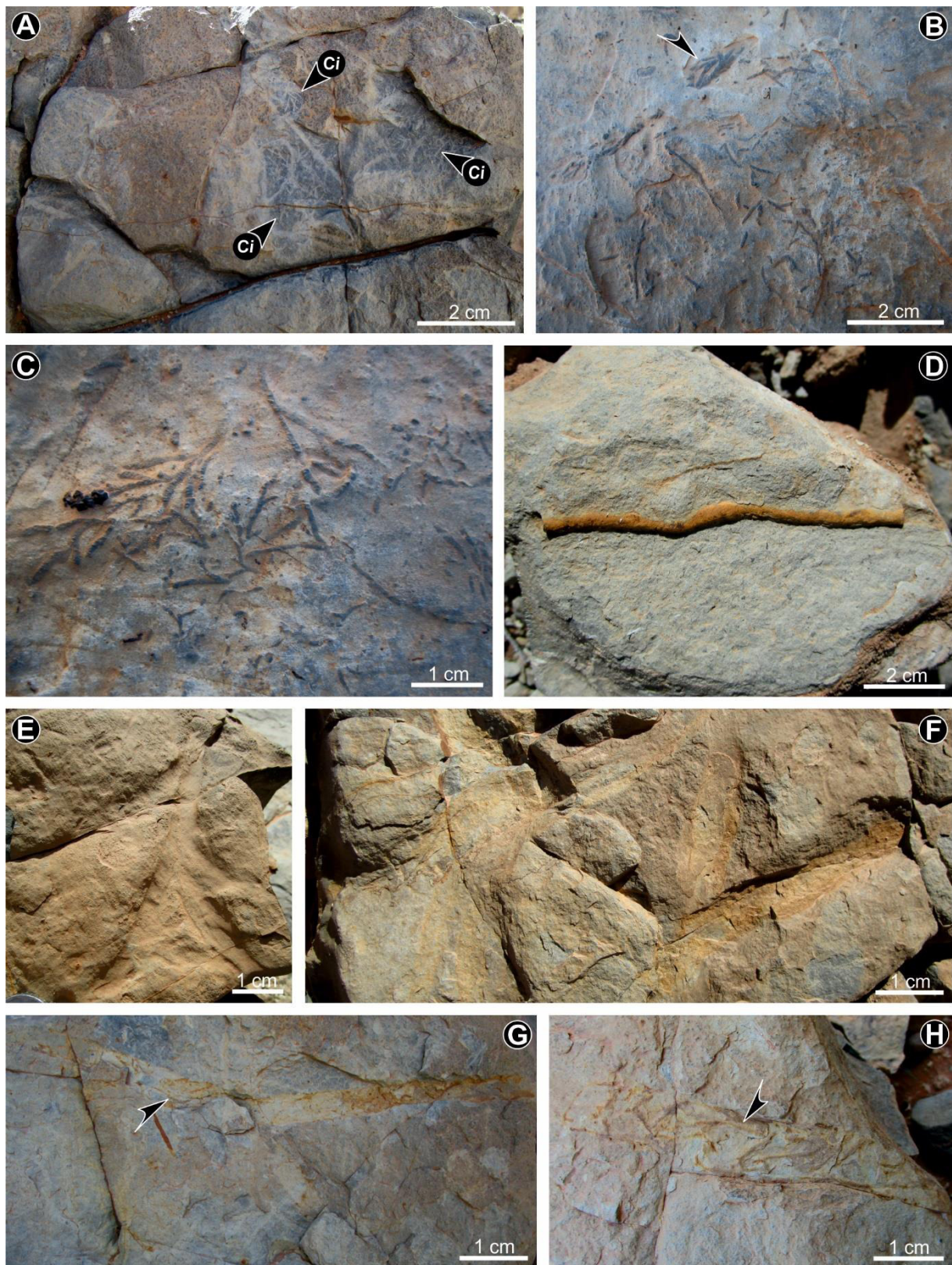


Fig. 51. Traces fossiles du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*. **A.** *Chondrites intricatus* (Ci). **B.** *Chondrites* isp., noter un terrier indéterminé retravaillé complètement par des *Chondrites* (flèche noire). **C.** *Chondrites targionii*. **D.** *Palaeophycus* isp. **E-F.** *Thalassinoides* isp. **G-H.** *Thalassinoides* isp. retravaillés partiellement à complètement par des *Chondrites* (flèches noires).

Thalassinoides* Ehrenberg, 1944**Thalassinoides* isp.** (Fig. 51E-H)

Description : Il s'agit d'un terrier préservé en épirelief négatif, formé essentiellement par des tunnels horizontaux parallèles à la stratification, pseudo-cylindriques. Ils sont lisses, généralement branchus en forme de «Y», rarement en forme de «T». Les terriers présentent des dimensions variables, mais en moyen ils font 1-2 cm de diamètre et une longueur variable, les spécimens inventoriés sont de 10-25 cm de long. La trace est omniprésente surtout dans la partie supérieure du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*.

Discussion : *Thalassinoides* est une trace de type 'facies-crossing' la plus typique des milieux marins peu profonds, produite principalement par les crustacés (Frey *et al.*, 1984). Le terrier est interprété à la fois comme le résultat d'une activité combinée d'habitation et/ou de nourriture, lié aux environnements marins bien oxygénés (e.g., Rodríguez-Tovar & Uchman, 2004a, b; El-Sabbagh *et al.*, 2017; Bouchemla *et al.*, 2021). Il est signalé depuis le Cambrien jusqu'à l'Holocène.

Zoophycos* Massalongo, 1855**Zoophycos brianteus* Massalongo, 1855** (Fig. 52A-B)

Description : Ces ichnoespèces sont représentées sous forme de structures spiralées, horizontales à inclinées, parallèles à la stratification, ayant un contour plus ou moins circulaire à elliptique. Ils sont préservés en position endichniale (plein relief) dans des bancs calcaires minces à moyennement épais. La partie centrale du terrier est caractérisée par un axe apical en saillie (jusqu'à 2,5 cm), à partir duquel s'étendent de nombreuses lamelles. L'angle est faible, formant ainsi un *spreite* hélicoïdal en forme de «J», rarement en «U». Il est caractérisé uniquement par des lamelles primaires régulièrement espacées de 1-1,5 mm, entourées parfois d'un tube marginal ferruginisé mal conservé. La longueur totale des spécimens variée de 25-35 cm avec un enroulement généralement senestre.

Discussion : Ces ichnoespèces se distinguent des autres formes de *Zoophycos* sur la base de présence de l'apex et un *spreite* rayonnant tout autour de la trace, leur attribuant l'aspect spiralé. *Zoophycos brianteus* se compose d'un axe le long duquel les tours d'enroulement se forment concentriquement donnant une apparence d'escalier (Patel *et al.*, 2009). Basé sur le lectotype de *Zoophycos brianteus* Massalongo, 1855 trouvé au musée de Vérone, Olivero (2007), a

désigné *Zoophycos brianteus* comme l'espèce type de cet ichnogenre. Ces spécimens sont fréquents dans la section étudiée, formant plusieurs niveaux repères (NZ2, NZ3, NZ4), ils sont associés avec *Chondrites intricatus* et *C. targionii*.

***Zoophycos cauda-galli* Vanuxem, 1842** (Fig. 52C-D)

Description : Ces spécimens sont représentés par des terriers en forme de «U», préservés en position endichniale, rarement épichniale. La longueur est d'environ 15-20 cm avec une largeur maximale près de 11 cm. Souvent, le *spreite* en «U» est incurvé quelquefois droit, avec des lamelles primaires bien distinctes distantes de 1-1,5 mm, tandis que les lamelles secondaires sont totalement absentes. Les lamelles sont entourées d'un tube marginal rempli de matériel ferrugineux. Il a un diamètre de 1,5-2 mm, plus divergent à l'interface eau-sédiment à proximité des ouvertures de tube, qui se resserre vers sa partie distale.

Discussion : Les spécimens étudiés sont similaires à *Zoophycos cauda-galli* dans sa forme générale. Chaque spécimen montre une lame elliptique prolongée, composée uniquement d'une série de lamelles primaires protrusives en forme de «U». A l'origine Vanuxem (1842), a introduit pour la première fois le nom *Fucoïdes cauda-galli* pour décrire quelques traces en forme de «U» découvertes dans le Dévonien de New York et Ohio. Actuellement, les auteurs retiennent *Z. cauda-galli* (e.g., Patel *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2015b; Song *et al.*, 2016; Bouchemla *et al.*, 2021).

Zoophycos isp. (Fig. 52F-G)

Description : Il s'agit de structures simples, horizontales, planes à inclinées, préservées à la fois en position épichniale et endichniale (plein relief). Les lamelles primaires sont distantes de 1,5-2 mm, elles se présentent en forme lunaire avec un côté incurvé et un autre coté subrectiligne. Ce dernier est considéré comme la position initiale du tube marginal, tandis que la partie incurvée représente l'ultime migration du tube vers un côté plus ouvert. Sur tous les spécimens étudiés le tube marginal est complètement ferruginisé et bien distinct, son diamètre est de 1-2 mm. La longueur totale des spécimens est de 10-12 cm et l'aspect général de la trace ressemble à une queue de coq.

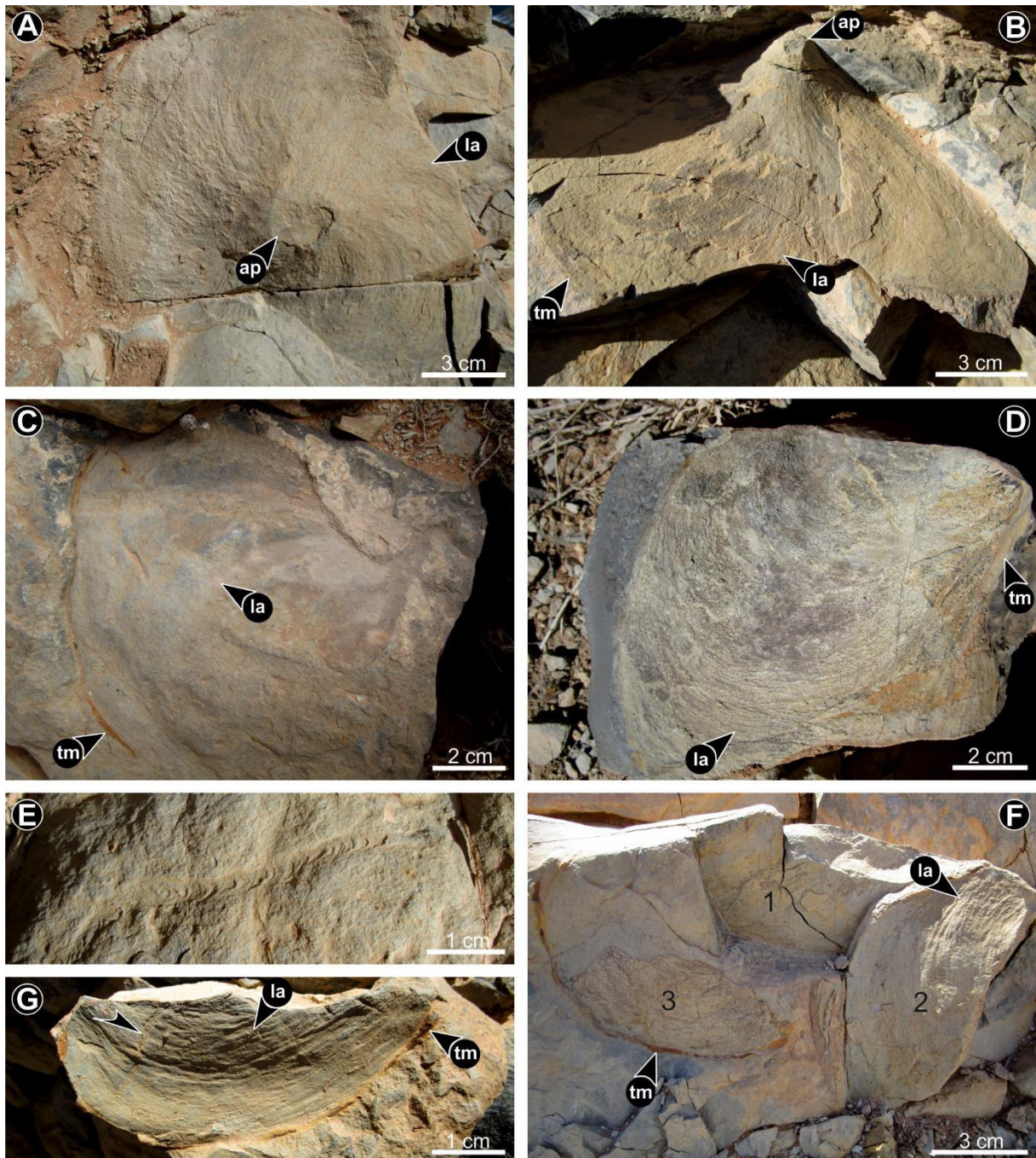


Fig. 52. *Zoophycos* du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*. **A-B.** *Zoophycos briantus* montrant un enroulement senestre. **C-D.** *Zoophycos cauda-galli*. **E.** Succession de plusieurs structures en ménisque correspondant à une section transversale du *spreite* de *Zoophycos* (la concavité des ménisques indique la direction de déplacement du *spreite*). **F.** Plusieurs spécimens de *Zoophycos* isp. superposés dans un même banc (NZ1). **G.** *Zoophycos* isp. traversé par un terrier indéterminé (flèche noire).

Discussion : Les morphotypes décrits sont similaires aux *Zoophycos villae* [Massalongo, 1855](#). La similitude concerne surtout le contour général de la trace, la seule différence se présente par l'absence de lamelles épaisses et rayonnantes ([Patel et al., 2009](#)). Les spécimens ayant la forme générale d'une queue de coq, ont été décrits et discutés par [Olivero & Gaillard \(2007\)](#), sous la

catégorie des *Zoophycos* simples et planes sans aucune précision ichnotaxonomique. *Zoophycos* isp. sont abondants dans le Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* formant ainsi, le premier niveau repère à *Zoophycos* (NZ1), avec une présence notable vers la partie supérieure du membre.

C. Discussion

Le Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* (Toarcien supérieur) de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala (Taorcien), est caractérisé par une sédimentation purement carbonatée, représentée par une alternance marno-calcaire régulière, dominée par des textures wackestones. Du point de vue ichnologie, il est marqué par une ichnodiversité faible, comportant huit (8) ichnotaxons appartenant uniquement à quatre ichnogenres (*Zoophycos*, *Thalassinoides*, *Chondrites* et *Palaeophycus*). *Zoophycos* est l'ichnogenre le plus fréquent, abondant dans les quatre niveaux repères (NZ1, NZ2, NZ3, NZ4). Il est représenté par trois ichnoespèces, de morphologies distinctes : les formes spiralées (*Z. briantus*), formes à large lobes en «U» (*Z. cauda-galli*) et les formes simples et planes (*Zoophycos* isp.). Ils sont généralement associés à des *Chondrites* (*C. intricatus* et *C. targionii*). Les *Thalassinoides*, forment le niveau repère (NT), fréquents dans la partie sommitale de ce membre alors que les autres traces diminuent en nombre.

La faible diversité des traces fossiles répertoriées avec une forte abondance de *Zoophycos* suggère l'ichnofaciès à *Zoophycos*. Il est généralement caractéristique d'un environnement d'offshore à talus continental, au-dessus des zones de sédimentation turbiditique (e.g., [Frey & Seilacher, 1980](#)). Il est le résultat de l'ingestion de débris organiques à la surface des sédiments ([Kotake, 1989, 1991](#)). Cependant, l'interprétation éthologique précise de ce ichnogenre reste encore controversée, due probablement soit : les *Zoophycos* ayant des morphologies différentes sont le résultat d'organismes et comportements différents, soit un même organisme mais son comportement diffère ([Kotake, 1989, 1991, 1994](#); [Bromley, 1991](#); [Locklair & Savrda, 1998](#); [MacEachern & Burton, 2000](#); [Löwemark et al., 2004](#); [Olivero & Gaillard, 2007](#)).

Dans le Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*, les ichnotaxons de *Zoophycos briantus* sont les plus abondants. Ils sont représentés par des spécimens spiralés avec un *spreite* hélicoïdal, généralement en forme de «J», répandus dans les trois niveaux repères (NZ2, NZ3, et NZ4). La partie supérieure du terrier (apex) située à l'interface eau/sédiment, permet les échanges entre le terrier en phase de construction et l'extérieur. [Bromley & Hanken \(2003\)](#), suggèrent que la

partie hélicoïdale supérieure des *Zoophycos* larges du Pliocène de Rhodes (Grèce), correspond à une structure d'alimentation de dépôts (*deposit-feeding*), en contrepartie les lobes latéraux de la partie inférieure du terrier, correspond à des puits de sulfure pour des bactéries chimio-symbiotiques (Bromley & Hanken, 2003). Cette même interprétation est faite sur des formes similaires de petites tailles à lobes raides du Miocène de l'Autriche (Pervesler & Uchman, 2004). Cependant, la configuration des terriers larges et étendus en forme de «U» (*Z. caudagalli*) dans les mêmes niveaux repères, témoignent d'une adaptation optimale de l'organisme responsable des *Zoophycos* aux conditions écologiques de faible oxygénation (Wetzel & Werner, 1981; Naceri *et al.*, 2018; Bouchemla *et al.*, 2021). Dans des conditions dysoxiques, l'organisme construit son terrier en forme de «U» pour lui assurer une bonne circulation de l'eau (Wetzel & Werner, 1981). Cette hypothèse est appuyée par l'association de ces spécimens avec des *Chondrites* dans les mêmes niveaux repères à *Zoophycos*.

Chondrites est une trace très caractéristique d'un *tiering* profond produit par divers organismes, généralement attribués à des vers sipunculoïdes. Elle définit plusieurs catégories éthologiques (*chemichnia* / *fodinichnia* / *agrichnia*), où règne généralement des conditions marines difficiles surtout d'anoxie (Bromley & Ekdale, 1984; Savrda & Bottjer, 1989; Gong & Droser, 2001; Baucon *et al.*, 2020). Il reflète également des substrats de type *softground* riches en H₂S (Seilacher, 2007). Selon Uchman & Wetzel (2012), au moment de la construction du terrier, l'organisme exprime une éthologie de type *chemichnia*, en exploitant des microbes chimiosymbiotiques. Un tel comportement caractérise surtout des milieux anoxiques riches en sulfures ou en ammonium, nécessaires à la prolifération des microbes (Uchman & Wetzel, 2012). Cet architecteur ichnologique témoigne que les *Zoophycos* (associés aux *Chondrites*) tolèrent de vivre dans des substrats type *softground*, anoxiques et riches en matière nutritive (e.g., Bouchemla *et al.*, 2021). Les niveaux repères sont complètement bioturbés, dominés éthologiquement par des catégories de type *fodinichnia* et *chemichnia* marqués par des formes ayant un *tiering* profond où même peu profond dans le sédiment.

Cependant, ce milieu anoxique est perturbé par la mise en place du niveau repère (NT) (entre NZ3 et NZ4) riche en *Thalassinoides*. Cet ichnofossile est interprété comme un terrier d'habitation et/ou de nourriture produit par des crustacés, principalement des décapodes dans des environnements de différentes profondeurs (Frey *et al.*, 1984; Ekdale, 1992; Bromley, 1996), mais principalement dans des environnements marins peu profonds (Myrow, 1995; De Carvalho *et al.*, 2007). En outre, il est considéré comme un indicateur de conditions oxiques

constituant ainsi, un repère important dans le schéma de la paléo-oxygénation (Bromley & Frey, 1974; Kern & Warme, 1974; Ekdale *et al.*, 1984; Bromley, 1990).

La fin de la phase anoxique du milieu est immédiatement suivie d'une nette amélioration du taux d'oxygénation expliquée par la mise en place des *Thalassinoides* qui nécessitent des taux optimaux pour leur prolifération. Néanmoins, les *Thalassinoides* étudiés sont préservés dans la partie sommitale du banc, indiquant ainsi un *tiering* superficiel. Cette situation, suggère la persistance de l'anoxie du milieu empêchant la pénétration profonde de l'organisme producteur. Bromley (1996), démontre que, dans un sédiment bien oxygéné l'organisme peut former son terrier en creusant jusqu'à 75 cm de profondeur. Savrda & Bottjer (1989), suggèrent que le diamètre maximal des terriers dépend de la quantité d'oxygène dans le substrat. Ces données montrent que l'oxygénation optimale n'est que temporaire. Les *Thalassinoides* disparaissent et les *Chondrites* réapparaissent. Ces derniers peuvent également constituer une structure de nourriture (Baucon *et al.*, 2020). Après la disparition de l'organisme responsable des *Thalassinoides*, les *Chondrites* usent la matière organique emmagasinée dans ces terriers (Fig. 51G-H) (Baucon *et al.*, 2020).

La Figure 48 montre la distribution des traces dans le Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*. Elle révèle que les ichnotaxons suivant : *Zoophycos* isp. *Chondrites* isp. et *Thalassinoides* isp., s'associent dans la partie sommitale du membre, juste au-dessus du niveau repère NZ4. *Thalassinoides* représente l'ichnofossile le plus fréquent répertorié dans la plupart des bancs, il suggère un environnement à oxygénation modéré à élevée. Certains terriers indéterminés, sont totalement retravaillés par des *Chondrites* (Fig. 51B). *Zoophycos* sont nettement plus rares dans cette partie, caractérisés uniquement par des formes superficielles, simples et planes. Ce qui laisse à penser une diminution notable en matière trophique, ce qui génère un faible *tiering* (Nasiri *et al.*, 2018).

Les *Zoophycos* et pendant le Mésozoïque sont réputés dans des environnements marins profonds, généralement entre le talus et le bassin (e.g., Olivero, 2003; Monaco *et al.*, 2016). Selon Olivero (2003), le Toarcien du Sud-Est de la France est caractérisé par des *Zoophycos* de plateforme distale (offshore). Cette situation ressemble typiquement au Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*. Il est caractérisé par des calcaires biomicritiques, dominés par des textures wackestone, une abondance de la faune pélagique (ammonites) et une absence totale de la faune benthique. Ces paramètres montrent que ce membre s'est déposé dans un environnement ouvert en-dessous de la base d'action des vagues de tempête, favorisant un

milieu calme de type offshore. Ce milieu est influencé par des conditions paléocéologiques stressantes, reliées à l'anoxie (NZ2, NZ3 et NZ4) et parfois à une carence en matière nutritive. L'assemblage des traces fossiles de ce membre révèle divers comportements alimentaires, appartenant aux catégories *domichnia / fodinichnia* (*Thalassinoides*), *chemichnia / fodinichnia / agrichnia* (*Chondrites*), *domichnia / fodinichnia ?* (*Palaeophycus*) et *fodinichnia* (*Zoophycos*). Elles indiquent que les producteurs de ces traces fossiles sont des organismes limnivores (Rodríguez-Tovar *et al.*, 2011). Une association similaire a été rapportée par Zhang (2014), où il indique que les producteurs de *Zoophycos* et *Chondrites* sont à la fois des organismes opportunistes vivant dans un environnement relativement calme riche en nutriments de type offshore.

Secteur de Mékalis (Formation de Mélah)

A. Stratigraphie et sédimentologie

Le flanc Sud-Est du Djebel Souiga fournit des affleurements bien exposés et continus latéralement. Ils sont d'âge Jurassique moyen représentés par des alternances marno-calcaires de la Formation de Mélah (Mekahli, 1998). Elle est subdivisée en deux membres informels (Fig. 53A) : Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* et Membre Marno-Calcaires Argileux.

Le Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*, vient au-dessus de la Formation Marno-calcaires d'Aïn Beida (Toarcien) (Fig. 53A-B). Il est représenté par une alternance régulière de calcaires à bancs minces à moyens (0,03-0,20 m) et de marnes grisâtres claires (0,15-0,80 m), il s'étale sur près de 30 m d'épaisseur. Les bancs calcaires sont massifs, à contacts nets et légèrement ondulés de couleur grisâtre à bleuâtre, renfermant de nombreuses ammonites, nautiloïdes et bélemnites. Ils sont également riches en traces fossiles, représentées par les ichnogenres *Zoophycos* et *Chondrites*. Leurs analyses microscopiques montrent la présence de composants squelettiques : *Posidonomya*, spicules d'éponges et radiolaires, et quelques rares foraminifères planctoniques, et des algues vertes unicellulaires planctoniques (*Globochaete* sp.) (Mekahli, 1998). Tous ces éléments figurés sont enregistrés dans des textures de mudstone à wackestone (Bassoullet, 1973; Mekahli, 1998).

En concordance sur le membre précédent s'installe le Membre Marno-Calcaires Argileux (Fig. 53C), il atteint jusqu'à 42 m d'épaisseur. Ce membre consiste en une alternance irrégulière de marnes friables verdâtres et de calcaires argileux bleuâtres à grisâtres. Les calcaires se présentent sous forme de bancs d'épaisseur variable (centimétriques à décimétriques), contenant d'abondantes ammonites et de rares bélemnites. Les vires marneuses contiennent d'abondants bivalves à tests minces (*Bositra buchii* Roemer, 1836). La limite supérieure du membre est caractérisée par une surface d'érosion très nette. Au-dessus duquel, s'installe la sédimentation du Bajocien-Bathonien marquée par la formation silicoclastique/carbonatée de Teniet El Klakh (Mekahli, 1998).

Dans le secteur d'étude et grâce à une riche faune ammonites Bassoullet (1973), attribua un âge Aalénien supérieur/Bajocien inférieur.

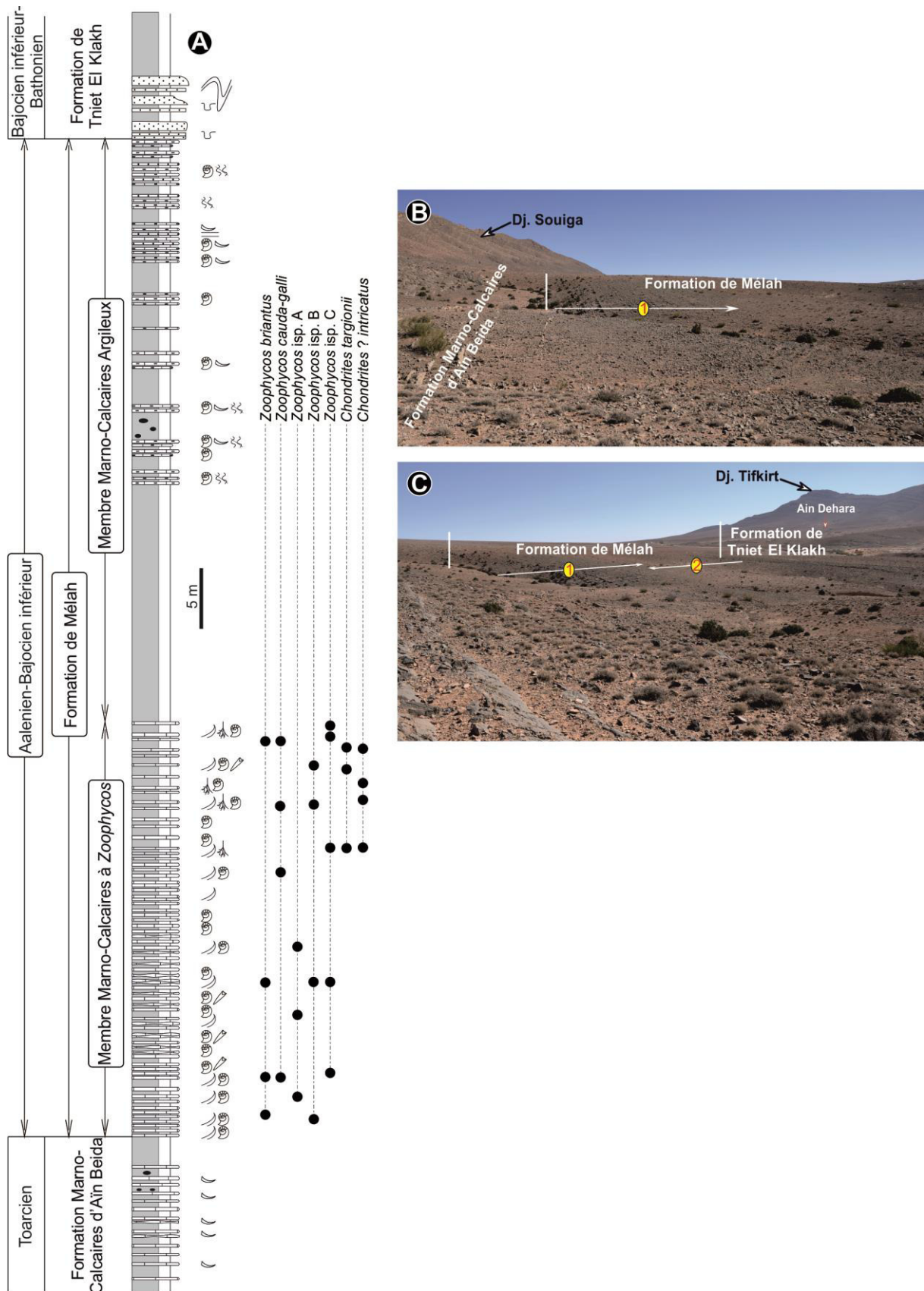


Fig. 53. Succession lithostratigraphique et représentations photographiques du secteur d'étude. **A.** Colonne lithostratigraphique de la Formation de Mélah, montrant la distribution des traces fossiles inventoriées (d'après Mekki *et al.*, 2019). **B-C.** Vues panoramiques de la Formation de Mélah, (1) Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*, (2) Membre Marno-Calcaires Argileux.

Dans le Membre Marno-Calcaires Argileux, la bioturbation est rare à l'exception de quelques traces fossiles enregistrées dans sa partie supérieure (Bassoullet, 1973; Mekahli, 1998). Les caractéristiques texturales, l'abondance d'ammonites et la microfaune pélagique (radiolaires), la rareté de la faune benthique et l'absence des structures hydrodynamiques liées à haute énergie suggèrent un environnement marin ouvert en dessous de la base moyenne d'actions des vagues de tempête et à salinité normale (Bromley, 1996).

B. Description des traces fossiles

Chondrites Von Sternberg, 1833

Chondrites targionii Brongniart, 1828 (Fig. 54A-B)

Description: Il s'agit d'une trace arboriforme, légèrement incurvée, ramifiée, aplatis, avec trois ordres de branches remplies de matériel plus clair que l'encaissant. Les branches de second ordre sont les plus dominantes, et l'angle varie de 20° à 45°. Cette trace est préservée en position endichniale et/ou en épirelief positif et négatif. La trace fait 8 cm de large, et les tunnels ont un diamètre de l'ordre de 1 mm.

Discussion: La systématique des *Chondrites* a été révisée par Fu (1991), Uchman (1999) et Uchman *et al.* (2012), sept (07) ichnoespèces distinctes ont été identifiées, citons : *Chondrites targionii*, *C. intricatus*, *C. patulus*, *C. recurvus*, *C. stellaris*, *C. caespitosus* et *C. affinis*. Ces terriers montrent généralement une ramification successive primaire, des tunnels légèrement incurvés et des angles de ramification fréquemment aigus. Ces caractéristiques sont la diagnose principale de *C. targionii* (Fu, 1991; Uchman, 1999; Uchman *et al.* 2012). En outre, la taille de ces spécimens est comparable aux formes présentées par Uchman *et al.* (2012).

Chondrites ? intricatus Brongniart, 1828 (Fig. 54B)

Description: C'est une trace ressemblant à la précédente par sa forme arboriforme ramifiée. Elle est caractérisée par une taille plus petite de terriers droits, courts et rayonnants vers le bas, préservés en position hypichniale. La largeur du système du terrier est inférieure à 30 mm et la largeur des tunnels est d'environ 0,5-1 mm. Les branches du terrier sont remplies d'un sédiment plus clair que l'encaissant.

Discussion: *Chondrites? intricatus* et *C. targionii* sont associés dans les mêmes niveaux calcaires de la Formation de Mélah (Fig. 54B). Les grands terriers de *C. targionii* et les petits de *C. ? intricatus* se recourent.

Zoophycos Massalongo, 1855**Zoophycos brianteus Massalongo, 1855** (Fig. 54C-E)

Description: Ce sont des spécimens préservés en plein relief (*endichnia*), parallèlement à la stratification, légèrement inclinés. Elles ont une forme spiralée, montrant parfois des *spreites* hélicoïdaux en forme de «J». Certains spécimens mesurent plus de 30 cm de large, caractérisés par des lamelles primaires bien distinctes et lamelles secondaires mal conservées (Fig. 54D-E). Les lamelles primaires sont régulièrement espacées de 1-2 mm de large et se démarquent à partir d'un tube central et se plient légèrement vers la partie externe du *spreite*.

Discussion: *Zoophycos* est une trace fossile complexe et encore énigmatique en raison de sa morphologie variable (Bromley & Hanken, 2003; Olivero, 2003; Knaust, 2009a; Zhang, 2014). Elle a été initialement baptisée comme un *Fucoides* par Massalongo (1855). Olivero (2007), a examiné les spécimens utilisés par Massalongo pour établir un *Zoophycos* type, en proposant un paralectotype pour cet ichnogenre. Les spécimens décrits ici sont parfaitement similaires à *Zoophycos brianteus*, sans aucune différence morphologique évidente avec et le matériel type (Massalongo, 1855, pp. 51-52, pl. 3, figs 1-2 ; Olivero, 2007, figs. 10, 13). *Zoophycos* est considéré comme un terrier de nourriture faite par un animal vermiforme et limnivore (Bottjer *et al.*, 1988; Olivero, 2003).

Zoophycos cauda-galli Vanuxem, 1842 (Fig. 54D)

Description: Il s'agit d'un spécimen représenté généralement par des terriers mesurant plus de 15 cm de long. Ils sont, préservés en plein relief (*endichnia*) montrant des *spreites* en forme de «U», parfois hélicoïdaux. Le contour général est assez large dans la partie distale du terrier, contenant à la fois des lamelles primaires distantes de 3 à 4 mm et des lamelles secondaires bien distinctes.

Discussion: La morphologie de la trace fossile attribuée aujourd'hui à des *Zoophycos cauda-galli* a été signalée pour la première fois dans les grès argileux dévoniens (Groupe Hamilton, New York et Ohio, USA). Elle a été décrite par Vanuxem (1842), sous le nom de *Fucoides cauda-galli*, puis Hall (1863), lui attribua le nom de *Spirophyton cauda-galli*. Les spécimens étudiés sont similaires à *Z. cauda-galli* par la forme générale, dimensions des *spreites* et la présence des lamelles primaires. De plus, ils ne présentent pas de différences morphologiques évidentes par rapport au matériel type (Vanuxem, 1842, pp. 128-129, fig. 30).

Zoophycos isp. A (Fig. 54E)

Description: C'est une trace fossile horizontale, plane préservée en position épichniale, représentée par des terriers à *spreites* arqués en forme de «U», avec un tube marginal visible de 0,5 cm de diamètre. Le diamètre maximal des spécimens observés est de 15 cm. Les lamelles primaires et secondaires sont difficilement distinguables.

Discussion: Les spécimens décrits convergent vers les morphotypes de *Zoophycos* en forme de «U». Ils sont caractérisés par une faible abondance et diversité, préservés au sommet des niveaux de calcaires marneux de la Formation de Mélah. La morphologie est traitée en nomenclature ouverte en raison du mauvais état de conservation et du nombre limité de spécimens.

Zoophycos isp. B (Fig. 55A)

Description: Il s'agit d'une structure horizontale, spiralée, représentée par des terriers à *spreite* en forme de «J». Le contour général est en forme d'une queue de coq. Les lamelles primaires et secondaires sont visibles. Les premières sont espacées de 3 à 5 mm, tandis que le diamètre du système de terrier est d'environ 20 cm.

Discussion: Les lobes ressemblant à la queue d'un coq sont diagnostiques pour *Z. cauda-galli*, mais le morphotype *Zoophycos* isp. B diffère de cette ichnoespèce par la présence d'un *spreite* en forme de «J», un diamètre légèrement plus petit du système de terriers et des lamelles primaires distantes. La morphologie est traitée en nomenclature ouverte en raison du mauvais état de conservation et du nombre limité de spécimens.

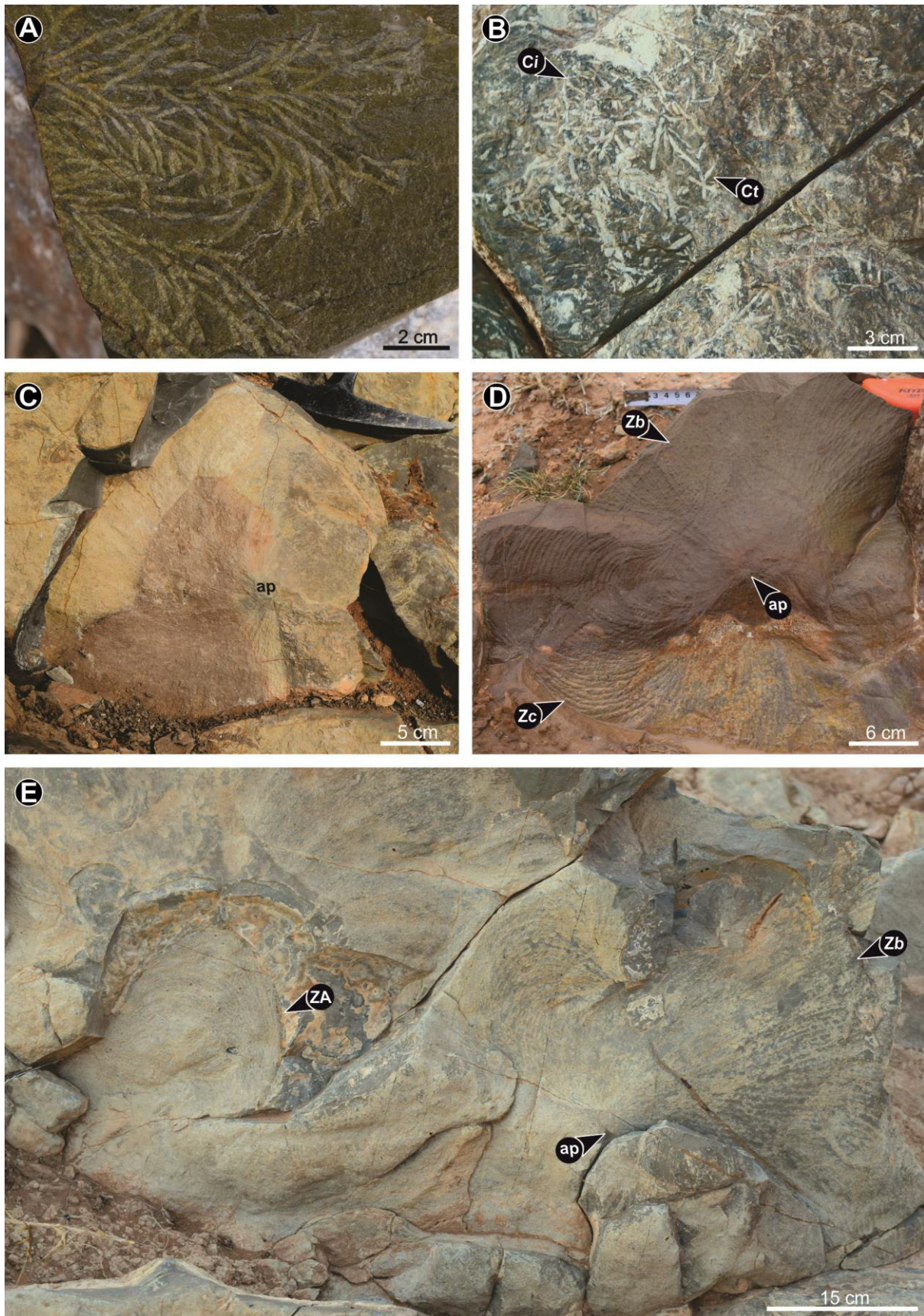


Fig. 54. Traces fossiles de la Formation de Mélah. **A.** *Chondrites targionii*. **B.** *Chondrites* (*Ci* ; *C. ?intricatus* et *Ct* ; *C. targionii*). **C.** *Zoophycos brianteus*. **D.** *Zoophycos cauda-galli* (*Zc*) et *Z. brianteus* (*Zb*). **E.** Association de deux spécimens de *Zoophycos*, *Z. brianteus* (*Zb*) et *Zoophycos* isp. A. (*ZA*). ap : apex.

Zoophycos isp. C (Fig. 55B)

Description: Ce spécimen est représenté par des terriers horizontaux, hélicoïdaux, caractérisés par des *spreites* arqués en forme de «U» disposés autour d'un point central. Le *spreite* est figuré par des lamelles primaires et secondaires clairement distinguées. Les terriers sont souvent préservés en position hypichniale. La largeur du système de terrier est environ 25 cm avec un espacement de 8 à 9 mm entre les différentes lamelles primaires.

Discussion: *Zoophycos* isp. C ressemble à *Zoophycos cauda-galli* tout en ayant la même morphologie du terrier qu'est représenté par des *spreites* en forme de «U». Cependant, il diffère des autres ichnoespèces suscitées, par la présence des lamelles primaires plus espacées (8-9 mm). La morphologie est traitée en nomenclature ouverte en raison du mauvais état de conservation et du nombre limité de spécimens.

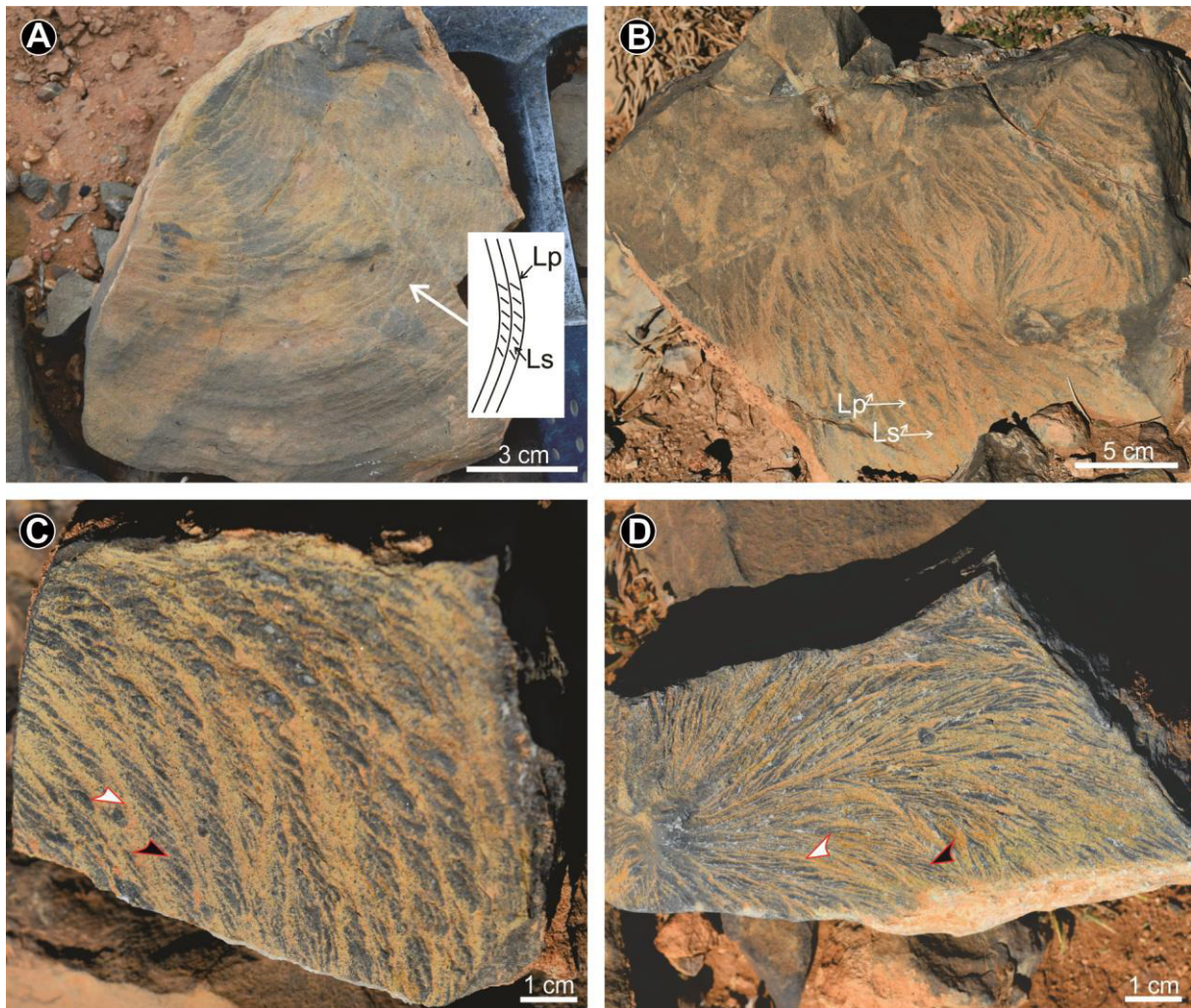


Fig. 55. Traces fossiles de la Formation de Mélah. A. *Zoophycos* isp. B., B. *Zoophycos* isp. C. (les deux spécimens montrent à la fois des lamelles primaires (Lp) et secondaires (Ls)). C-D. Vues de détail montrant la succession des lamelles primaires (flèche blanche) et lamelles secondaires (flèche noire) des *Zoophycos* de la Formation de Mélah.

C. Discussion

L'assemblage des traces fossiles de la Formation de Mélah (Atlas saharien occidental) d'âge Jurassique moyen, montre une faible ichnodiversité. Elle est marquée par la présence de deux ichnogenres distincts, répartis sur sept ichnoespèces reflétant typiquement l'ichnofaciès à *Zoophycos*. Les *Zoophycos* montrent des morphologies variables (*Z. brianteus* le plus fréquent); certains ont été laissés en nomenclature ouverte (*Zoophycos* isp. A, *Zoophycos* isp. B et *Zoophycos* isp. C). La variation morphologique observée peut dans certains cas refléter diverses sections de la trace fossile plutôt que de véritables différences morphologiques. En outre, comme il a été démontré par Bromley & Hanken (2003), et Pervesler & Uchman (2004), les morphologies typiques d'ichnoespèces distincts (e.g., *Z. brianteus* et *Z. insignis*) peuvent être conserver dans une même structure. Les *Zoophycos* de la formation étudiée indique un environnement d'offshore, relativement calme et riche en nutriments (Seilacher, 2007; Zhang *et al.*, 2015b).

Zoophycos est caractéristique de certains environnements marins profonds, souvent de type bassin aux cours du Jurassique et Crétacé du Sud-Est de la France (Olivero, 1996, 2003). Cependant, contrairement à la Formation de Mélah, il s'associe dans un assemblage plus diversifié (e.g., *Chondrites*, *Planolites*, *Zoophycos*, *Teichichnus* et *Thalassinoides*) dans les faciès du Jurassique moyen des calcaires tachetés des Monts des Hautes Tatras (Uchman & Jach, 2017, Jach & Reháková, 2019).

En général, l'ichnoassemblage de cette formation est caractérisé par une faible ichnodiversité (*Zoophycos* et *Chondrites*), relativement des faciès marins moins profonds du Jurassique moyen (calcaires tachetés des Monts des Hautes Tatras). Cependant, *Zoophycos* est l'ichnogenre le plus fréquent qui domine l'association, tandis que *Z. brianteus* est l'ichnoespèce la plus fréquente. De plus, tous les morphotypes de *Zoophycos* se trouvent dans le même faciès et la variation des systèmes de terriers observée est attribuée à *Zoophycos*. Cinq morphologies sont distinguables : deux ichnoespèces et trois autres morphotypes laissés dans une nomenclature ouverte. Les différences morphologiques des spécimens de *Zoophycos* peuvent résulter de: (i) l'action de différents producteurs, (ii) divers comportements (*behaviours*) du même organisme (iii) changements ontogénétiques dans la population de producteurs.

Les faciès du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* de la Formation de Mélah sont caractérisés par une bioturbation modérée. *Chondrites* et *Zoophycos* représentent deux traces fossiles à

tiering profond, parmi les associations de traces fossiles du Jurassique moyen (Bromley, 1990; Zhang *et al.*, 2015a,b). Cette trace peut s'épanouir dans des sédiments faiblement oxygénés comme il peut pénétrer profondément dans des sédiments oxiques (Ekdale, 1992). En outre, *Chondrites* est une trace fossiles souvent considérée comme un indicateur d'anoxie dans les sédiments (e.g., Bromley & Ekdale, 1984; Gong & Droser, 2001). Cela pourrait suggérer une déficience en oxygène dans les sédiments lors de la mise en place du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* de la Formation de Mélah.

Zoophycos est généralement signalé dans les environnements marins profonds depuis le Jurassique (Bromley, 1990; Seilacher, 2007; Zhang *et al.*, 2015b), mais il est également présent dans les milieux marins peu profonds du Trias Allemand (Knaust, 2004). L'abondance des ammonites, de la microfaune pélagique et la rareté des éléments benthiques, suggèrent que le Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* de la Formation de Mélah, pourrait être déposé dans un environnement d'offshore avec une salinité marine normale. En outre, les ichnoespèces des *Zoophycos* inventoriées, convergent morphologiquement celles décrites dans les environnements marins profonds (Zhang *et al.*, 2015b). Ils ne ressemblent pas aux formes signalées dans les environnements peu profonds de type nearshore (e.g., Knaust, 2004).

Il est admis que les ichnotaxons de *Zoophycos* et *Chondrites* sont davantage liés à l'oxygénation que la bathymétrie. Cependant, l'inventaire ichnologique de la Formation de Mélah n'a fourni que deux ichnogenres (i.e., *Zoophycos* et *Chondrites*), en plus, l'absence des traces fossiles des milieux peu profonds, figures hydrodynamiques bien préservées (i.e., laminations primaires) ; ainsi, des traces fossiles caractérisant un *tiering* peu profond, indiquent que l'environnement de dépôt pourrait être profond et à faible oxygénation, d'où la limite redox pourrait être proche de l'interface eau-sédiment, empêchant ainsi toute colonisation du sédiment par des organismes fouisseurs.

Il est fort probable que les traces fossiles étudiées ont été faites par des organismes inconnus, mais probablement vermiformes dans un milieu marin profond, de type d'offshore qui peut correspondre à un environnement bathyal moins profond (Zhang *et al.*, 2015b). *Chondrites* est vraisemblablement un système de terrier de nourriture également d'un organisme inconnu, lié à l'action des organismes limnivores endobenthiques, à l'image des vers sipunculoïdes et/ou des annélides (Osgood, 1970). Ceci est en accord avec les données paléontologiques du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* de la Formation de Mélah, qui reflète un milieu marin relativement profond (offshore).

III. LES MONTS DU NADOR

A. Introduction

Les premières investigations géologiques effectuées sur la région du Nador (domaine pré-atlasique ou atlasico-temcenien au sens de [Ouaed, 1987](#)) remontent au 19^{ème} siècle, où [Ville \(1852\)](#), [Coquand \(1862\)](#), [Péron \(1883\)](#), [Welsch \(1890\)](#), et [Le Mesle \(1890\)](#), élaborent une description lithologique sommaire des affleurements jurassiques. Dans la première moitié du dernier siècle, [Deleau \(1948\)](#) présente une synthèse structurale et stratigraphique du Djebel Nador. Le Jurassique supérieur fut mentionné pour la première fois dans la région d'Aïn Taga par [Karpoff \(1950\)](#). Plus tard, [Lucas \(1952\)](#), apporte des précisions sur la stratigraphie et la paléogéographie du Nador. L'étude des foraminifères et des ostracodes de [Lasnier \(1965\)](#) lui a permis d'identifier le Domérien et le Toarcien dans les régions de Sidi Saâdoun, Faïdja et Bou Loual. Des études plus récentes s'intéressent beaucoup plus au groupe carbonaté inférieur et à la Formation des Grès de Sidi Saâdoun ([Augier, 1967](#); [Caratini, 1970](#); [Benest, 1985](#); [Elmi & Benest, 1978](#); [Benest et al., 1995](#)). Dans les Monts du Nador, la Formation de Faïdja, définie par [Augier \(1967\)](#), est représentée par une épaisse sédimentation silico-clastique à dominante argileuse. La note établie par [Atrops & Benest \(1981\)](#), décrit la partie sommitale de la Formation des Grès de Sidi Saâdoun et la Formation de Faïdja.

Malheureusement, l'analyse sédimentologique et ichnologique détaillée du Jurassique supérieur des Monts du Nador reste encore générale (e.g., [Othmane, 2008](#)). Par conséquent, les conditions paléoenvironnementales et paléoécologiques qui ont régné durant la période d'installation de la Formation de Faïdja, restent encore énigmatiques et controversés. La présente étude, réunit les nouvelles données obtenues lors de nos prospections récentes de la Formation de Faïdja avec les analyses microfaciologiques, pour raffiner la lithostratigraphie, la biostratigraphie, ainsi que l'environnement de dépôt de cette formation. Par conséquent, une nouvelle subdivision lithostratigraphique avec une biostratigraphie modifiée à la base de nouvelle collecte d'ammonites, sont proposées.

Ce travail vise à fournir également un inventaire détaillé des traces fossiles et leur distribution en fonction des faciès sédimentologiques, afin de réaliser un modèle paléoenvironnemental convenable à la Formation de Faïdja.

B. Cadre général

Le chaînon du Nador est un alignement montagneux orienté sensiblement SW-NE, situé à environ 265 Km au sud-est de la ville d'Oran (Fig. 56A). Il est limité par le Plateau de Sersou au Nord et par le plateau d'Aïn Taga au Sud (Fig. 56B). Il forme un alignement de relief s'étalant sur environ 70 km depuis Djebel Goudjila, relayé par les Monts de Chellala à l'Est jusqu'à Djebel En Nador, à l'Ouest. La structure du Nador est formée par trois unités principales qui sont du Nord vers le Sud : (1) le plateau de Sersou qui correspond à un vaste synclinal dominé par des terrains crétacés, des dépôts continentaux miocène inférieur et post-miocène ; (2) la chaîne montagneuse qui peut être subdivisée en deux zones: une zone méridionale formée d'un vaste anticlinal dissymétrique dont la charnière est constituée par un matériel principalement triasique et liasique; une zone septentrionale représentée par des plis à matériel d'âge Jurassique moyen à supérieur et Crétacé inférieur. Sur la base des considérations lithofaciologiques, cette deuxième zone a été subdivisée en trois groupes (Deleau, 1948; Auclair and Biehler, 1967; Augier, 1967; Caratini, 1970; Ouared, 1987) ;

a- Le Groupe carbonaté inférieur est représenté par quatre formations : la Formation des Dolomies de Bou-Loual (Hettangien au Pliensbachien) qui occupe le cœur de l'anticlinal du Nador (Bassoulet & Benest, 1976) ; la Formation des Calcaires de Sidi Laoumi (Pliensbachien inférieur) composée essentiellement de calcaires à silex (Caratini, 1970; Ouared, 1987) ; la Formation des Marno-calcaires de Bénia (Pliensbachien inférieur jusqu'au Bajocien basal), elle est formée de marno-calcaires fossilifères (Elmi *et al.*, 1974); la Formation des Calcaires du Nador (Bajocien inférieur-Callovien moyen) qui domine les vallées de Faïdja et de Bou Loual (Ouared, 1987) ;

b- Le Groupe détritique médian regroupe deux formations lithostratigraphiques : la Formation des Grès de Sidi Saâdoun (Oxfordien moyen) est dominée par des barres gréseuses métriques et massives (Atrops & Benest, 1981; Benest *et al.*, 1995); la Formation de Faïdja, est formée majoritairement d'argiles à intercalation de grès fins, dont les deux tiers inférieurs ont été corrélés avec la Formation des Argiles de Saïda située dans le domaine tlemcénien (Elmi & Benest, 1978). La partie inférieure, présente des passées gréseuses fines, à patine verte, leurs bases sont souvent ornées de structures sédimentaires (*prod-* et *flute casts*), et la partie médiane est intercalée par trois barres calcaires (Caratini, 1970; Atrops & Benest, 1981; Benest, 1985; présent travail). Ces dernières sont considérées comme des niveaux isochrones dans la Formation de Faïdja et ont fourni une faune d'ammonite importante permettant de dater cette formation du Kimméridgien inférieur (Atrops & Benest, 1981), actualisé dans ce travail au

Kimméridgien inférieur à supérieur. Au-dessus duquel, la sédimentation est dominée par des barres gréseuses massives avec de nombreuses passées d'argiles de couleur verte et/ou rouge, corrélée avec la Formation des Grès de Bou Médine (Elmi & Benest, 1978; Mangold *et al.*, 1974) définie plus à l'ouest dans la région de Tlemcen.

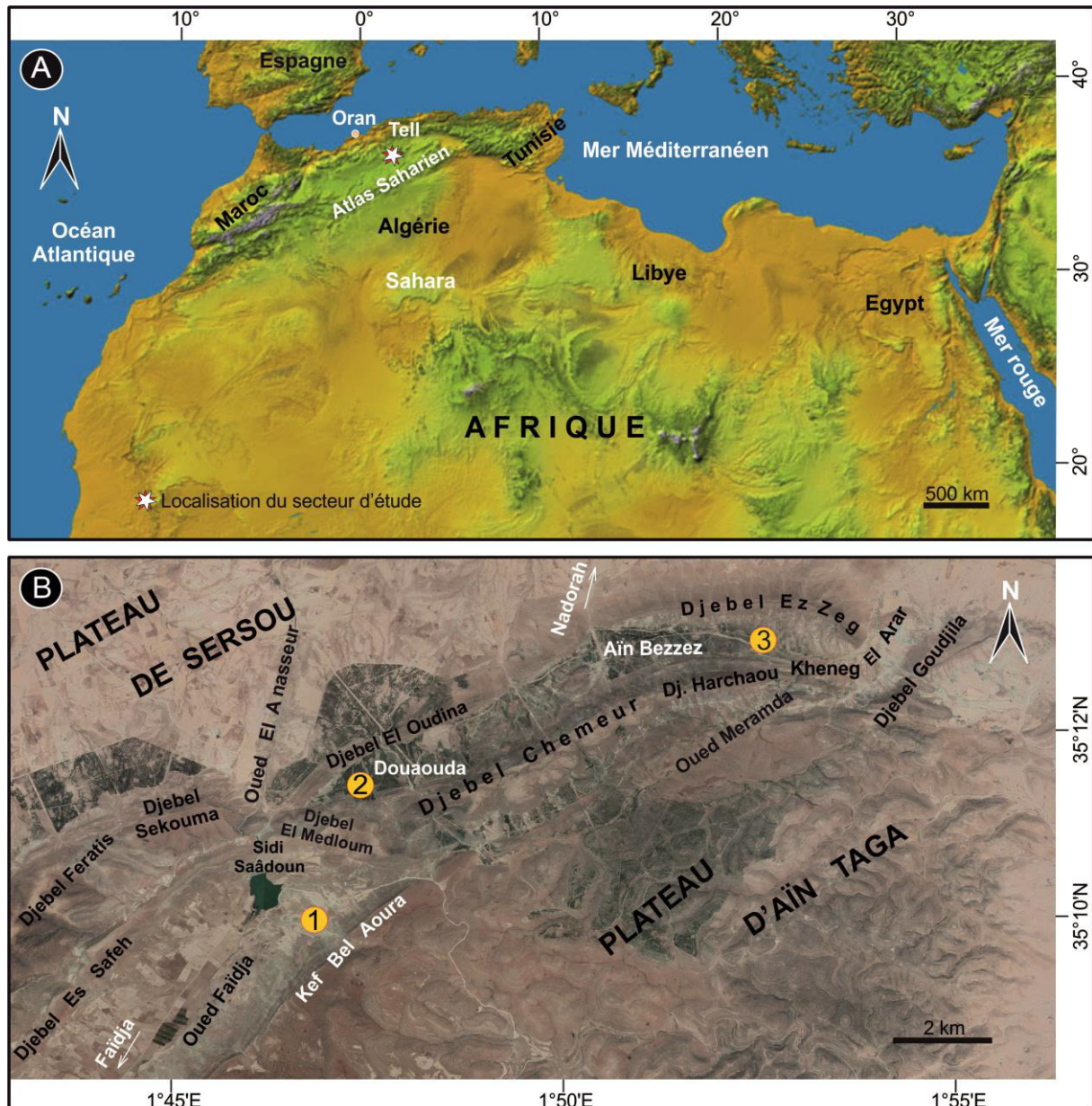


Fig. 56. Localisation du secteur d'étude. **A.** Modèle numérique d'élévation de l'Afrique du nord montrant la localisation du secteur d'étude. **B.** Image satellitaire (Google Earth) de la partie orientale du domaine pré-Atlasique, montrant la localisation des trois secteurs d'étude (1, 2, 3).

c- Le Groupe carbonaté supérieur est représenté par trois formations : la Formation Carbonatée d'Aïn Taga; la Formation des Dolomies de Tlemcen et la Formation des Calcaires de Remaïlia (Augier, 1967). Ces formations sont attribuées au Kimméridgien supérieur-Valanginien *pro parte* (Caratini, 1970).

Enfin, (3) la série est couronnée par le plateau d'Aïn Taga correspondant au flanc méridional de la structure anticlinale du Nador, est formé de faciès carbonatés d'âge Tithonien supérieur à Crétacé.

C. Description de la série

La description de la Formation de Faïdja (Augier, 1967) s'appuie sur l'analyse détaillée de trois coupes réparties le long des Monts du Nador (Fig. 56B). Ci-après, le nom, la position et les coordonnées géographiques des coupes réalisées :

- La coupe de Kef Bel Aoura ($X=1^{\circ}46'58''E$; $Y=35^{\circ}10'00''N$) se situe à environ 9 km nord-est du village de Faïdja (ex. Aïn El Benia). Elle débute depuis la retenue collinaire et le marabout de Sidi Saâdoun et se termine sous la corniche calcaire qui domine Kef Bel Aoura.

- la coupe de Douaouda ($X=1^{\circ}47'37''E$; $Y=35^{\circ}11'30''N$) se situe au sein d'une forêt de même nom, à environ 3 km nord-est du marabout de Sidi Saâdoun, dans le piémont situé entre Djebel El Medloun, au sud et Djebel El Oudina, au nord.

- la coupe de Aïn Bezzez ($X=1^{\circ}52'46''E$; $Y=35^{\circ}13'01''N$) occupe le flanc méridional de Djebel Ez Zeg, à environ 11 Km du marabout de Sidi Saâdoun.

La Formation de Faïdja est constituée de dépôts mixtes, silicoclastiques et carbonatés, d'épaisseur totale atteignant 650 m et comprise entre deux murailles formant une remarquable topographie dans le paysage : Au mur, les barres gréseuses de la Formation des Grès de Sidi Saâdoun (Oxfordien moyen) ; au toit, les barres calcaréo-dolomitiques de la Formation Carbonatée d'Aïn Taga (Kimméridgien supérieur) (Fig. 57-58).

Dans le présent travail, la Formation de Faïdja peut être subdivisée en trois membres informels (Fig. 57), dont chacun est doté de ses propres caractères lithologiques, paléontologiques, sédimentologiques, ichnologiques et environnementaux. De bas en haut, on distingue (Fig. 58) :

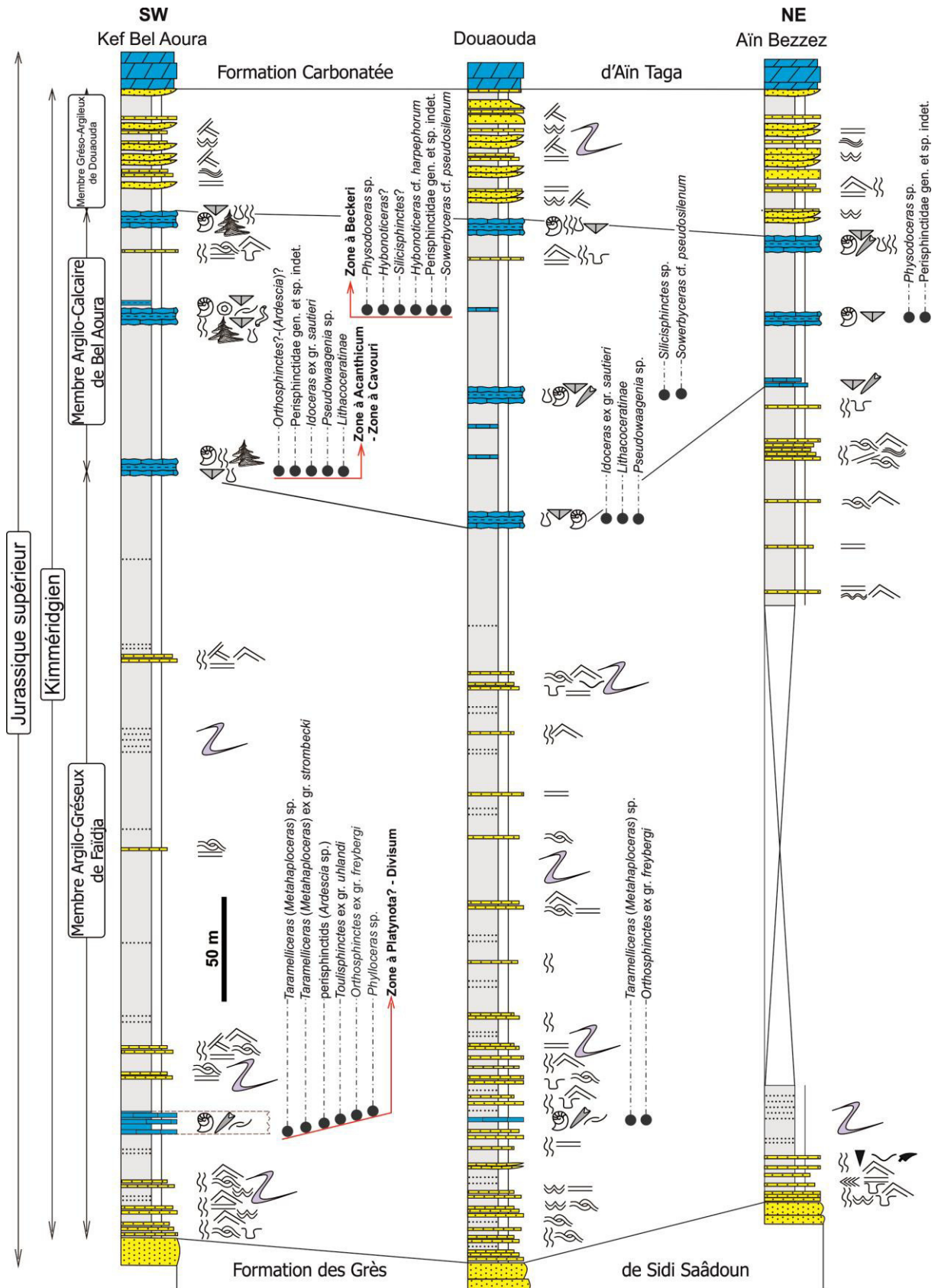


Fig. 57. Succession lithostratigraphique de la Formation de Faïdja dans les trois secteurs d'étude du domaine pré-Atlasique oriental (Algérie Nord-occidentale).

1. Membre Argilo-Gréseux de Faïdja (450m) :

Le contact avec la Formation des Grès de Sidi Saâdoun est visible et bien exposé dans les trois secteurs d'études (Fig. 58B). Il représente un changement lithologique abrupt passant d'épaisses barres gréseuses massives à des argiles blanchâtres slumpées, à intercalations minces de silts. Cet intervalle slumpé se transforme à une alternance d'argiles verdâtres et des bancs gréseux roux en surface et gris à la cassure.

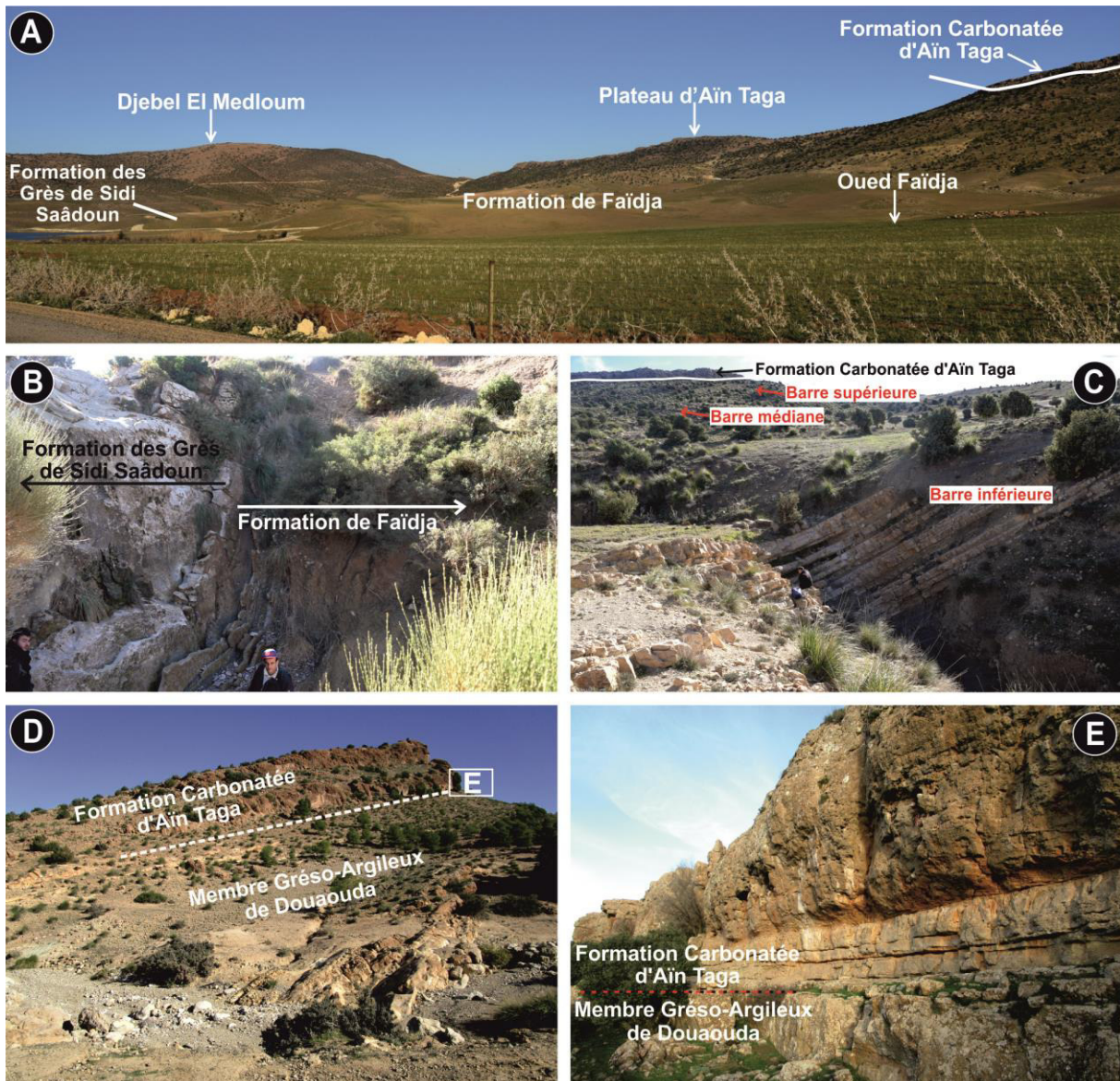


Fig. 58. Photographies de terrain de la Formation de Faïdja. **A.** Vue panoramique du secteur de Kef Bel Aoura. **B.** Vue panoramique montrant le contact entre la Formation des Grès de Sidi Saâdoun et la Formation de Faïdja. **C.** Vue panoramique montrant le Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura. **D-E.** Vues panoramiques de la partie supérieure du Membre Grés-Argileux de Douaouda et son contact avec la Formation Carbonatée d'Aïn Taga.

Les grès ont une granulométrie fine avec des bases érosives et montrent une épaisseur décimétrique (20 à 90 cm), des laminations parallèles, des litages de rides de courants, des litages obliques en mamelons (*HCS*) et des figures d'échappement de fluides (Fig. 59C-E). Ces bancs gréseux montrent souvent, à sa base, des traces fossiles, des figures de charge et des figures d'affouillement comme les "*prod casts*", les "*groove casts*" et les "*flute casts*". Leur surface sommitale est le plus souvent sculptée par des rides de courant asymétriques. Les mesures des paléocourants réalisées témoignent d'un dépôt par des courants unidirectionnels venant préférentiellement du Nord (Fig. 59F). Parfois, des structures de glissements «*slumps*» sont observables dans les paquets argilo-gréseux. Ces derniers montrent généralement une stratonomie négative.

L'analyse microscopique des bancs gréseux montre qu'il s'agit surtout de grains de quartz subarrondis, de plagioclases et d'assez nombreux micas blancs et noirs et de rare zircon qui baignent dans un ciment ferrugineux (Fig. 60A-B). Dans le secteur de Kef Bel Aoura, affleure dans la partie basale du membre argilo-gréseux, une alternance (5-7m) de marnes grises avec des bancs calcaires micritiques à ammonites, bélemnites et de rares fossiles benthiques. Les parties médiane et sommitale du membre deviennent beaucoup plus argileuses, les bancs gréseux diminuent en termes d'épaisseur, se raréfient, puis disparaissent.

2. Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura (130m) :

Cet ensemble médian se caractérise par une épaisse combe argileuse verdâtre intercalée de trois barres calcaires :

a. Barre inférieure (6m)

Elle est représentée par des calcaires micritiques beiges à la patine, grisâtre à la cassure, en bancs centimétriques à décimétriques, bien continus latéralement, interstratifiés avec des marnes grises (Fig. 58C). Les calcaires ont fourni des bivalves (pectinidés), des bélemnites, des ammonites et accessoirement des échinodermes. L'examen microscopique des bancs calcaires montre qu'il s'agit d'une texture mudstone à wackestone renfermant des sections de bivalves, de brachiopodes, et d'échinides, de foraminifères benthiques agglutinés, de spicules triaxones de spongiaires, de rares ostracodes, ainsi que de grains de quartz détritiques subarrondis (Fig. 60C).

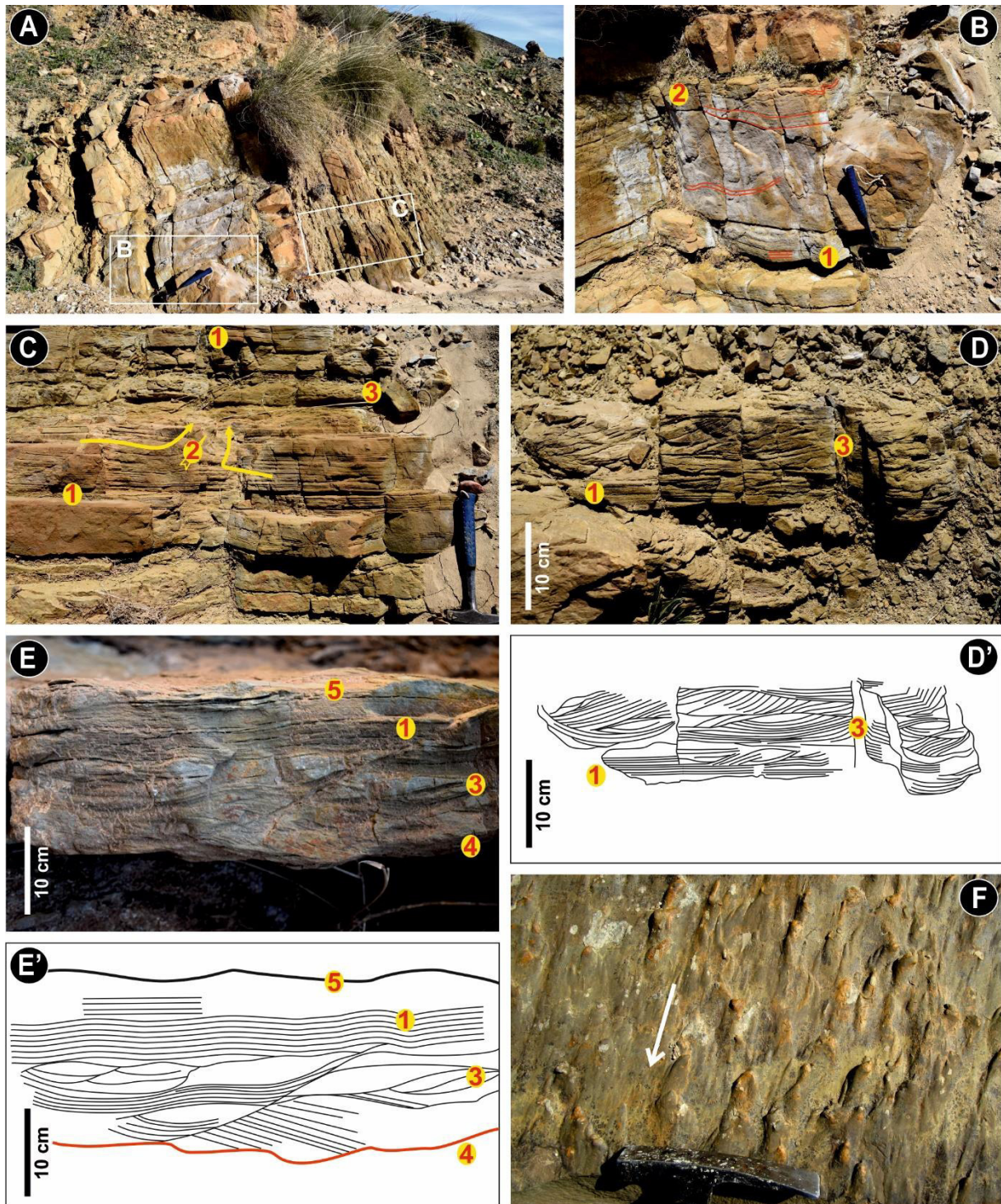


Fig. 59. A-E'. Photos représentatives de terrain et dessins détaillés des principales structures sédimentaires du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja. (1) Bancs gréseux à granulométrie fine à moyenne, montrant des laminations parallèles planes. (2) Structure d'échappement de fluide (flèche jaune). (3) *Hummocky cross stratification* (HCS). (4) Contact basal érosif aigu. (5) Rides de courant symétrique dans le contact supérieur du banc. F. *Flute-casts* à la base d'un banc gréseux, notant que le paléocourant est unidirectionnel (vers le sud, voir la flèche blanche).

b. Barre médiane (7m)

Elle est composée de bancs calcaires bioclastiques d'épaisseur décimétrique à métrique, avec une bioturbation représentée par des traces de *Zoophycos*, *Diplocraterion* et divers perforation indéterminée, de brachiopodes térébratules et rhynchonelles, ammonites, bivalves (*Neithea* sp., *Pholadomya bolina* d'Orbigny, *Pholadomya* sp.), huîtres, gastéropodes, serpulidés (*Filograna* sp.), échinides, aptychus d'ammonites et des plaques d'échinodermes (*Balanocrinus* sp.). Le microfaciès (Fig. 60D-E) montre qu'il s'agit d'une texture wackestone-packstone à sections de bivalves, brachiopodes, et crinoïdes saccomidés (*Crassicoma schattenbergi* Hess, *Saccocoma* sp.).

c. Barre supérieure (6m)

Macroscopiquement, cette barre est formée de bancs calcaires beiges, d'épaisseur décimétrique (de 0.40 à 0.90m), intercalés avec des interlits marneux grisâtres (de 0.10 à 0.40m). Les niveaux calcaires ont fourni une biophase moins abondante formée de gastéropodes, bivalves, radioles d'oursin, et d'ammonites. Le microfaciès montre qu'il s'agit d'une biomicrite de texture wackestone-packstone à foraminifères benthiques, plaques d'échinodermes, sections de bivalves, de gastéropodes et d'algues dacycladacées, ainsi que des grains de quartz détritiques subanguleux à subarronids (Fig. 60F).

3. Membre Grés-Argileux de Douaouda (70m) :

Ce membre s'étend du sommet du dernier niveau calcaire du membre précédent jusqu'à la base de la Formation Carbonatée d'Aïn Taga (Fig. 58D-E). Il est fait d'une alternance rapprochée d'argiles blanchâtres à verdâtres (de 0.6 à 0.9m) à feuillets silteux, avec des bancs de grès à grains fins ou moyens, à patine rousse, d'épaisseur centimétrique à plurimétrique. Les bancs gréseux montrent des limites nettes, des surfaces irrégulières soulignées parfois par des gouttières d'érosion (Fig. 61B). Leurs interfaces présentent des laminations parallèles (Fig. 61B-C), des laminations entrecroisées, des stratifications obliques en creux de type "swaley" et des structures d'échappements de fluides (Fig. 61D). Des rides de courants déformées en convolutions ("convolute bedding") et figure de charge sont localement présentes, avec de nombreuses structures de type "slumps". Occasionnellement, des bancs gréseux se recouvrent de fines passées chenalisées microconglomératiques de quelques centimètres à 30 cm d'épaisseur (Fig. 61E). Ces microconglomérats contiennent des fragments de roches et de

graviers de quartz arrondis, des dents de poissons, des bivalves (pectinidés et huîtres), des radioles d'oursins et des tiges de crinoïdes.

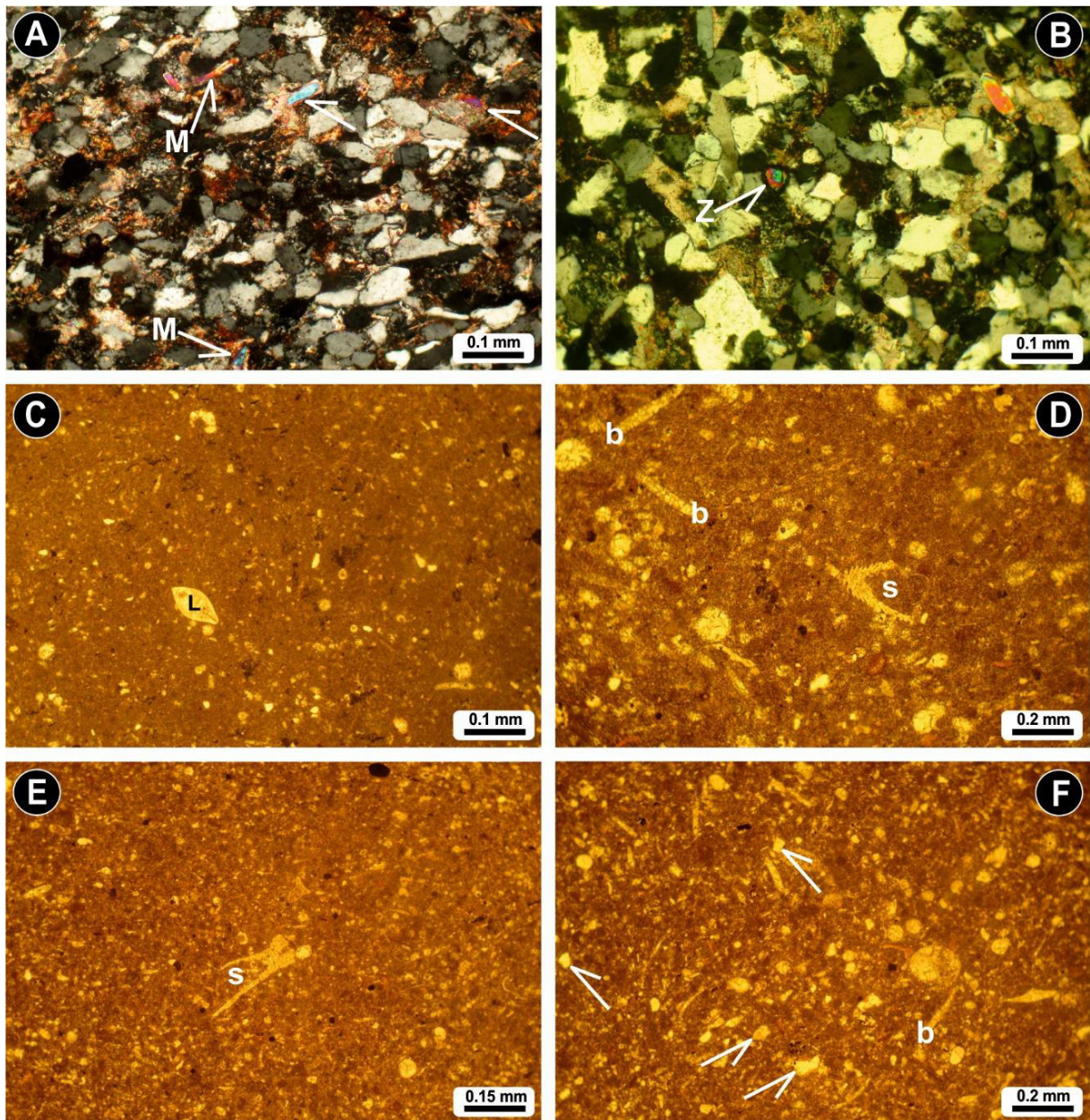


Fig. 60. Photomicrographies des lames minces de la Formation de Faïdja. **A-B.** Microfaciès de grès du Membre Argilo-Gréseux de la Formation de Faïdja montrant une texture grainstone avec des grains de quartz sub-arrondis à sub-angulaires, et les minéraux de muscovites (M) et de zircon (Z) (voir flèches). **C.** Textures mudstone à wackestone de la Barre Calcaire inférieure (Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura) contenant des foraminifères benthiques agglutinés (L, *Lenticulina*). **D-E.** Textures de wackestone à packstone de la Barre Calcaire médiane, avec des sections de bivalve (b) et de saccocomidé (*Crassicoma schattenbergi*, S, *Saccocoma* sp.). **F.** Texture de packstone biomicrocristalline de la Barre Calcaire supérieure, montrant des sections de bivalve (b) avec des grains de quartz sub-arrondis à sub-angulaires (voir les flèches).

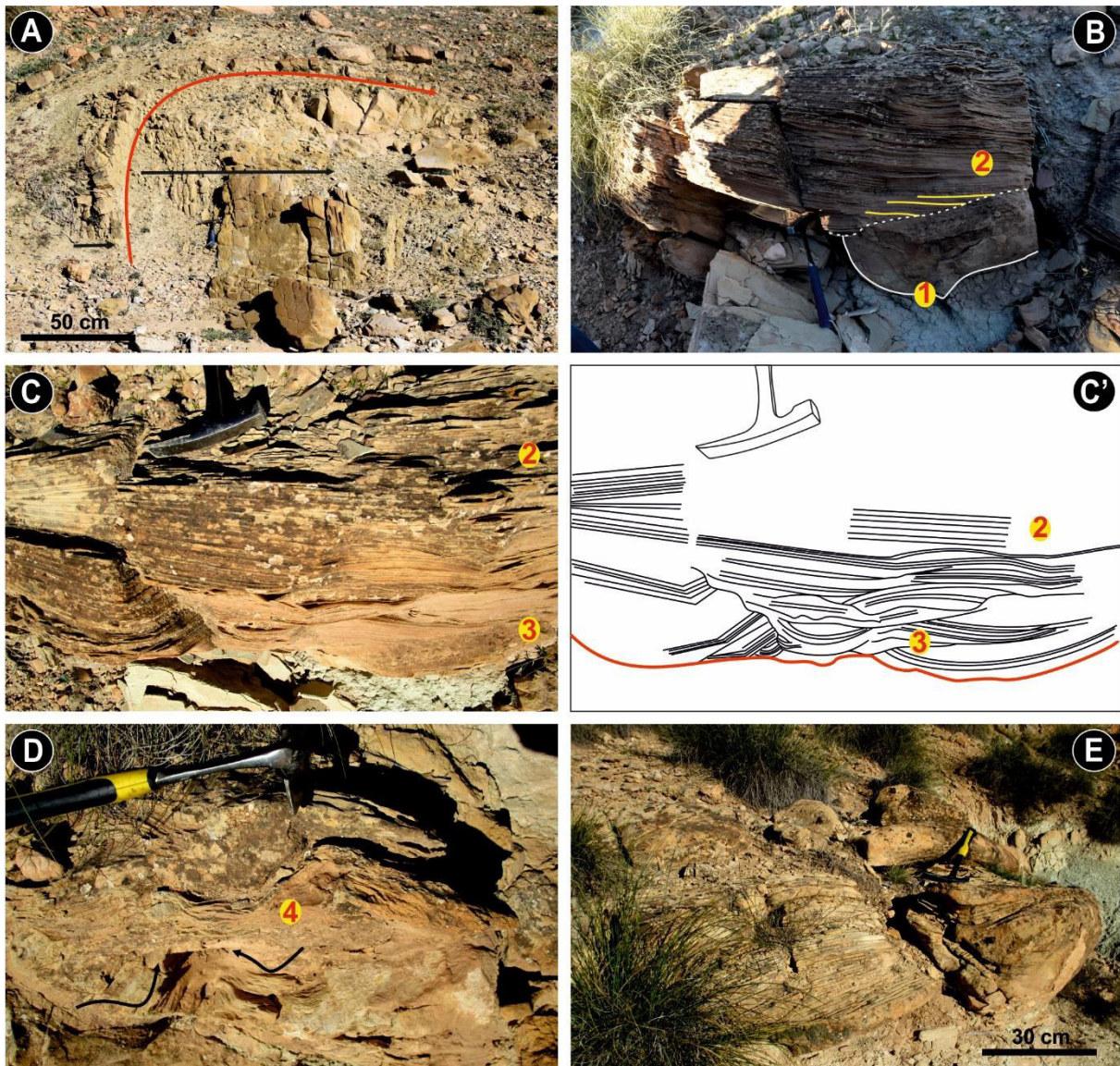


Fig. 61. Photographies de terrain représentatives du Membre grés-argileux de Douaouda. **A.** Exemple de structures de déformation syn-sédimentaire (*SSDS*, slumps à grande échelle) de bancs de grès à granulométrie moyenne. **B-D.** Vues d'affleurements et dessin détaillé de bancs gréseux à granulométrie moyenne montrant : (1) contact basal aigu avec une gouttière d'érosion (*gutter cast*). (2) laminations parallèles. (3) *swaley cross-stratification* (*SCS*). (4) structure d'échappement de fluide (flèche noire). **E.** Bancs gréseux à structures chenalisées microconglomératiques du Membre Grés-Argileux de Douaouda.

D. Données biostratigraphiques

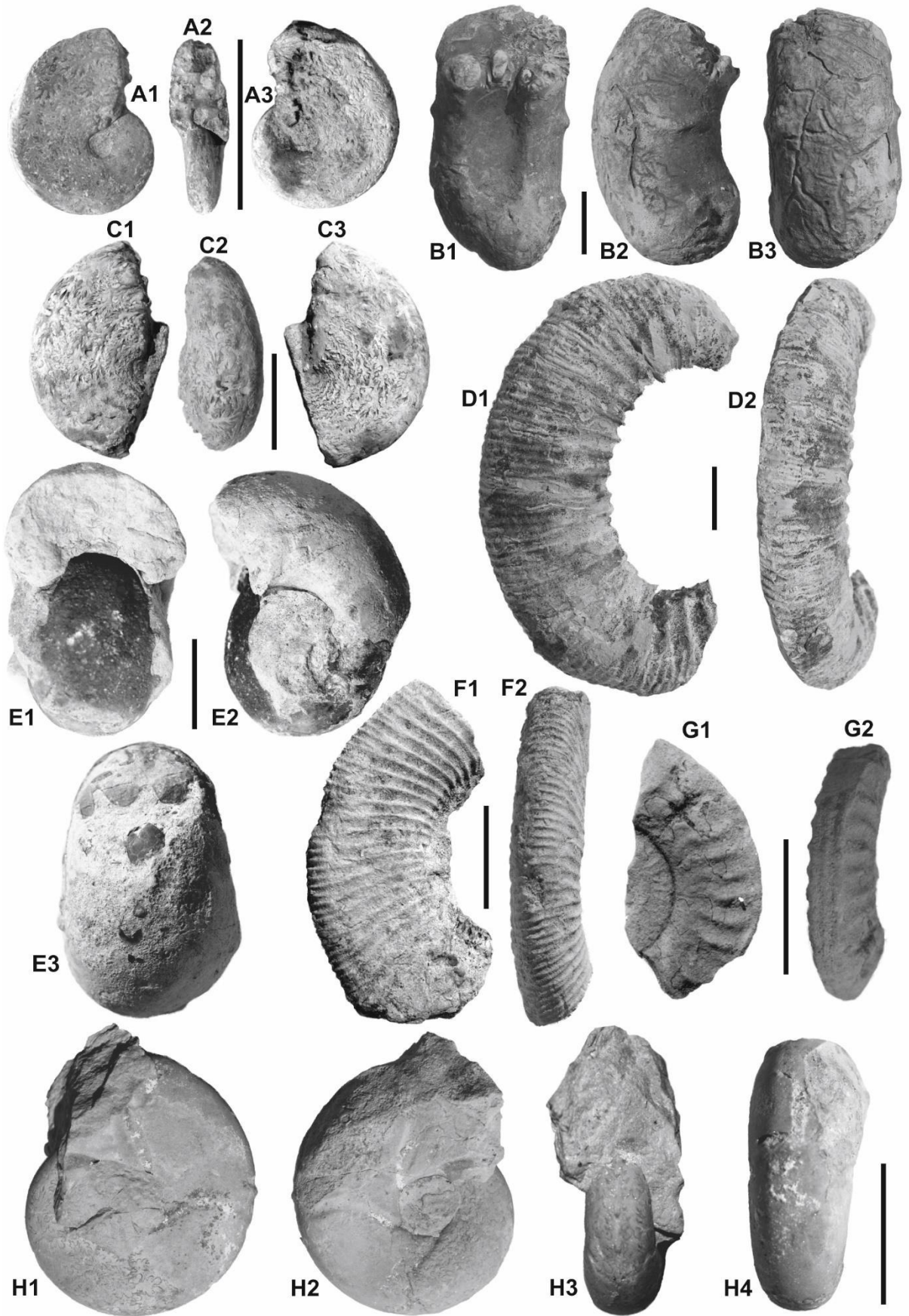
La Formation de Faïdja a donné plusieurs faunes d'ammonites, sous forme de moule interne ou d'empreinte externe (Fig. 62). Trois assemblages d'ammonites ont été distingués, ils indiquent tous un âge du Kimméridgien inférieur à supérieur. Cependant, une détermination plus précise est en perspective nécessite un matériel supplémentaire. Nous donnons ici un premier aperçu de ces assemblages originaux.

Le premier assemblage d'ammonites a été récolté dans le membre inférieur, il consiste en : *Taramelliceras* (*Metahaploceras*) sp. (Fig. 62A), *Taramelliceras* (*Metahaploceras*) ex gr. *strombecki* (Oppel), incomplète, fragmentaire de perisphinctids (*Ardescia* or *Ataxioceras*), aspidoceratids (*Toulisphinctes* ex gr. *uhlandi* (Oppel)) (Fig. 62B), et perisphinctids (*Orthosphinctes* ex gr. *freybergi* (Geyer), *Phylloceras* sp.) (Fig. 62C). Cette association est caractéristique de la Zone à *Platynota*? à *Divisum*, présentant un âge du Kimméridgien inférieur.

Le second assemblage d'ammonites est distribué dans toutes les parties de la Barre inférieur et comprend d'incomplet spécimen d'*Orthosphinctes*? (*Ardescia*)? (Fig. 62D), représentative de *Perisphinctidae* gen. et sp. indet., fragmentaire de *Idoceras* ex gr. *sautieri* (Fontannes), *Perisphinctidae* gen. et sp. indet. (*Lithacoceratinae*), microconchiate perisphinctidés (*Lithacoceratinae*), et *Pseudowaagenia* sp. Une telle association d'ammonites indique un âge du Kimméridgien (Kimméridgien inférieur à inférieur tardif), pas plus jeune que la Zone à *Acanthicum* ou la Zone à *Cavouri* très précoce.

Le troisième assemblage d'ammonites a été rapporté de la Barre médiane. Il est représenté par *Physodoceras* sp. (Fig. 62E), *Hybonotoceras*? (spécimen écrasé et incomplet), *Silicisphinctes*? (Fig. 62F), *Hybonotoceras* cf. *harpephorum* (Neumayr) (Fig. 62G), *Perisphinctidae* gen. et sp. indet., *Sowerbyceras* cf. *pseudosilenum* (Sarti) (Fig. 62H). Toutes ces espèces font partie de la Zone à *Beckeri* (Kimméridgien supérieur).

Selon [Wierzbowski et al. \(2016\)](#), [Atrops & Benest \(1981\)](#) ont attribué un âge de Kimméridgien inférieur à la Formation de Faïdja. Il ont mentionné quelques faunes d'ammonites de la Zone à *Planula* dans la "passée marno-calcaire médiane": e.g., *Subnebrodites* sp., *Subnebrodites* ex gr. *planula* (Zieten), *Taramelliceras* (*Metahaploceras*) cf. *litocerum* (Oppel) et *Sutneria* cf. *praecursor* (Dietrich); et dans la "passée marno-calcaire supérieure": e.g., *Ataxioceras* (*Parataxioceas*) ex gr. *lothari* (Oppel), *Crussoliceras* *divisum* (Quenstedt), *Nebroditis* ex gr. *hospes* (Neumayr), *Sowerbyceras* sp., et *Garnierisphinctes* sp. Tous ces taxons sont caractéristiques du Kimméridgien inférieur (partie supérieure de la Zone à *Hypselocyclum*, Subzone à *Lothari* jusqu'à la Zone à *Divisum*). Ces nouvelles données biostratigraphiques basées sur les ammonites, actualisent l'âge de la Formation de Faïdja à Kimméridgien inférieur à supérieur.



(légende sur la page suivante)

Fig. 62. Ammonites de la Formation de Faïdja. **A.** *Taramelliceras* (*Metahaploceras*) sp. **B.** *Toulisphinctes* ex gr. *uhlandi*. **C.** *Phylloceras* sp. (tous ces taxons proviennent du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja). **D.** *Orthosphinctes?* (*Ardescia?*) **E.** *Physodoceras* sp. **F.** *Silicisphinctes?* **G.** *Hybonotoceras* cf. *harpephorum*. **H.** *Sowerbyceras* cf. *pseudosilenium* (tous ces taxons proviennent du Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura). A1, A3: vue latérale, A2: vue ventrale; B1, B3. Vue ventrale, B2: vue latérale; C1, C3: vue latérale, C2: vue ventrale; D1: vue latérale, D2: vue ventrale; E1, E3. Vue ventrale, E2: vue latérale; F1: vue latérale, F2: vue ventrale; G1: vue latérale, G2: vue ventrale; H1, H2: vue latérale, H3, H4: vue ventrale. Barre d'échelle : 2 cm.

←

E. Etude ichnologique

Cette étude a pour but de lister et décrire brièvement les différentes traces fossiles rencontrées dans la série étudiée. Des références concernant la nomenclature et l'environnement de dépôt sont associées à chaque ichnogènes. Dans les Monts du Nador, les dépôts de la Formation de Faïdja révèlent une diversité ichnologique modérée à élevée, dont ce qui suit, nous présentons les ichnoespèces dans un ordre alphabétique (Tabl. 5) :

Archaeonassa **Fenton & Fenton, 1937a**

cf. *Archaeonassa* isp. (Fig. 63A)

Description : Il s'agit d'une trace concave, sinueuse, à sillon axial étroit et lisse, de section subcirculaire profonde de 5 mm, avec de faibles crêtes parallèles et discontinues sur les deux bords de sillon. La largeur de la trace est de 7 mm et la longueur maximale observée est de 130 mm.

Discussion : cf. *Archaeonassa* isp. Diffère des *Ptychoplasma* **Fenton & Fenton, 1937b**, et *Planolites* cf. *montanus* **Richter, 1937**. Cette dernière est un terrier court, plus courbé, tortueux, dont le remplissage est différent de la roche hôte. Tandis que, *Ptychoplasma* a été discuté par **Uchman et al. (2011)**, et par conséquent, diagnostiqué comme étant des crêtes sub-horizontales ondulantes, continues ou discontinues.

Cette trace présente une section transversale caractéristique d'amygdaloïde, de carène ou de bloc, et peu ou pas de sculpture en chevron. *Archaeonassa* est interprété comme une trace de locomotion ou rampant (*crawling trail*) de gastropodes prédateurs (**Fenton & Fenton, 1937a**; **Buckman, 1994**; **Stanley & Feldmann, 1998**), de crustacés (**Yochelson & Fedonkin, 1997**; **Mángano & Buatois, 2003**), ou de polychètes néréidiques (**Yuanyuan et al., 2019**).

Traces fossiles	Catégorie éthologique	Classification toponomique	Graphoglyptides	Unités stratigraphiques
cf. <i>Archaeonassa</i> isp.	<i>Repichnia</i>	Hyporelief		MAGF
<i>Belorhappe zickzack</i>	<i>Agrichnia</i>	Hyporelief	X	MAGF
<i>Bolonia</i> isp.	<i>Repichnia</i>	Epirelief		MAGF
<i>Cardioichnus</i> isp.	<i>Cubichnia</i>	Hyporelief		MAGF
<i>Chondrites</i> cf. <i>targionii</i>	<i>Fodinichnia</i>	Plein relief		MACB
<i>Chondrites</i> isp.	<i>Fodinichnia</i>	Plein relief		MAGF
<i>Circulichnis</i> cf. <i>montanus</i>	<i>Fodinichnia</i>	Hyporelief		MAGF
<i>Diplocraterion paralellum</i>	<i>Domichnia</i>	Plein relief		MACB
<i>Gordia marina</i>	<i>Pascichnia</i>	Hyporelief		MAGF
<i>Gyrochorte comosa</i>	<i>Fodinichnia</i>	Epirelief/Hyporelief		MAGF
<i>Lockeia</i> isp.	<i>Cubichnia</i>	Hyporelief		MAGF
<i>Megagraption</i> cf. <i>submontanum</i>	<i>Agrichnia</i>	Hyporelief	X	MAGF
<i>Neonereites biserialis</i>	<i>Pascichnia</i>	Epirelief		MAGF
<i>Neonereites multiserialis</i>	<i>Pascichnia</i>	Hyporelief		MAGF
? <i>Neonereites uniserialis</i>	<i>Pascichnia</i>	Hyporelief		MAGF
<i>Nereites</i> cf. <i>imbricata</i>	<i>Pascichnia</i>	Epirelief		MAGF
<i>Ophiomorpha</i> cf. <i>nodosa</i>	<i>Domichnia</i>	Epirelief		MGAD
<i>Palaeophycus striatus</i>	<i>Fodinichnia/Domichnia</i>	Hyporelief		MAGF
<i>Palaeophycus</i> isp.	<i>Fodinichnia/Domichnia</i>	Hypo/Epi/ Plein relief		MAGF/MACB/MGAD
<i>Paleodictyon</i> cf. <i>majus</i>	<i>Agrichnia</i>	Hyporelief	X	MAGF
<i>Paleodictyon (Squamodictyon) petaloideum</i>	<i>Agrichnia</i>	Hyporelief	X	MAGF
<i>Paleodictyon strozzii</i>	<i>Agrichnia</i>	Hyporelief	X	MAGF
<i>Phycosiphon incertum</i>	<i>Fodinichnia</i>	Epirelief		MAGF
<i>Planolites</i> isp.	<i>Pascichnia</i>	Hyporelief		MGAD
<i>Protovirgularia</i> cf. <i>dichotoma</i>	<i>Repichnia</i>	Epirelief		MAGF
<i>Thalassinoides suevicus</i>	<i>Domichnia</i>	Epirelief		MGAD
<i>Zoophycos</i> isp.	<i>Fodinichnia</i>	Epirelief		MACB

Tabl. 5. Enregistrement des traces fossiles de la Formation de Faïdja, avec leur éthologie, classification toponomique, occurrence des graphoglyptides et unités stratigraphiques respectives. Abréviation : MAGF- Membre Argilo-Gréseux de Faïdja; MACB- Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura; MGAD- Membre Gréso-Argileux de Douaouda.

Belorhapse Fuchs, 1895***Belorhapse zickzack Heer, 1877*** (Fig. 63B)

Description : C'est une trace sinueuse angulaire, préservée en hyporelief positif. Elle présente un motif en zigzag irrégulier, d'environ 4 à 6 mm de largeur et de 20 à 60 mm de longueur. Les méandres présentent un angle apical de 20 à 35° et le remplissage est similaire à la roche hôte.

Discussion : Cet ichnotaxon est considéré comme une trace de culture typique (*agrichnia*), fait partie de la famille des graphogliptydes, qui sont connus dans les sédiments des eaux profondes principalement des turbidites (Seilacher, 1977; Uchman, 1998; Höck *et al.*, 2006). Cette trace est particulièrement enregistrée depuis le Crétacé (Książkiewicz, 1977) à l'Oligocène (Nowak, 1970).

Bolonia Meunier, 1886***Bolonia isp.*** (Fig. 63C)

Description : Il s'agit d'une structure horizontale à sub-horizontale, droite à légèrement courbée, de diamètre variable, préservé en épirelief positif. Le terrier est composé de deux rangés de sédiments réélaborés, d'épaisseur inconstante, disposés symétriquement de part et d'autre d'un sillon médian, plus de 8 mm de large et aux alentours de 5 mm de profondeur. Le diamètre du terrier tout entier est de 40 mm, tandis que la longueur maximale observée est de 150 mm.

Discussion : *Bolonia* a été produite par plusieurs candidats, dont les gastéropodes, annélides ou les bivalves sont considérés comme des producteurs potentiels (Fürsich, 1974b; Han & Pickerill, 1994). Cependant, il a été interprété comme une trace de locomotion de polychètes tels que la souris de mer, (e.g., Aphrodite, Schlirf, 2005).

Cardioichnus Smith & Crimes, 1983***Cardioichnus isp.*** (Fig. 63D)

Description : Il s'agit d'une trace préservée sous forme de monticule sub-quadrante, de contour ovale ou en forme de cœur, avec une dépression médiane longitudinale étroite, traversant au moins une partie du monticule. La trace mesure jusqu'à environ 4-5 mm de longueur et 5-10 mm de largeur, et quelques millimètres de hauteur. Elle est récoltée en association avec

l'ichnoespèce *Gyrochorte comosa* en position d'hyporelief positif. Malheureusement, la rareté et la mauvaise conservation de la trace ne permettent pas une détermination plus détaillée.

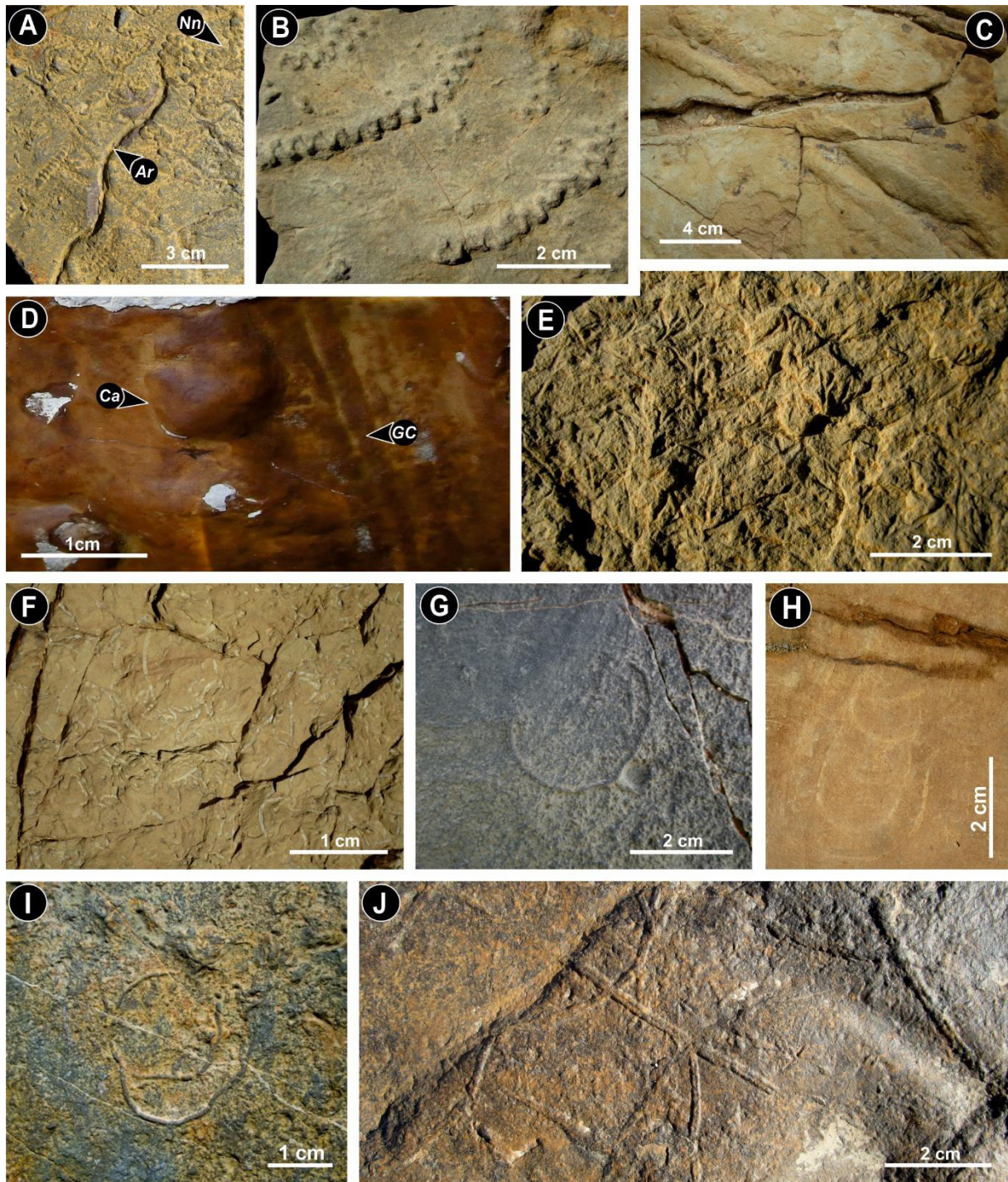


Fig. 63. Traces fossiles de la Formation de Faïdja: **A.** cf. *Archaeonassa* isp. (**Ar**) and *Neonereites* (**Nn**). **B.** *Belorhappe zickzak*. **C.** *Bolonia* isp. **D.** *Cardioichnus* isp (**Ca**) and *Gyrochorte comosa* (**Gc**). **E.** *Chondrites* cf. *targionii*. **F.** *Chondrites* isp. **G.** *Circulichnis* cf. *montanus*. **H.** *Diplocraterion paralellum*. **I.** *Gordia marina*. **J.** *Gyrochorte comosa*. Toutes ces traces fossiles appartiennent au Membre Argilo-Gréseux de Faïdja, à l'exception des *Chondrites* cf. *targionii* et *Diplocraterion paralellum* qui appartiennent aux barres calcaires du Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura.

Discussion : *Cardioichnus* est une trace en forme de cœur, et ne peut être confondu avec l'ichnogène *Bergaueria* Prantl, 1945, qui est plus régulier, avec des parois plus raides, et une dépression apicale plus ou moins circulaire. Il est interprété comme une trace de repos (*Cubichnia*) d'échinoïdes irréguliers (Smith & Crimes, 1983), en particulier de spatangoïdes (Monaco *et al.*, 2005). Elle ne se produit généralement que dans les environnements marins profonds (Smith & Crimes, 1983; Plaziat & Mahmoudi, 1988; Buatois *et al.*, 2001).

***Chondrites* Von Sternberg, 1833**

***Chondrites cf. targionii* Brongniart, 1828** (Fig. 63E)

Description : Ce sont de petits terriers ramifiés, parallèles à obliques à la stratification, constitués de nombreuses branches courtes (40° à 45°) et de faible diamètre (1mm), caractérisés par des ramifications primaires, légèrement incurvées. Ils sont préservés en épirelief négatif avec plusieurs centimètres de longueur, montrant une symétrie plus ou moins parfaite.

Chondrites isp. (Fig. 63F)

Description : Il s'agit des empreintes préservées en position endichniale, composées de petits terriers cylindriques aplatis et branchus, de faible diamètre (1-2 mm), et de longueur centimétrique. Ces terriers se bifurquent postérieurement soit horizontalement ou obliquement avec plusieurs sections transversales elliptiques où longitudinales. Cette trace est très fréquente dans la base de la Formation de Faïdja, caractérisant un niveau de grès fin centimétrique, dont le remplissage du terrier est plus foncé que l'encaissant.

Discussion : *Chondrites* est une trace fossile marine avec une large gamme stratigraphique, produit probablement par (i) un organisme chimio-symbiotique pénétrant dans les sédiments de la zone anoxique, (ii) un organisme vermiforme *fodinichnion* (Richter, 1927; Häntzschel, 1962, 1975; Savrda & Bottjer, 1991).

***Circulichnis* Vialov, 1971**

***Circulichnis cf. montanus* Vialov, 1971** (Fig. 63G)

Description : Cette trace est représentée par des terriers en forme d'anneau circulaire, à paroi lisse, non doublé, parfois incomplète, de 20 mm de diamètre en moyenne, tandis que le terrier mesure environ 1 à 1,5 mm d'épaisseur. Elle est préservée en hyporelief positif dans les premiers niveaux gréseux de la Formation de Faïdja.

Discussion : *Circulichnis* est interprété comme une structure de nourriture (*fodinichnia*) et une forme eurybathique, probablement faite par des organismes ressemblant à des vers (Pickerill & Keppie, 1981; Fillion & Pickerill, 1984). Uchman & Rattazzi (2019), ont supposé que le producteur de la trace se déplace vers les différents sédiments sous-jacents pour vérifier son utilité alimentaire. Ce spécimen a été attribué aux polychètes dans les environnements marins et aux oligochètes dans les environnements continentaux. *Circulichnis* est signalé généralement dans les dépôts marins profonds (Fillion & Pickerill, 1984; McCann & Pickerill, 1988) et dans les milieux continentaux (Buatois & Mángano, 1993).

***Diplocraterion* Torell, 1870**

***Diplocraterion paralellum* Torell, 1870** (Fig. 63H)

Description : Il s'agit d'un terrier vertical en «U», légèrement incurvé avec des *spreites* concave vers le haut, reliant deux bras parallèles distant 15-20 mm. Les *spreites* montrent un développement protrusif (*downward movement*) du terrier avec une terminaison semi-circulaire. Cet ichnogenre est préservé en plein relief à remplissage identique à l'encaissant avec une longueur variable entre 50 à 100 mm, et un diamètre de tube estimé de 5-6 mm.

Discussion : *Diplocraterion* est généralement interprété comme un terrier d'habitation (*domichnia*) d'un animal qui vit dans un environnement à haute énergie (Fürsich, 1974b; Fillion & Pickerill, 1990; Schlirf, 2000). Il existe de nombreux rapports de sédiments interprétés comme d'origine tidal (Bjerstedt & Erickson, 1989), et plusieurs études se sont concentrées sur les implications écologiques et sédimentologiques du *Diplocraterion* (Goldring, 1962; Fürsich, 1974b; Bjerstedt & Erickson, 1989). Bromley & Hanken (1991) ont décrit *D. paralellum* dans le Cambrien inférieur.

***Gordia* Emmons, 1844**

***Gordia marina* Emmons, 1844** (Fig. 63I)

Description : Il s'agit d'une trace non ramifiée, sous forme d'une crête à paroi extérieur lisse. Il est subcylindrique, de 1 mm de diamètre, enroulée en boucle irrégulièrement courbée, de quelques centimètres de longueur. Elle est préservée en convexe hyporelief dans les premiers niveaux gréseux de la Formation de Faïdja.

Discussion : Cette ichnoespèce est une forme eurybathique répandue dans plusieurs contextes environnementaux : d'eau douce (ichnofaciès à *Mermia*), du marginal, peu profond aux

environnements marins profonds (Donovan *et al.*, 2009). *Gordia marina* est interprété comme une piste de pacage (pascichnia) de nombreuses organisations, y compris les arthropodes, les annélides polychètes (Pickerill *et al.*, 1987) et les mollusques (Gaigalas & Uchman, 2004).

Gyrochorte Heer, 1865

Gyrochorte comosa Heer, 1865 (Fig. 63D, J)

Description : C'est une trace bilobite, droite à légèrement courbée, généralement conservée sous forme deux lobes symétriques de 4 à 5 mm de largeur, séparés par un sillon médian d'ordre millimétrique plus ou moins distinct. Il mesure 1 mm de profondeur et 2 à 3 mm de largeur, avec une longueur qui varie considérablement selon les expositions.

Discussion : Hallam (1970), et Fuchs (1988), ont supposé que les *Gyrochorte* sont produits par des amphipodes tunneliers, alors que Weiss (1941), les considérait comme les résultats des polychètes. Heniberg (1973), et de Gibert & Benner (2002), ont pensé à un animal vermiforme se nourrissant de détritus (*detritus-feeding worm-like animal*). Schlirf (2000, 2005), a présumé que le producteur de *Gyrochorte* est un arthropode. Cet ichnotaxon se produit dans des environnements marins peu profonds (e.g., Schlirf, 2000; de Gibert & Benner, 2002; Seilacher, 2007; Fürsich *et al.*, 2017). La trace est signalée depuis l'Ordovicien inférieur au Pliocène, et particulièrement abondante au Jurassique et au Crétacé (de Gibert & Benner, 2002).

Lockeia James, 1879

Lockeia isp. (Fig. 64A, Fig. 65H)

Description : Ce sont des traces allongées de 5 à 10 mm de long et de 3 à 4 mm de large avec des terminaisons pointues ou obtuses. Elles se présentent généralement sous forme de protubérances ovoïdales, lisses, principalement droites. Elles sont orientées de manière variées, allongées à différents degrés, parfois, elles forment une chaîne continue, longue d'une dizaine de centimètres. Ces petits monticules hypichnial montrent un remplissage identique avec la roche encaissante avec une fréquence notable dans le membre inférieur.

Discussion : Cet ichnotaxon est généralement interprété comme une trace de repos (*resting trace, cubichnia*) de bivalves (Seilacher & Seilacher, 1994; Paranjape *et al.*, 2013). Cependant, de petits crustacés peuvent avoir également produit de telle trace (Bromley & Asgaard, 1979; Pollard, 1981). Elles caractérisent des environnements marins et divers environnements non marins (Fillion & Pickerill, 1990). Cette trace est connue depuis le Cambrien supérieur (e.g.,

Crimes, 1987, 1992; Narbonne & Aitken, 1990; Hasiotis, 2002; Mángano *et al.*, 2002; Jensen *et al.*, 2006; Hammersburg *et al.*, 2018).

***Megagraption* Książkiewicz, 1968**

***Megagraption cf. submontanum* Azpeitia Moros, 1933** (Fig. 64B)

Description : Il s'agit d'une bioturbation hypichniale en réseau de terriers cylindriques. Il est irrégulièrement sinueux, ramifiés et lisses de diamètre presque constant (2 à 4 mm), formant des polygones ouverts et incomplets. Ils sont formés de ficelles relativement longues, légèrement courbés ou incurvés avec des ramifications à angle droit aux niveaux des courbes apicales. Il s'agit d'une trace rare qui marque la partie inférieure des bancs gréseux fins du membre inférieur.

Discussion : *Megagraption* est une trace couramment interprétée comme un graphoglyptide pré-dépositionnelle, qui pourrait refléter un comportement de piégeage ou d'élevage (*agrichnial*), c'est un élément typique de l'ichnofaciès à *Nereites* (Książkiewicz, 1977; Seilacher, 1977; Miller, 1991; Uchman, 1998; Uchman *et al.*, 2005; Bendella & Ouali Mehadji, 2014). Cependant, il est rarement signalé dans des milieux marins peu profonds de plateforme (e.g., Bendella *et al.*, 2011). Elle est connue depuis l'Ordovicien (Uchman *et al.*, 2005) au Miocène (D'Alessandro, 1982).

Groupe de *Nereites* (Chamberlain & Clark, 1973) ou nereitids sensu Seilacher (2007) :

***Neonereites* Seilacher, 1960**

***Neonereites biserialis* Seilacher, 1960** (Fig. 64C)

Description : Cette ichnoespèce est représentée par une chaînette de pelotes en double rangées, disposés horizontalement en convexe hyporelief, suivant un trajet légèrement incurvé ou en méandre irrégulièrement incomplet avec des marges ondulées. La longueur peut atteindre 20 cm, la largeur est variable (10 à 15 mm).

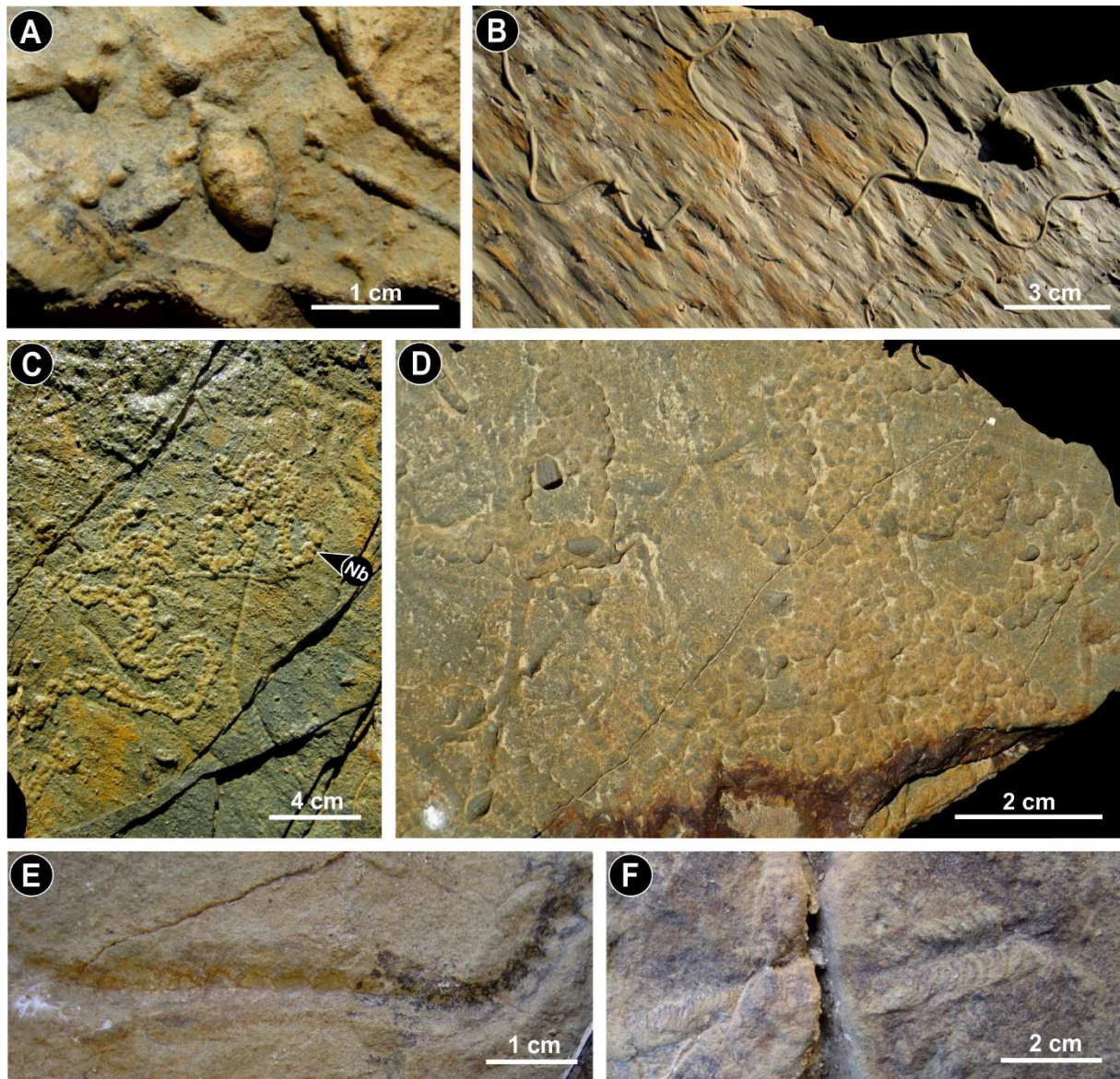


Fig. 64. Traces fossiles de la Formation de Faïdja. **A.** *Lockeia* isp. **B.** *Megagraption* cf. *submontanum*. **C.** *Neonereites biserialis* (*Nb*) **D.** *Neonereites multiserialis*. **E.** ?*Neonereites uniserialis*. **F.** *Nereites* cf. *imbricata*. Toutes ces traces fossiles sont préservées exclusivement dans le Membre Argilo-Gréseux de Faïdja (notant que B, C et D préservées dans la partie basale de ce membre).

Neonereites multiserialis **Pickerill & Harland, 1988** (Fig. 64D)

Description : Cette trace se diffère de la précédente par la présence de trois rangées alignées de pelotes. La largeur est variable mais ne dépassant jamais les 5 cm, les longueurs sont de plusieurs centimètres (5 à 10 cm). Cette ichnoespèce est assez abondante dans le secteur de Kef Bel Aoura, où elle est préservée en hyporelief positif dans les premiers bancs gréseux du membre inférieur.

?*Neonereites uniserialis* Seilacher, 1960 (Fig. 64E)

Description : Cette trace se présente sous forme d'un trajet horizontal, droit à légèrement incurvé de pelotes en chaînette unique (un seul lobe), de 3 à 5 mm de largeur et plusieurs centimètres de longueur. Elle est préservée en épirelief négatif dans le Membre Argilo-Gréseux de Faïdja. Les pelotes sont le plus souvent dégagés et il ne reste que leurs moulages (cavités).

Discussion : Les *Neonereites* (*N. uniserialis*, *N. biserialis* et *N. multiserialis*) sont interprétés comme des terriers endogènes (Seilacher, 1960) ou des pistes d'un animal benthonique vagile (Häntzschel & Reineck, 1968), en particulier un annélide (Hakes, 1976). Ce spécimen est considéré comme une trace de type «*cross-facies*», (Tanaka, 1971; Hakes, 1976), depuis le Précambrien supérieur (Fedonkin, 1988) jusqu'à l'Éocène (Crimes *et al.*, 1981).

Nereites* McLeay, 1839**Nereites cf. imbricata* Mángano *et al.*, 2000** (Fig. 64F)

Description : Il s'agit d'une structure horizontale, non ramifiée, droite à légèrement incurvée, préservée en épirelief positif. Elle est caractérisée par un sillon central, large de 0.5 cm, entouré dans les deux côtés par des marges très légèrement élevées, dotés de lamelles arquées convexes de 1.5 à 2 cm de large. Ce spécimen fait 10 cm de long et 2-3 cm de large.

Discussion : Les *Nereites* sont considérés comme des traces d'alimentation ou de pâturage (*feeding or grazing trace*) d'organismes se nourrissant de dépôts, très probablement des vers annélides ou des arthropodes (Seilacher, 1983, 1986; Devera, 1989; Rindsberg, 1994; Uchman, 1995; Orr, 1995; Mángano *et al.*, 2000). Également, interprétés comme des traces *pascichnion* élaborés juste au-dessus de la limite de redox (Wetzel, 2002). Elles sont typiques de l'ichnofaciès à *Nereites* de Seilacher (1967), caractérisant les dépôts de flysch, des milieux marins profonds. Elles sont également signalées dans des environnements peu profonds de plateforme (Hakes, 1976; Crimes & Germe, 1982; Bendella *et al.*, 2011). *Nereites* est un ichnogène relativement commun (Crimes & McCall, 1995), signalé depuis le Précambrien supérieur-Cambrien (Aceñolaza & Durand, 1973; Crimes & Germe, 1982; Walter *et al.*, 1989) jusqu'au tertiaire (Häntzschel, 1975).

Ophiomorpha* Lundgren, 1891**Ophiomorpha cf. nodosa* Lundgren, 1891** (Fig. 65A)

Description : Cette ichnoespèce est représentée par un terrier horizontal, droit, tubulaire, en forme de «Y», préservé en épirelief négatif, où il s'étend sur une dizaine de centimètres avec un diamètre qui n'excède jamais 4 cm. La paroi du terrier est recouverte de petits granules sub-coniques, irrégulièrement espacés considérés comme des pelotes, où ils sont totalement dégagés.

Discussion : *O. nodosa* est l'une des traces fossiles, les plus communes des environnements marins peu profonds, produit par les crevettes thalassinoids. Elle est interprétée comme un terrier d'habitation (*domichnion*) (Frey *et al.*, 1978; Bromley, 1996; Patel & Desai, 2009), typiquement de l'ichnofaciès à *Skolithos* (Frey *et al.*, 1978; Ekdale, 1992; Pemberton *et al.*, 2001), mais elle est également signalée dans des environnements profonds de plateforme, sous l'influence des tempêtes (Frey, 1990; Frey & Goldring, 1992) et dans les milieux marins profonds (Uchman *et al.*, 2004; Cummings & Hodgson, 2011; Nagy *et al.*, 2016).

Palaeophycus Hall, 1847

Palaeophycus striatus Hall, 1847 (Fig. 65B)

Description : C'est un terrier continu, rectiligne à légèrement curviligne, horizontal et non ramifié. Il porte sur sa paroi externe de minces sculptures longitudinales continues et parallèles. Le remplissage du terrier est similaire à la roche hôte, mesurant environ 10 cm de long et 2 cm de large.

Palaeophycus isp. (Fig. 65C)

Description : C'est un terrier simple à paroi droite, non branchu, cylindrique à sub-cylindrique, préservé à la fois en hyporelief positif et en plein relief dans la Formation de Faïdja. Il mesure environ 1 cm de diamètre avec une longueur variable jusqu'à 10 cm. Le remplissage du terrier est identique à l'encaissant, et remarquablement caractérisé par une paroi double.

Discussion : *Palaeophycus* est une trace eurybathique interprétée comme des terriers d'habitation de vers polychètes (Tchoumatchenco & Uchman, 2001) ou des vers prédateurs (Pemberton & Frey, 1982). Elle va du Cambrien au Récent à partir d'un large éventail d'environnements de dépôt (Pemberton & Frey, 1982).

Paleodictyon Meneghini *in* Sari & Meneghini, 1850

Paleodictyon cf. *majus* Meneghini *in* Peruzzi, 1880 (Fig. 65D)

Description : C'est une trace développée sous forme d'un réseau horizontal composé de mailles hexagonales d'arêtes ou de ficelles semi-circulaires, préservée à la base d'un banc gréseux verdâtres au début de la Formation de Faïdja. Les mailles sont régulières, complètement ou partiellement conservées ou érodées, dont leurs largeurs varient entre 5 à 6 mm, avec une ficelle de l'ordre de 1 mm de largeur.

Paleodictyon (Squamadictyon) petaloideum, [Seilacher, 1977](#) (Fig. 65D)

Description : Il s'agit d'un réseau hypichnial irrégulier, tétragonal à pentagonal, constitué de mailles allongées légèrement irréguliers à angles arrondis, en association avec *P. majus*. Cette ichnoespèce est bordée par une ficelle de 1 mm de large, et de mailles qui varient entre 6 à 7 mm de large.

Le *Peodictyon (Squamodictyon) petaloideum* est signalé principalement dans les dépôts de flysch paléozoïques ([Seilacher, 1977](#); [Crimes & Crosseley, 1991](#); [Uchman et al., 2005](#)).

Paleodictyon strozzi [Meneghini in Savi & Meneghini, 1850](#) (Fig. 65E)

Description : Il s'agit d'un réseau de galeries horizontales, préservées en hyporelief positif. La trace s'organise en mailles polygonales, régulières et complètes dont leurs largeurs n'excèdent jamais les 3 mm et le diamètre du fil est de l'ordre de 1 mm.

Discussion : *Paleodictyon* est interprété comme une trace d'agriculture (*agrichnia*) qui culture de bactéries ou de champignons comme une adaptation à la réduction de l'approvisionnement alimentaire sur les fonds marins ([Seilacher, 1977, 2007](#)). On outre, il exprime également une stratégie d'alimentation pour piéger la matière organique ([Fürsich et al., 2007](#); [Rona et al., 2009](#)). Cet ichnotaxon est considéré comme un graphoglyptidé typique ([Seilacher, 1977](#); [Carney, 1981](#); [Bromley, 1996](#)). Il est attribué à l'ichnofaciès à *Nereites*, qui est communément associé aux environnements marins assez profonds à partir de la zone abyssale ([Crimes, 1975](#); [Wetzel et al., 2007](#); [Uchman & Wetzel, 2012](#)), mais il se produit dans des environnements marins peu profonds (e.g., [Fürsich et al., 2007](#); [Kikuchi, 2018](#)). Elle s'étale stratigraphiquement depuis le Cambrien ([Paczeńska, 1985](#)) jusqu'à l'actuel ([Miller, 1991](#)).

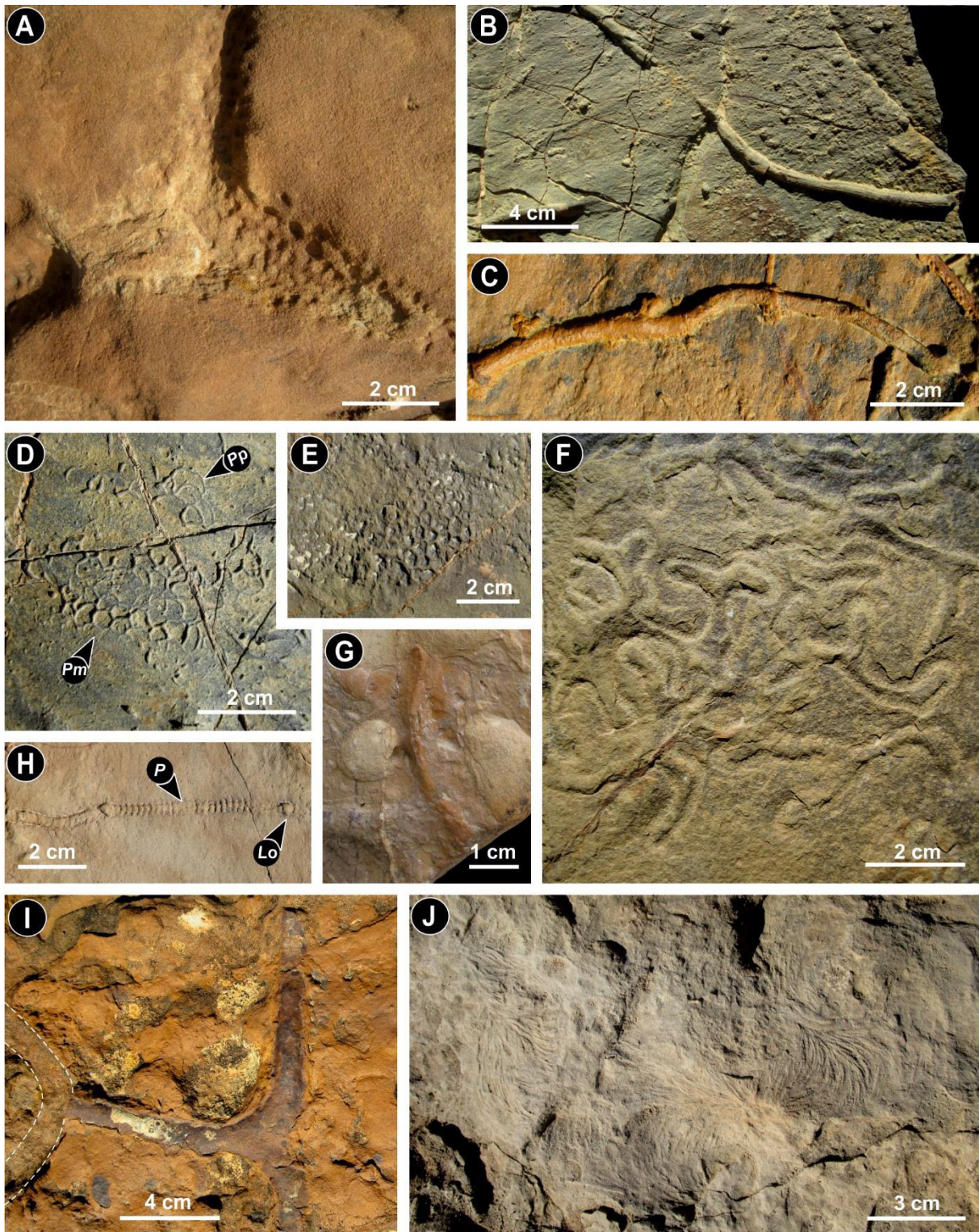


Fig. 65. Traces fossiles de la Formation de Faïdja. **A.** *Ophiomorpha* cf. *nodosa*. **B.** *Palaeophycus striatus*. **C.** *Palaeophycus* isp. **D.** *Paleodictyon* cf. *majus* (**Pm**) et *Paleodictyon* (*Squamadictyon*) *petaloideum* (**Pp**). **E.** *Paleodictyon strozzi*. **F.** *Phycosiphon incertum*. **G.** *Planolites* isp. **H.** *Protovirgularia* cf. *dichotoma* (**P**) et *Lockeia* isp. (**Lo**). **I.** *Thalassinoides suevicus*. **J.** *Zoophycos* isp. Noter que D, E et F sont signalées exclusivement dans la partie basale du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja dans le secteur de Kef Bel Aoura.

Phycosiphon* Fischer-Ooster, 1858**Phycosiphon incertum* Fischer-Ooster, 1858** (Fig. 65F)

Description : Il s'agit d'un système de terriers horizontal et régulier, composé de petits lobes en forme de «U», étroits et répétés, renfermant de petits *spreites* très peu visibles. Les lobes sont protrusifs, principalement parallèles au plan de la stratification, s'étendant sur plusieurs centimètres de long, de 5-6 mm de large, alors que le tunnel marginal est d'environ 2–3 mm de diamètre. Cette trace est préservée très rarement à la base d'un banc gréseux fin, au début de la Formation de Faïdja, en association avec les *Chondrites*.

Discussion : Cette trace fossile est très probablement produite par des animaux minces et courts, ressemblant à des vers (Seilacher, 2007) se nourrissant de la boue (*deposit feeder organisms*). Elle est considérée comme une forme opportuniste qui colonise d'abord les sédiments bien oxygénés (Narbonne, 1984; Wetzel & Uchman, 2001; Schlirf, 2003; Mikuláš *et al.*, 2004; Uchman *et al.*, 2004), mais elle est également commune des milieux faiblement oxygénés (Uchman *et al.*, 2004).

Planolites* Nicholson, 1873**Planolites isp.*** (Fig. 65G)

Description : Il s'agit d'un terrier simple sans doublure, cylindrique, horizontal, légèrement incurvés. Il a une section transversale circulaire ou elliptique, de 6 mm de diamètre, jusqu'à 80 mm de long, localement aplatis, remplis de sédiments plus rougeâtres (ferruginisation) que l'encaissant. Cette trace fossile est faiblement répandue dans la série étudiée, préservée en hyporelief positif.

Discussion : Cet ichnotaxon est considéré comme un terrier activement rempli, interprété comme une trace d'alimentation de boue (*deposit feeding trace*), probablement produit par divers organismes, principalement des vers, présents dans une large gamme environnementale (Häntzschel, 1975; Pemberton & Frey, 1982; Fillion & Pickerill, 1990; Uchman, 1995).

Protovirgularia* Mc coy, 1850**Protovirgularia cf. dichotoma* Mc coy, 1850** (Fig. 65H)

Description : C'est une trace horizontale allongée, le plus souvent rectiligne, non ramifiée, de 100 mm de long et de 2-4 mm de large. La structure interne se compose de segments arqués, légèrement incurvés et en forme de chevron, soulignés par des nervures. Ces nervures sont

uniformément espacées d'environ 1 mm, sans une crête médiane visible, interrompues par certaines traces de *Lockeia*. Ce spécimen est préservé en hyporelief positif, dont le remplissage est identique à la roche hôte.

Discussion : *Protovirgularia* est interprété comme une trace de locomotion (*repichnia*) de bivalves (Seilacher & Seilacher, 1994). Il représente le mouvement direct, horizontal ou légèrement incliné des bivalves, se déplaçant à travers le substrat au moyen d'une fente allongée du pied, par la technique de pousse et de traction (Seilacher & Seilacher, 1994; Fernández *et al.*, 2010). Il est enregistré depuis les environnements marins peu profonds jusqu'aux milieux profonds.

Thalassinoides Ehrenberg, 1944

Thalassinoides suevicus Rieth, 1932 (Fig. 65I)

Description : Il s'agit d'un terrier cylindrique, lisse et droit, horizontal à légèrement oblique, en forme de «Y» de 1-2 cm de diamètre et une longueur maximale de 20 cm. Il est composé de deux branches dominantes à chaque extrémité, caractérisées localement par des gonflements au point de jonction du terrier en «Y». Il s'agit d'une trace préservée en position épichniale positive, avec un remplissage identique à l'encaissant. Elle est répertoriée en abondance dans le membre médian et supérieur de la Formation de Faïdja.

Discussion : *Thalassinoides suevicus* est généralement interprété comme un terrier d'habitation (*domichnia*), passivement rempli, généralement lié aux environnements oxygénés (Rodríguez-Tovar & Uchman, 2004a, b). Cet ichnogène est considéré comme une trace de type «*facies-crossing*» produite par des crustacés (Frey *et al.*, 1984; Knaust, 2017), enregistrée depuis les environnements marins peu profonds aux environnements marins profonds (Ehrenberg, 1938; Bradshaw, 1981; Mángano & Buatois, 1991; Uchman, 1995; Myrow, 1995; Kim *et al.*, 2002). Cette trace est répartie stratigraphiquement depuis le Cambrien (Wang *et al.*, 2019) jusqu'à l'Holocène (Curran & Frey, 1977).

Zoophycos Massalongo, 1855

Zoophycos isp. (Fig. 65J)

Description : c'est une structure horizontale à subhorizontale en forme d'éventail, avec une variation morphologique qui consiste à de nombreux *spreites* en forme de «J» de taille moyenne. La longueur des *spreites* individuels est d'environ 12 cm, tandis que le plus grand

spreite mesure 16 cm de long. Les *spreites* sont disposés en structures planes, dominées par des lamelles primaires de forme semi-circulaires, entourés d'un tube marginal, son diamètre n'excède pas 4 mm. La pénétration de la structure dans le sédiment au niveau des marges est estimée à 1 cm. La trace tout entière tourne autour d'un point central (apex). Dans la Formation de Faïdja, les *Zoophycos* sont exclusivement signalés au sein des barres calcaires du deuxième membre.

Discussion : (voir premier chapitre).

F. Implications paléoenvironnementales et paléoécologiques

Le Jurassique supérieur (Kimméridgien) des Monts du Nador, est caractérisé par la mise en place des dépôts de la Formation de Faïdja, exposée dans trois zones parallèles orientées sensiblement SW-NE (Kef Bel Aoura, Douaouda et Aïn Bezzez). L'observation de terrain et l'étude pétrographique révèlent que cette formation comprend principalement des sédiments mixtes siliciclastiques-carbonatés, répartis en trois membres (Membre Argilo-Gréseux de Faïdja ; Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura et le Membre Gréso-Argileux de Douaouda). Les traces fossiles ont été regroupées en quatre ichnoassociations réparties de manière variable à travers les membres lithostratigraphiques respectifs (Fig. 66-67) ; deux d'entre elles caractérisent le Membre Argilo-Gréseux de Faïdja, une dans le Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura et la dernière dans le Membre Gréso-Argileux de Douaouda.

Ichnoassociation -A-: l'assemblage le plus riche est observé dans partie basale du Membre Argilo-Gréseux de la Formation de Faïdja, caractérisé par une diversité des ichnotaxon, représentée par des traces graphoglyptidées pré-dépositionnelles et poste-dépositionnelles non graphoglyptidées. Il consiste en : cf. *Archaeonassa* isp., *Belorhaphe zickzack*, *Chondrites* isp., *Circulichnis* cf. *montanus*, *Gordia marina*, *Gyrochorte comosa*, *Megagraption* cf. *submontanum*, *Lockeia* isp., *Neonereites biserialis*, *Neonereites multiserialis*, ?*Neonereites uniserialis*, *Nereites* cf. *imbricata*, *Palaeophycus striatus*, *Palaeophycus* isp., *Paleodictyon* cf. *majus*, *Paleodictyon strozzii*, *Paleodictyon (Squamodictyon) petaloideum*, *Phycosiphon incertum*, *Planolites* isp., et *Protovirgularia* cf. *dichotoma*. Les graphoglyptides correspondent principalement à des traces fossiles horizontales qui nécessitent une énergie hydrodynamique relativement faible (Seilacher, 1967; Wetzel *et al.*, 2007; Wetzel & Uchman, 2012; Knaust, 2017).

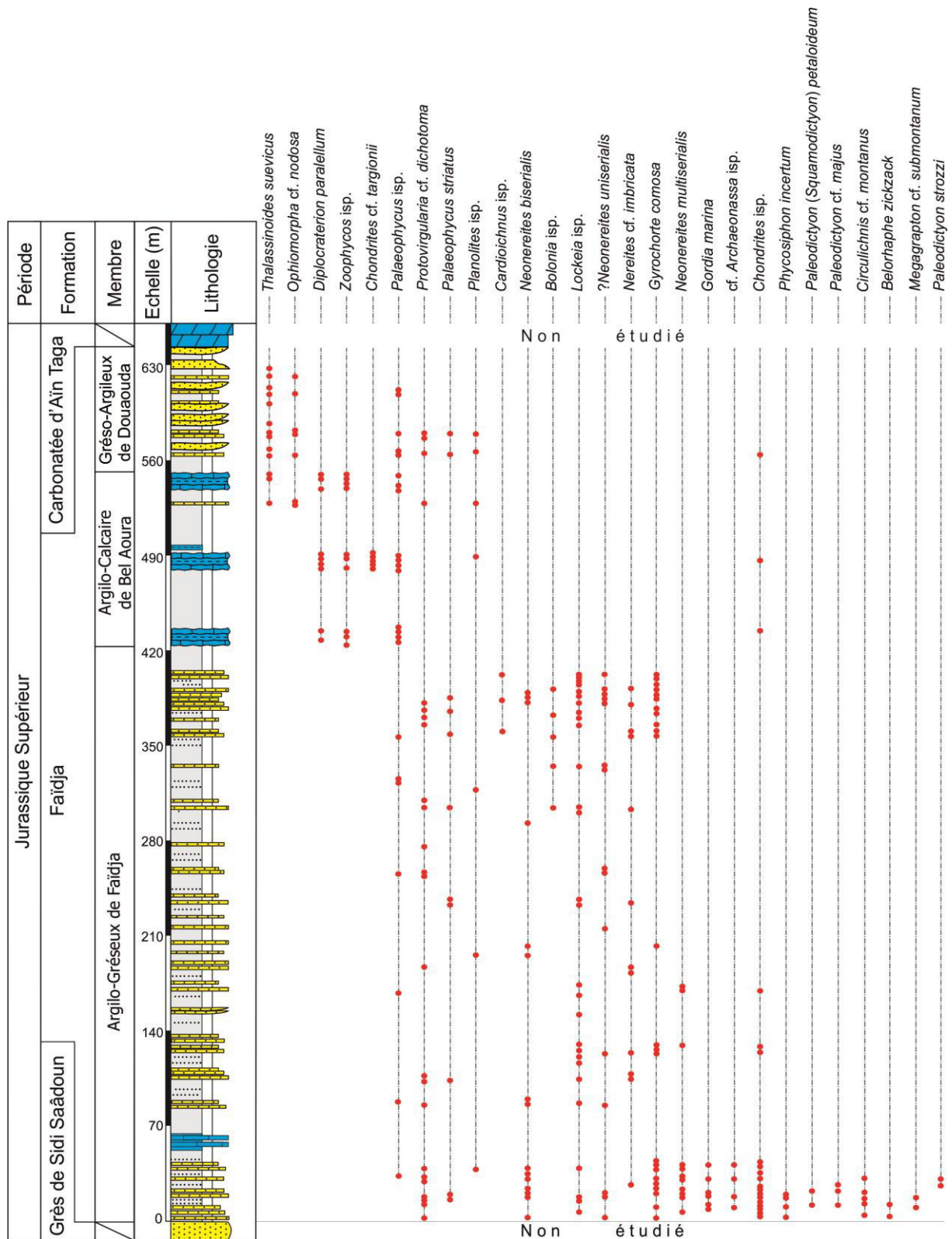


Fig. 66. Distribution verticale des traces fossiles d'invertébrés le long d'une coupe lithostratigraphique synthétique de la Formation de Faïdja dans les Monts du Nador (Algérie Nord-occidentale).

Les graphoglyptidés modernes sont connus depuis l'étage bathyal jusqu'aux environnements marins profonds de bassin (e.g., Ekdale, 1980; Wetzel, 1983; Gaillard, 1991). Dans le Mésozoïque et Cénozoïque, ces traces sont généralement considérées comme des éléments diagnostiques des milieux marins profonds. Néanmoins, elles se sont produites et existées de manière inhabituelle dans des environnements marins peu profonds (e.g., Hantzpergue & Branger, 1992; Fürsich *et al.*, 2007; Bendella *et al.*, 2011; Metz, 2012; Kikuchi, 2018).

L'ichnotaxon *Nereites* est considéré comme un élément typique de l'ichnofaciès à *Nereites*, mais il est également signalé dans les milieux marins peu profonds de l'ichnofaciès à *Cruziana* (Metz, 2012; Kikuchi, 2018). La présence et l'abondance des traces de nourriture complexe telles que les *Chondrites*, correspondent à la période pendant laquelle les eaux du fond marin étaient moins oxygénées, et reflétant une faible concentration d'oxygène dans les eaux interstitielles profondes (Bromley & Ekdale, 1984; Ekdale, 1985; Savrda & Bottjer, 1989; Wignall, 1991). Cependant, la bioturbation exceptionnellement élevée dans la partie basale du Membre Argilo-Gréseux de la Formation de Faïdja, peut être liée à une augmentation du niveau trophique et du taux d'oxygène lors des événements de tempête. *Phycosiphon incertum* peut indiquer une colonisation opportuniste après les événements de tempête (MacEachern & Pemberton, 1992). Cette ichnoespèce est souvent signalée dans des environnements marins peu profonds et profonds depuis le post-Paléozoïques (Wetzel & Bromley, 1994; Wetzel & Uchman, 2001; MacEachern *et al.*, 2007; Bednarz & McIlroy, 2009).

L'absence des séquences turbiditiques et l'abondance de stratifications obliques en mamelons (HCS) ainsi qu'en creux (SCS), suggèrent un dépôt dans un environnement d'offshore inférieur à bordure du plateau continental (Fig. 67). Ces structures (HSC et SCS) sont attribuées aux ondulations d'ondes générées par une combinaison de courants unidirectionnels et de mouvements d'ondes oscillatoires (Dott & Bourgeois, 1982; Duke *et al.*, 1991). L'ichnofaciès à *Cruziana* peut être subdivisé en partie proximale, archétypale et distale (Pemberton *et al.*, 2001). La présence uniquement de cinq traces graphoglyptidées, *Nereites*, *Phycosiphon* et d'autres traces fossiles caractéristiques de l'ichnoassociation -A-, pourraient être interpréter comme l'ichnofaciès à *Cruziana* distal, transitionnel à l'ichnofaciès à *Nereites*, typique de l'environnement d'offshore inférieur à bordure du plateau continental.

Cette architecture a déjà été décrite par Uchman & Tchoumatchenco (2003). Ils signalent une ichnoassociation mixte des traces fossiles caractéristiques des environnements marins peu profonds et profonds. Cette configuration est probablement liée à une phase de régression des

dépôts marins. Les *slumps* et les stratifications convolutées indiquent un environnement de fond instable. La distribution des traces fossiles indique une oxygénation normale dans le fond marin, interrompue par des conditions d'événement anoxique. Cette anoxie est argumentée par la présence d'un banc très riche en *Chondrites* dans la partie basale de ce membre inférieur. Cette ichnoassociation est caractérisée par une énergie hydrodynamique faible, ponctuée par des événements de tempête riches en matière organique.

L'ichnoassociation -B-: Les bancs gréseux riches en structures de tempêtes qui représentent un environnement d'offshore inférieur à offshore de transition sont caractérisés par une abondance des traces fossiles, formant ainsi l'ichnoassociation -B-. Elle coïncide avec la partie médiane et supérieure du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja et contient les traces suivantes : *Gyrochorte comosa*, *Lockeia* isp., *Neonereites biserialis*, ?*Neonereites uniserialis*, *Nereites* cf. *imbricata*, *Palaeophycus striatus*, *Palaeophycus* isp., *Protovirgularia* cf. *dichotoma*. Les ichnotaxons *Chondrites* isp. et *Neonereites multiserialis* sont limités à la base de la partie médiane du membre. Cependant, les ichnotaxons *Bolonia* isp., *Cardioichnus* isp. et *Planolites* isp. sont limités à la partie supérieure de ce membre. *Gyrochorte comosa* est un terrier produit lors de la recherche active de nourriture piégée dans la boue. Il est probablement lié à un animal opportuniste colonisant les fonds marins sableux après l'installation d'événements de haute énergie. C'est une trace fossile répandue dans les environnements silicoclastiques peu profonds (Heinberg, 1973; Fürsich, 1974b; Schlirf, 2000; Gibert & Benner, 2002; Seilacher, 2007). Elle liée à des bancs gréseux fins affectés par des tempêtes. Han & Pickerill (1994), ont suggéré que les enregistrements plus anciens (Dévonien) des traces de *Protovirgularia*, ont tendance à se produire dans des milieux marins profonds, alors que leurs homologues actuels s'installent préférentiellement dans les milieux marins peu profonds, et aux environnements de plateformes marines ouvertes. Selon Uchman (2004), le producteur de la trace *Protovirgularia*, dans les mers profondes peut avoir une stratégie chimio-symbiotique dans des environnements appauvris en oxygène. Dans les deltas modernes, la génération de boues riches en fluides peut conduire à des conditions dysoxiques ou anoxiques temporaires (Wignall & Pickering, 1993; Savrda & Bottjer, 1994). La présence occasionnelle de *Chondrites* indique également que les eaux de fond marin, étaient moins oxygénés (Savrda & Bottjer, 1994). *Palaeophycus*, *Planolites* et *Neonereites* sont considérés comme des traces fossiles de type «*facies-crossing*» (Hakes, 1976).

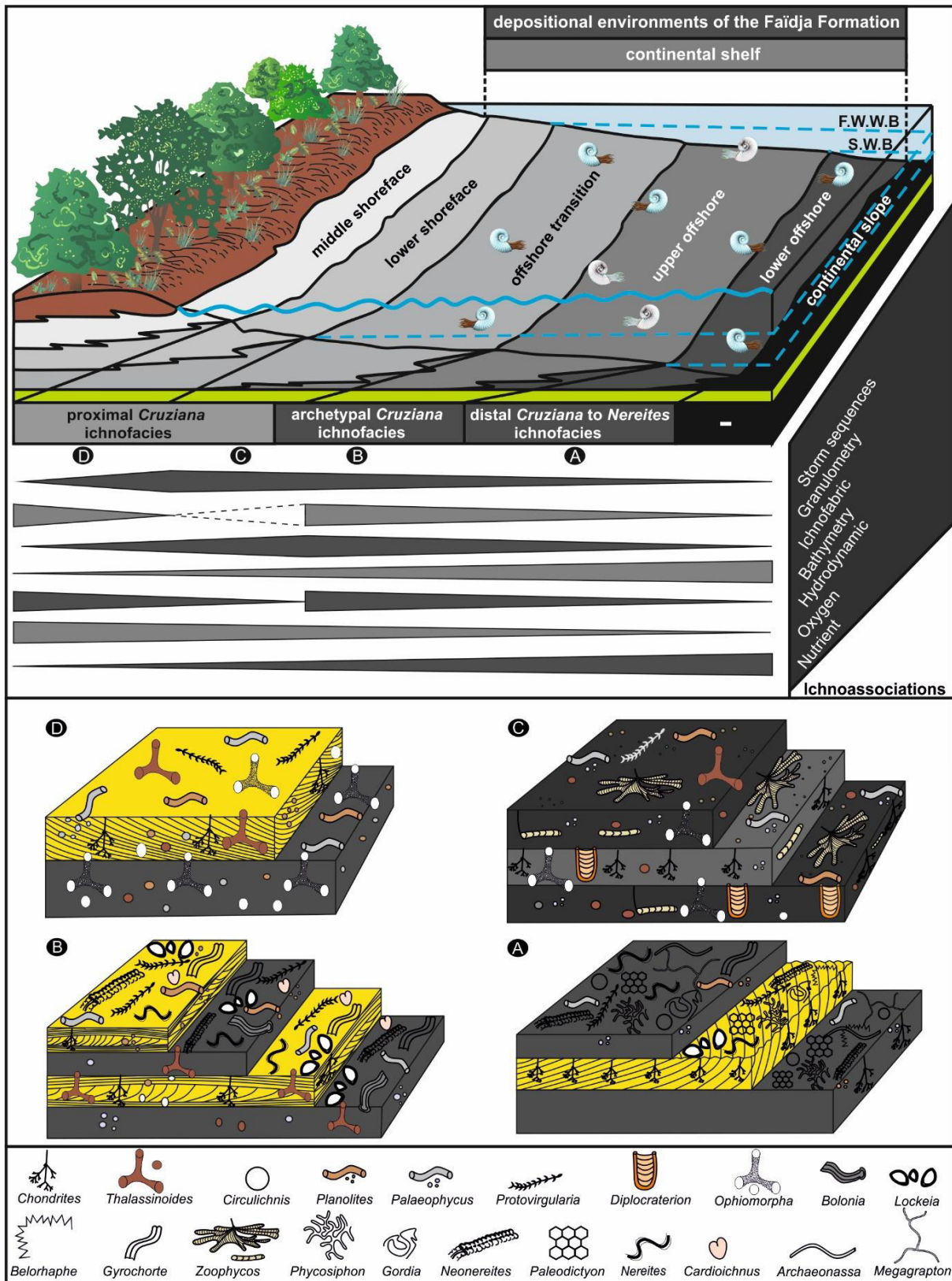


Fig. 67. Représentation graphique des environnements de dépôt de la Formation de Faïdja selon la distribution des ichnoassociations, le long du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja (A-B), Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura (C) et le Membre Gréso-Argileux de Douaouda (D). F.W.W.B = Fair Weather Wave Base; S.W.B = Storm Wave Base.

La succession des traces fossiles et divers variétés éthologiques de l'ichnoassociation -B- dominés par les traces de repos, de locomotion et de nourriture des organismes limivores (mangeurs de boue) et/ou suspensivores, caractérisent l'ichnofaciès à *Cruziana* archétypique, et reflètent des conditions d'énergie faible à moyenne avec des fluctuations sporadiques des conditions de hautes énergies (tempêtes). Elle coïncide avec un environnement d'offshore inférieur à offshore de transition.

Ichnoassociation -C- : correspond au Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura, et elle est caractérisée par un changement radical par rapport aux deux ichnoassociations précédentes. Cette différence concerne la lithologie, les structures sédimentaires, l'apparence des éléments fauniques et le contenu en traces fossiles. Elle correspond aux combes argileuses décamétriques intercalées par trois bars calcaires, où elles sont organisées depuis les environnements distaux aux environnements proximaux plus agités. Ainsi, le cadre paléoenvironnemental de ces associations fauniques et les textures de dépôt reflètent directement l'agitation de l'eau, basée sur divers critères.

La partie inférieure et médiane de ce membre est caractérisée par des bancs calcaires à textures mudstone faiblement bioturbés en association avec la faune pélagique ; elle contient les ichnogènes suivants : *Chondrites* cf. *targionii*, *Chondrites* isp., *Diplocraterion paralellum*, *Palaeophycus* isp., *Planolites* isp. et *Zoophycos* isp. Cependant, l'assemblage le plus riche en traces fossiles est observé dans la partie supérieure de cette ichnoassociation, dominée par des bancs calcaires à textures packstone, en association avec la faune benthique ; il contient les ichnotaxons suivants : *Diplocraterion paralellum*, *Ophiomorpha* cf. *nodosa*, *Palaeophycus* isp., *Planolites* isp., *Protovirgularia* cf. *dichotoma*, *Thalassinoides suevicus*, et *Zoophycos* isp. *Diplocraterion* est interprété comme une structure d'habitation d'un organisme suspensivore où détritivore (mangeur de détritits). L'organisme a la capacité de se déplacer dans une direction verticale en réponse aux changements manifestés dans l'interface eau/sédiment, comme conséquence à un taux de sédimentation élevé et/ou d'événements d'érosion (Bromley, 1996; Savrda & Nanson, 2003; Seilacher, 2007). Cet ichnogène caractérise les environnements à haute énergie ainsi que les dépôts d'estuaires, deltaïques et franchement marins (Fürsich, 1974b; Cornish, 1986; McIlroy, 2004, 2007a; Buatois *et al.*, 2005; Lima & Netto, 2012). Il est aussi signalé dans les environnements d'offshores avec des séquences tempestiques (Pemberton & Frey, 1984).

L'apparence des terriers verticaux, relativement large indiquent un substrat de type *softground* avec une augmentation relative de l'énergie hydrodynamique et les conditions d'oxygénation. Les *Zoophycos* et *Chondrites* sont connus par leurs adaptations au substrat de type *softground*. Les producteurs de ces deux dernières traces transportent la matière organique vers les sédiments les plus profonds pour éviter son oxydation (Bromley, 1996; Olivero & Gaillard, 2007; Dorador *et al.*, 2016, 2019). Cependant, la présence sporadique des *Chondrites* dans certains bancs calcaires, reflète des concentrations faibles d'oxygène dans le fond marin et les eaux interstitielles (Bromley & Ekdale, 1984; Ekdale, 1985; Savrda & Bottjer, 1989; Wignall, 1991).

De nombreux modèles morphologiques et catégories éthologiques ont été proposé pour les *Zoophycos* (Cambrien/Récent). Il est généralement considéré comme une trace fossile post-depositionnelle faite par un animal qui se nourrit de la boue, mais également associé à d'autres fonctions spécialisées comme la chimiosymbiose (Bromley & Hanken, 2003) et stockage des aliments saisonniers (Löwermark, 2012). Il est souvent trouvé dans des environnements marins calmes (Seilacher, 2007). Pendant le Paléozoïque, cet ichnogenre se trouvait à la fois dans des dépôts marins peu profond et profond, mais à partir du Mésozoïque, il est limité au talus continental et les dépôts de bassin (e.g., Olivero, 2003; Knaust, 2009a). Cependant, il est également signalé dans les dépôts de plateau continental post-Paléozoïque (e.g., Mekki *et al.*, 2019; Vinn *et al.*, 2020).

Palaeophycus et *Planolites* correspond à des traces eurybathiques de type «*facies-crossing*», tandis que *Ophiomorpha nodosa* fait partie des traces caractéristiques d'environnements marins peu profonds (Frey & Seilacher, 1980; Pemberton *et al.*, 2001; Tchoumatchenco & Uchman, 2001; Rajkumar *et al.*, 2019). Il est typique de l'ichnofaciès à *Skolithos* (Frey & Seilacher, 1980; Pemberton *et al.*, 2001), mais se produit également dans les faciès à cachet tempestitiques (Frey, 1990; Frey & Goldring, 1992; Uchman & Gaździcki, 2006). La diversité des traces fossiles dans cette ichnoassociation est éthologiquement modérée, dominée par des traces de nourriture, de locomotion et d'habitation de suspensivores et/ou limnivores. La coexistence des *Zoophycos*, *Chondrites* et *Thalassinoides* parmi les autres traces fossiles suggère généralement des conditions énergétiques faibles. Ici, l'assemblage représente très probablement un offshore de transition /offshore supérieur, typique de l'ichnofaciès à *Cruziana* proximal.

Ichnoassociation -D-: est enregistrée dans le Membre Grés-Argileux de Douaouda, composée des bancs gréseux massifs à grains fins à moyens, intercalés avec des argiles homogènes, montrant des contacts basaux érosifs. La plupart des bancs sont massifs mais certains autres présentent une stratification entrecroisée à faible angle, stratifications obliques en creux (SCS) et des laminations parallèles. Ces structures sont interprétées comme des tempestites proximales, déposées par des écoulements oscillatoires générés par les ondes de tempêtes ou des écoulements oscillatoires combinés (Southard *et al.*, 1990). Les convolutes et les structures d'échappement de fluide indiquent un environnement de fond marin instable. Les données ichnologiques montrent une diversité faible à modérée, avec une absence notable des terriers verticaux, et une domination des terriers horizontaux, représentés par les ichnotaxons : *Ophiomorpha* cf. *nodosa*, *Palaeophycus striatus*, *Palaeophycus* isp., *Planolites* isp., *Protovirgularia* cf. *dichotoma*, *Thalassinoides suevicus*. Cette ichnoassociation est attribuée à l'ichnofaciès à *Cruziana* proximal et consiste surtout à des traces de locomotion, de nourriture et d'habitation de suspensivores et/ou limivores, indiquant un environnement de shoreface inférieur.

Les données ichnologiques et sédimentologiques suggèrent que la Formation de Faïdja est le résultat d'une régression et s'est déposée dans une succession environnementale ascendante depuis la bordure de la plateforme continentale jusqu'au shoreface inférieur.

IV. LES MONTS DE L'OUARSENIS

A. Introduction :

Les premiers travaux géologiques qui s'intéressent du bassin de l'Ouarsenis remontent à la fin de 19^{ème} et le début de 20^{ème} siècle, ils visent particulièrement l'aspect stratigraphique et paléontologique des terrains crétacés (Pomel, 1881; Repelin, 1895a, b, 1896; Ficheur, 1900; Dalloni, 1914, 1922, 1936). Plus tard, la découverte des "Tintinnoïdiens" par Gourinard (1949, 1952) et Calembert (1952) a permis un découpage stratigraphique plus détaillé du Crétacé inférieur. Les investigations géologiques de la première moitié du dernier siècle traitent l'aspect structural de ce massif. Les résultats sont d'ordre tectonique que stratigraphique (Sigal, 1952; Calembert, 1952; Glangeaud, 1951; Caire & Mattauer, 1953a, b; Magné *et al.*, 1955; Polvèche, 1956, 1960; Mattauer, 1958). Récemment, la stratigraphie du Crétacé inférieur de l'Ouarsenis a été entreprise par Tchoumatchenco & Khrichev (1992a) et Tchoumatchenco *et al.*, (1995). Ils publient une note sur la stratigraphie du Crétacé inférieur dans le massif de l'Ouarsenis et les Monts de Tiaret. Ils proposent deux nouvelles unités lithostratigraphiques: la Formation Flyschoïde d'El Melaâb et la Formation Marneuse de Rhedadoua.

La Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela définit par Cherif (2009), est l'équivalent de la Formation Carbonatée de l'Oued Fodda *sensu* Tchoumatchenco & Khrichev (1992a). Elle est représentée par une épaisse série carbonatée, limitée à la base par la Formation Carbonatée d'Aïn El Hamra «l'Ammonitico-rosso» (Oxfordien supérieur-Berriasien, Atrops & Benest, 1986; Atrops *et al.*, 1991, 1994; Tchoumatchenco *et al.*, 1995; Halimi, 2012). Au sommet de la quelle s'installe la Formation Flyschoïde d'El Melaâb (Aptien-Albien inférieur, mis en place dans un environnement subsident sous contrôle tectonique Benyoucef, 2006). Selon Cherif (2009), la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela correspond à une pente instable, contrôlé par des paramètres allocyclique (climatique) et autocyclique (tectono-eustatique), elle montre également des phases moins oxygénées (anoxiques). Plus récemment, Cherif *et al.* (2021), et grâce à une étude biostratigraphie à base d'ammonites réactualisent et proposent un âge Berriasien inférieur ? à moyen-Valanginien supérieur.

B. Cadre général

La région d'Ouarsenis est représentée par une chaîne montagneuse étalée sur une distance d'environ 200 km. Elle occupe la limite sud du domaine tellien au nord-ouest de l'Algérie, délimitée par la plaine de Chélif au Nord et les hauts plateaux au Sud (Fig. 68A). L'Ouarsenis présente plusieurs monticules entre autres le secteur de Kef Sidi Amar (Grand pic) (Fig. 68B),

qui fait partie des points les plus culminants en Algérie. Il est divisé en deux, l'Ouarsenis oriental et occidental. Du point de vue lithostratigraphie, le grand pic a suscité plusieurs études, il révèle plusieurs formations sédimentaires (Mattauer, 1958; Polvêche, 1960; Tchoumatchenco, 1986; Tchoumatchenco & Khrischev, 1992a, b; Tchoumatchenco *et al.*, 1995; Benhamou, 1996). Du point de vue structural, l'Ouarsenis correspond à un édifice dont les affleurements offrent des structures tectoniques très complexes (contacts anormaux, chevauchement, nappes de charriage, failles). Comme la grande majorité des chaînes du domaine tellien, il est marqué par des unités autochtones et allochtone (nappes), issues des mouvements intra-miocène «phase paroxysmale» (Mattauer, 1958; Polvêche, 1960; Wildi, 1983). Le secteur étudié d'Aïn El Hadjela représente l'unité allochtone, alors que le secteur de Kef Sidi Amar représente l'unité para autochtone (série renversée du grand pic).

Du point de vue paléogéographie, le Crétacé inférieur coïncide avec l'ouverture de la mer Téthysienne (Fig. 68C). Ce domaine a été caractérisé par la présence de microplaques dispersées au milieu du couloir océanique de Téthys entre le continent européen et africain (Cecca, 1998). Dans le secteur d'étude, le Berriasien-Valanginien est marqué par un épisode transgressif similaire aux paléo-provinces de la Téthys (e.g., l'Espagne ; Company, 1987), marqué par des dépôts hemipélagiques et pélagiques (Cherif *et al.*, 2021).

L'Ouarsenis montre une succession sédimentaire complète allant du Trias au Quaternaire. Le socle est Paléozoïque, contenant des roches porphyriques (Glangeaud, 1951; Calembert, 1952; Mattauer, 1958), parfois incluses dans des formations triasiques. Le Trias est représenté, dans sa totalité, par de rares dolomies, calcaires entassés au sein des argiles versicolores, de gypses et de cargneules (Mattauer, 1958; Aïfa & Zaagane, 2014). Les affleurements du Jurassique sont dominés par des formations carbonatées, avec de rares intercalations gréseuses. Le Lias inférieur contient principalement des dolomies, évoluant principalement vers le haut en calcaires dolomitiques et en calcaires oolithiques compacts (Aïfa & Zaagane, 2014). Au Toarcien, les carbonates sont remplacés par une alternance marno-calcaires, contenant une faune de brachiopode (e.g., *Quadratirhynchia attenuata*) (Almeras & Elmi, 1982).

La série jurassique de l'Ouarsenis représente des dépôts pélagiques, ceci est expliqué par des mouvements tectoniques, persistent jusqu'à la période du Jurassique supérieur et aboutissent à une sédimentation profonde, dominée principalement par «l'Ammonitico Rosso» (Sadji *et al.*, 2021).

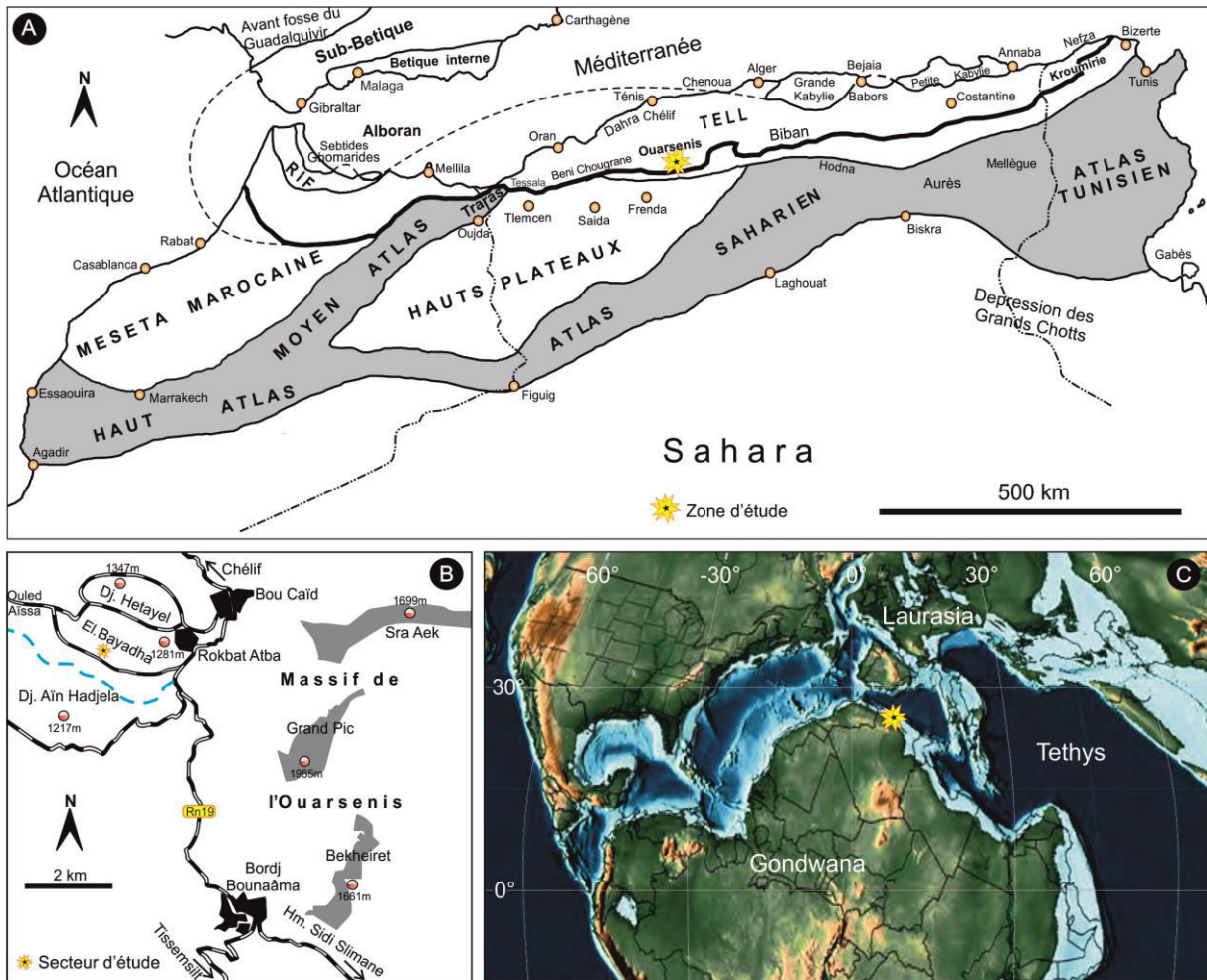


Fig. 68. A. Position géographique du secteur d'étude par rapport aux grands traits géographiques de l'Afrique du Nord. B. localisation du secteur d'étude. C. Reconstitution paléogéographique du Crétacé inférieur (Berriasien-Valanginien) (d'après Scotesse, 2014).

Le Crétacé est caractérisé par le dépôt d'une formation sédimentaire moyennement épaisse de dépôts carbonatés, montrant souvent une alternance marno-calcaire qui surmonte les affleurements jurassiques. Les faciès carbonatés disparaissent par la mise en place d'une formation silicoclastique épaisse de 1500m. C'est une formation à caractère flysch faite d'un matériel turbiditique représentée essentiellement d'alternances gréséo-pélitiques riches en traces fossiles (ichnofaciès à *Nereites*), structures sédimentaires hydrodynamiques, *slumps*, olistolithes. (Kireche, 1993; Tchoumatchenco *et al.*, 1995; Benyoucef, 2006). Pendant le Crétacé supérieur, le faciès carbonaté réapparaît marqué par des marnes grisâtres avec de rares bancs calcaires.

Le passage Crétacé supérieur/Tertiaire se fait progressivement sans aucune discordance visible. Le Tertiaire est surtout représenté par des marnes, à l'exception du Paléocène/Eocène inférieur qui montre des faciès marno-calcaires, parfois sables-glaucouneux (Mattauer, 1958). Dans l'Ouarsenis oriental, l'Oligocène est généralement représenté par une épaisse sédimentation

gréseuse surmontant des séries argileuses appelée communément faciès numidien (Wildi, 1983). Le Miocène inférieur et supérieur sont représentés par des dépôts marneux évoluant vers le sommet à une sédimentation gréseuse. Vers l'Ouest, elle change latéralement à des formations rougeâtres souvent conglomératiques (Mattauer, 1958). Le Plio-Quaternaire est représenté par des placages de gravier et des carapaces de croûte carbonatée.

C. Description de la série :

Le secteur d'étude se situe à 2 km environ à l'Ouest du village minier de Bou Caïd, et à 5 Km au Nord de la ville de Bordj Bou Naâma. Il occupe la grande dépression de la vallée d'Aïn El Hadjela. Les affleurements se localisent sur le flanc sud du Djebel El Bayadha, à partir de la Route Nationale N°19 (Fig. 68B). La Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela repose en position stratigraphique normale surmontant la Formation Carbonatée d'Aïn El Hamra «l'Ammonitico-rosso» d'âge Oxfordien- Berriasien (Fig. 69-70A-B). Au-dessus de laquelle et en contact anormal s'installe la Formation Flyschoïde d'El Malaâb représentée par les argiles albo-aptiennes (Tchoumatchenco *et al.*, 1995; Benyoucef, 2006). Selon les caractéristiques lithologiques, ichnologiques et stratonomiques, la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela est subdivisée en quatre unités bien distinctes (Fig. 69) :

1. Unité 1 : Alternance de marnes et de calcaires noduleux (38 m)

Cette unité est formée d'une alternance de marnes rouges ou verdâtres (0.20-1.10 m) avec des bancs (0.05-0.70 m) de calcaires massifs ou noduleux renfermant des intraclastes. Ils sont bien continus latéralement, de couleur bleuâtre à verdâtre riche en ammonites et en bélemnites (Fig. 70B). La surface sommitale des bancs est modelée par des rides de courant asymétriques (Fig. 70C).

L'analyse microscopique montre qu'il s'agit des calcaires à texture wackestone-packstone, riches à la base en ossicules de rovéacrinides et de *Saccocoma* (Fig. 71A-C), des bivalves à test minces (*Posidonomya*) (Fig. 71D), des sections de calpionelles, de foraminifères planctoniques, des ammonites et des rares saccocomidés au sommet (Fig. 71E-F).

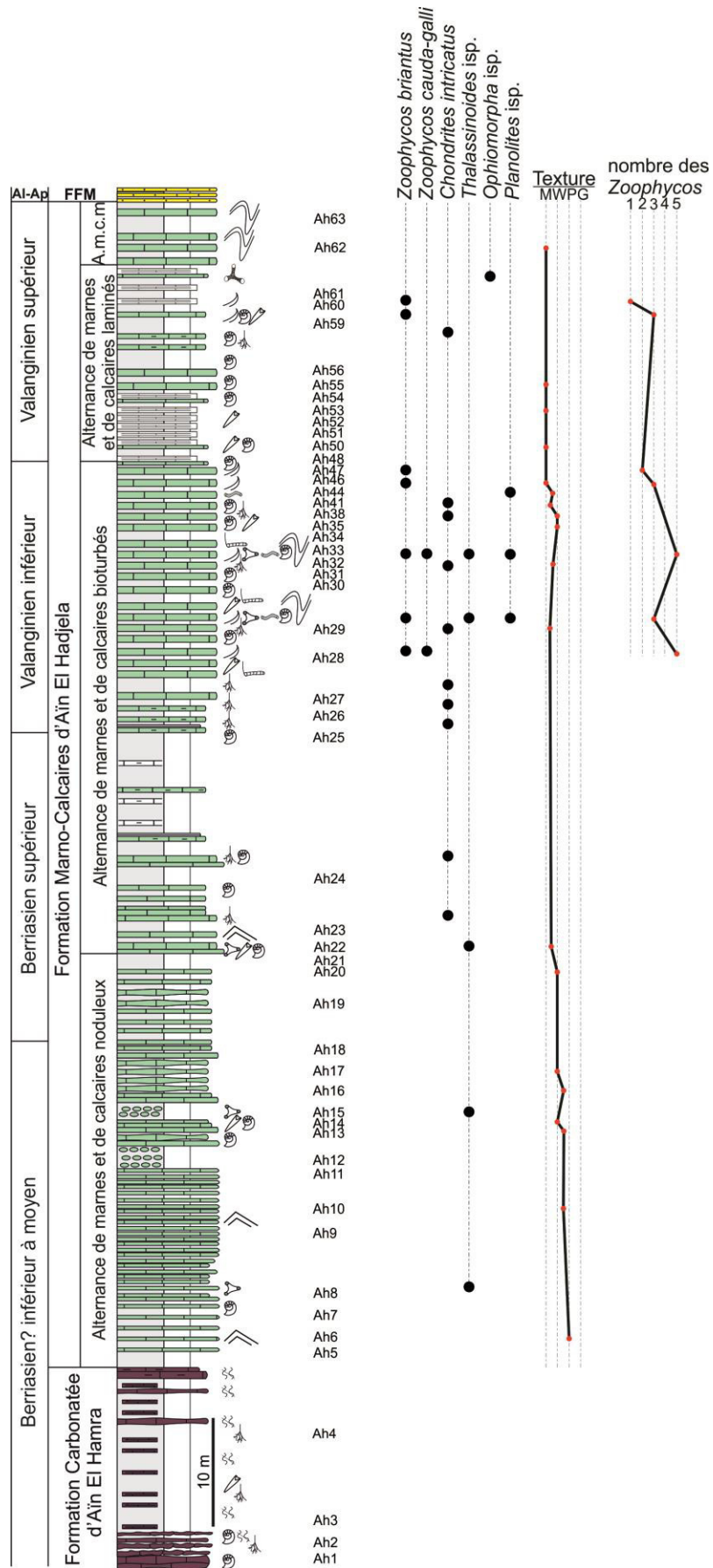


Fig. 69. Colonne lithostratigraphique de la Formation Marno-Calcaires d’Aïn El Hadjela montrant la répartition des traces fossiles, l’évolution texturale et le nombre de spécimen de *Zoophycos*.

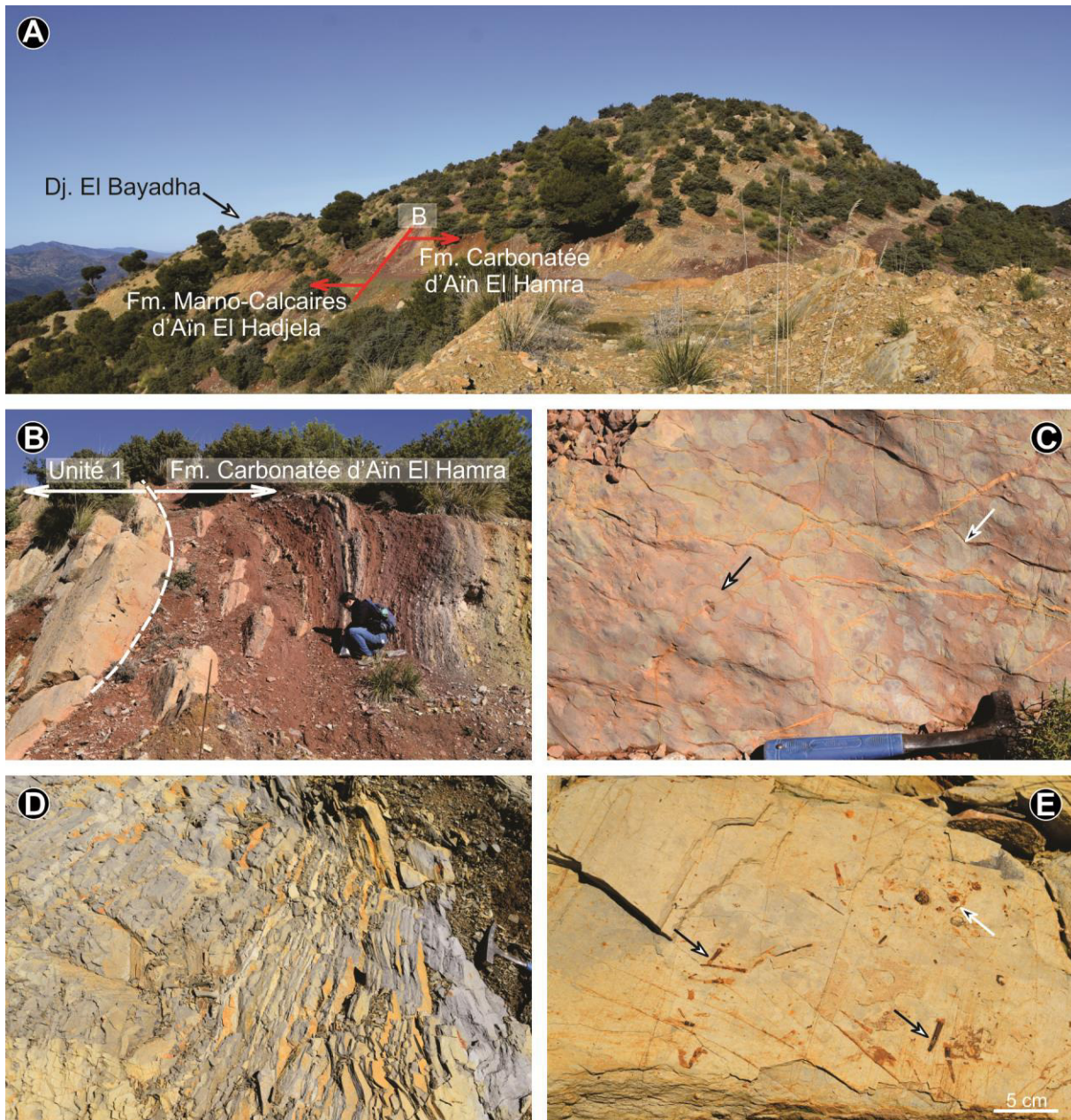


Fig. 70. Illustrations photographiques de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela. **A.** Vue panoramique du secteur d'étude, montrant le contact entre la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela et la Formation Carbonatée d'Aïn Hamra. **B.** Vue panoramique de la base de l'Unité -1- et son contact avec la partie supérieure de la Formation Carbonatée d'Aïn Hamra. **C.** Calcaire bioturbé à rides de courant, montrant un *Thalassinoides* (flèche blanche) et une ammonite (flèche noire). **D.** Aspect général des marnes grises feuilletées caractérisant l'Unité -3-. **E.** Ammonoïdes pyriteuses représentées par des bélemnites (flèches noires) et ammonites (flèche blanche).

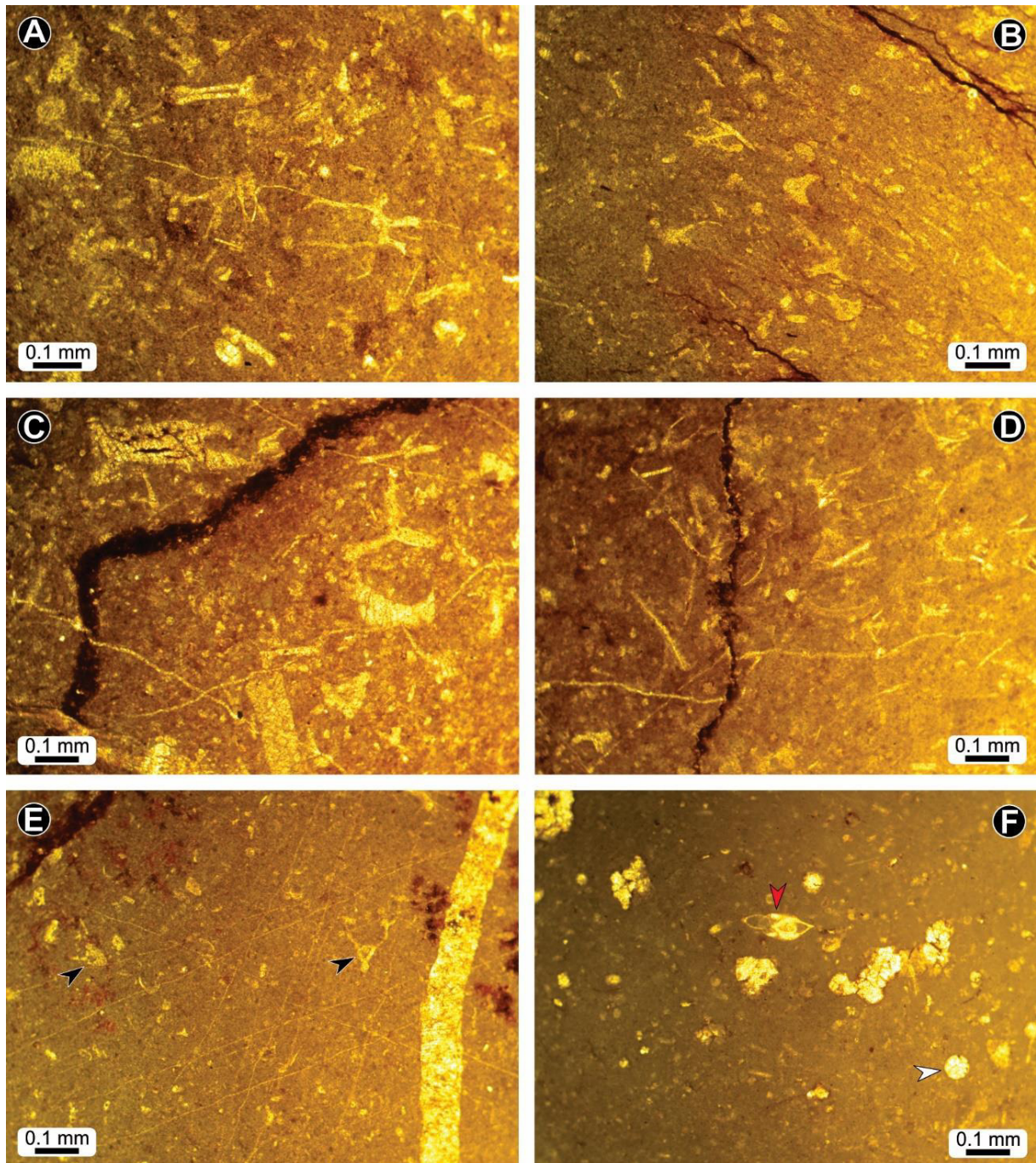


Fig. 71. Photomicrographies des lames minces de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela. **A-D.** microfaciès des calcaires de la base de l'Unité -1- montrant une texture wackestone-packstone refermant ; ossicules de rovacrinides (**A-C**), bivalves à test minces (*Posidonomya*) (**D**). **E-F.** microfaciès des calcaires du sommet de l'Unité -1- montrant une biomicrite à texture wackestone à saccocomidé (**E**, flèche noire), sections de calpionelles (**F**, flèche blanche), et foraminifères planctoniques (**F**, flèche rouge).

2. Unité 2 : Alternance de marnes et de calcaires bioturbés (45 m)

Cette unité débute par un banc calcaire repère (0.40 m) bleuâtre intensément bioturbé, lui conférant un aspect bréchiq. Il est surmonté par une alternance de marnes beiges à verdâtres (0.20-1 m) avec des bancs centimétriques (0.10-0.30 m) de calcaires massifs, parfois argileux et d'autrefois en plaquettes de couleur verdâtres à bleuâtres. Le contact entre ces bancs est net, parfois légèrement ondulé. Ils sont caractérisés par une richesse en faune pélagique (ammonites, bélemnites), et en traces fossiles. Les ichnofossiles les plus représentatifs sont : *Thalassinoides*, *Chondrites* et *Zoophycos*.

Le microfaciès montre une biomicrite à texture mudstone-wackestone révélant : des sections de calpionelles, *Saccocoma* et de bivalves à tests minces (Fig. 72A-C). Les résidus des lavages effectués dans le niveau marneux (AH24) ont révélé la présence des ostracodes à carapace lisse, des ossicules de rovéacrinides et saccomidés, des foraminifères benthiques et planctoniques.

3. Unité 3 : Alternance de marnes et de calcaires laminés (18 m)

Cette unité est formée d'une alternance de marnes (0.10-0.80 m) grises feuilletées (Fig. 70D) et des bancs (0.10-0.25 m) de calcaires massifs parfois en plaquettes riche en ammonites pyriteuses et bélemnites (Fig. 70E). Certains bancs calcaires montrent des traces fossiles de type *Chondrites* et *Zoophycos*.

L'examen microscopique montre qu'il s'agit d'une biomicrite à texture mudstone riche en radiolaires et de rares sections de rovéacrinides (Fig. 72D).

4. Unité 4 : Alternance de marnes et de calcaires massifs

Cette dernière unité n'est pas complète car sa partie sommitale est masquée. Les affleurements existants montrent, une alternance de marnes verdâtres (0.30-0.45 m) et de bancs calcaires (0.30 à 0.80 m) d'aspect massifs, slumpés. La texture est mudstone faite de biomicrites à radiolaires (Fig. 72E-F).

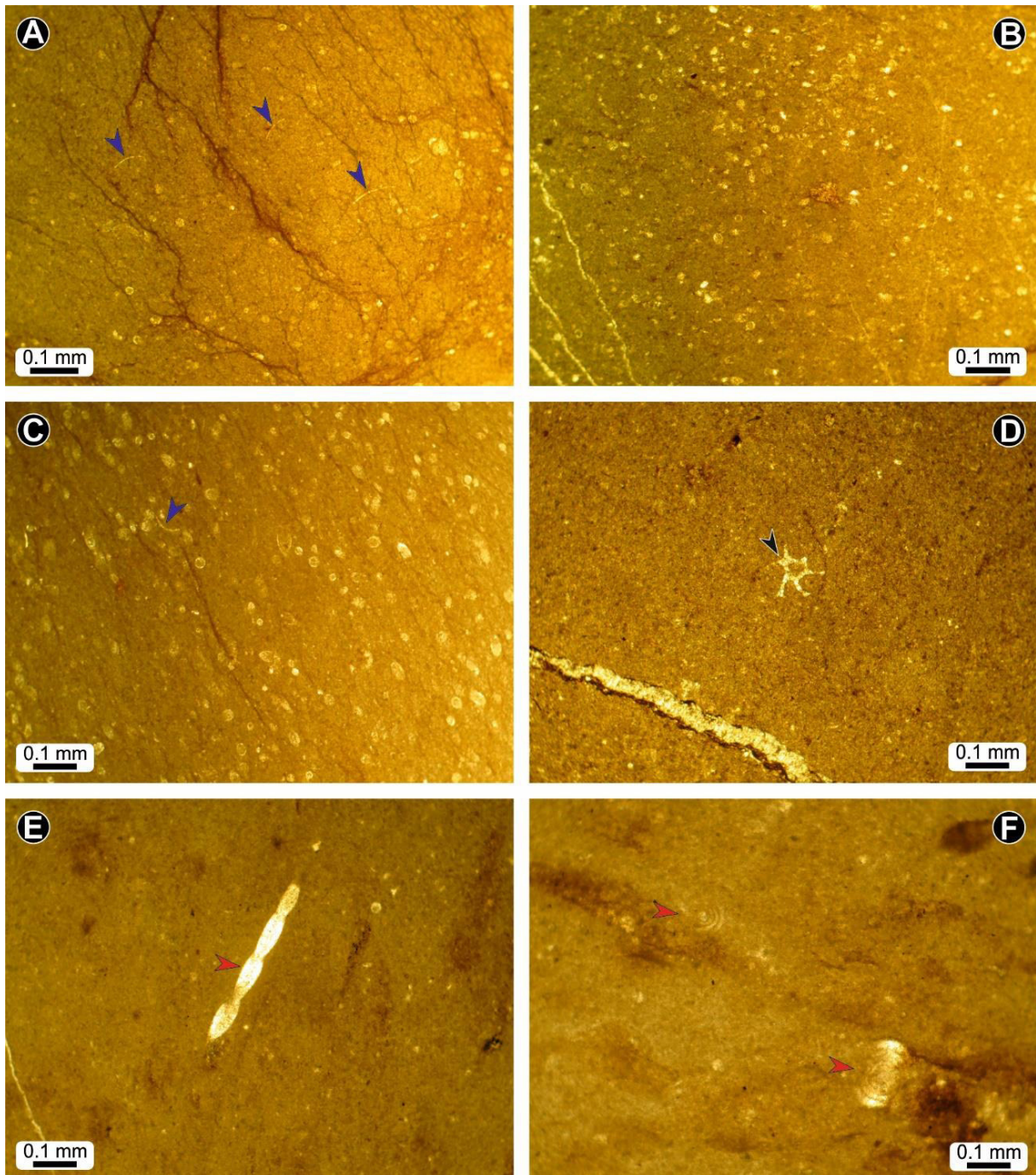


Fig. 72. Photomicrographies des lames minces de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela. **A-C.** microfaciès des calcaires de l'Unité -2- montrant une texture mudstone-wackestone avec des sections de calpionnelles et *Posydonomia* (flèches bleues). **D.** Texture mudstone des calcaires de l'Unité -3- contenant des sections de rovéacrinides (flèche noire). **E-F.** microfaciès des calcaires de l'Unité -4- montrant une texture mudstone à section de radiolaires (flèches rouges).

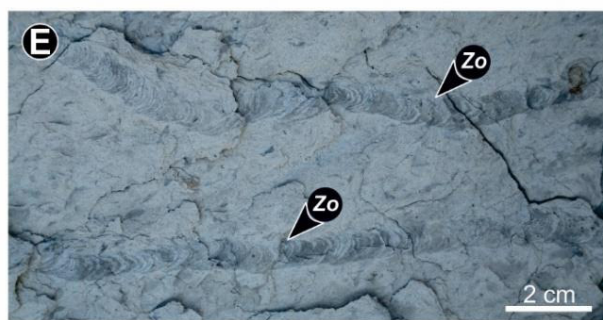
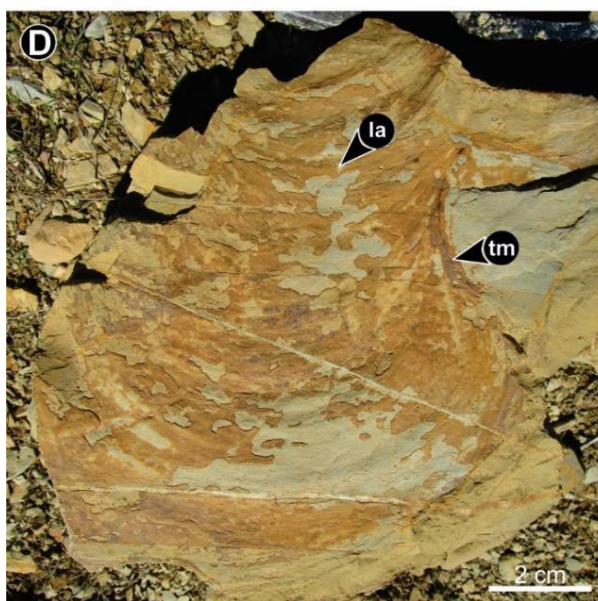
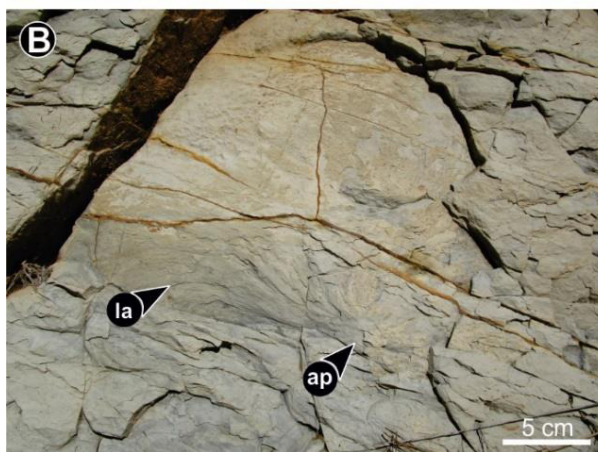
D. Analyse ichnologique :

1. Ichnotaxonomie, distribution et abondance des traces fossiles

La répartition des *Zoophycos*, au sein de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela est restreinte uniquement aux deux unités médianes (Unité 2 et 3). L'ichnodiversité est très faible, en plus des *Zoophycos*, elle montre l'existence d'autres traces fossiles citons : *Chondrites*, *Thalassinoides*, *Planolites* et *Ophiomorpha*. L'intensité de bioturbation est généralement faible (BI=0-1) à l'exception de l'Unité 2 et 3 où elles conservent la quasi-totalité des traces fossiles et révèlent un degré variable entre 2 et 4 de l'échelle de Taylor & Goldring (1993).

Les *Zoophycos* observés dans la partie supérieure (Unité 2) sont caractérisés généralement par une densité commune à abondante (classe 3 à 4 *sensu* Olivero, 1994) (Tabl. 6). Ils sont représentés par des formes spiralées, larges et planes avec un diamètre variable entre 30-75 cm (Fig. 73A). Le *spreite* est horizontal, développé parallèlement au plan de la stratification avec un enroulement dextre et/ou senestre. Le tube marginal est rarement préservé, et le remplissage des lamelles est similaire, quelquefois différent de l'encaissant. Le contour extérieur de la trace est irrégulier suite au détournement du tube marginal. Les lamelles primaires sont régulièrement espacées (2-4 mm) prenant départ à partir d'un point central (apex du terrier), elles se plient légèrement vers les parties distales des *spreites*. Ces formes sont attribuées à *Z. brianthus* Massalongo, 1855 (Fig. 73A-C), l'ichnoespèce type des *Zoophycos* (Olivero, 2007). Elles sont associées à quelques rares spécimens en formes de «U», attribués à *Z. cauda-galli* Vanuxem, 1842 (Fig. 73D), montrant une densité faible (classe 2, *sensu* Olivero, 1994). Ces formes apparaissent en position *endichniale* sous forme de terriers en «U», long de 20-25cm, avec une largeur moyenne de 15cm. Les lamelles primaires sont bien développées distantes de 2-3mm, entourées souvent par un tube marginal de 3mm de diamètre. Cependant, ces formes de *Zoophycos* sont entièrement dépourvues de lamelles secondaires. En section transversale, ils apparaissent sous forme d'un ruban continu formé par la succession de plusieurs structures en ménisque de longueurs variables (plusieurs dizaines de centimètres) et d'une largeur presque constante de 4-5mm (Fig. 73E-F).

Dans la partie supérieure de l'Unité 2, les *Chondrites* sont assez abondants, et représentés généralement par l'ichnoespèce *C. intricatus* Brongniart, 1828. Ils sont souvent en association avec les *Thalassinoides* isp, représentés par de petits systèmes de terriers ramifiés arboriformes, droits et courts.



(légende sur la page suivante)

Fig. 73. Traces fossiles de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela. **A-C.** Spécimens de *Zoophycos briantus* montrant un enroulement dextre et senestre. Noter la morphologie assez large du spécimen (A), cette photo montre la déviation de l'organisme (obstacle est un fossile) (voir la flèche). **D.** *Zoophycos cauda-galli* de l'Unité 2. **E-F.** Succession de plusieurs structures en ménisque correspondant à une section transversale de lame de *Zoophycos*.

←

Ils sont préservés en position *endichniale* et ayant un remplissage différent de l'encaissant, ce dernier permet la distinction de deux variétés : une première variété de terriers à branches de premier ordre à angles aigus (30° à 45°), de 0.5-0.8 mm de diamètre et 2-5 mm de long, de remplissage micritique sombre et de petites branches de deuxième ordre (Fig. 74A) ; une deuxième variété de terriers à remplissage plus clair, à branches irrégulières et à angle de 45°, absence des branches de deuxième ordre, diamètre de 0.5 mm et la longueur est de 5-10 mm (Fig. 74B).

Elle est en association avec les *Thalassinoides* isp. Cette dernière ichnoespèce correspond à des tunnels horizontaux, lisses, elliptiques à aplatis avec des branches en «Y». Le diamètre est variable (5-8 mm) et la longueur est de 20-30 mm, ils ont un remplissage similaire à la deuxième variété des *Chondrites* (Fig. 74B). Ces deux traces sont en position *endichniale* préservées dans des calcaires de texture wackestone à mudstone. La bioturbation globale est modérée atteignant occasionnellement le degré 4 (BI=4) *sensu* Taylor & Goldring (1993). Parfois, les ichnotaxons *Thalassinoides* et *Chondrites* se recoupent montrant un *tiering* peu profond

En outre, les *Planolites* isp. sont également présents au sein de cette entité (Unité 2). Ils sont en position *endichniale*, représentés par des terriers simples, sans doublure, aplatis, droits parfois incurvés (Fig. 74C). Ils ont une forme généralement cylindrique de 3-4 mm de diamètre et quelques centimètres de long avec un remplissage différent de l'encaissant (gris à noir). De temps à autre, ces terriers se recoupent montrant un degré de bioturbation élevé (BI est de 4 sur l'échelle de Taylor & Goldring, 1993) (voir Tabl. 3).

L'Unité 3 est caractérisée également par l'apparition des traces, généralement représentées par des *Zoophycos* dont la taille est relativement petite que les formes de l'unité précédente, et le diamètre varie entre 25-35cm (Fig. 73C). Ils montrent des *spreites* spiralés, planes, en forme de «J», entouré d'un tube marginal. Elles sont préservées en position *endichniale* dans des faciès purement micritiques de texture mudstone. *C. intricatus* est sporadique dans cet intervalle, de morphologie similaire que les formes de l'Unité 2.

<i>Zoophycos</i>	Densité	Environnement de dépôt	Profondeur	Taille
Classe 0	Absent	-	-	-
Classe 1	Très rare (1 trace/10 m ²)	-	-	-
Classe 2	Rare (environ 2 traces/10 m ²)	Au-dessus de BAVT, entre BAVT et BAVBT (rampe proximale)	Peu profond	Petite à moyenne
Classe 3	Commune (au moins 1 trace/2 m)	Au-dessous de BAVT (juste au-dessous de BAVT)	Peu profond à moyennement profond	Petite à moyenne
Classe 4	Abondante (au moins 1 trace/m. <i>Zoophycos</i> se touchant parfois)	Au-dessous de BAVT (rampe distale)	Moyennement profond	Large
Classe 5	Très abondante (la surface du banc est entièrement recouvert de <i>Zoophycos</i>)	Au-dessous de BAVT (partie inférieure)	Profond	Large

Tabl. 6. Relation entre *Zoophycos*, profondeur, densité, taille et environnement de dépôt (d'après Olivero, 1994). BAVT : Base d'action des vagues de tempêtes ; BAVBT : Base d'action des vagues de beaux temps.

Traces fossiles	Description brève	Toponomie	Unité	Interprétation	Producteur(s) probable(s)	Référence
<i>Chondrites intricatus</i>	Petits systèmes de terriers ramifiés arboriforme, droits, courts et légèrement incurvés.	Plein relief	2-3	<i>Fodinichnia</i> ; <i>Chemichnia</i> ; <i>Agrichnia</i> .	Annélidés ; Vers sipunculoïdes ; Bivales chimiosymbiotiques	Baucon <i>et al.</i> (2020)
<i>Thalassinoides</i> isp.	Tunnels horizontaux, lisses, elliptiques à aplatis avec des branches en «Y».	Plein relief	1-2	<i>Domichnia</i> ; <i>Fodinichnia</i>	Callianassidés	Knaust, 2017
<i>Planolites</i> isp.	Terriers simples, aplatis, droits parfois incurvés sans doublure.	Plein relief	2	<i>Pascichnia</i>	Divers organismes, principalement des vers	Keighley & Pickerill, 1997
<i>Ophiomorpha</i> isp.	Terriers droits, horizontaux, légèrement inclinés en forme de 'Y'.	Plein relief	3	<i>Domichnia</i>	Crevettes thalassinoid	Patel & Desai, 2009

Tabl. 7. Tableau récapitulatif des principales traces fossiles associées avec les *Zoophycos* dans la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela.

Dans ce même intervalle et en plein relief (*endichnia*) dans des calcaires micritiques de texture mudstone apparaît de rares *Ophiomorpha* isp. (Fig. 74D). Ils correspondent à des terriers droits, horizontaux, légèrement inclinés avec des extrémités en forme de «Y», de remplissage identique à l'encaissant (Tabl. 7). La paroi externe des terriers est consolidée par des pelotes fécales de couleur ocre (ferruginisés). Le diamètre des *Ophiomorpha* isp. varie entre 1,5 et 2cm et une longueur variable (plus de 30cm parfois). L'intensité de bioturbation est généralement faible, estimée par le degré 2 *sensu* Taylor & Goldring (1993).

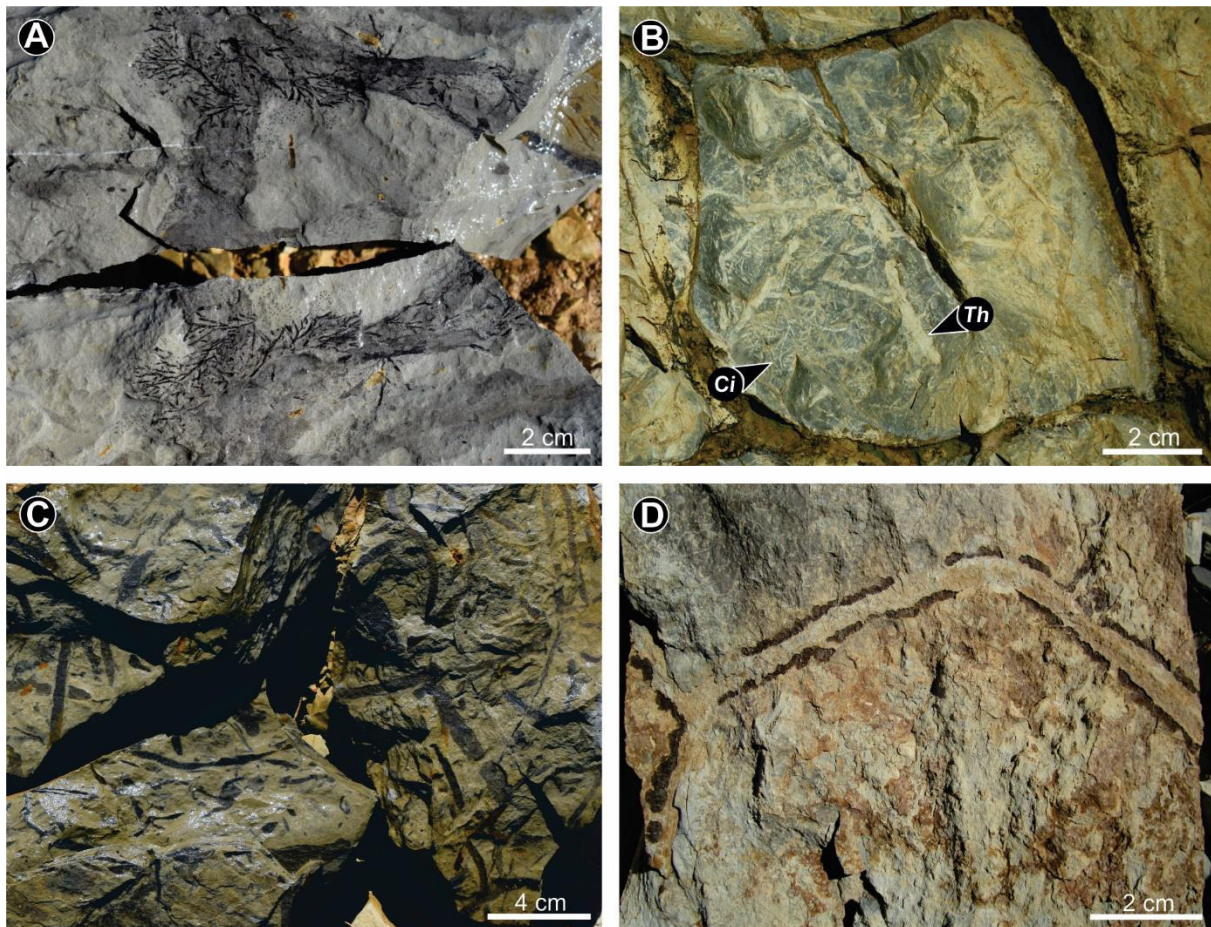


Fig. 74. Traces fossiles de la Formation Marno-Calcaires d'Ain El Hadjela. **A.** *Chondrites intricatus* remplis d'un matériel micritique différent de l'encaissant. **B.** *Chondrites intricatus* (Ci) et *Thalassinoides* isp. (Th); noter que les deux traces sont remplies d'un matériel plus clair que l'encaissant et que les *Thalassinoides* isp. recoupent les *Chondrites intricatus*. **C.** Un banc calcaire hautement bioturbé par des terriers de *Planolites* isp. **D.** *Ophiomorpha* isp. préservé en position endichniale exclusivement dans l'Unité 3.

2. Ichnodiversité, ichnodisparité et conception architecturale (*categories of architectural designs*)

Dans la section étudiée, et en fonction de l'intensité de bioturbation *sensu* Taylor & Goldring (1993), l'ichnodiversité est assez faible. Elle varie entre 0 et 1 dans la majorité de l'Unité 1 et

exclusivement 0 dans l'unité 4 (absence quasi-totale de la bioturbation). Elle est d'ordre 3 à 4 dans certains niveaux carbonatés de l'Unité 2 et 3 où diverses traces fossiles sont enregistrées. Le degré de l'ichnodisparité est concordant avec celui de l'ichnodiversité, mais reste néanmoins, légèrement faible par rapport à la richesse ichnotaxonomique. Selon [Buatois et al. \(2017\)](#), la variété morphologique des traces fossiles sus-citées est classée en quatre conceptions architecturales différentes : (1) terriers avec des *spreites* hélicoïdaux (*Zoophycos*) ; (2) terriers ayant des formes ramifiées (*Chondrites*) ; (3) tunnels en 3D en forme de «Y» (*Thalassinoides* et *Ophiomorpha*) ; (4) terriers horizontaux à obliques simples, activement remplis (*Planolites*). Dans la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela, ces catégories révèlent que les indices d'ichnodiversité et d'ichnodisparité sont directement liés, ils montrent une évolution parallèle en fonction de l'indice de bioturbation (BI).

E. Discussion

La Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela montre un assemblage ichnologique typique de l'ichnofaciès à *Zoophycos* ([Buatois & Mángano, 2011](#); [MacEachern et al., 2012](#)), avec seulement six ichnotaxons (i.e., *Zoophycos briantus*, *Z. cauda-galli*, *Chondrites intricatus*, *Thalassinoides* isp., *Planolites* isp. et *Ophiomorpha* isp.) ([Tabl. 7](#)). Cet ichnofaciès est largement répandu dans des environnements marins ouverts et profonds au-dessous de la limite d'action des vagues de tempêtes (e.g., [Mekki et al., 2019](#); [Vinn et al., 2020](#); [Bouchemla et al., 2021](#)). Il est souvent lié aux conditions paléoécologiques stressantes tel que la déficience en oxygène. En outre, la croissance des traces fossiles ainsi que l'ichnofabrique dépendent également d'autres paramètres environnementaux qui influencent, la vitesse de sédimentation et la teneur en nourriture benthique ([Richiano, 2015](#)).

La Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela correspond à une sédimentation pélagique de plateforme ouverte, elle est marquée par le développement des calcaires, de textures packestone (Unité 1) évoluant à un mudstone (Unité 4). La base de l'Unité 1 est formée par une alternance marno-calcaires à faunes pélagiques (ammonites et bélemnites) avec de rares terriers de *Thalassinoides*. Elle montre également des bancs carbonatés, à rides asymétriques, contenant quelques intraclastes, offrant ainsi une texture packestone, riches en ossicules de rovéacrinides et de bivalves à test minces (*posydonomia*). Contrairement, sa partie supérieure révèle une texture plus variable allant du wackestone à packestone riche en sections de calpionelles et foraminifères planctoniques. Elles témoignent d'un approfondissement progressif. Ces résultats texturaux peuvent être intimement liés aux événements de tempêtes en-dessous de la base

d'action des vagues de beau temps. Les intraclastes indiquent des courants de fond érodant un substrat non encore lithifié. A cet effet, la présence des rides asymétriques et des terriers d'habitation et de nourriture (*Thalassinoides*) au sommet des bancs reflètent un taux faible de sédimentation de beau temps (*fair-weather*) (e.g., Fürsich *et al.*, 2018).

L'Unité 2 est formée par une alternance marno-calcaires majoritairement bioturbées de texture mudstone à wackestone et une faible ichnodiversité marquée par la présence de 5 ichnoespèces (*Z. briantus*, *Z. cauda-galli*, *Chondrites intricatus*, *Thalassinoides* isp. et *Planolites* isp.). Dans la partie supérieure, les ichnogenres *Zoophycos* et *Chondrites* sont les plus abondants. *Zoophycos briantus* correspond à des formes larges et planes à *spreite* spiralé entourées parfois d'un tube marginal bien distinct. Les formes plus rares des *Z. cauda-galli* sont des terriers en forme de «U». *Zoophycos* est une trace fossile de nourriture d'organisme limnivoire (*fodinichnia*), sa distribution spatiale est largement influencée par le taux de sédimentation (Bottjer *et al.*, 1988; Posamentier *et al.*, 1988; Savrda & Bottjer, 1989; Olivero & Gaillard, 1996; Kotake, 2014; Richiano, 2015; Nasiri *et al.*, 2018; Bouchemla *et al.*, 2021). D'après Olivero & Gaillard (1996), la présence de cet ichnogenre implique souvent un taux de sédimentation faible à nulle avec une lithification primaire du substrat. Les formes larges de *Zoophycos* coïncident avec la partie médiane de cette unité, elles sont en association avec de rares *Chondrites intricatus*. Ce gigantisme reflète un environnement de plateforme externe stable à faible taux sédimentaire mais riche en matière trophique benthique et oxygénation normale (e.g., Richiano, 2015; Nasiri *et al.*, 2018).

Les *Zoophycos* de la partie supérieure de cette unité, sont beaucoup plus rares et plus petits. Cependant, les *Chondrites* prennent de l'ampleur et réapparaissent avec une intensité élevée (BI=4). Ils sont en association avec les ichnotaxons *Thalassinoides* et *Planolites*. Ces terriers millimétriques correspond à une trace de nourriture produite par des organismes vermiformes, dans un milieu anoxique (Bromley & Ekdale, 1984; Savrda & Bottjer, 1989; Gong & Droser, 2001; Baucon *et al.*, 2020). Dans ce type de milieu, *Chondrites*, se présente généralement dans un assemblage monogénique ou dans un assemblage à ichnodiversité faible (e.g., Mekki *et al.*, 2019; Baucon *et al.*, 2020; Bouchemla *et al.*, 2021). Sa présence dans des assemblages à ichnodiversité élevée est référée aux conditions oxiques (e.g., Bouchemla *et al.*, 2020).

L'ichnogenre *Thalassinoides* est interprété comme une structure d'habitation et de nourriture liée aux environnements marins bien oxygénés (Palmer, 1978; Archer & Maples, 1984; Frey *et al.*, 1984; Mángano & Buatois, 1991). Les organismes responsables développent des terriers à

diamètres considérables relatifs aux taux élevés d'oxygène (El-Sabbagh *et al.*, 2017; Bouchemla *et al.*, 2021). Ce scénario ne reflète en aucun cas la configuration de cette unité, car elle montre des *Thalassinoides* minuscules (terriers de faibles diamètres) souvent associés à *Chondrites*. Cette situation est typique des milieux pauvres en oxygène. Cette hypothèse est confirmée par la présence des *Zoophycos* qui font partie des ichnofaciès liés aux conditions stressantes. La partie supérieure de l'unité 2 reflète un environnement à hydrodynamisme faible sous des conditions stressantes et dysoxiques (e.g., Knaust, 2004, 2009a,b; Bouchemla *et al.*, 2021).

L'Unité 2 de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela est caractérisée par : une faune pélagique abondante, une faune benthique absente, *Zoophycos* et *Chondrites* en abondance, texture de mudstone à wackestone. Ces critères témoignent d'un environnement calme de type d'offshore inférieur. Deux situations sont envisageables : (i) la partie médiane où le milieu est caractérisé par une sédimentation faible sous oxygénation normale, permettant le développement de larges spécimens de *Zoophycos*, (ii) la partie supérieure de l'unité reflète des conditions hostiles expliquant la dominance des *Chondrites* et les spécimens de petite taille de *Thalassinoides*.

L'Unité 3 est caractérisée par des niveaux carbonatés laminés, grisâtres à grisâtres foncés, purement micritique riche en faune pélagique pyriteuse. La texture est mudstone contient des sections de radiolaires et de rovéacrinides. L'analyse ichnologique montre une ichnodiversité faible matérialisée par la présence des spécimens suivants : *Zoophycos briantus*, *Ophiomorpha* isp., et de rares *Chondrites*. L'ichnofabrique général de cette unité est assez faible caractérisé par un degré de 0 à 1 (Taylor & Goldring, 1993). *Ophiomorpha* est une structure d'habitation, généralement liée aux environnements marins peu profonds. Cependant, elle est également répandue dans des environnements marins profonds (e.g., Uchman *et al.*, 2004; Cummings & Hodgson, 2011; Nagy *et al.*, 2016). A la lumière de ces résultats, un environnement d'offshore inférieur à bordure de la plateforme continentale est suggéré, avec amélioration des conditions d'oxygénations par rapport à l'unité précédente. L'Unité 4 est caractérisée par des calcaires massifs micritiques affectés par des structures de *slumps*. Les niveaux calcaires montrent une absence totale des traces fossiles, le microfaciès est purement micritique à texture mudstone à sections de radiolaires. Ces données suggèrent que cette unité a été déposée sur la bordure de la plateforme continentale (début du talus continental ?). Elle est considérée comme la partie la plus profonde de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn El Hadjela.

Cénozoïque

V. LES MONTS DE DAHRA

A. Introduction

Les dépôts diatomitiques du Miocène supérieur, connus également sous le nom de "Formation à Tripoli" (= "Mer à Tripolis" *sensu* Perrodon, 1957) correspondent à l'un des événements sédimentaires les plus importants, par son extension géographique, dans la majeure partie des bassins périméditerranéens (Rouchy, 1982, 1988). Elle a fait l'objet de plusieurs études paléontologiques (e.g., des poissons, des diatomées et des foraminifères), paléoécologiques et biostratigraphiques, en Italie (Pestrea & Saint Martin, 2002), en Espagne (Rouchy *et al.*, 1988) ; en Algérie (Mansour *et al.*, 2008), au Maroc (van Assen *et al.*, 2006), à Chypre (Merle *et al.*, 2002) et à Crète (Merle *et al.*, 1990). Néanmoins, tous ces travaux n'ont pas fourni une analyse approfondie sur les assemblages des traces fossiles de cette Formation diatomitique d'âge Messinien. Par conséquent, les reconstructions environnementales du Miocène supérieur algérien manquent de détails.

Appauvris en macrofaune, la Formation Diatomitique d'âge Miocène supérieur est surtout connue pour sa microfaune abondante (diatomées, foraminifères et radiolaires). Elle montre également des traces fossiles bien conservées qui s'avèrent très utiles pour la paléoécologie et le paléoenvironnement. Cette étude consiste en une intégration des données ichnologiques et de microfaunes (travaux antérieurs) pour expliquer d'une part l'abondance des *Zoophycos* et *Chondrites* et d'autre part aboutir à des interprétations paléoenvironnementales et paléo-écologiques.

Cette étude a comme objectifs : (1) de décrire pour la première fois d'abondants *Zoophycos* et *Chondrites* du Miocène supérieur de l'Algérie, (2) discuter leur relation avec l'environnement sédimentaire, et (3) surpasser le manque de connaissances sur la distribution et la paléoécologie des traces fossiles dans le Miocène supérieur de l'Algérie et de l'Afrique du Nord en général.

B. Cadre géologique

Le bassin du Bas Chélif fait partie des bassins néogènes sublittoraux de l'Algérie nord-occidentale (Fig. 75). Il est synorogénique lié aux phases paroxysmales de l'orogénèse alpine (Perrodon, 1957; Delfaud *et al.*, 1973; Delteil, 1974; Guardia, 1975; Neurdin-Trescartes, 1992). Les séquences sédimentaires épaisses d'âge Mio-Plio-Quaternaire, reposant en discordance sur un substratum formé de schistes d'âge Crétacé, témoigne en faveur d'un bassin subsident (Meghraoui, 1982). La coupe principale de la Formation Diatomitique d'âge Messinien est

située à Douar Naïmia, à environ 5km à l'ouest du village de Sidi Ali (Algérie nord-occidentale). Cette région fait partie des Monts de Dahra qui s'inscrit dans un contexte géomorphologique et géologique connu sous le nom du bassin du Bas Chélif. Ce dernier présente l'allure d'une vaste gouttière orientée ENE-WSW, longue de 300 km et large de 100 km (Thomas, 1985). Il est bordé au Nord par Djebel Murdjadjo, Massif d'Arzew et le Massif de Dahra, au Sud par les Monts de Tessala, les Monts des Ouled Ali, les Monts des Beni Chougrane et le massif de l'Ouarsenis. Il s'étend depuis la région d'Aïn Temouchent à l'Ouest jusqu'à Beni Menacer à l'Est. (Fig. 75).

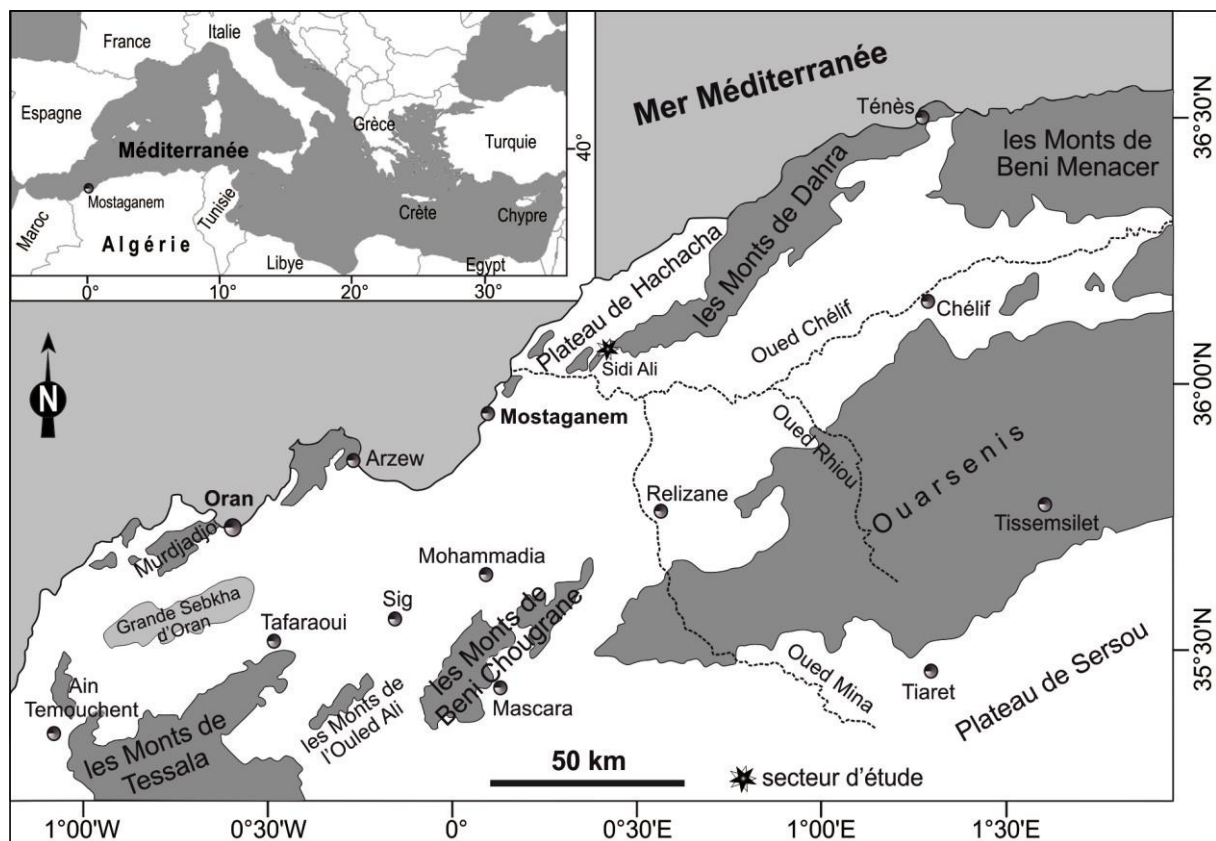


Fig. 75. Localisation du secteur d'étude dans le bassin du Bas Chélif.

D'après Meghraoui (1982), au Serravallien supérieur et au Tortonien inférieur, une phase distensive est à l'origine de l'ouverture du bassin et de la mise en place des structures en horst et graben avec une sédimentation détritique correspondant à des unités allochtones. Après une période d'érosion, les structures sont par la suite comblées au Tortonien supérieur et au Messinien par une épaisse série de marnes ou de marnes à diatomites. Elles sont issues de la transgression du Tortonien supérieur-Messinien inférieur, où les dépôts messiniens évoluent à une sédimentation évaporitique au centre de bassin (Perrodon, 1957). Parallèlement, sur les marges et les hauts fonds du bassin, les plateformes carbonatées s'édifient.

Le Miocène supérieur est représenté par la succession, de bas en haut, des trois formations suivantes : (i) La Formation des Marnes bleues d'âge Tortonien (Bessedik *et al.*, 2002). (ii) La Formation Diatomitique d'âge Messinien. Elle correspond au "Beida Stage", d'Anderson (1936) et à la "Mer à Tripolis" de Perrodon (1957). Le passage des marnes bleues aux marnes diatomitiques se fait par des marnes de couleur grisâtre à bleuâtre à *Globorotalia mediterranea* Takayanagi & Saito, 1962 (Fig. 76A), à quelques mètres sous le premier banc diatomitique (Rouchy, 1982; Mansour, 2004). (iii) La Formation évaporitique correspond au "Mellah Stage", d'Anderson (1936) et à la "Série des Gypses" de Perrodon (1957). Cette entité gypseuse constitue l'équivalent de la crise messinienne (MSC) signalée dans tous le bassin méditerranéen (Bellanca *et al.*, 2001).

C. Lithostratigraphie

A Douar Naïmia, la Formation Diatomitique présente d'important changement vertical de faciès lithologiques, stratonomiques et ichnologiques, permettant ainsi de distinguer deux membres (Fig. 76A-B) :

1. Membre inférieur :

La partie basale de ce membre est caractérisée par des marnes grisâtres d'environ 10 m d'épaisseur qui reposent sur les marnes bleues de la formation sous-jacente. Ces marnes grisâtres sont surmontées par une alternance monotone et rythmique de marnes beiges (0.70 à 1.50 m) avec des bancs blanchâtres (0.40 à 1 m) de diatomites laminées pures et de bancs grisâtres (0.30 à 0.80 m) de diatomites marneuses (Fig. 76C). Cette alternance est dépourvue de traces fossiles, et présente parfois des structures de déformation syn-sédimentaire de type *slumps*.

2. Membre supérieur :

Il est formé d'une alternance blanchâtre de marnes et avec des bancs massifs de diatomites, (0.20 à 2.90 m) (Fig. 76D-E). Dans la partie basale de ce membre, elle est caractérisée par l'apparition des bancs diatomitiques exceptionnellement bioturbés, montrant une densité abondante de lamelles de *Zoophycos*. La partie médiane de ce membre est formée d'une alternance de marnes blanchâtres et quatre (04) niveaux diatomitiques à une bioturbation élevée (BI= 4). Ils contiennent plusieurs spécimens de *Zoophycos* bien conservés avec de fines lamelles et des traces inframillimétriques de *Chondrites* qui se recoupent.

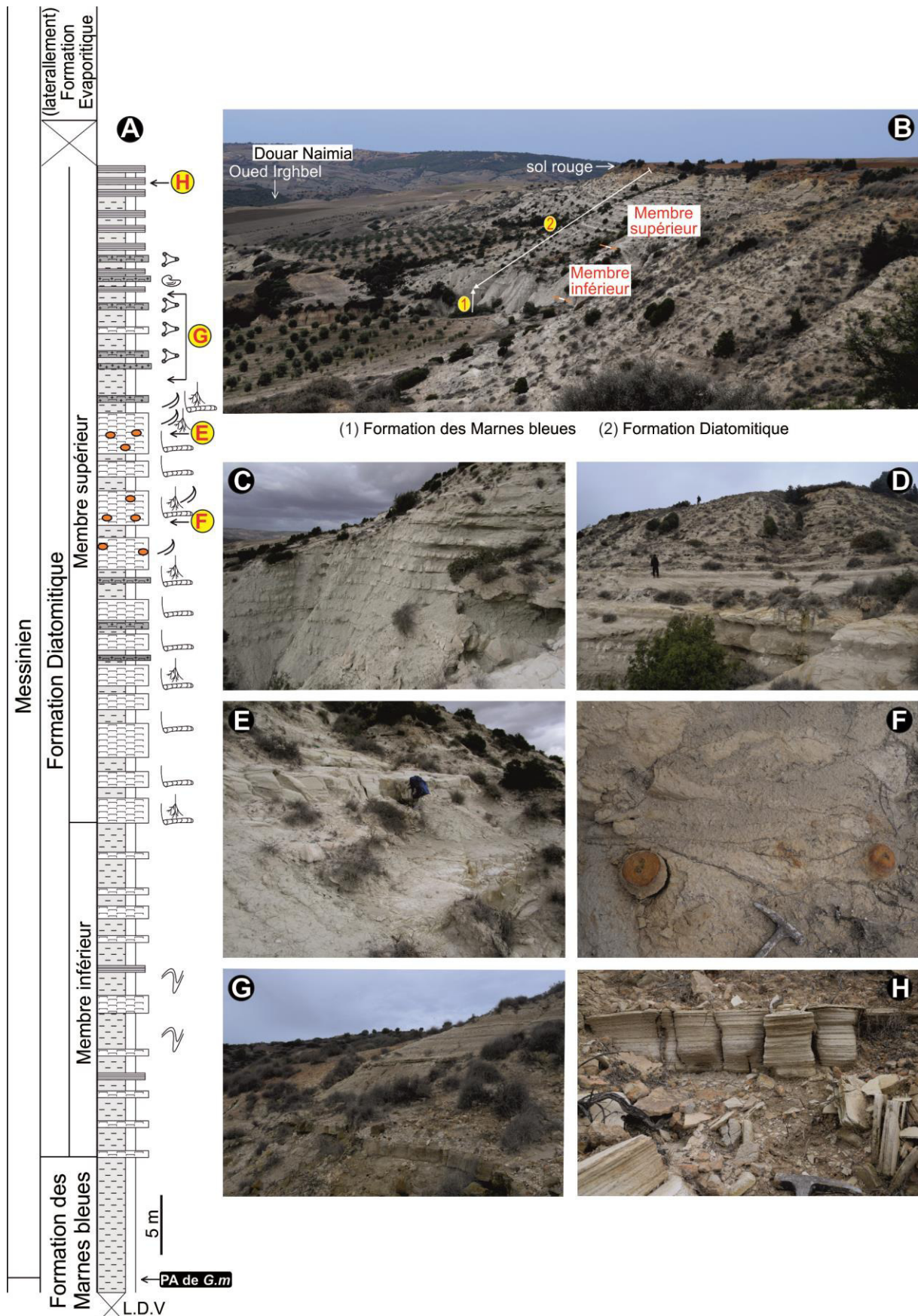


Fig. 76. Succession lithostratigraphique et représentations photographiques de la coupe étudiée. **A.** Colonne lithostratigraphique de la succession étudiée (d’après [Vinn et al., 2020](#)). **B.** Vue panoramique de la Formation Diatomitique. **C.** Photo d’affleurement montrant le Membre inférieur. **D.** Photo

d'affleurement montrant le Membre supérieur. **E.** Bancs diatomites massives du Membre supérieur. **F.** Banc diatomite massive renfermant des nodules ferrugineux arrondis. **G.** Vue panoramique montrant une alternance de marnes diatomitiques blanchâtres avec des diatomites grisâtres à cendres volcaniques. **H.** Banc de diatomite laminée dans la partie terminale de la succession étudiée.

Ces ichnofossiles persistent jusqu'aux sommets bioturbant ainsi les inter-bancs marneux. Le troisième niveau bioturbé est matérialisé par un banc de diatomite calcareuse d'épaisseur métrique, riche en biotite, et en *Zoophycos* décimétriques (55 cm de diamètre). Le quatrième niveau correspond à un calcaire diatomitique, à des *Zoophycos* bien conservés métrique (1 m de diamètre). Les bancs de calcaires diatomitiques sont marqués par des nodules ferrugineux arrondis, généralement de taille pluri-décimétriques (10-30 cm) et de morphologie concentrique (Fig. 76F). Les derniers bancs diatomitiques se chargent progressivement en carbonates pour devenir au sommet des diatomites carbonatées.

Cette alternance est caractérisée par l'apparition des bancs diatomiques intensément bioturbés, où la partie supérieure du membre est composée d'une alternance de marnes diatomitiques de couleur blanchâtre à grisâtre et de bancs diatomitiques grisâtres renfermant de cendres volcaniques (0,15-0,25 m) (Fig. 76G), très bioturbés par des terriers branchus en «Y» de type *Thalassinoides* ferruginisés. Le sommet de la coupe montre une alternance de marnes blanches à beiges et de bancs de diatomites laminées (Fig. 76H).

D. Description des traces fossiles

Dans le secteur de Sidi Ali, la Formation Diatomitique révèle une ichnodiversité faible, elle comprend cinq ichnotaxons bien caractérisés dans le Membre supérieur représentant ainsi, un ichnofabrique modéré à élevé (BI=4). Elle est caractérisée par l'assemblage suivant (les ichnotaxons sont présentés dans un ordre alphabétique) :

Chondrites Sternberg, 1833 (Fig. 77A-D)

Chondrites intricatus Brongniart, 1828 (Fig. 77B)

Description : Il s'agit de petits systèmes de terriers fragmentés et ramifiés en forme d'arbre, rayonnants vers le bas, légèrement droits et courts, conservés en plein relief (*endichnia*). Tous les spécimens sont fortement aplatis, caractérisés par un angle de branchement inférieur à 45°. Les terriers ont une largeur de 1,0 à 1,3 mm et sont nettement plus petits que l'ichnotaxons *C. targionii*.

Occurrence : Premier et deuxième niveaux bioturbés, Membre supérieur de la Formation Diatomitique.

Discussion : Les spécimens étudiés sont attribués à *Chondrites intricatus* en raison de leur angle de ramification caractéristique (Baucon *et al.*, 2020). *C. intricatus* et *C. targionii* coexistent dans les mêmes bancs. *C. targionii* sont de taille plus grande et de couleur plus sombre par rapport aux *C. intricatus*, traduisant une succession écologique due probablement à des phases moins oxygénées. Ces traces fossiles peuvent appartenir à la catégorie éthologique *chemichnia*, où l'ensemble des structures de cette catégorie ont été produites par des organismes se nourrissant de microbes chimiosymbiotiques. Les producteurs de *Chondrites* maintiennent un lien avec la colonne d'eau oxygénée mais au même temps pénètrent profondément dans des sédiments anoxiques sous-jacents, qui sont riches en sulfures ou en ammonium nécessaires à la reproduction et à l'alimentation des microbes (Uchman & Wetzel, 2012). *C. intricatus* sont attribués généralement à des organismes vermiformes, qui se prolifèrent dans des sédiments riches en H₂S, mais suffisamment *softs* pour construire leurs terriers. (Seilacher, 2007).

Ces structures pourraient être liées à un environnement marin relativement calme (i.e., absence de structure sédimentaire liée aux tempêtes) avec des sédiments appauvris en oxygène (i.e., absence de traces caractéristiques des sédiments oxygénés et la présence des foraminifères benthiques liés aux conditions stressants). Elles appartiennent à l'ichnofaciès à *Zoophycos* (Seilacher, 2007; Buatois & Mángano, 2011), où la profondeur d'eau correspond probablement à un environnement de plateforme profonde.

***Chondrites targionii* Brongniart, 1828** (Fig. 77B-C)

Description : Il s'agit d'un système de terriers fragmentés, avec de grands tunnels aplatis, ramifiés et arboriformes. Ils sont légèrement incurvés avec deux ordres de branches qui apparaissent, ils sont conservés en plein relief de couleur grisâtre. Tous les spécimens étudiés sont caractérisés par une ramification primaire successive bien exprimée avec moins de branches secondaires. L'ensemble du système de terriers mesure 6,1-8,3 cm de longueur, dont l'angle de ramification est toujours aigu, entre 30° et 45°.

Occurrence : Premier et deuxième niveaux bioturbés, Membre supérieur de la Formation Diatomitique.

Discussion : Les spécimens étudiés sont attribués à *Chondrites targionii* en raison de leurs ramifications caractéristiques (Baucon *et al.*, 2020), et leurs tailles qui est plus large que *C. intricatus*.

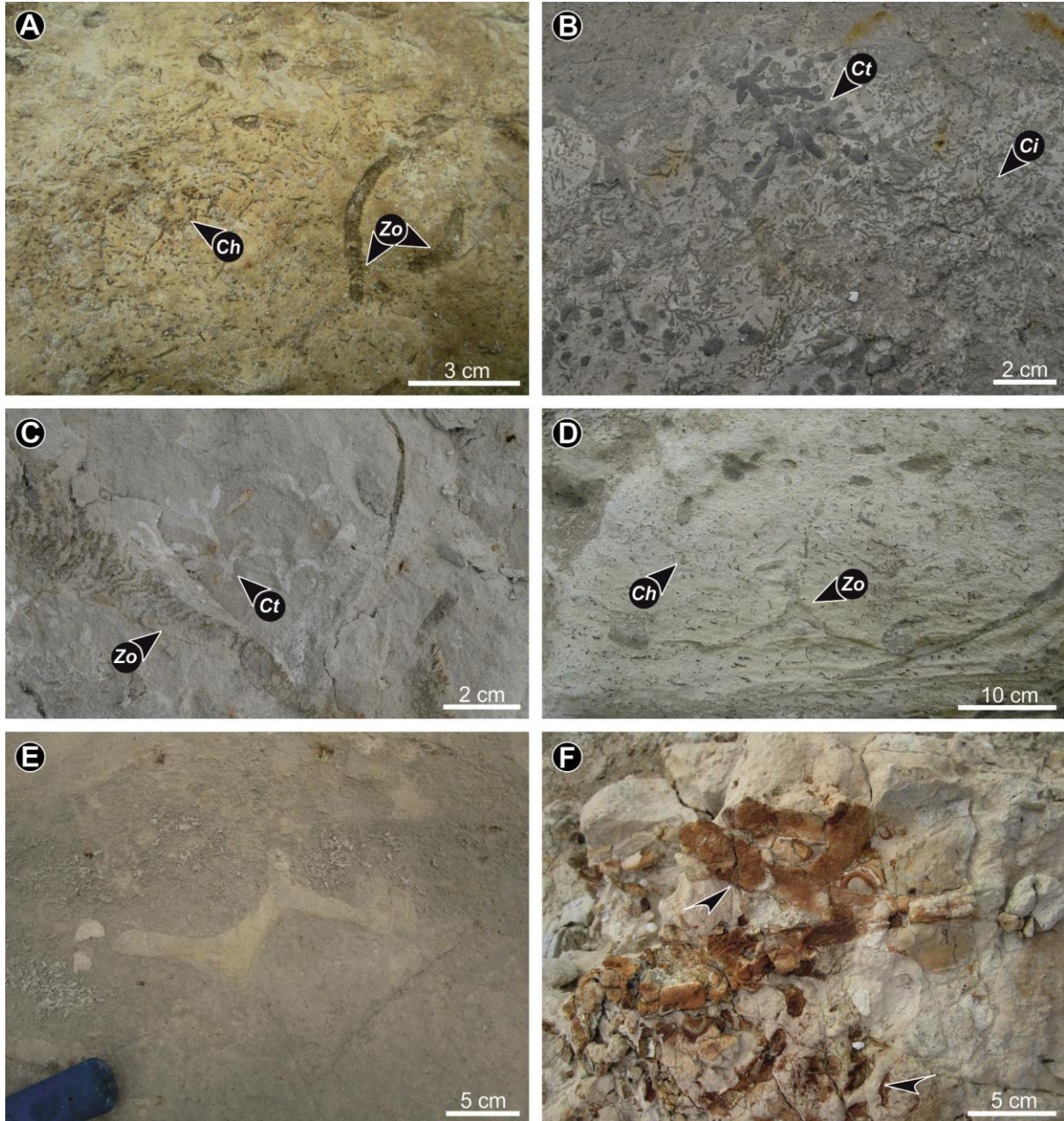


Fig. 77. Traces fossiles du Membre supérieur de la Formation Diatomitique (bassin du Bas Chéelif). **A, D.** *Zoophycos* (*Zo*) associés à des *Chondrites* (*Ch*). **B.** Large *Chondrites targionii* (*Ct*) associés à de petits terriers de *Chondrites intricatus* (*Ci*). **C.** Association de *Chondrites targionii* (*Ct*) et *Zoophycos* (*Zo*). **E-F.** *Thalassinoides* isp.

Thalassinoides* Ehrenberg, 1944**Thalassinoides* isp.** (Fig. 77E-F)

Description : Ce sont des terriers en 3 dimensions, préservés en position endichniale, avec des systèmes fragmentés en forme de «Y». Ils consistent à des tunnels cylindriques, droits, légèrement obliques, de 2 à 3 cm de diamètre à parois lisses et nettes. Les terriers présentent également des gonflements au niveau des ramifications. Sur le plan transversal, des cheminées verticales peuvent être distinguées. Le remplissage de terriers est de couleur plus claire que l'encaissant, parfois il est rougeâtre.

Occurrence : Niveau bioturbé le plus élevé, Membre supérieur de la Formation Diatomitique.

Discussion : Les spécimens sont attribués aux *Thalassinoides* isp. en raison de leur terrier *endichnial* tridimensionnel, caractérisés par des systèmes en forme de «Y» distinctifs de l'ichnogenre (Myrow, 1995). Cependant, ils ont été décrits dans une nomenclature ouverte par manque de caractéristiques dû à la conservation ou à l'ichnotaphonomie de la trace. Ces ichnofossiles représentent des structures d'habitation et/ou de nourriture, habituellement référées aux crevettes thalassinidiennes, en particulier les callianassidés (Frey *et al.*, 1984; Buatois *et al.*, 2017). Les *Thalassinoides* appartiennent le plus souvent à l'ichnofaciès à *Cruziana* (MacEachern *et al.*, 2007b), d'énergie faible à moyenne (i.e., sédiments laminés, oysters) et de bonnes conditions d'oxygénation. La profondeur d'eau correspond probablement à un environnement de plateforme peu profonde.

Zoophycos* Massalongo, 1855** (Fig. 78A-F)Zoophycos insignis* Squinabol, 1890** (Fig. 78E-F)

Description : Il s'agit d'une structure plane, incomplète avec un *spreite* préservé en position *endichniale*. Le *spreite* rayonne à partir d'un point central surélevé (apex), dont les lobes en forme de «U» semblent être délimités par un tube marginal mal conservé de 0,5 cm de diamètre. La largeur maximale de cette structure est de 32 cm.

Occurrence : Premier et deuxième niveaux bioturbés, Membre supérieur de la Formation Diatomitique.

Discussion : Les spécimens décrits sont attribués à *Zoophycos insignis* en raison de leurs caractéristiques morphologiques qui consistent à un *spreite* formé de plusieurs lobes étendus en forme de «U» (Zhang & Gong, 2012). Ces *Zoophycos* sont comparables morphologiquement

aux spécimens, déjà décrits par Uchman (1999), et Barsanti (1902), respectivement dans les Flysch Rhéno-Danubien d'âge Crétacé-Éocène et dans les calcaires éocènes de la région Camerino (Italie). Ils sont généralement associés avec les *Chondrites intricatus* (Fig. 78F).

Ces traces décrites appartiennent à la catégorie *fodinichnia* ; traces qui ont été produites par un animal limnivore (Uchman & Wetzel, 2012). Cet assemblage des traces pourrait être lié à un environnement marin relativement calme. Cette proposition est fondée sur la présence de fines laminations horizontales, et le manque de structures sédimentaires de tempêtes. Ces traces appartiennent à l'ichnofaciès à *Zoophycos* (Seilacher, 2007; Buatois & Mángano, 2011), dont la bathymétrie correspond probablement à un environnement marin de plateforme profonde, basé sur les foraminifères benthiques (Hebib, 2014).

***Zoophycos rhodensis* Bromley & Hanken, 2003** (Fig. 78A-D)

Description : Il s'agit d'une structure large, horizontale, légèrement inclinée avec un *spreite* spiralé et de rares tours d'enroulements. Le *spreite* se compose de plusieurs faisceaux ou lobes légèrement incurvés, donnant la forme d'une fleur. La direction de construction est variable elle est senestre et/ou dextre. Les lobes s'étendent à partir d'un point en saillit central (apex) et se remplissent de lamelles secondaires qui consiste en une alternance successive entre de lamelles sombres et claires, séparées par des lamelles primaires. Le spécimen atteint jusqu'à 100 cm de large, avec des lamelles de 1 à 2 mm d'épaisseur. Dans une section transversale, plusieurs tours d'enroulement ont été observé, remplis d'un matériel plus sombre que l'encaissant.

Occurrence : Troisième et quatrième niveaux bioturbés, Membre supérieur de la Formation Diatomitique.

Discussion : *Zoophycos rhodensis* a été identifié et nommé dans les Calcaires Kolymia du Pliocène supérieur de la Formation de Rhodes en Grèce (Bromley & Hanken, 2003). Cependant, de nombreuses structures ayant des *spreites* spiralés et lobés se trouvent dans les dépôts marins du Cénozoïque du monde entier, citons : Japon (Kotake, 1989), Nouvelle-Zélande (Ekdale & Lewis, 1991; Bromley & Hanken, 2003), et la France (Olivero, 2003). Les spécimens messiniens de la région d'étude présentent toutes les caractéristiques de *Z. rhodensis* décrits par Bromley & Hanken (2003), qui consistent en de *spreites* spiralés et lobés avec des lamelles primaires et secondaires ayant quelques tours d'enroulement.

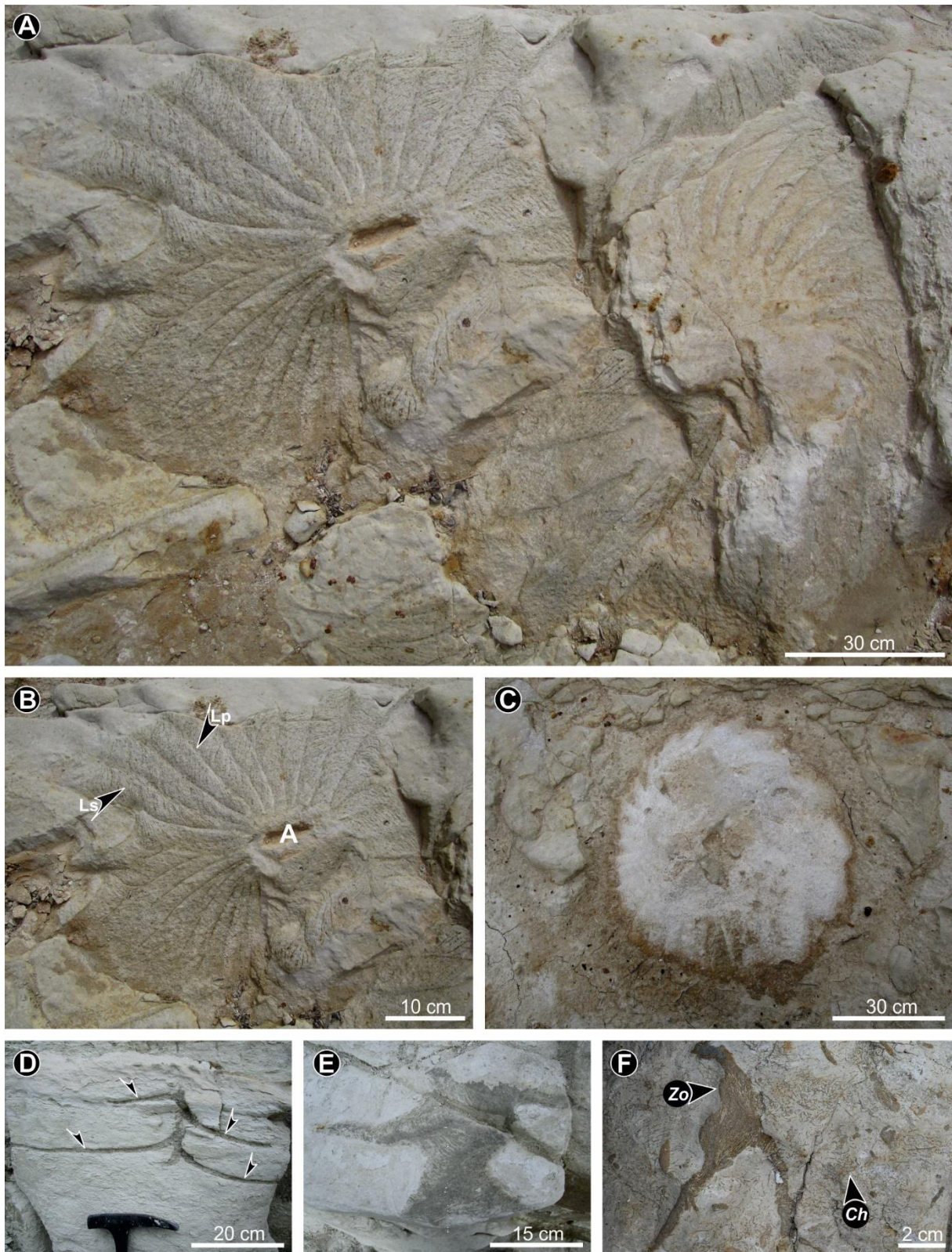


Fig. 78. Traces fossiles du Membre supérieur de la Formation Diatomitique (bassin du Bas Chéelif). **A-D.** *Zoophycos rhodensis*, avec une section transversale des tours d'enroulement (**D**). **E-F.** *Zoophycos insignis*, en association avec les *Chondrites* (**F**). **Lp** : lamelle primaire. **Ls** : lamelle secondaire. **Zo** : *Zoophycos*. **Ch** : *Chondrites*.

E. Paléoenvironnements

Au cours du Miocène supérieur, le bassin méditerranéen montre un changement progressif des environnements de dépôts, ils varient d'un milieu franchement marin à des milieux marins marginaux (Rouchy, 1982; Mansour *et al.*, 2008; Hebib, 2014). Ces derniers, se caractérisent par la formation des dépôts épais de gypse et d'halite. Cet événement est appelé la crise de salinité messinienne (MSC; *Messinian Salinity Crisis* Roveri *et al.*, 2001). La Formation Diatomitique du Miocène supérieur des Monts de Dahra est dépourvue de structures sédimentaires internes, à l'exception de quelques laminations planes et parallèles. En outre, aucun spécimen de macrofaune n'a été observé, mais d'un autre côté, ces sédiments contiennent d'abondants foraminifères, diatomées et traces fossiles bien conservés. Les critères micropaléontologiques et ichnologiques permettent de distinguer deux membres (inférieur et supérieur). Ils ont été utilisés pour la reconstitution des conditions paléoenvironnementales et paléoécologiques qui régnaient dans ce bassin.

Le Membre inférieur est caractérisé par une alternance rythmique de marnes et de bancs diatomitiques pures. Cette succession est caractérisée par des structures de déformation synsédimentaires d'échelle métrique (*slumps*) et la bioturbation est totalement absente. Ce membre, est caractérisé par une dominance de diatomées planctoniques telles que les *Coscinodiscus marginatusi*, *C. oculus-irridis*, *C. radiates* (Mansour *et al.*, 2008). Hebib (2014), a révélé la présence de foraminifères benthiques : *Bolivina scalprata*, *Dentalina elegans*, *Marginulina costata*, *Lenticulina calcar*, *L. cultrate*, *Sigmoilopsis schlumbergeri*, *Pleurostomella alternans*. La présence d'un tel assemblage de diatomées planctoniques et de foraminifères benthiques caractérise un milieu bathyal supérieur. La présence des *slumps* à grande échelle reflète une sédimentation sous un contrôle tectonique.

Le Membre supérieur consiste principalement d'une alternance de marnes grisâtres à blanchâtres, et de bancs diatomitiques massifs de couleur blanchâtre fortement bioturbés, par des *Zoophycos* et des *Chondrites*. Les premiers bancs de calcaires et de rares niveaux gypseux apparaissent à sa partie supérieure. La microflore du Membre supérieur de la Formation Diatomitique, comprend une dominance des espèces planctoniques littorales (*Actinoptychus senarius*, *Thalassionema nitzschioides*, *Actinocyclus octonarius*, *A. tenellus*, *Paralia sulcate*) et des formes benthiques. Cet assemblage reflète une nette diminution de la tranche d'eau. Néanmoins, *Thalassionema nitzschioides* est présent dans les deux membres (Membre inférieur et supérieur), il est généralement associé avec *Thalassiothrix longissima*, ce qui indique une

productivité élevée causée par les courants d'upwelling (Mansour *et al.*, 2008). Cependant, les foraminifères benthiques sont représentés par l'assemblage suivant : *Bolivina plicatella*, *Rectuvigerina cylindrica cylindrica*, *Valvulineria bradyana*, et *Hanzawaia boueana*, la partie supérieure de ce Membre est caractérisée par *Brizalina* gr. *dilatata*, *Bulimina* gr. *aculeata* et *Rectuvigerina* sp. Les deux associations sont souvent enregistrées dans des environnements de plateforme caractérisés par une faible oxygénation et une salinité élevée (Kouwenhoven *et al.*, 2003, 2006; Hebib, 2014).

Les foraminifères benthiques et diatomées ont révélé une image détaillée sur les paléoenvironnements de la Formation Diatomitique : un épisode initial d'approfondissement (Membre inférieur) suivi d'une diminution bathymétrique, depuis l'étage bathyale supérieur jusqu'à un environnement de plateforme peu profond (Membre supérieur). Ces changements indiquent une distribution contrôlée par un gradient trophique et/ou d'oxygénation.

F. Ichnodiversité, ichnodisparité et associations :

L'association des traces fossiles de la Formation Diatomitique d'âge Messinien dans le bassin du Bas Chélif contient cinq ichnoespèces. Elle est représentée par deux ichnotaxons de *Chondrites* (*C. intricatus*, *C. targionii*), deux ichnotaxons de *Zoophycos* (*Z. insignis*, *Z. rhodensis*) et un *Thalassinoides* isp. Cependant, la disparité morphologique des traces fossiles dans la présente formation est inférieure à sa richesse ichnotaxonomique. Elle comporte trois catégories ('categories of architectural designs' sensu Buatois *et al.*, 2017) : (1) terriers avec des *spreites* hélicoïdaux (*Zoophycos*) ; (2) terriers millimétriques arboriformes (*Chondrites*) ; (3) terriers 3D en forme «Y» (*Thalassinoides*).

L'étude de la morphologie des *Zoophycos* et *Chondrites* constitue l'objectif de cette analyse, car leurs différences morphologiques permettent de discuter des variations éthologiques et/ou des changements environnementaux. Les deux premiers niveaux diatomitiques du Membre supérieur contiennent des spécimens bien conservés de *Zoophycos*, avec de fines lamelles et des traces infra-millimétriques de *Chondrites* qui se recoupent. Le troisième niveau bioturbé est un banc métrique de diatomite calcareuse, montrant des traces de *Zoophycos* atteignant 55 cm de diamètre. Le quatrième niveau bioturbé, révèle des *Zoophycos* atteignant environ 100 cm de diamètre. Ainsi, la taille des *Zoophycos* augmente progressivement de la base vers le sommet du membre.

G. Discussion

L'association des traces fossiles de la Formation Diatomitique dans le bassin du Bas Chélif, est caractérisée par cinq ichnoespèces, témoignant, une faible ichnodiversité. Cette faiblesse est due probablement à des changements paléoenvironnementaux. La disparité morphologique des traces de cette formation est encore plus faible que l'ichnodiversité. Elle indique probablement des conditions environnementales hostiles pour la bioturbation, car la microfaune caractéristique du Miocène est abondante et diversifiée.

Chondrites est un terrier d'alimentation d'organismes limnivores endobenthiques probablement des annélides et/ou des vers sipunculoïdes (Osgood, 1970). C'est un bon indicateur d'anoxie, souvent en association avec les *Zoophycos* (Bromley & Ekdale, 1984). La différence morphologique des *Chondrites* reflète l'activité du même organisme, avec des taux d'oxygène différents (Baucon *et al.*, 2020). Alternativement, deux comportements (*behaviours*) différents du même organisme ou carrément deux espèces différentes générant les *Chondrites*. Cette trace peut indiquer des conditions de faible teneur en oxygène, elle est également abondante dans les environnements marins profonds (Bromley & Ekdale, 1984; Gong & Droser, 2001; Mekki *et al.*, 2019; Baucon *et al.*, 2020). Leur présence ne reflète pas toujours une eau de mer dysoxique (Baucon *et al.*, 2020). Cependant, ils peuvent également se produire dans des environnements oxiques, mais elles sont toujours associées à d'autres ichnotaxons significatifs d'une bonne oxygénation (e.g., Bendella *et al.*, 2011; Baucon *et al.*, 2020; Bouchemla *et al.*, 2020 ; Vinn *et al.*, 2020).

Les *Chondrites* de la Formation Diatomitique, sont toujours associés avec les *Zoophycos*. Ces derniers, peuvent également s'épanouir dans des conditions de faible oxygénation (Ekdale & Lewis, 1991). Cette situation est typique de la Formation des Diatomites qui montre des associations de *Zoophycos-Chondrites*. Sedorko *et al.* (2018b), en étudiant les formes dévoniennes du Brésil, montre que les organismes suspects des *Zoophycos* sont intimement liés aux tempêtes. L'exploitation d'un substrat riche en nutriments se fait en deux phases : un premier stade oxique (au moment de tempête), un deuxième stade dysoxique (post-tempête). L'exploitation de la matière organique du substrat se fait selon deux directions différentes : ascendante et descendante pour attraper un maximum taux de nourriture (Sedorko *et al.*, 2018b). Cependant, dans la coupe étudiée, aucun critère sédimentologique expliquant la mise en place des niveaux diatomitiques par de tempêtes n'a été mis en évidence. Il est donc fort probable que l'association de *Zoophycos insignis* et de *Chondrites* représente un assemblage dysaérobie

classique d'environnement calme sous la base d'action de tempêtes. La taille des *Zoophycos* n'implique pas nécessairement des environnements déficitaires en oxygène (Wetzel & Werner, 1981; Giannetti, 2010).

Dans les environnements aux conditions stables, les organismes responsables de *Zoophycos* exploitent un volume plus élevé de sédiments pour une exploitation optimale de matière organique. Ce qui peut expliquer des formes larges de *Zoophycos* et un système du *spreite* de densité plus élevée (e.g., Olivero, 1996; Bayet-Goll *et al.*, 2020). Marintsch & Finks (1982) et Wu (1982), expliquent les variations de formes larges, de nombreux morphotypes de *Zoophycos* dû aux changements bathymétriques selon un axe onshore/offshore. Les formes larges (1 m) enregistrées au sommet de la formation peuvent liées directement à une faible tranche d'eau et agitation hydrodynamique. Les sédiments laminés rencontrés au sommet de la coupe étudiée ne reflètent aucun changement de la nature du substrat, et qui ne se répercute pas sur la morphologie des *Zoophycos*. Le taux de sédimentation a probablement été stable sans aucune alimentation en matériel détritique terrigène. La concentration de la matière organique en suspension n'a éventuellement pas influencée ces changements morphologiques.

Cependant, plusieurs études antérieures suggèrent que les formes lobées de *Zoophycos* (*Z. insignis* et *Z. rhodensis*), sont liées à des périodes de famine et de crise alimentaire poussant l'organisme à une exploitation intense du substrat (e.g., Olivero, 1996, 2003; Savary *et al.*, 2004; Sedorko *et al.*, 2018b). Des changements d'assemblages de foraminifères benthiques (Hebib, 2014), indiquent un gradient trophique et/ou d'oxygénation contrôlant la distribution de la microfaune dans les formations équivalentes voisines. Ils correspondent à des étapes transitoires accompagnant un changement environnemental des conditions du milieu franchement marin, à des conditions chaudes évaporitiques (*MSC*). La partie supérieure du deuxième membre est dominé par un groupe taxonomique désigné par Kouwenhoven *et al.* (2003, 2006) comme «*stress-related species*» (espèces liées au stress). Avant l'apparition du faciès gypseux, on constate la disparition de la microfaune benthique. Cela, est documenté dans tous le bassin méditerranéen mais ne semble cependant pas synchrone.

L'augmentation de la taille des *Zoophycos* vers le sommet de la formation peut indiquer un environnement moins stressant, principalement avec une teneur trophique plus élevée ou un changement dans l'affinité biologique du producteur. Il est possible que l'association mixte *Zoophycos-Chondrites* et l'association *Zoophycos* de la Formation Diatomitique, indiquent un environnement marin relativement profond situé bien en dessous de la base d'action de

tempêtes. Les données paléocéologiques des diatomées, silicoflagellés et radiolaires, indiquent qu'ils se sont déposés dans un milieu marin ouvert soumis aux apports d'eau froide de l'Atlantique, jusqu'aux derniers niveaux avant les dépôts de gypse (MSC) (Mansour *et al.*, 2008). En étudiant les foraminifères benthiques de la Formation Diatomitique des régions environnantes, Hebib (2014), a établi une courbe paléobathymétrique suivante: (1) la Formation des Marnes Bleues a été déposée dans une paléobathymétrie approchant 1200 m (étage bathyal); (2) le Membre inférieur de la Formation Diatomitique a été déposé dans une bathymétrie autour de 430 m (bathyal supérieur); et (3) le Membre supérieur reflète une diminution considérable de la bathymétrie atteignant 36 m de profondeur (infralittoral).

Cette courbe paléobathymétrique reconforte nos données ichnologiques et suggère que les deux associations étudiées, *Zoophycos-Chondrites* et *Zoophycos*, caractérisant le Membre supérieur de la Formation Diatomitique, ont été développées dans une plateforme profonde (offshore).

Cette configuration est signalée depuis les sédiments jurassiques (Bromley, 1990; Seilacher, 2007; Zhang *et al.*, 2015b), mais en contrepartie elles ont été également signalées dans les dépôts marins peu profonds du Trias allemand (Knaust, 2004). L'activité volcanique importante au cours du Messinien, s'est produite sous forme de nombreuses intercalations de cendres volcaniques riche en biotite, qui ont vraisemblablement constitué une source supplémentaire de la silice, nécessaire à la construction des tests de diatomées (Rouchy, 1982). Elle est également considérée comme une source importante de nutriments, ce qui peut facilement expliquer la grande taille des *Zoophycos*. En revanche cette activité peut être néfaste pour les organismes (conditions dysoxiques).

Thalassinoides est un ichnogenre connu et signalée dans différents endroits du monde. Il caractérise des environnements divers, en particulier les milieux marins peu profonds depuis le Cambrien jusqu'à l'Holocène. Il est considéré comme une structure d'habitation et de nourriture de crustacés décapodes (Myrow, 1995). Le niveau bioturbé le plus élevé de la Formation Diatomitique est un banc diatomitique grisâtre riche en cendres volcaniques (de 0,20 à 0,25 m), fortement bioturbé par des terriers ferrugineux de type *Thalassinoides*. Il représente probablement des conditions marines relativement moins profondes, que les niveaux sous-jacents liés aux associations *Zoophycos-Chondrites* et *Zoophycos*. L'association *Thalassinoides* indique également des conditions bien oxygénées et probablement riches en nutriments dans la partie terminale de la Formation Diatomitique.

***Chapitre III: Evolution
des Zoophycos et
comparaison***

I. Zoophycos à travers les dépôts phanérozoïques en Algérie :

Les coupes spatio-temporelles de références étudiées s'étalent depuis le Dévonien jusqu'au Miocène. Elles font partie de différents domaines géologiques de l'Algérie Nord et Sud occidentale. Ces coupes montrent une évolution de diversité morphologique des spécimens de *Zoophycos*. Plusieurs approches (lithostratigraphie, sédimentologie, paléontologie et ichnologie des traces fossiles associées) ont été utilisées pour déterminer les milieux d'épanouissement de ces traces fossiles (chapitre II). Ce chapitre est consacré au récapitulatif spatio-temporelle de cette énigmatique trace fossile et sa complexité morphologique, à partir des différentes coupes étudiées. Pour une meilleure compréhension, six intervalles de temps sont séparément traités : 1) Dévonien moyen, 2) Toarcien, 3) Bajocien, 4) Kimméridgien, 5) Crétacé inférieur et 6) Messinien.

En dernier lieu, une tentative de proposition d'un modèle spatio-temporelle de référence propre à nos régions d'études suivit d'une comparaison avec le modèle le plus récent proposé par [Zhang et al. \(2015b\)](#).

A. Synthèse environnementale et extension spatiale des *Zoophycos* (Fig. 79)

1. Dévonien (Emsien terminal-Givétien)

Les dépôts du Dévonien inférieur à supérieur (Emsien terminal à Fasnien Ia-Ib) des Monts d'Ougarta ("secteur de Marhouma") sont caractérisé par l'installation de la Formation de Chefar El Ahmar, principalement dominée par les dépôts carbonatés. L'investigation ichnologique montre une diversité faible à modérée, avec seulement treize (13) ichnotaxons, parmi lesquels *Zoophycos*, *Nereites* et *Neonereites* sont les plus abondants. Les autres ichnotaxons (*Planolites* isp., *Chondrites intricatus*, *Chondrites* isp., *C. cf. targionii*, *Palaeophycus* isp., *Thalassinoides* isp., *Cochlichnus* isp. et *Circulichnis* cf. *montanus*) se caractérisent par une faible fréquence. Cet assemblage des traces fossiles est éthologiquement dominé par des comportements de nourriture et de pacage (*Zoophycos*, *Nereites* et *Neonereites*). La Formation de Chefar El Ahmar est caractérisée par trois niveaux repères à *Zoophycos* (NZ1, NZ2 et NZ3), correspondant classiquement aux environnements de shoreface-offshore.

Premier niveau repère à *Zoophycos* (NZ1) caractérise le Membre Marno-Calcaires inférieurs et correspond à des calcaires de texture packstone, avec seulement un assemblage dominé par les *Zoophycos*. Un tel ichnoassemblage annonce un environnement bien oxygéné et une abondance de matière organique. Le niveau NZ1 traduit des conditions favorables, permettant le

développement d'une bioturbation intense (degré 4), dans un environnement de shoreface inférieur à offshore de transition.

Deuxième niveau repère à *Zoophycos* (NZ2) caractérisant la partie inférieure du Membre Marno-Calcaires médians, révélant une texture allant de mudstone à wackestone à dominance d'une faune pélagique. Les traces fossiles inventoriées sont similaires à ceux du premier niveau. Cependant, *Chondrites* est l'ichnotaxon le plus abondant avec quelques rares *Planolites* isp. Cet assemblage reflète probablement un milieu plus calme d'offshore inférieur, caractérisé par une réduction considérable de l'intensité de la bioturbation (degré 1 à 2) due à des conditions défavorables et stressantes (dysoxie).

Le troisième niveau repère à *Zoophycos* (NZ3) est caractérisé par une intensité globale de bioturbation modérée (degré 3). Il correspond à une biomicritique à texture packstone riche en bioclastes. Ce niveau montre, plusieurs spécimens de *Zoophycos* en forme de «U», de petites tailles et d'une faible variation morphologique. Il révèle également une diversité éthologique plus variée que les deux niveaux précédents, dominée surtout par des traces de nourriture et de pacage. Cette partie du membre médian est dominé par une intense activité de tempête, dans un environnement d'offshore de transition-offshore supérieur avec de courtes phases à faible hydrodynamisme.

Les caractéristiques ichnologiques, paléoécologiques et paléoenvironnementales de la Formation de Chefar El Ahmar, présentent de fortes affinités avec les données du Dévonien inférieur à moyen rapportées dans plusieurs localités du supercontinent du Gondwana.

2. Jurassique inférieur (Toarcien supérieur)

La Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala d'âge Toarcien est caractérisée par une sédimentation purement carbonatée. Elle est représentée par une série d'alternances marno-calcaires avec un rapport marne/calcaire faible à la base, élevé sommet. Elles sont riches en ammonites et *Zoophycos*. Cette Formation est faite de trois membres formels définis par [Mekahli \(1998\)](#) : (i) Membre Marno-Calcaires espacés ; (ii) Membre Marno-Calcaires à microfilaments ; (iii) Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*. Ce dernier est caractérisé par une alternance marno-calcaire plus ou moins espacée à la base, plus rapprochée au sommet. L'inventaire ichnologique de ce membre est documenté par une faible ichnodiversité où quatre ichnogenres répartis en huit ichnoespèces répertoriées (*Chondrites intricatus*, *C. isp.*, *C. targionii*, *Palaeophycus* isp., *Thalassinoides* isp., *Zoophycos briantus*, *Z. cauda-galli* et *Z. isp.*).

Zoophycos est le plus fréquent ichnogenre, repartis surtout dans quatre niveaux repères (NZ1 NZ2, NZ3 et NZ4). Cette ichnoassociation reflète l'ichnofaciès à *Zoophycos* dominée éthologiquement par des traces de nourriture. L'examen microscopique révèle des calcaires micritiques à texture wackestone, témoignant un régime hydrodynamique faible, ce qui explique l'épanouissement de la faune pélagique (ammonites), et l'absence totale de la faune benthique. Les données ichnologiques, paléontologiques et paléoécologiques du Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* convergent vers un milieu de mer ouverte calme de type offshore. Les conditions écologiques régnaient, parfois favorables (oxygénation optimale, abondance des *Thalassinoides*) d'autrefois stressantes (anoxie, abondance des *Chondrites* et des *Zoophycos*).

3. Jurassique moyen (Aalénien-Bajocien inférieur)

Dans les Monts des Ksour (Atlas saharien occidental), la Formation de Mélah est caractérisée par un dépôt purement carbonaté riche en faune pélagique (ammonites). A la base des considérations lithologiques, paléontologiques et ichnologiques elle comporte deux membres informels : Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos* et Membre Marno-Calcaires Argileux. Le premier membre est constitué d'une alternance marno-calcaire rapprochée, caractérisée par une faible ichnodiversité, représentée uniquement par deux ichnogenres (*Zoophycos* et *Chondrites*). Ils sont subdivisés en sept ichnoespèces (*Chondrites targionii*, *Chondrites ? intricatus*, *Zoophycos briantus*, *Zoophycos cauda-galli*, *Zoophycos* isp. A, *Zoophycos* isp. B, *Zoophycos* isp. C), indiquant l'ichnofaciès à *Zoophycos*. L'analyse ichnologique et sédimentologique de ce membre, témoignent d'un régime hydrodynamique assez faible, traduisant des conditions d'un environnement marin relativement profond, au-dessous de la base moyenne d'action des vagues de tempêtes (offshore). Cela est soutenu par les données paléontologiques marquées par une faune pélagique (ammonites) abondante et une faune benthique absente. De plus, ce membre est probablement affecté par des conditions paléoécologiques stressantes (une déficience en oxygène), empêchant des fouisseurs de bioturber profondément le sédiment (*tiering*).

4. Jurassique supérieur (Kimméridgien)

Dans les Monts du Nador, la Formation de Faïdja est caractérisée par un dépôt mixte, silicoclastique carbonaté et se compose de trois membres (Membre Argilo-Gréseux de Faïdja, Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura et le Membre Gréso-Argileux de Douaouda). Sur la base de la faune d'ammonite, l'âge biostratigraphique de cette formation s'est actualisé du Kimméridgien inférieur à supérieur. En outre, elle contient également la signature sédimentaire

la plus diagnostique d'une plateforme marine subsidente allant depuis l'environnement de bordure de la plateforme continentale jusqu'au shoreface inférieur. Ces milieux sont dominés par des processus à haute énergies (tempêtes), cette hypothèse est argumentée par les enregistrements de la faune, les structures sédimentaires et les traces fossiles. L'analyse ichnologique de la Formation de Faïdja montre une ichnodiversité modérée à élevée, regroupée en quatre ichnoassociation :

(i) Ichnoassociation -A- enregistrée dans la partie basale du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja, et comprend seulement cinq traces graphoglyptidées, et d'autres traces post-dépositionnelles. Ces traces reflètent les conditions typiques de l'ichnofaciès à *Cruziana* distal transitionnel à l'ichnofaciès à *Nereites*, correspondant à une bordure de plateforme continentale à offshore inférieur. Cette ichnoassociation est caractérisée par une oxygénation normale sur le fond marin, occasionnellement interrompue par des événements anoxiques. Les événements de tempête ont quelquefois perturbé la faible énergie hydrodynamique et fourni en même temps une source de matière organique.

(ii) Ichnoassociation -B- caractérise la partie médiane et supérieure du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja, dominée par des traces post-dépositionnelles faisant partie de l'ichnofaciès à *Cruziana* archétypique. Elle indique un environnement d'offshore inférieur à offshore de transition avec de courtes phases de faible énergie hydrodynamique.

(iii) Ichnoassociation -C- du Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura, documente l'ichnofaciès à *Cruziana* proximal. Cette situation caractérise l'offshore de transition/offshore supérieur traduisant une augmentation relative de l'énergie hydrodynamique, des périodes moins oxygénées et un substrat de type *softground*.

(iv) Ichnoassociation -D- du Membre Gréso-Argileux de Douaouda est attribuée à l'ichnofaciès à *Cruziana* proximal, qui indique un environnement de type shoreface inférieur.

5. Crétacé inférieur (Berriasien inférieur ?-moyen-Valanginien)

Le Berriasien-Valanginien dans l'Ouarsenis est marqué par la mise en place de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela. Elle est caractérisée par une sédimentation carbonatée riche en faune pélagique. Cette formation est subdivisée en quatre unités informelles : les deux unités médianes (Unité 2 et 3) sont représentées par une ichnodiversité faible matérialisé par les ichnoespèces suivantes : *Zoophycos briantus*, *Zoophycos. cauda-galli*, *Chondrites intricatus*, *Thalassinoides* isp., *Planolites* isp. et *Ophiomorpha* isp. Cette association est typique de

l'ichnofaciès à *Zoophycos*. L'Unité 1 est formée par une alternance marno-calcaire à faune pélagique et à activité ichnologique très rare. Elle correspond à un environnement lié à l'effet de tempêtes mais au-dessous de la base d'action des vagues de beau temps. L'Unité 2 est caractérisée par des calcaires micritiques de texture mudstone à wackestone avec une bioturbation assez élevée montrant un indice de bioturbation de 3 à 4 (BI=3 à 4). Les formes les plus dominantes caractérisant un environnement ouvert de type offshore inférieur sont : *Zoophycos*, *Chondrites* (les plus répandus), *Thalassinoides* et *Planolites*. La présence des structures larges de *Zoophycos* spiralées suggère un taux très faible de sédimentation et une oxygénation optimale dans un environnement stable. Au-dessus, l'abondance des *Chondrites* suggère des conditions stressantes et dysoxiques. L'Unité 3 est matérialisée par une faible diversité de traces fossiles représentée uniquement par : *Zoophycos*, *Ophiomorpha* et rares *Chondrites*, ce qui traduit un ichnofabrique faible (degré de 0 à 1). En présence des calcaires micritiques de texture mudstone à sections de radiolaires, riches en ammonites pyriteuses, le milieu le plus propice est l'offshore inférieur à bordure de plateforme continentale.

6. Miocène supérieur (Messinien)

L'association de traces fossiles de la Formation Diatomitique d'âge Messinien dans le bassin du Bas Chélif contient uniquement cinq ichnoespèces, traduisant une faible ichnodiversité. La disparité morphologique des traces fossiles est inférieure à la richesse ichnotaxonomique. En termes d'ichnodisparité, cette formation ne représente que trois CADs (*Chondrites*, *Zoophycos* et *Thalassinoides*) qui pourraient indiquer un environnement relativement stressant. L'occurrence de *Chondrites* dans la Formation Diatomitique peut être directement liée à une oxygénation faible. En outre, l'association de *Zoophycos insignis* et *Chondrites* représente un assemblage dysaérobique classique. L'augmentation de la taille des *Zoophycos* vers le sommet peut indiquer soit une amélioration des conditions paléoécologiques (augmentation de la teneur en nutriments, augmentation du taux d'oxygène) soit un changement d'affinité biologique du producteur. Les deux associations de *Zoophycos-Chondrites* et *Zoophycos* qui occurrent dans la partie médiane du Membre supérieur, pourraient indiquer un environnement marin relativement profond situé en dessous de la base d'action des vagues de tempêtes (offshore). Cependant, l'association sommitale de *Thalassinoides* reflète un environnement de plateforme peu profonde avec des phases de bonne oxygénation et d'un taux trophique élevée.

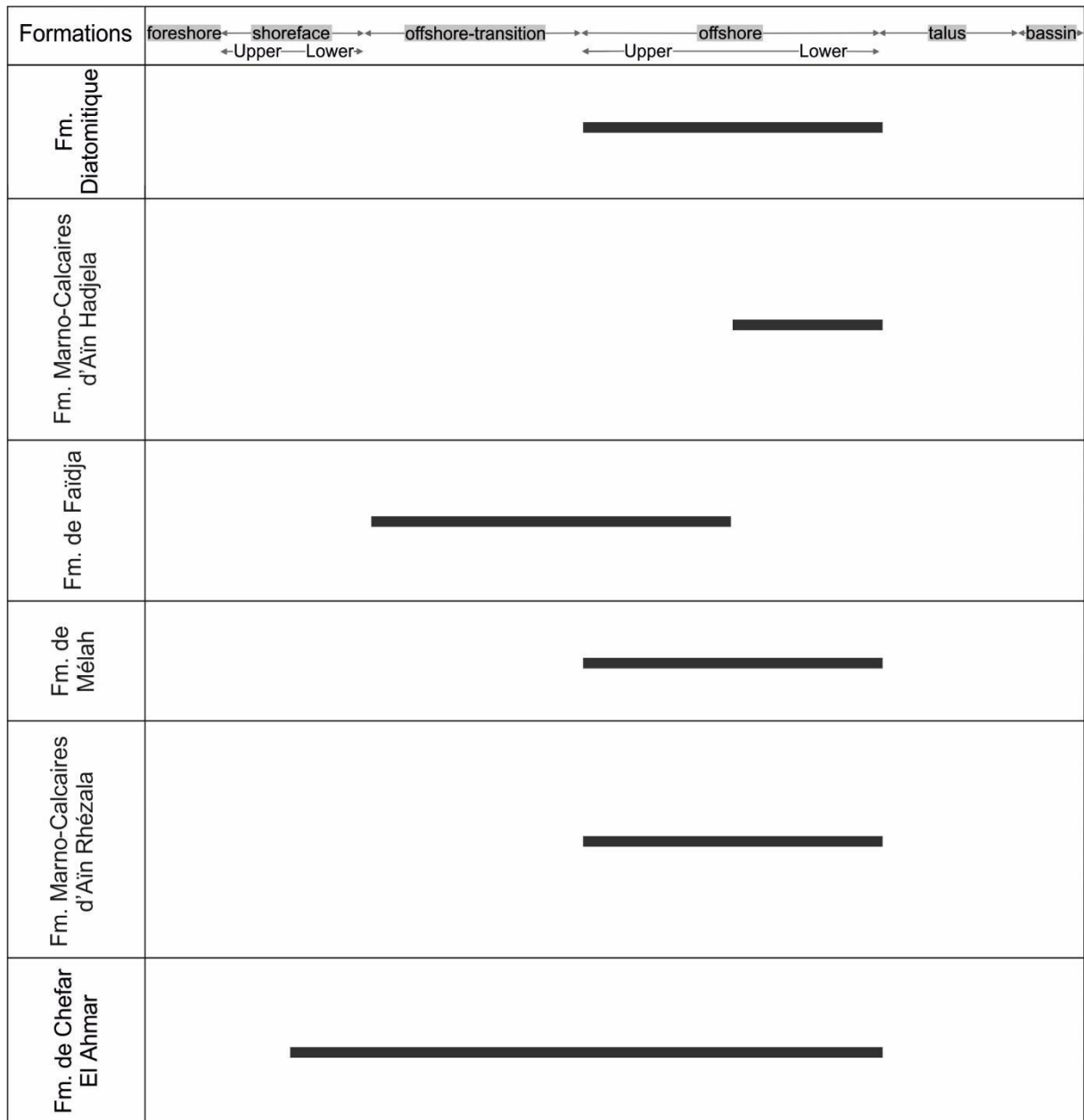


Fig. 79. Extension spatiale des *Zoophycos* dans les différentes formations étudiées (Algérie occidentale).

B. Evolution spatio-temporelle des *Zoophycos* et des traces associées

A partir de cette étude détaillée dans le temps et dans l'espace de l'énigmatique trace fossile *Zoophycos* qui montre une évolution notable de l'organisme responsable à travers les ères géologiques. Elle porte essentiellement sur deux points importants : (i) une évolution morphologique à partir des formes simples, petites à des formes de taille considérable et complexes ; (ii) une évolution bathymétrique croissante où l'organisme responsable migre des environnements marins peu profonds vers les milieux relativement profonds. Cette configuration est étroitement liée et synchrone dans de nombreux endroits à partir du Crétacé supérieur (Seilacher, 1986).

1. Evolution morphologique des *Zoophycos*.

Dans la littérature, plusieurs auteurs signalent l'évolution morphologique des *Zoophycos* pendant le Phanérozoïque (e.g., Olivero, 2003; Zhang *et al.*, 2015b). Sa première apparition est enregistrée dès le Cambrien, mais son épanouissement fut pendant le Dévonien. Plusieurs articles signalent de petites formes, simples, circulaire/elliptique de *Zoophycos*, ils ont un ou deux tours d'enroulement sans tube marginal. Le développement atteint son paroxysme pendant le Cénozoïque où des formes plus complexes, hélicoïdales à *spreites* lobés avec plusieurs tours d'enroulement. Cette tendance évolutive coïncide morphologiquement uniquement avec les formes algériennes, à partir du Crétacé inférieur, tandis que les formes paléozoïques sont plus ou moins différentes de point de vue taille et morphologie.

En Algérie, les *Zoophycos* du Dévonien (Emsien terminal-Givétien) sont composés par des spécimens à *spreite* relativement simple en «U» et en «J». Ils sont rarement elliptiques à circulaires avec des lamelles primaires bien développées, entourées généralement d'un tube marginal proéminent, il est parfois absent comme c'est le cas des morphotypes de *Zoophycos cauda-galli*. Les spécimens emsiens sont protrusifs, larges, longues, en forme de «U» et en «J» et entourés d'un tube marginal de taille considérable. Les formes eiféliennes, dominées par des *Zoophycos cauda-galli*, correspondent à des formes larges en «U» avec ou sans tube marginal. Ces spécimens réapparaissent au Givétien avec des dimensions similaires associés à d'autres spécimens de petites tailles, protrusifs, simples à elliptiques, et en forme de «U», entourées d'un tube marginal très réduit.

L'apparition des *Zoophycos briantus* est enregistrés pendant le Mésozoïque, ils correspondent à des *Zoophycos* spiralés de taille variable. Pendant le Jurassique inférieur, ce spécimen montre que la construction du terrier est faite d'une façon ascendante avec un enroulement dextre et/ou senestre, doté uniquement des lamelles primaires. Ces morphotypes sont associés avec *Z. cauda-galli* et d'autres formes qui sont simples à elliptiques en queue de coq. À l'exception de ces dernières formes, le Jurassique moyen montre le développement des mêmes morphotypes que le Jurassique inférieur (*Z. briantus* et *Z. cauda-galli*). L'exception enregistrée se situe au niveau, de l'apparition des lamelles secondaires régulièrement distribuées entre les lamelles primaires. Le Jurassique supérieur coïncide avec le développement d'un morphotype large, en éventail, doté seulement de lamelles primaires cerné d'un tube marginal. La particularité des *Zoophycos* du Crétacé inférieur, est la réapparition des *Z. briantus* ayant cette fois des formes spiralées, larges, et planes (> 65cm). Ces ichnoespèces sont associées avec de rares spécimens

de *Z. cauda-galli*. Les formes spiralées ne présentent qu'un seul tour d'enroulement où les lamelles secondaires sont totalement absentes.

Les *Zoophycos* du Miocène supérieur (Cénozoïque) sont caractérisées par des spécimens exclusivement larges et complexes (> 75 cm), parfois à plusieurs tours d'enroulement suivies d'un tube marginal. Les deux morphotypes enregistrés *Z. insignis* et *Z. rhodensis*, ont des *spreites* avec plusieurs faisceaux de lobes concevant à la fois les lamelles primaires et secondaires. Ces dernières, s'alternent régulièrement entre deux lamelles primaires, depuis l'apex de la trace jusqu'à sa marge, sous forme d'une succession alternative de lamelles sombres et claires incurvées.

Cette tendance évolutive de la morphologie des *Zoophycos* a été également signalée par [Bottjer et al. \(1987, 1988\)](#) et [Olivero \(2003\)](#), elle est interprétée comme le travail d'une trace de nourriture (*fodinichnia*) d'un organisme endobenthique cherchant de la matière organique profondément dans les sédiments. Cette variation morphologique reflète en réalité l'évolution du comportement alimentaire de ses organismes. Additionnement, [Knaust \(2004, 2009a\)](#), souligne que cette variation morphologique au fil des temps géologiques implique que les *Zoophycos* pourraient être une structure créée par des organismes différents.

2. Evolution bathymétrique des *Zoophycos* (Fig. 80)

Pour la réalisation de ce modèle, une première démarche consiste à situer la position de cet ichnogène dans les différentes coupes étudiées, ensuite, analyser son évolution en fonction des positions paléogéographiques probables des diverses séries. La figure 80 illustre parfaitement le modèle qui détaille l'évolution spatio-temporelle des *Zoophycos* du Dévonien moyen jusqu'au Miocène. Elle montre également que cette trace occupe préférentiellement des environnements de plateforme continentale. La bathymétrie fluctue généralement du shoreface à l'offshore, à l'exception de la coupe d'Aïn Hadjela d'âge Crétacé inférieur, elle représente un pic bathymétrique correspond à l'offshore inférieur (début du talus). Les résultats obtenus sont incompatibles avec les autres modèles qui établissent une migration progressive de l'organisme responsable des *Zoophycos* depuis les environnements peu profonds paléozoïques atteignant les grands fonds marins cénozoïques.

Les *Zoophycos* du Dévonien moyen montrent une fluctuation des environnements de dépôts de L'Emsien au Givétien. Elle correspond à une conséquence évidente des variations de conditions paléoécologiques régnautes ([Bouchemla et al., 2021](#)). Durant l'Emsien, dans un environnement de shoreface inférieur à offshore de transition et sous l'influence des tempêtes, l'organisme

endobenthique responsable développe alors de larges terriers. Selon [Zhang et al. \(2015b\)](#), cette fluctuation enregistrée durant un intervalle géologique même minime, correspond à une microévolution environnementale des *Zoophycos*.

Pendant l'Eifélien, on assiste à une fluctuation bathymétrique importante et radicale de l'environnement de dépôt où la trace est enregistrée dans des dépôts d'offshore inférieur. Cependant, les spécimens givétiens, plus simples, à contour elliptique et dans un contexte régressif, caractérisent un environnement relativement moins profonds correspond à l'offshore supérieur/offshore de transition.

Pendant le Mésozoïque, la fluctuation bathymétrique des environnements sédimentaires est quasiment stable et ne montrent pratiquement pas de changements. L'étude des *Zoophycos* du Jurassique inférieur et moyen montre qu'ils caractérisent un environnement calme de type offshore, alors que ceux du Jurassique supérieur sont enregistrés dans un environnement relativement moins profond de type offshore supérieur/offshore de transition ([Fig. 80](#)). Cette configuration ne reflète en aucun cas une migration vers les profondeurs, situation totalement différente du modèle d'[Olivero \(2003\)](#).

La seule exception est enregistrée durant le Crétacé inférieur de l'Ouarsenis, où la répartition des formes larges et complexes de *Zoophycos* caractérisent un environnement plus calme de type offshore inférieur. Les formes les plus petites et moins complexes se développent préférentiellement dans un offshore inférieur à bordure de plateforme continentale. En comparaison avec le modèle d'[Olivero \(2003\)](#), la similitude se situe au niveau de la taille et de la complexité de cette trace fossile. La figure 80 montre que l'évolution des *Zoophycos* en Algérie, et pendant ce laps de temps (Jurassique supérieur/Crétacé inférieur) reste originale, en comparaison avec les modèles européens cette trace a déjà atteint le talus continental.

Du point de vue environnemental et durant le Cénozoïque, le modèle algérien présente des particularités. La répartition des *Zoophycos* est signalée dans des sédiments marins très profonds (bassins), notamment en Turquie, Portugal, Chine et l'Italie ([Uchman & Demircan, 1999](#); [Löwemark & Schäfer, 2003](#); [Zhang et al., 2015b](#); [Monaco et al., 2016](#)), cette situation est différente des spécimens décrits dans le Messinien des Monts de Dahra (Algérie, Nord occidentale). Du point de vue morphologie les spécimens algériens convergent vers les autres formes signalées dans le monde entier.

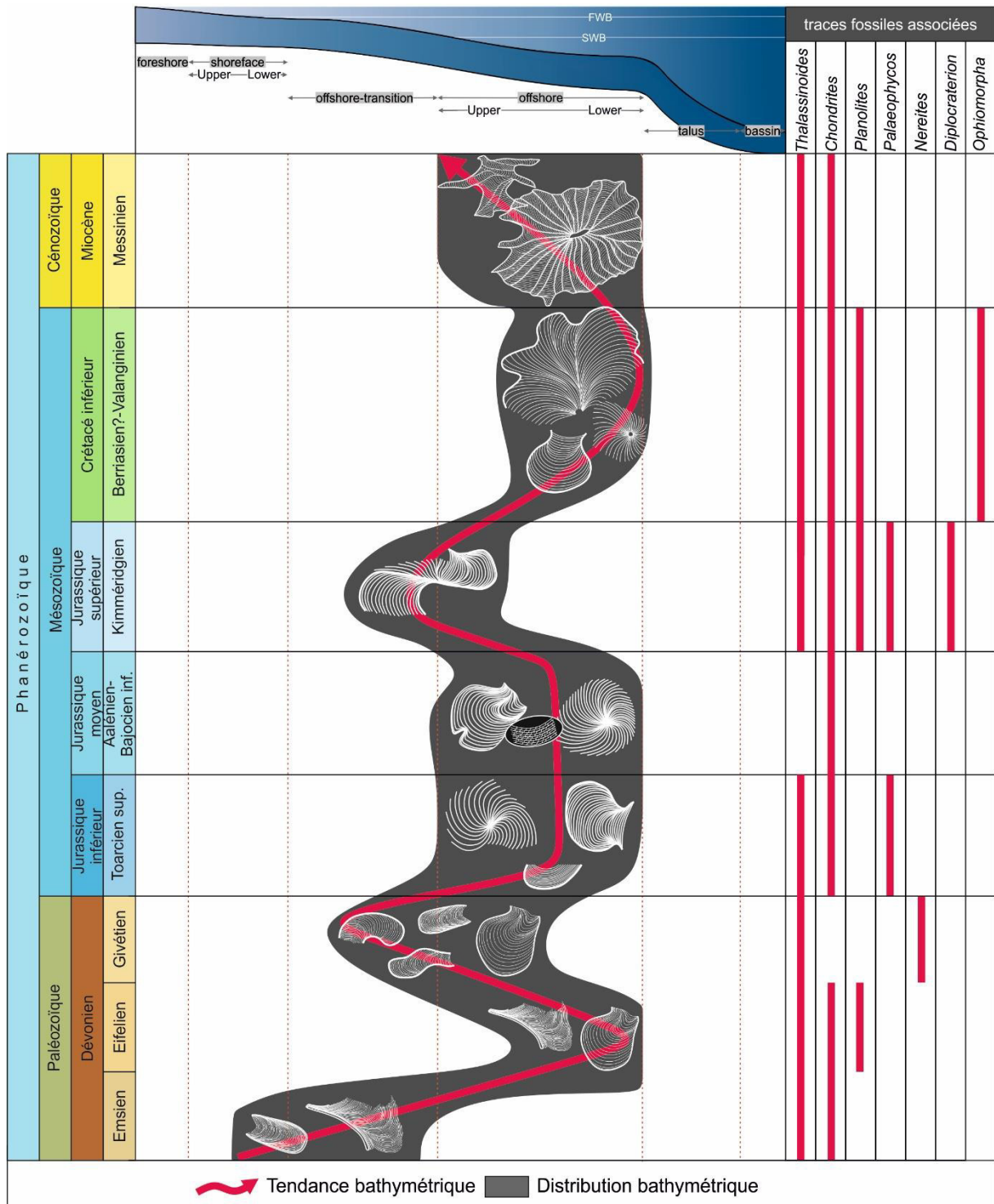


Fig. 80. Evolution spatio-temporelle des Zoophycos et des traces fossiles associées depuis le Dévonien jusqu'au Miocène en Algérie.

Bottjer *et al.* (1987, 1988), et plus récemment Zhang *et al.* (2015b), proposent des modèles évolutifs des Zoophycos durant le Phanérozoïque. Les fluctuations bathymétriques sont le résultat d'une migration d'organismes responsables qui par conséquent changent leurs habitats (e.g., Olivero, 2003). Cette migration est interprétée par : (1) diversification et augmentation numérique d'organismes prédateurs dans les milieux peu profonds. Les régions côtières sont

des zones particulièrement contrastées dans lesquelles les gradients environnementaux sont généralement marqués, et donc susceptibles d'être à l'origine de fortes hétérogénéités en termes de composition des communautés ; (2) un changement des conditions du fond marin avec l'apparition des échinoïdes et des spatangoïdes endobenthiques, qui creusent profondément le sédiment ; et (3) la relocalisation passive des milieux peu profonds vers les milieux plus profonds, pour éviter des conditions physico-chimiques stressantes et instables du fond marin.

Selon [Zhang et al. \(2015b\)](#), la migration des *Zoophycos* vers les milieux profonds est directement liée à une augmentation de la biodiversité marine, comme le plancton, et par conséquent, à une amélioration des apports trophiques des eaux profondes. La diversité des communautés planctoniques océaniques dépend en partie des facteurs environnementaux, physiques, chimiques et biologiques (abondance des courants *upwellings*) dans lesquelles elles se trouvent. D'autre part, le transport dynamique peut aussi impacter l'abondance relative des organismes au sein de ces communautés. Par conséquent, les biomasses planctoniques ainsi que la nature des organismes qui les composent et leur production primaire, présentent une importante variabilité à la fois sur le plan spatial (biorégionalisation) et sur le plan temporel (successions).

Cependant, l'enregistrement stratigraphique des *Zoophycos* depuis leurs apparitions à partir du Cambrien jusqu'au l'Holocène, ne semble pas être ponctué par des événements d'extinctions majeurs au cours de 500 Ma. Cela implique que la trace peut avoir été produite soit 1) par un groupe taxonomique conservateur de longue durée de vie, soit 2) par plusieurs groupes ayant des comportements et des modes de vie similaires et qui ont échappé à des extinctions massives ([Zhang et al., 2015b](#)).

3. Relation *Zoophycos* et traces associées

Dans les séries sédimentaires étudiées du Dévonien Moyen jusqu'au Messinien, plusieurs associations de traces fossiles ont été mise en évidence : *Thalassinoides*, *Chondrites*, *Nereites*, *Planolites*, *Palaeophycus*, *Diplocraterion* et *Ophiomorpha*. Les deux premières traces sont les plus récurrentes et co-existent dans les mêmes niveaux repères à *Zoophycos*.

Cette variété des traces fossiles est subdivisée en deux groupes, traces contemporaines et non contemporaines ([Olivero, 1994](#)).

La première catégorie contemporaine, regroupe les traces fossiles accompagnatrices de *Zoophycos* dans le même niveau, d'une façon éloignée ou rapprochée. Cependant, sans que les

deux traces soient en contact directe, c'est-à-dire les terriers se construisent indépendamment mais en même temps où les organismes responsables de *Zoophycos* essayent d'exploiter au maximum le sédiment. Cette confrontation pourrait être entre deux lames de *Zoophycos* ou *Zoophycos* avec un autre terrier différent.

La deuxième catégorie non contemporaine s'occupe des traces qui se coupent ou réexploitent directement le *Zoophycos* sur le même plan. Cette relation a été observée dans la Formation de Chefar El Ahmar (voir Fig. 44), où les *Chondrites* et les *Planolites* retravaillent et exploitent les lames de *Zoophycos*. Dans ce cas les interprétations peuvent être doubles :

C'est l'organisme responsable du terrier de *Zoophycos* qui est l'instigateur des autres traces creusées. Bromley (1991), émet une hypothèse dans ce sens où il imagine que l'organisme responsable retravaille son propre terrier pour y exploiter ses déchets, après avoir été de nouveau riche par la matière nutritive à cause de l'activité microbienne. En outre, Ekdale & Bromley (1991), en étudiant les *Zoophycos* de la Craie de l'Europe du Nord, signalent le même phénomène avec un terrier ouvert traversant une lame de *Zoophycos*. Ils suggèrent que le responsable des deux terriers doit être impérativement le même organisme. Cependant, cette configuration implique un changement brutal de comportement (*behaviour*), ce qui est difficile à concevoir et cette hypothèse est fortement réfutée (Olivero, 1994).

Olivero (1994), en étudiant les spécimens du SE de la France, propose que cette diversité de trace soit le résultat de collaboration de différents organismes. Cette hypothèse semble la plus plausible et elle est acceptée par la quasi-totalité des ichnologues. Cette configuration converge beaucoup plus vers le cas étudié de la Formation de Chefar El Ahmer. Effectivement, l'association des *Zoophycos* avec les autres terriers a été interprétée comme une exploitation des nutriments stockés et laissés par le producteur de *Zoophycos* dans sa propre lame, par d'autres organismes en période de crise ou de famine (faible disponibilité des éléments nutritifs). Cette crise est générée par les conditions stressantes (Bouchemla *et al.*, 2021). Cette interprétation est assez fréquente dans la littérature, elle est valable pour les *Zoophycos*, ainsi que d'autres galeries simples, réexploitées par des organismes de petite dimension (« *Composite burrows* ») Chamberlain (1975).

4. Liaison de *Zoophycos* avec les types de substrat

Dans la littérature, *Zoophycos* a été signalé dans les séries carbonatés et à degré moins détritiques. Dans les séries étudiées, cette trace fossile est exclusivement rattachée aux dépôts carbonatés. Il semble toutefois que l'ichnogenre préfère les teneurs élevées en CaCO₃ (Olivero,

1994). Ce dernier auteur, effectua des analyses de calcimétrie qui montre que les niveaux à *Zoophycos* révèlent des taux élevés de calcite (Olivero, 1994).

La plupart des formations étudiées (Formations Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala et d'Aïn Hadjela) montrent des niveaux à *Zoophycos* dans des calcaires biomicritiques à textures de mudstone à wackestone. Ce faciès relativement fin, ne semble pas avoir gêné excessivement les organismes producteurs de *Zoophycos* ; plusieurs lames minces montrent des fragments de faune brisés. D'ailleurs, des concentrations de grains de ce type indiquent vraisemblablement des apports provenant de domaines proximaux, normalement riches en matière organique ; les conditions sont donc favorables au développement de l'ichnogène. Toutefois, si les dimensions et la densité de ces constituants deviennent trop importantes, l'animal rencontre de plus en plus de difficultés à progresser dans le sédiment et son travail devient irrégulier (par exemple dans le faciès packstone de la Barre supérieur de la Formation de Faïdja). Cette exception indique un milieu de plateforme, avec une haute énergie. Il est probable que l'organisme responsable de *Zoophycos* se soit développé dans un tel milieu grâce surtout à la présence d'important matériel nourricier ; les conditions de haute énergie ont toutefois empêché le développement des dimensions importantes de cette trace.

Les travaux antérieurs sont très explicites vis-à-vis de la nature du substrat, où ils démontrent clairement que *Zoophycos* est souvent signalé dans des substrats de type *softground*, rarement *firmground*. Dans toutes les séries étudiées, aucun indice ichnologique n'a permis de mettre en évidence ce dernier substrat. Tous les spécimens inventoriés sont en relation avec un substrat cohérent de type *softground*. Cette architecture est en parfaite adéquation avec les travaux d'Olivero & Gaillard (1996, 2007), Olivero (1996, 2003). Cependant, cette trace est également signalée inhabituellement dans l'expression distale de l'ichnofaciès à *Glossifungite* dans un substrat de type *firmground* (MacEachern & Burton, 2000). Cela indique que l'organisme responsable des *Zoophycos* tolère non seulement une gamme considérable de profondeurs, mais aussi des variations dans les ressources alimentaires, de niveaux d'énergie et surtout la nature de substrat.

C. Comparaison avec le modèle universel de Zhang *et al.* (2015b)

Le modèle de Zhang (Fig. 33) est considéré comme une compilation de données de plusieurs chercheurs ayant étudiés les *Zoophycos* dans différentes régions du monde entier, depuis le Cambrien jusqu'au Quaternaire (Seilacher, 1974, 2007; Ekdale & Lewis, 1991; Uchman and Demircan, 1999; Fei, 2000; Olivero, 2003; Löwemark & Schäfer, 2003; Kues, 2005; Gaillard

& Racheboeuf, 2006; Sappenfield *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2015a). Il montre que l'évolution de la complexité morphologique et environnementale est généralement contemporaine. Selon son modèle, les *Zoophycos* paléozoïques ont une morphologie très simple, dominée surtout par des morphotypes en queue de coq (formes en «J»), dotés uniquement de lamelles primaires. Ces spécimens s'étalent depuis le Cambrien jusqu'au Carbonifère, ils sont associés à des dépôts de shoreface à offshore. Dans ce laps de temps, les *Zoophycos* étudiés de la Formation de Chefar El Ahmar, sont compatibles avec ce modèle. Ils ont des formes simples en «U» et en «J» qui se développent dans des environnements similaires (shoreface-offshore).

Les données Jurassico-Crétacé (Mésozoïque), sont surtout basées sur les travaux de Seilacher (1974, 2007) et Olivero (2003). Selon ces auteurs, les *Zoophycos* continuent à évoluer depuis le Jurassique jusqu'au Crétacé. Cette évolution consiste particulièrement à des formes spiralées simples, ayant parfois des *spreites* centripètes (Jurassique) évoluant vers des formes plus complexes et larges avec des *spreites* lobés (Crétacé). Cette évolution morphologique est concomitante d'une migration bathymétrique et environnementale de l'organisme responsable. Elle se fait depuis les plateformes néritiques (moins profonds) durant le Jurassique jusqu'aux Bassins (environnements plus profonds) durant le Crétacé. Cependant, et durant ce laps de temps, le modèle présenté dans ce travail n'est pas compatible avec celui d'Olivero, 2003. Il montre que les formes algériennes occupent exclusivement l'extrémité distale de la plateforme continentale (offshore) y compris l'offshore supérieur et l'offshore de transition. Le Jurassique inférieur et moyen (Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala et Formation de Mélah), montre des formes de *Zoophycos* à la fois simples en queue de coq et spiralés simples avec des formes en «U», elles caractérisent un environnement calme de type offshore. L'apparition des formes à lamelles secondaires est spécifique du secteur de Mékalis (Formation de Mélah). Les formes du Jurassique supérieur de la Formation de Faïdja occupent des environnements de l'offshore supérieur/offshore de transition, les formes décrites sont complètement différentes à celles décrites dans les secteurs précédents. Elles montrent des morphotypes en éventail disposés en structures planes. Par ailleurs et à l'opposé, le modèle de Seilacher (2007), en étudiant les *Zoophycos* jurassiques de France, il indique une mise en place dans un environnement bathyal profond pendant le Crétacé inférieur, les *Zoophycos* observés dans la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela, présentent certaines similarités avec les formes traitées ailleurs (e.g., France, Olivero, 2003). Cette similitude concerne surtout des formes plus larges et complexes (> 65cm de diamètre). Cependant, le problème reste posé justement en ce qui concerne l'environnement de dépôts, car les formes de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela

semblent être caractéristiques d'un environnement d'offshore inférieur/bordure de plateforme continentale. Les formes décrites par [Olivero \(2003\)](#), sont déjà dans un environnement de type bassin à partir du Crétacé inférieur.

Cette différenciation environnementale devient plus concrète pendant le Cénozoïque, où la quasi-totalité des travaux rattache les *Zoophycos* exclusivement à un environnement profond de type bassin (e.g., [Ekdale & Lewis, 1991](#); [Uchman & Demircan, 1999](#); [Monaco et al., 2016](#)). Le caractère le plus commun entre ces formes, est la complexité morphologique de la trace, où les lobes du *spreite* deviennent plus prononcés. Cette architecture morphologique et environnementale apparaît clairement dans le modèle de [Zhang et al. \(2015b\)](#). Cependant, la Formation Diatomitique d'âge Miocène supérieur (bassin du Bas Chélif) est caractérisée par l'apparition des formes plus larges et très complexes selon le mode de construction de la trace, avec la présence des lamelles primaires et secondaires distinctives. Cette caractéristique morphologique est concordante avec les formes étudiées dans le monde entier au cours du Cénozoïque. Néanmoins, le problème des environnements de dépôts reste d'actualité, car les *Zoophycos* de la Formation Diatomitique sont enregistrés dans un environnement marin de type offshore, à l'opposé, plusieurs travaux signalent un environnement de type bassin pour cette trace cénozoïque.

Cette incohérence des résultats indique clairement que le modèle évolutif algérien établi pour la première fois en Algérie et en Afrique, suit une trajectoire complètement différente par rapport aux formes européennes (e.g., françaises), notamment du point de vue environnemental.

Conclusions Générales

Conclusions Générales

Zoophycos est parmi les traces énigmatiques des archives sédimentaires. Plusieurs candidats potentiels mais jusqu'à l'heure actuelle l'organisme responsable est mal connu. Il a une évolution morphologique complexe et impressionnante, extension verticale depuis le Cambrien jusqu'à l'Holocène (temporelle), et extension latérale (spatiale) depuis les plateformes proximales jusqu'aux grandes profondeurs. Pendant plusieurs décennies, il a fait l'objet de plusieurs études pour expliquer cette complexité, le comportement de l'organisme responsable (*behaviour*), mais ce débat n'est encore pas résolu. La complexité de cette trace est surtout d'ordres morphologiques, une évolution au fil des temps géologiques a suscité l'élaboration de plusieurs modèles. Ces études se focalisent beaucoup plus à interpréter l'éthologie de l'organisme producteur, la construction des terriers et leurs migrations spatiales durant tout le Phanérozoïque. Les résultats obtenus aboutissent à des modèles explicatifs impressionnant mais exclusive pour l'Eurasie. Ces chercheurs ont généralisé leurs résultats pour toutes les formes du globe en excluant les *Zoophycos* locales (algériens et même gondwaniens).

Zoophycos est assez répandu en Algérie, il apparait dans plusieurs formations de différents âges du Paléozoïque au Cénozoïque. Il a été succinctement signalé sans aucune interprétation significative. Ce travail révèle les nouveaux résultats obtenus de terrains qui correspond à une compilation de données ichnologiques, sédimentologiques et paléontologiques. Il a pour but, la mise en évidence du contexte environnemental de cette trace fossile largement débattue et l'établissement d'un modèle évolutif propre et original pour l'Algérie.

I. Paléozoïque

A. Dévonien

La Formation de Chefar El Ahmar d'âge Emsien terminal-Frasnien Ib (Monts d'Ougarta), montre une sédimentation carbonatée, influencée de temps à autre par des tempêtes, Du point de vue bioturbation, elle dévoile une ichnodiversité faible dominée par une richesse en *Zoophycos*, repartis respectivement en trois niveaux : Emsien (NZ1), Eifélien (NZ2) et Givétien (NZ3). L'étude sédimentologique et surtout ichnologique de cette formation dévoile des environnements habituels de shoreface/offshore. Les *Zoophycos* du premier niveau repère (NZ1) montre un environnement plus ou moins agité, bien oxygéné et riche en matière organique, de type shoreface inférieur/offshore de transition. Le second niveau repère (NZ2) montre des formes caractérisant un milieu plus calme d'offshore inférieur aux conditions stressantes et dysoxiques. Les formes du troisième niveau repère (NZ3) révèle une association

ichnologique typique de l'ichnofaciès à *Cruziana* dans sa partie distale. Cet ichnofaciès est sous l'influence d'une activité intense de tempêtes qui ne peut être que l'offshore supérieur/offshore de transition.

II. Mésozoïque

A. Jurassique

1. Jurassique inférieur

Il est matérialisé par la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala (Monts des Ksour) montrant une richesse importante en *Zoophycos*. Ils sont associés à d'autres traces fossiles focalisées surtout en quatre niveaux repères dans le Membre Marno-Calcaires à *Zoophycos*. Les spécimens sont dominés par une éthologie *fodinichnia* reflétant l'ichnofaciès à *Zoophycos* dans un environnement marin ouvert, calme, de type offshore, affecté par des conditions paléo-écologiques à la fois optimales mais stressantes.

2. Jurassique moyen

Aaléno-Bajocien inférieur est marqué par la Formation de Mélah (Monts des Ksour). La situation est la même en ce qui concerne l'environnement de dépôt, l'ichnofaciès et les facteurs paléoécologique par rapport à la formation précédente.

3. Jurassique supérieur

La Formation de Faïdja d'âge Kimméridgien (Monts du Nador) traduit le développement d'une plateforme mixte silicoclastique et carbonaté, très riche en traces fossiles. Elle montre une diversité modérée à élevée, répartie en quatre ichnoassociations. Les *Zoophycos* apparaissent dans la sédimentation carbonatée de la troisième ichnoassociation qui reflète de l'ichnofaciès à *Cruziana* dans sa partie proximale. Ces conditions ichnologiques coïncident avec l'offshore supérieur/offshore de transition comme environnement de dépôt.

B. Crétacé

1. Crétacé inférieur

La Formation Marno-Calcaire d'Aïn Hadjela d'âge Crétacé inférieur (Berriasien-Valanginien) est caractérisée par le développement d'une association de traces fossiles à faible diversité. Elle est dominée par des *Zoophycos* et *Chondrites*. Cette association est rapportée à l'ichnofaciès à *Zoophycos*, et traduit des conditions hydrodynamiques calmes situés en-dessous de la base d'action des vagues de tempêtes. Elle a des caractéristiques de l'offshore inférieur/ bordure de plateforme, où les conditions paléoécologiques régnaient sont à fois optimales et stressantes.

Au niveau de cette entité lithostratigraphique un pic bathymétrique est atteint jamais enregistré dans les formations étudiées.

III. Cénozoïque

A. Miocène supérieur

Les dépôts diatomitiques d'âge Messinien montre une faible ichnodiversité de traces fossiles assemblées en trois ichnoassociations, dont les deux premières sont riches en *Zoophycos* et *Chondrites*. Elles traduisent l'ichnofaciès à *Zoophycos* avec une faible diversité et une faible ichnodisparité morphologique, elle est même inférieure à sa richesse ichnotaxonomique. Cet ichnofaciès s'épanouit dans un environnement marin de type offshore, relativement profond, en dessous de la base d'action des vagues de tempêtes. Les données micropaléontologiques déjà faites dans les régions voisines confirme cette bathymétrie.

Du point de vue morphologique, les *Zoophycos* du Paléozoïque sont caractérisés par des formes simples, de petite et de grande taille, en «U» en «J» (*Zoophycos* isp. et *Z. cauda-galli*), parfois elliptiques. Les lamelles primaires sont bien évidentes entourées ou non d'un tube marginal de diamètre différent. Les formes du Jurassique inférieur est moyen sont caractérisées par l'apparition des *Zoophycos* spiralé (*Z. briantus*) de taille moyenne avec des formes longues et larges en «U» (*Z. cauda-galli*). Elles sont généralement similaires à l'exception des *Zoophycos* simples en forme de queue de coq qui se développent au Jurassique inférieur et signalées dès le Paléozoïque dans la littérature. Cependant, les formes du Jurassique moyen présentent une nouvelle particularité marquée par l'apparition des lamelles secondaires bien développées. Celles du Jurassique supérieur sont représentées par une variété de formes en éventail ayant des lamelles primaires et un tube marginal.

A partir du Crétacé inférieur, les formes morphologiquement complexes de *Zoophycos* apparaissent. Elles se présentent en spécimens larges, spiralés dont le contour extérieur est irrégulier suivant le détournement intra-sédimentaire du tube marginal. Les lamelles primaires sont bien développées alors que les lamelles secondaires sont totalement absentes. Néanmoins, des petites formes spiralées et en «U» sont présentes. La complexité morphologique avec des tailles similaires ou même parfois plus grandes, atteint son paroxysme durant le Cénozoïque (Miocène). La configuration morphologique est caractérisée par le développement des lamelles primaires et secondaires très prononcées, pour des formes assez larges reflétant probablement un nouveau style de nourriture.

A la lumière des présents résultats et de point de vue environnemental, le modèle évolutif des *Zoophycos* algériens présente quelques nuances en comparaison avec les modèles établis dans l'Eurasie. Il ne traduit pas forcément une évolution graduelle des environnements et du biotope (habitat de l'animal) de l'organisme responsable des *Zoophycos* pendant tous le Phanérozoïque. Au contraire, il met en évidence préférentiellement des environnements de plateformes continentales caractérisées par le développement des substrats cohérents de type *softground* riches en matériel nourricier. En termes de morphologie, le modèle présente des similitudes morphologiques avec les autres modèles, avec l'apparition des formes larges et complexes à partir du Crétacé inférieur qui deviennent plus complexes au Miocène. Ces morphotypes sont similaires à ce qui a été décrit par les chercheurs. Cependant, et pour la première fois, les formes dévoniennes et jurassiques présentent une association des spécimens minuscules et larges appartenant parfois aux mêmes morphotypes. Ceci met en évidence des stades ontogéniques différents de l'animal producteur, mais il fait partie de la même communauté phylogénique qui se prolifère pendant la même période.

En perspective, la recherche sur cet ichnogenre doit être étalé pour peaufiner ce modèle et de le généraliser en Algérie orientale. Dans ce sens un autre travail doit être lancé mais dans un ordre chronologique rapproché.

Utiliser la géochimie qui devient un outil inévitable et indispensable pour les interprétations ichnologique.

*Références
bibliographiques*

-A-

- Aceñolaza, F.G., Durand, F.R., 1973.** Trazas fósiles del basamento cristalino del noroeste argentino. Bol. Asoc. Geol. Cordoba 1, 45-52.
- Aceñolaza, G.F., Alonso, R.N., 2001.** Ichno-associations of the Precambrian/Cambrian transition in the north-west Argentina. J. Iber. Geol. 27, 11-22.
- Aïfa, T., Zaagane, M., 2014.** Brittle tectonics within the Jurassic formations of the Ouarsenis culminating area, northwestern Algeria. J. Afr. Earth Sci. 96, 39-50.
- Aigner, T., 1982.** Calcareous tempestites: storm-dominated stratification, Upper Muschelkalk limestones (Middle Trias, SW Germany). In: Einsele, G., Seilacher, A. (Eds.), Cyclic and Event Stratification. Springer-Verlag, Berlin. pp. 180-198.
- Aït Kaci, A., 1990.** Évolution lithostratigraphique et sédimentologique du Cambrien des monts d'Ougarta (Sahara algérien nord-occidental). Thèse 3^{ème} cycle. U.S.T.H.B., Alger.
- Aït Ouali, R., 1991.** Le rifting des Monts des Ksour au Lias: Organisation des bassins, diagénèse des assises carbonatées, place dans les ouvertures mésozoïques du Maghreb. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Alger, 297 pp.
- Alberti, G.K.B., 1981.** Trilobiten des jüngeren Siluriums sowie des Unter- und Mittel-Devons. III. Senckenbergiana Lethaea 62, 1-75.
- Alimen, H., Le Maitre, D., Menchikoff, N., Petter, G., Poueyto, A., 1952.** Les chaînes d'Ougarta et la Saoura. 19^{ème} Congrès Géologique International, Alger, Algérie. 15, 1-114.
- Almeras, Y., Elmi, S., 1982.** Fluctuations des peuplements d'Ammonites et de Brachiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le Jurassique inférieur et moyen en Méditerranée occidentale. Boll. della Soc. Paleontol. Italiana 21, 168-188.
- Anderson, R.V., 1936.** Geology in the costal atlas of western Algeria. Journée géologique 41(7), 673-693.
- Antun, P., 1950.** Sur les *Spirophyton* de l'Emsien de l'Oesling (Grand-Duché de Luxembourg). Ann. Soc. Géol. Belgique 73, 241-261.
- Arbey, F., 1971.** Glacio-tectonique et phénomènes périglaciaires dans les dépôts siluro-ordoviciens des Monts d'Ougarta (Sahara algérien). C. R. Acad. Sci., Paris 273, 854-865.
- Archer, A.W., Maples, C.G., 1984.** Trace-fossil distribution across a marine-to-nonmarine gradient in the Pennsylvanian of southwestern Indiana. J. Paleontol. 58, 448-466.
- Arkell, W.J., Lucas, G., 1953.** Découverte récente du genre *Ermoceras Douvillé* dans l'Atlas saharien occidental. Conséquences stratigraphiques et pélaéogéographiques. C. R. Acad. Sci., Paris 236, 2257-2259.
- Atrops, F., Benest, M., 1981.** Données biostratigraphiques nouvelles sur l'Oxfordien et le Kimméridgien du Djebel Nador de Tiaret (Avant-pays tellien, Algérie); conséquences paléogéographiques. Geobiology 14 (1), 115-122.

Atrops, F., Benest, M., 1986. Stratigraphie du Jurassique supérieur du Djebel Bechtout au Nord-Ouest de Tiaret (bordure sud-tellienne, Algérie) : Comparaison avec le Bou Rheddou. *Geobios*, 19(6), 855-862.

Atrops, F., Benest, M., Benosman, B., 1991. Nouvelles données stratigraphiques sur le Malm-Berriasien du Grand Pic de l'Ouarsenis (Bassin du Tell, Algérie), série de référence du domaine méditerranéen occidental. C. R. Acad. Sci., Paris 392, 617-623.

Atrops, F., Fortwengler, D., Marchand, D., Melendez, G., 1994. Fourth Oxfordian and Kimmeridgian working groups meeting. Lyon and South-Eastern France Basin, *Guidebook*, Abstract, Lyon, 117 p.

Auclair, D., Bielher, J., 1967. Étude géologique des Hautes Plaines oranaises entre Tlemcen et Saïda. Publ. Serv. Géol. Algérie, Alger, (Nouvelle Série) 34, 3-45.

Augier, C., 1967. Quelques éléments essentiels de la couverture sédimentaire des Hautes Plateaux. Publ. Serv. Géol. Algérie, Alger, (Nouvelle Série) 34, 47-80.

Azpeitia Moros, F., 1933. Datos para el estudio paleontológico del Flysch de la Costa Cantábrica y de algunos otros puntos de España. Bol. Inst. Geol. Min. Espana 53, 1-65.

-B-

Bann, K.L., Fielding, C.R., 2004. An integrated ichnological and sedimentological comparison of non-deltaic shoreface and subaqueous delta deposits in Permian reservoir units of Australia, In: McIlroy, D. (Ed.), *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis*: Geological Society of London, 228, 273-307.

Barrande, J., 1865. Défense des colonies. III. Étude générale sur nos étages G-H avec application spéciale aux environs de Hlubočep, près de Prague. 367 pp. Prague.

Barsanti, L., 1902. Considerazioni sopra il genere *Zoophycos*. Atti. Della Società Toscana di Scienze Naturali di Pisa XVIII, pp. 68-94.

Bassoulet, J.P., 1966. Présence de Lotharingien daté par ammonites dans l'Atlas saharien sud oranais (Algérie). C. R. Som. Soc. Géol. France 4, 157-158.

Bassoulet, J.P., 1973. Contribution à l'étude stratigraphique du Mésozoïque de l'Atlas Saharien occidental (Algérie). Thèse de Doctorat d'État, Sciences Naturelles. Université de Paris VI, 497 pp.

Bassoulet, J.P., Benest, M., 1976. Microfaciès, structures sédimentaires et phénomènes diagénétiques précoces des dépôts carbonatés inter- et supracotidaux du Lias de Sidi Yahia Ben Sefia (Monts de Tlemcen, Algérie). Publ. Serv. Géol. Algérie 45, 35-63.

Bastien, C., Chennaux, G., Mazelet, P., Umbach, P., Bascone-Lehmann, J.P., 1965. Dévonien de l'Ougarta, étude sédimentologique. SN-REPAL, rapport interne, Alger. (inéдите).

Baucon, A., Bednarz, M., Dufour, S., Felletti, F., Malgesini, G., Neto De Carvalho, C., Niklas, K.J., Wehrmann, A., Batstone, R., Bernardini, F., Briguglio, A., Cabella, R., Cavalazzi, B., Ferretti, A., Zanzerl, H., McIlroy, D., 2020. Ethology of the trace fossil *Chondrites*: form, function and environment. *Earth Sci. Rev.* 202, 102989

Bayet-Goll, A., Daraei, M., Taher, S.P.M., Etemad-Saeed, N., Neto de Carvalho, C., Zandkarimi, K., Monaco, P., Zohdi, A., Rabbani, J., Nasiri, Y., 2020. Variations of the trace fossil *Zoophycos* with respect to paleoenvironment and sequence stratigraphy in the Mississippian Mobarak Formation, northern Iran. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 551, 109754.

Bednarz, M., McIlroy, D., 2009. Three-dimensional reconstruction of “phycosiphoniform” burrows: implications for identification of trace fossils in core. *Palaeontol. Electron.* 12(3), 1-15.

Bellanca, A., Caruso, A., Ferruzzag, G., Ner, R., Rouchy, J.M., Sprovieri, M., Blanc-Valleron, M.M., 2001. Transition from marine to hypersaline conditions in the Messinian Tripoli Formation from the marginal areas of the central Sicilian Basin. *Sediment. Geol.* 140, 87-105.

Benachour, H.B., 2011. Modalités de la transgression du Dévonien moyen à partir des coupes du KM 30 (Vallée de la Saoura) et d’Ain Cheikh (Bassin de Reggan). Mémoire Magister, Université d’Oran. 69 pp.

Bendella, M., 2012. Évolution des traces fossiles dans l’espace (Tell, Atlas, Sahara) et dans le temps en Algérie Occidentale: inventaire et mise en évidence des évènements anoxiques. Thèse Doctorat État, Université d’Oran, 161 pp.

Bendella, M., Ouali Mehadji, A., 2014. Depositional environment and Ichnology (*Nereites* ichnofacies) of the Late Devonian Sahara region (SW Algeria). *Arab. J. Geosci.* 8, 5303-5316.

Bendella, M., Benyoucef, M., Cherif, A., Benhamou, M., 2011. Ichnology and sedimentology of the "Argiles de Saïda" Formation (Callovo-Oxfordian) of the Djebel Brame (Tiaret, Algeria). *Bull. Soc. Géol. Fr.* 182(5), 417-425.

Bendella, M., Benyoucef, M., Mikuláš, R., Bouchemla, I., Ferré, B., 2021. Shallow to marginal marine ichnoassemblages from the Upper Pliocene Slama Formation (Lower Chelif Basin, NW Algeria). *Geol. Carpath.* sous presse.

Benest, M., 1985. Évolution de la plate-forme de l’Ouest algérien et du Nord-Est marocain au cours du Jurassique supérieur et au début du Crétacé : stratigraphie, milieu de dépôt et dynamique sédimentaire. Thèse ès-Sciences, Lyon (1984). *Doc. Lab. Géol. Lyon* 95 (2 fasc.), 581 pp.

Benest, M., Dubel, C., Elmi, S., 1977. Modalités de l’apparition de la sédimentation carbonatée de la plate-forme interne sur la frange méridionale du domaine tlemcenien pendant l’Aalénien et le Bajocien : « les dolomies du Tenouchfi » (Algérie Nord-occidentale). Livre jubilaire J. Flandrin. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon-H.S.* 4, 29-69.

Benest, M., Elmi, S., Ouardes, T., Perriaux, J., Ghali, M., Benhamou, M., 1995. Dynamique de la mise en place d’un cône détritique d’âge Callovo-Oxfordien dans le sillon intracratonique du Nador de Tiaret sur la marge téthysienne de l’Ouest algérien. *C. R. Acad. Sci. Paris*, tome 321. Série Ila, pp. 103-110.

Benhamou, M., 1996. Evolution tectono-eustatique d’un bassin de la Téthys maghrébine: l’Ouarsenis (Algérie) pendant le Jurassique inférieur et moyen. Thèse de Doctorat, Université d’Oran, 434 pp.

Benyoucef, M., 2006. Les flyschs albo-aptiens de l'Ouarsenis (Algérie du Nord) : aspect sédimentologique et reconstitution paléogéographique. Mémoire de Magister, Université d'Oran, 121 pp.

Benyoucef, M., 2012. Le Bassin crétacé du Guir (Sud-Ouest algérien) : caractérisations litho-biostratigraphiques, sédimentologiques et paléogéographiques. Thèse Doctorat ès Sciences, Université de Tlemcen, 218 pp.

Benyoucef, M., Mebarki, K., Ferré, B., Adaci, M., Bulot, L.G., Desmares, D., Villier, L., Bensalah, M., Frau, C., Ifrim, C., Malti, F.-Z., 2017. Litho- and biostratigraphy, facies patterns and depositional sequences of the Cenomanian-Turonian deposits in the Ksour Mountains (Saharan Atlas, Algeria). *Cretac. Res.* 78, 34-55.

Bertling, M., Braddy, S.J., Bromley, R.G., Demathieu, G.R., Genise, J., Mikuláš, J.K., Nielsen, K.S.S., Rindsberg, A.K., Schlirf, M., Uchman, A., 2006. Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia* 39, 265-286.

Bessedik, M., Belkebir, L., Mansour, B., 2002. Révision du Miocène inférieur (au sens des anciens auteurs) des dépôts du bassin du Bas Chélif (Oran, Algérie). Conséquences biostratigraphiques et géodynamiques. *Mém. Serv. Géol. Algérie* 11, 167-186.

Besseghier, F., 2014. Systématique et paléoécologie des Rugosa et Tabulata (Anthozoaires) du niveau à faune benthique variée du KM 30 et d'Erg El Djemel (Saoura-Ougarta, Algérie). Mémoire Magister, Université d'Oran, 122 pp.

Bhatt, N.Y., Patel, S.J., Joseph, J.K., 2012. Significance of trace fossils in Transgressive-Regressive Cycles: an example from the Callovian-Oxfordian sediments of the Gangeshwar Dome, SE of Bhuj, Mainland Kachchh, India. *Global Science and Technology Forum (GSTF). Proceedings of the Annual International Conference on Geological & Earth Sciences (GEOS 2012)*, 42-47.

Billing, S., 1859. Fossils of the Chazy Limestone, with description of new species: *Canadian Naturalist and Geologist* 4(6), 426-470.

Bischoff, B., 1968. *Zoophycos*, a polychaete annelid. *J. Paleontol.* 42, 1439-1443.

Bjerstedt, T.W., Erickson, J.M., 1989. Trace fossils and bioturbation in peritidal facies of the Potsdam-Theresa Formations (Cambrian-Ordovician), Northwest Adirondacks. *Palaios* 4, 203-224.

Bottjer, D.J., Droser, M.L., Jablonski, D., 1987. Bathymetric trends in the history of trace fossils. In Bottjer, D.J. (Ed.), *New Concepts in the Use of Biogenic Sedimentary Structures for Paleoenvironmental Interpretation*. SEPM. Pacific Section, pp. 57-65.

Bottjer, D.J., Droser, M.L., Jablonski, D., 1988. Palaeoenvironmental trends in the history of trace fossils. *Nature* 333, 252-255.

Bouchemla, I., Bendella, M., Benyoucef, M., Lagnaoui, A., Ferré, B., Scherzinger, A., Bel Haouz, W., 2020. The Upper Jurassic Faïdja Formation (Northwestern Algeria) : Sedimentology, biostratigraphy and ichnology. *J. Afr. Earth Sci.* 169, 103874.

Bouchemla, I., Bendella, M., Benyoucef, Vinn, O., Ferré, B., 2021. *Zoophycos* and related trace fossils from the Chefar El Ahmar Formation, Upper Emsian-Frasnian Ia-Ib (Ougarta, SW Algeria). *Proc. Geol. Ass.* 132, 207-226.

- Boumendjel, K., Morzadec, P., Paris, F., Plusquellec, Y., Brice, D., Copper, P., Gourvenec, R., Jahnk, H., Lardeux, H., Le Menn, J., Melou, M., Racheboeuf, P.R., 1997.** Les faunes du Dévonien de l'Ougarta (Sahara occidental, Algérie). *Ann. Soc. Géol. N. 5* (2ème série), 89-116.
- Boursault, H., 1889.** Nouvelles empreintes problématiques des couches boloniennes du Portal, Pas de Calais (séance du 13 Juin 1889). *Bull. Soc. Géol. France*, 3^{ème} série, 17, 725 pp.
- Bradley, J., 1973.** *Zoophycos* and *Umbellula* (Pennatulacea): their synthesis and identity. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 13, 103-128.
- Bradshaw, M.A., 1981.** Paleoenvironmental interpretations and systematics of Devonian trace fossils from the Taylor Group (Lower Beacon Supergroup), Antarctica. *N.Z.J. Geol. Geophys.* 24, 615-652.
- Brett, C.E., Zambito, J.J., Baird, G.C., Aboussalam, Z.S., Becker, R.T., Bartholomew, A.J., 2018.** Litho-, bio-, and sequence stratigraphy of the Boyle-Portwood Succession (Middle Devonian, Central Kentucky, USA). *Palaeobiodiver. Palaeoenviro.* 98(2), 331-368.
- Bromley, R.G., 1981.** Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geol. Hisp.* 16, 55-64.
- Bromley, R.G., 1990.** Trace Fossils: Biology and Taphonomy. Special Topics in Paleontology. Unwin Hyman Ltd, London 281 pp.
- Bromley, R.G., 1991.** *Zoophycos*: strip mine, refuse dump, cache or sewage farm? *Lethaia* 24, 460-462.
- Bromley, R.G., 1994.** The palaeoecology of bioerosion. In: Donovan, S.K. (Ed.), *The Palaeobiology of Trace Fossils*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, pp. 134-154.
- Bromley, R.G., 1996.** Trace Fossils in Biology, Taphonomy and Applications, second ed. Chapman and Hall, London, 361 pp.
- Bromley, R.G., Asgaard, U., 1979.** Triassic fresh water ichnocoenosis from Carlsberg Fjord, east Greenland. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 28, 39-80.
- Bromley, R.G., Asgaard, U., 1991.** Ichnofacies: a mixture of taphofacies and biofacies. *Lethaia* 24, 153-163.
- Bromley, R.G., Asgaard, U., 1993.** Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea-level change. *Geologische Rundschau* 82, 276-280.
- Bromley, R.G., Ekdale, A.A., 1984.** *Chondrites*: a trace fossil indicator of anoxia in sediments. *Science* 224, 872-874.
- Bromley, R.G., Ekdale, A.A., 1986.** Composite ichnofabrics and tiering of burrows. *Geol. Mag.* 123, 59-65.
- Bromley, R.G., Frey, R.W., 1974.** Redescription of the trace fossil *Gyrolithes* and taxonomic evaluation of *Thalassinoides*, *Ophiomorpha* and *Spongeliomorpha*. *Bull. Geol. Soc. Denmark* 23, 311-335.
- Bromley, R.G., Hanken, N.M., 1991.** The growth vector in trace fossils: examples from the Lower Cambrian of Norway. *Ichnos* 1, 261-276.

- Bromley, R.G., Hanken, N.M., 2003.** Structure and function of large, lobed *Zoophycos*, Pliocene of Rhodes, Greece. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 192, 79-100.
- Bromley, R.G., Pemberton, S.G., Rahmani R., 1984.** A Cretaceous woodground: the *Teredolites* ichnofacies. *J. Paleontol.* 58, 488-494.
- Bromley, R.G., Ekdal, A.A., Asgaard, U., 1999.** *Zoophycos* in the Upper Cretaceous chalk of Denmark and Sweden. *Greifswalder Geowissenschaftliche Beiträge* 6, 133-142.
- Brongniart, A.T., 1828.** Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe. G. Dufour and E. d'Ocagne, Paris, 136 pp.
- Brusca, C., Brusca, G.J., 2002.** Invertebrates, Sinauer associates, Sunderland, MA, USA, 880 pp.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., 1993.** Trace fossils from a Carboniferous turbidite lake: Implications for the recognition of additional nonmarine ichnofacies. *Ichnos* 2, 237-258.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., 1995.** The paleoenvironmental and paleoecological significance of the lacustrine *Mermia* ichnofacies: an archetypical subaqueous nonmarine trace fossil assemblage. *Ichnos* 4, 151-161.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2011.** Ichnology-organism-substrate interactions in space and time. Cambridge University Press, 347 pp.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2013.** Ichnodiversity and ichnodisparity: significance and caveats. *Lethaia* 46 (3), 281-292.
- Buatois, L.A., Jalfin, G., Aceñolaza, F.G., 1997.** Permian non marine invertebrate trace fossils from southern Patagonia, Argentina, ichnologic signatures of substrate consolidation and colonization sequences. *J. Paleontol.* 71, 324-336.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Maples, C.G., Lanier, W.P., 1998.** Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: the Tonganoxie Sandstone, Buildex quarry, eastern Kansas, USA. *J. Paleontol.* 72, 152-180.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Fregenal-Martinez, M.A., Gibert, J.M. de, 2000.** Short-term colonization trace-fossil assemblages in a carbonate lacustrine konservat-lagerstätte (Las Hoyas fossil site, Lower Cretaceous, Cuenca, central Spain). *Facies* 43, 145-156.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Sylvester, Z., 2001.** A diverse deep marine ichnofauna from the Eocene Tarcau Sandstone of the Eastern Carpathians, Romania. *Ichnos* 8, 23-62.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Aceñolaza, F., 2002.** Trazas Fósiles, Señales de Comportamiento en el Registro Estratigráfico. Edición especial MEF n 2, 382 pp.
- Buatois, L.A., Gingras, M.K., MacEachern, J., Mángano, M.G., Zonneveld, J.-P., Pemberton, S.G., Netto, R.G., Martin, A.J., 2005.** Colonization of brackish-water systems through time: evidence from the trace-fossil record. *Palaios* 20, 321-347.
- Buatois, L.A., Wisshak, M., Wilson, M.A., Mángano, M.G., 2017.** Categories of architectural designs in trace fossils: a measure of ichnodisparity. *Earth-Sci. Rev.* 164, 102-181.
- Buckmann, J.O., 1994.** *Archaeonassa* Fenton and Fenton 1937 reviewed. *Ichnos* 3, 185-192.

Busson, G., 1970. Le Mésozoïque saharien. 2^{ème} partie: Essai de synthèse des données des sondages algéro-tunisiens. Publications du Centre de Recherches sur les Zones Arides (C.N.R.S), Paris, série : Géologie 11 (1 et 2), 810 pp.

Byers, C.W., 1982. Geological significance of marine biogenic sedimentary structures. In: McCall, P.L., Tevesz, M.J.S. (Eds.), Animal-Sediment relations. Topics in Geobiology 2, 221-256.

-C-

Caire, A., Mattauer, M., 1953a. Note préliminaire sur la nappe de glissement medjanienne du Tell algérien méridional. C. R. Ac. Sci. 237, 653-657.

Caire, A., Mattauer, M., 1953b. Le Miocène du sillon du Chéelif-Soummam et la mise en place des nappes sud-telliennes (Algérie). C. R. Ac. Sci. 237, 1735-1736.

Calembert, L., 1952. Massif culminant de l'Ouarsenis. XIX^{ème} Congr. Géol. Inter, Alger, 1-3.

Canavari, I., 1910. La fauna dei calcari marnosi da cemento della vicinanza di Frabiana. Palaeontol. Italica 16, 71 pp.

Caratini, C., 1970. Étude géologique de la région Chellala-Reibell (Algérie). Publ. Serv. Géol. Algérie, Alger, (Nouvelle Série) 40, 311 pp.

Carney, R.S., 1981. Bioturbation and biodeposition. In: Boucot, A.J. (Ed.), Principles of Marine Benthic Paleocology. Academic Press, New York, 463 pp.

Casier, J.G., 1982. Les ostracodes du Frasnien et de la base du Famennien de la coupe du Km 30 (Saoura, Sahara algérien). Bull. Soc. Belge Géol. 91, 195-207.

Casier, J.G., 1985. Les ostracodes de la partie supérieure de la Formation de Teferguenite (Givétien) et de la Formation de Marhouma (Givétien-Famennien) de la coupe du Km 30 (Saoura, Sahara algérien). Geobios 18, 833-846.

Cecca, F., 1998. Early Cretaceous (pre-Aptian) ammonites of the Mediterranean Tethys: palaeoecology and palaeobiogeography. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 138, 305-323

Chamberlain, C.K., 1971. Morphology and ethology of trace fossils from the Quachita Mountains, southeast Oklahoma. J. Paleontol. 45, 2-246.

Chamberlain, C.K., 1975. Trace fossils in DSDP cores of the Pacific. J. Paleontol. 49, 1974-1996.

Chamberlain, C.K., 1980. Synonymy, Ethology, and Environmental Implications of *Nereites* Group of Trace Fossils. AAPG Bulletin 64(5), 690.

Chamberlain, C.K., 2000. Prologue to the study of *Zoophycos*. Ichnol. Newslett. 22, 13-23.

Chamberlain, C.K., Clark, D.L., 1973. Trace fossils and conodonts as evidence for deep-water deposits in the Oquirrh Basin of Central Utah. J. Paleontol. 47(4), 663-682.

Cherif, A. 2009. Dynamique et biostratigraphie des alternances du Crétacé inférieur. Mémoire de Magister, Université d'Oran, 120 pp.

- Cherif, A., Benyoucef, M., Naimi M.N., Ferré, B., Zeghari, A., Frau, C., Berrabah, A., 2021.** Trace fossils from the Berriasian–Valanginian of the Ouarsenis Range (northwestern Algeria) and their paleoenvironmental implications. *J. Afr. Earth Sci.* 180,104219.
- Chikhaoui, M., 1974.** Les ignimbrites et les roches basiques du Précambrien supérieur des Monts d'Ougarta (Saoura). Thèse 3^{ème} Cycle, Alger, Tome 1, 114 pp.
- Clough, C.T., Barrow, G., Crampton, C.B., Maufe, H.B., Bailey, E.B., Anderson, E.M., 1910.** The geology of East Lothian, including parts of the counties of Edinburgh and Berwick (Explanation of sheet 33, with parts of 34 and 41). *Mem. Geol. Surv. U.K.* n° 33, 226 pp.
- Collomb, P., Donzeau, M. 1974.** Relation entre kink-bands décamétriques et fracture du socle dans l'Hercynien des Monts d'Ougarta (Sahara occidental, Algérie). *Tectonophysique* 24, 213-242.
- Company, M., 1987.** Los ammonites del Valanginiense del sector oriental de las Cordilleras Béticas (SE de Espana). Tesis Doctoral, Universidad de Granada, 294 pp.
- Conrad, J., Pareyn, C.L., Weyant, M., 1970.** Mise en évidence du Tournaisien inférieur dans la vallée de la Saoura (Sahara nord occidental) et conséquences paléogéographiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 271 (II), 900-903.
- Coquand, H., 1862.** Géologie et paléontologie de la région sud de la province de Constantine. Arnaud & Cie édition, Marseille, 341 pp.
- Cornet, A., 1952.** L'Atlas saharien Sud-Oranais. Publications du XIX^{ème} Congrès Géologique International-Alger, Monographies régionales, 1^{ère} série, 12, 1-51.
- Cornish, F.G., 1986.** The trace-fossil *Diplocraterion*; evidence of animal-sediment interactions in Cambrian tidal deposits. *Palaios* 5, 478-491.
- Crimes, T.P., 1975.** The stratigraphical significance of trace fossils. In: Frey, R.W. (Ed.), *The Study of Trace Fossils*. Springer-Verlag, New York, pp. 109-130.
- Crimes, T.P., 1987.** Trace fossils and correlation of late Precambrian and early Cambrian strata. *Geol. Mag.* 124 (2), 97-119.
- Crimes, T.P., 1992.** Changes in the trace fossil biota across the Proterozoic-Phanerozoic boundary: *J. Geol. Soc.* 149(4), 637-646.
- Crimes, T.P., Germs, G.J.B., 1982.** Trace fossils from the Nama Group (Precambrian Cambrian) of southwest Africa (Namibia). *J. Paleontol.* 56, 890-907.
- Crimes, T.P., Crossley, J.D., 1991.** A diverse ichnofauna from Silurian flysch of the Aberystwyth Grits Formation, Wales. *Geol. J.* 26, 27-64.
- Crimes, T.P., McCall, G.J.H., 1995.** A diverse ichnofauna from Eocene Miocene rocks of the Makran Range (S.E. Iran). *Ichnos* 3, 231-58.
- Crimes, T.P., Goldring, R., Homewood, P., Van Stuijvenberg, J., Winkler, W., 1981.** Trace fossil assemblages of deep-sea fan deposits, Gurnigel and Schlieren flysch (Cretaceous–Eocene), Switzerland. *Eclogae Geol. Helv.* 74, 953-995.

Crônier, C., Abbache, A., Khaldi, A.Y., Oudot, M., Maillet, S., Ouali Mehadji, A., 2016. Middle Devonian trilobites of the Saoura Valley, Algeria: insights into their biodiversity and Moroccan affinities. *Geol. Mag.* 155(4), 811-840.

Cummings, J.P., Hodgson, D.M., 2011. Assessing controls on the distribution of ichnotaxa in submarine fan environments, the Basque Basin, Northern Spain. *Sediment. Geol.* 239 (3-4), 162-187.

Curran, H.A., Frey, R.W., 1977. Pleistocene trace fossils from North Carolina (U.S.A.), and their Holocene analogues, 139-162. In: Crimes, T.P., Harper, J.C. (Eds.). *Trace Fossils 2. Geological Journal Special Issue 9.* Seel House Press, Liverpool.

Cutler, E.B., 1994. *The Sipuncula. Their systematics, Biology, and Evolution.* Cornell University Press, Ithaca, NY, 480 pp.

-D-

D'Alessandro, A., 1982. Processi tafonomici e distribuzione delle tracce fossili nel Flysch di Gorgolione (Appennino Meridionale). *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 87, 511-560.

Dalloni, M., 1914. Le néocomien bathyal dans l'Ouest de l'Algérie. *C. R. Ass. Sci., Paris*, 158, 13-83.

Dalloni, M., 1922. La géologie du pétrole et la recherche des gisements pétrolifères en Algérie. Alger, J. Carbonel,

Dalloni, M., 1936. Matériaux pour l'étude géologique du massif de l'Ouarsenis. *Bull. Soc. Géol. Algérie.* Alger. 2^{ème} série n° 13.

Dangeard, 1947. Sur les *Cancellophycus* de la Malière (Lias sup. du Bessin). *Bull. Soc. Linn. Normandie*, sér. 9(5), 20 pp.

Dashtgard, S.E., Venditti, J.G., Hill, P.R., Sisulak, C.F., Johnson, S.M., La Croix, A.D., 2012. Sedimentation across the tidal-fluvial transition in the lower Fraser River, Canada. *The Sedimentary Record (SEPM)* 10, 4-9.

Dawson, J.W., 1886. Notes on New Erian (Devonian) plants (for *L. austral* and *Spirophyton*). *Q. J. Geol. Soc. London* 37, 299-308.

De Carvalho, C.N., Viegas, P.A., Cachão, M., 2007. *Thalassinoides* and its producer: populations of *Mecochirus* buried within their burrow systems, Boca do Chapim Formation (Lower Cretaceous), Portugal. *Palaios* 22, 104-109.

Deleau, P., 1948. Le Djebel Nador. Etude stratigraphique sur les Monts de Chellala et aperçu sur l'hydrologie du Djebel Nador et des Monts de Chellala. *Bull. Serv. Cart. Géol. Algérie*, Alger, série 2, n°17, 124 pp.

Delfaud, J., Michaux, J., Neurdin-Trescart, J., Revert, J., 1973. Un modèle paléogéographique de la bordure méditerranéenne : évolution de la région Oranaise (Algérie occidentale) au Miocène supérieur; conséquences stratigraphiques. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.* 64 (1-2), 219-241.

Delteil, J., 1974. Tectonique de la chaîne alpine en Algérie d'après l'étude du Tell oriental (Monts de la Mina, Beni Chougrane, Dahra). Thèse de Doctorat d'état, Université de Nice, 249 pp.

Devera, J.A., 1989. Ichnofossil assemblages and associated lithofacies of the lower Pennsylvanian (Caseyville and Tradewater Formations), southern Illinois. In: Cobb, J.C., coord (Ed.), *Geology of the Lower Pennsylvanian in Kentucky, Indiana, and Illinois*. Illinois Geological Survey. Illinois Basin Studies 1, 57-83.

Dewey, J.F., Pitman, W.C., Ryan, W.B.F., Bonnin, J., 1973. Plate tectonics and the evolution of the alpine system. *Geol. Soc. Am. Bull.* 84, 3137-3180.

Donovan, S.K., Fearnhead, F.E., Clarkson, E.N.K., 2009. The ichnofossils *Gordia* Emmons and *Chondrites* von Sternberg from the Deerhope Formation, North Esk Inlier (Silurian, Llandoverly). *Scot. J. Geol.* 45 (1), 83-87.

Dorador, J., Wetzel, A., Rodríguez-Tovar, F.J., 2016. *Zoophycos* in deep-sea sediments indicates high and seasonal primary productivity: Ichnology as a proxy in palaeoceanography during glacial–interglacial variations. *Terra Nova* 28, 323-328.

Dorador, J., Rodríguez-Tovar, F.J., Mena, A., Francés, G., 2019. Lateral variability of ichnological content in muddy contourites: Weak bottom currents affecting organisms' behavior. *Sci. Rep.* 9, 17713.

Dott JR., R.H., Bourgeois, J., 1982. Hummocky stratification: significance of its variable bedding sequences. *Geol. Soc. Am. Bull.* 93, 663-680.

Douihassni, M., 1976. Etude géologique de la région d'Aïn Ouarka–Boussemghoun (partie centrale des Monts des Ksour). Stratigraphie et analyse structurale. Thèse 3^{ème} cycle, Université d'Oran, 272 pp.

Douvillé, H., 1907. Perforation d'Annélides. *Bull. Soc. Géol. France* 4(7), 36 pp.

Duke, W.L., Arnott, R.W.C., Cheel, R.J., 1991. Shelf sandstones and hummocky cross stratification: New insight on a stormy debate. *Geology* 19, 625-628.

Dumortier, E., 1859. Réunion extraordinaire à Lyon. *Bull. Soc. Géol. France* 16, 1055-1075.

Dumortier, E., 1861. Note sur les Calcaires à Fucoïdes, base de l'Oolithe inférieur dans le bassin du Rhône (séance du 20 Main 1861). *Bull. Soc. Géol. France* 2^{ème} série, 17, 579-587.

Dunham, R.J., 1962. Classification of carbonate rocks according to their depositional texture. In: Ham, W.E. (Ed.), *Classification of Carbonate Rocks*, vol. 1. The American Association of Petroleum Geologists, Memoir, pp. 108-121.

-E-

Ehrenberg, K., 1938. Bauten von Decapoden (*Callinassa* sp.) aus dem Miozän (Burdigal) von Burgschleinitz bei Eggenburg im Gau Nieder-Donau (Niederösterreich). *Paläontol. Z.* 20, 263-284.

Ehrenberg, K., 1944. Ergänzende Bemerkungen zu den seinerzeit aus dem Miozän von Burgschleinitz beschriebenen Gangkernen und Bauten dekapoder Krebse. *Paläontol. Z.* 23, 345-359.

- Eisenack, A., 1934.** Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs III. Und neue Mikrofossilien des böhmischen silurs. *Paläontol. Z.* 16, 52-76.
- Ekdale, A.A., 1977.** Abyssal trace fossils in worldwide Deep-Sea Drilling Project. In: Crimes, T.P., Harper, J.C. (Eds.), *Trace fossils 2*. *Geol. J.* 9, 139-182.
- Ekdale, A.A., 1980.** Trace fossils in Deep Sea Drilling Project Leg 58 cores. In: de Vries Klein, G., Kobyashi, K. (Eds.), *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project 58*, 601-605.
- Ekdale, A.A., 1985.** Paleoecology of the marine endobenthos. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 50, 63-81.
- Ekdale, A.A., 1992.** Muckraking and mudslinging: the joys of deposit feeding. In: Maples, C.G., West, R.R. (Eds.), *Trace Fossils. Paleontological Society Short Course Notes 5*, 145-171.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G., 1983.** Trace fossils and ichnofabric in the Kjølby Gaard Marl, Upper Cretaceous, Denmark. *Bull. Geol. Soc. Denmark* 31, 107-119.
- Ekdale, A.A., Mason, T.R., 1988.** Characteristic trace-fossil associations in oxygen-poor sedimentary environments. *Geology* 16, 720-723.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G., 1991.** Analysis of composite ichnofabric: an example in Uppermost Cretaceous Chalk of Denmark. *Palaios*, 6, 232-249.
- Ekdale, A.A., Lewis, D.W., 1991.** The New Zealand *Zoophycos* revisited: Morphology, Ethology, and Paleoecology. *Ichnos* 1(3), 183-194.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G., Pemberton, S.G., 1984.** *Ichnology. The use of Trace Fossils in Sedimentology and Stratigraphy.* Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course Notes, 15, 317 pp.
- Ellenor, D.W., 1970.** The occurrence of the trace fossil *Zoophycos* in the middle Devonian of northeastern New South Wales, Australia. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 7(1), 69-78.
- Elliott, R.E., 1985.** An interpretation of the trace fossil *Cochlichnus kochi* (Ludwig) from the East Pennine Coalfield of Britain. *Proc. Yorks. Geol. Soc.* 45, 183-187.
- Elmi, S., 1978.** Polarité tectono-sédimentaire pendant l'effritement des marges septentrionales du bâti africain au cours du Mésozoïque (Maghreb). *Ann. Soc. Géol. Nord* 4, 315-323.
- Elmi, S., Benest, M., 1978.** Les « Argiles de Saïda », faciès flyschöide du Callovo-Oxfordien du sillon tlemcénien (Ouest algérien) : stratonomie, environnement, interprétation et évolution paléogéographique. Livre jubilaire Jacques Flandrin. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, (Hors-Série 4), 203-261.
- Elmi, S., Atrops, F., Mangold, C., 1974.** Les zones d'ammonites du Domérien, Callovien de l'Algérie occidentale. 1^{ère} partie Domérien-Toarcién. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, n°61, pp. 83.
- El-Sabbagh, A., El-Hedeny, M., Al Farraj, S., 2017.** *Thalassinoides* in the Middle Miocene succession at Siwa Oasis, northwestern Egypt. *Proc. Geol. Assoc.* 128, 222-233.

Embry, A.F., Klovan, J.E., 1971. A late Devonian reef tract on North-eastern Banks Island, N.W.T. Bull. Can. Petrol. Geol. 19, 730-781.

Emmons, E., 1844. The Taconic System based on observations in New York, Massachusetts, Maine, Vermont, and Rhode-Island. Albany (Carroll and Cook) 63.

-F-

Fabre, J., 1976. Introduction à la géologie du Sahara algérien. Société nationale d'édition et diffusion, Alger, 422 pp.

Fabre, J., 2005. Géologie du Sahara Occidental et Central. Tervuren African Geosciences Collection vol. 108. Musée royal de l'Afrique centrale 572 pp.

Fedonkin, M.A., 1988. Paleoichnology of the Precambrian-Cambrian transition in the Russian platform and Siberia. N. Y. State Mus. Bull. 463, 12.

Fei, A.W., 2000. Trace fossil assemblages and palaeoenvironment of Middle Ordovician Gongwusu Formation, Zhouzishan, Inner Mongolia. Geoscience 14, 366-372.

Fenton, C.L., Fenton, M.A., 1937a. *Archaeonassa*: Cambrian snail trails and burrows. Am. Midl. Nat. 18, 454-458.

Fenton, C.L., Fenton, M.A., 1937b. Burrows and trails from Pennsylvanian rocks of Texas. Am. Midl. Nat. 18, 1079-1084.

Ferguson, L., 1965. A note on the emplacement of sediment in the trace fossil *Chondrites*. Proc. Geol. Soc. London 1622, 79-82.

Fernández, D.E., Pazos, P.J., Aguirre-Urreta, M.B., 2010. *Protovirgularia dichotoma Protovirgularia rugosa*: An Example of a Compound Trace Fossil from the Lower Cretaceous (Agrido Formation) of the Neuquén Basin, Argentina. Ichnos 17, 40-47.

Ficheur, E., 1900. Le Crétacé inférieur dans le massif des Matmatas (Alger). Bull. Soc. Géol. France, 3(28), 590-596.

Fielding, C.R., Bann, K.L., MacEachern, J.A., Tye, S.C., Jones, B.G., 2006. Cyclicity in the nearshore marine to coastal, Lower Permian, Pebbley Beach Formation, southern Sydney Basin, Australia: a record of sea-level fluctuations at the close of the Late Palaeozoic Gondwanan ice age. Sedimentology 53, 435-463.

Fillion, D., Pickerill, R.K., 1984. Systematic ichnology of the Middle Ordovician Trenton Group, St. Lawrence Lowland, eastern Canada. Marit. Sediments Atl. Geol. 20, 1-41.

Fillion, D., Pickerill, R.K., 1990. Ichnology of the Upper Cambrian? to Lower Ordovician Bell Island and Wabana groups of eastern New found land, Canada. Palaeontogr. Can. 7, 1-119.

Fischer-Ooster, C.V., 1858. Die fossilen Fucoiden der Schweizer Alpen, nebst Erörterungen über deren geologisches Alter. Huber, Bern 72 pp.

Flamand, G.B.M., 1911. Recherches géologiques et géographiques sur le haut-pays de l'Oranie (Algérie et territoires du Sud). Thèse ès-Sciences, Lyon, n°47 (Rey, A., ed.), 1001 pp.

Frech, F., 1889. Über das rheinische Unterdevon und die Stellung des "Hercyn". Z. Dtsch. Geol. Ges. 41, 175-287.

- Frey, R.W., 1978.** Behavioral and ecological implications of trace fossils. In: Basan, P.B. (Ed.), Trace fossil concepts. S.E.P.M. Short Course 5, 49-76.
- Frey, R.W., 1990.** Trace fossils and hummocky cross-stratification, Upper Cretaceous of Utah. *Palaios* 5, 203-218.
- Frey, R.W., Seilacher, A., 1980.** Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia* 13, 183-207.
- Frey, R.W., Pemberton, S.G., 1984.** Trace fossils facies models. In: Walker, R.G. (Ed.), *Facies Models*. Geoscience Canada Series, pp. 189-207.
- Frey, R.W., Pemberton, S.G., 1985.** Biogenic structures in outcrops and cores. I. Approaches to ichnology. *Bull. Can. Petrol. Geol.* 33, 72-115.
- Frey, R.W., Pemberton, S.G., 1987.** The *Psilonichnus* ichnocoenose, and its relationship to adjacent marine and nonmarine ichnocoenoses along the Georgia coast. *Bull. Can. Pet. Geol.* 35, 333-357.
- Frey, R.W., Goldring, R., 1992.** Marine event beds and recolonization surfaces as revealed by trace fossil analysis. *Geol. Mag.* 129, 325-335.
- Frey, R.W., Howard, J.D., Fames, D., Pryor, W.A., 1978.** *Ophiomorpha*: Its morphologic, taxonomic, and environmental significance. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 14, 199-229.
- Frey, R.W., Curran, H.A., Pemberton, S.G., 1984.** Tracemaking activities of crabs and their environmental significance; the ichnogenus *Psilonichnus*. *J. Paleontol.* 58, 333-350.
- Fu, S., 1991.** Funktion, Verhalten und Einteilung fucoider und lophocteniider Lebenspuren. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 135, 1-79.
- Fu, S., Werner, F., 1995.** Is *Zoophycos* a feeding trace? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 195, 37-47.
- Fuchs, M., 1988.** Über einen Neufund von Arthropodenfährten in elsterkalzeitlichen Bänderschluffen des Raumes Fürstenwalde/Spree. *Fundgrube* 24, 52-54.
- Fuchs, T., 1893.** Beiträge zur Kenntnis des *Spirophyton* und Focoiden. *Sber. Akad. Wiss. Wien, Abt. 11a Mathematik* 102, 552-570.
- Fuchs, T., 1895.** Studien über Fucoiden und Hieroglyphen. *Akademie der Wissenschaften zu Wien, Denkschriften* 62, 369-448.
- Fürsich, F.T., 1973.** A revision of the trace fossils *Spongiomorpha*, *Ophiomorpha* and *Thalassinoides*. *Neues Jahrbuch für Geologie, und Paläontologie, Monatshefte* 1973, 719-735.
- Fürsich, F.T., 1974a.** Ichnogenus *Rhizocorallium*. *Paläontol. Z.* 48, 16-28.
- Fürsich, F.T., 1974b.** On *Diplocraterion* Torell 1870 and the significance of morphological features in vertical, spreitenbearing, U-shaped trace fossils. *J. Paleontol.* 48, 952-962.
- Fürsich, F.T., Oschmann, W., 1993.** Shell beds as tools in basin analysis: the Jurassic of Kachchh, western India. *J. Geol. Soc.* 150, 169-185.

Fürsich, F.T., Taheri, J., Wilmsen, M., 2007. New occurrences of the trace fossil *Paleodictyon* in shallow marine environments: examples from the Triassic–Jurassic of Iran. *Palaios* 22, 408-416.

Fürsich, F.T., Pandey, D.K., Alberti, M., 2017. Behavioural variants of the trace fossil *Gyrochorte*. *Zitteliana* 89, 13-21.

Fürsich, F.T., Uchman, A., Alberti, M., Pandey, K.D., 2018. Trace fossils of an amalgamated storm-bed succession from the Jurassic of the Kachchh Basin, India: the significance of time-averaging in ichnology. *J. Palaeogeogr.* 7, 14-31.

-G-

Gaigalas, A., Uchman, A., 2004. Trace fossils from the Upper Pleistocene varved clays S of Kaunas, Lithuania. *Geologija* 45, 16-26.

Gaillard, C., 1991. Recent organism traces and ichnofacies on the deep-sea floor of New Caledonia, southwestern Pacific. *Palaios* 6, 302-315.

Gaillard, C., Olivero, D., 1993. Interprétation paléoécologique nouvelle de *Zoophycos* Massalongo, 1855. *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. II* 316, 823-830.

Gaillard, C., Racheboeuf, P.R., 2006. Trace fossils from nearshore to offshore environments: Lower Devonian of Bolivia. *J. Paleontol.* 80, 1205-1226.

Gaillard, C., Hennebert, M., Olivero, D., 1999. Lower Carboniferous *Zoophycos* from the Tournai area (Belgium): environmental and ethologic significance. *Geobios* 32 (4), 513-524.

Garcia-Ramos, J.C.M., 1976. Morfología de trazos fosiles en dos afloramientos de “Arenisca de Naranco” (Devonico Medio) de Asturias (NW. de Espana). *Trabajos de Geologia Universidad de Oviedo* 8, 131-171.

Gastaldi, B., 1866. Intoro ad alcuni fossili del Piemonte e della Toscana. Breve nota. Stamperia Reale, Torino, 46 pp.

Gautier, E.F., 1902. Sur les terrains paléozoïques de l’Oued Saoura et du Gourara. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 135(23), 1071-1073.

Genise, J.F., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Laza, J., Verde, M., 2000. Insect trace fossil associations in paleosols: The *Coprinsphaera* ichnofacies. *Palaios* 15, 33-48.

Genise, J.F., Melchor R.N., Bellosi, E.S., Verde, M., 2010. Invertebrate and Vertebrate Trace Fossils from Continental Carbonates. In: Alonso-Zarza, A.M., Tanner, L. (Eds.), *Carbonates in Continental Settings: Facies, Environments, and Processes*. *Developments in Sedimentology* 61, 319-369.

Ghienne, J.F., Boumendjel, K., Paris, F., Videt, B., Racheboeuf, P., Salem, H.A., 2007. The Cambrian–Ordovician succession in the Ougarta Range (western Algeria, North Africa) and interference of the Late Ordovician glaciation on the development of the Lower Palaeozoic transgression on northern Gondwana. *Bull. Geosci.* 82, 183-214.

Giannetti, A., 2010. Influence of climate, sea-level changes and tectonics on ichnoassemblages distribution in a carbonate-dominated, deep marine environment (Upper Paleocene, Zumaya section). *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.* 285, 104-118.

- Gibert de, J.M., Benner, J.S., 2002.** The trace fossil *Gyrochorte*: ethology and paleoecology. Rev. Esp. Palaontol. 17 (1), 1-12.
- Gibert, J.M. de, Fregenal-Martínez, M.A., Buatois, L.A, Mángano, M.G., 2000.** Trace fossils and their palaeoecological significance in Lower Cretaceous lacustrine conservation deposits, El Montsec, Spain. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 156, 89-101.
- Gibert, J.M. de, Domènech, R., Martinell, J., 2007.** Bioerosion in shell beds from the Pliocene Roussillon Basin, France: implications for the (macro) bioerosion ichnofacies model. Acta Palaeontol. Pol. 52, 783-798.
- Girotti, O., 1970.** *Echinospira pauciradiata* g.n. sp. n., ichnofossil from the Serravallian-Tortonian of Ascoli Piceno (Central Italy). Geol. Romana IX, 59-62.
- Glangeaud, L., 1951.** Interprétation tectonophysique des caractères structuraux et paléogéographique de la méditerranée occidentale. Bull. Soc. Géol. France, 6, 735-276.
- Gluszek, A., 1995.** Invertebrate trace fossils in the continental deposits of an Upper Carboniferous coal-bearing succession, Upper Silesia, Poland. Studia Geologica Polonica 108, 171-202.
- Gluszek, A., 1998.** Trace fossils from Late Carboniferous storm deposits, Upper Silesia Coal Basin, Poland. Acta Palaeontol. Pol. 43, 517-546.
- Göddertz, B., 1987.** Devonische Goniatiten aus SW Algerien und ihre stratigraphische Einordnung in die Conodoten-Abfolge. Palaeontographica Abteilung A 197, 127-220.
- Goldfuss, A., 1843.** Systematische Übersichte der Trilobiten und Beschreibung einiger neue Arten derselben. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie, und Petrefaktenkunde 537-67.
- Goldring, R., 1962.** The trace fossils of the Baggy Beds (Upper Devonian) of North Devon, England. Paläontol. Z. 36, 232-251.
- Gong, Y., Droser, M.L., 2001.** Periodic anoxic shelf in the Early-Middle Ordovician transition: ichnosedimentologic evidence from west-central Utah, USA. Sci. China Earth Sci. 44, 979-989.
- Gong, Y.M., Shi, G.R., Weldon, E.A., Du, Y.S., Xu, R., 2008.** Pyrite framboids interpreted as microbial colonies within the Permian *Zoophycos* spreiten from southeastern Australia. Geol. Mag. 145, 95-103.
- Gottis, M., 1967.** Sur l'origine mécanique des *Cancellophycus* et sur diverses structures voisines de la schistosité en rapport avec le tassement des sédiments. Actes Soc. Linn. Bordeaux, t. 104, série B. n°8, 3-9.
- Gourinard, Y., 1949.** Géologie des gorges de l'Oued Fodda. (inédit).
- Gourinard, Y., 1952.** Elément de technologie des barrages algériens et de quelques ouvrages annexes : le barrage de l'Oued Fodda. XIX^{ème} Congrès géologique International., T.I., Etude géologique, pp. 155-173.

Guardia, P., 1975. Géodynamique de la marge alpine du continent africain de l'Oranie Nord-occidentale (Algérie), relation structurale et paléogéographique entre Rif externe et Tell de l'avant pays atlasique. Thèse de Doctorat des sciences naturelles, Université de Nice, 289 pp.

Gupta, A., 1993. Hummocky cross-stratification-its controversies-recent development: an overview. *Quart. J. Geol. Assoc.* 1, 11-25.

Gupta, A., 1998. Primordial storms: an overview of depositional environments in Mid-Late Proterozoic platforms of India. *Gondwana Res.* 1, 291-298.

-H-

Hakes, W.G., 1976. Trace fossils and depositional environment of four clastic units, Upper Pennsylvanian megacyclothems, northeast Kansas: University of Kansas Paleontological Contributions 63, 1-46.

Halimi, I., 2012. Aspect sédimentologique des Calcaires noduleux rouges (Oxfordien moy-Oxfordien sup.) de la coupe du Koudiat Aïn El Hadjela (Grand Pic de l'Ouarsenis). Mémoire d'Ingénieur d'Etat, Université d'Oran, 50 pp.

Hall, J., 1847. Palaeontology of New York. State of New York. Van Benthuysen. Albany, 1, 338 pp.

Hall, J., 1852. Paleontology of New York. Vol. 2. Containing Descriptions of the Organic Remains of the Lower Division of the New York System (Equivalent in Part to the Middle Silurian Rocks of Europe). Van Benthuysen. Albany. 362 pp.

Hall, J., 1863. Observations upon some spiral growing fucoidal remains of the Paleozoic rocks of New York. In New York Cabinet, 16th Annual Report, pp. 76-83.

Hallam, A., 1970. *Gyrochorte* and other trace fossils in the Forest Marble (Bathonian) of Dorset, England. In: Crimes, T.P., Harper, J.C. (Eds.), Trace Fossils 3. Geological Journal Special Issue, pp. 189-200.

Hammersburg, S.R., Hasiotis, S.T., Robison, R.A., 2018. Ichnotaxonomy of the Cambrian Spence Shale Member of the Langston Formation, Wellsville Mountains, Northern Utah, USA. *Paleontological Contributions* 20, 1-66.

Han, Y., Pickerill, R.K., 1994. Taxonomic reassessment of *Protovirgularia* M'Coy 1850 with new examples from the Palaeozoic of New Brunswick, eastern Canada. *Ichnos* 3, 203-212.

Hantzpergue, P., Branger, P., 1992. L'ichnogenre *Paleodictyon* dans les dépôts néritiques de l'Oxfordien supérieur nord-aquitain (France). *Geobios* 25 (2), 195-205.

Häntzschel, W., 1960. Spreitenbauten (*Zoophycos* Massal.) im Septarienton Nordwest-Deutschlands. *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg* 29, 95-100.

Häntzschel, W., 1962. Trace fossils and problematica. In: Moore, R.C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, second ed. Geological Society of America and University of Kansas Press, Part W. Miscellaneous, New York & Lawrence, Kansas, pp. W177-W245.

Häntzschel, W., 1975. Trace fossils and problematica. In: Teichert, C. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part W, Miscellaneous, Supplement I. Geological Society of America University. Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas 269 pp.

Häntzschel, W., Reineck, H.E., 1968. Fazies-Untersuchungen im Hettangium von Helmstedt (Niedersachsen): Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg. Heft 37, 5-39.

Hasiotis, S.T., 2002. Continental Trace Fossils. SEPM Short Course 51, Tulsa, Oklahoma, pp. 132.

Hebib, H., 2014. La limite Tortono-Messinienne dans la marge Nord du Bassin du Bas Chéelif. Précisions biostratigraphiques et évolution des assemblages de foraminifères benthiques. Thèse de Doctorat, Université d'Oran, 258 pp.

Heer, O., 1865. Die Unwelt der Schweiz. F. Schulthess. Zürich. 622 pp.

Heer, O., 1877. Flora fossilis Helvetiae. Die Vorweltliche Flora der Schweiz. Verlag J. Wurster and Co., Zürich, 182 pp.

Heim, A., 1922. Geologie der Schweiz. band II. Die schweizer Alpen (zweite hälfte). Leipzig, Chr. Herm. Tauchnitz.

Heinberg, C., 1973. The internal structure of the trace fossils *Gyrochorte* and *Curvolithus*. *Lethaia* 6, 227-238.

Hertweck, G., Wehrmann, A., Liebezeit, G., 2007. Bioturbation structures of polychaetes in modern shallow marine environments and their analogues to *Chondrites* group traces. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 245, 382-389.

Hisinger, W., 1837. *Lethaea svecica seu petrificata Sveciae, iconibus et characteribus illustrata.* Norstedt & Söner (Holmiae, Stockholm), 124 pp.

Hitchcock, E., 1858. *Ichonology of New England: A Report on the Sandstone of the Connecticut Valley, Especially its Fossil Footmarks.* W. White, Boston, 220 pp.

Höck, V., Úlãczka, A., Uchman, A., 2006. New biostratigraphic and palaeoenvironmental data on metamorphosed limestones from the northern margin of the Tauern Window (Eastern Alps, Austria). 99, 42-56.

Honjo, S., 1982. Seasonality and interaction of biogenic and lithogenic particulate flux at the Panama Basin. *Science* 218, 883-884.

Horodyski, R.S., Brett, C.E., Sedorko, D., Bosetti, E.P., Scheffler, S.M., Ghilardi, R.P., Iannuzzi, R., 2019. Storm-related taphofacies and paleoenvironments of Malvinokaffric assemblages from the Lower/Middle Devonian in southwestern Gondwana. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 514, 706-722.

Hunt, A.P., Lucas, S.G., 2007. Tetrapod ichnofacies: a new paradigm. *Ichnos* 14, 59-68.

Hutton, F.W., 1873. *Catalogue of the Tertiary Mollusca and Echinodermata of New Zealand.* Government Printer, Wellington.

-J-

Jach, R., Reháková, D., 2019. Middle to Late Jurassic carbonate-biosiliceous sedimentation and palaeoenvironment in the Tethyan Facies Domain, Křižna Nappe, Tatra Mts, Western Carpathians. *Ann. Soc. Geol. Pol.* 89, 1-46.

James, U.P., 1879. Description of new species of fossils and remarks on some others, from the Lower and Upper Silurian rocks of Ohio. *The Paleontologist* 3, 17-24.

Jensen, S., Droser, M.L., Gehling, J.G., 2006. A critical look at the Ediacaran trace fossil record. In: Xiao, S., Kaufman, A.J. (Ed.), *Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology*. Springer Netherlands, Amsterdam, pp. 115-157.

Jumars, P.A., Mayer, L.M., Deming, J.W., Baross, J.A., Wheatcroft, R.A., 1990. Deep-sea deposit-feeding strategies suggested by environmental and feeding constraints. *Philos. Trans. R. Soc. London A331*, 85-101.

-K-

Kacemi, A., 2013. Evolution lithostructurale des Monts des Ksour (Atlas Saharien, Algérie) au cours du Trias et du Jurassique : Géodynamique, Typologie du bassin et Télédétection. Thèse Doctorat ès Sciences Univ. Tlemcen, 229 pp.

Karpoﬀ, R., 1950. Le Jurassique supérieur au SW du Djebel Nador de Trezel (Département d'Oran). *C. R. Som. Soc. Géol. Fr. Paris*, fascicule 13, 235-237.

Kayser, F.H.E., 1872. Neue Fossilien aus dem rheinischen Devon. *Deutsch. Geol. Gesell. Zeitschr.* 24, 691-700.

Kazi-Tani, N., 1986. Evolution géodynamique de la bordure Nord-africaine : le domaine intraplaque nord algerien. Approche mégaséquentielle. Thèse Doctorat d'Etat, Univ. de Pau. 2 tomes, 871 pp.

Keighley, D.G., Pickerill, R.K., 1995. The ichnotaxa *Palaeophycus* and *Planolites*: historical perspectives and recommendations. *Ichnos* 3, 301-309.

Keighley, D.G., Pickerill, R.K., 1997. Systematic ichnology of the Mabou and Cumberland groups (Carboniferous) of western Cape Breton Island, eastern Canada, 1. Burrows, pits, trails, and coprolites. *Atl. Geol.* 33, 181-215.

Kern, J.P., Warme, J.E., 1974. Trace fossils and bathymetry of the Upper Cretaceous Point Loma Formation San Diego, California. *Geol. Soc. America Bull.* 85, 893-900.

Khaldi, A., Crônier, C., Hainaut, G., Abbache, A., Ouali Mehadji, A., 2015. A trilobite faunule from the Lower Devonian of the Saoura Valley, Algeria: biodiversity, morphological variability and palaeobiogeographical affinities. *Geol. Mag.* 153, 357-87.

Kikuchi, K., 2018. The occurrence of *Paleodictyon* in shallow-marine deposits of the Upper Cretaceous Mikasa Formation, Hokkaido Island, northern Japan: Implications for spatiotemporal variation of the *Nereites* ichnofacies. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 503, 81-89.

Kim, J.Y., Kim, K.-S., Pickerill, R.K., 2002. Cretaceous nonmarine trace fossils from the Hasandong and Jinju formations of the Namhae area, Kyongsangnamdo, Southeast Korea. *Ichnos* 9, 41-60.

Kireche, O., 1993. Evolution géodynamique de la marge tellienne des Maghrébides d'après l'étude du domaine parautochtone schistosé (massifs du Chéelif, d'Oranie, BouMaâd, des Babors et des Bibans). Thèse de Doctorat, Université d'Alger, 316 pp.

Knaust, D., 2004. The oldest Mesozoic nearshore *Zoophycos*: evidence from the German Triassic. *Lethaia* 37, 297-306.

Knaust, D., 2009a. Complex behavioural pattern as an aid to identify the producer of *Zoophycos* from the Middle Permian of Oman. *Lethaia* 42, 146-154.

Knaust, D., 2009b. Ichnology as a tool in carbonate reservoir characterization: a case study from the Permian-Triassic Khuff Formation in the Middle East. *GeoArabia* 14, 17-38.

Knaust, D., 2013. The ichnogenus *Rhizocorallium*: classification, trace makers, palaeoenvironments and evolution. *Earth Sci. Rev.* 126, 1-47.

Knaust, D., 2017. Atlas of Trace Fossils in Well Core: Appearance, Taxonomy and Interpretation. Springer International Publishing, Berlin, New York, 206 pp.

Kotake, N., 1989. Paleocology of the *Zoophycos* producers. *Lethaia* 22, 327-341.

Kotake, N., 1991. Non-selective surface deposit feeding by the *Zoophycos* producers. *Lethaia* 24, 379-385.

Kotake, N., 1992. Deep-sea echinurans: possible producers of *Zoophycos*. *Lethaia* 25, 311-316.

Kotake, N., 1994. Population paleocology of the *Zoophycos*-producing animal. *Palaios* 9, 84-91.

Kotake, N., 2014. Changes in lifestyle and habitat of *Zoophycos*-producing animals related to evolution of phytoplankton during the Late Mesozoic: geological evidence for the 'benthic-pelagic coupling model'. *Lethaia* 47, 165-175.

Kouwenhovent, T.J., Hilgen, F.J., Wan Der Zwaan, G.J., 2003. Late Tortonian-early Messinian stepwise disruption of the Mediterranean-Atlantic connections: constraints from benthic foraminiferal and geochemical data. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 198, 303-319.

Kouwenhovent, T.J., Morigi, C., Negri, A., Giunta, S., Krijgsman, W., Rouchy, J.M., 2006. Palaeoenvironmental evolution of the eastern mediterranean during the messinian: constraints from integrated microfossil data of the pissouri basin (Cyprus). *Mar. Micropaleontol.* 60, 17-44.

Książkiewicz, M., 1968. Oniektórych problematykach zfliszu Karpatpolskich, Część III. (On some problematic organic traces from the Flysch of the Polish Carpathians. Part 3). *Rocz. Pol. Tow. Geol.* 38, 3-17.

Książkiewicz, M., 1977. Trace fossils in the Flysch of the Polish Carpathians. *Palaeontol. Pol.* 36, 1-208.

Kues, B.S., 2005. The trace fossil *Zoophycos* in the Sandia Formation of north-central New Mexico. *New Mex. Geol.* 27, 70-71.

-L-

Laffite, R., 1939. Les plissements post-nummulitiques dans l'Atlas Saharien. *Bull. Soc. Géol. France*, 5(9), 135-139.

- Lasnier, J., 1965.** Contribution à l'étude stratigraphique et micropaléontologique du Jurassique des Hautes Plaines Algériennes (Aïn Sefra, Mechria Nador, Hodna). Thèse 3^{ème} cycle, Paris, 169 pp.
- Le Maître, D., 1952.** La faune du Dévonien inférieur et moyen de la Saoura et des abords de l'Erg el Djemel (Sud oranais). Mémoire de la Carte géologique de l'Algérie 12, 1-170.
- Le Mesle, G., 1890.** Sur la découverte de nouveaux gisements jurassiques en Algérie. Bull. Soc. Géol. France, 3^{ème} série, XVIII, pp. 558-559.
- Lebesconte, P., 1886.** Constitution générale du Massif breton, comparée à celle du Finistère. Bull. Soc. Géol. France 14(3), 776 pp.
- Legrand, R., 1948.** Observations à propos des *Spirophyton* du Tournaisien. Bull. Soc. Belge Géol. Pal. Hydr. t. 57, pp. 397-406.
- Lesquereux, L., 1886.** On fucoids in the Coal-formation of North America. Trans. Amer. Philos. Soc. vol. 13, 313 pp. New York.
- Lessertisseur, J., 1955.** Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. Mém. Soc. Géol. France, Nouvelle série (t. XXXIV), fasc. 4, Mém. n° 74, 150 pp.
- Lewis, D.W., 1970.** The New Zealand *Zoophycos*. New Zealand J. Geol. Geophys. 13, 295-315.
- Li, F., Zhang, H., Jing, X., Cheng, X., 2017.** Paleoenvironmental analysis of the ichnogenus *Zoophycos* in the Lower Devonian tempestite sediments of the Longmenshan area, Sichuan, China. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 465(1), 156-167.
- Lima, J.H.D., Netto, R.G., 2012.** Trace fossils from the Permian Teresina Formation at Cerro Caveiras (S Brazil). Rev. Bras. Palaontol. 15, 5-22.
- Locklair, R.E., Savrda, C.E., 1998.** Ichnology of rhythmically bedded Demopolis chalk (Upper Cretaceous Alabama): implications for paleoenvironment, depositional cycle origins, and tracemaker behavior. Palaios 13, 423-438.
- Lockley, M.G., 2007.** A tale of two ichnologies: The different goals and potentials of Invertebrate and Vertebrate (Tetrapod) Ichnotaxonomy and how they relate to Ichnofacies analysis. Ichnos 14, 39-58.
- Lockley, M.G., Hunt, A.P., Meyer, C.A., 1994.** Vertebrate tracks and the ichnofacies concept: Implications for palaeoecology and palichnostratigraphy. In: Donovan, S.K., Chichester, U.K. (Eds.), *The Palaeobiology of Trace Fossils*. John Wiley & Sons, pp. 241-268.
- Löwemark, L., 2012.** Ethological analysis of the trace fossil *Zoophycos*: hints from the Arctic Ocean. Lethaia 45, 290-298.
- Löwemark, L., 2015.** Testing ethological hypotheses of the trace fossil *Zoophycos* based on Quaternary material from the Greenland and Norwegian Seas. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 425, 1-13.

Löwemark, L., Schäfer, P., 2003. Ethological implications from a detailed X-ray radiograph and ¹⁴C study of the modern deep-sea *Zoophycos*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 192, 101-121.

Löwemark, L., Lin, I.T., Wang, C.H., Huh, C.A., Wei, K.Y., Chen, C.W., 2004. Ethology of the *Zoophycos*-producer: arguments against the gardening model from $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ evidences of the spreiten material. *TAO* 15, 713-725.

Löwemark, L., Lin, I.T., Wang, C.H., Schönfeld, J., 2007. A test of the Gardening Hypothesis for the trace fossil *Zoophycos*. In: Bromley, R., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Genise, J., Melchor, R. (Eds.), *Sediment–Organism Interactions: A Multifaceted Ichnology* 88. Society for Sedimentary Geology, Special Publication, pp. 79-86.

Lucas, G., 1938. Les *Cancellophycus* du Jurassique sont des Alcyonnaires. *C. R. Acad. Sci. Paris* t. 26, 1941 pp.

Lucas, G., 1950. Précisions sur les *Cancellophycus* du Jurassique. *C. R. Acad. Sci. Paris* t. 230, pp 1297-1299.

Lucas, G., 1952. Bordure Nord des Hautes Plaines dans l'Algérie occidentale. Primaire. Jurassique. Analyse structurale. Monographie Régional. XIVème Congrès Géologique International. Alger, Algérie, série 1 (21), 139.

Lucas, S.G., Lerner, A.J., 2005. Lower Pennsylvanian invertebrate ichnofossils from the Union Chapel Mine, Alabama: a preliminary assessment. In: Buta, R.J., Rindsberg, A.K., Kopaska-Merkel, D.C. (Eds.), *Pennsylvanian Footprints in the Black Warrior Basin of Alabama*, vol. 1, Alabama Paleontological Society Monograph. Alabama Paleontological Society, Tuscaloosa pp. 147-152.

Lundgren, B., 1891. Studier öfver fossilförande lösa blok. *Geol. Foren. Stockh. Forh.* 13, 111-121.

-M-

MacEachern, J.A., Pemberton, S.G., 1992. Ichnological aspects of Cretaceous shoreface successions and shoreface variability in the Western Interior Seaway of North America. In: Pemberton, S.G. (Ed.), *Applications of Ichnology to Petroleum Exploration: A Core Workshop*, Society for Sedimentary Geology Core Workshop, 17, 57-84.

MacEachern, J.A., Burton, J.A., 2000. Firmground *Zoophycos* in the Lower Cretaceous Viking Formation Alberta: a distal expression of the *Glossifungites* ichnofacies. *Palaios* 15, 387-398.

MacEachern, J.A., Raychaudhuri, I., Pemberton, S.G., 1992. Stratigraphic applications of the *Glossifungites* ichnofacies: delineating discontinuities in the rock record. In: Pemberton, S.G. (Ed.), *Applications of Ichnology to Petroleum Exploration: A Core Workshop*. Society for Sedimentary Geology Core Workshop 17, 169-198.

MacEachern, J.A., Zaitlin, B.A., Pemberton, S.G., 1999. A sharp based sandstone of the Viking Formation, Joffre Field, Alberta, Canada: criteria for recognition of transgressively incised shoreface complexes. *J. Sediment. Res.* 69, 876-892.

MacEachern, J.A., Pemberton, S.G., Bhattacharya, J.P., 2007a. Ichnological and sedimentological evaluation of the Ferron Sandstone Cycles in Ivie Creek Cores #3 and #11.

In: MacEachern, J.A., Gingras, M.K., Bann K.L., Pemberton, S.G. (Eds.), Ichnological Applications to Sedimentological and Sequence Stratigraphic Problems. Society for Sedimentary Geology Research Conference Abstract Volume 144-174.

MacEachern, J.A., Pemberton, S.G., Gingras, M.K., Bann, K.L., 2007b. The Ichnofacies Paradigm: A Fifty-Year Retrospective. In: Miller, W. III (Ed.), Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects, Amsterdam: Elsevier, pp. 110-134.

MacEachern, J.A., Bann, K.L., Gingras, M.K., Zonneveld, J.-P., Dashtgard, S.E., Pemberton, S.G., 2012. The ichnofacies paradigm. In: Knaust, D., Bromley, R.G. (Eds.), Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments. *Developments in Sedimentology* 64, 103-138.

Magné, J., Polvèche, J., Sigal, J., 1955. Sur la présence du Miocène sous le Néocomien de Chouala (Tell oranais, Algérie). *C. R. Ac. Sci.* 240, 2251-2253.

Maillard, G., 1887. Considérations sur les fossiles décrits comme Algues. *Soc. Paléontol. Suisse, Mém.* vol. 14, 40 pp.

Maillet, S., Tanjaoui-Arif, R., Milhau, B., Nicollin, J.P., Ouali Mehadji, A., 2013. Ostracodes of the Chefar el Ahmar Formation (Middle Devonian) in the Km 30 section (Beni-Abbes area, Saoura, Ougarta Range, Algeria). *Rev. Paléobiol.* 32, 465-80.

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 1991. Discontinuity surfaces in the Lower Cretaceous of the High Andes (Mendoza, Argentina): Trace fossils and environmental implications. *J. S. Am. Earth Sci.* 4, 215-229.

Mángano, M.G., Buatois, L.A., 2003. Trace fossils. In: Benedetto, J.L. (Ed.), *Ordovician Fossils of Argentina (507-534)*. Universidad Nacional de Córdoba. Secretaria de Ciencia y Tecnología, Córdoba.

Mángano, M.G., Buatois, L.A., Maples, C.G., West, R.R., 2000. A new ichnospecies of *Nereites* from Carboniferous tidal-flat facies of eastern Kansas, USA: Implications for the *Nereites-Neonereites* debate. *J. Paleontol.* 74, 149-157.

Mángano, M.G., Buatois, L.A., Rindsberg, A.K., 2002. Carboniferous *Psammichnites*: systematic re-evaluation, taphonomy and autecology. *Ichnos* 9, 1-22.

Mangold, C., Elmi, S., Benest, M., 1974. Les Argiles de Saïda (Callovo-Oxfordien d'Oranie, Algérie): âge et milieu de dépôt. *C. R. Acad. Sci., Paris* 279, 137-140.

Mansour, B., 2004. Diatomées messiniennes du bassin du Bas Chélif (Algérie Nord Occidentale). Thèse de Doctorat d'état, Université d'Oran, 285 pp.

Mansour, B., Bessedik, M., Saint Martin, J.P., Belkebir, L., 2008. Signification paléocéologique des assemblages de diatomées du Messinien du Dahra sudOccidental (bassin du Chélif, Algérie Nord-Occidentale). *Geodiversitas* 30 (1), 117-139.

Marintsch, E.J., Finks, R.M., 1982. Lower Devonian ichnofacies at Highland Mills, New York and their gradual replacement across environmental gradients. *J. Paleontol.* 56, 1050-1078.

- Martin, A.J., Rindsberg, A.K., 2007.** Arthropod trace makers of *Nereites*? Neoichnological observations of juvenile limulids and their paleoichnological applications. In: Miller, W. III (Ed.), Trace fossils: concepts, problems, prospects. Elsevier, Amsterdam, pp. 478-491.
- Massalongo, A., 1850.** Praeludium florum primordialis Bolcensis, Verona, 29 pp.
- Massalongo, A., 1851.** Sopra le piante fossili dei terreni terziari del Vicentino, A. Bianchi, Padova, 263 pp.
- Massalongo, A., 1852.** Conspectus Florae tertiariae orbis primaevi (In: Gastaldi, B., 1866), pp. 43-46.
- Massalongo, A., 1855.** *Zoophycos*, Novum Genus Plantarum Fossilium. Monographia typis Antonellianis, Veronae, pp. 45-52.
- Mattauer, M., 1958.** Etude géologique de l'Ouarsenis oriental (Algérie). Bull. Serv. Géol. Algérie, Monographie Régionale 17, 534 pp.
- McCann, T., Pickerill, R.K., 1988.** Flysch trace fossils from the Cretaceous Kodiak Formation of Alaska. J. Paleontol. 62, 330-348.
- McCoy, F., 1850.** On some genera and species of Silurian Radiata in the collection of the University of Cambridge. Ann. Mag. Nat. Hist. 6, 270-290.
- McGugan, A., 1963.** Problematical *Zoophycos* from the Permian of Western Canada. Ann. Mag. Nat. Hist. 6(13), 107-112.
- McIlroy, D., 2004.** Ichnofabrics and sedimentary facies of a tide-dominated delta: Jurassic Ile Formation of Kristin Field, Haltenbanken, Offshore Mid-Norway. In: McIlroy, D. (Ed.), The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis, vol. 228. Geological Society Special Publication, pp. 237-272.
- McIlroy, D., 2007a.** Ichnology of a macrotidal tide-dominated deltaic depositional system: Lajas Formation, Neuquén Province, Argentina. In: Bromley, R.G., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Genise, J.F., Melchor, R.N. (Eds.), Sediment-Organism Interactions: A Multifaceted Ichnology. SEPM Spec. Publ. 88, 195-211.
- McIlroy, D., 2007b.** Lateral variability in shallow marine ichnofabrics; implications for the ichnofabric analysis method. J. Geol. Soc. London, 164, 359-369.
- McKellar, R., Chatterton, B.D.E., 2009.** Early and Middle Devonian Phacopidae (Trilobita) of southern Morocco. Palaeontogr. Can. 28, 1-110.
- McLeay, W.S., 1839.** Note on the Annelida. In: Murchison, R.I. (Ed.), The Silurian System. Part II. Organic Remains. J. Murray, London, pp. 699-701.
- Meddah, A., 2010.** La province magmatique de l'Atlantique central (CAMP) dans le bassin des Ksour (Atlas saharien occidental, Algérie). Thèse Doctorat, Université d'Oran, 139 pp.
- Meghraoui, M., 1982.** Étude néotectonique de la région nord-ouest d'El-Asnam: relation avec le séisme du 10 octobre 1980. Thèse de Doctorat 3ème cycle, Université de Paris VII, 210 pp.

Mekahli, L., 1995. Hettangien-Bajocien supérieur dans les Monts des Ksour. Biostratigraphie, évolution paléogéographique et stratigraphie séquentielle (Atlas Saharien Occidental). Thèse de Doctorat d'Etat, Université d'Oran, 358 pp.

Mekahli, L., 1998. Evolution des Monts des Ksour (Algérie), de l'Hettangien au Bajocien: biostratigraphie, sédimentologie, paléogéographie et stratigraphie séquentielle. Doc. Lab. Géol. Lyon 147, 1-319.

Mekki, F., Zhang, L.J., Vinn, O., Toom, U., Benyoucef, M., Bendella, M., Bouchemla, I., Bensalah, M., Adaci, M., 2019. Middle Jurassic *Zoophycos* and *Chondrites* from the Mélah Formation of Saharan Atlas, Algeria. Est. J. Earth Sci. 68(4), 190-198.

Menchikoff, N., 1930. Recherches géologiques et morphologiques dans le Nord du Sahara occidental. Rev. Géogr. Phys. Géol. Dyn. 3, 103-242.

Menchikoff, N., 1933. La série primaire de la Saoura et des chaînes d'Ougarta. Bull. Serv. Géol. Algérie 2 (2ème série), 108-24.

Menchikoff, N., 1936. Études géologiques sur les confins algéro-marocains du Sud. Bull. Soc. Géol. France 5, 132.

Meneghini, G.G.A., 1850. *Paleodictyon*. In: Savi, P., Meneghini, G. (Eds.), Osservazione stratigrafiche e paleontologiche concernati la geologie della Toscana e dei paesi limitrofi (Appendix to R.R. Murchison, Memoria sulla struttura geologie delle Alpi). Stamperia granducale, Firenze, 246 pp.

Merle, D., Barrier, P., Brebion, P., Lauriat-Targe, A., Tsagaris, S., 1990. Paléopeuplements et déformations synsédimentaires dans le Miocène supérieur du Bassin d'Héraklion (Crète, Grèce). In: Quattro Simposio di ecologiae Paleoecologia delle Comunità Bentoniche, Sorreto, Nov. 1988. Boll. Mus. regionale Sci. Nat. Torino, pp. 289-321.

Merle, D., Lauriat-Rage, A., Gaudant, J., Pestrea, S., Courme, M.D., Zorn, I., BlancValleron, M.M., Rouchy, J.M., Orszag-Sperber, F., Krijgsman, W., 2002. Les paléopeuplements marins du Messinien pré-évaporitique de Pissouri (Chypre, Méditerranée orientale): aspects paléoécologique précédant la crise de salinité messinienne. Geodiversitas 24 (3), 669-689.

Metz, R., 1987. Sinusoidal trail formed by a recent biting midge (Family Ceratopogonidae): trace fossil implications. J. Paleontol. 61, 312-314.

Metz, R., 1992. Trace fossils from the Lower Jurassic nonmarine Towaco Formation, New Jersey. Northeastern Geol. 14, 29-34.

Metz, R., 2012. The Trace Fossil *Paleodictyon* within The *Cruziana* ichnofacies: First Record from The Devonian in Pennsylvania. Ichnos 19(4), 190-193.

Meunier, S., 1886. Sur quelques empreintes problématiques des couches boloniennes du Pas-de-Calais. Bull. Soc. Geol. Fr. 3 (14), 564-568.

Mikuláš, R., Lehotský, T., Bábek, O., 2004. Trace fossils of the Moravice Formation from the southern Nížký Jeseník Mts. (Lower Carboniferous, Culm facies; Moravia, Czech Republic). Bull. Geosci. 79 (2), 81-98.

Miller, M.F., 1984. Distribution of biogenic structures in Paleozoic non marine and marine-margin sequences: an actualistic model. *J. Paleontol.* 58, 550-570.

Miller, M.F., 1991. Morphology and paleoenvironmental distribution of Paleozoic *Spirophyton* and *Zoophycos*: implications for the *Zoophycos* ichnofacies. *Palaios* 6, 410-425.

Miller, M.F., Frisch, R.S., Collinson, J.W., Dow, W.G., 1988. Permian black shales of the central Transantarctic Mountains: Proceedings of the 1987 Eastern Oil Shale Symposium, Kentucky Energy Cabinet Laboratory, pp. 193-200.

Miller, W., III. 1991. Paleoecology of graphoglyptids. *Ichnos* 1, 305-312.

Miller, W., III. D'Alberto, L., 2001. Paleoethologic implications of *Zoophycos* from Late Cretaceous and Paleocene limestones of the Venetian Prealps, northeastern Italy. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 166, 237-247.

Miller, W.A., Johnson, K.G., 1981. *Spirophyton* in alluvial-tidal facies of the Cats kill Delta complex: Possible biological control of ichnofossil distribution. *J. Paleontol.* 55, 1016-1027.

Monaco, P., Giannetti, A., Caracuel, J., Yébenes, A., 2005. Lower Cretaceous (Albian) shell-armoured and associated echinoid trace fossils from the Sácaras Formation, Serra Gelada area, southeast Spain. *Lethaia* 38 (4), 333-344.

Monaco, P., Bracchini, L., Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A., Coccioni, R., 2016. Evolutionary trend of *Zoophycos* morphotypes from the Upper Cretaceous–Lower Miocene in the type pelagic sections of gubbio, Central Italy. *Lethaia.* 50, 41-57.

Moussa, M.T., 1970. Nematode fossil trails from the Green River formation (Eocene) in the Uinta basin, Utah. *J. Palaeontol.* 44, 304-307.

Myrow, P.M., 1995. *Thalassinoides* and the enigma of early Paleozoic open-framework burrow systems. *Palaios* 10, 58-74.

-N-

Nagy, J., Rodríguez-Tovar, F.J., Reolid, M., 2016. Environmental significance of *Ophiomorpha* in a transgressive-regressive sequence of the Spitsbergen Paleocene. *Polar Res.* 35 (1), 24-192.

Narbonne, G.M., 1984. Trace fossils in the Upper Silurian tidal flat to basin slope carbonates of Arctic Canada. *J. Paleontol.* 58, 398-415.

Narbonne, G.M., Aitken, J.D., 1990. Ediacaran fossils from the Sekwi Brook area. Mackenzie mountains, northwestern Canada: *Palaeontology* 33 (4), 945-980.

Nasiri, Y., Reza, M-H., Mahboubi, A., Olivero, D., Mosaddegh, H., 2018. *Zoophycos* ichnogenus distribution and paleoenvironmental analysis: examples from the Mississippian Mobarak Formation (Alborz Basin, Iran). *Hist. Biol.* 32(6), 848-867.

Nathorst, A.G., 1881. Om spar af nagra evertebrerade djur m. m. och deras palaeontologiska betydelse (Mémoire sur quelques traces d'animaux sans vertèbres etc. et de leur portée paléontologique.). *K. Svenska Vetenskapsakad., Handl.,* 18(7), 104 pp.

Nathorst, A.G., 1886. Nouvelles observations sur les traces d'animaux et d'autres phénomènes d'origine purement mécanique décrits comme Algues fossiles. Vet. Ak. Handl. vol. 21, n°14.

Neto de Carvalho, C., Rodrigues, N.P.C., 2003. Los *Zoophycos* del Bajociense-Bathonien de la Praia da Mareta (Algarve, Portugal): Arquitectura y finalidades en régimen de dominancia ecológica (The *Zoophycos* from the Bajocian-Bathonian of Praia da Mareta (Algarve, Portugal): Architecture and purposes in ecological dominance regime). Rev. Española de Paleontol. 18, 229-241.

Neurdin-Trescartes, J., 1992. Le remplissage du bassin néogène du Chélif. Modèles de références de bassin intra-montagneux. Thèse de Doctorat d'état ès-Sciences, Université de Pau et Pays de l'Adour, 605 pp.

Nicholson, H.A., 1873. Contributions of the study of the errant annelids of the older Paleozoic rock. Proc. R. Soc. London 21, 288-290.

Nowak, W., 1970. Spostrzez denia nad problematykami *Belorhaphé* i *Sinusites* z dolnokredowego i paleogen askiego fliszu Karpat Polskich [Problematical organic traces of *Belorhaphé* and *Sinusites* in the Carpathian Lower Cretaceous and Paleogene flysch deposits]. Kwart. Geol. 14, 149-162.

-O-

Okada, H., 1980. Trace fossils in core from deep sea d.p. sites 434, 435, 436, Japan Trench Transect-Initial Reports from the Deep-Sea Drilling Project, LVI-LVII, part 2, U.S. Government Printing Office, pp. 911-920.

Oliva, M., Žebre, M., Guglielmin, M., Hughes, P.D., Çiner, A., Vieira, G., Bodin, X., Andrés, N., Colucci, R.R., García-Hernández, C., Mora, C., Nofre, J., Palacios, D., Pérez-Albertí, A., Ribolini, A., Ruiz-Fernández, J., Sarıkaya, M.A., Serrano, E., Urdea, P., Valcárcel, M., Woodward, J.C., Yıldırım, C., 2018. Permafrost conditions in the Mediterranean region since the Last Glaciation. Earth Sci. Rev. 185, 397-436.

Olivero, D., 1994. La trace fossile *Zoophycos* du Jurassique du Sud-Est de la France. Signification paleoenvironnementale. Doc. Lab. Géol. Lyon. 129, 329 pp.

Olivero, D., 1996. *Zoophycos* distribution and sequence stratigraphy: examples from the Jurassic and Cretaceous deposits of southern France. Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol. 123 (1-4), 273-287.

Olivero, D., 2003. Early Jurassic to Late Cretaceous evolution of *Zoophycos* in the French Subalpine Basin (southeastern France). Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 192, 59-78.

Olivero, D., 2007. *Zoophycos* and the role of type specimens in ichnotaxonomy. In: Miller, W., III. (Ed.), Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects. Elsevier, Amsterdam, pp. 466-477.

Olivero, D., Gaillard, C., 1996. Paleocology of Jurassic *Zoophycos* from south-eastern France. Ichnos 4, 249-260.

Olivero, D., Gaillard, C., 2007. A constructional model for *Zoophycos*. In: Miller, W., III. (Ed.), Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects. Elsevier, Amsterdam, pp. 466-477.

Orr, P.J., 1995. A deep-marine ichnofaunal assemblage from Llandovery strata of the Welsh Basin, West Wales, UK. Geol. Mag. 132, 267-285.

Orr, P.J., Pickerill, R.K., 1995. Trace fossils from Early Silurian flysch of the Waterville Formation, Maine, USA. *Northeastern Geol. Environ. Sci.* 17, 394-414.

Orr, P.J., Benton, M.J., Trewin, N.H., 1996. Deep marine trace fossil assemblages from the Lower Carboniferous of Menorca, Balearic Islands, western Mediterranean. *Geol. J.* 31(3), 235-258.

Osgood, R.G., 1970. Trace fossils of the Cincinnati area. *Palaeontogr. Am.* 41, 282-444.

Osgood, R.G., Szmuc, E.J., 1972. The trace fossil *Zoophycos* as an indicator of water depth. *Bull. Am. Paleontol.* 62, 5-22.

Othmane, L., 2008. Les ichnofaciès du Callovo-Oxfordien-Kimméridgien des Monts du Nador (Tiaret, Algérie du Nord). Mémoire d'Ingénieur d'État, Oran, 99 pp.

Ouali Mehadji, A., 2004. Les brachiopodes du niveau majeur Emsien supérieur-Eifélien inférieur de la Saoura (Sahara Nord-occidental, Algérie), Marqueur évènementiel de la transgression fini-emsienne. (Paléontologie, Biostratigraphie, Taphonomie et Environnement sédimentaire). Thèse Doctorat d'État, Université d'Oran, 229 pp.

Ouali Mehadji, A., Elmi, S., Racheboeuf, P., Mekahli, L., 2004. Caractéristiques et signification d'un niveau coquillier majeur à brachiopodes, marqueur évènementiel dans l'évolution dévonienne de la Saoura (Sahara du Nord-Ouest, Algérie). *C. R. Géosci.* 336, 1283-1292.

Ouared, O., 1987. La transition plate-forme carbonatée-bassin dans le Jurassique inférieur et moyen des Monts du Nador (Tiaret, Algérie occidentale): stratigraphie, sédimentologie et interprétations géodynamiques. Thèse 3^{ème} cycle-Lyon, 206 pp.

-P-

Paczeńska, J., 1985. Ichnogenus *Paleodictyon* Meneghini from the Lower Cambrian of Zbilutka (Góry Świętokrzyskie Mts). *Geol. Q.* 29 (3/4), 589-596.

Palmer, T.J., 1978. Burrows at certain omission surfaces in the Middle Ordovician of the Upper Mississippi Valley. *J. Paleontol.* 52, 109-117.

Paranjape, A.R., Kulkarni, K.G., Gurav, S.S., 2013. Significance of *Lockeia* and associated trace fossils from the Bada Bagh Member, Jaisalmer Formation, Rajasthan. *J. Earth Sys. Sci.* 122, 1359-1371.

Paris, F., Laufeld, S., Chlupac, I., 1981. Chitinozoa of the Silurian-Devonian boundary stratotypes in Bohemia. *Sveriges Geologiska Undersökning* 51, 1-29.

Paris, F., Boumendjel, K., Morzadec, P., Plusquellec, Y., 1997. Synthèse chronostratigraphique du Dévonien de l'Ougarta (Sahara occidental, Algérie). *Ann. Soc. Géol. N.* t. 5 (2^{ème} série), 117-121.

Patel, S.J., Desai, B.G., 2009. Animal-sediment relationship of the crustaceans and polychaetes in the intertidal zone around Mandvi, Gulf of Kachchh, Western India. *J. Geol. Soc. India* 74, 233-259.

- Patel, S.J., Desai, B.G., Shukla, R., 2009.** Paleocological Significance of the Trace Fossils of Dhosa Oolite Member (Jumara Formation), Jhura Dome, Mainland Kachchh, Western India. *J. Geol. Soc. India* 74, 601-614.
- Pemberton, S.G., Frey, R.W., 1982.** Trace fossil nomenclature and the *Planolites-Palaeophycus* dilemma. *J. Paleontol.* 56, 843-881.
- Pemberton, S.G., Frey, R.W., 1984.** Ichnology of storm-influenced shallow marine sequence: Cardium Formation (Upper Cretaceous) at Seebe, Alberta. In: Stott, D.F., Glass, D.J. (Eds.), *The Mesozoic of Middle North America*, vol. 9. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir, pp. 281-304.
- Pemberton, S.G., Frey, R.W., Saunders, T.D.A., 1990.** Trace fossils. In: Briggs, D.E.G., Crowther, P.R. (Eds.), *Palaeobiology, a Synthesis*. Oxford, UK: Blackwell Science, pp. 355-362.
- Pemberton, S.G., MacEachern, J.A., Frey, R.W., 1992.** Trace fossils facies models: environmental and allostratigraphic significance. In: Walker, R.G., James, N.P. (Eds.), *Facies Models and Sea Level Changes*. Geol. Ass. Canada, pp. 47-72.
- Pemberton, S.G., Spila, M., Pulham, A.J., Saunders, T., MacEachern, J.A., Robbins, D., Sinclair, I.K., 2001.** Ichnology & Sedimentology of Shallow to Marginal Marine Systems. Ben Nevis and Avalon Reservoirs, Jeanne d'Arc Basin. Geological Association of Canada Short Course Notes, 15, 343 pp. (St. John's).
- Pemberton, S.G., MacEachern, J.A., Saunders, T., 2004.** Stratigraphic applications of substrate-specific ichnofacies: delineating discontinuities in the fossil record. In: McIlroy, D. (Ed.), *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis*. Geological Society Special Publication 228, 29-62.
- Penn-Clarke, C.R., Rubidge, B.S., Jinnah, Z.A., 2019.** Eifelian-Givetian (Middle Devonian) high-paleolatitude storm- and wave-dominated shallow-marine depositional systems from the Bidouw Subgroup (Bokkeveld Group) of South Africa. *J. Sediment. Res.* 89, 1140-1170.
- Péron, A., 1883.** Essai d'une description géologique de l'Algérie pour servir de guide aux géologues dans l'Afrique. *Ann. Sci. Géol. Paris*, tome XIV, 202 pp.
- Perrodon, A., 1957.** Étude géologique des bassins néogènes sub-littoraux de l'Algérie occidentale. *Publ. Serv. Carte géol. Algérie* 12, 382.
- Peruzzi, D.G., 1880.** Osservazioni sui generi *Paleodictyon* e *Paleomeandron* dei terreni cretacei ed eocenici dell'Appennino settentrionale e centrale. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali Residente in Pisa, Memorie* 5, 3-8.
- Pervesler, P., Uchman, A., 2004.** Ichnofossils from the type area of the Grund Formation (Miocene, Lower Badenian) in northern Lower Austria (Molasse Basin). *Geol. Carpath.* 55, 103-110.
- Pestrea, S., Saint Martin, J.P., 2002.** La microflore de diatomées du Messinien de Gibellina (Sicile occidentale, Italie). *Geodiversitas* 24 (3), 585-610.
- Petter, G., 1959.** Goniatites dévoniennes du Sahara. *Publications du Service de la Carte géologique d'Algérie (Nouvelle Série, Paléontologie)*, Alger 2, 1-313.

- Petter, G., 1960.** Clyménies du Sahara. Publications du Service de la Carte géologique d'Algérie (Nouvelle Série, Paléontologie), Alger 6, 53-56.
- Pickerill, R.K., 1991.** The trace fossil *Neonereites multiserialis* Pickerill and Harland, 1988 from the Devonian Wapske Formation, northwest New Brunswick: Atl. Geol. 27, 119-126.
- Pickerill, R.K., 1994.** Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. In: Donovan, S.K. (Ed.), The Palaeobiology of Trace Fossils. John Wiley, Chichester, pp. 3-42.
- Pickerill, R.K., Keppie, J.D., 1981.** Observations on the Ichnology of the Meguma Group (? Cambro-Ordovician) of Nova Scotia Maritime Sediments and Atlantic. Geology 17, 130-138.
- Pickerill, R.K., Harland, T.L., 1988.** Trace fossils from Silurian slope deposits, North Greenland. Grønlands geologiske Undersøgelse, Rapport 137, 119-133.
- Pickerill, R.K., Fyffe, L.R., Forbes, W.H., 1987.** Late Ordovician–Early Silurian trace fossils from the Matapedia Group, Tobique River, Western New Brunswick, Canada. Marit. Sediments Atl. Geol. 23, 77-88.
- Piveteau, J., 1952.** Traité de Paléontologie, tome 1: Les stades inférieurs d'organisation du Règne animal. Masson et Cie (Eds.), Paris, 782 pp.
- Plaziat, J.C., Mahmoudi, M., 1988.** Trace fossils attributed to burrowing echinoids: a revision including new ichnogenus and ichnospecies. Geobios 21, 209-233.
- Plička, M., 1962.** Verbreitung von *Palaeospirographis hrabei* n.g., n.sp. (Chaetopoda, Polychaeta) im Westgebiet von Magura-Flysch in der Tschechoslowakei/Vorläufiger Bericht/. Vest. Ustred. Ust. Geol., 37(5), 363-364.
- Plička, M., 1964.** Vyzkum sedimentacniho prostredí na zaklade paleontologických nalezu. Geofond. Praha. 117 pp.
- Plička, M., 1965a.** New genus of fossil marine worms (Sabellidae) of Carpathian flysch (Czechoslovakia). (Summary of Czech text). Zpr. Vlastired. Ust. V Olomouci, 122, 1963/1964, 5 pp.
- Plička, M., 1965b.** Origin of the fossil “*Zoophycos*”. Nature, 208 (5010) p. 579.
- Plička, M., 1966.** Sedimentological approach to the recognition of the origin of “*Zoophycos*” casts (Summary of Czech text on pp. 423-429). Cas miner. Geol. 11(4), 429-430.
- Plička, M., 1968.** *Zoophycos* and proposed classification of sabellid worms. J. Paleontol. 42(3), 836-849.
- Plička, M., 1969.** Methods for the study of “*Zoophycos*” and similar fossils. New Zealand J. Geol. Geophys. 12(2/3), 551-573.
- Plička, M., 1970.** *Zoophycos* and similar fossils. In: Crimes, T.P., Harper, J.C. (Eds.), Trace fossils. Geol. J. 3, 361-370.
- Pollard, J.E., 1981.** A comparison between the Triassic trace-fossils of Cheshire and south Germany. Palaeontology 24, 555-588.

Polvèche, J., 1956. Crétacé moyen et inférieur dans l'Ouarsenis oriental. Tectonique. Paléogéographie. Bull. Soc. géol. France, 6, 909-921.

Polvèche, J., 1960. Contribution à l'étude géologique de l'Ouarsenis oranais. Bull. Serv. Carte Géol. Algérie, 24(I, II), 577 pp.

Pomel, A., 1881. Carte géologique de la province de l'Algérie. 2^{ème} 1/800 000^e. Serv. Carte géol. Algérie.

Posamentier, H.W., Jervey, M.T., Vail, P.R., 1988. Eustatic controls on clastic deposition. 1. Conceptual framework. In: Wilgus, C.K., Posamentier, H., Hastings, B.S., Wagoner, J.V., Ross, C.A., Kendall, C.G.S.C. (Eds.), Sea-level changes-an integrated approach, Vol. 42. SEPM Special Publication; pp. 109-124.

Pouyanne, J., Péron, A., 1882. Carte géologique provisoire d'Alger et d'Oran, avec texte explicatif. C. R. 10^o Congr. Ass. France. Avanc. Sci., Alger.

Pouyeto, A., 1965. Dévonien de l'Ougarta. SN-REPAL, rapport interne (inéдите).

Prantl, F., 1945. Two news problematic trails from the Ordovician of Bohemia. (Czech, English summary). Akademie Tchéque Sci. Bull. Intern., Cl. Sci. Math. Nat. Méd., 46, 49-59.

-R-

Raciborski, M., 1890. *Taonurus ultimus* Sap. In Galizien. K.K. Geol. Reichsanst. Wien. Verhandl., pp. 265-266.

Rajkumar, H.S., Soibam, I., Khaidem, K.S., Sanasam, S.S., Khuman, C.M., 2019. Ichnological Significance of Upper Disang Formation and Lower Barail Formation (Late Eocene to Early Oligocene) of Nagaland, Northeast India, in the Indo-Myanmar Ranges. J. Geol. Soc. India 93 (4), 471-481.

Reineck, H.-E., 1963. Sedimentgefüge im Bereich der südlichen Nordsee. Abh. Senckenb. Natforsch. Ges. 505, 1-138.

Repelin, J., 1895a. Géologie des environs Orléans ville. A.F.A.S. France.

Repelin, J., 1895b. Considérations stratigraphiques sur les plissements de l'Ouarsenis. Bull. Soc. Géol. France, 3, t. XXIII, 160-166.

Repelin, J., 1896. Etude géologique des environs Orléans ville. Thèse. Doct. Ann. Fac. Sci. Marseille, t. V.

Richiano, S., 2015. Environmental factors affecting the development of the *Zoophycos* ichnofacies in the lower cretaceous Río Mayer Formation (Austral Basin, Patagonia). Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 439,17-26.

Richter, R., 1931. Tierwelt und Umwelt im Hunsrückschiefer; zur Entstehung eines schwarzen Schlammsteins. Senckenbergiana 13, 299-342.

Richter, R., 1937. Marken und Spuren aus allen Zeiten. I-II. Senckenbergiana 19, 150-169.

Richter, T., 1927. Die Fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Überblick über ihre biologischen Grundformen und deren geologische Bedeutung. Paläontol. Z. 9, 193-240.

Rieth, A., 1932. Neue Funde spongeliomorpher Fucoiden aus dem Jura Schwabens. Geologische und Paläontologische Abhandlungen 19, 257-294.

Rindsberg, A.K., 1994. Ichnology of the Upper Mississippian Hartselle Sandstone of Alabama, with notes on other Carboniferous Formations. Geol. Surv. Alabama Bull. 158, 1-107.

Rindsberg, A.K., 2012. Ichnotaxonomy: finding patterns in a welter of information. In: Knaust, D., Bromley, R.G. (Eds.), Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments. Developments in Sedimentology, vol. 64. Elsevier, Amsterdam, pp. 45-78.

Rindsberg, A.K., Martin, A.J., 2003. *Arthropycus* in the Silurian of Alabama (USA) and the problem of compound trace fossils. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 192, 187-219.

Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A., 2004a. Ichnotaxonomic analysis of the Cretaceous/Palaeogene boundary interval in the Agost section, south-east Spain. Cretac. Res. 25, 635-647.

Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A., 2004b. Trace fossils after the K–T boundary event from the Agost section, SE Spain. Geol. Mag. 141, 429-440.

Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A., Orue-Etxebarria, X., Apellaniz, E., Baceta, J.I., 2011. Ichnological analysis of the Bidart and Sopelana Cretaceous/Paleogene (K/Pg) boundary sections (Basque Basin, W Pyrenees): Refining eco-sedimentary environment. Sediment. Geol. 234, 42-55.

Roemer, F.A., 1836. Die Versteinerungen der norddeutschen Oolithen-Gebirges. Im Verlage Hahn'schen Hofbuchhandlung, Hannover, 218 pp.

Römer, F., 1880. *Lethea Paleozoica*, Stuttgart. In: Lessertisseur, J., 1955.

Rona, P.A., Seilacher, A., de Vargas, C., Gooday, A.J., Bernhard, J.M., Bowser, S., Vetriani, C., Wirsén, C.O., Mullineaux, L., Sherrell, R., Grassle, J.F., Low, S., Lutz, R.A., 2009. *Paleodictyon nodosum*: a living fossil on the deep-seafloor. Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr. 56 (19-20), 1700-1712.

Rouault, M., 1883. Note sur le grès armoricain. Essai historique et géologique sur *Vexillum desglandi* (avec un article de P. Lebesconte sur les Bilobites). Œuvre postume publiée par P. Lebesconte. Paris.

Rouchy, J.M., 1982. La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. 50, 295.

Rouchy, J.M., 1988. Relations évaporites hydrocarbures: l'association laminites récifs–évaporites dans le Messinien de Méditerranée et ses enseignements. In: Busson, G. (Ed.), Évaporites et Hydrocarbures. Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. 55, 43-64.

Rouchy, J.M., Taberner, C., Blanc-Valleron, M.M., Sprovieri, R., Russell, M., Pierre, C., Di Stefano, E., Pueyo, J.J., Caruso, A., Dinarès-Turell, J., Gomis-Coll, E., Wolff, G.A., Cespuglio, G., Ditchfield, P., Pestrea, S., Combourieu-Nebout, N., Santisteban, C., Grimalt, J., 1988. Sedimentary and diagenetic markers of the restriction in a marine basin: the Lorca Basin (SE Spain) during the Messinian. Sediment. Geol. 121, 23-55.

Rovereto, G., 1920. Sui ramponi di laminarie fossili detti Fucoidi, e sull'origine dei colloidi minerali di cui sono costituiti. R. Accad. Lincei, vol. XXIX, série 5, fasc. 4, pp. 155-159.

Roveri, M., Bassetti, M.A., Ricci Lucchi, F., 2001. The Mediterranean Messinian Salinity Crisis: an Apennine foredeep perspective. *Sediment. Geol.* 140, 201-214.

-S-

Sacco, F., 1886. Intorno ad alcune impronte organiche dei terreni terziari del Piemonte, pp. 18-25. Torino.

Sacco, F., 1888. Note di paleoichnologia italiana. Tip. Bernardoni di C. Rebeschini, Milano, 1 pp.

Sadji, R., Munnecke, A., Benhamou, M., Alberti, M., Belkhedim, S., Ramdane, N., 2021. Late Jurassic temperatures for the southern Tethyan margin based on belemnites $\delta^{18}\text{O}$ from the Ouarsenis Mountains, northwestern Algeria. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 566, 110224.

Saporta, G., de, 1873. Plantes Jurassiques, tome I, Algues, Equisétacées, Characées, Fougères. *Paléontologie Française ou description des Fossiles de la France, 2^{ème} série Végétaux*, 506 pp.

Saporta, G., de, 1882. A propos des algues fossiles. Massons, Paris 79 pp.

Saporta, G., de, Marion, A.F., 1881. L'évolution du règne végétal. Les Cryptogames. *Bibl. Sci. Int.* Paris.

Sappenfield, A., Droser, M., Kennedy, M., Mckenzie, R., 2012. The oldest *Zoophycos* and implications for Early Cambrian deposit feeding. *Geol. Mag.* 149, 1118-1123.

Sarle, C.F., 1906. Preliminary note on the nature of *Taonurus*. *Proc. Rochester Acad. Sci.* 4, 211-214.

Savary, B., Olivero, D., Gaillard, C., 2004. Calciturbidite dynamics and endobenthic colonization: examples from a late Barremian (Early Cretaceous) succession in southeastern France. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 211 (3-4), 221-239.

Savrda, C.E., Bottjer, D.J., 1989. Trace-fossil model for reconstructing oxygenation histories of ancient marine bottom waters: application to Upper Cretaceous Niobrara Formation, Colorado. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 74, 49-74.

Savrda, C.E., Bottjer, D.J., 1991. Oxygen-related biofacies in marine strata: an overview and update. In: Tyson, R.V., Pearson, T.H. (Ed.), *Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia*, vol. 58. Geological Society Special Publication, pp. 201-219.

Savrda, C.E., Bottjer, D.J., 1994. Ichnofossils and ichnofabrics in rhythmically bedded pelagic/hemipelagic carbonates: recognitions and evaluation of benthic redox and scour cycles. In: de Boer, P., Smith, D.G. (Ed.), *Orbital Forcing and Cyclic Sequences*, vol. 19. International Association of Sedimentologists Special Publication, pp. 195-210.

Savrda, C.E., Nanson, L.L., 2003. Ichnology of fair-weather and storm deposits in an Upper Cretaceous estuary (Eutaw Formation, western Georgia, USA). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 202, 67-83.

Schimper, W.P., 1869. *Traité de Paléontologie végétale ou la flore du monde primitif.* Paris, vol. 1, 740 pp.

- Schlirf, M., 2000.** Upper Jurassic trace fossils from the Boulonnais (northern France). *Geol. Palaeontol.* 34, 145-213.
- Schlirf, M., 2003.** Palaeoecologic significance of Late Jurassic trace fossils from the Boulonnais, N France. *Acta Geol. Pol.* 53 (2), 123-142.
- Schlirf, M., 2005.** Revision and Description of Keuper (Middle Ladinian to Rhaetian) Invertebrate Trace Fossils from the Southern Part of the Germanic Basin and Studies of Related Material. Dissertation zur Erlangung des naturwissenschaftlichen Doktorgrades der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg, 300 pp.
- Scotese, C.R., 2014.** Atlas of Early Cretaceous Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, volume 2, The Cretaceous, Maps 23-31, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston, IL.
- Sebane, A., 2007.** Les foraminifères du jurassique des monts des Ksour. Etude biostratigraphique et paléoécologique (Atlas saharien occidental, Algérie). Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Oran, 212 pp.
- Sedorko, D., Bosetti, E.P., Netto, R.G., 2018a.** An integrative ichnologic and taphonomic approach in a transgressive-regressive cycle: a case study from Devonian of Paraná Basin, Brazil. *Lethaia* 51, 15-34.
- Sedorko, D., Netto, R.G., Horodyski, R.S., 2018b.** A *Zoophycos* carnival in Devonian beds: Paleoecological, paleobiological, sedimentological, and paleobiogeographic insights. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 507, 188-200.
- Sedorko, D., Netto, R.G., Horodyski, R.S., 2019.** Tracking Silurian-Devonian events and paleobathymetric curves by ichnologic and taphonomic analyzes in the southwestern Gondwana. *Glob. Planet. Change* 179, 43-56.
- Seilacher, A., 1960.** Lebensspuren als Leitfossilien. *Geol. Res.* 41-50.
- Seilacher, A., 1963.** Lebensspuren und salinitätsfazues. *Fortschr. Geol. Rheinld. U. Westf.* 10, 81-94.
- Seilacher, A., 1964.** Biogenic sedimentary structures. In: Imbrie, J., Newell, N. (Eds.), *Approaches to Paleoecology*. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 296-316.
- Seilacher, A., 1967a.** Fossil behaviour. *Sci. American* 217, 72-80.
- Seilacher, A., 1967b.** Bathymetry of trace fossils. *Mar. Geol.* 5, 413-428.
- Seilacher, A., 1974.** Flysch trace fossils: evolution of behavioural diversity in the deep-sea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 4, 233-245.
- Seilacher, A., 1977.** Pattern analysis of *Paleodictyon* and related trace fossils, 289-334. In: Crimes, T.P., Harper, J.C. (Eds.), *Trace Fossils 2. Geological Journal Special Issue 9*. Seel House Press, Liverpool.
- Seilacher, A., 1983.** Upper Paleozoic trace fossils from the Gilf Kebir-Abur Ras area in southwestern Egypt. *J. Afr. Earth Sci.* 1, 21-34.

- Seilacher, A., 1986.** Evolution of behavior as expressed in marine trace fossils. In: Kitchell, J.A., Nitecki, M.H. (Eds.), *Evolution of Animal Behavior: Paleontological and Field Approaches*. Oxford University Press, New York, 62-87.
- Seilacher, A., 1990.** Aberrations in bivalve evolution related to photo and chemosymbiosis. *Hist. Biol.* 3, 289-311.
- Seilacher, A., 2007.** *Trace Fossil Analysis*. Springer Berlin, Heidelberg, 226 pp.
- Seilacher, A., Meischner, D., 1964.** Fazies-Analyse im Palaözoikum des Oslo-Gebeites. *Geologische Rundschau* 54(2), 596-619.
- Seilacher, A., Seilacher, E., 1994.** Bivalvian trace fossils: a lesson from actuopaleontology. *Cour. Forschungsinst. Senckenberg* 169, 5-15.
- Selwin, 1890.** Tracks of organic origin in rocks of the Animikie group. *Amer. J. Sci.* 39(3), 145-147.
- Senglaub, M.D., 2004.** Paleoeology of the Lower Devonian Esopus and Carlisle Center Formations (Tristates Group) of New York State. Master thesis, Bowling Green State University 144 pp.
- Seward, A.C., 1903.** Fossil Floras of Cape Colony. *Ann. South Afr. Mus.* 4, 1-122.
- Sigal, J., 1952.** Aperçu stratigraphique sur la micropaleontologie du Crétacé. XIX^{ème} Cong. Géol. Int. Alger. 1^{ère} série, Algérie, 26, 8-9.
- Simpson, S., 1956.** On the trace-fossil *Chondrites*. *Quart. J. Geol. Soc. London* 448, 475-499.
- Simpson, S., 1970.** Notes on *Zoophycos* and *Spirophyton*. In: Crimes, T.P., Harper, J.C. (Eds.), *Trace fossils*. *Geol. J.*, special issue 3, 505-514.
- Smith, A.B., Crimes, T.P., 1983.** Trace fossils formed by heart urchins-a study of *Scolicia* and related traces. *Lethaia* 16, 79-92.
- SN-Repal, 1952.** Le Bassin Néogène du Chélif. Publication du XIX^e Congrès géologique international, Alger, Monographie Régionale, série 1, n° 16, 1-16.
- Song, H-B., Wang, H., Wang, F., Guo, R-R., Hu, B., 2016.** Ichnofossils and ichnofabrics in the Lower Permian Taiyuan Formation of North China Basin. *Geodin. Acta* 28(1-2), 37-52.
- Southard, J.B., Lambie, J.M., Federico, D.C., Pile, H.T., Weidman, C.R., 1990.** Experiments on bed configurations in fine sands under bidirectional purely oscillatory flow, and the origin of hummocky cross-stratification. *J. Sediment. Res.* 60 (1), 1-17.
- Squinabol, S., 1890.** Alghe e pseudo-alghe fossili italiane. *Atti Soc. Linguist. Sci. Nat. Geogr.* 1 (1-2), 166-199.
- Stanley, T.M., Feldmann, R.M., 1998.** Significance of nearshore trace-fossil assemblages of the Cambro-Ordovician Deadwood Formation and Aladdin Sandstone, South Dakota. *Ann. Carnegie Mus.* 67, 1-51.
- Stevens, G.R., 1968.** The Amuri Furoid. *New Zealand J. Geol. Geophys.* 11(11), 253-261.

-T-

Takayanagi, Y., Saito, T., 1962. Planctonic foraminifera from the Nabori Formation. 5. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Japan, pp. 67-106.

Tanaka, K., 1971. Trace Fossils from the Cretaceous Flysch of the Ikushumbetso Area, Hokkaido, Japan. Geological Survey of Japan, Report 242, 1-31.

Tandjaoui-Arif, R., 2014. Les Conodontes du Dévonien moyen de la coupe du KM 30 (Saoura, Algérie) : Biostratigraphie, Bioévénements et Environnement. Mémoire de Magister, Université d'Oran, 68 pp.

Tankard, A.J., Barwis, J.H., 1982. Wave-dominated deltaic sedimentation in the Devonian Bokkeveld Basin of South Africa. J. Sediment. Petrol. 52, 959-974.

Taylor, A.M., Goldring, R., 1993. Description and analysis of bioturbation and ichnofabric. J. Geol. Soc. Lond. 150, 141-148.

Taylor, A.M., Goldring, R., Gowland, S., 2003. Analysis and application of ichnofabrics. Earth Sci. Rev. 60, 227-259.

Taylor, B.J., 1967. Trace fossils from the fossil Bluff series of Alexander Island. British Antarctic Survey Bulletin 13, 1-30.

Tchoumatchenco, P., 1986. Répartition paléoécologique des brachiopodes jurassiques dans les Monts de Tiaret et l'Ouarsenis occidental (Algérie). In: Racheboeuf, P.R., Emig, C.C. (Eds.), Les brachiopodes fossiles et actuels, Biostratigraphie du Paléozoïque, vol. 4, pp. 389-398.

Tchoumatchenco, P., Khrischev, K., 1992a. Le Jurassique dans les Monts de Tiaret et de l'Ouarsenis occidental (Algérie). I. Stratigraphie. Geologica Balcanica 22 (5), 29-59.

Tchoumatchenco, P., Khrischev, K., 1992b. Le Jurassique dans les Monts de Tiaret et de l'Ouarsenis occidental (Algérie). II. Evolutions paléogéographique et paléotectonique. Geol. Balcanica 22 (6), 53-63.

Tchoumatchenco, P., Uchman, A., 2001. The oldest deep-sea *Ophiomorpha* and *Scolicia* and associated trace fossils from the Upper Jurassic-Lower Cretaceous deep-water turbidite deposit of SW Bulgaria. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 169, 85-99.

Tchoumatchenco, P., Nikolov, T., Kozhukharov, D., Benev, B., Gochev, P., Katzkov, N., Khrischev, K., Moev, M., Nicolov, Z., Slavov, I., Tzankov, T., Zidarov, N., 1995. Le Crétacé inférieur dans le massif de l'Ouarsenis et les Monts de Tiaret (Algérie du Nord). Geol. Balcanica 25 (2), 27-59.

Thomas, H., 1985. Géodynamique d'un bassin intramontagneux. Le bassin du Bas Chélif Occidental durant le Mio-Plio-Quaternaire. Thèse de Doctorat d'état, Université de Pau et Pays de l'Adour, 594 pp.

Torell, O.M., 1870. Petrificata Suecana Formations Cambriacae. Lunds Univ. Årsskrift 6, 1-14.

-U-

Uchman, A., 1995. Taxonomy and paleoecology of flysch trace fossils: the Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). Beringeria 15, 1-115.

- Uchman, A., 1998.** Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: Revision of the Marian Książkiewicz collection and studies of complementary material. *Ann. Soc. Geol. Pol.* 68, 105-218.
- Uchman, A., 1999.** Ichnology of the Rhenodanubian flysch (Lower Cretaceous-Eocene) in Austria and Germany. *Beringeria* 25, 65-171.
- Uchman, A., 2004.** Deep-sea trace fossils controlled by palaeoxygenation and deposition: an example from the Lower Cretaceous dark flysch deposits of the Silesian Unit, Carpathians, Poland. In: Webby, B.D., Mángano, M.G., Buatois, L.A. (Eds.), *Trace Fossils in Evolutionary Palaeoecology, Fossils & Strata* 51, 39-57.
- Uchman, A., Demircan, H., 1999.** A *Zoophycos* Group trace fossil from Miocene flysch in southern Turkey: evidence for a U-shaped causative burrow. *Ichnos* 6, 251-259.
- Uchman, A., Tchoumatchenco, P., 2003.** A mixed assemblage of deep-sea and shelf trace fossils from the Lower Cretaceous (Valanginian) Kamchia Formation in the Troyan region, central Fore-Balkan, Bulgaria. *Ann. Soc. Geol. Pol.* 73, 27-34.
- Uchman, A., Gaździcki, A., 2006.** New trace fossils from the La Meseta Formation (Eocene) of Seymour Island, Antarctica. *Pol. Polar Res.* 27 (2), 153-170.
- Uchman, A., Wetzel, A., 2012.** Deep-sea fans. In: Knaust, D., Bromley, R.G. (Eds.), *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments. Developments in Sedimentology* 64, 643-671.
- Uchman, A., Jach, R., 2017.** Ichnological record in Jurassic sediments of the Fatricum Domain in the Tatra Mountains, southern Poland and northern Slovakia. In: Grabowski, J. (Ed.), *Jurassica XIII, Jurassic Geology of Tatra Mts, Abstracts and Field Trip Guidebook, Poland, Kościelisko near Zakopane, June 19th–23rd, 2017*, p. 60. Polish Geological Institute-National Research Institute, Warsaw.
- Uchman, A., Rattazzi, B., 2019.** The trace fossil *Circulichnis* as a record of feeding exploration: New data from deep-sea Oligocene-Miocene deposits of the northern Italy. *C. R. Palevol* 18(1), 1-12.
- Uchman, A., Janbu, N.E., Nemeč, W., 2004.** Trace fossils in the Cretaceous–Eocene flysch of the Sinop-Boyabat Basin, central Pontides, Turkey. *Ann. Soc. Geol. Pol.* 74, 197-235.
- Uchman, A., Bubík, M., Mikuláš, R., 2005.** The ichnological record across the Cretaceous/Tertiary boundary in turbiditic sediments at Uzgrun (Moravia, Czech Republic). *Geol. Carpathica* 56 (1), 57-65.
- Uchman, A., Mikuláš, R., Rindsberg, A.K., 2011.** Mollusc trace fossils *Ptychoplasma* Fenton and Fenton, 1937 and *Oravaichnium* Plička and Uhrová, 1990: Their type material and ichnospecies. *Geobios* 44, 387-397.
- Uchman, A., Caruso, C., Sonnino, M., 2012.** Taxonomic review of *Chondrites affinis* (Sternberg, 1833), from Cretaceous-Neogene offshore-deep-sea Tethyan sediments and recommendation for its further use. *Riv. Ital. Paleontol. Stratigr.* 118, 313-324.

-V-

Van Assen, E., Kuiper, K.F., Barhoun, N., Krijgsman, W., Sierro, F.J., 2006. Messinian astrochronology of the melilla basin: stepwise restriction of the Mediterranean Atlantic connection through Morocco. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 238, 15-31.

Vanuxem, L., 1842. Geology of New York, Part III. Survey of the third Geological district, New York. W. & A. White & J. Visscher, Albany, 306 pp.

Venzo, S., 1950. Ammoniti e vegetali albiano-cenomaniani nel Flysch del Bergamasco occidentale. *Atti Soc. Italiana Sci. Nat. Mus. Civico Storia Nat. Milano* vol. LXXXIX, pp.175-286.

Vialov, O.S., 1971. The rare Mesozoic problematica from Pamir and Caucasus. (*in Russian, English summary*). *Paleontol. Sb. (L'vov)* 7, 85-93.

Villa, A. 1844. Sulla costituzione geologica della Brianza.

Ville, M.L., 1852. Notice géologique et minéralogique sur la partie occidentale de la province d'Oran. *Bull. Soc. Géol. France, Paris, série 2, tome 9.* pp. 363-380.

Vinn, O., Bendella, M., Benyoucef, M., Zhang, L-J., Bouchemla, I., Ferré, B., Lagnaoui, A., 2020. Abundant *Zoophycos* and *Chondrites* from the Messinian (Upper Miocene) of northwestern Algeria. *J. Afr. Earth Sci.* 171, 103921.

Viviani, D., 1805. Phosphorencia maris, quatordecim lucescentiam animalicorum novis speciebus illustrata avec 5 planches. Genoa.

Von Sternberg, K.M.G., 1833. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, 5, 6-80. Fr. Fleischer, Leipzig, Prague.

-W-

Walter, M.R., Elphinstone, R., Heys, G.R., 1989. Proterozoic and Early Cambrian trace fossils from the Amadeus and Georgina Basins, central Australia. *Alcheringa* 13, 209-256.

Wang, M., Li, K., Yang, W., Dai, M., Bai, W., Qi, Y., 2019. The trace fossil *Thalassinoides bacae* in the Cambrian Zhangxia Formation (Miaolingian Series) of North China. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 534, 109333.

Wang, Y., 2004. The approach to palaeoecology of ichnofossil *Zoophycos* from middle Devonian in Dushan county, Guizhou Province. *Acta Palaeontol. Sin.* 43(4), 591-596.

Webby, B.D., 1970. Late Precambrian trace fossils from New South Wales. *Lethaia* 3, 79-109.

Wefer, G., 1989. Particle flux in the ocean: effects of episodic production. In: Berger, W.H., Smetacek, V.S. (Eds.), *Productivity of the Ocean: Present and Past*. John Wiley and Sons, New York, pp. 139-153.

Weiss, W., 1941. Die Entstehung der 'Zöpfe' im Schwarzen und Braunen Jura. *Nat. Volk* 71, 179-184.

Wells, J., 1955. The development of chert between the Main and Crow Limestones in north Yorkshire. *Proc. Yorks. Geol. Soc.* 30(11), 177-196.

- Welsch, J., 1890.** Les terrains secondaires des environs de Tiaret et de Freneda (Département d'Oran, Algérie). Doctorat ès-Sciences, Nature, Université de Lille, Bigot édition, 204 pp.
- Wetzel, A., 1981.** Ökologische und stratigraphische Bedeutung biogener Gefüge in quartären Sedimenten am NW-Afrikanischen Kontinentalrand. Meteor Forschungsergeb. Reihe C 34, 1-47.
- Wetzel, A., 1983.** Biogenic structures in modern slope to deep-sea sediments in the Sulu Sea Basin (Philippines). Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 42, 285-304.
- Wetzel, A., 1984.** Bioturbation in deep-sea fine-grained sediments: influence of sediment texture, turbidite frequency and rates of environmental change. In: Stow, D.A.V., Piper, D.J.W. (Eds.), Fine-grained sediments: deep water processes and facies. Geol. Soc. 15, 595-608.
- Wetzel, A., 1985.** Asymmetry of *Zoophycos* burrows as a way-up criterion-a reconsideration. Sedimentology 32, 749-751.
- Wetzel, A., 1987.** Ichnofabrics in Eocene to Maestrichtian sediments from deep sea drilling project. Site 605, off New Jersey coast. *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project*, XCIII, 2,825-835.
- Wetzel, A., 1991.** Ecologic interpretation of deep-sea trace fossil communities. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 85, 47-69.
- Wetzel, A., 2002.** Modern *Nereites* in the South China Sea-ecological associations with redox conditions in the sediment. Palaios 17, 507-515.
- Wetzel, A., Werner, F., 1981.** Morphology and ecological significance of *Zoophycos* in deep-sea sediments of NW Africa. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 32, 185-212.
- Wetzel, A., Bromley, R.G., 1994.** *Phycosiphon incertum* revisited: *Anconichnus horizontalis* is its junior subjective synonym. J. Paleontol. 68, 1396-1402.
- Wetzel, A., Uchman, A., 2001.** Sequential colonization of muddy turbidites: examples from Eocene Beloveža Formation, Carpathians, Poland. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 168, 171-186.
- Wetzel, A., Uchman, A., 2012.** Hemipelagic and pelagic basin plains. In: Knaust, D., Bromley, R.G. (Eds.), Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments. Developments in Sedimentology 64, 673-702.
- Wetzel, A., Blechschmidt, I., Uchman, A., Matter, A., 2007.** A highly diverse ichnofauna in late Triassic deep-sea fan deposits of Oman. Palaios 22, 567-576.
- Wierzbowski, A., Atrops, F., Grabowski, J., Hounslow, M., Matyja, B.A., Olóriz, F., Page, K., Parent, H., Rogov, M., Schweigert, G., Villaseñor, A.B., Wierzbowski, H., Wright, J.K., 2016.** Towards a consistent Oxfordian/Kimmeridgian global boundary: current state of knowledge. Volumina Jurassica XIV, 15-50.
- Wignall, P.B., 1991.** Dysaerobic trace fossils and ichnofabrics in the Upper Jurassic Kimmeridge Clay of southern England. Palaios 6, 264-270.
- Wignall, P.B., Pickering, K.T., 1993.** Palaeoecology and sedimentology across a Jurassic fault scarp, NE Scotland. J. Geol. Soc. 150, 323-340.

Wildi, W., 1983. La chaîne tello-rifaine (Algérie, Maroc, Tunisie): Structure, stratigraphie et évolution du Trias au Miocène. *Revue de Géographie Physique et de Géologie dynamique*, Paris 3, 201-299.

Williams, J.S., 1957. Paleoecology of the Mississippian of the upper Mississippi valley region. In: Ladd, H.S. (Ed.), *Treatise on marine ecology en paleoecology*. Mem. Geol. Soc. Am. 2(67), 279-324.

Wu, X.T., 1982. Storm-generated depositional types and associated trace fossils in Lower Carboniferous shallow-marine carbonates of Three Cliffs Bay and Ogmore-by-Sea. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 39, 189-195.

-Y-

Yelles-Chaouche, A.K., Ait Ouali, R., Bracene, R., Derder, M.E.M., Djellit, H., 2001. Chronologie de l'Ouverture du bassin des Ksour (Atlas saharien, Algérie) au début du Mésozoïque. *Bull. Soc. Géol. France* 172(3), 285-293.

Yochelson, E.L., Fedonkin, M.A., 1997. The type specimens (middle Cambrian) of the trace fossil *Archaeonassa* Fenton and Fenton. *Can. J. Earth Sci.* 34, 1210-1219.

Yuan Yuan, W., Xueqin, W., Uchman, A., Bin, H., Huibo, S., 2019. Burrows of the Polychaete *Perinereis aibuhiutensis* on a tidal flat of the yellow river delta in china: implications for the ichnofossils *Polykladichnus* and *Archaeonassa*. *Palaios* 34 (5), 271-279.

-Z-

Zhang, L.-J., 2014. Lower Devonian tempestites in western Yangtze, South China: insight from *Zoophycos* ichnofabrics. *Geol. J.* 49, 177-187.

Zhang, L.-J., Gong, Y., 2012. Systematic revision and ichnotaxonomy of *Zoophycos*. *Earth Sci. J. China Univ. Geosci.* 37, 60-79.

Zhang, L.-J., Zhao, Z., 2015. Lower Devonian trace fossils and their palaeoenvironmental significance from western Yangtze Plate, South China. *Turk. J. Earth Sci.* 24 (5), 325-343.

Zhang, L.-J., Zhao, Z., 2016. Complex behavioural patterns and ethological analysis of the trace fossil *Zoophycos*: evidence from the Lower Devonian of South China. *Lethaia* 49, 275-284.

Zhang, L.-J., Shi, G.R., Gong, Y.M., 2015a. An ethological interpretation of *Zoophycos* based on Permian records from South China and southeastern Australia. *Palaios* 30, 408-425.

Zhang, L.-J., Fan, R.Y., Gong, Y.M., 2015b. *Zoophycos* macroevolution since 541 Ma. *Sci. Rep.* 5(14954), 1-10.

Zhao, X., Tong, J., 2010. Two episodic changes of trace fossils through the Permian-Triassic transition in the Meishan cores, Zhejiang Province. *Sci. China Earth Sci.* 53, 1885-1893.

Liste des Figures et Tableaux

	Liste des Figures	page
Fig. 1.	Grands traits géographiques de la chaîne alpine en Méditerranée occidentale (Benest, 1985).....	5
Fig. 2.	Situation géographique et géologique du Sahara algérien et ses régions avoisinantes (modifié d'après Benyoucef, 2012).....	6
Fig. 3.	Morphologie de base d'un <i>Zoophycos</i> en 3D (d'après Olivero, 2003). La flèche indique la direction de construction de la lame.....	8
Fig. 4.	Caractéristiques morphologiques générales d'une simple lame de <i>Zoophycos</i> (Olivero & Gaillard, 2007).....	9
Fig. 5.	(A) Fin d'une bande de lamelles secondaires (e.g., Jurassique moyen-France). Barre d'échelle = 1 cm. (B) Construction des bandes de lamelles secondaires. (d'après Olivero & Gaillard, 2007).....	12
Fig. 6.	Mécanisme de construction des lamelles secondaires (d'après Olivero & Gaillard, 2007).....	14
Fig. 7.	Mouvement du producteur dans le tube marginal et direction de construction de la lame selon un modèle ascendant (d'après Olivero & Gaillard, 2007).....	15
Fig. 8.	Les différentes étapes de construction de " <i>shifting worm model</i> " des <i>Zoophycos</i> de la Nouvelle-Zélande (Lewis, 1970). Cette figure montre la succession de galeries en «J» ainsi creusées forme une structure laminaire à lobes.....	17
Fig. 9.	Les différentes étapes de construction de " <i>discoïdal animal model</i> " des <i>Zoophycos</i> de la Nouvelle-Zélande (Lewis, 1970). Cas d'un organisme de forme discoïdale se déplaçant constamment vers l'interface eau sédiment.....	18
Fig. 10.	Modèle de construction du <i>Zoophycos</i> par l'organisme <i>Umbellula</i> (d'après Bradley, 1973). (a-b) coupe de l'organisme <i>Umbellula</i> . (c) mouvements péristaltiques de l'organisme dans le sédiment. (d) formation d'une lame de <i>Zoophycos</i>	18
Fig. 11.	Les différents types morphologiques décrits par Wetzel & Werner (1981). Les terriers sont subdivisés sur la base de <i>shaft</i> -type, type «U» ou «J», et s'ils sont formés de façon continue ou discontinue.....	20
Fig. 12.	Morphologie de base, terminologie et mesures d'un <i>Zoophycos</i> spiralé en coupe transversale (d'après Kotake, 1989). Dat: Diamètre du tunnel axial, Rsp: Rayon du spreite, Tsp: Épaisseur du spreite, Dfp: Diamètre d'une pelote fécale, Lfp: Longueur d'une pelote fécale.....	20
Fig. 13.	Reconstitution schématique des étapes de la production du <i>Zoophycos</i> du Groupe Amuri de la Nouvelle-Zélande (d'après Ekdale & Lewis, 1991).....	21
Fig. 14.	Modèle de configuration d'un <i>Zoophycos</i> spiralé du quaternaire à la lumière des observations de la radiographie (rayons X) (d'après Löwemark & Schäfer, 2003).....	22
Fig. 15.	Modèle de construction d'un <i>Zoophycos</i> spiralé (d'après Olivero & Gaillard, 2007). (u.e: extrémité supérieure, f.t: premier tube, i.e: extrémité inférieure, m.t: tube marginal, i.p.t: position initial du tube, L: lame, a.c: axe d'enroulement, u.a: apex supérieur).....	23
Fig. 16.	Différence illustrative entre <i>Zoophycos</i> et <i>Spirophyton</i> (Zhang & Gong, 2012). La morphologie de <i>Zoophycos</i> en 3D d'après Löwemark & Werner (2001); et de <i>Spirophyton</i> d'après Hall (1863).....	25

Fig. 17.	Distribution des ichnofaciès marins montrant les ichnogenres de chaque ichnofaciès (Seilacher, 1963, 1967b; Crimes, 1975; Ekdale <i>et al.</i> , 1984).....	29
Fig. 18.	Associations de traces fossiles caractéristiques des différents ichnofaciès marins de type <i>Softground</i> (Buatois & Mángano, 2011).....	31
Fig. 19.	Association des traces fossiles caractéristiques des ichnofaciès contrôlés par la nature du substrat (d'après Buatois & Mángano, 2011).....	33
Fig. 20.	Association des traces fossiles caractéristiques des ichnofaciès continentaux des invertébrés (d'après Buatois & Mángano, 2011).....	34
Fig. 21.	Illustration schématique de <i>Fucoïdes circinatus</i> (Brongniart, 1828).....	37
Fig. 22.	Exemplaires figurés par Vanuxem (1842). (a-b). <i>Fucoïdes cauda-galli</i> ; (c). <i>Retort Fucoïd</i>	38
Fig. 23.	Les spécimens de <i>Zoophycos</i> représentés par Massalongo (1855). (a). <i>Zoophycos brianteus</i> ; (b). <i>Zoophycos villa</i>	39
Fig. 24.	Les spécimens figurés par Fischer-Ooster (1858). (A). <i>Taonurus flabelliformis</i> ; (B). <i>Taonurus brianteus</i>	40
Fig. 25.	La trace <i>Chondrites scoparius</i> provenant des calcaires jurassiques de la vallée du Rhône (Dumortier, 1859).....	41
Fig. 26.	<i>Zoophycos</i> figurés par Gastaldi (1866), conservés au Musée de l'Université de Turin. Le premier provient de la colline de Turin, le deuxième des Apennins.....	42
Fig. 27.	Différents spécimens de <i>Cancellophycus</i> définies par Saporta (1873). (a). <i>C. reticularis</i> ; (b). <i>C. marioni</i> ; (c). <i>C. scoparius</i> (d). <i>C. liasinus</i>	44
Fig. 28.	Illustrations schématiques des spécimens inventoriés par Saporta & Marion (1881), figurés in Saporta (1882). (a). <i>Glossophycus camillae</i> ; (b). <i>Taonurus panescorsi</i>	45
Fig. 29.	<i>Zoophycos insignis</i> Squinabol, 1890, provenant de la région de Bergame, Italie du Nord (Venzo, 1950).....	48
Fig. 30.	Reconstitutions des parties anatomiques des vers sabellides, rappelant les empreintes de type <i>Zoophycos</i> . (a). <i>Zoophycos</i> Massalongo, 1955; (b). <i>Palaeospira</i> Plička, 1964; (c). <i>Spirographis</i> Viviani, 1805 (d'après Plička, 1970).....	49
Fig. 31.	Tendance évolutive des <i>Zoophycos</i> du Bassin Subalpin Français (d'après Olivero, 2003). Notez la complexité croissante des lames, de leurs dimensions et du décalage bathymétrique depuis les environnements peu profonds (plateforme) aux environnements plus profonds (Bassin).....	54
Fig. 32.	Distribution spatio-temporelle des <i>Zoophycos</i> pendant le Phanérozoïque et son contexte bioenvironnemental (Zhang <i>et al.</i> , 2015b).....	56
Fig. 33.	Macroévolution morphologique des <i>Zoophycos</i> pendant le Phanérozoïque (Zhang <i>et al.</i> , 2015b). (L'échelle est de 05 cm).....	57
Fig. 34.	Charte comparative avec la stratigraphie, tendance évolutive et caractéristiques ichnologiques des morphotypes de <i>Zoophycos</i> du Crétacé au Miocène dans la région de Gubbio (Apennin central) (d'après Monaco <i>et al.</i> , 2016).....	58
Fig. 35.	Symboles représentatifs de lithologie, figures et structures sédimentaires ainsi la faune, flore et bioturbation.....	61
Fig. 36.	Localisation de secteur d'étude. A. Imagerie satellitaire (Google Earth) montrant la position générale des Monts d'Ougarta. B. Carte géologique de la chaîne d'Ougarta (d'après Bendella & Ouali Mehadji, 2014). C. Image satellitaire (Google Earth) montrant la position de la Formation de Chefar El Ahmar.....	65

Fig. 37.	Colonne lithostratigraphique de la Formation de Chefar El Ahmar dans le secteur de Marhouma (ou "km 30"), montrant la répartition des traces fossiles.....	67
Fig. 38.	Photos panoramiques de terrain de la Formation de Chefar El Ahmar. A. Vue panoramique du membre inférieur (1) et médian (2) de cette formation ; B. Vue panoramique du Membre Marno-Calcaires supérieurs ; C. Vue panoramique montrant la partie supérieure du niveau majeur à Faune Benthique Variée ("FBV"); D et E. Calcaires bioclastiques riches en crinoïdes (flèches jaunes) et en coraux (flèche blanche) appartenant au Membre Marno-Calcaires inférieurs (partie du "FBV").....	68
Fig. 39.	Photomicrographies des lames minces de la Formation de Chefar El Ahmar. A. Biomicrite à texture wackestone montrant une coquille de brachiopode à texture fibreuse avec des ornements extérieurs (flèche blanche) et sections d'échinoderme (flèche noire) (Membre Marno-Calcaires inférieurs). B. Biomicrite à texture packstone comprenant des sections de bivalves et de brachiopodes, de trilobite (flèche noire) et de plaques de crinoïdes (flèches blanches) (Membre Marno-Calcaires inférieurs). C. Vue microscopique d'une section du bryzoaire <i>Fistuliporidé</i> (Marno-Calcaires inférieurs). D. Mudstone à wackestone avec des sections de tentaculites (Membre Marno-Calcaires médians). E. Biomicrite à texture wackestone comprenant des sections de tentaculites et de trilobites (Membre Marno-Calcaires médians). F. Oobiomicrite à texture packstone (Membre Marno-Calcaires Médians).....	69
Fig. 40.	Photos d'affleurement de la Formation de Chefar El Ahmar. A. Alternance de marnes et des niveaux centimétriques de calcaires dans le Membre Marno-Calcaires médians. B. Alternances d'argiles, de siltes et des grès du Membre Marno-Calcaires médians. C et D. Bancs centimétriques montrant des laminations parallèles (flèche rouge), obliques (flèche blanche) avec des convolutes (flèche noire) dans le Membre Marno-Calcaires médians. E et F. Marnes grisâtres à grisâtres foncées comprenant de minces niveaux de calcaires et de nodules carbonatés en forme circulaire (la partie supérieure du deuxième membre).....	71
Fig. 41.	Traces fossiles du Membre Marno-Calcaires médians. A. <i>Chondrites intricatus</i> (Ci), et <i>Planolites</i> isp. (Pl); B. <i>Chondrites</i> isp. C. <i>Chondrites</i> cf. <i>targionii</i> ; D. <i>Cochlichnus</i> isp.; E. <i>Neonereites biserialis</i> (Nb), et <i>Circulichnis</i> cf. <i>montanus</i> (Cm); F. <i>Neonereites multiserialis</i>	73
Fig. 42.	Traces fossiles du Membre Marno-Calcaires médians. A. <i>Nereites</i> isp.; B. <i>Palaeophycus</i> isp.; C. <i>Thalassinoides</i> isp.....	80
Fig. 43.	Différents spécimens de <i>Zoophycos</i> décrits dans la Formation de Chefar El Ahmar. A-D. <i>Zoophycos</i> aff. <i>cauda-galli</i> Vanuxem, 1842; A. Niveau 3, B. Niveau 3, C. Niveau 2, D. Niveau 3. E-H. <i>Zoophycos</i> isp. A; E. Niveau 3, F. Niveau 3, G. Niveau 1, H. Niveau 1. ap: apex, la: lamelle, tm: tube marginal, om: ouverture du tube marginal.....	83
Fig. 44.	A-D. Association et recoupement des <i>Planolites</i> isp. et <i>Chondrites</i> isp. avec les <i>Zoophycos</i> dans le deuxième niveau repère à <i>Zoophycos</i> (NZ2), provenant du Membre Marno-Calcaires Médians. Pl: <i>Planolites</i> isp., Ch: <i>Chondrites</i> isp., la: lamelle, tm: tube marginal.....	88
Fig. 45.	Diagrammes de <i>tiering</i> des trois niveaux repères à <i>Zoophycos</i> (NZ) de la Formation de Chefar El Ahmar. Zo: <i>Zoophycos</i> , Th: <i>Thalassinoides</i> , Pl: <i>Planolites</i> , Ch: <i>Chondrites</i> , Ne: <i>Nereites</i>	89

Fig. 46.	Bloc diagramme schématique illustrant la tendance paléoenvironnementale de la Formation de Chefar El Ahmar et les traces fossiles associées, y compris les niveaux repères à <i>Zoophycos</i>	93
Fig. 47.	A. Position géographique des deux secteurs d'étude par rapport aux grands traits géographiques et structuraux de la mosaïque atlasique de l'Afrique du Nord-Ouest (simplifiée in Ouared, 1987). B. Image satellitaire (Google Earth) montrant les deux secteurs d'étude.....	99
Fig. 48.	Succession lithostratigraphique et représentations photographiques de la section étudiée. A. Colonne lithostratigraphique du Membre Marno-Calcaires à <i>Zoophycos</i> . B. Vue panoramique montrant le contact entre le Membre Marno-Calcaires à microfilaments et le Membre Marno-Calcaires à <i>Zoophycos</i> de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala, noter les deux niveaux d'assemblages d'ammonites et le premier niveau repère à <i>Zoophycos</i> (NZ1). C. Vue panoramique montrant le contact entre la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala (partie supérieure du Membre Marno-Calcaires à <i>Zoophycos</i>) et la Formation des Brèches de Raknet El Kahla.....	101
Fig. 49.	Photomicrographies des lames minces du Membre Marno-Calcaires à <i>Zoophycos</i> . A. wackestone à grains de quartz sub-arrondis à sub-angulaires de la taille de silts avec de rares sections de bivalves à test mince. B. wackestone riche en bivalves à test mince. C. wackestone à calcisphères et spicules d'éponges. D. wackestone à bivalves à test mince et calcisphères. E-F. wackestone riche en bivalves à test mince, sections de foraminifères benthiques (L ; <i>Lenticulina</i>) et de saccocomidé (S ; <i>Saccocoma</i> sp.).....	103
Fig. 50.	Ammonites du Membre Marno-Calcaires à <i>Zoophycos</i> de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala. A. <i>Grammoceras</i> aff. <i>Striatulum</i> . B. <i>Pseudogrammoceras</i> gr. <i>fallaciusum</i> . C. <i>Esericeras</i> sp. D. <i>Harpoceras</i> sp. E. <i>Harpoceras</i> cf. <i>serpentinum</i> . F. <i>Lytoceras</i> sp. G. <i>Phylloceras</i> sp. H. <i>Pseudogrammoceras</i> cf. <i>muelleri</i> . I. <i>Pseudogrammoceras</i> cf. <i>pseudostruckmanni</i> . Les taxons A-H forment le premier assemblage et les taxons I le second. A1, A2: vue latérale, A3, A4: vue ventrale. B1, B3: vue latérale, B2: vue ventrale. C1, C3: vue latérale, C2: vue ventrale. D1, D2: vue latérale. E1, E3: vue latérale, E2: vue ventrale. F1, F2: vue latérale, F3, F4: vue ventrale. G1, G2: vue latérale, G3, G4: vue ventrale. H1, H2: vue latérale. I1, I2, I3: vue latérale. Barre d'échelle : 1,5 cm.....	104
Fig. 51.	Traces fossiles du Membre Marno-Calcaires à <i>Zoophycos</i> . A. <i>Chondrites intricatus</i> (<i>Ci</i>). B. <i>Chondrites</i> isp., noter un terrier indéterminé retravaillé complètement par des <i>Chondrites</i> (flèche noire). C. <i>Chondrites targionii</i> . D. <i>Palaeophycus</i> isp. E-F. <i>Thalassinoides</i> isp. G-H. <i>Thalassinoides</i> isp. retravaillés partiellement à complètement par des <i>Chondrites</i> (flèches noires).....	107
Fig. 52.	<i>Zoophycos</i> du Membre Marno-Calcaires à <i>Zoophycos</i> . A-B. <i>Zoophycos briantus</i> montrant un enroulement senestre. C-D. <i>Zoophycos cauda-galli</i> . E. Succession de plusieurs structures en ménisque correspondant à une section transversale du <i>spreite</i> de <i>Zoophycos</i> (la concavité des ménisques indique la direction de déplacement du <i>spreite</i>). F. Plusieurs spécimens de <i>Zoophycos</i> isp. superposés dans un même banc (NZ1). G. <i>Zoophycos</i> isp. traversé par un terrier indéterminé (flèche noire).....	110
Fig. 53.	Succession lithostratigraphique et représentations photographiques du secteur d'étude. A. Colonne lithostratigraphique de la Formation de Mélah,	

	montrant la distribution des traces fossiles inventoriées (d'après Mekki et al., 2019). B-C. Vues panoramiques de la Formation de Mélah, (1) Membre Marno-Calcaires à <i>Zoophycos</i> , (2) Membre Marno-Calcaires Argileux.....	116
Fig. 54.	Traces fossiles de la Formation de Mélah. A. <i>Chondrites targionii</i> . B. <i>Chondrites</i> (Ci ; <i>C. ?intricatus</i> et Ct ; <i>C. targionii</i>). C. <i>Zoophycos brianteus</i> . D. <i>Zoophycos cauda-galli</i> (Zc) et <i>Z. briantus</i> (Zb). E. Association de deux spécimens de <i>Zoophycos</i> , <i>Z. brianteus</i> (Zb) et <i>Zoophycos</i> isp. A. (ZA). ap : apex.....	120
Fig. 55.	Traces fossiles de la Formation de Mélah. A. <i>Zoophycos</i> isp. B., B. <i>Zoophycos</i> isp. C. (les deux spécimens montrent à la fois des lamelles primaires (Lp) et secondaires (Ls)). C-D. Vues de détail montrant la succession des lamelles primaires (flèche blanche) et lamelles secondaires (flèche noire) des <i>Zoophycos</i> de la Formation de Mélah.....	121
Fig. 56.	Localisation du secteur d'étude. A. Modèle numérique d'élévation de l'Afrique du nord montrant la localisation du secteur d'étude. B. Image satellitaire (Google Earth) de la partie orientale du domaine pré-Atlasique, montrant la localisation des trois secteurs d'étude.....	126
Fig. 57.	Succession lithostratigraphique de la Formation de Faïdja dans les trois secteurs d'étude du domaine pré-Atlasique oriental (Algérie Nord occidentale).....	128
Fig. 58.	Photographies de terrain de la Formation de Faïdja. A. Vue panoramique du secteur du Kef Bel Aoura. B. Vue panoramique montrant le contact entre la Formation des Grès de Sidi Saâdoun et la Formation de Faïdja. C. Vue panoramique montrant le Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura. D-E. Vues panoramiques de la partie supérieure du Membre Grés-Argileux de Douaouda et son contact avec la Formation Carbonatée d'Ain Taga.....	129
Fig. 59.	A-E' . Photos représentatives de terrain et dessins détaillés des principales structures sédimentaires du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja. (1) Bancs gréseux à granulométrie fine à moyenne, montrant des lamination parallèles planes. (2) Structure d'échappement de fluide (flèche jaune). (3) <i>Hummocky cross stratification</i> (HCS). (4) Contact basal érosif aigu. (5) Rides de courant symétrique dans le contact supérieur du banc. F. <i>Flute-casts</i> à la base d'un banc gréseux, notant que le paléocourant est unidirectionnel (vers le sud, voir la flèche blanche).....	131
Fig. 60.	Photomicrographies des lames minces de la Formation de Faïdja. A-B. Microfaciès de grès du Membre Argilo-Gréseux de la Formation de Faïdja montrant une texture grainstone avec des grains de quartz sub-arrondis à sub-angulaires, et les minéraux de muscovites (M) et de zircon (Z) (voir flèches). C. Textures mudstone à wackestone de la Barre Calcaire inférieure (Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura) contenant des foraminifères benthiques agglutinés (L , <i>Lenticulina</i>). D-E. Textures de wackestone à packstone de la Barre Calcaire médiane, avec des sections de bivalve (b) et de saccocomidé (<i>Crassicoma schattenbergi</i> , S , <i>Saccocoma</i> sp.). F. Texture de packstone biomicritique de la Barre Calcaire supérieure, montrant des sections de bivalve (b) avec des grains de quartz sub-arrondis à sub-angulaires (voir les flèches).....	133
Fig. 61.	Photographies de terrain représentatives du Membre grés-argileux de Douaouda. A. Exemple de structures de déformation syn-sédimentaire (<i>SSDS</i> , slumps à grande échelle) de bancs de grès à granulométrie moyenne. B-D. Vues d'affleurements et dessin détaillé de bancs gréseux à	

	granulométrie moyenne montrant : (1) contacte basal aigu avec une gouttière d'érosion (<i>gutter cast</i>). (2) laminations parallèles. (3) <i>swaley cross-stratification</i> (SCS). (4) structure d'échappement de fluide (flèche noire). E. Bancs gréseux à structures chenalisées microconglomératiques du Membre Gréso-Argileux de Douaouda.....	134
Fig. 62.	Ammonites de la Formation de Faïdja. A. <i>Taramelliceras</i> (<i>Metahaploceras</i>) sp. B. <i>Toulisphinctes</i> ex gr. <i>uhlandi</i> . C. <i>Phylloceras</i> sp. (tous ces taxons proviennent du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja). D. <i>Orthosphinctes</i> ? (<i>Ardescia</i>)? E. <i>Physodoceras</i> sp. F. <i>Silicisphinctes</i> ? G. <i>Hybonotoceras</i> cf. <i>harpephorum</i> . H. <i>Sowerbyceras</i> cf. <i>pseudosilenum</i> (tous ces taxons proviennent du Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura). A1, A3: vue latérale, A2: vue ventrale; B1, B3. Vue ventrale, B2: vue latérale; C1, C3: vue latérale, C2: vue ventrale; D1: vue latérale, D2: vue ventrale; E1, E3. Vue ventrale, E2: vue latérale; F1: vue latérale, F2: vue ventrale; G1: vue latérale, G2: vue ventrale; H1, H2: vue latérale, H3, H4: vue ventrale. Barre d'échelle : 2 cm.....	136
Fig. 63.	Traces fossiles de la Formation de Faïdja: A. cf. <i>Archaeonassa</i> isp. (<i>Ar</i>) and <i>Neonereites</i> (<i>Nn</i>). B. <i>Belorhappe zickzak</i> . C. <i>Bolonia</i> isp. D. <i>Cardioichnus</i> isp (<i>Ca</i>) and <i>Gyrochorte comosa</i> (<i>Gc</i>). E. <i>Chondrites</i> cf. <i>targionii</i> . F. <i>Chondrites</i> isp. G. <i>Circulichnis</i> cf. <i>montanus</i> . H. <i>Diplocraterion paralellum</i> . I. <i>Gordia marina</i> . J. <i>Gyrochorte comosa</i> . Toutes ces traces fossiles appartiennent au Membre Argilo-Gréseux de Faïdja, à l'exception des <i>Chondrites</i> cf. <i>targionii</i> et <i>Diplocraterion paralellum</i> qui appartiennent aux barres calcaires du Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura.....	140
Fig. 64.	Traces fossiles de la Formation de Faïdja. A. <i>Lockeia</i> isp. B. <i>Megagraption</i> cf. <i>submontanum</i> . C. <i>Neonereites biserialis</i> (<i>Nb</i>) D. <i>Neonereites multiserialis</i> . E. ? <i>Neonereites uniserialis</i> . F. <i>Nereites</i> cf. <i>imbricata</i> . Toutes ces traces fossiles sont préservées exclusivement dans le Membre Argilo-Gréseux de Faïdja (notant que B, C et D préservées dans la partie basale de ce membre).....	145
Fig. 65.	Traces fossiles de la Formation de Faïdja. A. <i>Ophiomorpha</i> cf. <i>nodosa</i> . B. <i>Palaeophycus striatus</i> . C. <i>Palaeophycus</i> isp. D. <i>Paleodictyon</i> cf. <i>majus</i> (<i>Pm</i>) et <i>Paleodictyon</i> (<i>Squamadictyon</i>) <i>petaloideum</i> (<i>Pp</i>). E. <i>Paleodictyon strozzi</i> . F. <i>Phycosiphon incertum</i> . G. <i>Planolites</i> isp. H. <i>Protovirgularia</i> cf. <i>dichotoma</i> (<i>P</i>) et <i>Lockeia</i> isp. (<i>Lo</i>). I. <i>Thalassinoides suevicus</i> . J. <i>Zoophycos</i> isp. Noter que D, E et F sont signalées exclusivement dans la partie basale du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja dans le secteur de Kef Bel Aoura.....	149
Fig. 66.	Distribution verticale des traces fossiles d'invertébrés le long d'une coupe lithostratigraphique synthétique de la Formation de Faïdja dans les Monts du Nador (Algérie Nord-occidentale).....	153
Fig. 67.	Représentation graphique des environnements de dépôt de la Formation de Faïdja selon la distribution des ichnoassociations, le long du Membre Argilo-Gréseux de Faïdja (A-B), Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura (C) et le Membre Gréso-Argileux de Douaouda (D). F.W.W.B = <i>Fair-Weather Wave Base</i> ; S.W.B = <i>Storm Wave Base</i>	156
Fig. 68.	A. Position géographique du secteur d'étude par rapport aux grands traits géographiques de l'Afrique du Nord. B. localisation du secteur d'étude. C.	

	Reconstitution paléogéographique du Crétacé inférieur (Berriasien-Valanginien) (d'après Scotese, 2014).....	162
Fig. 69.	Colonne lithostratigraphique de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela montrant la répartition des traces fossiles, l'évolution texturale et le nombre de spécimen de <i>Zoophycos</i>	164
Fig. 70.	Illustrations photographiques de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela. A. Vue panoramique du secteur d'étude, montrant le contact entre la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela et la Formation Carbonatée d'Aïn Hamra. B. Vue panoramique de la base de l'Unité -1- et son contact avec la partie supérieure de la Formation Carbonatée d'Aïn Hamra. C. Calcaire bioturbé à rides de courant, montrant un <i>Thalassinoides</i> (flèche blanche) et une ammonite (flèche noire). D. Aspect général des marnes grises feuilletées caractérisant l'Unité -3-. E. Ammonoïdes pyriteuses représentées par des bélemnites (flèches noires) et ammonites (flèche blanche).....	165
Fig. 71.	Photomicrographies des lames minces de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela. A-D. microfaciès des calcaires de la base de l'Unité -1- montrant une texture wackestone-packestone refermant ; ossicules de rovéacrinides (A-C), bivalves à test minces (<i>Posidonomya</i>) (D). E-F. microfaciès des calcaires du sommet de l'Unité -1- montrant une biomicrite à texture wackestone à saccocomidé (E , flèche noire), sections de calpionelles (F , flèche blanche), et foraminifères planctoniques (F , flèche rouge).....	166
Fig. 72.	Photomicrographies des lames minces de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela. A-C. microfaciès des calcaires de l'Unité -2- montrant une texture mudstone-wackestone avec des sections de calpionelles et posydonomia (flèches bleues). D. Texture mudstone des calcaires de l'Unité -3- contenant des sections de rovéacrinides (flèche noire). E-F. microfaciès des calcaires de l'Unité -4- montrant une texture mudstone à section de radiolaires (flèches rouges).....	168
Fig. 73.	Traces fossiles de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela. A-C. Spécimens de <i>Zoophycos brianthus</i> montrant un enroulement dextre et senestre. Noter la morphologie assez large du spécimen (A), cette photo montre la déviation de l'organisme (obstacle est un fossile) (voir la flèche). D. <i>Zoophycos cauda-galli</i> de l'Unité 2. E-F. Succession de plusieurs structures en ménisque correspondant à une section transversale de lame de <i>Zoophycos</i>	170
Fig. 74.	Traces fossiles de la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela. A. <i>Chondrites intricatus</i> remplis d'un matériel micritique différent de l'encaissant. B. <i>Chondrites intricatus</i> (Ci) et <i>Thalassinoides</i> isp. (Th) ; noter que les deux traces sont remplies d'un matériel plus clair que l'encaissant et que les <i>Thalassinoides</i> isp recoupent les <i>Chondrites intricatus</i> . C. Un banc calcaire hautement bioturbé par des terriers de <i>Planolites</i> isp. D. <i>Ophiomorpha</i> isp. préservé en position endichniale exclusivement dans l'Unité 3.....	173
Fig. 75.	Localisation du secteur d'étude dans le bassin du Bas Chéelif.....	178
Fig. 76.	Succession lithostratigraphique et représentations photographiques de la coupe étudiée. A. Colonne lithostratigraphique de la succession étudiée (d'après Vinn et al., 2020). B. Vue panoramique de la Formation Diatomitique. C. Photo d'affleurement montrant le Membre inférieur. D.	

	Photo d'affleurement montrant le Membre supérieur. E. Bancs diatomites massives du Membre supérieur. F. Banc diatomite massive renfermant des nodules ferrugineux arrondis. G. Vue panoramique montrant une alternance de marnes diatomitiques blanchâtres avec des diatomites grisâtres à cendres volcaniques. H. Banc de diatomite laminée dans la partie terminale de la succession étudiée.....	180
Fig. 77.	Traces fossiles du Membre supérieur de la Formation Diatomitique (bassin du Bas Chéelif). A, D. <i>Zoophycos</i> (Zo) associés à des <i>Chondrites</i> (Ch). B. Large <i>Chondrites targionii</i> (Ct) associés à de petits terriers de <i>Chondrites intricatus</i> (Ci). C. Association de <i>Chondrites targionii</i> (Ct) et <i>Zoophycos</i> (Zo). E-F. <i>Thalassinoides</i> isp.....	183
Fig. 78.	Traces fossiles du Membre supérieur de la Formation Diatomitique (bassin du Bas Chéelif). A-D. <i>Zoophycos rhodensis</i> , avec une section transversale des tours d'enroulement (D). E-F. <i>Zoophycos insignis</i> , en association avec les <i>Chondrites</i> (F). Lp : lamelle primaire. Ls : lamelle secondaire. Zo : <i>Zoophycos</i> . Ch : <i>Chondrites</i>	186
Fig. 79.	Extension spatiale des <i>Zoophycos</i> dans les différentes formations étudiées (Algérie occidentale).....	197
Fig. 80.	Evolution spatio-temporelle des <i>Zoophycos</i> et des traces fossiles associées depuis le Dévonien jusqu'au Miocène en Algérie.....	201

Liste des Tableaux

Tabl. 1.	Schéma évolutif des <i>Zoophycos</i> du Silurien jusqu'au Pliocène (Sacco, 1886,1888 in Olivero, 1994).....	46
Tabl. 2.	Enregistrement des traces fossiles de la Formation de Chefar El Ahmar, avec leur éthologie respective, classification stratigraphique, occurrence dans des unités stratigraphiques et le nombre de spécimens pour chaque ichnotaxon. Abréviations : MMI: Membre Marno-Calcaires inférieurs; MMM: Membre Marno-Calcaires médians; MMS: Membre Marno-Calcaires supérieurs.....	74
Tabl. 3.	Indice de Bioturbation (BI) basée sur la quantité de remaniement par rapport au fabrique sédimentaire originel (d'après Taylor & Goldring, 1993).....	87
Tabl. 4.	Paramètres ichnométriques des ichnotaxons de <i>Zoophycos</i> et leurs traces fossiles associées le long des trois niveaux repères à <i>Zoophycos</i> dans la Formation de Chefar El Ahmar.....	87
Tabl. 5.	Enregistrement des traces fossiles de la Formation de Faïdja, avec leur éthologie, classification toponomique, occurrence des graphoglyptides et unités stratigraphiques respectives. Abréviations : MAGF- Membre Argilo-Gréseux de Faïdja; MACB- Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura; MGAD- Membre Gréso-Argileux de Douaouda.....	138
Tabl. 6.	Relation entre <i>Zoophycos</i> , profondeur, densité, taille et environnement de dépôt (d'après Olivero, 1994). BAVT : Base d'action des vagues de tempêtes ; BAVBT : Base d'action des vagues de beaux temps.....	172
Tabl. 7.	Tableau récapitulatif des principales traces fossiles associées avec les <i>Zoophycos</i> dans la Formation Marno-Calcaires d'Aïn Hadjela.....	172

Table des Matières

Avant-propos	
Résumé	
Abstract	
ملخص	

CHAPITRE I : Généralités

CHAPITRE I (Partie I) : Géographie et géologie générale

PROBLEMATIQUE ET OBJECTIF	1
I. CADRE GENERALE	3
A. Cadre général de L'Algérie Nord occidentale	3
1. Domaine Tellien	3
2. Domaine des Hautes Plaines	4
3. Domaine Atlasique	4
B. Cadre général de la Plateforme Saharienne	5

CHAPITRE I (Partie II) : Généralités ichnologiques

INTRODUCTION	7
II. CARACTERES DES ZOOPHYCOS	7
A. Construction générale	7
B. Mode de construction des Zoophycos	8
1. Construction de la lame	8
a. Les formes planes simples	9
b. Les formes complexes spiralées	10
2. Construction des lamelles secondaires	10
3. Programme de "Mining" dans la construction des lamelles	12
III. MODÈLES MORPHOLOGIQUES	16
A. Modèle de Lewis (1970)	16
B. Modèle de Bradley (1973)	17
C. Modèle d'Ekdale (1977)	19
D. Modèle de Wetzels & Werner (1981)	19
E. Modèle de Kotake (1989)	19
F. Modèle d'Ekdale & Lewis (1991)	21
G. Modèle de Löwemark & Schäfer (2003)	22
H. Modèle d'Olivero & Gaillard (1996, 2007)	23
IV. SYSTEMATIQUE ET CONFUSION ICHNOTAXONOMIQUE	24
A. Zoophycos-Spirophyton	24
B. Zoophycos-Rhizocorallium	26
C. Zoophycos-Echinospira	26
V. LES ICHNOFACIES DE SEILACHER	27
A. Ichnofaciès et bathymétrie	27
1. Les ichnofaciès marins de type <i>Softground</i>	28
a. Ichnofaciès à <i>Pylonichnus</i>	28

b. Ichnofaciès à <i>Skolithos</i>	28
c. Ichnofaciès à <i>Cruziana</i>	30
d. Ichnofaciès à <i>Zoophycos</i>	30
e. Ichnofaciès à <i>Nereites</i>	30
2. Les ichnofaciès contrôlés par la nature de substrat	32
a. Ichnofaciès à <i>Glossifungites</i>	32
b. Ichnofaciès à <i>Trypanites</i>	32
c. Ichnofaciès à <i>Teredolites</i>	32
d. Ichnofaciès à <i>Gnathichnus</i>	32
3. Les ichnofaciès continentaux d'invertébrés	33
a. Ichnofaciès à <i>Scoyenia</i>	33
b. Ichnofaciès à <i>Mermia</i>	34
c. Ichnofaciès à <i>Coprinisphaera</i>	34
4. Les ichnofaciès continentaux des vertébrés	35
a. Ichnofaciès à <i>Chelichnus</i>	35
b. Ichnofaciès à <i>Grallator</i>	35
c. Ichnofaciès à <i>Brontopodus</i>	35
d. Ichnofaciès à <i>Batrachichnus</i>	35
e. Ichnofaciès à <i>Characichichnos</i>	36
B. Problème lié à l'ichnofaciès à <i>Zoophycos</i>	36
VI. HISTORIQUE DE RECHERCHES ET INTERPRETATION	37
A. Recherches préliminaires et l'hypothèse végétaliste	37
B. Le temps du doute et le foisonnement des hypothèses	42
C. Les recherches récentes et modèles proposés	49
1. Modèles éthologiques et morphologiques	50
a. Modèles de "l'alimentation de dépôt" (<i>Deposit-feeding (strip mine) models</i>)	50
b. Modèles de "l'alimentation de détritits" (<i>detritus-feeding (cesspit) models</i>) ..	51
c. Modèles de la "décharge" (<i>Refuse (ballast) dump models</i>)	51
d. Modèles de la "cachette" (<i>Cache models</i>)	51
e. Modèles du "jardinage" (<i>Gardening models</i>)	52
f. Modèles "complexe" (<i>Complex models</i>)	52
2. Modèles environnementaux et morphologiques	53
a. Modèle d'Olivero (2003)	53
b. Modèle de Zhang <i>et al.</i> (2015b)	55
c. Modèle de Monaco <i>et al.</i> (2016)	58
VII. MATERIELS ET METHODES	59
A. Sédimentologie et stratigraphie	59
B. Ichnologie	60

CHAPITRE II : *Lithostratigraphie, Ichnologie et paléoenvironnement*

I. LES MONTS D'OUGARTA	62
A. Introduction	62
B. Cadre géologique	63
C. Description de la série	64
1. Marno-Calcaires inférieurs (35m)	65
2. Marno-Calcaires médians (105m)	66
3. Marno-Calcaires supérieurs (15m)	70

D. Etude ichnologique	71
Ichnogène <i>Chondrites</i> von Sternberg, 1833	71
<i>Chondrites intricatus</i> Brongniart, 1828	72
<i>Chondrites</i> isp.	72
<i>Chondrites</i> cf. <i>targionii</i> Brongniart, 1828	72
Ichnogène <i>Circulichnis</i> Vialov, 1971	75
<i>Circulichnis</i> cf. <i>montanus</i> Vialov, 1971	75
Ichnogène <i>Cochlichnus</i> Hitchcock, 1858	76
<i>Cochlichnus</i> isp.	76
Ichnogène <i>Neonereites</i> Seilacher, 1960	77
<i>Neonereites biserialis</i> Seilacher, 1960	77
<i>Neonereites multiserialis</i> Pickerill & Harland, 1988	77
Ichnogène <i>Nereites</i> McLeay, 1839	78
<i>Nereites</i> isp.	78
Ichnogène <i>Palaeophycus</i> Hall, 1847	79
<i>Palaeophycus</i> isp.	80
Ichnogène <i>Planolites</i> Nicholson, 1873	81
<i>Planolites</i> isp.	81
Ichnogène <i>Thalassinoides</i> Ehrenberg, 1944	81
<i>Thalassinoides</i> isp.	81
Ichnogène <i>Zoophycos</i> Massalongo, 1855	82
<i>Zoophycos</i> aff. <i>cauda-galli</i> Vanuxem, 1842	82
<i>Zoophycos</i> isp. A	84
E. Ichnofabrique, ichnométrie et tiering	84
1. Premier niveau repère à <i>Zoophycos</i> (NZ1)	85
2. Deuxième niveau repère à <i>Zoophycos</i> (NZ2)	86
3. Troisième niveau repère à <i>Zoophycos</i> (NZ3)	86
F. Discussion	89
G. Occurrence des <i>Zoophycos</i> Dévoniens et comparaison	95
II. LES MONTS DES KSOUR	97
A. Introduction	97
B. Cadre général	97
Secteur d'Aïn Ouarka (Formation Marno-Calcaires d'Aïn Rhézala)	100
A. Lithostratigraphie	100
1. Membre Marno-Calcaires espacés (27m)	100
2. Membre Marno-Calcaires à microfilaments (19m)	100
3. Membre Marno-Calcaires à <i>Zoophycos</i> (21m)	100
B. Description des traces fossiles	105
<i>Chondrites</i> von Sternberg, 1833	105
<i>Chondrites intricatus</i> Brongniart, 1828	105
<i>Chondrites</i> isp.	105
<i>Chondrites targionii</i> Brongniart, 1828	106
<i>Palaeophycus</i> Hall, 1847	106
<i>Palaeophycus</i> isp.	106
<i>Thalassinoides</i> Ehrenberg, 1944	108
<i>Thalassinoides</i> isp.	108
<i>Zoophycos</i> Massalongo, 1855	108
<i>Zoophycos brianteus</i> Massalongo, 1855	108

<i>Zoophycos cauda-galli</i> Vanuxem, 1842	109
<i>Zoophycos</i> isp.	109
C. Discussion	111
Secteur de Mékalis (Formation de Mélah)	115
A. Stratigraphie et sédimentologie	115
B. Description des traces fossiles	117
<i>Chondrites</i> Von Sternberg, 1833	117
<i>Chondrites targionii</i> Brongniart, 1828	117
<i>Chondrites ? intricatus</i> Brongniart, 1828	117
<i>Zoophycos</i> Massalongo, 1855	118
<i>Zoophycos brianteus</i> Massalongo, 1855	118
<i>Zoophycos cauda-galli</i> Vanuxem, 1842	118
<i>Zoophycos</i> isp. A	119
<i>Zoophycos</i> isp. B	119
<i>Zoophycos</i> isp. C	121
C. Discussion	122
III. LES MONTS DU NADOR	124
A. Introduction	124
B. Cadre général	125
C. Description de la série	127
1. Membre Argilo-Gréseux de Faïdja (450m)	129
2. Membre Argilo-Calcaire de Bel Aoura (130m)	130
a. Barre inférieure (6m)	130
b. Barre médiane (7m)	132
c. Barre supérieure (6m)	132
3. Membre Gréso-Argileux de Douaouda (70m)	132
D. Données biostratigraphiques	134
E. Etude ichnologique	137
<i>Archaeonassa</i> Fenton & Fenton, 1937a	137
cf. <i>Archaeonassa</i> isp.	137
<i>Belorhappe</i> Fuchs, 1895	139
<i>Belorhappe zickzack</i> Heer, 1877	139
<i>Bolonia</i> Meunier, 1886	139
<i>Bolonia</i> isp.	139
<i>Cardioichnus</i> Smith & Crimes, 1983	139
<i>Cardioichnus</i> isp.	139
<i>Chondrites</i> Von Sternberg, 1833	141
<i>Chondrites</i> cf. <i>targionii</i> Brongniart, 1828	141
<i>Chondrites</i> isp.	141
<i>Circulichnis</i> Vialov, 1971	141
<i>Circulichnis</i> cf. <i>montanus</i> Vialov, 1971	141
<i>Diplocraterion</i> Torell, 1870	142
<i>Diplocraterion paralellum</i> Torell, 1870	142
<i>Gordia</i> Emmons, 1844	142
<i>Gordia marina</i> Emmons, 1844	142
<i>Gyrochorte</i> Heer, 1865	143
<i>Gyrochorte comosa</i> Heer, 1865	143
<i>Lockeia</i> James, 1879	143

<i>Lockeia</i> isp.	143
<i>Megagraption</i> Książkiewicz, 1968	144
<i>Megagraption</i> cf. <i>submontanum</i> Azpeitia Moros, 1933	144
Groupe de <i>Nereites</i> (Chamberlain & Clark, 1973) ou <i>nereitids sensu</i> Seilacher (2007)	144
<i>Neonereites</i> Seilacher, 1960.....	144
<i>Neonereites biserialis</i> Seilacher, 1960.....	144
<i>Neonereites multiserialis</i> Pickerill & Harland, 1988.....	145
? <i>Neonereites uniserialis</i> Seilacher, 1960	146
<i>Nereites</i> McLeay, 1839	146
<i>Nereites</i> cf. <i>imbricata</i> Mángano <i>et al.</i> (2000).....	146
<i>Ophiomorpha</i> Lundgren, 1891.....	146
<i>Ophiomorpha</i> cf. <i>nodosa</i> Lundgren, 1891.....	146
<i>Palaeophycus</i> Hall, 1847.....	147
<i>Palaeophycus striatus</i> Hall, 1847	147
<i>Palaeophycus</i> isp.	147
<i>Paleodictyon</i> Meneghini in Sari & Meneghini, 1850	147
<i>Paleodictyon</i> cf. <i>majus</i> Meneghini in Peruzzi, 1880	147
<i>Paleodictyon</i> (<i>Squamadictyon</i>) <i>petaloideum</i> , Seilacher, 1977	148
<i>Paleodictyon strozzi</i> Meneghini in Savi & Meneghini, 1850.....	148
<i>Phycosiphon</i> Fischer-Ooster, 1858	150
<i>Phycosiphon incertum</i> Fischer-Ooster, 1858	150
<i>Planolites</i> Nicholson, 1873.....	150
<i>Planolites</i> isp.....	150
<i>Protovirgularia</i> McCoy, 1850	150
<i>Protovirgularia</i> cf. <i>dichotoma</i> McCoy, 1850.....	150
<i>Thalassinoides</i> Ehrenberg, 1944.....	151
<i>Thalassinoides suevicus</i> Rieth, 1932.....	151
<i>Zoophycos</i> Massalongo, 1855	151
<i>Zoophycos</i> isp.	151
F. Implications paléoenvironnementales et paléoécologiques	152
IV. LES MONTS DE L'OUARSENIS	160
A. Introduction	160
B. Cadre général	160
C. Description de la série	163
1. Unité 1 : Alternance de marnes et de calcaires noduleux (38 m)	163
2. Unité 2 : Alternance de marnes et de calcaires bioturbé (45 m)	167
3. Unité 3 : Alternance de marnes et de calcaires laminés (18 m)	167
4. Unité 4 : Alternance de marnes et de calcaires massifs	167
D. Analyse ichnologique	169
1. Ichnotaxonomie, distribution et abondance des traces fossiles	169
2. Ichnodiversité, ichnodisparité et conception architecturale (CAD)	173
E. Discussion	174
V. LES MONTS DE DAHRA	177
A. Introduction	177
B. Cadre géologique	177
C. Lithostratigraphie	179
1. Membre inférieur	179
2. Membre supérieur	179

D. Description des traces fossiles	181
<i>Chondrites</i> Sternberg, 1833.....	181
<i>Chondrites intricatus</i> Brongniart, 1828.....	181
<i>Chondrites targionii</i> Brongniart, 1828	182
<i>Thalassinoides</i> Ehrenberg, 1944.....	184
<i>Thalassinoides</i> isp.	184
<i>Zoophycos</i> Massalongo, 1855	184
<i>Zoophycos insignis</i> Squinabol, 1890.....	184
<i>Zoophycos rhodensis</i> Bromley & Hanken, 2003.....	185
E. Paléoenvironnements.....	187
F. Ichnodiversité, ichnodisparité et associations	188
G. Discussion.....	189

CHAPITRE III: *Evolution des Zoophycos et comparaison*

I. <i>Zoophycos</i> à travers les dépôts phanérozoïques en Algérie	192
A. Synthèse environnementale et extension spatiale des <i>Zoophycos</i>	192
1. Dévonien (Emsien terminal-Givétien)	192
2. Jurassique inférieur (Toarcien supérieur).....	193
3. Jurassique moyen (Aalenien-Bajocien inférieur)	194
4. Jurassique supérieur (Kimméridgien)	194
5. Crétacé inférieur (Berriasien inférieur ?-moyen-Valanginien.....	195
6. Miocène supérieur (Messinien)	196
B. Evolution spatio-temporelle des <i>Zoophycos</i> et des traces associées	197
1. Evolution morphologique des <i>Zoophycos</i>	198
2. Evolution bathymétrique des <i>Zoophycos</i>	199
3. Relation <i>Zoophycos</i> et traces associées	202
4. Liaison de <i>Zoophycos</i> avec les types de substrat.....	203
C. Comparaison avec le modèle universel de Zhang <i>et al.</i> (2015b).....	204

CONCLUSION GENERALE	207
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	211
LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX.....	250

Résumé :

Zoophycos est une trace fossile largement répandue en Algérie. Pendant tout le Phanérozoïque, elle est habituellement liée à des séries sédimentaires carbonatées, mais elle est tout de même signalée dans des formations silicoclastiques. Cette trace énigmatique a une évolution morphologique, environnementale et spatio-temporelle très variable. Tous ces critères justifient l'analyse approfondie de cette trace sur plusieurs coupes. Les secteurs choisis appartiennent à différents domaines géographiques et géologiques de l'Algérie afin de mieux contraindre ses différentes morphologies et de reconstituer plus précisément les environnements de dépôt de chacune de ses formes.

Les *Zoophycos* du Paléozoïque (Emsien Terminal/Givétien) de la coupe de Marhouma (Saoura, plateforme saharienne), sont caractérisés par des morphologies assez distinctes. Elles varient depuis des formes larges en «J» à des formes en «U» de dimensions variables (*Zoophycos cauda-galli*). Elles montrent des lamelles primaires avec ou sans tube marginal de diamètre différent. L'étude ichnologique, ichnométrique, ichnofabrique et sédimentologique de l'Emsien/Givétien du Km 30 montre des morphologies d'une exceptionnelle conservation traduisant une fluctuation bathymétrique du shoreface inférieur à l'offshore inférieur. La distribution des traces fossiles est sous le contrôle : (i) de tempêtes pour les dépôts d'âge emsien et givétien, (ii) des conditions paléocologiques où les dépôts eiféliens reflètent une période stressante et dysoxique.

En Algérie occidentale, les spécimens mésozoïques (domaines pré-atlasique et atlasique occidental) sont très répandus et documentent l'apparition de nouvelles morphologies de *Zoophycos* simples et spiralées (*Zoophycos brianthus*) et des formes en «U». Les formes étudiées du Jurassique inférieur sont exceptionnelles par l'occurrence de nouvelles formes simples, planes en queue de coq. Elles ont été considérées par nos prédécesseurs comme des formes caractéristiques du Paléozoïque. Les formes du Jurassique moyen sont caractérisées par le développement, pour la première fois, des lamelles primaires et secondaires bien distinctes. Ces variétés morphologiques sont liées à des environnements profonds de type offshore. Cette conformation diffère légèrement de celle des formes en éventail du Jurassique supérieur. Elles sont typiques de l'ichnofaciès à *Cruziana* dans sa partie proximale, correspondant à l'offshore transitionnel/offshore supérieur. Durant le Crétacé inférieur (Ouarsenis), les *Zoophycos* évoluent nettement : ils sont caractérisés par de nouvelles formes larges, spiralées et complexes associés à d'autres formes plus petites et moins complexes. Ces formes reflètent un milieu de dépôt de mer ouverte calme, typique d'une bordure de plateforme/offshore inférieur.

L'évolution morphologique des *Zoophycos* continue sans interruption au cours du Tertiaire et, en particulier, au Miocène dans le bassin du Bas Chélif. Leur présence s'illustre par des formes plus spectaculaires, larges et plus complexes. Les spécimens rencontrés constituent les morphologies étudiées les plus abouties, représentées par des formes spiralées et larges, parfois superposées les unes sur les autres. Ils représentent la phase ultime de complexité telle que la définit la littérature. Ils se développent dans des environnements de type offshore perturbés par des périodes dysoxiques.

En Algérie, sur la base des résultats obtenus, le modèle d'évolution de l'ichnogène *Zoophycos* montre une remarquable variation, déjà reconnue par nos prédécesseurs en Europe et en Asie. La différence se situe essentiellement au niveau des environnements de dépôt des formes algériennes. Toutes les formes étudiées caractérisent généralement une plateforme continentale ; elles ne trahissent aucune tendance évolutive de bathymétrie croissante depuis les environnements paléozoïques peu profonds vers les grandes profondeurs cénozoïques. La théorie de la migration de l'organisme responsable des *Zoophycos* est dès lors très discutable et ne se reflète en aucun cas dans les résultats obtenus. Concernant sa morphologie, l'évolution et la complexité de la trace sont néanmoins irréfutables. En Algérie, son évolution est documentée à partir du Crétacé inférieur.

Mots Clés : *Évolution des Zoophycos, Algérie, Phanérozoïque, ichnofaciès, environnement de dépôt, morphologie, dysoxie.*

Abstract :

Zoophycos is a widespread trace fossil in Algeria. Throughout the Phanerozoic, it is usually associated within carbonate sedimentary series, but it is also reported in siliciclastic formations. This enigmatic trace displays a highly variable morphological, environmental and spatiotemporal evolution. All these criteria make this trace fossil suitable for an in-depth analysis through several sections. These latter are located within scattered areas belonging to different geographical and geological domains of Algeria in order to tightly constrain the various morphologies of this trace fossil and to reconstruct more precisely the depositional environments of each respective form.

The Palaeozoic (Late Emsian/Givetian) *Zoophycos* specimens of the Marhouma section (Saoura, Saharan platform) are characterised by quite distinct morphologies. They vary from large J-shaped to U-shaped morphs of variable dimensions (*Zoophycos cauda-galli*), showing primary lamellae with or without marginal tubes of different diameters. The ichnological, ichnometric, ichnofabric and sedimentological studies of the Emsian/Givetian deposits of the Km 30 section, evidenced exceptionally preserved morphologies reflecting a bathymetric fluctuation from the lower shoreface to the lower offshore zones. Trace fossil distribution is under control of: (i) storm events for the Emsian and Givetian deposits, (ii) palaeo-ecological conditions for which where the Eifelian deposits evidence a stressful and dysoxic period.

In western Algeria, Mesozoic specimens (pre-Atlas and western Atlas domains) are widespread and display new simple and spiral morphologies of *Zoophycos* (*Z. brianthus*), as well as U-shaped morphs. The studied Lower Jurassic forms are exceptional as for their genuine appearance of new simple, flat, cock-tail shaped spreiten. They had been considered by former researchers as characteristic forms of the Palaeozoic strata. The Middle Jurassic forms are characterised by the development of distinct primary and secondary lamellae for the first time. These morphological varieties are related to deep offshore environments. This configuration slightly differs from the fan-shaped spreiten of the Upper Jurassic. They are typical of the proximal *Cruziana* ichnofacies, corresponding to the upper to transitional offshore zones. During the Early Cretaceous (Ouarsenis Range) the *Zoophycos* evolved markedly, since they are characterised by new large, spiraling and complex forms associated with other smaller and less complex ones. Such forms reflect a quiet open sea depositional environment that is typical of a lower offshore/shelf-edge zone.

The morphological evolution of the ichnogenus *Zoophycos* continues unabated during the Tertiary, more especially the Miocene of the Lower Chelif Basin. They occur as the most spectacular, large, spiraling and complex spreiten, which are sometimes superimposed on each other. They are considered as the most developed studied morphologies, reflecting the ultimate phase of complexity as defined in the literature. They are growing in offshore environments disrupted by hypoxic periods.

In Algeria, based on these brand-new data, the *Zoophycos* evolutionary model displays a noticeable difference as defined by former researchers in Europe and Asia. This difference most likely addresses the depositional environments of these Algerian forms. All studied specimens generally indicate a continental shelf zone, showing no bathymetric evolutionary trend from the shallow Palaeozoic environments to the deep Cenozoic depths. The migratory theory of *Zoophycos* tracemakers is highly questionable and does not match our results in any way. However, as far as morphology is concerned, the evolution and complexity of these trace fossils is unquestionable. In Algeria, this evolution is observable since the Early Cretaceous.

Keywords : *Zoophycos evolution, Algeria, Phanerozoic, ichnofacies, depositional environment, morphology, dysoxia.*

ملخص :

زوفيكوس هو أثر أحفوري منتشر على نطاق واسع في الجزائر. في جميع أنحاء الفانروزيك، عادة ما يكون مرتبطًا بالرسوبيات الكلسية، مع هذا فقد تمت ملاحظته في رسوبيات السيليكوكلاستيك. هذا الأثر الغامض له تطور شكلي، بيئي ومكاني-زمني متغير للغاية. كل هذه المعايير جعلت تتبعه يتطلب تحليلًا معمقًا لعدة مقاطع. القطاعات المختارة هي أجزاء من مناطق جغرافية وجيولوجية مختلفة في الجزائر وهذا من أجل تحديد الأشكال المختلفة وإعادة بناء البيئات الرسوبية بدقة لكل شكل.

يتميز زوفيكوس عصر الحياة القديم (لامسيا العلوي / جيفيسيا) لمقطع المرجومة (الساورة، المنصة الصحراوية) بأشكال مختلفة تمامًا، وهي تختلف من أشكال كبيرة الحجم على شكل حرف "J" إلى أشكال متغيرة الأحجام على شكل حرف "U" (زوفيكوس كوداكالي)، تتميز بصفائح أولية مع أو بدون أنبوب هامشي ذو أقطار مختلفة. تُظهر الدراسة الإكتولوجية، والإكتونوميائية، والإكتونوفابريك، والدراسة الرسوبية للامسيا العلوي / جيفيسيا لمقطع الكيلومتر 30، أشكالًا مختلفة الحفظ، تعكس تقليدًا في قياس الأعماق من السطح الساحلي السفلي إلى أسفل الهضبة المنخفضة. يتم التحكم في توزيع آثار الحفرينات من خلال عاملين رئيسيين: (i) تأثير العواصف على رواسب لامسيا وجيفيسيا، (ii) تأثير الظروف البيئية القديمة حيث تعكس رواسب الإيفليا فترة مرهقة تعاني من نقص فادح في الأكسجين.

في غرب الجزائر، تنتشر عينات عصر الحياة الوسيط (ما قبل أطلس والأطلس الغربي) بشكل كبير وتشهد ظهور أشكال جديدة من أشكال الزوفيكوس البسيطة واللولبية (زوفيكوس بريانتوس)، وأخرى على شكل حرف "U". تعتبر الأشكال المدروسة من العصر الجوراسي السفلي استثنائية بظهور أشكال جديدة بسيطة ومسطحة على شكل ذنب ديك، حيث اعتبرهم الباحثون من أشكال عصر الحياة القديم المميزة. تتميز أشكال العصر الجوراسي الأوسط ولأول مرة بتطوير صفائح أولية وفانوية مميزة بوضوح. ترتبط هذه الأصناف المورفولوجية بالبيئات البحرية العميقة (الهضبة المنخفضة). يختلف هذا التكوين قليلاً عن أشكال المروحة التي تميز العصر الجوراسي العلوي، حيث تمثل السحنة الإكتولوجية من نوع كروزيانا في الجزء القريب منها (بروكسيمال)، والتي تتوافق مع بيئة المنطقة الانتقالية من الهضبة المنخفضة السفلي. خلال العصر الطباشيري السفلي (الونشريسي)، تتطور الزوفيكوس بشكل ملحوظ، وتتميز بظهور أشكال جديدة كبيرة ولولبية ومعقدة مقترنة بأشكال أخرى صغيرة وأقل تعقيدًا. تعكس هذه الأشكال بيئة ترسيب هادئة نموذجية لبحر مفتوح ممتد من الهضبة المنخفضة السفلي إلى حافة الجرف الفاري.

يستمر التطور المورفولوجي للزوفيكوس بلا توقف خلال عصر الحياة الثالث وخاصة حقبة الميوسان لحوض الشلف السفلي. هذه الأنواع تتميز بأكثر الأشكال روعة، وواسعة، وتعقيدًا، وهي الأكثر تطورًا من بين الأشكال التي تمت دراستها، ممثلة بأشكال لولبية وعريضة، وأحيانًا متداخلة في بعضها البعض. هذه الأشكال تعكس المرحلة النهائية من التعقيد المذكور في الأبحاث العلمية. أنواع حقبة الميوسان تتركز في بيئات بحرية نموذجية للهضبة المنخفضة تضطرب بفترات نقص الأكسجين.

على ضوء النتائج التي تم الحصول عليها، يُظهر النموذج التطوري للزوفيكوس فارقًا ملحوظًا مقارنة بنماذج أوروبا وآسيا. يتركز هذا الاختلاف بشكل خاص على بيئات التوضع الرسوبية للأنواع الجزائرية. تُظهر جميع الأشكال التي تمت دراستها عمقًا بيئيًا بحريًا تتمثل في الجرف الفاري، ولا تظهر أي نزعة تطورية إيجابية من بيئات عصر الحياة القديمة الضحلة إلى أعماق عصر الحياة الثالث. إن نظرية هجرة الكائن الحي المسؤول عن الزوفيكوس قابلة للنقاش إلى حد كبير ولا تعكس بأي حال النتائج التي تم الحصول عليها. ومع ذلك، فيما يتعلق بالمورفولوجيا، فإن تطور وتعقيد الزوفيكوس أمر لا يمكن إنكاره. في الجزائر، حيث أن هذا التطور المورفولوجي تمت ملاحظته ابتداءً من العصر الطباشيري السفلي.

الكلمات المفتاحية: تطور الزوفيكوس، الجزائر، الفانروزيك، السحنة الإكتولوجية، بيئة الترسيب، المورفولوجيا، نقص الأكسجين.