



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 4 (2005) 109–121



<http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/>

Paléontologie systématique (Paléontologie des Invertébrés)

Signification paléoécologique et paléogéographique des bivalves du Carbonifère inférieur du bassin d'Ancenis (Massif armoricain)

Michel Ballèvre ^{a,*}, Hubert Lardeux ^b

^a Équipe « Lithosphère », Géosciences Rennes (UMR–CNRS 6118), université Rennes-1, 35042 Rennes cedex, France

^b Le Verger-Beaucé, 35520 Mélesse, France

Reçu le 23 juin 2004 ; accepté le 9 novembre 2004

Disponible sur internet le 23 décembre 2004

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

À la base du Dinantien de la formation d'Ancenis, les argilites verdâtres ou violacées contiennent des bivalves attribués aux genres *Lithophaga*, *Modiolus* et *Naiadites*. Ces formes, qui indiquent des milieux saumâtres, sont seulement connues, au même moment, en Écosse, et suggèrent la proximité d'un relief émergé, bordure septentrionale de la chaîne hercynienne telle qu'elle fut construite au Dévonien supérieur. **Pour citer cet article :** M. Ballèvre, H. Lardeux, C. R. Palevol 4 (2005).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Palaeoecological and palaeogeographical inferences from Early Carboniferous bivalves of the Ancenis Basin (Variscan belt, France). In the basal part of the Ancenis Formation, of Dinantian age, greenish to purple mudstones display a few bivalves, assigned to the genera *Lithophaga*, *Modiolus*, and *Naiadites*. Because *Naiadites* is considered to be a non-marine bivalve, and is only previously reported in Scotland in Dinantian rocks, a brackish environment can be assumed for the Ancenis Basin during the Early Carboniferous. **To cite this article:** M. Ballèvre, H. Lardeux, C. R. Palevol 4 (2005).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Bassin d'Ancenis ; Bivalves ; Paralic ; Dinantien ; Paléogéographie varisque ; France

Keywords: Ancenis Basin; Bivalves; Paralic; Lower Carboniferous; Variscan palaeogeography; France

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : michel.balleve@univ-rennes1.fr (M. Ballèvre).

Abridged English version

Introduction

The Early Carboniferous (Dinantian) is mainly characterized by (i) a world-scale eustatic sea-level rise, resulting in a major transgression during Late Tournaisian to Early Viséan times [28], (ii) the development over the southern part of the Gondwanan continent of a major glacial episode, resulting in numerous, minor, transgressive–regressive cycles and (iii) the growth of the Variscan belt in northern America and southern Europe. This resulted in a large development of paralic formations over most of the southern part of the Old Red Sandstone continent; these formations were a highly favourable site for the colonisation of freshwater to brackish habitats by bivalves. By contrast, the paralic formations along the northern margin of the Variscan belt have been mostly eroded. The Ancenis Basin (Armorican Massif, France) offers the unique opportunity to study such a terrestrial-to-marine transition during Dinantian times (Fig. 1).

Geological setting

The stratigraphy of the Palaeozoic sediments of the Ancenis area is known with some detail (Fig. 2) because of a century of careful research of fossiliferous sites [8,9]. The oldest rocks, known as the Pierre Meslière Formation, display strongly cleaved slates bearing fossiliferous nodules, indicating an Ordovician age [21]. Further north outcrop Devonian sediments, where several facies have been distinguished: Middle Devonian schists of Eifelian age [50], large masses of strongly recrystallised carbonates whose age is either Eifelian or Givetian [33], alternating greywackes and mudstones with poorly-preserved plant remains [14], and carbonates and calcschists with an abundant marine fauna (corals, brachiopods, goniatites, and some conodonts) of Frasnian to Early Famennian age [22,52]. To the north of these Devonian sediments outcrops a thick sequence (estimated at about 2500m) of greenish to purple mudstones with some sandstone layers, hereafter called the Ancenis Formation. The lower part of the Ancenis Formation ('Schistes d'Ancenis') has been distinguished from the upper part (Grauwacke inférieure du Culm) because it sometimes displays fossil bivalves [9,12,13], whose significance is the main topic of this paper.

The age of the Ancenis Formation is not precisely known, because its fossil content is rather poor. A few ostracod-bearing layers have been reported [58], but their content has not been studied. The same layers also contain some bivalves, but they are in themselves of poor biostratigraphical value. Finally, the best constraint on the age of the Ancenis Formation is provided by the various plants locally preserved as compressions [4,10,11,17,18]. Previous studies have identified psilophytales, now considered doubtful, lepidodendrales (*Sublepidodendron robertii*), a few equisetals (*Archaeocalamites*) as well as a sphenophyllale (*Sphenophyllum involutum*) and fertile axes attributed to *Cephalopteris mirabilis*. As a whole, the Ancenis Formation is considered to be of Dinantian age [18], possibly Viséan [4].

Bivalve fauna

Bivalves are preserved as moulds of rather small dimension (1–3 cm), the valves being either disarticulated or still in connection, implying a rather low distance of transport. The shells are unornamented, except for a few growth lines, and both the dentition and the muscle scars are unknown. When available, the internal and external moulds present the same ornamentation, suggesting that the shells were rather thin. The bivalves are abundant on some surfaces, where they are associated to drifted plants. No other fossils have ever been found, a feature that strongly contrasts with the underlying Devonian rocks, characterized by a rich and diverse marine fauna.

Despite the inherent difficulties of identifying such poorly ornamented forms, R.B. Wilson suggested the presence of two Mytilidae, namely cf. *Lithophaga lingualis* (Philipps, 1836) (Fig. 3) and *Modiolus* cf. *latus* (Portlock, 1843) (Fig. 4), and a Myalinidae *Naiadites* cf. *obesus* (Etheridge, 1878) (Fig. 5). This latter form is of special interest, because the only other reported occurrences of *Naiadites* of Dinantian age are in the Scottish Province [5,6,24,43,61] and the nearby Northumberland [35]. By contrast, Mytilidae *Lithophaga lingualis* or other related species have been reported from a larger set of localities, including the USA [47], the Scottish [64] and Pennine [40] Provinces as well as Belgium [31,56].

Palaeoecological interpretation

Since its recognition, the studied bivalve fauna has been interpreted as recording a brackish environment of deposition for the Ancenis Formation. Supporting evidence comes from three main sources. Firstly, living members of the Mytilidae are known to live in varying degrees of salinity. Some species are even restricted to brackish waters. Secondly, the fossil record of the Ancenis Formation is devoid of members of typical marine groups, otherwise abundantly found in the underlying Devonian rocks or in Dinantian rocks outcropping in other areas of the Armorican massif, like the Laval Basin [49,63]. Thirdly, detailed palaeoecological studies from the marine incursions in the Namurian and Westphalian basins of England, Belgium and Germany [15,16,36] have proven that the *Naiadites*-bearing bivalve assemblages record the lowest salinities within each sequence. Therefore, the mussel bands, characterized by a high density of non-marine bivalves (i.e. Anthracosiidae and Myalinidae, including *Naiadites*), are considered as a record of the existence of freshwater (or brackish) environments. However, some caution should be applied. The precursors of the Late Carboniferous *Naiadites* evolved from marine ancestors, and the timing (possibly as early as the Tournaisian) and location (most probably the Scottish Province) of their adaptation to freshwater (or brackish) environments should be better constrained. How such forms migrated from the Scottish Province to the Ancenis area remains obscure, through the lack of an adequate fossil record.

Palaeogeographic consequences

Assuming that the bivalve fauna from the Ancenis Formation has a Dinantian age and records a freshwater-to-brackish environment has palaeogeographical consequences at two different levels. At the continent level, i.e. considering the Dinantian palaeogeography of northwestern Europe [67], the Ancenis area should have been located at the northern margin of the Variscan belt, an east–west-trending zone of relief resulting from Devonian crustal thickening, best recorded by the distribution of high-pressure metamorphic rocks (eclogites and blueschists) (Fig. 6). At a regional level, there is no clear indication as to whether the Ancenis Basin was connected to the Laval Basin to the north [49] or,

alternatively, was opened to the east towards the marine deposits of the northern Massif Central area [44]. The two hypotheses depend on the assumed age for the main deformation in the Saint-Georges-sur-Loire Unit, located immediately to the north of the Ancenis Basin. If this deformation is of Devonian age, as postulated by Cartier et al. [20], a zone of relief could have prevented a close connection with the Laval Basin.

1. Introduction

Au Carbonifère supérieur (Namurien et surtout Westphalien) se déposèrent au front septentrional de la chaîne hercynienne des formations paraliques, caractérisées par des séquences deltaïques détritiques, interrompues sur de vastes étendues par de brèves incursions marines. Ces dernières résultent sans doute des fluctuations eustatiques du niveau de la mer imposées par les cycles climatiques glaciaires–interglaciaires [66]. Ce contexte fut favorable au développement de la végétation houillère, mais aussi à la colonisation des milieux saumâtres ou dulçaquicoles par des bivalves appartenant aux Myalinidae (*Naiadites*, *Anthraconauta*, *Curvirimula*) et aux Anthracosiidae (*Carbonicola*, *Anthracosia*) [48,54,61].

Les prémisses de cette radiation adaptative des bivalves au Carbonifère supérieur restent néanmoins conjecturales. Il faudrait rechercher des formes voisines dans des milieux paraliques du Carbonifère inférieur. Or, ceux-ci sont excessivement rares. Étant donné la pulsation transgressive durant le Dinantien [28], les plates-formes européennes à l'avant de la chaîne hercynienne furent en effet largement recouvertes par la mer, dont le rivage était alors reporté loin vers le nord, en Écosse. Quelques îles subsistaient certes au sein de ce domaine marin (Galles–Brabant–Londres), mais l'érosion a en général détruit les formations sédimentaires qui se déposèrent sur ses marges. Aussi tenons-nous pour une occasion singulière la présence de bivalves non marins dans le Dinantien du bassin d'Ancenis (Massif armoricain) (Fig. 1), dont le principal intérêt est d'être maintenant situé à l'intérieur de la chaîne hercynienne. C'est donc à une discussion de ces formes méconnues qu'est consacrée cette note.

2. Contexte géologique

La répartition des faciès, des faunes et des flores fossiles permet de distinguer au sein du Paléozoïque de la

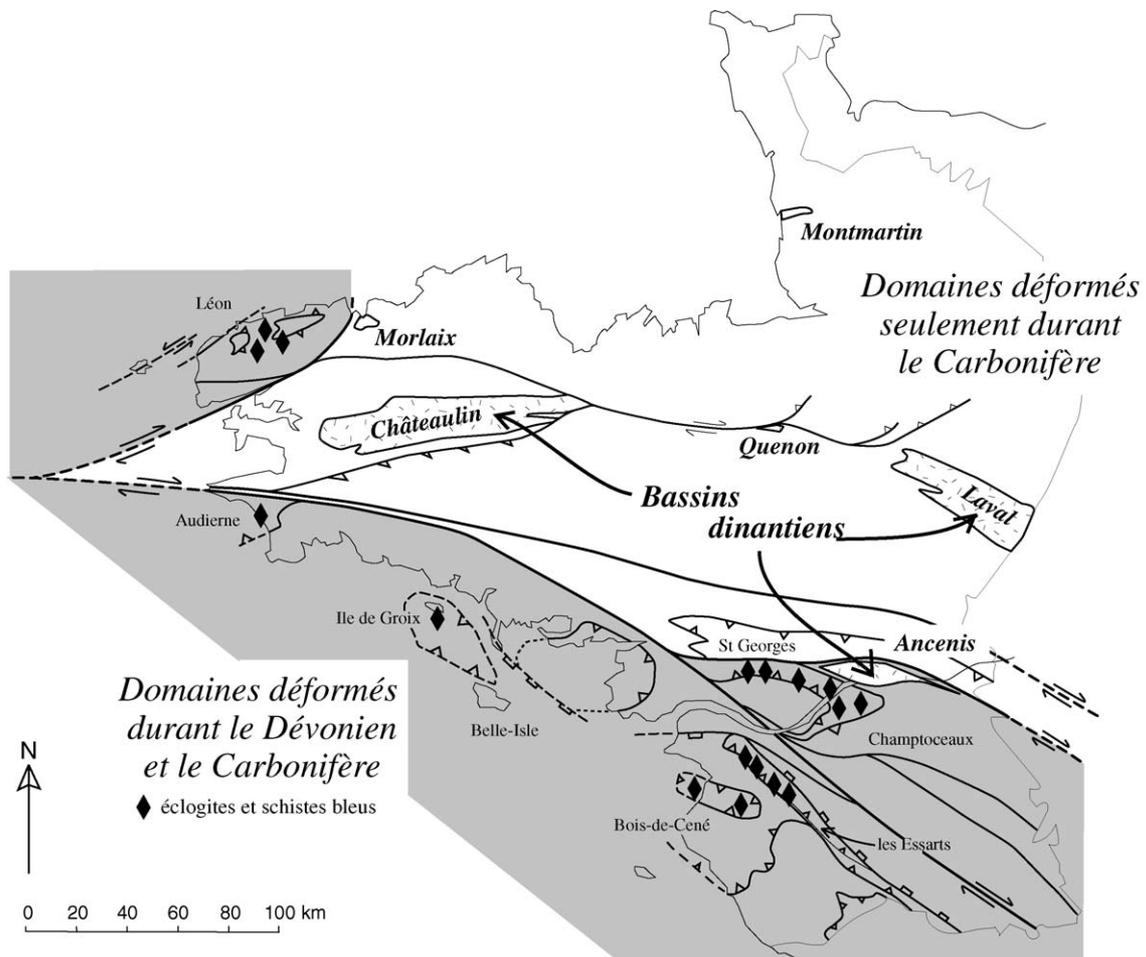


Fig. 1. Localisation des bassins dinantiens (hachuré) au sein du Massif armoricain (France). Le bassin d'Ancenis est situé en bordure nord d'un domaine qui fut intensément déformé dès le Dévonien (grisé) et sera intégré à la chaîne hercynienne durant le Carbonifère. Au Viséen, une plate-forme carbonatée recouvrait sans doute la totalité du domaine centre et nord-armoricain (blanc), étant donné les étroites analogies lithologiques et faunistiques entre les calcaires de Laval, Montmartin et Quenon. Au même moment, une sédimentation détritifique (« Culm ») prédomine dans les bassins de Morlaix, Châteaulin et Ancenis. En raison de la déformation namuro-westphalienne (par exemple, [42]) et des érosions ultérieures, l'extension actuelle du Carbonifère inférieur ne reflète en rien les limites des aires de dépôt.

Fig. 1. Location of the Dinantian basins (stippled) in the Armorican massif (western France). The Ancenis basin is located along the northern margin of a domain that has been strongly deformed during the Devonian (grey), and which will be integrated in the Variscan belt during the Carboniferous. A carbonate platform developed during Visean times all over the central and northern Armorican domains (white), as indicated by close lithological and palaeontological affinities of the Laval, Montmartin and Quenon limestones. A detrital sedimentation ('Culm') took place at the same time in the Morlaix, Châteaulin and Ancenis basins. Because of the Late Variscan deformation, of Namuro-Westphalian age, which reworked the whole Armorican massif (e.g., [42]), and because of the subsequent erosion, the actual pattern of the Dinantian outcrops bear no simple relationship to the deposition areas during the Dinantian.

région d'Ancenis (Fig. 2) plusieurs formations [8,9,12,13,22], brièvement décrites ici, du sud vers le nord :

- des argilites noires à nodules gréseux, intensément schistosées, à intercalations de quartzites blancs (la Pierre-Meslière), d'âge Ordovicien [21] ;
- des schistes ayant fourni des faunes de l'Eifélien (schistes de Liré [8,50]) ;
- des calcaires à caractère récifal (calcaires de Sainte-Catherine en Bouzillé, calcaires de Liré), datés par des conodontes de l'Eifélien (Sainte-Catherine ; Weyant in [33]) et/ou du Givétien [33] ;

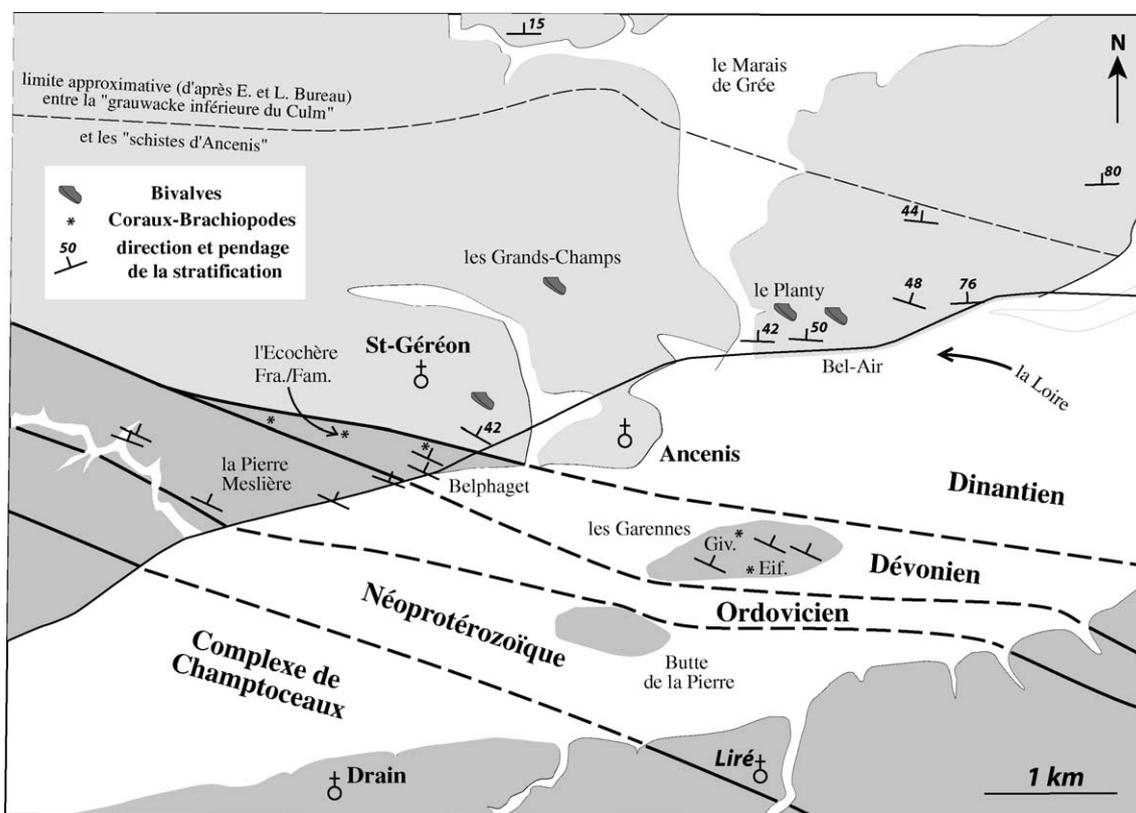


Fig. 2. Carte géologique simplifiée de la région d'Ancenis. Le lit de la Loire, ainsi que ses sédiments quaternaires, sont indiqués en blanc. Les sédiments dinantiens sont figurés en gris pâle, les sédiments ordoviciens et dévoniens (Eif. : Eifélien, Giv. : Givétien ; Fra. : Frasnien ; Fam. : Famennien) en gris foncé. La même teinte est utilisée pour le Néoprotérozoïque de l'unité des Mauges, ainsi que pour les formations métamorphiques du complexe de Champtoceaux. Les bivalves étudiés ont été échantillonnés dans quatre localités à proximité d'Ancenis. Noter l'opposition entre le Dinantien, où ne sont connus que des débris de plantes et des bivalves, et le Dévonien, dont les faunes sont riches en coraux et en brachiopodes.

Fig. 2. Schematic geological map of the Ancenis area. Both the Loire River and its Quaternary sediments are unornamented. Pale grey indicates Early Carboniferous (Dinantian) sediments, dark grey Ordovician and Devonian (Eif. : Eifelian, Giv. : Givetian ; Fra. : Frasnian ; Fam. : Famennian) sediments. Metamorphic rocks from the Neoproterozoic Mauges Unit and the Champtoceaux Complex are also shown in dark grey. The studied *Bivalvia* have been found in four localities, close to Ancenis. Note the contrasting palaeontological record of the Dinantian (drifted plants and *Bivalvia*) and the Devonian (diverse assemblages dominated by corals and brachiopods).

- des alternances argilo-gréseuses schistosees (Belphaget), ayant livré quelques débris de plantes en mauvais état de conservation [10,11], ne permettant pas de conclusion quant à leur âge [4] ;
- des calcaires et calcschistes (l'Écochère) à faune marine variée (coraux, brachiopodes, goniatites), datés du Frasnien [22,52] et, pour leur partie sommitale, par des conodontes du Famennien inférieur [Weyant in 22] ;
- des grès et des argilites non schistosees, en général verdâtres, dans lesquelles s'observent des débris de plantes, ainsi que quelques bivalves (*schistes d'Ance-*

nis de Bureau et al. [12,13]), et qui passent progressivement vers le haut à des faciès similaires, en général violacés, contenant également des débris de plantes (*grauwacke inférieure du Culm* de Bureau et al. [12,13]).

Ces deux ensembles (*schistes d'Ancenis* et *grauwacke inférieure du Culm*) seront dans la suite de notre texte rassemblés sous le terme de « formation d'Ancenis ». Celle-ci comprend pour l'essentiel des argilites verdâtres ou, plus souvent, violacées, finement litées, à cassure conchoïdale, dans lesquelles s'intercalent des niveaux gréseux, en général d'épais-

seur décimétrique, dont la base est parfois microconglomératique. Les critères sédimentologiques (grano-classement dans les bancs gréseux, figures de courant, rares bioturbations dans les niveaux gréseux) indiquent toujours une polarité normale pour la stratification. La succession sédimentaire, inclinée vers le nord (Fig. 2), est caractérisée par une transition progressive des faciès verdâtres aux faciès violacés. À divers niveaux de la formation d'Ancenis s'intercalent des faciès conglomératiques, qui prennent une extension considérable dans la région d'Ingrandes : ces faciès grossiers résulteraient de décharges fluviales brutales, achevant le comblement d'un bassin lacustre [58].

L'âge de la formation d'Ancenis n'est pas clairement établi, étant donné la pauvreté des assemblages fossiles : quelques niveaux à ostracodes, n'ayant jamais fait l'objet d'une étude [58] ; les bivalves, que nous nous proposons ici de décrire ; enfin une paléoflore, qui constitue le meilleur élément de datation. Après leur avoir attribué un âge Dinantien [12], Bureau [11,13] a finalement admis que la partie inférieure de la formation d'Ancenis (*schistes d'Ancenis*) appartenait au Dévonien supérieur (Famennien), la partie supérieure (*grauwacke inférieure du Culm*) étant attribuée au Carbonifère inférieur par comparaison avec les paléoflores du Mâconnais [62]. L'attribution des *schistes d'Ancenis* au Dévonien supérieur semble devoir être réfutée pour deux raisons essentielles. D'une part, les *schistes d'Ancenis* succèdent aux calcaires et calcschistes de l'Écochère, où le Famennien inférieur a été paléontologiquement caractérisé (Weyant, in [22]). D'autre part, et en nous bornant aux formes dont le lieu de récolte est connu avec exactitude, les *schistes d'Ancenis* contiennent :

- des axes à ramifications dichotomes, ayant été attribués aux psilophytales [11], mais pouvant être des débris de frondes de fougères sphénoptéridiennes [4,17] ;
- des lépidodendrales (troncs, axes feuillés, cônes reproducteurs) [11,18] attribuables à *Sublepidodendron robertii* [4] ;
- des moulages médullaires d'équisétales (*Archaeocalamites*) [11,18] ;
- une sphénophyllale (*Sphenophyllum involutum*) [4,11,14] ;
- enfin des axes fertiles (*Cephalopteris mirabilis* [11]), dont l'identification exacte est douteuse [4,53], mais

présentant l'intérêt de montrer quelques bivalves sur la même surface [10].

Ces formes plaident en faveur d'un âge Dinantien des *schistes d'Ancenis* [4,18]. La paléoflore du gisement de Sans-Besoin en Montjean-sur-Loire, dont la position par rapport aux niveaux à bivalves ne peut être validement fixée, indiquerait un âge Viséen plutôt que Tournaisien [4]. La formation d'Ancenis doit donc être rapportée au Dinantien, et probablement au Viséen.

Les relations structurales de la formation d'Ancenis avec les formations antérieures sont encore conjecturales. Trois hypothèses principales sont évoquées. Suivant une première hypothèse, il pourrait s'agir d'une série continue, où le Dévonien marin cèderait progressivement la place au Dinantien continental, par l'intermédiaire de faciès saumâtres (*schistes d'Ancenis*). Cette conception a donné naissance à la notion de complexe frasno-dinantien, ensemble indifférencié regroupant toutes les formations depuis le Frasnien daté (calcaire de l'Écochère) jusqu'au conglomérat d'Ingrandes [22]. Suivant une deuxième hypothèse, la formation d'Ancenis reposerait en discordance sur les formations dévoniennes plissées et schistosées durant la « phase bretonne » [29,51]. Enfin, troisième hypothèse, certains auteurs ont supposé que le Dévonien inférieur et moyen, à caractère récifal, est remanié sous forme d'olistolites au sein d'un complexe chaotique, à la base du bassin dinantien [32,33]. Compte tenu des données paléontologiques (contraste faunique entre le Frasnien–Famennien à faune diversifiée, sans aucun doute marine, et le Dinantien à faune pauvre, probablement saumâtre) et structurales (présence d'une schistosité dans toutes les formations ordoviciennes et dévoniennes, absence de schistosité dans le Dinantien), nous nous rallions au moins provisoirement à la seconde hypothèse.

3. Données paléontologiques sur les faunes de bivalves

Les bivalves, de faibles dimensions (1–3 cm), sont presque toujours représentés par des moules internes, montrant que les valves ont été, soit en connexion, soit désarticulées. Les spécimens reposent en général à plat sur le plan de stratification, sans orientation préférentielle, plus rarement par leur face ventrale. Les bivalves ne sont pas ornés, présentant simplement quelques

lignes de croissance concentriques. Dans les rares cas où le moule interne et le moule externe sont à la fois disponibles, on constate que leur ornementation ne diffère pas, ce qui suggère que les coquilles étaient de faible épaisseur. Certains bivalves sont associés à des plantes flottées, aujourd'hui conservées à l'état de débris sous forme de compressions.

À la faible ornementation des coquilles s'ajoute le fait que leur charnière est inconnue, de sorte que l'identification des bivalves s'avère délicate. Les découvreurs de cette faune (E. et L. Bureau) ne l'ont jamais figurée, mais signalent, dans un livret guide d'excursion [12], les genres *Anthracomya*, *Carbonicola* et *Lithodomus*, une liste que reproduit Péneau [51]. C'est sans aucun doute aux Lithophaginae qu'appartient l'individu figuré par Babin [1], d'après la collection Bureau conservée au Muséum d'histoire naturelle de Nantes, et étiqueté *Lithodomus antiquus*. Bien que Babin [1] ait proposé que cette forme appartienne à une nouvelle espèce, non désignée, rattachée au genre *Spathella*, il nous semble cependant raisonnable de considérer qu'il s'agisse d'un exemplaire de *Lithophaga*. Selon R.B. Wilson, qui a examiné les échantillons ici figurés, il s'agirait de Mytilidae, à savoir cf. *Lithophaga lingualis* (Fig. 3) et *Modiolus* sp. (Fig. 4) et du Myalinidae *Naiadites* cf. *obesus* (Fig. 5). Les Mytilidae dominent largement en nombre d'individus sur *Naiadites*. Si l'on veut comprendre la signification de ces formes, il convient de revenir sur nos connais-

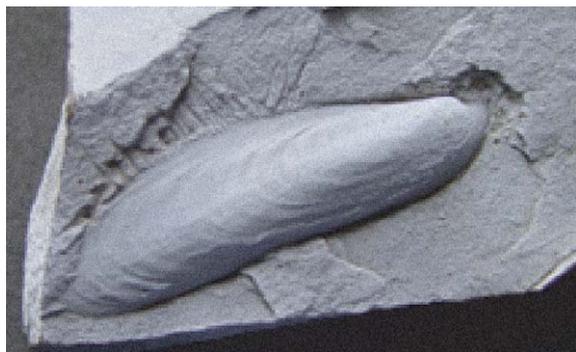


Fig. 3. Bivalves du Dinantien d'Ancenis (Bel-Air) : cf. *Lithophaga lingualis* (Phillips, 1836). Échantillon n° 71027, collection J. Péneau, université catholique de l'Ouest (Angers). Longueur du spécimen : 28 mm.

Fig. 3. Dinantian *Bivalvia* from Ancenis (Bel-Air) : cf. *Lithophaga lingualis* (Phillips, 1836). Sample No. 71027, J. Péneau collection, 'Université catholique de l'Ouest' (Angers, France). The length of the specimen is 28 mm.



Fig. 4. Bivalves du Dinantien d'Ancenis (Bel-Air) : *Modiolus* cf. *latus* (Portlock, 1843). Échantillon n° 71024, collection P. Cavet, université catholique de l'Ouest (Angers). Longueur du spécimen : 16 mm.
Fig. 4. Dinantian *Bivalvia* from Ancenis (Bel-Air) : *Modiolus* cf. *latus* (Portlock, 1843). Sample No. 71024, P. Cavet collection, 'Université catholique de l'Ouest' (Angers, France). The length of the specimen is 16 mm.



Fig. 5. Bivalves non marins du Dinantien d'Ancenis (Bel-Air) : *Naiadites* cf. *obesus* (Etheridge Jr, 1878). Échantillon n° 71026, université catholique de l'Ouest (Angers). Longueur du spécimen : 36 mm.
Fig. 5. Dinantian non-marine *Bivalvia* from Ancenis (Bel-Air) : *Naiadites* cf. *obesus* (Etheridge Jr, 1878). Sample No. 71026, 'Université catholique de l'Ouest' (Angers, France). The length of the specimen is 36 mm.

ces quant à leur répartition géographique et stratigraphique.

Parmi les **Mytilidae**, *Lithophaga lingualis* (Phillips, 1836), observé dans le Dinantien d'Angleterre (Yorkshire) et d'Écosse (Ayrshire [64]), est également connu en Ardenne [31]. Une espèce voisine, *Lithophaga carbonaria* (Hind, 1900) est connue dans le Dinantien du Yorkshire [40], dans le Dinantien [31] et le Namurien de l'Ardenne [30,56]. Une troisième espèce, *Lithophaga subelliptica*, est rarement observée dans le Carbonifère supérieur des États-Unis [47]. Quant au genre *Modiolus*, il est rarement observé dans le Dinantien d'Écosse [65] et de Belgique [31].

Parmi les **Myalinidae**, *Naiadites* est représenté par une seule espèce durant le Dinantien, à savoir *N. obesus* (Etheridge, 1878). De plus, cette espèce n'a jusqu'à présent été signalée qu'en Écosse [5,6,24,43,45,61] et, à proximité immédiate, dans le Tournaisien du Northumberland [35]. Le genre *Naiadites* connaîtra une expansion remarquable au cours du Carbonifère supérieur, puis s'éteindra durant le Westphalien C [15,48]. C'est dire si les formes d'Ancenis, rapportées à *N. cf. obesus*, représentent un jalon important.

L'absence d'**Anthracosiidae** ne saurait véritablement surprendre, tant ils sont rarement reportés dans le Carbonifère inférieur. Deux exemples seulement sont connus, à savoir l'Écosse, où Bennison [5] identifie deux espèces de *Carbonicola* (*C. antiqua* et *C. elegans*), et l'Angleterre, où Garwood [40] reporte des individus de *Carbonicola sp.* Ces formes sont en fait attribuées actuellement au genre *Paracarbonicola* [34], le genre non marin *Carbonicola* lui-même apparaissant au Namurien, aux dépens de formes marines du groupe *Sanguinolites* [34].

4. Interprétation paléoécologique

Déterminer le milieu de vie des bivalves peut être une gageure, surtout lorsque, comme à Ancenis, la taphocénose observée provient d'un mélange d'espèces d'exigences écologiques distinctes ou mal connues. La tolérance à la salinité, ou aux variations de salinité, demeure l'enjeu majeur des interprétations paléoécologiques dans le cas étudié.

Parmi les Mytilidae, le genre *Lithophaga*, marin, littoral, rassemble dans la nature actuelle des espèces qui forent un substrat dur, rocheux (calcaire) ou éventuellement induré (argilite). Aucun élément ne permet d'attribuer un tel mode de vie à *L. lingualis*, comme aux autres espèces paléozoïques du même genre [47], bien que ce mode de vie soit connu depuis le Trias [19]. Les *Lithophaga* paléozoïques sont associés à des espèces marines. Quant au genre *Modiolus*, il s'agit de formes marines, littorales, fixées par un byssus, probablement transportées, passivement attachées à leur substrat, qui pouvait être une plante, ou partiellement enfouies dans le sédiment. On sait que, de nos jours, de nombreux Mytilidae présentent une large tolérance aux variations de salinité. Tel serait également le cas de *Modiolus* au Carbonifère [65].

Le Myalinidae *Naiadites* est généralement considéré comme un bivalve non marin. Deux séries de données favorisent une telle interprétation. Tout d'abord, *Naiadites* n'est jamais associé à des formes incontestablement marines, mais à des ostracodes et des débris de plantes flottées. Dans la région étudiée, l'opposition entre les faunes frasnienne–famennienne de l'Écochère et celles du Dinantien des *schistes d'Ancenis* est à cet égard frappante. Ensuite, et c'est probablement le meilleur argument, l'analyse détaillée de la répartition des faunes lors des incursions marines durant le Carbonifère supérieur (Westphalien) des bassins paraliques au front de la chaîne hercynienne, de l'Angleterre à la Ruhr, révèle des variations fauniques systématiques, en rapport avec les variations de salinité. Dans ces bassins, les faciès marins francs, à faune euryhaline diversifiée (goniatites, pectinidés, productidés), cèdent progressivement la place, verticalement aussi bien que latéralement [15,16,36], à des faciès pauci-spécifiques, à lingules, puis à foraminifères, *Planolites* (terriers, probablement d'annélides) et enfin bivalves non marins (*Naiadites*, *Curvirimula*, etc.) et ostracodes. Cette dernière association représente donc le faciès dont la salinité est la plus faible.

On notera toutefois, dans une perspective historique, que ces zonations faunistiques ont été établies, pour l'essentiel, au Westphalien [16], dans une moindre mesure au Namurien [55], mais n'ont pas été mises en évidence au Dinantien. Le passage, nécessaire, des précurseurs marins vers les formes saumâtres ou dulçaquicoles pouvant s'être produit durant le Dinantien, on ne saurait conclure définitivement à la colonisation des milieux dulçaquicoles dès le Dinantien. En effet, si les Bivalves marins existent dès le Cambrien, et connaissent une radiation importante durant l'Ordovicien [2,3,25], la conquête des milieux fluviatiles ou lacustres s'avère tardive [41]. Les Archanodontidae, dont le mode de vie était probablement similaire à celui des Unionidae actuels, sont connus dans des formations fluviatiles dès le Dévonien moyen [23]. Leur enregistrement fossile, épisodique, se poursuit au Dévonien supérieur et au Carbonifère. Les Myalinidae (*Naiadites*) et Anthracosiidae (*Paracarbonicola*) non marins, dont l'apogée eut lieu durant le Carbonifère supérieur, ne sont pas, ou qu'exceptionnellement, connus au Carbonifère inférieur (un seul genre pour chaque famille).

Nous admettons donc que la faune de bivalves du Carbonifère d'Ancenis est constituée de formes ayant

vécu dans des eaux à salinité variable, égale ou inférieure à celle de l'eau de mer (*Lithophaga*, *Modiolus*), ou à salinité proche de celle de l'eau douce (*Naiadites*). Il s'agit donc probablement de formations marines, dans lesquelles des crues épisodiques dispersent, au front des édifices deltaïques, des débris de plantes en provenance du continent voisin, le substrat meuble étant colonisé par des bivalves partiellement fouisseurs, les bivalves pouvant également avoir été fixés à la végétation par leur byssus.

5. Conséquences paléogéographiques

Sur cette base (âge Dinantien, probablement Viséen, et caractère saumâtre), les bivalves d'Ancenis signalent la position de la ligne de rivage au Dinantien entre le domaine marin et un domaine émergé, en cours d'érosion. Ces données sont résumées dans la carte paléogéographique de l'Europe nord-occidentale au Dinantien, carte qui nécessite un commentaire détaillé.

1. La *fiabilité de la carte* est, à l'échelle considérée, excellente sur toute la plate-forme au nord de la chaîne varisque. En revanche, sa fiabilité est réduite dans le domaine émergé, que ce soit sur le continent laurussien ou dans la chaîne hercynienne. La géométrie du réseau hydrographique dans le continent laurussien est basée sur la direction des paléocourants, mais sa géométrie exacte reste conjecturale. Ce point n'a toutefois qu'une incidence faible quant à notre propos. En revanche, la répartition des domaines émergés en bordure ou au sein de la chaîne hercynienne est plus délicate à établir, tant parce que cette zone est appelée à être intégrée, donc déformée, dans la chaîne varisque durant le Carbonifère supérieur que parce des lacunes majeures subsistent dans nos connaissances, en particulier quant aux relations entre l'Ardenne, d'une part, et l'ensemble Massif armoricain–Morvan–Vosges, d'autre part. Le premier domaine (Boulonnais, Ardenne), marge méridionale du continent laurussien, est caractérisé au Dinantien par le développement d'une plate-forme carbonatée, voire évaporitique dans les milieux confinés, où le volcanisme est absent. Le second ensemble, d'appartenance nord-gondwanienne, est caractérisé par un Dinantien détritique, marin, souvent littoral, voire même aérien (tourbière d'Esnot [57,59]), parfois situé en bordure ou interstratifié avec un édifice volcanique.

Dans cet ensemble, les paléoflores connues présentent de réelles affinités (Ancenis [4,11,18]; Morvan [37,38,62]; Vosges [26,39]). Une suture océanique sépare ces deux domaines, suture actuellement masquée sous le Méso-Cénozoïque du bassin de Paris.

2. Le *développement des milieux paraliques* au Dinantien est contrôlé par trois facteurs. En premier lieu, la carte met en évidence le contexte général de haut niveau eustatique au Dinantien, que souligne, à l'échelle de toute l'Europe occidentale, le développement des plates-formes carbonatées. En second lieu, des fluctuations eustatiques à haute fréquence, sans doute induites par le développement de la glaciation gondwanienne, entraînent sur les plates-formes d'importantes variations de la position et de l'extension des milieux paraliques, en particulier à la fin du Viséen [66]. En troisième lieu, la tectonique interfère avec ces fluctuations eustatiques, que ce soit le rejeu extensif des structures calédoniennes sur la plate-forme anglo-irlandaise, mais aussi et surtout la propagation vers le nord du front de la chaîne varisque. La position représentée du domaine marin est celle de son extension maximale, qui fut atteinte au Viséen [28,67].

3. La *préservation des formations paraliques* est fortement dépendante de leur position durant l'évolution post-dinantienne de la chaîne varisque. Les successions des provinces écossaises et pennines ont été faiblement déformées, et sont donc largement préservées. En revanche, le Carbonifère inférieur du Massif armoricain a été fortement déformé, puis érodé, durant la tectonique hercynienne majeure, namuro-westphalienne. Aussi devons-nous considérer les bivalves d'Ancenis, qui peuvent s'accommoder d'une faible salinité (*Lithophaga*, *Modiolus*) ou sont considérés comme non marins (*Naiadites*), comme un témoignage exceptionnel.

4. À une *échelle régionale*, un domaine marin d'âge Dinantien est connu au nord d'Ancenis, dans le domaine centre et nord-armoricain (Figs. 1 et 6), où se développe une plate-forme carbonatée, récifale (Fig. 1), dont les témoins sont reconnus à Laval, Quenon et Montmartin [49,63]. Ce domaine marin a été, quoique difficilement au vu des faunes d'ostracodes [27], en communication avec la plate-forme nord-ouest européenne, s'étendant de l'Ardenne à l'Écosse (Fig. 6). Au sud d'Ancenis existait probablement un domaine émergé, en cours d'érosion, à savoir les premiers reliefs hercy-



niens édifiés dès le Dévonien supérieur (âges U–Pb sur zircons et Sm–Nd des éclogites du complexe de Champ-toceaux [7]) et en cours d'exhumation au Carbonifère inférieur (âges Rb–Sr et Ar–Ar des gneiss et micaschistes du complexe de Champ-toceaux [7,46]). Comment se place le bassin d'Ancenis dans ce cadre, c'est-à-dire comment s'effectuait la liaison entre ces deux domaines ? Plusieurs hypothèses sont envisageables.

La première consiste à considérer que le bassin d'Ancenis représente la frange côtière, détritique, du domaine marin s'étendant plus au nord. Suivant cette hypothèse, les unités de Saint-Georges-sur-Loire et de Lanvaux n'auraient pas encore été déformées au Dinantien, et aucun relief n'existerait à leur emplacement. L'aire de sédimentation était continue, de Laval à Ancenis, sa disjonction résultant de la déformation hercynienne (namuro-westphalienne) et des érosions subséquentes.

Suivant une seconde hypothèse, la déformation des unités de Saint-Georges et de Lanvaux ayant pris place dès le Dévonien [20], le bassin d'Ancenis constitue au Dinantien une aire de sédimentation sans relation directe avec le bassin de Laval, mais peut-être ouverte sur le domaine marin s'étendant alors largement dans le Nord du Massif central [44].

Selon une troisième hypothèse [60], le bassin d'Ancenis serait une unité exotique, c'est-à-dire aurait été, avant la tectonique hercynienne, à grande distance de sa position actuelle. Il serait alors vain de rechercher une quelconque connexion avec le domaine marin centre-armoricain, toute la paléogéographie étant illisible au regard des déformations subséquentes.

Des études complémentaires, sédimentologiques et paléomagnétiques en particulier, seraient nécessaires pour tester ces trois hypothèses.

6. Conclusion

En conclusion, l'interprétation de la formation d'Ancenis se trouve éclairée. Cette formation représente une mégaséquence négative, résultant de la progradation du front d'un édifice deltaïque majeur. Les parties basales de la séquence sont encore marines, ou du moins déposées dans des eaux saumâtres au contact entre le domaine marin, septentrional (Laval) ou oriental (Morvan) et les premiers reliefs, vers le sud, de la chaîne hercynienne, reliefs résultant d'un épaissement crustal d'âge Dévonien supérieur [7]. Par la suite, le passage des argilites verdâtres aux argilites violacées, ainsi que la disparition des niveaux calcaires, et somme toute également des bivalves (la transition « schistes d'Ancenis–grauwacke inférieure du Culm » de Bureau), marquent la transition vers des milieux continentaux, que souligne l'observation, rare mais cruciale, de *Stigmaria* in situ [11], c'est-à-dire de paléosols. Enfin, la séquence s'achève avec de brutales décharges conglomératiques, à caractère fluvatile [58], dans lesquelles s'observent occasionnellement des troncs de lépidodendrales [11].

Au Namurien, la propagation de la déformation hercynienne mettra fin brutalement au fonctionnement de ce système. Le domaine marin disparaît définitivement du Massif armoricain, étant refoulé dans le bassin molassique au front septentrional de l'orogène, tandis que le bassin d'Ancenis, plissé, est en proie à une érosion qui eut pu le laisser échapper à notre connaissance. On mesure alors à quel point la préservation des bivalves d'Ancenis constitue une chance pour le paléobiogéographe.

Remerciements

Ce travail n'aurait pu être effectué sans les patientes collectes de fossiles de nos prédécesseurs (en particu-

Fig. 6. Esquisse paléogéographique de l'Europe nord-occidentale au Viséen (simplifié d'après Ziegler [67]). Au sud se situe la chaîne hercynienne (gris foncé), où l'épaississement crustal est souligné par la présence de roches métamorphiques de haute pression (éclogites et schistes bleus). Au nord s'observe le continent laurussien (gris pâle), dont la bordure méridionale est recouverte en grande partie, au maximum de la transgression viséenne, par un domaine marin (blanc). Sur la carte figure la répartition de tous les *Naiadites* (un Myalinidae non marin) connus au Dinantien.

Fig. 6. Palaeogeographic scheme of northwestern Europe during the Viséan (simplified, from Ziegler [67]). Crustal thickening in the Variscan belt (dark grey) is recorded by the occurrence of high-pressure metamorphic rocks (eclogites and blueschists). The southern margin of the Laurussian continent (pale grey) has been extensively flooded during the Viséan transgression (white). All known occurrences of Early Carboniferous *Naiadites*, a non-marine Myalinidae, are reported on the map.

lier E. et L. Bureau, J. Péneau, P. Cavet), et leur conservation dans les collections de l'université catholique de l'Ouest (Angers) et du Muséum d'histoire naturelle de Nantes. Les auteurs remercient pour leur lecture critique Mme A. Lauriat-Rage et MM C. Babin et J. Gallier.

Références

- [1] C. Babin, Mollusques bivalves et céphalopodes du Paléozoïque armoricain. Étude systématique. Essai sur la phylogénie des Bivalves. Esquisse paléocéologique, Imprimerie commerciale et administrative, Brest, 1966 438 p.
- [2] C. Babin, Rôle des plates-formes gondwaniennes dans les diversifications des mollusques bivalves durant l'Ordovicien, Bull. Soc. géol. France 164 (1993) 141–153.
- [3] C. Babin, Ordovician to Devonian diversification of the Bivalvia, Amer. Malacol. Bull. 15 (2000) 167–178.
- [4] C. Beaupère, Contribution à l'étude de la flore fossile du « Culm » du synclinal d'Ancenis, thèse de 3e cycle, université de Paris, 1973.
- [5] G.M. Bennison, Lower Carboniferous non-marine lamellibranchs from East Fife, Scotland, Palaeontology 3 (1960) 137–152.
- [6] G.M. Bennison, Small *Naiadites obesus* from the Calciferous Sandstone Series (Lower Carboniferous) of Fife, Palaeontology 4 (1961) 300–311.
- [7] V. Bosse, G. Féraud, G. Ruffet, M. Ballèvre, J.-J. Peucat, K. de Jong, Late Devonian subduction and early-orogenic exhumation of eclogite-facies rocks from the Champtoceaux Complex (Variscan belt, France), Geol. J. 35 (2000) 337–350.
- [8] É. Bureau, Note sur l'existence de trois étages distincts dans le terrain dévonien de la Basse-Loire, Bull. Soc. géol. France XVII (2) (1860) 789–796.
- [9] É. Bureau, Recherches sur la structure géologique du bassin primaire de la Basse-Loire, Bull. Soc. géol. France XII (3) (1883) 165–179.
- [10] É. Bureau, Sur la flore dévonienne du bassin de la basse Loire, Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France, 3e série I (1911) 1–42 (pl. I–IV).
- [11] É. Bureau, Études des gîtes minéraux de la France. Bassin de la basse Loire. II – Description des flores fossiles, Imprimerie Nationale, Paris, 1914, 417 et LXXX p.
- [12] É. Bureau, L. Bureau, L. Davy, A. Dumas, Livret guide de l'excursion de la réunion extraordinaire de la Société géologique de France à Nantes et à Châteaubriant, Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France 2e série VIII (1908) 117–181.
- [13] É. Bureau, L. Bureau, L. Davy, A. Dumas, Compte-rendu de la réunion extraordinaire de la Société géologique de France à Nantes et à Châteaubriant, Bull. Soc. géol. France VIII (1910) 593–680.
- [14] L. Bureau, in: Notice sur la géologie de la Loire inférieure, in Nantes et la Loire inférieure, III, Imprimerie Grimaud, Nantes, 1900, pp. 99–522.
- [15] M.A. Calver, Coal Measure invertebrate faunas, in: D. Murchison, T.S. Westoll (Eds.), Coal and coal-bearing strata, Oliver and Boyd, Edinburgh, UK, 1968, pp. 147–177.
- [16] M.A. Calver, Westphalian of Britain, Compte rendu Congrès Int. Géol. Carbonifère VI (1969) 233–254.
- [17] A. Carpentier, Observations sur quelques végétaux fossiles de l'Ouest, Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France, 4e série IX (1929) 41–52.
- [18] A. Carpentier, Empreintes de Lépidodendrées des Schistes de Saint-Géréon (Loire inférieure), Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France, 5e série II (1932) 65–68.
- [19] J.G. Carter, G.D. Stanley Jr., Late Triassic Gastrochaenid and Lithophagid borings (Mollusca: Bivalvia) from Nevada (USA) and Austria, J. Paleontol. 78 (2004) 230–234.
- [20] C. Cartier, M. Faure, H. Lardeux, The Hercynian orogeny in the South-Armorican massif (Saint-Georges-sur-Loire Unit, Ligerian Domain, France): rifting and welding of continental stripes, Terra Nova 13 (2001) 143–149.
- [21] P. Cavet, J. Pillet, Contribution à l'étude stratigraphique et paléontologique du synclinal d'Ancenis (Massif armoricain), Bull. Soc. géol. France V (7) (1963) 319–329.
- [22] P. Cavet, M. Gruet, H. Lardeux, J. Marchand, A. Nicolas, L.-M. Rivière, J.-C. Rossignol, Notice de la carte géologique de la France à 1:50 000, feuille Ancenis (452), BRGM, Orléans, 1978, 56 p.
- [23] J.A. Chamberlain Jr., Two Catskill freshwater clams, Archæonodon (Devonian) and Margaritifera (Recent): what they tell us about the origin of Unionoid bivalves, North. Geol. Environ. Sci. 26 (2004) 5–21.
- [24] J.I. Chisholm, P.J. Brand, Revision of the Late Dinantian sequence in Edinburgh and West Lothian, Scott. J. Geol. 30 (1994) 97–104.
- [25] J.C.W. Cope, C. Babin, Diversification of bivalves in the Ordovician, Geobios 32 (1999) 175–185.
- [26] P. Corsin, M. Coulon, C. Fourquin, J.-C. Paicheler, R. Point, Étude de la flore de la série de Giromagny (Viséen supérieur des Vosges méridionales). Comparaison avec les autres flores du Culm des Vosges, Sci. Géol. Bull. 26 (1973) 43–68.
- [27] S. Crasquin-Soleau, F. Lethiers, Distribution provinciale des ostracodes dinantiens : implications paléocourantologiques en Europe, Bull. Soc. géol. France 164 (1993) 155–163.
- [28] G. Delépine, La transgression de la mer carboniférienne et les modifications de la faune au début du Viséen dans l'Europe occidentale, Cong. Géol. Int. XIII (1922) 609–630.
- [29] G. Delépine, Observations sur l'âge des formations dites du Culm inférieur en France, C. R. Séances Soc. géol. France (1932) 216.
- [30] F. Demanet, Faune et stratigraphie de l'étage Namurien de la Belgique, Mém., Mus. R. Hist. Nat. Belg. 97 (1941) 1–327.
- [31] F. Demanet, Contribution à l'étude du Dinantien de la Belgique., Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belg. 141 (1958) 1–152.
- [32] M. Dubreuil, Hypothèse sur la mise en place, au Dinantien, du complexe du Tombeau-Leclerc (bassin d'Ancenis, Sud-Est du Massif armoricain) sous forme d'un olistostrome. Conséquences géodynamiques, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D 290 (1980) 1455–1458.

- [33] M. Dubreuil, Évolution géodynamique du Paléozoïque ligérien (Massif armoricain), thèse d'État, université de Nantes, 1986, 258 p.
- [34] R.M.C. Eagar, Some new Namurian bivalve faunas and their significance in the origin of *Carbonicola* and in the colonization of Carboniferous deltaic environments, *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 280 (1977) 535–570.
- [35] E.H. Francis, Carboniferous, in: G.Y. Craig (Ed.), *Geology of Scotland*, Scottish Academic Press, Edinburgh, UK, 1983, pp. 253–296.
- [36] I.M. Fulton, H. Williams, Palaeogeographical change and controls on Namurian and Westphalian A/B sedimentation at the southern margin of the Pennine Basin, Central England, in: B.M. Besly, G. Kellings (Eds.), *Sedimentation in a synorogenic basin complex: the Upper Carboniferous of Northwest Europe*, Blackie, Glasgow, UK, 1988, pp. 178–199.
- [37] J. Galtier, Sur les flores du Carbonifère inférieur d'Esnot et du Roannais, *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun* 57 (1971) 24–28.
- [38] J. Galtier, Données nouvelles sur la flore du Viséen d'Esnot près d'Autun, *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun* 95 (1980) 27–33.
- [39] J. Galtier, J.-L. Schneider, L. Grauvogel-Stamm, Arborescent gymnosperms and the occurrence of *Protopytis* from the Lower Carboniferous of the Vosges, France, *Rev. Palaeobot. Palynol.* 99 (1998) 203–215.
- [40] E.J. Garwood, On a freshwater shale with *Viviparus* and associated beds from the base of the Carboniferous rocks in Ribblesdale, Yorkshire, *Geol. Mag.* LIX (1922) 289–293.
- [41] J. Gray, Evolution of the freshwater ecosystem: the fossil record, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 62 (1988) 1–214.
- [42] C. Gumiaux, D. Gapais, J.-P. Brun, J. Chantraine, G. Ruffet, Tectonic history of the Hercynian Armorican Shear belt (Brittany, France), *Geodin. Acta* 17 (2004) 289–307.
- [43] W. Hind, A monograph on *Carbonicola*, *Anthracomya* and *Naiadites*, *Palaeontol. Soc.*, London, 1894–1896, 182 p.
- [44] A. Julien, Le terrain carbonifère marin de la France centrale, Masson, Paris, 1896, 303p.
- [45] D. Leitch, *Naiadites* from the Lower Carboniferous of Scotland: a variation study, *Trans. Geol. Soc. Glasg.* 20 (1942) 208–222.
- [46] O. Maurel, P. Monié, J.-P. Respaut, A.F. Leyreloup, H. Maluski, Pre-metamorphic $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ and U–Pb ages in HP metagranitoids from the Hercynian belt (France), *Chem. Geol.* 193 (2003) 195–214.
- [47] N.D. Newell, Late Paleozoic Pelecypods: Mytilacea, *State Geol. Surv. Kansas* 10 (2) (1942) 1–80.
- [48] A. PASTIELS, La distribution stratigraphique des Lamellibranches non marins du Namurien et du Westphalien A de la Belgique, *Congr. Int. Stratigr. Géol. Carbonifère V* (1964) 619–629.
- [49] A. Pelhâte, Le Carbonifère inférieur et moyen du Massif armoricain (France), *C. R. Congr. Int. Strati. Géol. Carbo VI* (1979) 87–96.
- [50] J. Péneau, Études sur le Dévonien de la basse Loire. II – Fossiles des schistes eiféliens de Liré (L.-Inf.) et de Chaudfontains (Maine-et-Loire), *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France*, 5^e série I (1931) 7–21.
- [51] J. Péneau, Observations sur le Dévonien et le Dinantien du pli d'Ancenis (basse Loire), *Bull. Soc. géol. France II* (5) (1932) 615–621.
- [52] J. Péneau, La faune du Dévonien supérieur de l'Écochère près Ancenis (Loire inférieure), *C. R. somm. Soc. géol. France* (1933) 33–34.
- [53] J. Péneau, Schistes d'Ancenis à Pélécypodes, in: P. Pruvost (Ed.), *Lexique stratigraphique international, I: Europe, 4: France Belgique, Pays-Bas, Luxembourg, 4aII: Paléozoïque supérieur*, CNRS, 1957, pp. 5–7.
- [54] P. Pruvost, Les niveaux à Lamellibranches d'eau douce dans le terrain houiller du Nord de la France; leur faune et leur distribution stratigraphique, *Ann. Soc. Géol. Nord XLII* (1913) 175–220.
- [55] W.H.C. Ramsbottom, The Namurian of Britain, *Compte rendu Congr. Int. Géol. Carbonifère VI* (1969) 214–232.
- [56] A. Renier, F. Stockmans, F. Demanet, V. Van Straelen, Flore et faune houillère de la Belgique. Introduction à l'étude paléontologique du terrain houiller, *Mus. R. Hist. Nat. Belg.* (1938) 317p.
- [57] G.M. Rex, The preservation and palaeoecology of the Lower Carboniferous silicified plant deposits at Esnot, near Autun, France, *Geobios* 19 (1986) 773–800.
- [58] L.-M. Rivière, Le Culm frasnodynantien du synclinal d'Ancenis (SE du Massif armoricain) au nord de la Loire, *Bull. Soc. Géol. Minéral. Bretagne (C) IX* (1977) 19–57.
- [59] A.C. Scott, J. Galtier, G. Clayton, Distribution of anatomically preserved floras in the Lower Carboniferous in western Europe, *Trans. R. Soc. Edinb.* 75 (1984) 311–340.
- [60] D. Shelley, G. Bossière, The Ancenis Terrane: an exotic duplex in the Hercynian belt of Armorica, western France, *J. Struct. Geol.* 23 (2001) 1597–1614.
- [61] A. Trueman, J. Weir, A monograph of British Carboniferous non-marine Lamellibranchia, *Palaeontographical Society I (XIII)* (1946–1968) 1–449.
- [62] A. Vaffier, Étude géologique et paléontologique du Carbonifère inférieur du Mâconnais, *Ann. Univ. Lyon VII* (1901) 1–159.
- [63] C. Vuillemin, Les Tétracoraliaires (Rugosa) du Carbonifère inférieur du Massif armoricain (France), *Cah. Paléontol., Éditions du CNRS*, Paris, 1990, 171p.
- [64] R.B. Wilson, A revision of the Scottish Carboniferous lamellibranch species erected by R. Etheridge Jr, *Bull. Geol. Surv. Great Brit.* 19 (1962) 53–74.
- [65] R.B. Wilson, A revision of some Carboniferous species of *Modiola*, *Bull. Geol. Surv. Great Brit.* 23 (1965) 9–15.
- [66] V.P. Wright, S.D. Vanstone, Onset of Late Palaeozoic glacioeustasy and the evolving climates of low latitude areas: a synthesis of current understanding, *J. Geol. Soc. Lond.* 158 (2001) 579–582.
- [67] P.A. Ziegler, Geological atlas of Western and Central Europe, Shell International Petroleum Maatschappij B.V., 1990, 239p.