



Rivières et mulettes en Bretagne : une histoire au long cours

Michel BALLÈVRE

La conquête des eaux douces par les bivalves relève d'une histoire au long cours, dont les étapes peuvent être partiellement reconstituées par les géologues. Ainsi se dessine au fil des millions d'années une succession de paysages, qui expliquent l'isolement de la mulette perlière dans les rivières bretonnes.

La répartition des bivalves d'eau douce est, en termes de biogéographie historique, un problème fascinant. Alfred Wegener (le précurseur de la tectonique des plaques) attirait l'attention dès 1928 sur la répartition actuelle de la mulette perlière (*Margaritifera margaritifera*), sur les deux rivages de l'Atlantique nord, pour justifier le déplacement relatif de l'Amérique du Nord par rapport à l'Europe. Les mulettes sont en effet incapables de franchir un espace océanique, aussi étroit soit-il. À cette échelle intercontinentale s'ajoute la question de la conquête des rivières par les mulettes dans un continent donné. Ce problème peut être abordé soit grâce aux archives géologiques (sur la distribution dans le passé des espèces fossiles), approche ici développée, soit grâce aux données moléculaires (sur l'ADN des espèces actuelles). Ces deux approches ne sont pas, à l'évidence, indépendantes. En quoi le géologue peut-il nous aider dans la compréhension de la répartition actuelle des bivalves d'eau douce en Bretagne et, au-delà, dans le Massif armoricain ?

La première démarche devrait être celle d'un inventaire des bivalves d'eau douce fossiles sur le territoire considéré. Or ces fossiles sont extrêmement rares et n'ont que peu ou pas attiré l'attention des naturalistes, qui les tiennent souvent en mauvaise réputation. En effet, nombre d'espèces, dans le registre fossile ou actuel, présentent d'étonnantes convergences de formes, ou affichent de grandes variations de formes au sein d'une

même espèce (polymorphisme). Du point de vue du biologiste, le polymorphisme peut être considéré comme une adaptation aux variations dans le temps et dans l'espace des conditions dans lesquelles vivent les mulettes, en particulier de la vitesse du courant, ou de la quantité et de la taille des particules que ce courant transporte. Du point de vue du systématicien, le polymorphisme est un sévère handicap, car il associe des individus non apparentés dont les coquilles ont une forme semblable ou, au contraire, éloigne des individus apparentés mais dont les coquilles ont acquis au cours de leur vie une forme différente. Les néontologues – qui étudient les formes actuelles – ont donc parfois multiplié les espèces (par ex. chez *Unio*, où plusieurs centaines d'espèces avaient été distinguées au XIX^e siècle, là où aujourd'hui seules 4 à 5 espèces sont reconnues). Les paléontologues étaient confrontés au même problème, ayant tendance à multiplier les espèces : la coexistence dans un gisement donné de formes différentes peut indiquer une adaptation à des milieux différents, et de ce fait obscurcir les relations de parenté entre espèces successives. Les paléontologues ont donc eu tendance, à quelques exceptions près, à négliger les bivalves d'eau douce fossiles, dont la détermination s'avérerait si problématique.

Ce bilan, plutôt pessimiste, rend nécessaire une seconde démarche, consistant à examiner la répartition des terres et des mers à un moment donné, afin de déduire

quelles connexions possibles entre réseaux hydrographiques pourraient expliquer la distribution (actuelle ou passée) des bivalves d'eau douce. Cette dernière approche fait le lien avec la phylogénie moléculaire, laquelle est susceptible de déterminer une "phylogéographie" des formes actuelles sans référence explicite aux paysages fossiles. Si deux populations de mulettes ont actuellement des affinités sur le plan génétique alors que les réseaux hydrographiques dans lesquelles elles vivent ne sont pas (aujourd'hui) connectés, c'est peut-être qu'ils le furent dans un passé plus ou moins lointain. L'isolement des deux populations est donc le témoin de la réorganisation du réseau hydrographique, une réorganisation dont les causes, tectoniques, climatiques, voire anthropiques, peut faire l'objet de recherches. C'est donc à l'évaluation d'un lointain passé que nous devons en conséquence nous attacher. Il nous faudra cependant auparavant revenir sur la biologie des bivalves d'eau douce, pour comprendre quels mécanismes gouvernent actuellement la distribution de ces bivalves.

Adaptations au service d'une conquête

Les Bivalves sont des Mollusques marins qui apparaissent dès le Cambrien et peuplent largement les mers dès l'Ordovicien, y compris dans le Massif armoricain. Par la suite, certains groupes réussirent à s'adapter (ou conquérir) aux eaux douces, mais les bivalves, comme les autres groupes qui tentèrent cette aventure, durent vaincre deux obstacles [1].

Adaptations physiologiques

Le premier obstacle est d'ordre physiologique, la salinité réduite des eaux douces imposant des mécanismes de régulation que certains groupes, même chez les mollusques (céphalopodes, scaphopodes), ne développèrent jamais. Au sein des bivalves, cette adaptation physiologique est réalisée dans plusieurs groupes actuels, au premier rang desquels les Unionoïda, dont seules deux familles (Margaritiféridés et Unionidés) sont représentées en Europe occidentale (mais ces deux familles sont au cœur de notre propos). Au sein de l'immense groupe des Veneroïda, si diversifié en milieu marin, les deux familles des Corbiculidés (*Corbicula*) et des Sphaeriidés (*Sphaerium*, *Musculium*, *Pisidium*) ont colonisé les

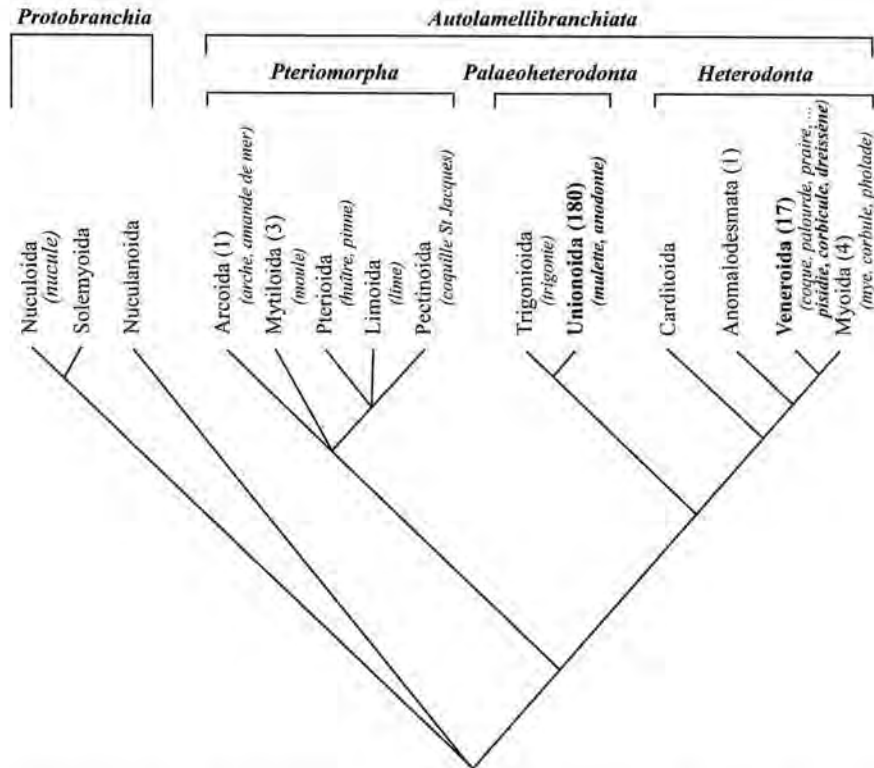
eaux douces en Europe (et plus largement dans le monde entier), ainsi que certaines espèces de la famille des Dreissenidés (*Dreissena*, *Mytilopsis*).

Adaptations reproductives

Le second obstacle dans la conquête des eaux douces est d'ordre reproductif. En raison du courant, lent ou rapide, qui anime tous les cours d'eau, les adultes ne peuvent simplement libérer les gamètes ou les œufs dans l'eau, sous peine que ceux-ci soient entraînés en aval. Autrement dit, que le cours d'eau ne soit jamais colonisé! Ce problème a intrigué plus d'un naturaliste, à commencer par Charles Darwin. Plusieurs techniques sont utilisées par les bivalves actuels pour vaincre cette "dérive aval".

Le cas des Dreissenidés est a priori un cas d'école puisque *Dreissena polymorpha* (la dreissène, ou moule zébrée) est devenue, à l'échelle mondiale, une espèce invasive. À l'instar de l'immense majorité des espèces marines, les dreissènes adultes produisent des gamètes qui sont libérés dans le milieu ambiant, la fécondation ayant lieu dans l'eau douce. Une larve se développe alors, qui vient au bout de quelques jours ou semaines se fixer ou s'enfouir dans le sédiment, pour croître jusqu'à devenir adulte. Les dreissènes sont fixées par un byssus, immobiles donc, à moins qu'elles ne soient fixées sur un substrat mobile (coques des bateaux), ou que les larves ne soient passivement transportées dans le ballast de certains navires. Ainsi s'explique la rapide dispersion, à l'échelle humaine, des dreissènes. Et dans les eaux douces, la présence déterminante de l'homme rend ce cas exceptionnel.

L'immense majorité des bivalves dulçaquicoles appartiennent à deux autres groupes (Corbiculidés et Sphaeriidés d'une part, Unionoïda d'autre part) pour lesquels d'autres mécanismes de dispersion entrent en jeu. Examinons pour commencer le cas des Corbiculidés et Sphaeriidés. Selon une opinion répandue, ceux-ci pourraient être transportés par les oiseaux, par exemple lorsqu'un individu « emprisonne » entre ses valves l'extrémité d'une plume ou d'une patte d'un oiseau et/ou lorsque de la boue (souvent supposée contenir des œufs) reste collée aux pattes des oiseaux. L'efficacité de ce mode de transport (par les oiseaux) est difficile à vérifier expérimentalement, mais semble néanmoins établie par le biais d'observations sur le peuplement de lacs ou d'îles. Si les oiseaux jouent un rôle dans la distribution des Corbiculidés et Sphaeriidés, il ne faudrait cependant pas oublier que les espèces de ces deux familles ont



[1] Cette classification phylogénétique des bivalves - une classification parmi d'autres possibles - est basée sur les données morphologiques, anatomiques et moléculaires des seules espèces vivantes. Les chiffres entre parenthèses représentent le nombre de genres de bivalves adaptés aux eaux douces, dans chacun des 14 ordres distingués. En Bretagne (comme en Europe) existent dans les eaux douces des espèces appartenant à deux ordres, notés en gras : les **Unionoida** (en particulier *Margaritifera margaritifera*, la *mulette perlière*) et les **Veneroida** (*Sphaeriidés*, et les espèces introduites appartenant aux *Dreissenidés* et aux *Corbiculidés*). Tous les genres d'*Unionoida* vivent en eau douce, alors que seule une infime partie de ceux de *Veneroida* ont conquis les eaux douces (les coques, praires, palourdes, etc... sont marines). Le prodigieux succès des *Unionoida* dans cette conquête des eaux douces tient à leur mécanisme de reproduction, qui implique une phase "parasitaire" aux dépens des poissons

développé un mécanisme reproductif ingénieux, et unique parmi les *Veneroida*. Les adultes, qui sont tous hermaphrodites, produisent un nombre restreint d'ovules. Ceux-ci sont fécondés à l'intérieur de la coquille de l'adulte, où ils commencent leur développement. C'est seulement lorsque la coquille, certes minuscule, est déjà apparue que l'adulte "relâche" sa progéniture (en général 3-5 individus). Autrement dit, la dispersion par les oiseaux est d'autant plus efficace que le bivalve est abondant dans les zones fréquentées par ces oiseaux, qu'il peut s'y attacher puis résister à la dessiccation, et qu'enfin il puisse se reproduire dans un nouvel habitat, à partir éventuellement d'un seul ou de quelques individus. Et encore, ajouterais-je, faut-il

que les oiseaux (ou le groupe suspecté de développer une entreprise de transport passif) existent, ce qui n'est le cas que depuis la fin du Jurassique (environ 150 millions d'années).

Tout autre est le mécanisme que proposent à notre sagacité les *Unionoida*, dont notre *mulette perlière*. Les adultes sont en général ou mâles ou femelles, les cas d'hermaphrodisme étant rarement observés. Les gamètes mâles sont émis dans l'eau, puis pénètrent à l'intérieur des femelles par le siphon inhalant, et viennent féconder les gamètes femelles dans le manteau des adultes. Les œufs se fixent alors sur les branchies où ils se développent jusqu'à atteindre quelques dixièmes de millimètres,

et présentent une ébauche de coquille bivalve (larves "glochidium", ou glochidies, ayant 0,2 à 0,5 mm). Les glochidies sont ensuite larguées dans l'eau par le siphon exhalant puis, au petit bonheur la chance, parviennent à se fixer sur les nageoires ou les branchies des poissons. Astucieux, puisque les voilà pourvues d'un courant leur apportant oxygène et nourriture, tout en voyageant gratuitement. Quand la glochidie s'est transformée en un minuscule bivalve, celui-ci se sépare de son hôte, et tombe au fond de la rivière ou du lac. Si le substrat et les conditions sont favorables, il poursuivra sa croissance jusqu'à devenir un adulte. On notera que, à l'endroit où le bivalve chute au fond de la rivière ou du lac, les conditions de la sédimentation (vitesse du courant, taille et nature des particules) peuvent être fort différentes de celles où vivait la femelle lui ayant donné naissance. La plasticité de la forme des coquilles – une réponse à ces variations – est alors un avantage adaptatif (pour le bivalve, même si cela ne fait pas le bonheur du systématicien) [2].

Incomplétude de l'enregistrement fossile

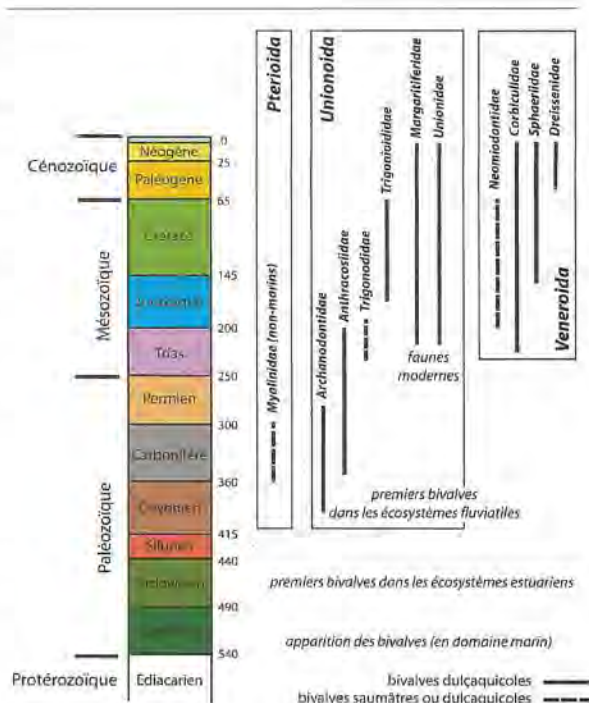
Nous intéressent ici aux bivalves, et prenant le parti des paléontologues (avec les précautions d'usage sur les caractères morphologiques des coquilles), nous devons souligner d'autres difficultés dans les approches paléobiologiques.

Identification des milieux d'eau douce.

Le raisonnement circulaire, suivant lequel tout représentant d'un groupe vivant actuellement en eau douce a toujours vécu en eau douce, ne peut être appliqué sans précautions. En fait, on ne peut préjuger du moment où, dans un groupe donné, les adaptations physiologiques et reproductives nécessaires à la conquête des eaux douces ont été, dans le passé, réunies. Le paléontologue doit donc faire appel à toutes les recettes de sa propre discipline (paléoflore et paléofaune associées aux bivalves fossiles) comme des disciplines connexes (sédimentologie, géochimie, etc...) pour déterminer quel fut le milieu de vie des espèces fossiles. La difficulté majeure dans cette opération consiste à caractériser les milieux estuariens ou lagunaires, dans lesquels les variations de salinité, dans le temps ou dans l'espace, contrôlent la nature et la répartition des bivalves.

Préservation des organismes fossiles

Un autre problème classique auquel se



[2] *Distribution stratigraphique des bivalves d'eau douce (seules les familles connues fossiles ou actuelles en Europe occidentale sont représentées). Au sein de l'ordre des Pterioidea, la famille des Myalinidae compte quelques espèces dulçaquicoles au Paléozoïque, mais ces formes disparurent avant la fin du Paléozoïque. L'ordre des Pterioidea n'est représenté actuellement que par des formes marines (huîtres). En revanche, l'ordre des Unionoida ne compte actuellement que des espèces dulçaquicoles, et ceci est le cas depuis la fin du Trias. Enfin, l'ordre des Veneroidea, dont les espèces marines abondent sur nos côtes (coques, praires, palourdes...), compte également quelques familles ayant réussi à s'adapter aux eaux douces (Neomiodontidae, une famille éteinte, Corbiculidae, Sphaerididae, Dreissenidae, trois familles toujours représentées).*

trouve confronté le naturaliste, déjà évoqué par C. Darwin dans l'Origine des espèces, est celui de l'incomplétude de l'enregistrement fossile. Les chances pour qu'un organisme soit préservé sont faibles, sauf lors de circonstances particulières. Si les "parties molles" sont à l'évidence rapidement détruites, les "parties dures" (c'est-à-dire les tissus minéralisés, faisant office de squelettes internes ou externes) devraient a priori mieux résister. Dans le cas des

Mollusques continentaux ou fluviatiles, deux facteurs contrôlent la préservation des coquilles.

Le premier tient à la nature minéralogique de la coquille. Si tous les Mollusques fabriquent une coquille en carbonate de calcium (CaCO_3), celui-ci peut être présent sous deux formes, de même composition chimique mais de structure différente : la calcite est rhomboédrique alors que l'aragonite est orthorhombique. Cette différence entraîne d'importantes conséquences après la mort de l'animal, car l'aragonite n'est pas stable dans les conditions de pression et de température de la surface de notre planète. De ce fait, l'aragonite se dissout facilement, tandis que la calcite reste stable.

Le second tient à la saturation en calcium des eaux douces. Quand les eaux sont riches en ions Ca^{2+} , dans les régions où le sous-sol est calcaire, les coquilles se dissolvent lentement ou ne se dissolvent pas du tout. Au contraire, dans les régions où le sous-sol est granitique ou schisteux – c'est-à-dire la majeure partie de la Bretagne –, les coquilles se dissolvent rapidement (en quelques dizaines ou centaines d'années au plus, soit un instant pour le géologue !).

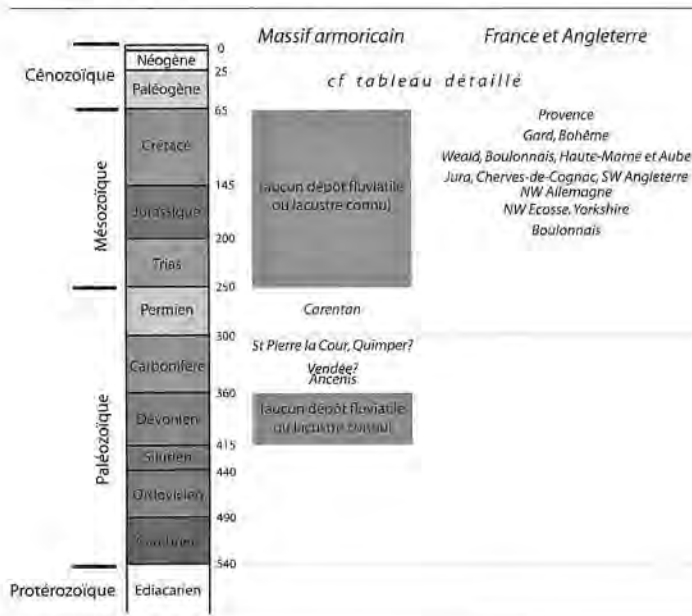
Ces deux difficultés expliquent que les espèces de mollusques dont la coquille est essentiellement aragonitique (et c'est le cas des Unionoida) soient préférentiellement dissoutes. Elles démontrent aussi l'absence (en tout cas l'extrême rareté) des

Mollusques continentaux ou fluviatiles dans les tourbières ou les alluvions ou, – *a contrario* – leur présence dans les loëss et les dunes, ces accumulations de particules que le vent a transportées depuis l'estran, et qui sont souvent plus riches en calcium.

Préservation des séquences lacustres et fluviatiles

Le dernier problème à gérer par le paléontologue est la rareté des séquences fluviatiles ou lacustres. Les séquences marines forment souvent des successions épaisses, parfois plissées et déformées (comme, dans le Massif armoricain, le Paléozoïque lors de la formation de la chaîne hercynienne), mais souvent encore quasi-horizontales, simplement émergées (comme le Mésozoïque et le Cénozoïque du bassin parisien). L'émergence résulte soit d'une baisse du niveau de la mer à l'échelle mondiale (variation eustatique), soit d'un soulèvement ou d'une déformation de la croûte terrestre, pour une raison tectonique d'ordre local ou régional. Les régions émergées sont soumises à une érosion fluviatile et voient localement s'installer des lacs. Les Mollusques (terrestres, fluviatiles ou lacustres) peuvent alors s'installer et coloniser ces milieux [3]. Dans quelles conditions les successions fluviatiles et lacustres peuvent-elles alors être préservées ?

Quand les lacs s'installent dans une dépression ayant pour origine une tectonique extensive (un amincissement



[3] **Distribution stratigraphique des localités dans lesquelles des bivalves d'eau douce fossiles ont été observés.**

Au Paléozoïque, quelques sites jalonnent le Carbonifère et le Permien.

Le Mésozoïque ne comprend, dans le Massif armoricain, aucun dépôt, et correspond donc à une lacune d'information, qu'il est possible de combler en s'intéressant aux régions adjacentes (bassin parisien par exemple).

Le Cénozoïque, pour lequel nous disposons d'une information abondante, est détaillé ultérieurement.

de la croûte terrestre), leur durée de vie est relativement longue, et l'épaisseur cumulée des sédiments lacustres peut atteindre plusieurs centaines, voire milliers de mètres. Cette dépression, ou rift continental, forme un excellent piège sédimentaire et... paléontologique.

Tout autre est le destin des réseaux fluviaux, qui creusent progressivement le relief au cours de son soulèvement ou à l'occasion de diminutions du niveau de la mer. Au cours du creusement des vallées, des témoins sont parfois préservés sur les flancs de la vallée (terrasses fluviales), mais le plus souvent les rivières érodent les flancs de la vallée, entraînant inexorablement l'érosion de leurs propres dépôts. Les rivières font donc tout pour que le paléontologue en ignore l'histoire ! À une exception près... Si le niveau de la mer augmente, alors le réseau fluvial est progressivement noyé, et le cas échéant recouvert par des formations marines qui en assurent la fossilisation ! Le paléontologue va donc devoir rechercher les anciens sédiments fluviaux piégés au-dessous des premiers épisodes des transgressions marines.

Premières tentatives à la fin du Paléozoïque

Les premiers bivalves d'eau douce apparaissent durant le **Dévonien**, à la marge méridionale d'un immense domaine continental, la Laurussia (ou Continent des Vieux Grès Rouges). Ces bivalves appartiennent à une famille éteinte, les Archæodontidés, dont les quelques espèces connues montrent des individus de grande taille (15-20 cm), de morphologie semblable à celle des Unionidés (leur appartenance à l'ordre des Unionoida étant seulement basée sur leur morphologie et leur milieu de vie). Aucun témoin de formations fluviales ou lacustres dévoniennes n'étant connu en France, l'enregistrement fossile de ce groupe y est inexistant.

Durant le **Carbonifère**, les eaux douces ou saumâtres sont conquises par deux autres groupes de bivalves, les Myalinidés (*Naiadites*, *Anthracosia*) et les Anthracosiidés (*Carbonicola*, *Anthracosia*). Les premiers comprennent des formes fixées en grappe par leur byssus (par ex. *Naiadites*) à des algues, à des végétaux partiellement immergés (plantes) ou à des objets flottants (algues, plantes arrachées au continent lors de crues). Les seconds rassemblent

des espèces de petite taille (quelques cm au plus), qui devaient être partiellement enfouies dans le sédiment. L'enregistrement fossile de ces groupes est, en Europe, tout à fait discret au Carbonifère inférieur (entre 360 et 320 Ma) et devient en revanche fréquent au Carbonifère supérieur (320-290 Ma). Le Massif armoricain n'échappe pas à cette règle. Mieux, il préserve l'un des deux sites ayant livré dans le monde des bivalves "non-marins" au Carbonifère inférieur.

Au **Carbonifère inférieur**, le paysage du Massif armoricain est en pleine révolution. Certaines régions font déjà partie de longue date d'une chaîne de montagnes, laquelle se construit progressivement en agglomérant des domaines continentaux de faibles dimensions, entre lesquels disparaissent des espaces océaniques. Au sein de cet ensemble mouvant se dessine une géographie complexe. Certains secteurs (la région de Laval par exemple) restent sous le niveau de la mer, dans laquelle prolifèrent des récifs coralliens. D'autres secteurs voient se développer des bassins soit lacustres, soit en connexion épisodique ou lointaine avec la mer. Tel fut le cas du bassin d'Ancenis, s'étendant au nord-ouest de Nantes sur plusieurs dizaines de km de longueur. Dans ce bassin se déposèrent les argiles et grès de la Formation d'Ancenis, dont la partie basale renferment quelques rares niveaux où s'observent des bivalves "non-marins", entendez par là des bivalves dont on ne sait pas trop, à dire vrai, s'ils sont strictement lacustres ou s'ils supportent des eaux saumâtres [4]. Les Myalinidés sont représentés par le genre *Naiadites*, dont la petite taille (2-3 cm), la forme allongée, la fixation par un byssus sur des végétaux – en un mot l'écologie, pour autant que celle-ci puisse être reconstituée – n'est pas sans rappeler nos modernes *Dreissena*. Le mode de reproduction des premiers nous est, au contraire de celui des secondes, inconnu.

Au **Carbonifère supérieur**, la construction de la chaîne hercynienne est achevée : une immense chaîne de montagnes s'étend depuis les Appalaches jusqu'à la Bohême (rappelez-vous qu'à cette époque, l'Atlantique n'existait pas). Les montagnes sont en proie à l'érosion, et un réseau dense de cours d'eau dissèque les reliefs. Ces cours d'eau parviennent dans une grande quantité de bassins sédimentaires, en général de faibles dimensions (quelques km à 10-20 km de longueur), souvent localisés au pied de failles actives à l'intérieur de la chaîne de montagnes. Dans ces bassins s'accumulent alors d'épaisses séries sédimentaires, conglomératiques et



© M. Bailèvre

[4] Le bivalve *Naiadites* est rarement observé dans la Formation d'Ancenis, un dépôt d'âge carbonifère inférieur (environ 340 million d'années). L'adaptation aux eaux douces de ce bivalve n'est pas encore clairement démontrée. Coll. P. Cavet, Univ. Catholique Ouest (Angers).

gréseuses, issues de l'érosion de la chaîne. Sur les rivages des cours d'eau, et surtout dans les marécages temporaires qui s'installent dans les plaines alluviales, ou parfois sur les rives de lacs, une dense végétation hygrophile se développe, dont l'accumulation produira notre charbon. Ce sont ces couches qui renferment les plus beaux exemples de bivalves d'eau douce, et ceci dans toute l'Europe (de l'Espagne à l'Angleterre et à la Bohême).

Dans le Massif armoricain, qui est globalement pauvre en charbon, des bivalves dulçaquicoles (*Anthraconaia*) ont été trouvés à Saint-Pierre-la-Cour, dans les déblais des anciennes mines de charbon. Ils ont également été signalés, dans des conditions semblables, à Quimper et en Vendée. Dans ces deux dernières localités, ils n'ont hélas pas été conservés, et n'ont pas été retrouvés à ce jour ; bel exemple de l'importance des collections en tant qu'archives de notre patrimoine naturel.

Durant le **Permien** (290-250 Ma), le climat se dégrade considérablement en Europe, devenant remarquablement aride. En conséquence, les paysages changent : les voics dominés par de vastes étendues planes ou avec des reliefs modérés (la chaîne hercynienne a déjà largement disparu en tant que relief montagneux), sur lesquels croît une végétation xérophylle (les Conifères prennent le pas sur les Fougères). Dans les dépressions se forment de vastes champs dunaires, où subsistent

quelques lacs temporaires, pouvant s'assécher et devenir sursalés. Inutile de souligner que les temps sont alors devenus difficiles pour les bivalves. Quelques exemplaires ont cependant été trouvés dans le Massif armoricain, dans la région de Carentan. Le Permien y est représenté par des argiles et grès rouges - une couleur qui évoque le désert. Lors d'un forage dans ces couches, les géologues eurent la surprise de découvrir, à 385-390 m puis à nouveau à 450 m de profondeur, des niveaux fossilifères où abondent des empreintes d'un Myalinidé (*Anthraconaia carbonaria*).

Les paléobiologistes considèrent que la fin du Permien, il y a 250 millions d'années, fut une crise majeure dans l'histoire de la biodiversité. Selon certaines évaluations, 95 % des espèces disparurent alors. Les causes de cette crise permo-triasique sont encore largement débattues et son impact sur les bivalves dulçaquicoles reste à évaluer. Au sein des Pterioidea, les Myalinidés non-marins disparurent au Permien sans descendance, et aucun autre groupe ne tenta plus la conquête des eaux douces. En outre, nul ne sait exactement ce que devinrent les Archanoodontidés. Bien que leur forme ait été analogue à celle de nos modernes *Anodonta*, cette seule convergence de forme n'est pas un argument déterminant en faveur d'une relation de parenté, la forme étant souvent imposée par la fonction plus que par la filiation.

Établissement des communautés modernes (Mésozoïque)

Le Mésozoïque voit s'installer les ancêtres des faunes contemporaines, toutes les familles actuelles étant connues à la fin du Mésozoïque. Il s'agit donc d'une période clé, qui devrait permettre au paléobiologiste de déterminer par quelle voie fut entreprise la conquête des eaux douces.

Apparition des Unionidés au Trias

En Europe, aucun Unionidé ne semble présent durant le Trias inférieur, ou au début du Trias moyen, dont les faunes ont pourtant été largement étudiées, dans les faciès fluviaux ou fluvio-deltaïques des Vosges par exemple. Au Trias moyen et supérieur subsistent quelques Anthracosidés (*Unionites*), dont les exigences écologiques sont encore discutées. S'agissait-il de formes sténohalines marines ou, au contraire, de formes euryhalines saumâtres, s'accommodant de milieux lacustres ou fluviaux ? Ces Anthracosidés disparaissent en Europe à la fin du Trias, mais ils pourraient avoir pour successeurs en Asie (Mongolie, Chine) un groupe qui y fut prolifique dans les lacs du Jurassique et du Crétacé (Ferganoconchidés, Pseudocardiidés). C'est au sein d'un autre ensemble que les paléontologues voient peut-être l'origine des Unionidés. En effet, les Trigonodidés, qui apparurent au Permien, se développent largement au Trias (*Pachycardia*, *Trigonodus*), et pourraient être les ancêtres d'une part des Trigonidés, un groupe florissant au Jurassique et au Crétacé, mais restreint au milieu marin, et d'autre part des Unionidés/Margaritiféridés. Ces considérations sont basées sur la structure et la nature de la coquille d'une part (une couche externe prismatique, une couche interne nacré), la morphologie de la coquille, et singulièrement de la charnière (de type "schizodonte", caractéristique des Palaeoheterodonta) d'autre part. Cette hypothèse a été largement validée par les analyses moléculaires, ayant confirmé que le seul représentant actuel du groupe des Trigonidés (le bivalve australien *Neotrigonia*) est le plus proche parent, au sein des bivalves, des Unionoida.[1]

Les premiers Unionidés apparaissent au milieu ou à la fin du Trias, époque à laquelle ils paraissent déjà largement répandus puisqu'ils ont été signalés aux USA, en Europe (Allemagne), en Iran, en Chine, mais aussi en Afrique de l'Est, en Inde et

en Australie. Cette répartition, quasi-cosmopolite, est à mettre en relation avec la distribution des plaques à la même époque, tous les domaines continentaux étant assemblés en un vaste domaine (la Pangée). Comment les Unionidés conquièrent-ils la Pangée ? En toute hypothèse, leur mode de reproduction, qui implique un transport passif par le biais des poissons téléostéens - un groupe dont la radiation évolutive débutait -, aurait pu favoriser leur expansion.

À la fin du Trias ou au début du Jurassique, les Unionidés étaient déjà présents en France, comme le montrent les coquilles qui furent trouvées dans le Boulonnais. Ces fossiles ont été observés dans le remplissage de cavités karstiques qui se sont développées dans les calcaires carbonifères durant un épisode d'émersion. Le climat, redevenant plus humide à la fin du Trias ou au début du Jurassique, permit l'installation de lacs temporaires à la surface des calcaires : les dépressions karstiques furent alors comblées par des sables et des argiles lacustres, dans lesquelles furent découvertes une abondante flore et de rares témoins d'Unionidés - les premiers témoins de ce groupe en France !

Tentatives renouvelées de conquête des eaux douces

Le Mésozoïque voit donc se développer dans les eaux douces le groupe des Unionoida, mais voit également de nouvelles tentatives de conquête des eaux douces par d'autres groupes de bivalves. Parmi les Veneroida, qui diffèrent au premier aspect des Unionoida par la morphologie de la charnière ("hétérodonte") et l'aspect porcelané (non nacré) de la coquille, les Neomiodontidés dominent la scène au Jurassique et au Crétacé, tandis que les Corbiculidés et Sphaeriidés font à la même époque une apparition discrète.

Sachant que le mode de reproduction des espèces fossiles est en général impossible à déterminer, nous ne pouvons déterminer quand apparurent les adaptations des Unionoida ("parasitisme" à l'égard des poissons) et des Corbiculidés et Sphaeriidés (viviparité). Nous ne pouvons de même pas savoir quelle stratégie reproductive développèrent les familles éteintes, qu'elles fassent partie du groupe des Unionoida (Trigonodidés, Trigonodoidés) ou de celui des Veneroida (Neomiodontidés). On peut cependant raisonnablement admettre que les Unionoida ont acquis un stade parasite aux dépens des poissons depuis fort longtemps. La chance pour que des glochidies soient fossilisées est infime, et il faut toute l'attention d'un détective pour les identifier

(leur taille ne dépasse pas 0,5 millimètre). Cependant, des glochidies fossiles ayant été observées dès l'Eocène inférieur, il y a environ 50 millions d'années, il est probable que cette adaptation soit apparue dès le Mésozoïque.

Quoi qu'il en soit, la destinée des communautés de bivalves dans les eaux douces va se dessiner, dans une région donnée, au fil de son histoire géologique. En particulier, les bivalves d'eau douce peuvent disparaître totalement d'une région lorsque la mer recouvre cette région, ou se trouver complètement isolés si cette région devient une "île", même de dimension considérable, à l'instar du continent australien. En outre, les réorganisations permanentes du réseau hydrographique en réponse aux déformations de la croûte terrestre (tectonique) et aux variations du climat vont générer des échanges ou des isolations entre populations voisines. À ce titre, comprendre l'histoire des moules perlières de Bretagne, c'est retracer toute l'histoire géologique d'un grand quart NW de la France, entre les deux fleuves majeurs que sont de nos jours la Loire et la Seine.

La transgression jurassique

Le Jurassique (200-145 Ma) est une période de transgression marine, à l'échelle mondiale. Bien qu'aucun dépôt de cet âge ne soit préservé dans le Massif armoricain, nous ne savons pas exactement s'il était alors émergé, ou si d'éventuels dépôts jurassiques ont été ultérieurement érodés. Si le Jurassique est en général marin en France, certaines périodes du Jurassique moyen (Bathonien) virent s'établir de petites communautés saumâtres, voire lacustres. Tel est le cas de la bordure septentrionale du Massif Central, à Saint-Gaultier (Indre), où des niveaux marneux fournissent *Viviparus* et *Valvata*. Tel est également le cas dans le bassin aquitain à la bordure sud-occidentale (région de Sarlat et vallée du Lot) ou méridionale (Causses) du Massif central. Dans ces faciès sont observés des Bivalves saumâtres (Neomiodontidés).

Aucun Unionoïda n'a cependant été signalé dans ces deux régions, soit parce qu'ils ne sont pas préservés, soit parce qu'ils ne purent vivre dans ces faciès saumâtres, soit enfin parce qu'ils n'eurent pas accès à ces régions (qui, bien qu'émergées, pouvaient être isolées par un domaine marin). Les Unionoïda n'avaient pas pour autant disparu, mais subsistaient dans les domaines continentaux, dont les plus proches étaient situés en Europe septentrionale. Des Unionoïda sont ainsi connus au Jurassique moyen (Bathonien) dans le SW de l'Ecosse (*Unio andersoni*) et

le Yorkshire (*Unio kendalli*, *U. distortus* et *U. hamatus*), ou encore au Jurassique supérieur (Kimmeridgien) dans le NW de l'Allemagne (*Margaritifera* (*Pseudunio*) sp., *Unio danisch*).

La transition Jurassique-Crétacé : d'immenses lagunes, quelques lacs.

À la fin du Jurassique et surtout au début du Crétacé, une régression marine paraît être liée à une diminution du niveau de la mer. La France émerge alors probablement en totalité. Seules les régions alpines, en bordure du domaine océanique séparant alors France et Italie, resteront sous le niveau de la mer. À cette régression sont associés des faciès saumâtres, lagunaires, voire franchement lacustres : ce sont les faciès "purbeckiens", dont la localité type est toute proche du Massif armoricain, dans le SW de l'Angleterre. Certains de ces faciès contiennent des Mollusques continentaux. De leurs refuges septentrionaux, les Unionidés se déplacèrent-ils vers le sud ?

Dans le SW de l'Angleterre, les calcaires et marnes saumâtres ou lacustres du Purbeckien contiennent des faunes variées. Les gastéropodes sont représentés par des Prosobranches tels que *Theodoxus* (*T. fisheri*), *Viviparus* (*V. inflatus* et *V. cariniferus*), *Hydrobia chopardiana* et *Valvata helicoides*. Les Pulmonés comprennent des formes lacustres (*Lymnaea physoides* et *L. websteri*), *Physa bristovii*, *Anisopsis* (= *Planorbis*) *fisheri* et terrestres (*Ellobium*, *Ptychostylus*). Parmi les bivalves abondent les espèces des genres "*Cyrena*" et "*Cyclas*" (= *Neomiodon*), tandis que les *Unio* spp. sont rares.

Dans le Jura, en particulier dans la région de Villers-le-Lac (Doubs), la transition entre le Jurassique et le Crétacé est caractérisée par la présence des faciès "purbeckiens", où ont été identifiés des niveaux marneux à Bivalves (*Unio*, "*Cyrena*", *Corbula*) et à Gastéropodes d'eau douce Prosobranches (*Neritina*, *Bithinia*, *Hydrobia*, *Valvata*) ou Pulmonés (*Lymnaea*, *Physa*, *Planorbis*, *Succinea*).

Dans le bassin d'Aquitaine (à Cherves-de-Cognac, environ 8 km au NW de Cognac), se sont déposés au-dessus des niveaux marins de la fin du Jurassique (Tithonien) des faciès saumâtres, parfois gypsifères, de la base du Crétacé (Bernasien), où quelques niveaux contiennent d'abondantes populations faiblement diversifiées de Bivalves euryhalins (*Protocardia* et *Corbula*) et quelques Prosobranches (Hydrobiidés, *Viviparus*). Ces derniers sont associés à quelques *Unio* ! Lors d'inondations ou de crues temporaires, les lagunes se sont transformées en lacs qui s'évaporaient aussitôt sous un ardent soleil.

Les faunes purbeckiennes sont immédiatement remarquables par leur caractère moderne. C'est en particulier le cas des gastéropodes : les Prosobranches sont déjà représentés par les Neritidés (*Theodoxus*), les Viviparidés (*Viviparus*), les Hydrobiidés (*Hydrobia*) et les Valvatidés (*Valvata*). Les Pulmonés dominent la faune de mollusques des lacs avec les Lymnaeidés (*Lymnaea*), les Physidés (*Physa*) et les Planorbidés (*Planorbis*, *Anisopsis*). On ne peut en dire autant des bivalves, lesquels comprennent certes quelques Unionidés, mais surtout des Neomiodontidés (la plupart des mentions de "*Cyrena*" se rapportent en fait au genre *Neomiodon*). On remarquera enfin que nombre de formations purbeckiennes sont assez difficiles à caractériser en termes de salinité (ou de variations de la salinité). Cela tient sans doute au fait que de véritables formations fluviales sont inconnues. Sur les vastes plate-formes carbonatées émergées se sont en fait formées des lagunes, parfois alimentées en eau marine à l'occasion de fortes tempêtes ou de variations de niveau de la mer. Dans quelques cas seulement, l'alimentation en eau douce fut suffisante pour que s'établissent des lacs, au demeurant temporaires.

Rivières armoricaines et fleuves "wealdiens"

Durant le Crétacé inférieur (145-100 Ma), le paysage change considérablement. En effet, l'Ibérie s'éloigne lentement de l'Europe. Il se forme alors un rift continental, qui évoluera progressivement jusqu'à devenir, au milieu du Crétacé (Albien), un domaine océanique : le Golfe de Gascogne. Les régions en bordure de cet océan, ou marges continentales, se soulèvent. Le Massif armoricain occupe alors la position de l'épaule du rift du Golfe de Gascogne. Se soulevant, il est attaqué par l'érosion, et ses produits sont dispersés soit vers le nouvel océan (au SW), soit vers les plaines adjacentes (au NE), où se déposent des séquences fluviales relativement épaisses. Celles-ci affluent dans le Weald, au SW de l'Angleterre (d'où leur nom de "Wealdien"), l'Île de Wight, le Boulonnais, la région de Mons, ou encore le Pays de Bray [5].

En Angleterre (Weald, Île de Wight), les paléontologues ont noté de longue date la richesse en fossiles de ce "Wealdien", de même que l'existence d'associations variées, qui révèlent la coexistence et parfois la succession d'écosystèmes terrestres (alors parcourus par des dinosauriens tels le fameux *Iguanodon*), fluviales et lagunaires. Les mollusques des faciès

fluviales comprennent en particulier de nombreux exemplaires de *Margaritifera* (*Pseudunio*) *valdensis*, ainsi que le gastéropode *Viviparus fluviorum*.

En France, les faciès "wealdiens" du Boulonnais et du Pays de Bray sont rarement fossilifères : des bivalves (probablement *Margaritifera* (*Pseudunio*) cf *valdensis* et quelques Neomiodontidés), ainsi que le Gastéropode *Viviparus fluviorum*, sont à peine mentionnés dans les anciennes publications et généralement oubliés depuis. Quelques niveaux à plantes (nombreuses Ptéridophytes, quelques Ptéridospermaphytes, Cycadales, Gingkoales, mais aussi des Cupressales, Araucariales, Abiétinales et autres conifères) donnent une bonne image de la végétation. Enfin, quelques incursions marines (au sommet de la séquence) montrent le passage aux faciès marins francs, qui se développeront suivant les lieux à partir de l'Aptien ou de l'Albien.

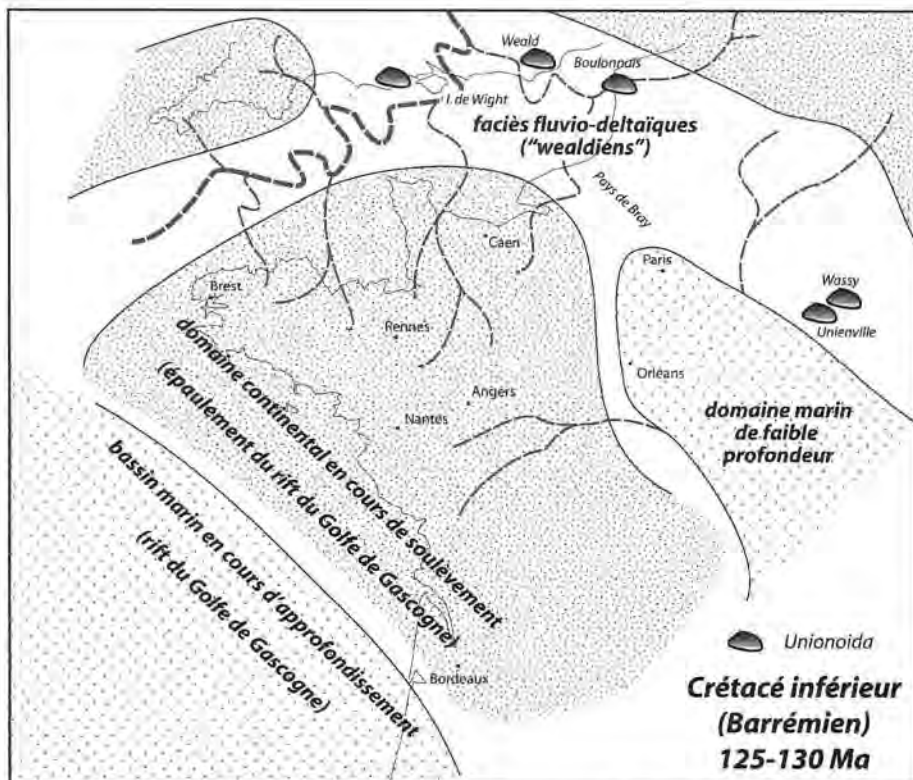
Le golfe parisien

Au domaine septentrional, où se déposent les faciès fluvio-deltaïques wealdiens et qui était alors ouvert vers des mers septentrionales, s'oppose un domaine méridional, occupant le centre du Bassin de Paris (où il est connu en sondages) et la Bourgogne. Ce domaine s'ouvrait vers les mers méridionales (alpines) par le Jura, et était épisodiquement envahi par un domaine marin de faible profondeur.

Au Crétacé inférieur (Barrémien), dans la partie orientale du bassin parisien (dans la Haute-Marne à Wassy et dans l'Aube près d'Unienville), ont également été identifiés des niveaux à *Unio*, lesquels sont parfois admirablement préservés, les deux valves de la coquille en connexion. Plusieurs espèces d'*Unio* ont été décrites (Cornuel en a compté jusqu'à 7), mais une révision s'impose : ces formes relèvent-elles d'un polymorphisme tel que connu de nos jours ou s'agit-il bien d'espèces distinctes, indiquant que des niches écologiques distinctes étaient alors occupées par les Unionidés ? Outre les Unionidés, Cornuel a également identifié d'autres Bivalves ("*Cyclas*") et des Gastéropodes Prosobranches (*Viviparus* et *Paludestrina*) [6].

La transgression albo-cénomaniennne

Au Crétacé supérieur (100-65 Ma), le niveau de la mer augmente dans le monde entier, induisant une transgression marine sur l'ensemble des plate-formes continentales antérieurement émergées. Cette transgression débute à l'Albien et s'amplifie au Cénomanienn, isolant deux domaines continentaux, le premier s'étendant de l'Ardenne aux Vosges, le second du Massif



[5] **Paléogéographie au Crétacé inférieur (Barrémien).** Le Massif armoricain, en position d'épaulement du rift du Golfe de Gascogne, est soumis à une érosion qui en disperse les sables vers deux dépressions, l'une à l'emplacement de la Manche actuelle, l'autre s'étendant dans le bassin parisien en direction du rivage des mers alpines. Plusieurs sites ont livré des *Unionoida* : Ile de Wight, Weald, Boulonnais, Haute-Marne (Wassy) et Aube (Unienville).

armoricain aux confins cévenols du Massif central. La transgression se poursuivant, le domaine marin recouvre le détroit du Poitou à la fin du Cénomaniens, permettant une communication entre bassin de Paris et bassin d'Aquitaine, et isolant à l'ouest une "île armoricaine".

Les formations cénomaniennes affleurent en bordure du Massif armoricain, depuis la région du Mans (dont la racine latine a justement donné son nom à cette période) jusqu'à Angers, ou encore dans les Charentes. Le Cénomaniens, essentiellement littoral (sables plus ou moins argileux ou calcaires), recouvre souvent en discordance les formations antérieures. Ses limites d'affleurement actuelles ne sont en rien représentatives de ses limites de dépôt, puisque des sables cénomaniens ont été observés à l'Est du Mans, à Néau et à Laval en particulier, à proximité du Mont-Pinçon au Plessis-Grimoult (dans le Bocage normand), mais aussi dans le Nord (Gourbesville-Fresville) et le Sud-Ouest (landes de Lessay) du Cotentin. Les

Mollusques continentaux sont rarissimes dans les formations cénomaniennes. Par exemple, dans la partie orientale du bassin parisien, en bordure du Massif armoricain, les argiles de Bezonnois en Ecommoy (dans la Sarthe, 20 km au S du Mans) ou celles du Brouillard en Ecoiffant (dans le Maine-et-Loire, 10 km au N d'Angers) livrent une quantité impressionnante de macro-ou micro-fossiles végétaux, mais seulement quelques Bivalves (non déterminés) au Brouillard. Ces deux formations sont pourtant supposées s'être déposées dans des marécages situés immédiatement en arrière du littoral, et protégés de la mer par un cordon.

Une situation similaire semble prévaloir dans la partie septentrionale du bassin aquitain, où la transgression albo-cénomaniens s'étend progressivement vers le nord-est, venant recouvrir en discordance les formations jurassiques antérieurement érodées. Au front de la transgression, les formations marines contiennent des intercalations d'argiles ou

de marnes souvent lignitifères, dans lesquelles sont préservées faunes et flores continentales. Le paysage ainsi reconstitué comprenait des forêts de conifères (araucarias), dont la résine, aujourd'hui transformée en ambre, a emprisonné une foule d'organismes tels qu'Insectes, Arachnides, etc... De beaux exemples de ces formations sont connus en Charente et dans le Périgord (Sarladais). Dans cette dernière région, les faunes d'eau douce comprennent une association variée, où dominent les gastéropodes tant proso-branches (Viviparidés, Hydrobiidés, Valvatidés) que pulmonés (Planorbidés, Lymnaeidés, Physidés, ...). Un seul exemplaire d'Unionoïda, en mauvais état de conservation, a été observé.

À la même époque (Cénomanién), en bordure orientale du Massif central (Gard), se développe un édifice deltaïque, qui comprend des alternances de grès blancs et de lignites. Les reconstitutions paléogéographiques montrent la présence, à l'ouest du Massif central alors probablement émergé, de lagunes à lignite, puis d'un édifice sableux séparant les lagunes du domaine marin. Dans ces niveaux à lignite, de belles faunes contiennent un exemplaire spectaculaire de Margaritiféridé (« *Unio dumasii* »), atteignant 20 cm de longueur [7]. Bien que cette région soit en dehors du cadre géographique de ce travail, elle nous illustre le fait que, durant cette période de montée du niveau de la mer, des populations de moules furent isolées sur les îles. Quel fut leur sort ?

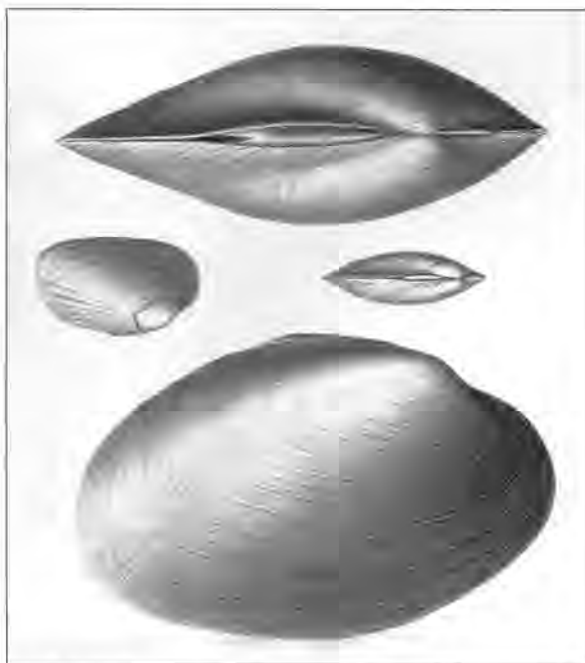
La mer de la craie : du passé faisons table rase !

Après le Cénomanién, la transgression se poursuivant, se développe la "mer de la craie", s'étendant sur des surfaces considérables. Le Massif armoricain est en grande partie immergé, des témoins de ce domaine marin étant connus dans la Manche, à Fresville, Flamanville et aux îles Chausey par exemple. Selon certains chercheurs, il se pourrait même que la totalité du Massif armoricain ait alors été recouvert par la mer. Il en est de même pour le Massif central, où plusieurs indices – comme la présence de faciès marins dans les Causses, à une altitude (actuelle) de 800m, ou comme le remaniement de minéraux crétacés dans le Cénozoïque de la Limagne – laissent penser qu'il fut totalement recouvert par la mer à la fin du Crétacé supérieur. Les conséquences pour les faunes lacustres et fluviatiles d'un tel événement sont évidentes. Ces faunes peuvent alors soit avoir totalement disparu, soit être isolées dans les seules régions restées émergées, où elles évolueront pour

leur propre compte. Quand, à la fin du Crétacé, le niveau de la mer diminue, c'est, dans la première hypothèse, une terre armoricaine vierge que devront reconquérir les Mollusques continentaux.

Un paysage plat entre deux mers (Paléogène)

Durant le **Paléogène** (65-25 Ma), le territoire français, comme la majeure partie de l'Europe, n'a plus jamais été envahi en totalité par la mer. De la sorte, il a toujours existé des refuges dans lesquels pouvaient prospérer les Mollusques d'eau douce. Ceci étant, la France voit durant cette période se construire deux chaînes de montagne. Les Pyrénées, issues de la collision entre l'ibérie et l'Europe, créeront durant l'Eocène une ligne de partage des eaux, toujours active, et séparant au moins partiellement les faunes ibériques des faunes européennes. Les Alpes, issues de la collision entre l'Afrique et l'Europe, jouent un rôle identique. Le reste du territoire français est soumis soit à des déformations compressives de faible amplitude, pouvant impliquer des réorganisations significatives



[6] Deux exemples d'Unionidés de Wassy (Haute-Marne), tels que les a figurés Cornuel (1874), en provenance de couches barrémiennes (environ 125-130 millions d'années).

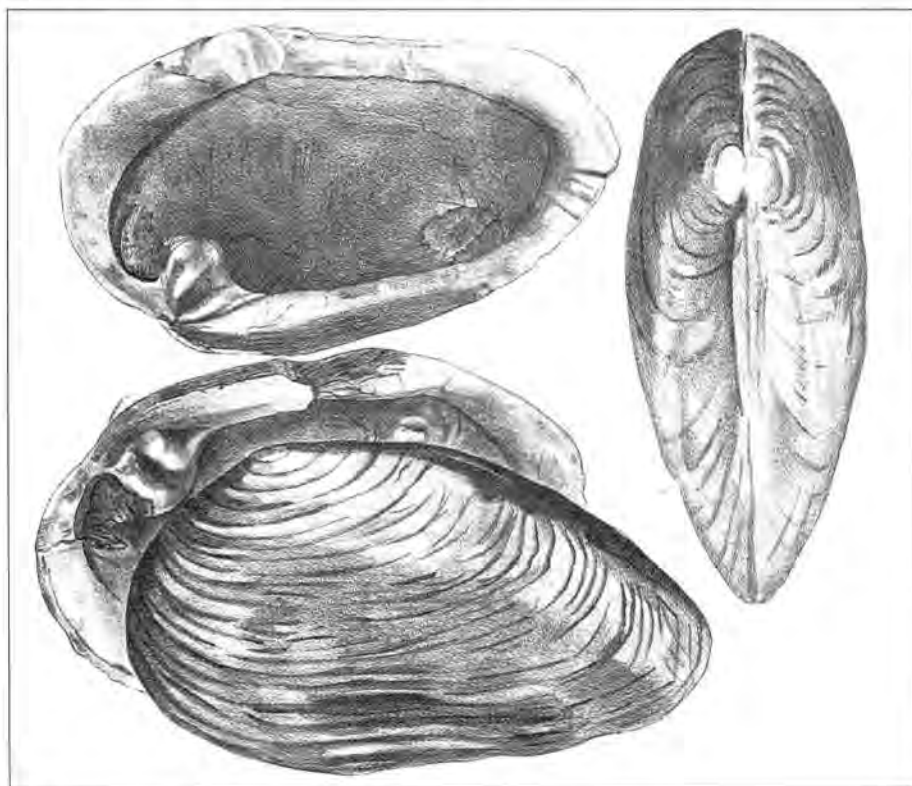
des réseaux hydrographiques, soit des déformations extensives localisées (rifting oligocène), qui tracent des voies de pénétration pour les faunes d'eau douce. Cette mosaïque de situations tectoniques entraîne une grande diversité de situations locales, avec un enregistrement non négligeable de l'histoire des faunes dulçaquicoles sur l'ensemble du territoire français. Une situation que nous n'avions jamais connue jusqu'alors!

Le Massif armoricain n'a (semble-t-il) plus jamais été recouvert en totalité par la mer. Celle-ci existe en permanence sur ses bordures méridionale (Atlantique, ou du moins golfe de Gascogne) et nord-occidentale (Manche), et de manière temporaire à sa bordure orientale (bassin de Paris), tandis que des incursions plus ou moins profondes sont notées sur ses marges. Un épisode tectonique particulier marque l'histoire du Massif armoricain à la fin de l'Eocène et au début de l'Oligocène, avec le développement de bassins extensifs

de dimensions modestes, dans lesquels la mer a parfois pénétré. En raison du climat alors présent en Europe occidentale (chaud, à saisons contrastées), ces bassins voient se développer une sédimentation avec des intercalations évaporitiques (gypse), témoignant du confinement temporaire des lagunes ou des lacs. Certains de ces bassins contiennent en conséquence des niveaux à faune saumâtre, ou lacustre [8].

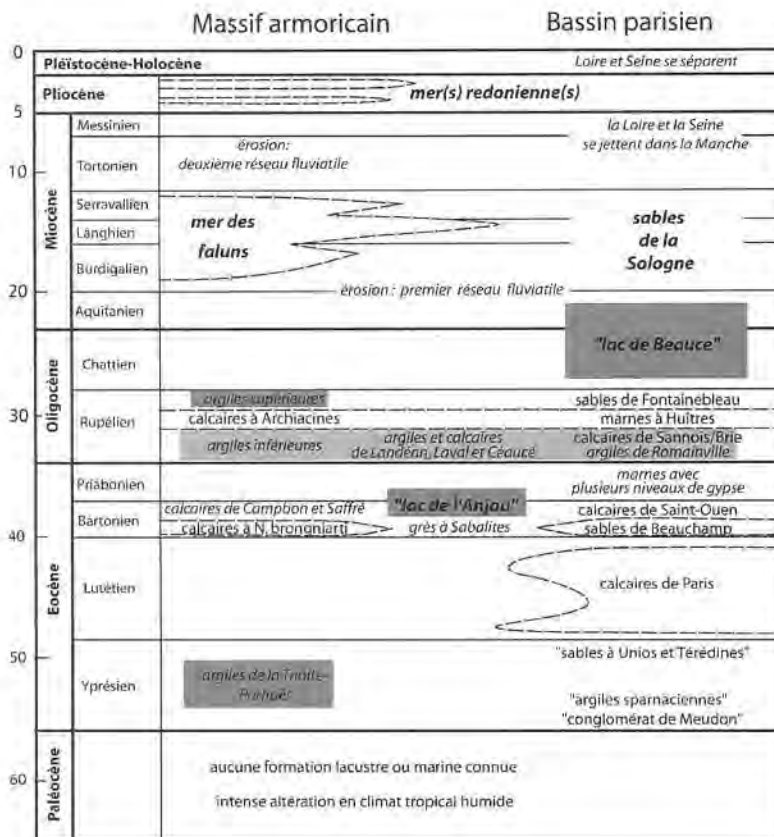
Entre mer du Nord et Atlantique (Eocène inférieur)

Durant l'Eocène inférieur, le Massif armoricain était bordé au Sud et à l'Ouest par l'Atlantique, la Manche étant probablement émergée. Un golfe marin de faible profondeur (de quelques mètres à une dizaine de mètres) pénétrait dans le Bassin parisien, où il représentait la terminaison méridionale de la Mer du Nord [9]. Entre ces deux domaines marins s'étendait de l'Angleterre au Massif central un domaine continental, dont les paysages sont difficiles à reconstituer.



[7] Un exemple de Margaritiféridé cénoomanien (environ 95 millions d'années), qui peuplait les rivières issues du Massif central. Ces populations ne survécurent peut-être pas à la montée du niveau de la mer à la fin du Crétacé, car elle submergea probablement en totalité le Massif central, de même que le Massif armoricain. Gravure de Repelin (1902).

[8] Dans ce tableau sont comparées les successions stratigraphiques du Massif armoricain (à gauche) et du Bassin parisien (à droite). Les corrélations temporelles entre ces deux régions sont basées sur l'identité des faunes, mais restent encore discutées. C'est le cas en particulier pour les formations continentales (fluviales et lacustres). Ainsi les argiles de Landéan, Laval et Céaucé sont-elles parfois attribuées au sommet du Priabonien plutôt qu'à la base du Rupélien. C'est aussi parfois le cas pour les formations marines, comme les calcaires à Nummulites brongniarti (un foraminifère), longtemps attribués au Lutétien supérieur et maintenant situés à la base du Bartonien.



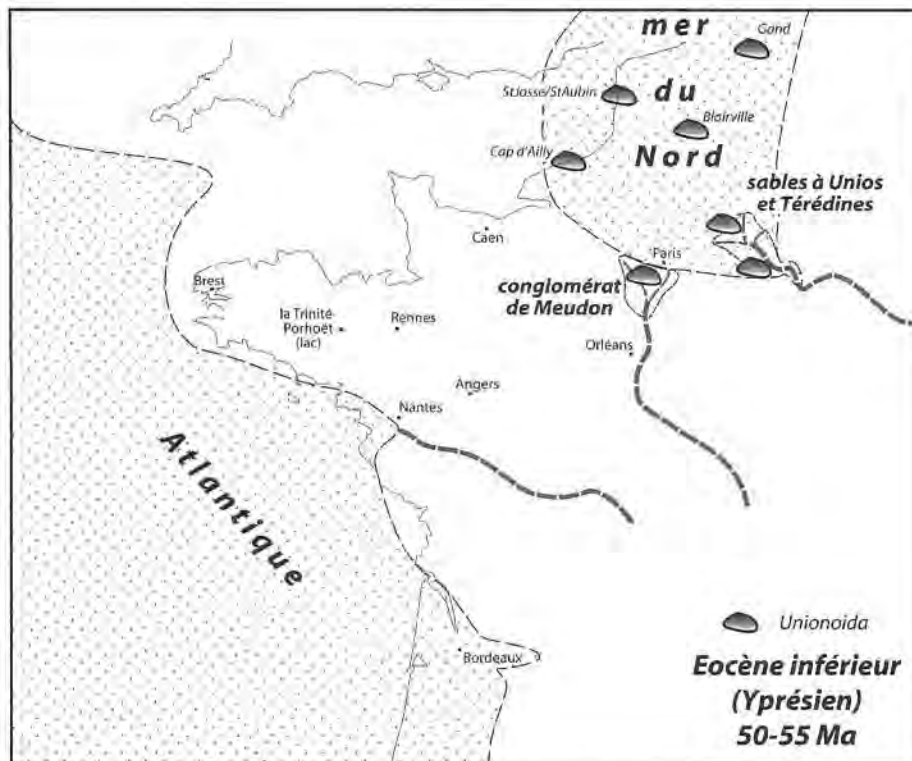
Le seul témoin, au cœur de la Bretagne, d'un dépôt continental de cet âge est représenté par les argiles lacustres de la Trinité-Porhoët, que la microflore a permis de dater de l'Yprésien. En dehors de spores et de pollens, ce lac n'a livré aucun témoin fossile: sa faune nous est hélas inconnue. Au sud du Massif armoricain, les géologues soupçonnent l'existence d'un fleuve s'écoulant du SE (Berry) vers le NW (Vendée) et débouchant en domaine marin au sud de Nantes. De ce fleuve ne subsistent que des cailloutis et des sables, non fossilifères, puis, dans le paléo-estuaire, des argiles noires dont les pollens sont datés de l'Yprésien.

La situation paraît meilleure sur les rivages méridionaux de la mer du Nord. Les faciès bathyaux et néritiques sont géographiquement limités à l'emplacement actuel de la mer du Nord. Vers le sud se déposent des faciès lagunaires, qui atteignaient alors la région parisienne en un vaste golfe. Dans ce golfe, la salinité était probablement réduite (de l'ordre de 0,5 à 15 ‰) et variable, à l'instar de l'actuelle Mer baltique. De ce

fait, le peuplement est caractérisé par des populations monogénériques, voire monospécifiques, de mollusques et de foraminifères. Les formations saumâtres recouvrent parfois des formations fluviales, ou sont interstratifiées avec des formations estuariennes, lesquelles nous révèlent l'existence d'Unionidés dans les lacs et les rivières yprésiens.

En région parisienne, les premiers niveaux yprésiens sont constitués par un conglomérat (« conglomérat de Meudon »), auquel succèdent des argiles et sables à lignite. Ces formations, qui furent recherchées en raison de la présence de belles faunes de vertébrés (crocodiles, oiseaux, mammifères), préservent également des mollusques dulçaquicoles parmi lesquels des Unionidés (*Unio (Margaritana) cordieri*, *Unio antiquus* et *Anodonta cuvieri*) et des Sphaeriidés.

Sur la côte de la Manche, au Cap d'Ailly en Varengeville, l'Yprésien débute par un calcaire lacustre à gastéropodes (lymnées, physes, planorbes,...) et bivalves (le



[9] Paléogéographie durant l'Eocène inférieur (Yprésien). La mer est présente sur la marge sud-armoricaine, où elle représente le rivage septentrional de l'Atlantique, et dans le bassin parisien, qui est à cette époque la terminaison méridionale de la mer du Nord. Les faunes continentales peuvent migrer sans problème à travers une Manche émergée. Contrairement à ce que pourrait laisser penser cette figure, les Unionidés ne vivaient pas en mer ! En revanche, dans ce golfe marin se sont déposées au-dessus des formations fluvio-lacustres des couches à faune saumâtre ou marine, lesquelles ont préservé de l'érosion les couches à faune dulçaquicole.

Sphaeriid *Eupera*), auquel font suite des argiles à lignite, où la faune comprend également des gastéropodes (lymnées, planorbes, ...) et des bivalves (*Unio wateleti* et *Sphaerium* cf. *gosseleti*) dulçaquicoles. Au-dessus de ces niveaux à lignites se rencontrent des argiles à faune saumâtre, qui marquent la transgression des eaux marines en provenance de la mer du Nord. Vers le nord, à Saint Josse et Saint Aubin, à Blairville (au SW d'Arras) ainsi qu'à Colline-Beaumont et dans un forage à Gand, les formations basales des couches yprésiennes renferment également des niveaux à Unionidés.

Enfin, les derniers niveaux yprésiens sont représentés, dans la région d'Epervan, par les « sables à Unios et Térédines » qui renferment parfois de grandes quantités d'Unionidés [10]. Ces sables représentent les témoins des fleuves qui drainaient la partie orientale du bassin parisien, et se jetaient alors dans le golfe parisien.

Une presqu'île armoricaine (Eocène supérieur)

Au début de l'Eocène supérieur (Bartonien), la bordure méridionale du Massif armoricain est à nouveau envahie par la mer (« golfe de la Basse-Loire »), qui y dépose des calcaires à *Nummulites brongniarti* et *Alveolina elongata*. Ces formations marines ne sont que localement préservées, en particulier de part et d'autre de la Loire, en Vendée (par exemple à Grand-Lieu) et en Loire-Atlantique (Saffré, Campbon), mais aussi à Quiberon, Gâvres, Concarneau. Dans la Manche, les formations de même âge affleurent dans le Cotentin (Gourbesville, Carentan), mais *N. brongniarti* a disparu, seule *Alveolina elongata* étant observée. Ces formations littorales cèdent latéralement la place à des formations dunaires ou sableuses silicifiées, qui préservent les témoins d'une flore tropicale [11].

À ces formations marines succèdent parfois des formations lacustres, par exemple à

Campbon et Saffré (Loire-Atlantique), où G. Vasseur put observer quelques carrières en activité ou pratiqua des "fouilles", c'est-à-dire creusa des tranchées, pour en établir la stratigraphie. À Campbon, les niveaux les plus élevés de la succession locale comportent :

- à la base, des argiles sableuses (0,15 m), jaunâtres à la base, verdâtres au sommet et s'achevant par un lit charbonneux. Les fossiles sont observés à la base dans des silicifications secondaires (*Bithynia crassilabris*, lymnées et oogones de *Chara* silicifiés), et dans la partie supérieure (planorbes, lymnées, ...).

- au sommet, des calcaires (1,40 m) dont la base renferme de nombreux bois silicifiés (*Rhizocaulon*), disposés parallèlement à la stratification.

Il est donc probable qu'un lac temporaire se soit établi. Après un premier dépôt argileux, un épisode d'émersion a été enregistré, durant lequel s'établit une forêt de palmiers. Le lac se reforma brièvement par la suite, épisode durant lequel se déposèrent des calcaires.

À Saffré, la série se terminerait également par des formations lacustres, mais celles-ci ne sont pas fossilifères.

Au même moment, les régions à l'Est du Massif armoricain, depuis l'Anjou jusqu'au Maine, voient se déposer des sables à flore tropicale et des marnes et calcaires lacustres ou saumâtres. Il en est ainsi, par exemple, à Nogent-le-Rotrou, au Mans, ou encore, à la limite du Massif armoricain et du Bassin parisien, à Fyé (Sarthe). Dans cette localité, les formations paléogènes sont conservées dans un petit graben, où la stratigraphie permet d'identifier, de bas en haut :

- des sables et grès (environ 10 m), à microflore indiquant un environnement continental, lacustre ou palustre, que les spores datent du Bartonien inf.;

- des marnes à gastéropodes Prosobranches (*Polycirsus tuba*) et Pulmonés (*Lymnaea* cf. *arenularia*, *Radix pyramidalis*, *Hippeutis obtusus*);

- des sables, souvent silicifiés, ayant livré une magnifique macroflore, où domine le Palmier *Sabalites andegavensis*;

- enfin des marnes à oogones de Characées, ostracodes, foraminifères (*Discorbis bractifera*) et abondante faune de gastéropodes (*Potamides lapidum*, *Hippeutis spiruloides*, *H. cf. inflatus*, *Hydrobia subulata*, *H. cf. pyramidalis*, *H. sp.*, *Lymnaea* cf. *arenularia*, *Polycirsus* aff. *tuba*, *Bithynia* sp.), qui sont attribués au Bartonien sup.

Cette succession est particulièrement intéressante en ce qu'elle fixe la position stratigraphique des grès à *Sabalites*, si

répandus dans la Sarthe et l'Anjou, au sein d'une succession lacustre ou saumâtre.

Plus au Sud, de la vallée de la Loire jusque dans le Baugeois, des calcaires lacustres succèdent ou s'interpénètrent avec les grès à *Sabalites*. Ces calcaires ont fourni en de rares localités des mollusques dulçaquicoles. Ainsi en est-il à Pontigné près de Beaugé, où les calcaires livrent des Hydrobiidés (*Hydrobia pyramidalis*, *H. pusilla*), des Limnaeidés (*Lymnaea longiscata*, *L. pseudopyramidalis*, *L. convexa*), des Planorbidés (*Planorbis lens*) ainsi que quelques Hélicidés (*Helix monilla*, *H. cf. heberti*).

Le caractère saumâtre de ces formations est attesté par la présence du gastéropode *Potamides* et surtout du foraminifère *Discorbis bractifera*, seul représentant de son groupe, en populations parfois denses et toujours monospécifiques. Il est donc probable que des eaux marines aient pénétré dans le domaine lacustre, en provenance du « golfe de la Basse-Loire » ou de la région parisienne, induisant des augmentations temporaires de la salinité. Ces variations des conditions du milieu étaient sans doute défavorables à l'établissement et à la survie de population stables d'Unionoida, dont aucun représentant n'a jamais été signalé dans le Bartonien. A moins que ces domaines aient été plus palustres que lacustres, une végétation dense favorisant lymnées et planorbes au



[10] Une espèce des sables à unios et téréridines, en provenance de Cuis (au sud d'Épernay) : *Unio michaudi*. On notera l'allongement de la coquille, une adaptation probable au courant du grand fleuve qui déposait alors les sables. Gravure de Deshayes, reproduite par Cossman et Pissaro (1914).



[11] **Paléogéographie durant l'Eocène supérieur (Bartonian).** La mer occupe la marge sud-armoricaine, où elle représente le rivage septentrional de l'Atlantique, et pénètre occasionnellement en région parisienne, où elle correspond à l'avancée extrême du golfe de la Manche. Il n'y a plus alors de connexion avec la mer du Nord, l'Artois s'étant soulevé et interrompant les communications entre Manche et Mer du Nord. Entre ces deux domaines marins se développent des étendues sableuses à flore tropicale ("grès à Sabalites") puis des lacs (« lac de l'Anjou »). Il est possible que les domaines lacustres-palustres aient été beaucoup plus étendus que ceux représentés sur cette carte, permettant des connexions temporaires (flèches) entre la région parisienne (calcaires de Saint-Ouen), l'Anjou et la région nantaise (calcaires de Campbon et de Safré).

détriment de communautés plus profondes, auxquelles appartiennent les Unionoida.

L'Eocène supérieur (Bartonian) vit donc la mer recouvrir partiellement la partie méridionale du Massif armoricain. Après son retrait s'établit un régime continental, avec quelques lacs (Campbon), éventuellement en connexion avec le « lac de l'Anjou », voire la région parisienne (« calcaire de Saint-Ouen »).

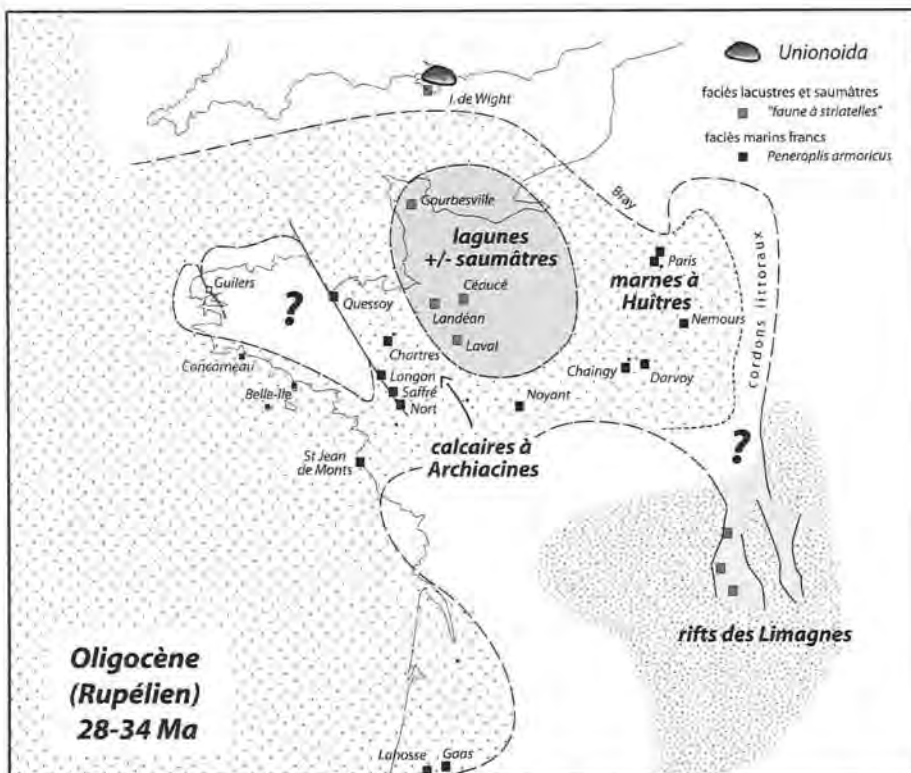
Dans un paysage plat, des invasions marines (Oligocène)

À la fin de l'Eocène (Priabonien) et durant l'Oligocène (Rupélien), le Massif armoricain étant alors soumis à une contrainte horizontale de direction N-S, les fractures pré-existantes, d'orientation NW-SE, jouent en décrochement dextre, de sorte

que de nombreux bassins de faibles dimensions se créent au pied de certaines failles. Ces bassins sont essentiellement conservés dans la partie orientale du Massif armoricain [12]. Suivant les cas, on connaît soit des formations marines (à intercalations saumâtres), soit des formations lacustres ou palustres, parfois saumâtres, suggérant l'existence de connexions avec le domaine marin.

Les formations marines

Au Sud de Rennes (Chartres-de-Bretagne) furent exploitées des carrières, aujourd'hui comblées ou noyées, qui représentent la partie superficielle d'un bassin important [13], où les formations cénozoïques sont relativement épaisses (au moins 120 m sont connus en sondage), et dans lequel les géologues distinguent, de bas en haut, trois ensembles.



[12] Paléogéographie au début de l'Oligocène (Rupélien). Au début de cette période se déposent des faciès marneux où abondent de petits gastéropodes d'eau douce ("faune à striatelles"). Des faciès lacustres à Unionidés de cet âge sont seulement connus à l'Ile de Wight. Par la suite, la mer envahit des étendues planes, immenses, permettant des connexions partielles entre bassin aquitain et bassin parisien, par les régions nantaise et rennaise. Le foraminifère *Peneroplis armoricus* (autrefois appelé *Archiacina* et défini à Chartres-de-Bretagne) sert de marqueur pour cette transgression. La partie occidentale de la Bretagne pourrait alors avoir été le seul relief notable du Massif armoricain, dans lequel incisait une rivière dont le seul témoin est conservé dans le Léon (Guilers).

1. Les "argiles inférieures", à faune marine abondante et variée, sont seulement connues en sondage.
2. Aux "argiles inférieures" succède un épisode carbonaté ("calcaires à archiacines"), objet des exploitations pour la chaux. Les premiers niveaux sont constitués d'alternances de marnes et de calcaires, dans lesquels les fossiles sont admirablement préservés (individus entiers à test préservé). Dans la partie supérieure de la formation, les calcaires dominent: les fossiles sont toujours nombreux, mais en général à l'état de moules internes. Enfin, dans la partie sommitale, les calcaires, en bancs de 10-20 cm d'épaisseur, sont associés à des marnes. Ces derniers contiennent une faune saumâtre ou lacustre. Tous ces niveaux contiennent une abondante micro- et macro-faune, qui montre l'établissement progressif d'un

domaine marin franc (passage des marnes et calcaires aux calcaires), puis le retour à un régime saumâtre ou lacustre (calcaires et marnes). Même au cœur des calcaires, la succession n'est toutefois pas dépourvue de niveaux de faible épaisseur où apparaissent bithynies, lymnées, planorbes..., voire même quelques gastéropodes terrestres (*Pupa*).
3. Au-dessus de ces "calcaires à Archiacines" se sont déposées les "argiles supérieures", dont l'épaisseur connue varie de 2 à 20 m. Ces "argiles supérieures", bleues puis noires, se sont déposées après un épisode d'émersion durant lequel s'établit, à la surface sommitale du "calcaires à Archiacines", une végétation permanente (présence de racines in situ dans les argiles bleues). Dans les argiles noires fut observée une belle flore fossile (essentiellement des oogones de



Yves Milon

LORMANDIÈRE (I.-et-V.). — Carrière dans les marnes et calcaires de l'Oligocène (Rupélien).

[13] La carrière de Lormandière, à Chartres-de-Bretagne, exploitait les "calcaires à archiacines", un dépôt marin oligocène (environ 30 millions d'années). Ces calcaires sont recouverts par une couche d'argiles lacustres à plantes et poissons, qui n'apparaît que sur une faible épaisseur au sommet de la carrière, au-dessus du front de taille supérieur. Cette couche, qui témoigne de l'établissement d'un lac, renferme quelques mollusques (planorbes, limnées). Photographie (en 1923) d'Yves Milon. Le site est aujourd'hui noyé.

Characées et surtout plusieurs genres de Nymphéacées) et une spectaculaire faune fossile, caractérisée par l'excellente préservation de squelettes entiers de poissons du groupe des Perches. À côté de ces remarquables fossiles, on comprend que les quelques niveaux à ostracodes ou à gastéropodes (potamides, lymnées, planorbes) n'aient pas semblé devoir retenir l'attention des géologues. Aucune description n'en fut faite ! Nul doute cependant qu'un lac s'établît alors dans la région de Chartres-de-Bretagne.

Les formations lacustres ou palustres

Dans la Manche, au-dessus de calcaires à faune marine d'âge Lutétien, sont conservés localement des marnes à faune saumâtre ou lacustre. Ainsi en est-il à Gourbesville et Amfréville, où des sondages ont montré qu'ils atteignaient 5 m d'épaisseur, et étaient surmontés par des argiles à Corbules. Ces marnes ont livré, outre des oogones de Characées, des gastéropodes (*Melanoides fasciatus* forme *nysti*, *Nystia duchasteli*, *Pirenella monilifera* var *galeotti*).

À Landéan (8 km au NE de Fougères) fut exploitée de l'argile, dans de petites carrières qui ne sont plus observables

actuellement. Des recherches complémentaires pour évaluer les ressources hydrogéologiques de ce "bassin" furent entreprises épisodiquement. Bien que G. Vasseur y ait signalé un Corbiculidé ("*Cyrena convexa*"), celui-ci n'a jamais été figuré. Quant à la faune de gastéropodes, elle est caractérisée par la présence d'une dizaine d'espèces, parmi lesquelles *Potamides*, *Tarebia* (= *Striatella* = *Melania*) *muricata*, *Nystia duchasteli*, *Bythinia monthiersi*, *Planorbis depressus*, ...

En Mayenne, à Thévalles (4 km au SE de Laval), des formations paléogènes sont conservées sur au plus quelques mètres d'épaisseur au-dessus du Paléozoïque plissé et érodé, ou parfois du Cénomanién. Au-dessus de sables blancs, des marnes et calcaires ont livré des oogones de Characées et des gastéropodes.

S'éloignant encore vers l'Est, quelques résidus de formations paléogènes sont préservés le long de la faille de la Mayenne, de Domfront au Nord à Mayenne au Sud. En particulier, à Céaucé (Orne), un sondage a permis d'identifier, outre des oogones de Characées, une population monospécifique d'un Foraminifère de petite taille (*Rosalina*

bractifera), un ostracode dulçaquicole, ainsi qu'une faune à *Bithinia monthiersi*, abondante et polymorphe, *Lymnaea cf morini* et *Valvata* sp.

Quel était le paysage durant l'Eocène sup. et l'Oligocène ? En premier lieu, bien que des formations marines soient clairement reconnues (« calcaire à Archiacines »), la majeure partie des formations oligocènes indique des milieux de sédimentation saumâtres ou lacustres, voire palustres. Aucune formation fluviatile n'a été identifiée. En deuxième lieu, l'absence de roches sédimentaires détritiques grossières (conglomératiques) ou fines (sables et grès) montre l'absence de relief significatif, y compris au pied des failles qui limitent - de nos jours - ces bassins. En troisième lieu il existe, à quelques différences près, une remarquable homogénéité des faunes de gastéropodes. Associée à la présence de foraminifères, ceci indique une communication facile, même si elle est épisodique, entre les différentes localités. L'image que nous reconstituons est alors celle d'une vaste surface, s'étendant au minimum sur toute la partie orientale du Massif armoricain, surface qui pouvait être épisodiquement recouverte par un domaine marin de faible profondeur (quelques mètres tout au plus). Suivant les cas, quelques îles ont pu rester émergées, tandis que certaines dépressions étaient temporairement closes, ou communiquaient difficilement avec la mer. Dans celles-ci se développaient alors des faunes saumâtres, voire franchement lacustres ou palustres.

Cette mosaïque de milieux était peut-être également en évolution permanente en raison d'une tectonique active, les fractures jouant sous la contrainte alpine. Des secteurs locaux pouvaient donc subsider, auquel cas s'accumuleraient des épaisseurs élevées de sédiments, comme le bassin de Chartres-de-Bretagne (au moins 120 m d'épaisseur), ou au contraire se soulever, de sorte que se développeraient des formations lacustres ou palustres, ou des silicifications.

Les lacs occupent la scène (transition Oligocène-Miocène)

À la fin de l'Oligocène (Chattien) et au début du Miocène (Aquitainien), l'ensemble de l'Ouest de la France émerge. De vastes lacs, plus ou moins connectés, s'établissent depuis la Limagne de l'Allier jusque dans la région d'Orléans (« lac de Beauce ») [14]. Dans ces lacs se déposent des boues carbonatées, plus ou moins silicifiées par la suite. Ces étendues d'eaux étaient en général de faible profondeur, souvent palustres plus que lacustres. À des périodes

fastes pendant lesquelles le lac était alimenté succédaient des épisodes arides, pendant lesquels le lac se confinait. L'eau s'évaporait, certains lacs devenaient salés, et se développaient alors des tapis cyanobactériens (stromatolites). À tout le moins, le paysage apparaît avoir été faiblement différencié. Aucun réseau fluviatile de quelque importance n'a pu être mis en évidence. Seules quelques dépressions (lac de Beauce, rift de la Limagne), quelle qu'en soit l'origine, paraissent avoir été occupées par des lacs temporaires.

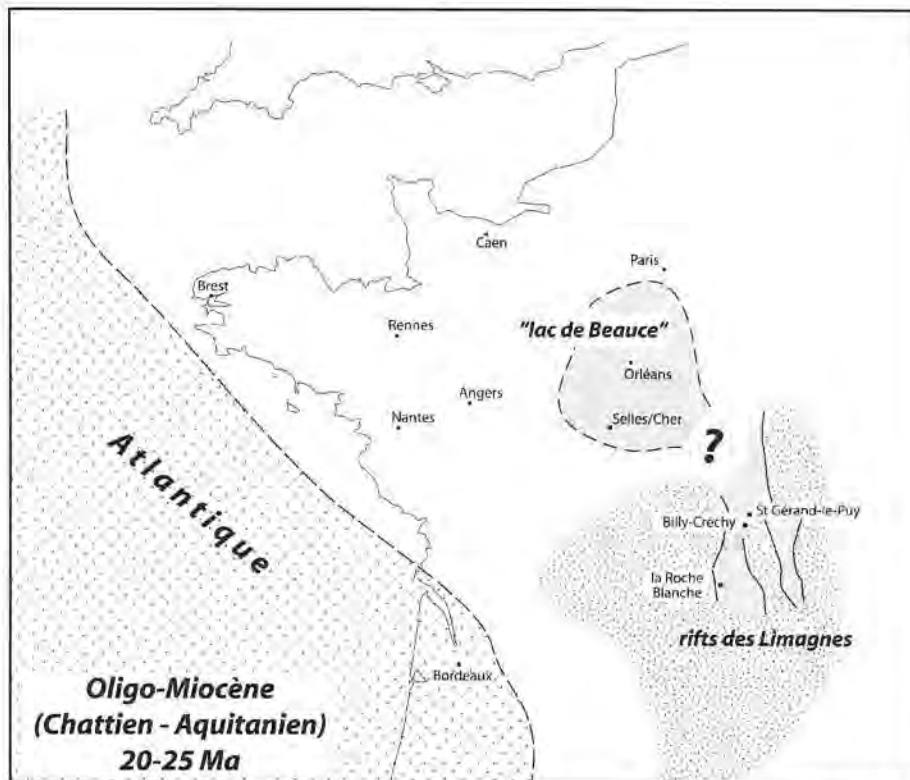
Certains sites ont fait l'objet de recherches paléontologiques intensives en raison de la préservation de faunes diversifiées d'oiseaux et surtout de mammifères, tant en Beauce (Selles-sur-Cher) qu'en Limagne (Saint-Gérard-le-Puy, Billy et Créchy, la Roche-Blanche). La faune d'eau douce est dominée par les ostracodes et les gastéropodes (Lymnaeidae, Planorbidae). En revanche, les bivalves sont rares. Tout au plus cite-on un Sphaeriidae et un Dreissenidae, mais aucun Unionidae. Sans doute pourrait-on interpréter (avec prudence) cette observation en termes paléoécologiques. Les étendues d'eaux stagnantes, souvent confinées, voire émergées, conviennent probablement mal aux exigences écologiques des Unionidae, lesquels préféreraient les eaux courantes, ou les parties profondes, c'est-à-dire dépourvues de végétation permanente, des lacs.

Construction des réseaux hydrographiques (Néogène)

Au Néogène (25-2 Ma), la construction de la chaîne pyrénéenne est achevée, tandis que l'édification de la chaîne alpine se poursuit. À distance de ces dernières, la croûte continentale se déforme faiblement. Le Massif central se soulève globalement, de sorte qu'il n'y a plus de sédimentation dans les rifts des Limagnes, mais au contraire une érosion progressive des successions oligocènes.

Installation des rivières et leur colonisation par les mulettes (Miocène)

Dans le Massif armoricain, la Manche et le Bassin parisien, les déformations de la croûte entraînent un changement radical dans le paysage, qui se dessine à partir du Burdigalien (Miocène inférieur), et perdure au Miocène moyen (Langhien-Serravalien). Le Massif armoricain est soumis à de profondes incursions marines, qui s'étendent dans



[14] *Paléogéographie à la transition Oligocène (Chattien) – Miocène (Aquitanién). La mer a déserté l'Europe occidentale. Le paysage reste globalement plat, de sorte qu'un immense domaine lacustre ou palustre s'établit dans le sud du bassin parisien ("lac de Beauce"). Ce lac pouvait être en connexion avec des lacs temporaires situés dans les rifts du Massif central (Saint-Gérard-le-Puy, Billy-Créchy, la Roche-Blanche). La sortie du lac de Beauce vers le domaine marin est hypothétique, le lac pouvant avoir été endoréique.*

l'actuelle vallée de la Loire jusqu'à Blois (« golfe de la Basse-Loire »), ou qui mettent en communication la Manche et l'Atlantique grâce à une zone déprimée s'étendant de Saint-Nazaire et Nantes à Rennes et Saint-Malo. Ces incursions marines ont laissé pour trace des sables coquilliers plus ou moins consolidés ("faluns"), qui font le bonheur des collectionneurs de Mollusques ... marins! Si le Massif armoricain est donc partiellement immergé au Néogène, son voisin, le bassin parisien, a définitivement émergé.

Le Massif central, en cours de soulèvement, est drainé par plusieurs cours d'eau qui en transportent le matériel (grains de quartz et de feldspath, micas), puis le déposent sous forme de sables et d'argiles fluviales, voire deltaïques. Les « Sables de Sologne » couvrent de vastes surfaces au nord du Massif central, où ils assurent la transition entre les sables de la Limagne et les faluns de l'Anjou. Alors que ces derniers sont

extrêmement fossilifères, les sables sont souvent considérés comme azoïques, bien que quelques fossiles aient été trouvés au sein de lentilles marneuses. Des Unionidés peuplaient alors les rivières, comme en témoignent les découvertes, au sud de Clermont-Ferrand dans la Limagne de l'Allier, dans les sables de l'Orléanais, et dans les faluns de l'Anjou. Ces trois localités méritent une description détaillée, dans la mesure où elles permettent de reconstituer le peuplement d'Unionidé qui occupait les cours d'eaux, d'amont en aval.

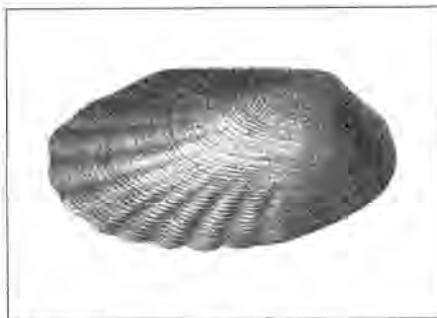
Le seul gisement d'Unionidé d'âge Miocène en Auvergne est situé à la Roche-Blanche, à proximité du site de la célèbre bataille de Gergovie. Le sommet des calcaires lacustres est localement daté de l'Aquitanién. Des formations fluviales sont préservées au sein d'une paléovallée incisée d'une dizaine de mètres dans les calcaires lacustres, à moins que ce ne soit dans le remplissage d'un maar

(un cratère d'explosion, se formant lors de l'arrivée du magma dans la nappe phréatique). Ces formations fluviolacustres renferment une abondante macroflore (environ 60 espèces décrites), qui dénote un climat chaud, tropical. La faune, moins abondante et moins diversifiée que la flore, est fort intéressante. Outre des gastéropodes terrestres (Helicidés) et surtout aquatiques (*Thiara* = *Melania*, *Melanopsis*, Planorbidés, Lymnaeidae, *Ancylus*), elle renferme des coquilles d'*Unio*, signalées, mais hélas jamais figurées, par Bouillet dès 1836.

Plus au nord, dans les sables de l'Orléanais, diverses lentilles de marnes à *Unio* sont signalées sur les deux rives de la Loire. Ces Unionidés sont rapportés, avec quelques doutes, à *U. flabellatus*, une espèce du Miocène largement répandue à la même époque en Europe centrale [15]. Les sables de l'Orléanais sont datés par les restes de mammifères qui y ont été échantillonnés en plusieurs localités.

Poursuivant notre périple vers la mer, nous arrivons en Anjou, où les faluns présentent un caractère marin franc, attesté par de belles faunes diversifiées (plusieurs dizaines, voire centaines, d'espèces de mollusques). Les faluns sont datés par des faunes de mammifères du Miocène moyen (Langhien), et remanient souvent des faunes antérieures du Miocène inférieur [16]. Des Unionidés ont été exceptionnellement observés dans des sables à la base des faluns, à Pontlevoy et Thenay. Ces Unionidés, souvent usés ou brisés durant leur transport, montrent que quelques coquilles étaient entraînées par les fleuves jusque dans les estuaires.

À l'échelle du NW de la France, la distribution des Unionidés met en lumière les différences de vigueur du relief durant le Miocène. Alors que les « faluns » de la région de Blois présentent des interstratifications de sables fluviatiles, ou recouvrent des sables fluviatiles, ceux de la région de Rennes ou du Cotentin en sont totalement dépourvus. Les rivières solognotes étaient alors probablement puissantes, c'est-à-dire alimentées par un bassin versant au relief vigoureux (le Massif central en cours de surrection). Les rivières armoricaines étaient probablement de faible puissance, voire insignifiantes, incapables de transporter du matériel détritique vers les zones de dépôt en mer. De là à penser que toute la partie orientale du Massif armoricain était sous l'eau, il n'y a qu'un pas, que certains géologues franchissent. D'autres géologues respectent une longue tradition suivant laquelle l'absence de dépôt est due à une émergence (mais une érosion ultérieure pourrait tout aussi bien rendre compte de leur absence).

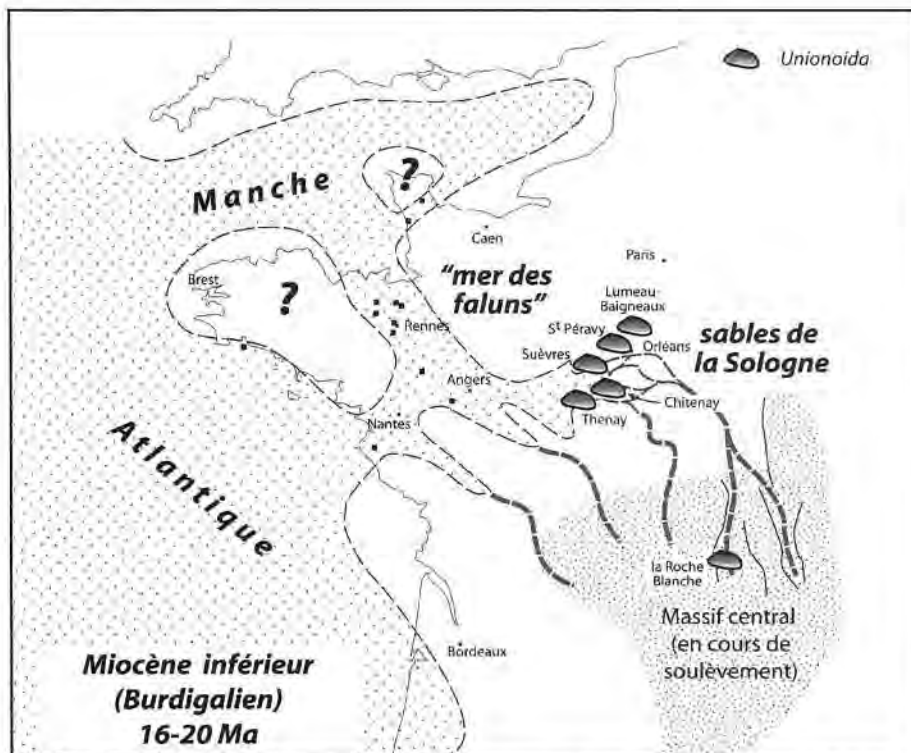


[15] Cette espèce, *Unio flabellatus*, est caractérisée par une ornementation sous forme de côtes radiales dans la partie postérieure des deux valves. Elle (ou des formes voisines) fut commune en Europe occidentale au Miocène, il y a environ 18 à 20 millions d'années, dans les cours d'eau qui descendaient du Massif central, déposaient les sables de Sologne, et finalement débouchaient dans les golfes marins de la région angevine. Gravure de Pictet (1885).

Les rias armoricaines, un fleuve majeur (Pliocène)

À la fin du Miocène (Messinien) et/ou au cours du Pliocène, la mer ré-envahit un réseau de paléovallées, y déposant des sables et argiles « redoniens », auxquels succèdent ou passent latéralement les « sables rouges ». L'âge exact de ces formations est difficile à établir, de même que leur éventuel synchronisme ou diachronisme. Les reconstitutions paléogéographiques sont donc souvent, dans le détail, hasardeuses : elles varient fortement suivant les auteurs et les époques. En tout état de cause, ces reconstitutions s'accordent sur deux caractéristiques du paysage. En premier lieu, les vallées étaient faiblement incisées (quelques mètres ou dizaines de mètres plus basses que les plateaux) et de grande largeur (plusieurs centaines de mètres). D'autre part, ces vallées ont été à une ou plusieurs reprises envahies par la mer, c'est-à-dire transformées en rias. Ainsi se formèrent de vastes golfes plus ou moins fermés, dans lesquels la mer remontait jusqu'à Redon ou Rennes et Chasné-sur-Illet au Nord.

Dans le bassin parisien, une formation fluviatile (« sables de Lozère », s'étendant de la Beauce jusqu'au Havre) jalonnait l'emplacement d'un cours d'eau alimenté par les précipitations au-dessus du relief du Massif central, et en drainerait les altérites. Issu de la confluence de l'Allier, de la Loire et de la Seine, ce fleuve est appelé pré-Loire-Seine. Son âge reste largement débattu,



[16]] Paléogéographie au Miocène inférieur (Burdigalien). La "mer des faluns" connecte Manche et Atlantique et dessine un golfe ramifié à l'emplacement actuel de la vallée de la Loire, suggérant qu'elle envahit un premier réseau hydrographique. La partie occidentale du Massif armoricain et le nord du Cotentin pourraient constituer des îles. Les *Unionoida* occupent la totalité du réseau hydrographique, depuis les zones proches de la source des cours d'eau dans le Massif central, jusqu'à l'embouchure du fleuve.

variant du Miocène au Pléistocène inférieur. Le fleuve s'écoulait dans une vallée de grande largeur (jusque 30 à 50 km), faiblement encaissée au sein des formations crétacées et tertiaires. Dans la partie aval de ce paléo-fleuve, aux environs du Havre ou de Fécamp, les faciès fluviaux cèdent la place à des faciès estuariens. Ces « incursions » marines sont également connues sur le littoral de la Manche dans le Pays de Caux (Fécamp). Elles indiquent que la Manche était alors largement submergée, mais on ne sait pas avec certitude si le détroit du Pas-de-Calais était alors ouvert ou fermé [17].

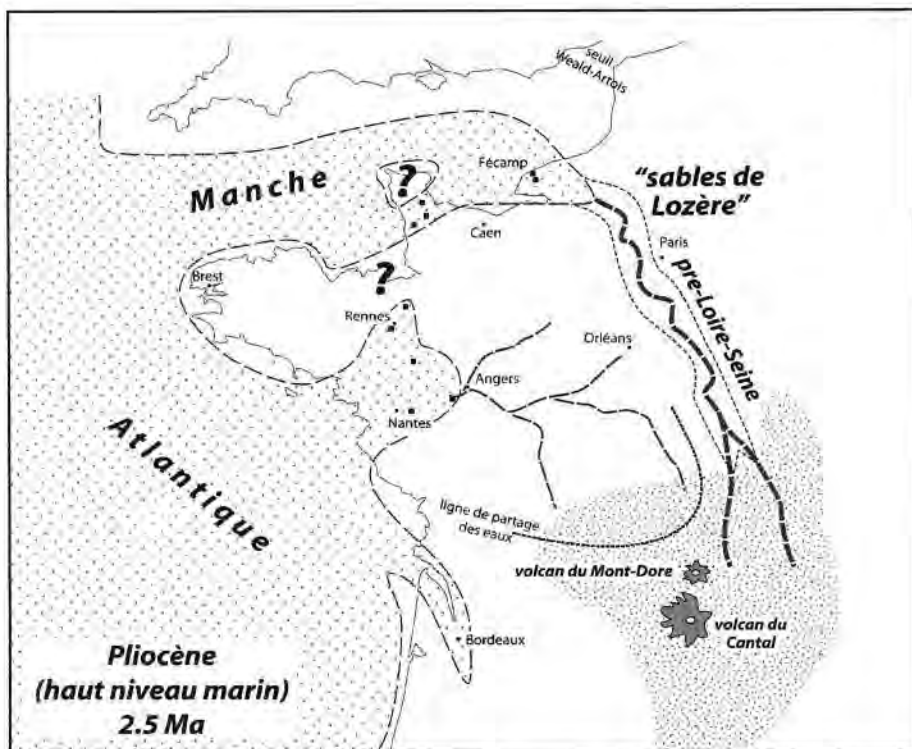
Le réseau hydrographique était donc au Pliocène fort différent du réseau actuel, à la fois par sa géométrie et par la forme des vallées. Par malheur, aucun témoin d'*Unionoida* de cet âge n'est connu. Il est fort probable qu'ils vivaient dans ces fleuves, mais leurs coquilles (comme celle des autres mollusques) furent inexorablement dissoutes dans les sables quartzux que ces fleuves charriaient.

Un double choc (climatique et humain) : le Quaternaire

Avec le Quaternaire (les deux derniers millions d'années) s'amorce la dernière partie de notre histoire, avant tout caractérisée par des fluctuations du climat, qui virent des périodes froides (glaciaires) alterner avec des périodes chaudes (ou plutôt tempérées sous nos latitudes). À cette échelle de temps, qui est relativement courte pour le géologue, l'impact de la tectonique semble a priori moindre que celui du climat. Mais des déformations, même de faible vitesse et de courte durée, peuvent avoir des répercussions importantes quand au modèle du paysage. Un soulèvement de l'ordre du dixième de mm par an, pendant un million d'années, élève la surface du sol, en l'absence d'érosion, de 100 m.

Modifications (par la tectonique et le climat) du réseau hydrographique

Deux phénomènes revêtent à cet égard

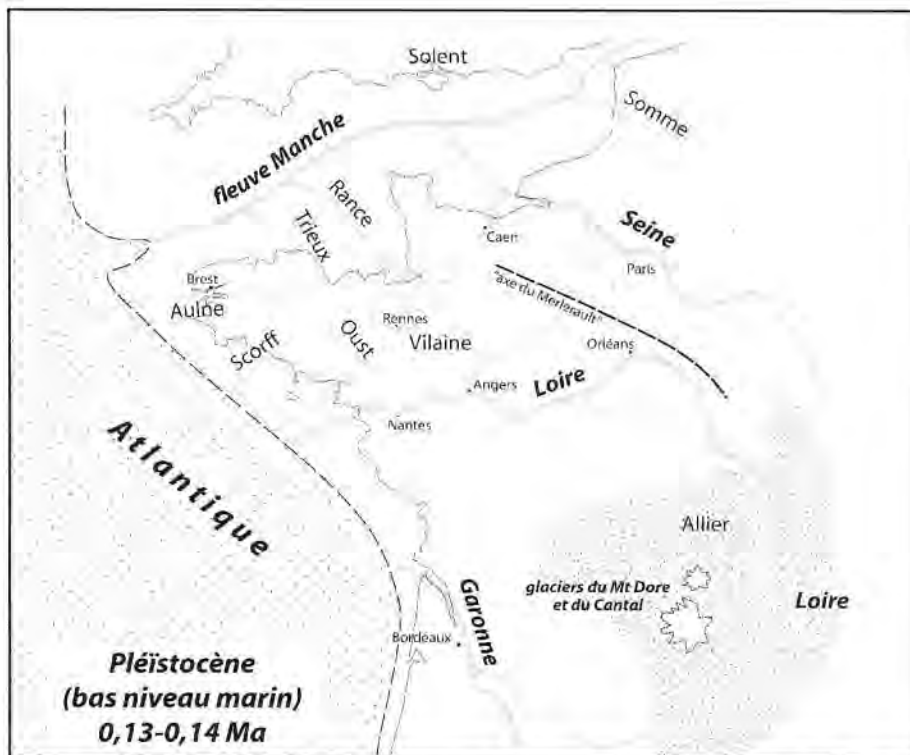


[17] Paléogéographie au Pliocène. Durant le Pliocène, un fleuve majeur (pré-Loire-Seine) draine le Massif Central, puis vient se jeter dans la Manche. Quand le niveau de la mer est élevé, la partie aval de ce fleuve devient un vaste estuaire (Fécamp), et des incursions marines se développent, de sorte que les vallées antérieurement creusées sont envahies par la mer. Celle-ci pénètre ainsi profondément dans le SW de la Bretagne, constituant un vaste golfe dans la région de Nantes, Redon, Rennes et Châteaubriant. Un autre golfe occupait alors le « col du Cotentin ».

une importance particulière durant le Quaternaire. D'une part, le soulèvement, lent et continu, de la croûte terrestre en Europe occidentale a entraîné en réponse un creusement de toutes les vallées, de sorte que les cours d'eau ont eu tendance à s'encaisser dans le paysage, dans des vallées de mieux en mieux définies morphologiquement au fur et à mesure que le creusement se développait. Ce creusement était par ailleurs favorisé par les variations du climat. En période froide, le niveau de la mer étant bas, le cours d'eau tendait à creuser activement sa vallée. En période chaude (tempérée), quand la végétation se développait, l'alluvionnement prédominait lors des crues. Ainsi se construisirent les successions de terrasses fluviales qui marquent toutes les vallées armoricaines (Vilaine, Oust, Aulne, etc...). D'autre part, le jeu de certaines failles du socle hercynien s'est traduit par des déformations locales, dont la plus importante pour notre propos est le soulèvement de l'axe du Merlerault. Ce soulèvement a entraîné la fin de l'écoulement de la Loire

vers le Nord, celle-ci étant probablement "capturée" par une rivière atlantique. À partir de ce moment, le bassin hydrographique de la Seine devient distinct de celui de la Loire, acquérant la configuration que nous lui connaissons actuellement. D'autres cours d'eau ont également été modifiés, comme l'Eure en amont de Chartres ou la partie amont de nombreux affluents de rive droite de la Loire (Mayenne, Huisne, Loir).

Il s'ensuit que le réseau hydrographique du Massif armoricain comprend de nos jours trois types de cours d'eau. Les premiers sont ceux qui se jettent dans la Manche et qui, lors des bas niveaux glacio-eustatiques du Quaternaire, furent connectés au fleuve Manche, la Seine (comme la Tamise et le Rhin) poursuivant alors son cours dans une Manche totalement exondée [18]. Tel est le cas du Trieux, de la Rance, du Couesnon, etc. Les deuxièmes sont les cours d'eau qui se jettent dans l'Atlantique et qui dépendent alors du réseau de la Loire. Enfin, les troisièmes sont ceux qui, mêmes lors des bas niveaux eustatiques, restèrent indé-



[18] *Paléogéographie durant un épisode froid au Quaternaire (il y a 130 000 à 140 000 ans, lors de l'avant-dernière glaciation). Les glaces accumulées sur les domaines continentaux entraînent une baisse considérable du niveau de la mer (de 100 à 150 m lors du maximum glaciaire), de sorte que la Manche est totalement exondée et que la ligne de rivage sur la côte sud-armoricaine est reportée quelques dizaines de km vers le SW. Le soulèvement de l'axe du Merlerault a interrompu le cours de la paléo-Loire, laquelle se dirige désormais vers le SW à partir d'Orléans. Les bassins hydrographiques de la Loire et de la Seine sont devenus distincts. Quelques rivières armoricaines - l'Aulne, le Scorff - conservent leur indépendance vis-à-vis des fleuves majeurs. Toutes les rivières étaient certainement colonisées par des *Unionoida*, mais leur enregistrement fossile est, pour l'étroit intervalle représenté (130 000 - 140 000 ans), incertain ou inexistant.*

pendants tant de la Loire que de la Manche-Seine. Ainsi en est-il de l'Aulne et du Scorff. Il pourrait également s'agir, mais nous n'en sommes pas encore certains, de la Vilaine.

Ces réorganisations des réseaux hydrographiques, sous le contrôle des variations du climat et de la tectonique, ont des répercussions majeures sur la répartition des faunes fluviatiles. Les *Unionidés* et *Margaritiféridés*, qui ont un stade parasite obligatoire sur un poisson, ont une possibilité de conquérir de nouveaux cours d'eaux pendant un bas niveau eustatique, ou au contraire de rompre un isolement génétique qu'imposait un haut niveau eustatique. Dans de telles circonstances, on peut s'attendre à ce que les caractéristiques moléculaires des populations de l'ensemble Manche-Seine-Tamise-Rhin soient semblables. D'autres cours d'eaux, malgré les épisodes

de bas niveau eustatiques, ne furent jamais connectés aux autres fleuves européens. Tel est le cas des populations bretonnes de moule perlière, qui vivent dans le bassin de l'Aulne et du Scorff. Leur isolement génétique est a priori resté complet.

Impact des variations du climat sur les conditions de vie dans les cours d'eaux

Même dans les cours d'eaux ayant existé de façon permanente (c'est-à-dire situés, comme dans le Massif armoricain, en-dehors des zones englacées au Quaternaire), les variations du climat nécessitent chez les bivalves, soit une large tolérance, soit des réponses adaptatives aux variations de la température de l'eau par exemple. Certaines espèces de bivalves supportent sans problème les eaux froides, comme la moule perlière *Margaritifera margaritifera*. Une population florissante vit actuellement dans

la péninsule de Kola (Russie), dans une rivière (la Varzuga) dont les eaux ont, en moyenne, 0-1°C en janvier (16-17°C en juillet). Il n'y a donc aucune raison de supposer que les périodes glaciaires aient pu être fatales à cette espèce. Chez d'autres espèces de bivalves, l'adaptation aux eaux froides pendant les périodes glaciaires a pu poser problème. Il est ainsi significatif de constater que des Corbiculidés fossiles (a priori morphologiquement indistinguables des espèces "invasives" actuelles) ont été trouvés dans nombre de formations fluviatiles pléistocènes, en particulier dans la vallée de la Tamise, en Hollande, en Belgique et jusqu'à Cergy, en région parisienne. Ces occurrences sont toutes antérieures au dernier interglaciaire (il y a environ 120 000 ans), et révèlent que la disparition des Corbiculidés des eaux ouest-européennes est – géologiquement parlant – fort récent ! Les dégradations répétées du climat ont-elles eu finalement raison des populations de corbicules ouest-européennes, qui étaient pourtant présentes depuis plusieurs millions d'années ?

Modifications (par l'homme) des écosystèmes fluviatiles

En dernier lieu, on ne saurait ignorer à quel point les milieux naturels sont aujourd'hui massivement modifiés par les conséquences des activités humaines.

Les modifications ont pu commencer fort tôt dans l'histoire humaine (et de fait être plus ou moins "invisibles"), avec par exemple la déforestation massive ayant eu lieu au Néolithique, ayant eu pour conséquence un changement significatif de l'hydrologie des cours d'eaux. Autre possibilité, la disparition d'espèces "parasitées" par les Unionidés. Ainsi en est-il de l'esturgeon, qui est l'hôte des glochidies de *Margaritifera auricularia*. Avec la disparition de leur hôte dans un cours d'eau, les populations de ce bivalve y sont condamnées. Ce mécanisme a été proposé pour la Tamise, où des fossiles de *M. auricularia* sont connus pendant le dernier interglaciaire (il y a 120 000 ans), et même durant le Néolithique (il y a 4000 à 5000 ans). L'enregistrement fossile des Unionidés dans les formations quaternaires des bassins de la Seine et la Loire, qui ont connu une histoire anthropique semblable à celle de la Tamise, et où des populations de *M. auricularia* sont cependant encore présentes, devrait être reconsidéré dans ce contexte.

Plus proche de nous, et donc plus "visible", le creusement des canaux au XIX^e siècle a permis des interconnexions artificielles entre réseaux hydrographiques. Ainsi, le canal d'Ille-et-Rance permet-il une interconnexion

entre les réseaux de la Vilaine et de la Rance. Quant au canal de Nantes à Brest, il autorise des échanges entre l'Erdre (un affluent de rive droite de la Loire), l'Oust et le Blavet, c'est-à-dire des interconnexions entre les réseaux de la Loire, de la Vilaine, du Blavet et de l'Aulne, quatre réseaux à l'origine distincts !

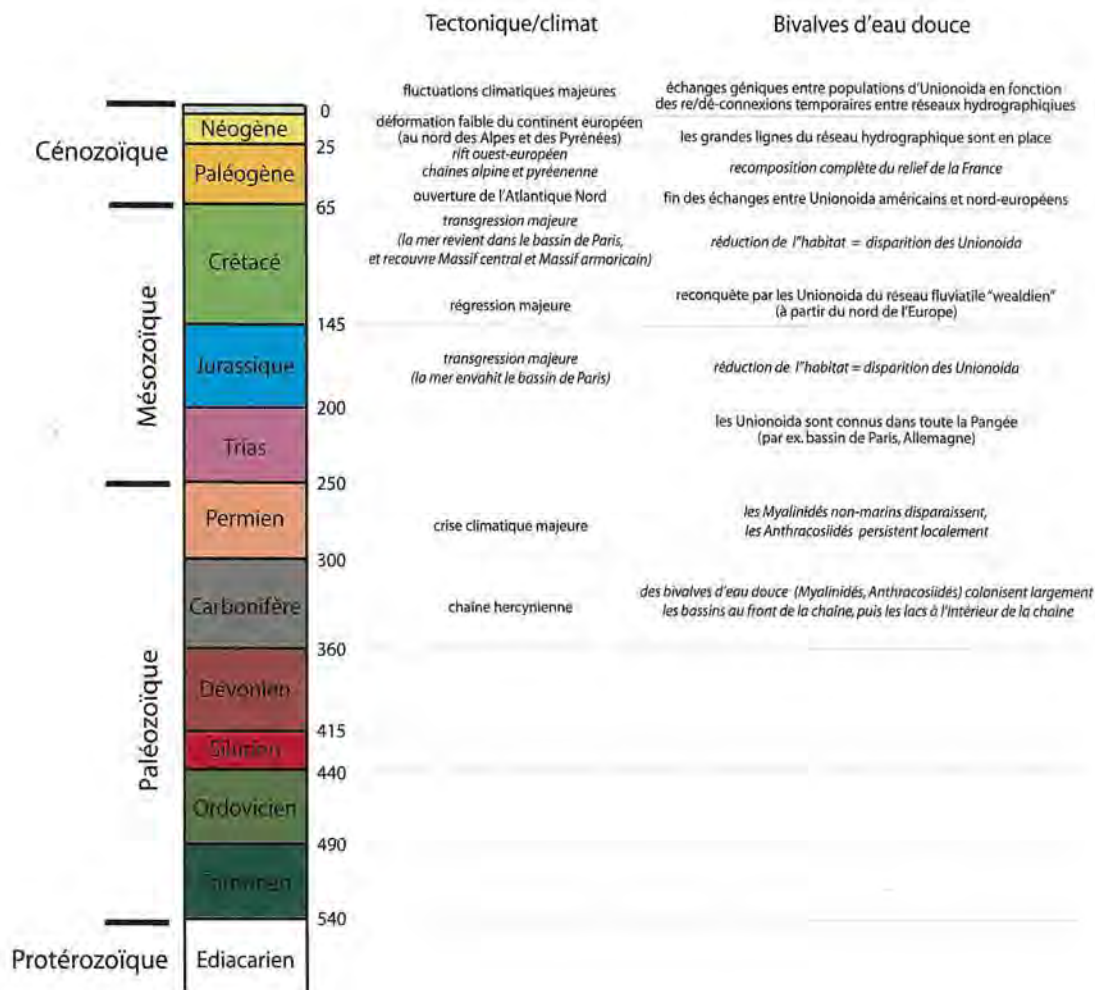
La qualité de l'eau constitue un aspect essentiel de l'écologie des bivalves dulçaquicoles. Si certaines espèces tolèrent des eaux stagnantes de mauvaise qualité (eutrophes, voire fortement polluées), d'autres espèces nécessitent des eaux oligotrophes de grande propreté. Depuis un siècle, la dégradation de la qualité des eaux ne permet plus la vie de certaines espèces (*Margaritifera margaritifera*), que ce soit celle des mulettes adultes ou celle de leurs hôtes durant la phase parasitaire (saumon, truite).

Ajoutons l'introduction d'espèces (*Dreissena polymorpha*, *Mytilopsis leucophaeta*), en général involontaire, parfois même demeurant insoupçonnée pendant de longues décennies, avec pour résultat la déstructuration des écosystèmes naturels. Enfin, par la dispersion de leurs hôtes parasités (introduction de truites adultes ayant des glochidies fixées aux nageoires ou aux branchies), nous disposons d'un moyen efficace de détruire les stocks géniques des populations autochtones de mulette.

Considérations biogéographiques finales

L'œil du géologue a permis d'esquisser, avec de larges incertitudes, les géographies passées d'un large quart nord-ouest de la France. Comment les populations de mollusques dulçaquicoles, et particulièrement de *Margaritifera*, se placent-elles dans cette perspective ? [19] Étant donné que les Unionoida colonisent les cours d'eaux via les poissons que leurs larves parasitent, c'est l'interconnexion des réseaux hydrographiques qui doit fournir la clé de leur distribution actuelle. Ces interconnexions sont en dernier ressort contrôlées par deux facteurs : (i) les variations eustatiques du niveau de la mer et (ii) les variations d'altitude du sol en réponse à des contraintes tectoniques régionales ou locales. En résumant les grandes lignes de l'histoire, nous distinguerons six étapes.

1. L'origine des faunes de bivalves dulçaquicoles remonte au Paléozoïque, mais la crise permo-triasique décime la



[19] Une synthèse de l'histoire des Bivalves d'eau douce en Europe occidentale. La colonne de gauche décrit quelques phénomènes majeurs, celle de droite leur impact sur les populations de bivalves. Les communautés modernes apparaissent à la fin du Trias, mais ce n'est qu'au début du Néogène que le réseau hydrographique actuel se met en place. Son évolution ne cessera cependant pas, au fil des déformations du sol (en général faibles), ou des variations du climat (fortes au Quaternaire, durant les deux derniers millions d'années).

plupart des groupes (par exemple les Myalinidés au sein des Pterioda, les Archanodontidés au sein des Unionoida). La seule exception potentielle concerne les Anthracosiidés (dulçaquicoles) et les Trigonodidés (essentiellement marins), ces derniers pouvant être les ancêtres des Unionoida méso-cénozoïques.

2. Dès la fin du Trias (environ 200 millions d'années), alors que les ensembles continentaux majeurs sont encore

rassemblés en une Pangée, les Unionoida ont conquis les eaux douces à la surface de la Terre. D'autres groupes réussiront à conquérir les eaux douces durant le Mésozoïque, mais ne laisseront pas de descendance durant le Cénozoïque (Trigonodidés et Trigoniodidés au sein des Unionoida, Neomiodontidés parmi les Veneroida). Par la suite (Jurassique et Crétacé), le destin des populations d'Unionoida est lié aux alternances de

transgressions et de régressions. En période de transgression, lesquelles affectent une bonne partie de l'Europe centrale et méridionale, la mer "remet à zéro les compteurs": l'Europe septentrionale joue alors le rôle de "refuge" pour les mulettes. En période de régression, les fleuves réoccupent le terrain, et des populations de mulettes réapparaissent (par ex. au Barrémien).

3. L'éclatement de la Pangée (ouverture de l'Atlantique) conduira à morceler le destin des uns et des autres. En particulier, l'ouverture progressive de l'Atlantique nord dès le début du Cénozoïque (il y a environ 60 à 65 millions d'années) isole progressivement les populations d'Unionoïda d'Amérique du Nord des populations européennes. Dès le début du Cénozoïque, les faunes de mollusques dulçaquicoles sont globalement équivalentes à celles qui peuplent actuellement rivières et lacs. L'enregistrement fossile en est cependant en large partie biaisé en faveur des gastéropodes (plutôt que des bivalves) d'une part, des formations lacustres ou palustres (plutôt que fluviatiles) d'autre part. De ce fait, les Unionidés et Margaritiféridés sont particulièrement rares, alors que les Lymnaeïdés et les Planorbidés abondent.

4. Durant l'Eocène (environ 40-45 millions d'années), le paysage européen évolue avec la construction de deux barrières géographiques majeures (Pyrénées et Alpes). En outre, durant l'Oligocène (environ 25-30 millions d'années), le soulèvement progressif du Massif central et, dans sa prolongation vers le nord, du Morvan, du seuil bourguignon puis des Vosges, impose la mise en place de rivières qui drainent les reliefs vers l'ouest (Seine), le nord et le nord-ouest (Loire, Allier), voire le sud-ouest (Dordogne, Lot).

5. Au début du Miocène (environ 18 à 20 millions d'années), les caractères majeurs du réseau hydrographique actuel sont en place. Le destin des populations de mulettes

d'un grand quart NW de la France dépendra désormais de l'évolution de ce réseau hydrographique, qui est déjà colonisé par les mulettes (les fossiles en sont la preuve) sur toute sa longueur (de la Sologne en aval à la Roche Blanche en amont). Les rivières de la partie orientale du Massif armoricain dépendent du réseau Loire-Seine, qui fluctue largement, étant parfois connecté. En revanche, quelques rivières de la partie occidentale du Massif armoricain sont indépendantes du réseau Loire-Seine, quelle que soit sa configuration et ceci au moins depuis plusieurs millions d'années : les populations de mulettes y sont "piégées". Tel est le cas de la mulette perlière de l'Elez.

6. Les fluctuations du climat au Quaternaire (les deux derniers millions d'années) ont une double conséquence. Avec le développement des calottes glaciaires en Europe septentrionale, c'est cette fois la partie de l'Europe comprise entre le front des glaciers (aux portes de Londres!) et les montagnes (Pyrénées, Alpes) qui joue le rôle de "refuge" pour les mulettes. Dans ce domaine, la baisse du niveau de la mer entraîne des connexions épisodiques entre réseaux hydrographiques, et donc la possibilité d'échanges génétiques entre populations jusqu'alors isolées (pour les mulettes, les fleuves sont, au sein d'un continent, des îles!). Et la mulette perlière de l'Elez, comme de célèbres villageois armoricains, résiste encore et toujours: le fleuve n'est pas connecté aux autres réseaux hydrographiques, même aux plus bas niveaux marins. ■

Michel BALLEVRE, Professeur, Géosciences Rennes (UMR/CNRS 6118), Université de Rennes 1, 35042 Rennes Cedex. michel.ballevre@univ-rennes1.fr