

Bivalves non marins du Permien inférieur du Bassin de Najac (Aveyron, France). Découverte d'une faune à *Palaeanodonta* Amalitzky, 1895¹

par Philippe Fauré* et Bernard Delsahut**

* Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, Allées Jules Guesde, 31000, Toulouse
philipfaure@gmail.com
** Les Cabannes, 81170
bdelsa@club-internet.fr

RÉSUMÉ

Les dépôts détritiques continentaux rouges à faciès autunien de la partie inférieure du Permien du Bassin de Najac (Aveyron, France) renferment un fin horizon de lumachelle de bivalves non marins de « type Anthracosidé » identifiés à *Palaeanodonta*. La présence de ce genre est pour la première fois documentée dans les dépôts permien de l'Europe occidentale. Son âge présumé, Sakmarien supérieur à Artinskien inférieur, permettrait de vieillir substantiellement l'âge d'apparition de ce genre, classiquement reconnu à partir de l'étage Kungurien.

Mots-clés : Bivalves non marins, *Palaeanodonta*, Permien inférieur, Autunien, Sakmarien, continental

Lower Permian non-marine bivalves from the Najac Basin (Aveyron, France). Discovery of a *Palaeanodonta* Amalitzky, 1895, fauna

ABSTRACT

Autunian-facies red continental detrital deposits from the Lower Permian of the Najac Basin (Aveyron, France) contain a thin lumachelle horizon of non-marine "Anthracosid-like" bivalves identified to *Palaeanodonta*. The presence of this genus is for the first time documented in Permian deposits in Western Europe. Its presumed age, Upper Sakmarien to Lower Artinskian, would allow the age of appearance of this genus, classically recognised from the Kungurian, to be substantially older.

Key words: Nonmarine bivalves, *Palaeanodonta*, Early Permian, Autunian, Sakmarien, continental

I. Introduction

Les dépôts molassiques du Carbonifère supérieur et du Permien livrent, dans de nombreuses régions du monde, d'abondantes populations de bivalves d'eau douce dits « de type Anthracosidé », dont la prolifération est favorisée par la multiplication, durant cette période post-orogénique, des environnements continentaux limniques, estuariens ou saumâtres. Au Carbonifère supérieur (Westphalien, Stéphanien), ils sont particulièrement nombreux dans les bassins houillers de l'Europe occidentale, en particulier de Grande-Bretagne, d'Allemagne et de France (WIER 1966-

1967), et sont le plus souvent rapportés au genre *Anthraconaia* TRUMAN & WEIR 1946. Ils sont à nouveau très fréquents dès les parties moyenne et supérieure du Permien, avec le genre *Paleomutela* AMALITZKY 1892 et son sous-genre *Palaeanodonta* AMALITZKY 1895, mais ils prédominent cette fois dans les régions orientales de l'Eurasie (Russie, Chine) et sur le pourtour du Gondwana (Bassin du Karoo, Inde, Pakistan...) (SILANTIEV & CARTER 2015). Ils sont récemment identifiés en Amérique du Nord (LUCAS & RINEHART 2005) et dans les Alpes italiennes (SILANTIEV *et al.* 2022).

La présence de bivalves non marins dans des dépôts du

¹ Accepté le 20 juin 2024

Permien du Bassin de Najac (Aveyron) (Fig. 1) s'inscrit dans ce même contexte d'environnements continentaux post-orogéniques. Cette découverte est toutefois remarquable par sa localisation géographique, en Europe occidentale, pour la première fois décrite dans ce type de dépôt. Elle est aussi remarquable par son âge permien inférieur présumé, les couches qui les ont livrés, qui présentent un faciès autunien, pouvant vraisemblablement être attribuées à l'intervalle Sakmarien supérieur – Artinskien inférieur, période pendant laquelle aucune faune de bivalves d'eau douce n'a encore été décrite, à ce jour.

Nous discuterons également dans le présent article du contexte paléocéologique de cette découverte et de la taxinomie de ces organismes que nous avons rapportés au genre *Paleomutela*, sous-genre *Palaeonodonta*.

II. Le contexte géologique

Le Bassin de Najac se situe le long de la Faille de Villefranche-de-Rouergue (Fig. 1). Entre Le Riols et Monteils, une fenêtre d'érosion de plus de 16 km de longueur et 2 km de largeur permet aux sédiments permo-carbonifères d'affleurer en boutonnière sous le Jurassique du Causse de Quercy. Ces terrains y sont ployés en une antiforme, le Demi-dôme de Villevayre, adossée à l'est au Rouergue cristallin et recouvert à l'ouest par les sédiments mésozoïques, Trias et Jurassique, qui s'étalent au niveau du Causse du Quercy.

D'importants dépôts de Permien y sont identifiés dès les remarquables travaux de MANÈS qui montraient, dès 1836, que la formation du « *Grès Bigarré* », sous forme « *d'argiles psammitiques rouges* », succédait aux « *Grès houillers* » dans lesquels des niveaux charbonneux étaient exploités dans les années 1830 aux alentours de Laguépie (MANÈS 1836, DE BOUCHEPORN 1848, DE BOISSE 1870). BERGERON (1889) place la partie inférieure de ces dépôts dans son nouvel étage Autunien, le reste de la série correspondant pour lui « *au Rotliegende du Permien moyen* ». Comme lui, THÉVENIN (1903) reconnaît à Najac les étages Autunien (*Grès à Walchia*) et Saxonien, que GÈZE *et al.* (1969) cartographieront, dévoilant une série permienne d'environ 600 m d'épaisseur recouverte en discordance par les sédiments grés-conglomératiques du Trias. On doit à l'un des auteurs (BD) la synthèse stratigraphique la plus précise du Permo-Carbonifère du Bassin de Najac (DELSAHUT 1981, 1989). Sa cartographie est pour l'essentiel reprise sur la feuille de Najac au 1/50 000^e (BURG *et al.*, 1989).

III. Stratigraphie du Paléozoïque supérieur du bassin de Najac

Le Paléozoïque supérieur du Bassin de Najac comporte, de façon synthétique, les ensembles suivants (Fig. 2A). De bas en haut :

* *Ensemble grés-conglomératique gris (environ 100 m) :* conglomérats, grès arkosiques micacés et bancs micro-

conglomératiques massifs discordants sur le socle, intercalés à Puech Mignon de schistes noirs à niveaux charbonneux qui ont fourni à THÉVENIN (1903) une flore du Stéphanien supérieur déterminée par Zeiller. Dans d'autres sites du bassin de Najac, ce sont les faciès de pélite grise qui prédominent, par exemple, à l'ouest de Loubezac et au niveau du cimetière de Najac où une flore se rapporte au Stéphanien C (DELSAHUT, 1981, 1989).

* *Ensemble grés-conglomératique (100 m à Laguépie, se réduisant vers le nord) avec :*

- Conglomérats polygéniques rosés (5 m) discordants sur le Houiller, que suit une succession de séquences fluviales granoclassées à base conglomératique et sommet gréseux ou argilo-gréseux rouge. Ensemble non daté dont la position suggère un âge stéphano-autunien ou autunien basal.

- Pélites lie-de-vin intercalées d'argilites grises et de grès gris et rosés (La Marèze, Grauzel) dans lesquelles des associations palynologiques suggèrent une position intermédiaire entre le Stéphanien et l'Autunien basal, alors que des ostracodes (ferme de Biau) évoquent encore le Stéphanien.

* *Ensemble grés-pélimitique gris (environ 150 m) :* alternance de bancs de grès fins, massifs, de pélites gréseuses brunes litées, de siltites et d'argilites bariolées, verdâtres ou rougeâtres, parfois intercalées de shales charbonneux à débris de bois flottés. L'analyse palynologique fournit une association pour laquelle il est difficile de trancher entre le Stéphanien et l'Autunien.

* *Ensemble grés-pélimitique gris et rouge (environ 150 m) :* formation peu affleurante, difficile à délimiter géographiquement, observée au nord-ouest de Najac où elle est partiellement décapée par la discordance triasique. Ce sont des alternances de lits de grès et de pélites litées grises, vertes ou rouges, non datées.

* *Ensemble grés-pélimitique rouge (au moins 100 m) :* Ensemble gréseux à la base, majoritairement constitué dans ses parties moyenne et supérieure de pélites rouges intercalées de bancs de grès et de conglomérats. Cette formation n'affleure que dans la partie nord du dôme de Najac, dans un triangle Monteils, Najac, Mazerolles (Fig. 1C) et la coupe de La Pourtie, décrite ci-dessous, en dégage une succession lithologique assez continue (Fig. 2B).

Avec leur faciès de pélites rutilantes, ces couches n'avaient pas échappé à l'attention des auteurs qui avaient autrefois étudié le Permo-Carbonifère de Najac (MANÈS 1836, BERGERON 1889, THÉVENIN 1903 ; GÈZE *et al.* 1969). Mais, chaque fois, ils les avaient attribuées au Permien supérieur par analogie de faciès avec les pélites rouges du Saxonien.

Mais cet âge est démenti par la découverte dans cet ensemble, d'une flore à cachet nettement autunien (Permien inférieur) (DELSAHUT 1981, BROUTIN *et al.* 1983) comportant *Walchia piniformis* Sternberg, *Odontopteris dufrenoyi* Brongniart, *O. subcrenulata* Rost, *Ullmannia frumentaria* (Schlotheim) Goeppert (abondant) et *Samaropsis* sp. (Fig. 3).

Les mollusques bivalves que nous décrivons dans le présent article proviennent de la partie moyenne de cette formation (Fig. 2). Déjà signalés par DELSAHUT (1981), ils sont alors attribués à « *Anthracomya (=Anthraconaia) carbonaria* (Bronn) Goldfuss », un bivalve alors décrit dans l'assise de

des conditions sédimentaires et suggère l'existence d'une surface de ravinement.

Les dépôts sus-jacents sont essentiellement constitués d'épaisses couches de pélites rouges, tendres, intercalées de quelques bancs de grès et de conglomérats. Dans les virages de La Pourtie, la partie moyenne du groupe sédimentaire, affleure particulièrement bien, entre deux failles, sur 80 m d'épaisseur environ, le long du talus de la RD149 de Najac à Monteils et dans un arrachement situé au-dessous, permettant de réviser et de préciser sa succession lithologique. Plusieurs ensembles sédimentaires sont distingués, de bas en haut, avec un pendage de 25° vers le SW (Fig. 2B) :

- a. Argilites rouges (5 m) localement riches en matière organique et débris végétaux (*Odontopteris*), intercalées de bancs de grès grossier verdâtre à rosé en bancs compacts à stratifications irrégulières
- b. Argilites rouges mal visibles (15 m)
- c. Grès grossiers verdâtres à rosés (3 m) en bancs compacts et lentilles de conglomérat

d. Siltites rouges (15 m) affleurant dans une large ravine, puis bancs de grès fins

e. Pélites rouges puis violacées puis alternance de bancs de silt, de grès fin et d'argilite rouge microlitée souvent délitée en plaquettes, riches en matière organique, qui renferment les débris végétaux énumérés plus haut et, dans sa partie moyenne, les bivalves objets de cette étude (3 m) (Fig. 2C, D)

f. Silts microlités à stratification ondulée intercalés de lits gréseux, puis de pélites argileuses tendres desquelles dépassent parfois des lits de grès fin, toujours riche en matière organique et débris végétaux (2 m)

Suivent :

- Pélites et siltites intercalées de bancs de grès fins (12 m).
- Grès rouges fins intercalés de lits de siltite (4 m).

Après une lacune de visibilité

- Grès grossiers disposés en deux bancs massifs, puis siltites litées rouges compactes (8 m).

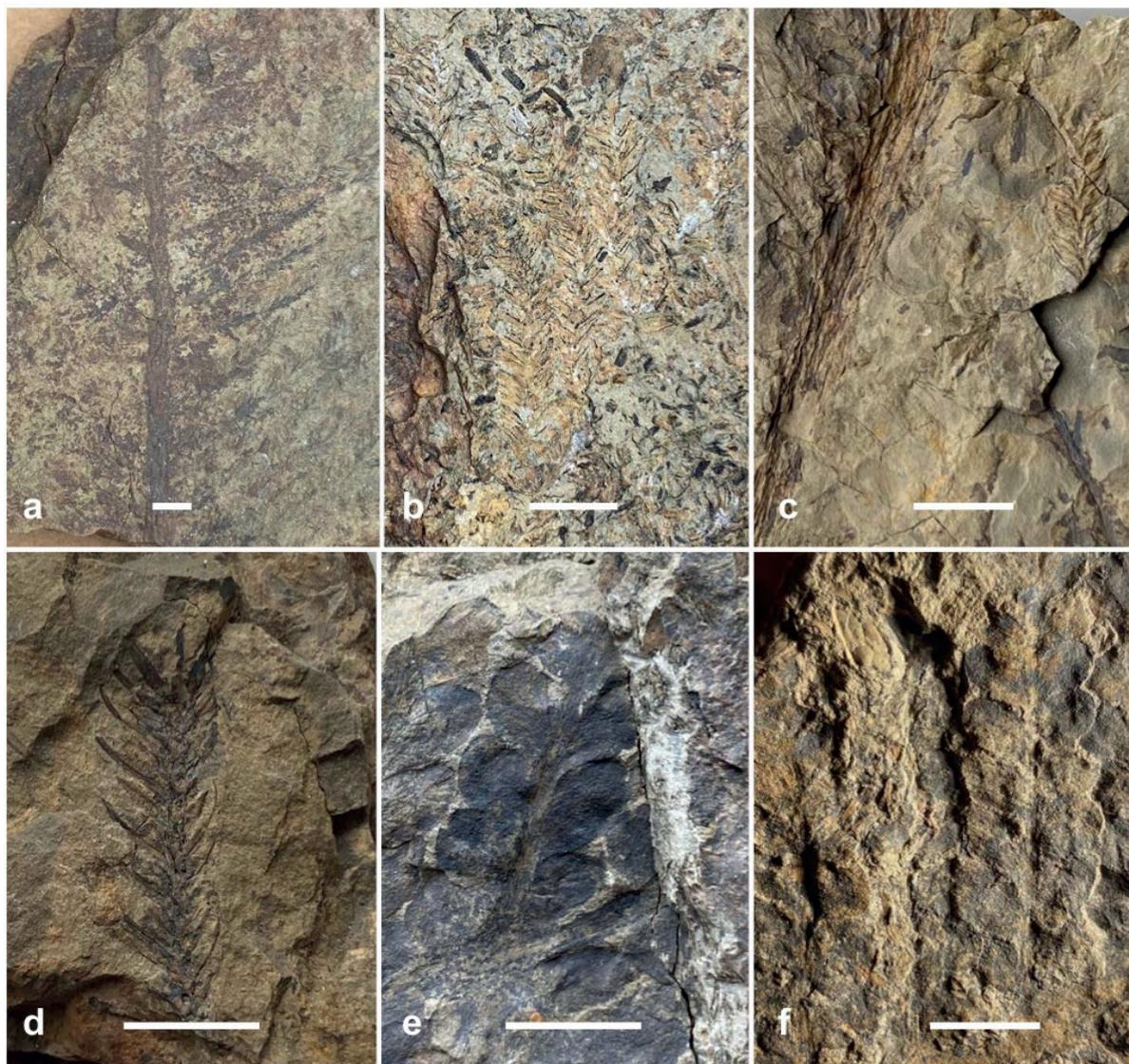


Fig. 3. Spécimens représentatifs de la macroflore de l'Autunien rouge de la coupe de La Pourtie. a : *Walchia piniformis* Sternberg ; b, c, d : *Ulmannia frumentaria* (Schlotheim) Goepper ; e, f : *Odontopteris subcrenularia* Rost. Barre d'échelle : 1 cm.

V. Description, sédimentologie et milieu de dépôt des niveaux à bivalves

Les bivalves se concentrent dans deux fins niveaux lumachelliques espacés de 10 cm, chacun d'eux n'excédant pas 0,5 cm d'épaisseur (Fig. 2C, D). L'examen de leur surface découvre des centaines de spécimens, dont la plus grande taille se situe entre 8 et 17 mm (Pl. 1). Une telle concentration de faune s'apparente au mode de conservation des lits à *Anthraconaia* du Carbonifère supérieur de Grande-Bretagne où ils sont dénommés *Musselband*. Les bivalves sont totalement absents dans les bancs adjacents.

Le sédiment est une pélite fine, litée, indurée, légèrement carbonatée, à patine rouge, cassure verdâtre (Fig. 2C, D). Son aspect sédimentologique est identique à celui des bancs adjacents et rien ne préjuge de la présence des bivalves dont la découverte a été tout à fait fortuite. Alors que les débris végétaux abondent dans cette assise, y compris dans les lits les plus proches des niveaux à bivalves, ils sont peu nombreux dans les niveaux lumachelliques proprement dits.

Ces deux lits rassemblent des individus déplacés, dont les valves sont disposées en tous sens, parallèlement à la stratification, jamais en position de vie. Les valves sont entières, jamais fragmentées, isolées ou attachées « en papillon » au niveau de la charnière (Pl. 1, 4). Plus rarement la coquille est fermée. Cela suggère une concentration de coquilles avec un transport de très faible énergie, en marge d'une étendue lacustre ou marécageuse. Aucun indice sédimentologique de traction, pas de stratification oblique, ni de ripple.

VI. Les bivalves du Permien de Najac

Nous disposons de plusieurs centaines de spécimens fortement polymorphes (Pl. 1 à 4). Les coquilles sont peu convexes, très dissymétriques, tantôt trapézoïdales (Pl. 2), tantôt très allongées et d'allure modioliforme (Pl. 3-4). Le bord cardinal est rectiligne ou légèrement arrondi et le bord palléal est droit à légèrement convexe, plus rarement concave chez certains individus allongés. Le crochet prosogyre est peu marqué. L'angle postéro-cardinal est obtus. Le côté antérieur de la coquille est court, étroit, et son rebord est arrondi. Son côté postérieur est tantôt large et arrondi, tantôt long et d'aspect tronqué à son extrémité. Rarement, il existe une carène postéro-palléale oblique au relief peu marqué. A leur extrémité, les valves des spécimens les plus allongés ne sont pas jointives (par exemple Pl. 4i, j).

L'ornementation se limite à des lignes de croissance concentriques, minces et lisses, souvent dichotomiques. L'intersection des lignes de croissance avec la marge dorsale est irrégulière avec un ou plusieurs points de convergence des lignes. Parfois un sillon plus profond signale un ralentissement de la croissance, conséquence d'un vraisemblable stress d'origine climatique. L'umbo est habituellement lisse. Il est de forme arrondie.

La charnière est, a priori, édentée sur ses deux parties antérieure et postérieure (Pl. 4a-c). Un ligament opistodétique est observable sur la charnière de plusieurs spécimens ouverts « en papillon » (Pl. 4g-j).

Nous avons attribué ce bivalve au genre *Palaeomutela* Amalitzky, 1892, sous-genre *Palaeonodonta* Amalitzky, 1895.

Malgré le fort polymorphisme des individus, nous avons considéré cette population comme monospécifique mais, compte-tenu de l'importante variabilité connue des espèces appartenant à ces deux taxons, de la faible valeur des critères morphologiques permettant de les distinguer et de la forte probabilité d'être en présence d'une espèce nouvelle endémique, nous n'avons tenté aucun rapprochement avec une espèce déjà décrite du genre.

VII. Taxinomie des bivalves d'eau douce du Permien, répartition géographique et comparaisons

Les bivalves du Permien du Bassin de Najac appartiennent au groupe des bivalves d'eau douce à saumâtre « de type Anthracosidé » qui se sont multipliés à la fin du Paléozoïque dans les bassins limniques formés à la fin de l'orogénèse hercynienne.

Ces bivalves essentiellement dulçaquicoles sont étonnamment diversifiés. Ils sont apparus à la fin du Namurien et sont particulièrement nombreux dans le Carbonifère supérieur et le Permien. Ils sont, pour les plus importants d'entre eux, regroupés dans les genres ou sous-genres plus ou moins homéomorphes *Anthraconaia*, *Paleomutela* et *Palaeonodonta*, qui appartiennent aux familles des Naiaditidae et des Palaeomutelidae. De très nombreuses espèces, morphologiquement très voisines, sont décrites par les auteurs au sein de ces trois genres et sont d'ailleurs souvent difficiles à attribuer à l'un ou l'autre d'entre eux.

La taxinomie de ces organismes est en effet limitée par la faible pertinence des critères de différenciation possibles, les homéomorphies entre les genres et entre les espèces, l'importante variabilité intraspécifique des coquilles et les variations écophénotypiques induites par les conditions d'un milieu limnique aux caractères fluctuants. Ce sont des espèces très difficiles à déterminer au plan spécifique et une grande confusion persiste encore dans la classification et la nomenclature de ces mollusques d'eau douce.

Leur large répartition paléogéographique à parfois pu permettre d'intéressantes corrélations biostratigraphiques (EAGAR 1987, SILANTIEV 2014, 2018), d'autant que les dépôts non marins du Paléozoïque supérieur sont particulièrement difficiles à synchroniser d'un bassin à un autre (SCHNEIDER *et al.*, 2020). Ces bivalves non marins sont toutefois souvent représentés par des espèces endémiques à une région limitée, ce qui réduit leur utilisation dans les corrélations stratigraphiques.

Ces constatations doivent nous inciter à la plus grande prudence quant à leur utilisation pour la biostratigraphie du Permien.

7.1. Genre *Palaeomutela* et sous-genre *Palaeonodonta*

Ordre Actinodontida Douvillé, 1912

Superfamille Palaeomuteloidea Lahusen, 1897



Pl. 1. **a-b.** : Surface du niveau lumachellique supérieur (niveau e de la coupe de La Pourtie) montrant la densité des coquilles de *Palaeonodonta*, leur disposition en tous sens, les valves isolées ou attachées par la charnière. **c.** Po 2 : spécimens de 7 à 9 mm ; **d.** Po 45 : spécimens de 7,5 à 10 mm. Les échantillons appartiennent à la collection Fauré et Delsahut, conservée au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse. Photographies et composition des planches de Ph. Fauré.

Famille Palaeomutelidae Lahusen, 1897 emend. SILANTIEV 2015 in SILANTIEV & CARTER 2015

Genre *Palaeomutela* Amalitzky, 1892

Espèce-type *Palaeomutela verneuili* Amalitzky, 1892

Sous-genre *Palaeanodonta* Amalitzky, 1895

Espèce-type *Unio castor* Eichwald, 1860

Palaeomutela et *Palaeanodonta* apparaissent à la limite entre le Permien inférieur et le Permien moyen, à la fin de l'étage Kungurien (Cisuralien supérieur) (voir Fig. 4) et disparaissent à la limite Permien-Trias (SILANTIEV 2014, 2018). Une cinquantaine d'espèces sont décrites durant les étages Wordien et Capitanien.

Les espèces rapportées au sous-genre *Palaeanodonta* sont largement répandues dans le Permien continental moyen et supérieur semi-aride et leur répartition est très large (EAGAR 2005, SILANTIEV & CARTER 2015, SILANTIEV 2014, 2018) : Russie cis-ouraliennne ; Sibérie ; Chine ; Inde ; Pakistan ; Bassin du Karoo d'Antarctique, d'Afrique australe et orientale, d'Amérique du Sud, des Iles Falkland et de Madagascar ; Amérique du Nord (LUCAS *et al.*, 2006). Élargissant à la fois dans l'espace et dans le temps la répartition des deux genres, ils sont récemment décrits dans le Kungurien inférieur (partie supérieure du Permien inférieur) de l'Amérique du Nord (LUCAS & RINEHART 2005) et des Alpes méridionales italiennes (SILANTIEV *et al.* 2022). Cette dernière citation est la seule description de ces genres dans le Permien inférieur d'Europe occidentale, à relativiser toutefois par sa localisation sud-téthysienne que les reconstitutions paléogéographiques éloignent, à la fin du Paléozoïque, de façon importante de l'ouest-européen. Seule citation en Europe occidentale nord-téthysienne, celle de « bivalves de type *Palaeanodonta* » dans le Permien supérieur à faciès Saxonien des Grands-Causses (Aveyron, France) (GAND *et al.* 1995), ces fossiles n'ayant pas, à notre connaissance, fait l'objet d'une étude paléontologique détaillée.

Palaeomutela et *Palaeanodonta* sont contemporains et quasiment homéomorphes. Ils ne se distinguent que par la morphologie de leur charnière qui est de type nettement pseudotexadonte pour le genre *Palaeomutela* (SILANTIEV 1998) alors que la charnière du sous-genre *Palaeanodonta* est édentée ou ne comporte que quelques dents émoussées toujours difficiles à mettre en évidence (SILANTIEV & CARTER 2015). Mais les conditions de l'observation de ce seul critère distinctif sont rarement réunies. Quelques détails ornementaux énumérés par SILANTIEV & CARTER (2015) permettent toutefois de les distinguer.

7.2. Comparaisons avec le genre *Anthraconaia*

Le sous-genre *Palaeanodonta*, peut se révéler parfois difficile à différencier de certains spécimens d'*Anthraconaia* (TRUEMAN & WEIR 1946). Ce genre est à prendre en considération dans l'étude de nos faunes du Permien continental du bassin de Najac car, bien que surtout représenté dans les bassins limniques du Carbonifère supérieur d'Europe occidentale, certaines espèces atteignent le Permien inférieur (étage Assélien) (EAGAR 1975, KOZUR 1980). De plus, il s'agit alors de spécimens « atypiques » représentés par des coquilles trapézoïdes, au côté antérieur plus long, souvent quasi homéomorphes de *Palaeanodonta* (WEIR 1966-67).

Quatre-vingt-seize espèces d'*Anthraconaia* (= *Anthracomya*) (Superfamille Prokopievskioidea Vokes, 1967 ; Famille Naiaditidae Scarlato & Starobogatov, 1979 ; espèce type *Anthraconaia adamsii* Salter, 1861) sont décrites à ce jour (source MolluscaBase 2024), pour le plus grand nombre dans le Carbonifère supérieur : le Westphalien de Grande Bretagne (TRUEMAN & WEIR 1946, WIER 1966-67) ; le Stéphaniens de France (BABIN 1966, 1985, MALVEZY *et al.* 2000, GAND *et al.* 2003), d'Allemagne occidentale (THÉOBALD 1952, WATERLOT 1934, BABIN 1966, EAGAR 1987), du Portugal, d'Espagne (EAGAR & WIER 1971), de Pologne, du Kazakhstan, du Donets, mais aussi d'Amérique du Nord (Pennsylvanie et Arizona) (ROGERS 1965).

Dans le Permien, les représentants du genre sont pour l'essentiel décrits dans le « Unter-Rotliegende » d'Allemagne occidentale (PRUVOST 1930, WATERLOT 1934, STAECHE 1963, BOY 1976, KOZUR 1980) (Assises de Kusel) assimilable à l'Autunien inférieur, dont l'âge assélien est attesté par SCHNEIDER *et al.* (1982) et TRUMPER *et al.* (2023), mais aussi de Norvège (DIX & TRUEMAN 1935), de Tchéquie (STAMBERG & ZAJIC 2008) et d'Amérique du Nord (Pennsylvanie) (EAGAR 1975). « *Anthracomya cf. goldfussi* » est aussi citée dans le faciès autunien des Pyrénées catalanes par LUCAS & GISBERT (1981).

Le genre disparaît à la fin de l'Autunien et laisse la place au genre *Palaeanodonta* (EAGAR 2005).

Les caractéristiques externes d'*Anthraconaia* comprennent une coquille initiale au contour triangulaire, des lignes de croissance minces, lisses, non dichotomiques, avec une intersection régulière des lignes de croissance avec la marge dorsale, permettant classiquement de distinguer ce genre des *Palaeanodonta* (SILANTIEV & CARTER 2015).

VIII. Âge des bivalves du bassin de Najac

Comme dans tous les bassins de l'Europe occidentale, les faciès et les environnements continentaux rendent difficile la corrélation des contenus floristiques et faunistiques continentaux avec la charte chronostratigraphique internationale globale établie dans des séries marines, reposant sur la stratigraphie des foraminifères (fusulines), des conodontes ou des ammonoïdes (COHEN *et al.* 2013). Il en résulte que le découpage du Permien européen en trois « étages » Autunien, Saxonien, Thuringien, qui prévalait jusqu'aux années 1990 (DELSAHUT 1981, 1989), reste encore couramment utilisé (Fig. 4).

En raison du manque de marqueur biostratigraphique de précision, l'âge des formations rouges du Permien de Najac est difficile à préciser (DELSAHUT 1981, BROUTIN *et al.* 1983). Les données paléobotaniques et palynologiques permettent de corréler les couches rouges de La Pourtie, qui renferment les bivalves décrits dans cet article, avec la partie supérieure des dépôts continentaux européens à faciès autunien. Ce faciès, qui termine la série permienne de Najac, existe également dans plusieurs autres bassins du Massif Central (Fig. 4).

Les datations radiométriques et un meilleur étalonnage des formations continentales permienne, grâce notamment à l'étude des ichnofaunes de Tétrapodes et des entomofaunes,

Charte chronostratigraphique internationale				Étages continentaux	Unités lithologiques		
					Bassin de Najac Cette étude	Bas. de St-Affrique Gand, 1993	Bassin de Lodève Michel <i>et al.</i> 2015 Schneider <i>et al.</i> 2020
PERMIEN	Lopingien	Changhsingien	252.2	Thuringien			
		Wuchiapingien	254.2				
	Guadalupien	Capitanien	259.8	Saxonien		Pélites de Saint-Pierre	Fm. La Lieude
		Wordien	265.1				
		Roadinien	268.8				
	Cisuralien	Kungurien	272.3	Autunien			Fm. Salagou
		Artinskien	279.3			Congl. de Belmont	Fm. Rabejac
		Sakmarien	290.1		Ens. grésopéltique rouge	Grès du Dourdou	Fm. Viala
		Assélien	295.5		Ens. grésopéltique gris et gris et rouge	Pélites de Saint-Rome	Fm. Tulière-Loiras
			298.9		Ens. conglomératique de base		Fm. Usclas-St. Privas
CARBONIFERE	Pennsylvanien	Gzhélien	303.7	Stéphanien	Ens. gris		Fm. Graissessac
		Kasimovien	307				
		Moscovien		Westphalien			

Fig. 4. Schéma de corrélation entre la charte internationale des étages (COHEN *et al.* 2013, modifiée 2021) et les étages continentaux (MONTANEZ & POULSEN 2013). Proposition de corrélation entre les formations lithologiques identifiées dans le Stéphano-Permien des environs de Najac et les formations identifiées dans le Bassin de Saint-Affrique (GAND 1993) et le Bassin de Lodève (MICHEL *et al.* 2015, SCHNEIDER *et al.* 2020). **Cerclé de rouge** : la formation qui renferme les bivalves objets de cette étude.

ont maintenant bien établi que les faciès autuniens d'Europe occidentale, que l'on place en équivalence du Rotliegende inférieur, pourraient représenter une tranche de temps étendue de la partie supérieure du Gzhélien jusqu'à la partie inférieure de l'Artinskien, pour les dépôts les plus récents (DEROIN *et al.* 2005, COHEN *et al.* 2013, PELLENARD *et al.* 2017) (Fig. 4).

Dans le Bassin de Najac, en l'absence de datation radiométrique et de fossiles ou empreintes d'organismes, la seule approche de la datation des formations permienues est celle de la comparaison des faciès et de leur évolution avec ceux des autres bassins permienus proches, appartenant à la périphérie du Massif Central, par exemple les bassins de Lodève et de Saint-Affrique dont les formations sont les mieux étalonnées (Fig. 1A).

La précision des corrélations entre les bassins sédimentaires doit être relativisée par le caractère diachrone des faciès détritiques qui caractérisent les groupes sédimentaires. De plus, les datations radiométriques absolues et les données paléontologiques restent encore difficiles à accorder et sont

souvent en contradiction, au sein d'un même bassin (par exemple GAND 1993 et POUJOL *et al.* 2023 dans le bassin de Saint-Affrique), de même qu'elles sont difficiles à accorder entre deux bassins comme, par exemple, le Bassin de Saint-Affrique et celui de Lodève (POUJOL *et al.* 2023, SCHNEIDER *et al.* 2006, 2020) malgré les évidences lithostratigraphiques, voire ichnostratigraphiques.

La comparaison des séries de Najac avec celle des bassins de Saint-Affrique, de Rodez et de Lodève permet toutefois d'utiles indications qui, bien que spéculatives, autorisent une approche de l'âge des formations de l'Autunien rouge de Najac (Fig. 4).

– Dans le Bassin de Saint-Affrique, c'est avec la formation des Grès du Dourdou, que leur corrélation est la plus évidente. Les datations absolues de POUJOL *et al.* (2023) troublent depuis peu le schéma établi (MAUGENEST & VINCHON 1989, GAND & HAUBOLD 1984, GAND 1993, HÜBNER *et al.* 2011) mais ne remettent pas fondamentalement en cause l'âge Cisuralien de cette assise.

– Dans le Bassin de Rodez, l’analogie de faciès de la série rouge de Najac est maximale avec la partie supérieure du « groupe de Salabru » (BOURGES, 1988, FUCHS & BECQ-GIRAUDON 1989, MOREAU & GAND 2022).

– Dans le bassin de Lodève, la meilleure concordance avec l’Autunien rouge de Najac se trouve dans la Formation du Viala, que les données ichnologiques des Tétrapodes (CHATEAUNEUF & GAND 1989, GAND 1993, GAND *et al.* 2000) et les datations absolues situent dans la partie supérieure du Sakmarien et la partie inférieure de l’Artinskien (SCHNEIDER *et al.*, 2006, 2020, MICHEL *et al.* 2015) (Fig. 4).

C’est l’âge que nous attribuons ici aux bivalves provenant des dépôts rouges à faciès autunien de Najac.

IX. Environnement de dépôt

À la transition Carbonifère-Permien (étages Gzhélien à Assélien), le climat évolue progressivement vers une lente aridification. L’Assélien (« faciès autunien gris ») est majoritairement représenté par des dépôts de plaine d’inondation, sous un climat humide encore favorable à la persistance d’une végétation abondante. Au Sakmarien (« faciès autunien rouge »), les auteurs s’accordent sur la persistance d’un climat humide (SCHNEIDER *et al.* 2006, MICHEL *et al.* 2015), mais les environnements sont plus contrastés avec la juxtaposition de faciès deltaïques, des conglomérats et des grès grossiers fluviatiles, des argilites de plaine d’inondation et des dépôts lacustres périodiques ou de playa, dans lesquels se sont transitoirement épanouis de nombreux bivalves d’eau douce. L’arrière-pays reste très végétalisé, en témoigne l’abondance de la matière organique et des débris de végétaux dans ces formations.

X. Conclusion

Un assemblage de bivalves d’eau douce de « type Anthracosidé » est pour la première fois documenté dans les molasses post-hercyniennes continentales du Permien inférieur de l’ouest de l’Europe.

Nous avons ici attribué ces bivalves au genre *Palaeomutela*, sous-genre *Palaeonodonta*. Il existe une telle confusion dans la taxonomie des bivalves non marins du Paléozoïque supérieur et l’originalité de notre faune est telle, au plan biostratigraphique comme paléogéographique, que nous n’avons tenté aucun rapprochement avec d’autres espèces du genre connues par ailleurs.

Ces bivalves se regroupent en un double horizon lumachellique au sein des couches rouges de la partie terminale des dépôts à faciès autunien supérieur des environs de Najac (coupe de La Pourtie, Monteils, Aveyron). Par comparaison avec des formations homologues des Bassins de Saint-Affrique, de Rodez et de Lodève, ces dépôts relèvent du Permien inférieur, étage Sakmarien supérieur à Artinskien supérieur.

La présence de *Palaeonodonta* dans la partie occidentale de l’Europe au Permien élargi l’aire de répartition de ce taxon à des régions dans lesquelles il n’avait pas été signalé à ce jour.

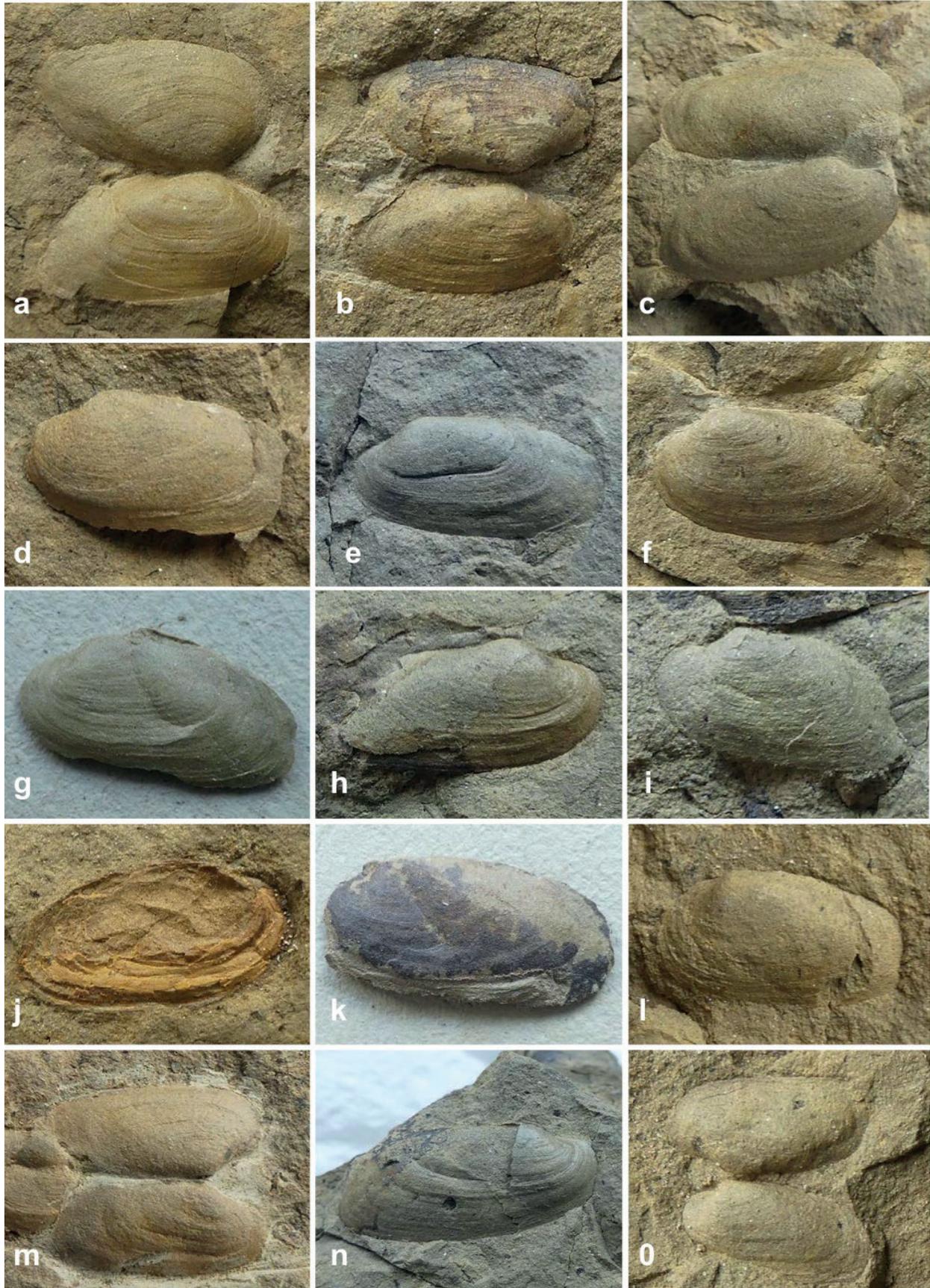
L’âge Sakmarien supérieur à Artinskien inférieur (partie moyenne du Cisuralien) présumé de ces bivalves de « l’Autunien rouge », les démarque nettement des autres faunes de bivalves non marins dont l’âge est bien documenté par ailleurs. Il vient combler une vide stratigraphique entre la fin des associations à *Anthraconaia*, inconnues plus haut que l’Assélien, et les faunes à *Paleomutela-Palaeonodonta*, qui apparaissent classiquement à la fin de l’étage Kungurien.

REMERCIEMENTS

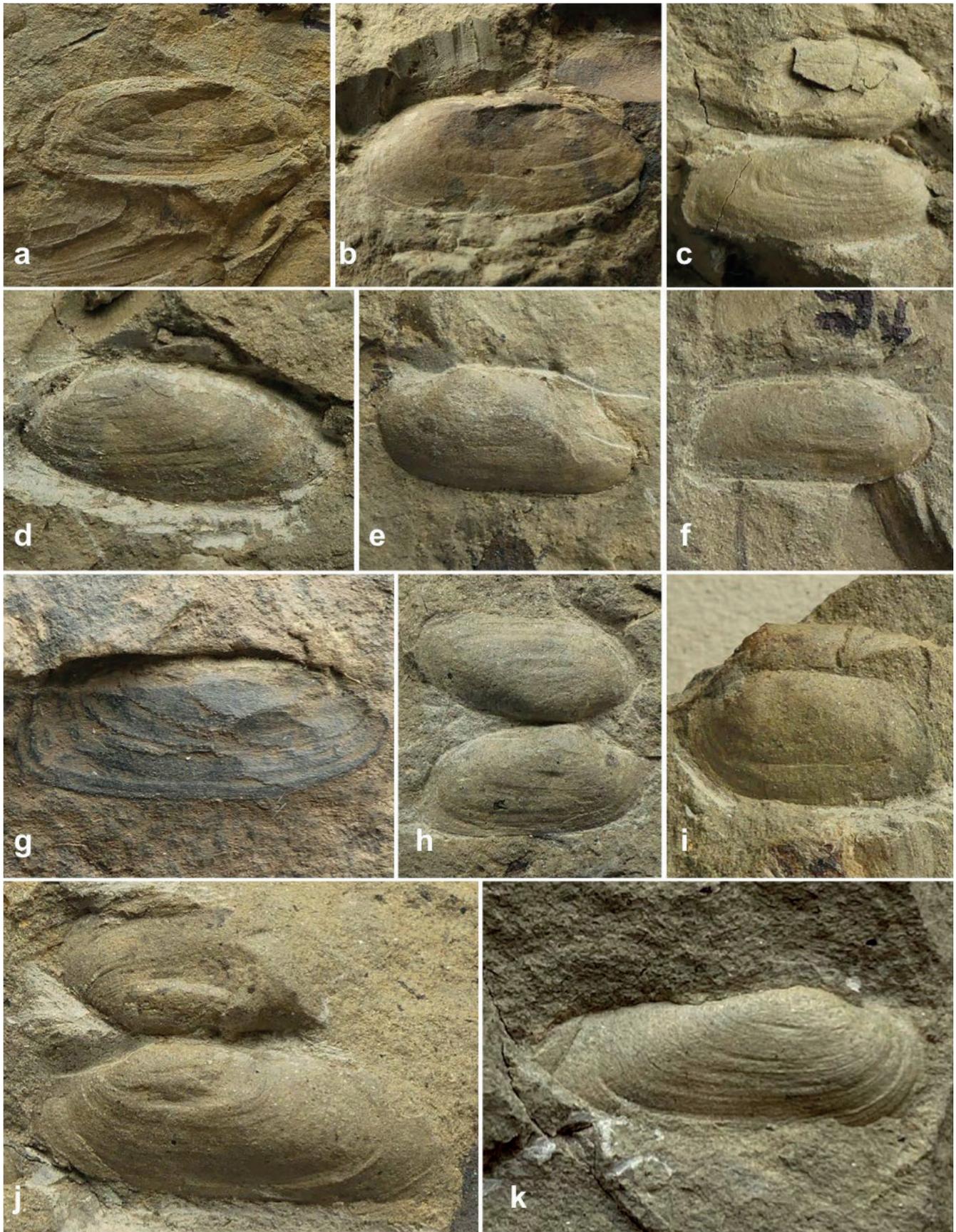
Nous remercions Vladimir Silantiev d’avoir volontiers examiné notre matériel. Merci à Claude Majesté-Menjoulas, à Jacques Magontier et à Michel Bilotte pour les remarques qui ont permis l’amélioration du manuscrit.

RÉFÉRENCES

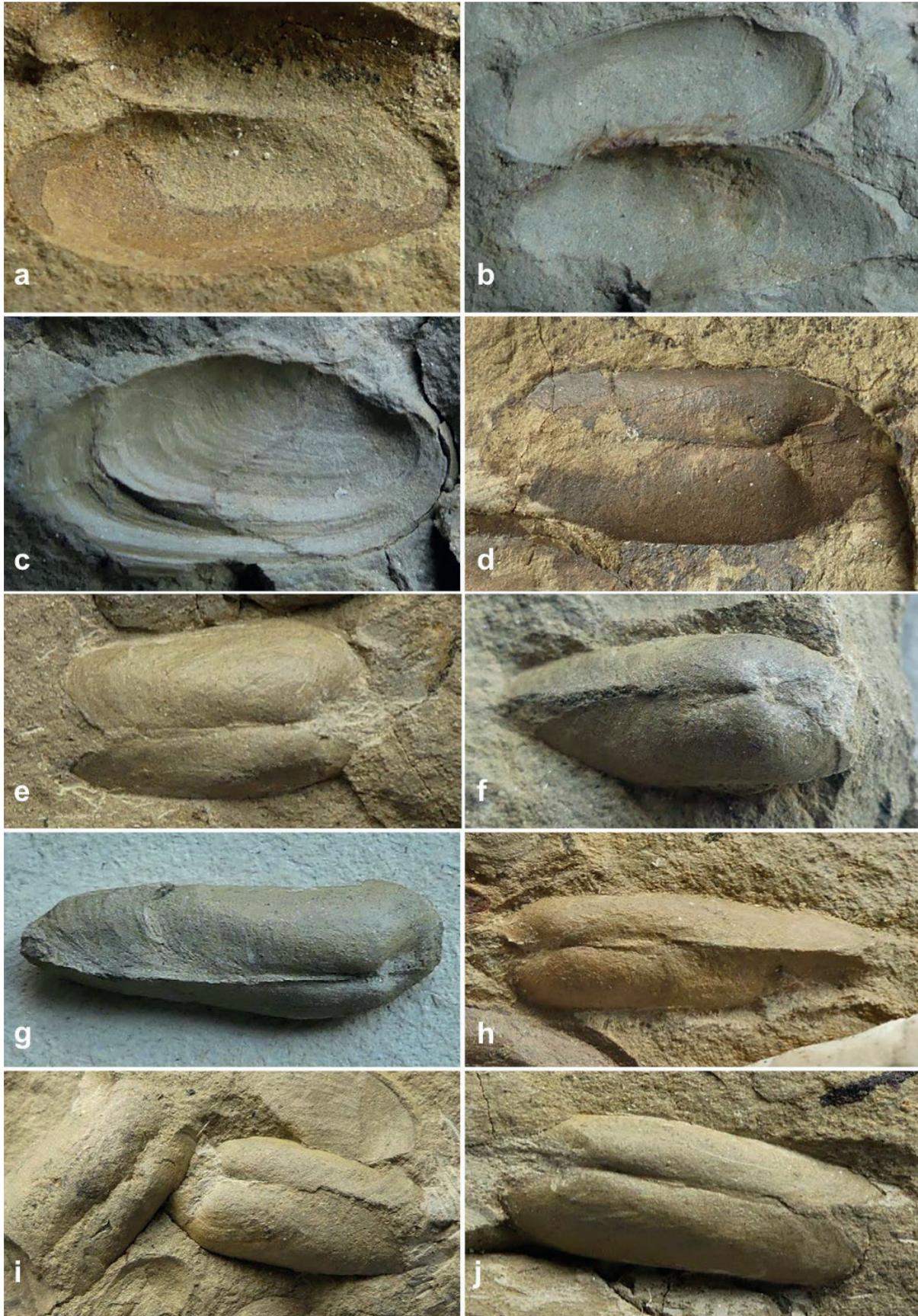
- AMALITZKY, V.P. 1892. – Uber die Anthracosien der Permformation Russlands. *Palaeontographica*, 39, 125-214.
- AMALITZKY, V.P. 1895. – Comparison of the Permian freshwater Lamellibranchiata from Russia with those from the Karoo System of South Africa. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 51, 337-351.
- BABIN, C. 1966. – Mollusques bivalves et céphalopodes du Paléozoïque armoricain. *Imprimerie commerciale et administrative*, Brest. 470 pp.
- BABIN, C. 1985. – Le genre *Anthraconaia* (Bivalvia, Myalinidae) dans le Stéphanien de Montceau-les-Mines (Saône et Loire, France). *Bulletin de la Société d’Histoire naturelle d’Autun*, 115, 49-58.
- BERGERON, J. 1889. – Étude géologique du Massif ancien situé au Sud du Plateau central. *Masson éd., Paris*. 355 pp.
- BOISSE, A.D. de. 1870. – Esquisse géologique du département de l’Aveyron. *Imprimerie nationale*, Paris. 409 pp.
- BOUCHEPORN, BERTRAND de, R.C.F. 1848. – Explication de la carte géologique du département du Tarn. *Imprimerie nationale*, Paris. 114 pp.
- BOURGES, Ph. 1988. – Sédimentation alluviale et tectonique extensive dans le Permien du détroit de Rodez (Aveyron, France). *Strata*, Toulouse, 2, 9. 186 pp.
- BOY, J.A. 1976. – Überblick über die Fauna des saarpfälzischen Rotliegenden (Unter-Perm). *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen*, 5, 13-85.
- BROUTIN, J., J.-J. CHATEAUNEUF, B. DELSAHUT, J. DOUBINGER, & P. VETTER. 1983. – Flore et microflore des terrains autuniens situés entre Réalmont, Najac et la Grésigne (Quercy et Albigeois). *Comptes-Rendus de l’Académie des Sciences*, Paris, 297, II, 753-758.
- BURG, J.P., M. GUILLAUME, B. ALABOUVETTE & G. ASTRUC. 1989. – Carte géologique de France (1/50 000), feuille de Najac (906). Notice explicative. Orléans, B.R.G.M.
- CHATEAUNEUF, J.-J. & G. GAND. 1989. – Stratigraphie, in Châteauneuf J.-J. & Farjanel G. (éds), Synthèse géologique des bassins permien français. *Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières*, 128, 159-179.



Pl. 2. Variabilité des *Palaeonodonta* de l'Autunien rouge de la coupe de La Pourtie (niveau e) : a. Po 21.1 : 11 mm ; b. Po 5 : 8 mm ; c. Po 19 : 12 mm ; d. Po 31 : 8 mm ; e. Po 2 : 13 mm ; f. Po 11 : 11 mm ; g. Po 3 : 11,5 mm ; h. Po 8 : 9 mm ; i. Po 10 : 7 mm ; j. Po 14 : 14 mm ; k. Po 16 : 16 mm ; l. Po 21.2 : 13 mm ; m. Po 13.1 : 10 mm ; n. Po 6 : 17,5 mm ; o. Po 21 : 9 mm.



Pl. 3. Variabilité des *Palaeanodonta* de l'Autunien rouge de la coupe de La Pourtie (niveau e) : a. Po 34 : 11 mm ; b. Po 7.1 : 15 mm ; c. Po 22 : 11 mm ; d. Po36 : 12,5 mm ; e. Po 15 : 11,5 mm ; f. Po 9 : 10 mm ; g. Po 30 : 18 mm ; h. Po 12 : 8,5 à 10 mm ; i. Po24 : 11,5 mm ; j. Po35 : 17,5 mm ; k. Po 4 : 16,5 mm.



Pl. 4. *Palaeonodonta* de l'Autunien rouge de la coupe de La Pourtie (niveaux). a-c : vues internes des valves montrant la charnière ; d-j : Vues du côté cardinal de coquilles fermées. a. Po 44 : 13 mm ; b. Po 41 : 15,5 mm ; c. Po 1 : 15,5 mm ; d. Po 7.2 : 12 mm ; e. Po 20.2 = 10 mm ; f. Po 40 : 13 mm ; g. Po 39 : 15,5 mm ; h. Po 13.2 : 11 mm ; i. Po 20.1 : 12 mm ; j. 20.3 : 11 mm.

- COHEN, K.M., S.C. FINNEY, P.L. GIBBARD, & J.-X. FAN. 2013 update 2021. – The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Épisodes*, 36, 199-204.
- DELSAHUT, B. 1981. – Dynamique du bassin de Carmaux (Tarn) et géologie du Stéphano-permien des environs (entre Réalmont et Najac). Étude préliminaire à la recherche de la houille. Thèse de 3^e cycle, Toulouse. 232 pp.
- DELSAHUT, B. 1989. – Le Permien de la Grésigne et des environs (Quercy - Albigeois) in Châteauneuf J.-J. & Farjanel G. (éds), Synthèse géologique des bassins permien français. *Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières*, 128, 85-89.
- DEROIN, J.P., J. BROUTIN, G. CASSINIS, G. GAND, C. HENDERSON, L. MENNING, & A. VACHARD. 2005. – Permien. *Annales de la Société géologique du Nord*, 11, 2, 159-167.
- DIX, E. & A.E. TRUEMAN. 1935. – Non-marine lamellibranchs from the upper palaeozoic rocks of Semsvik in Asker. *Norsk Geol. Tidsskrift*, 15, 25-32.
- EAGAR, R.M.C. 1975. – Some nonmarine bivalve faunas from the Dunkard Group and underlying measures, in *The Age of the Dunkard: Proceedings of the First I. C. White Memorial Symposium*, Barlow, J.A., ed., 23-67.
- EAGAR, R.M.C. 1987. – The shape of the Upper Carboniferous non-marine bivalve *Anthraconaia* in relation to the organic carbon content of the host sediment *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, 78, 177-195.
- EAGAR, R.M.C. 2005. – Nonmarine and limnic bivalves. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 30, 55-85.
- EAGAR R.M.C. & J. WEIR. 1971. – Some Spanish Upper Carboniferous non-marine bivalve faunas: a preliminary statement with emphasis on facies in north-west Spain and Britain. *Trabajos de Geologia*, 3, 87-99.
- EICHWALD, d'E. 1860. – *Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie*. Vol. 1. Ancienne Période. Schweizerbart. 1657 pp.
- FUCHS, Y. & J.-F. BECQ-GIRAUDON. 1989. – Le Permien du détroit de Rodez, in Châteauneuf J.-J. & Farjanel G. (éds), Synthèse géologique des bassins permien français. *Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières*, 128, 94-99.
- GAND, G. 1993. – La palichnofaune des Vertébrés tétrapodes du bassin permien de St-Affrique (Aveyron) : comparaisons et conséquences stratigraphiques. *Géologie de la France*, 3-4, 41-56.
- GAND, G. & H. HAUBOLD. 1984. – Traces de vertébrés du Permien du bassin de Saint-Affrique (description, datation, comparaison avec celles du bassin de Lodève). *Géologie méditerranéenne*, 11, 321-348.
- GAND, G., J. GARRIC, G. DEMATHIEU & P. ELLENBERGER. 2000. – La palichnofaune de vertébrés tétrapodes du Permien supérieur du bassin de Lodève (Languedoc-France). *Palaeovertebrata*, 29, 1-82.
- GAND, G., J. LAPEYRIE, J. GARRIC, A. NEL, J. SCHNEIDER & H. WALTER. 1997. – Découverte d'Arthropodes et de bivalves inédits dans le Permien continental (Lodévois, France). *Comptes-rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 325, 891-898.
- GAND, G., J. GALTIER, J. GARRIC, J. SCHNEIDER, F. KÖRNER & O. BÉTHOUS. 2003. – Les bassins carbonifère de Graissessac et permien de Lodève (Languedoc, France). Livret-guide de l'excursion n° 3 du 7 mai 2001. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun*, 185, 7-40.
- GÈZE, B., A. CAVAILLÉ & P. COLLOMB. 1969. – Carte géologique de Rodez au 1 80 000^e. 2^e édition.
- GRIGNAC, C. 1983. – Contribution à l'étude des sédiments détritiques post-hercyniens de la bordure SW du Massif Central (France). Thèse UPS, Toulouse. 211 pp.
- HÜBNER, N., F. KÖRNER & J. SCHNEIDER. 2011. – Tectonics, climate and facies of the Saint-Affrique Basin and correlation with the Lodève Basin (Permian, Southern France). *Z. dt. Ges. Geowiss.*, 162, 157-170.
- KOZUR, H. 1980. – Beitrage zur Stratigraphie des Perms, Teil III (2), Zur Korrelation der iibenviegen kontinentalen Ablagerungen des obersten Karbons und Perms vo Mittel- und Westeuropa. *Freib Forschungsh.*, 384, 69-172.
- LUCAS, C. & J. GISBERT. 1981. – Eléments nouveaux pour l'évolution des paysages du Grès rouge pyrénéen du Permien au Trias (sédimentation terrigène continentale). *C.R. 106^e congrès national des Sociétés Savantes*, Perpignan, F. III, 351-362.
- LUCAS, S.G. & L.F. RINEHART. 2005. – Nonmarine bivalves from the Lower Permian (Wolfcampian) of the Chama Basin, New Mexico. *New Mexico Geological Society*, 56th Field Conference Guidebook, Geology of the Chama Basin, 283-287.
- LUCAS, S.G., J.W. SCHNEIDER, & G. CASSINIS. 2006. – Non marine Permian biostratigraphy and biochronology: An introduction, *Nonmarine Permian Biostratigraphical Biochronological. Geol. Soc. London Spec. Publ.*, 265, 1-14.
- MALVEZY, T., C. BABIN, & J. BARROIS. 2000. – Les bivalves. Collections du Musée d'Histoire naturelle de Lille. *Annales de la Société géologique du Nord*, 8, 2, 3-18.
- MANÈS, M. 1836. – Mémoire géologique et statistique sur les terrains de grès avec houille, dans les départements du Tarn et de l'Aveyron. *Annales des Mines*, 3, X, 147-191.
- MAUGENEST, M.C. & C. VINCHON. 1989. – Le Permien de Saint-Affrique, in Châteauneuf J.-J. & Farjanel G. (éds), Synthèse géologique des bassins permien français. *Mémoire du Bureau de Recherches géologiques et minières*, 128, 100-105.
- MONTANEZ, I. & C. POULSEN. 2013. – The Late Paleozoic Ice Age: An Evolving Paradigm. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41, 24.1-24.28.
- MICHEL, L., N. TABOR, I. MONTAÑEZ, M. SCHMITZ & V. DAVYDOV. 2015. – Chronostratigraphy and Paleoclimatology of the Lodève Basin, France: Evidence for a pan-tropical aridification event across the Carboniferous-Permian boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 430, 118-131.
- MOREAU, J.-D. & G. GAND. 2022. – New data on the Permian ecosystem of the Rodez Basin : ichnofauna (traces of protostomians, tetrapods and fishes), jellyfishes and plants from Banassac-Canilhac (Lozère, southern France). *Geodiversitas*, 44 (31), 975-987.
- PELLENARD, P., G. GAND, M. SCHMIDT, J. GALTIER, P. BROUTIN & J.S. STÉYER. 2017. – High-precision U-Pb Zircon ages for explosive volcanism calibrating the NW European continental Autunian stratotype. *Gondwana Research*, 51, 118-136.
- POUJOL, M., M. MERCUZOT, M. LOPEZ, S. BOURQUIN, O. BRUGUIER, E. HALLOT & L. BECCALE. 2023. – Insights on the Permian tuff beds from the Saint-Affrique Basin (Massif Central, France): an integrated geochemical and geochronological study. *Comptes Rendu. Géoscience*, 355 (S2), 137-161.
- PRUVOST, P. 1930. – La Faune continentale du terrain Houiller de la Belgique. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 44, 218-256.
- ROGERS, M.J. 1965. – A revision of the species of non-marine Bivalvia from the Upper Carboniferous of Eastern North America. *Journal of Palaeontology*, 39, 4, 663-687.

- SCHNEIDER, J.W., F. KÖRNER, M. ROSCHER & U. KRONER. 2006. – Permian climate development in the northern peri-Tethys area. The Lodève basin, French Massif Central, compared in a European and global context. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240, 161-183.
- SCHNEIDER, J.W., S.G. LUCAS, F. SCHOLZE, S. VOIGT, L. MARCHETTI, H. KLEIN, S. OPLUŠTIL, R. WERNEBURG, V.K. GOLUBEV, J.E. BARRICK, T. NEMYROVSKA, A. RONCHI, M.O. DAY, M. O., SILANTIEV, R. RÖSSLER, H. SABER, U. LINNEMANN, V. ZHARINOVA, & S. SHEN. 2020. – Late Paleozoic-early Mesozoic continental biostratigraphy links to the Standard Global Chronostratigraphic Scale. *Palaeoworld*, 29, 186-238.
- SILANTIEV, V.V., 1998. - New data on the Upper Permian Non-marine Bivalve *Palaeomutela* in European Russia. Bivalves. An Eon of Evolution - Paleobiological Studies Honoring Norman D. Newell Edited by Paul A Johnston and James W. Haggart), University of Calgary Press, Calgary, 1998, 437- 442.
- SILANTIEV, V.V. 2014. – Permian Nonmarine Bivalve Zonation of the East European Platform. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 22, 1-27.
- SILANTIEV, V.V. 2018. – Permian nonmarine Bivalve Mollusks: Review of Geographical and Stratigraphic. *Palaeontological journal*, 47, 707-729.
- SILANTIEV, V.V. & J.G. CARTER. 2015. – Permian non-marine bivalves *Palaeonodonta* Amalitzky, 1895: the position in the modern system of Bivalvia. *Paleontological Journal*, 49, 1125-1141.
- SILANTIEV, V.V., L. MARCHETTI, A. RONCHI, P. SCHIROLI, F. SCHOLZE, & M. URAZAEVA. 2022. – Permian non-marine bivalves from the Collio and GunCina formations (southern alps, italy) : revised biostratigraphy and palaeobiogeography. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia (Research in Paleontology and Stratigraphy)*, 128(1), 43-67.
- STAECHER, K. 1963. – Übersicht über die Fauna des deutschen Rotliegenden (Unteres Perm). *Suttgarter Beiträge zur Naturkunde*, 96, 1-12.
- STAMBERG, S. & J. ZAJIC. 2008. – Carboniferous and Permian faunas and their occurrence in the limnic basins of the Czech Republic. *Muzeum východních Čech v Hradci Králové*, 43-46.
- THÉOBALD, N. 1952. – Aperçu géologique du territoire de la Sarre. *Publication de l'Université de Sarre*. 80 pp.
- THÉVENIN, A. 1903. – Étude géologique de la bordure sud-ouest du Massif Central. *Bulletin du Service de la Carte géologique de France*, 95, XIV, 253-554.
- TRUEMAN, A.E. & J. WEIR. 1946. – The British Carboniferous nonmarine Lamellibranchia. Part. 1. *Paleontological Society*, London, 99, 1-8.
- TRUMPER, S., B. VOGEL, S. GERMANN, R. WERNEBURG, J.W. SCHNEIDER, A. HELLWIG, U. LINNEMANN, M. HOFMANN & R. RÖBLER. 2023. – Decoding the drivers of the deeptime welland biodiversity: insights from the Early Permian tropical ecosystem. *Palaeontology*, 2023, e12652, 1-39.
- WATERLOT, G. 1934. – Bassin houiller de la Sarre et de la Lorraine. II. Faune fossile. Étude de la faune continentale du terrain houiller Sarro-Lorrain. *Études des gites et minéraux de France*. 317 pp.
- WEIR, J. 1966-1967. – A monograph of the British Carboniferous non-marine Lamellibranchia. *Palaeontographical Society*, London, XI, 321-372 ; XII, 373-413.