

REPARTITION ET DYNAMISME DES FAUNES DE LACERTILIA ET D'AMPHISBAENIA DANS L'EOCENE EUROPEEN

par

Marc AUGÉ *

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	52
Introduction	52
Répartition des familles de Lacertilia et d'Amphisbaenia	54
Lacertilia	54
Iguanidae	54
Agamidae	54
Gekkonidae	54
Cordylidae et Scincidae	55
Lacertidae	55
Anguidae	56
Necrosauridae	56
Varanidae	57
Helodermatidae	57
Amphisbaenia	57
Amphisbaenidae	57
Comparaisons avec les faunes des autres continents	58
Afrique	58
Asie	58
Amérique du Nord	59
Dynamisme des faunes de Lacertilia dans l'Eocène	62
Effets de l'endémisme	63
Effets du climat	63
Conclusion	66
Remerciements	67
Bibliographie	67

* Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Université P. & M. Curie (Paris VI), case 106, 4 Place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05, France.

Mots-clés: Europe, Eocène, Lacertilia, Amphisbaenia, Endémisme, Climat, Métabolisme.

Key-words: Europe, Eocene, Lacertilia, Amphisbaenia, Endemism, Climate, Metabolism.

RESUME

Un bilan des familles de Lacertilia et des Amphisbaenia présents dans l'Eocène européen est dressé. Dix familles de lézards sont relevées durant l'Eocène inférieur. Il en reste huit dans le dernier niveau standard de l'Eocène supérieur (Escamps). Les Agamidae (genre *Tinosaurus*) disparaissent à la fin de l'Eocène inférieur, les Varanidae (genre *Saniwa*) disparaissent au début de l'Eocène supérieur. Les Amphisbaenia (représentés par la seule famille des Amphisbaenidae) sont présents durant tout l'Eocène en Europe. C'est durant l'Eocène inférieur que l'on enregistre le plus grand nombre de familles communes à l'Europe et l'Amérique du Nord. Ce bilan montre la grande stabilité des faunes de Lacertilia durant l'Eocène en Europe. Ceci contraste avec les changements enregistrés chez les mammifères durant la même période. Le métabolisme relativement bas des lézards, qui sont des ectothermes, peut expliquer ces différences, ainsi que l'insularisation de l'espace ouest-européen au cours de l'Eocène supérieur.

ABSTRACT

The composition of assemblages of lizards and Amphisbaenian from the European Eocene are described. At least ten lizard families are identified from the lower European Eocene levels. Eight are still recorded in the last level (Escamps) of the late Eocene. Agamid lizards (genus *Tinosaurus*) died out by the end of the lower Eocene and Varanid lizards (genus *Saniwa*) disappeared by the beginning of the late Eocene. Amphisbaenians are recorded throughout the Eocene in Europe. The lacertilian fossil record of Europe and North America show a high degree of faunal resemblance in the early Eocene, followed by a decrease during the later part of the epoch. The lacertilian and amphisbaenian faunas from the European Eocene are not subject to great variations during the period; this is in contrast with the mammal record at the same time. It is argued that the low metabolic rates and the ectothermy of lizards could explain those differences, along with the increasing insularity of the West European area during the late Eocene time.

INTRODUCTION

Le but de cette étude est de présenter un état des connaissances sur les peuplements de Lacertilia et d'Amphisbaenia en Europe durant l'Eocène. L'établissement d'un tel bilan peut paraître prématuré, car les gisements dont on a étudié en détail les lézards fossiles restent peu nombreux. Parmi les herpétofaunes les mieux documentées on citera celles de l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy (Hoffstetter, 1942a, 1942b, 1943, 1944, 1946a, 1946b, 1954, 1957; Rage, 1978a, 1988; Augé, 1986) et d'Angleterre (Rage & Ford, 1980; Milner *et al.*, 1982; Milner, 1986; Meszoely & Ford, 1976). Tous ces gisements sont situés en Europe de l'Ouest. Par contre, la plupart des localités de l'Eocène moyen dont les herpétofaunes sont connues se trouvent en Europe centrale ou sont proches de l'Europe centrale; il s'agit des gisements du Geiseltal et dans une moindre mesure de celui de Messel (Kühn, 1940a, 1940b, 1944; Haubold, 1977; Nöth, 1940; Meszoely *et al.*, 1978; Meszoely & Haubold, 1975; Rieppel, 1980; Stritzke, 1983). Les gisements de l'Eocène moyen de Lissieu et de la Défense (niveau standard de Egerkingen et du Geiseltal-Oberemittelkohle, respectivement) se situent dans la partie occidentale du continent mais ils n'ont fourni que peu de restes de Lacertilia, la Défense n'ayant qu'un intérêt anecdotique, puisque, à

ma connaissance, le site n'a livré qu'une vertèbre de *Lacertilia* identifiable. Les localités de l'Eocène inférieur dont les herpétofaunes ont fait l'objet de publications sont restreintes à l'Europe de l'Ouest (Belgique avec Dormaal, Hecht & Hoffstetter, 1962; Augé, 1990a et l'Est du Bassin de Paris, Russell *et al.*, 1982; Augé, 1990b). Le terme européen employé ici doit donc être manié avec prudence puisque l'Europe de l'Est n'y est pas représentée et que les faunes de l'Eocène inférieur, de l'Eocène moyen et de l'Eocène supérieur proviennent pour une grande part de régions différentes. Une autre difficulté tient toujours à l'inégale répartition des gisements, non plus géographique mais temporelle. On peut considérer que le meilleur échantillonnage est celui de l'Eocène supérieur avec les faunes des Phosphorites du Quercy. Par contre, la répartition des gisements est moins favorable dans l'Eocène moyen et inférieur. Il existe trois niveaux dans la localité du Geiseltal (Geiseltal Unterkohle, Geiseltal Mittelkohle, Geiseltal Oberemittelkohle) qui servent de niveaux standard (Schmidt-Kittler, 1987). Or seul le niveau moyen (Geiseltal Mittelkohle) a fourni des restes de lézards (à l'exception d'un Lacertidé, *Eolacerta robusta*, présent dans les trois niveaux). J'ai donc regroupé les trois niveaux du Geiseltal et celui d'Egerkingen; j'ai fait de même pour les niveaux d'Avenay et de Grauves dans les tableaux dont les divisions ne représentent pas forcément le même intervalle de temps. En raison de ces problèmes que l'on retrouve d'ailleurs avec plus ou moins d'acuité chaque fois que l'on projette un état des faunes fossiles sur un territoire important, ce bilan est certainement promis à des modifications.

NIVEAUX STANDARD	LOCALITÉS
ESCAMPS	Mormont-Entreroches, Headon-Hill 6-7, Escamps, Sindou D, Rosières 1-3, Coanac 1
LA DÉBRUGE	Sainte-Néboule, Gousnat
FONS 4	Fons 1-4, Aubrelong 2, La Bouffie, Headon-Hill 1-2, Salème, Les Pradigues, Lebratières, Perrière, Malpérié, Rosières 5, Les Sorcières, Hordle
ROBIAC	Lavergne, Grisolles, Robiac, Le Bretou
LA LIVINIÈRE 2	—
EGERKINGEN Y	Lissieu
GEISELTAL-OBERE MITTELKOHLE	Geiseltal-Obere Mittelkohle, La Défense
GEISELTAL-UNTERE MITTELKOHLE	Geiseltal-Untere Mittelkohle
GEISELTAL-UNTERKOHLE	Messel, Geiseltal-Unterkohle
GRAUVES	Grauves, Prémontré
AVENAY	Mutigny, Sézanne, Avenay, Condé-en-Brie
DORMAAL	Dormaal, Rians

Tabl. 1.— Succession stratigraphique des gisements ayant livré des *Lacertilia* et des *Amphisbaenia* dans l'Eocène européen.

Ces réserves faites, il m'a tout de même paru utile de dresser l'inventaire des faunes de lézards durant l'Eocène en Europe.

Les niveaux standard font tous références à Schmidt-Kittler *et al.*, 1987 (voir tableau 1).

REPARTITION DES FAMILLES DE LACERTILIA ET D'AMPHISBAENIA

LACERTILIA

IGUANIDAE GRAY, 1827

La présence des Iguanidae en Europe a été longtemps contestée (Hoffstetter, 1942a) mais il apparaît maintenant qu'ils peuplèrent ce continent durant l'Eocène. Trois espèces sont décrites: *Geiseltaliellus longicaudus* KÜHN, 1944 de l'Eocène moyen du Geiseltal que Hoffstetter (1955) attribue plutôt aux Agamidae mais que Estes (1983a) maintient, avec raison, parmi les Iguanidae; *Geiseltaliellus louisi* AUGÉ, 1990 que l'on trouve dans l'Eocène inférieur du Bassin de Paris (du niveau standard d'Avenay à celui de Grauves); *Cadurciguana hoffstetteri* AUGÉ, 1987a qui est connu du niveau standard de Robiac à celui d'Escamps (Eocène supérieur). Les Iguanidae apparaissent en Europe durant l'Eocène inférieur; j'ai signalé leur présence possible dans le gisement de Dormaal mais cette attribution ne repose que sur un seul fragment de mâchoire et il vaut mieux considérer, pour l'instant, que les premiers Iguanidae européens se montrent dans le niveau d'Avenay. Ces formes sont certainement originaires d'Amérique du Nord (Estes, 1983b) et deux épisodes de dispersion pourraient être impliqués, car les deux genres décrits en Europe sont très différents et la forme la plus récente (*Cadurciguana*) ne peut être issue de l'évolution sur place de la forme la plus ancienne (*Geiseltaliellus*). Les Iguanidae disparaissent définitivement d'Europe pendant le passage Eocène-Oligocène (Grande Coupure).

AGAMIDAE GRAY, 1827

Cette famille est représentée par un seul genre, d'ailleurs mal défini, *Tinosaurus*, et elle n'est connue que dans l'Eocène inférieur (niveau standard de Dormaal à celui d'Avenay). Ils disparaissent dès la fin de l'Eocène inférieur mais reviennent durant l'Oligocène (à partir du niveau standard de Villebramar) où ils sont représentés par deux genres (*Uromastix* et *Agama*).

GEKKONIDAE GRAY, 1825

Cette famille est connue en Europe de l'Ouest depuis le niveau d'Avenay (Eocène inférieur) mais n'a jamais été signalée dans le premier niveau de l'Eocène (Dormaal,

Hecht & Hoffstetter, 1962). On retrouve ses membres dans l'Eocène supérieur du Quercy avec *Cadurcogekko piveteaui* décrit par Hoffstetter (1946a) à partir d'os des mâchoires. La découverte dans l'ancien matériel des Phosphorites du Quercy d'un os frontal a permis de préciser la diagnose de cette espèce (Augé, 1986), bien que Estes (1983a) ait contesté sa validité. Il est sûr que le squelette crânien de ces lézards, les mâchoires en particulier, offre peu de termes de comparaison avec les espèces actuelles.

Même si l'espèce *C. piveteaui* n'est pas parfaitement définie, on peut être sûr de la présence des Gekkonidae dans tous les niveaux de l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy. Milner (1986) mentionne la famille dans les Lower Headon Beds anglais (niveau standard de Fons 4, Eocène supérieur). Par contre personne ne l'a encore indiquée dans les gisements du Geiseltal ni dans celui de Lissieu.

CORDYLIDAE GRAY, 1837 et SCINCIDAE GRAY, 1825

Un Cordylidé, *Pseudolacerta*, a été reconnu (Hoffstetter, 1942a; Augé, 1987b) dans l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy. Hecht & Hoffstetter (1962) signalent aussi ce taxon dans l'Eocène inférieur de Dormaal, ce que j'ai pu confirmer récemment (Augé, 1990a). Une localité de l'Est du Bassin de Paris, Mutigny (niveau standard d'Avenay) a livré deux fragments antérieurs de dentaires qui évoquent ceux de *Pseudolacerta* mais ces restes sont trop limités pour acquérir une certitude quant à leur position taxonomique. Par contre le gisement de Prémontré (sommet du niveau de Grauves) est riche en Scincomorphes (Cordylidae mais peut être aussi Scincidae) qui restent à décrire. La famille n'a jamais été signalée dans les gisements du Geiseltal.

LACERTIDAE BONAPARTE, 1831

L'espèce *Plesiolacerta lydekkeri* HOFFSTETTER, 1942 est connue dans tous les gisements de l'Eocène supérieur du Quercy; Lydekker (1888) avait déjà remarqué ses vertèbres dans la localité de Hordwell (Eocène supérieur de l'Angleterre) mais, influencé par la présence d'un zygosphène, il avait attribué ces restes aux Iguanidae. Hoffstetter (1942a) établit de façon incontestable l'appartenance de ces fossiles aux Lacertidae. On retrouve des vertèbres de Lacertidae portant un zygosphène dans presque tous les gisements Eocène de l'Ouest européen, depuis le niveau de Dormaal jusqu'à celui d'Escamps. Ces vertèbres ont été attribuées au genre *Plesiolacerta* (Hecht & Hoffstetter, 1962; Augé, 1990a) sans que l'on puisse établir s'il s'agit de la même espèce que celle de l'Eocène supérieur du Quercy (*P. lydekkeri*). On retrouve aussi un Lacertidé dans l'Eocène moyen du Geiseltal, *Eolacerta robusta* NÖTH, 1940. Hecht & Hoffstetter (1962) et Hoffstetter (1942a, 1962) ont évoqué une possible synonymie entre *Eolacerta* et *Plesiolacerta*, tout en soulignant son peu de vraisemblance. Rieppel (1980) a aussi décrit un lézard dans l'Eocène moyen de Messel qu'il attribue, avec doute, au genre *Eolacerta*.

ANGUIDAE GRAY, 1825

Deux des sous-familles des Anguidae, les Glyptosaurinae et les Anguinae coexistent dans pratiquement tous les gisements de l'Eocène ayant livré des lézards.

Glyptosaurinae MARSH, 1872

Ces grands lézards tétrapodes recouverts d'ostéodermes ornés de petits tubercules se rencontrent dès le niveau de Dormaal (Hecht & Hofstetter, 1962). Ils sont régulièrement signalés, le plus souvent grâce à la présence de leurs ostéodermes, dans les niveaux de l'Eocène inférieur, moyen et supérieur de l'Europe d'où ils disparaissent au moment de la limite Eocène-Oligocène, tout au moins dans le Quercy car Milner (1986) note un *Placosaurus* dans les Bembridge Marls (Angleterre) de l'Oligocène inférieur. Mais, même dans ce cas, les Glyptosaurinae n'ont guère dépassé la fin de l'Eocène en Europe.

Anguinae GRAY, 1825

Cette sous-famille est aussi présente dans tout l'Eocène européen (depuis le niveau standard de Dormaal jusqu'à celui d'Escamps); elle franchit la limite Eocène-Oligocène et on retrouve ses représentants en Europe jusqu'à nos jours avec les espèces *Ophisaurus apodus* et *Anguis fragilis*. D'après les fossiles des gisements de l'Eocène européen (des vertèbres surtout) ces deux genres auraient occupé l'Europe dès le début de l'Eocène; des vertèbres de Dormaal sont attribuées à *Ophisaurus* (sensus lato) (Augé, 1990a) et des vertèbres de Condé-en-Brie attribuées à cf. *Anguis* (Augé, 1990b). Deux espèces, *Ophisaurus hallensis* KÜHN, 1940 et *Ophisauriscus quadrupes* KÜHN, 1940 ont été décrites dans les niveaux du Geiseltal et une autre espèce de grande taille, différente des deux précédentes, existe dans l'Eocène supérieur des Phosphorites du Quercy (Augé, 1986). Notons les incertitudes qui pèsent sur le statut taxonomique de ces fossiles et plus précisément sur leur attribution au genre *Ophisaurus*, lequel est en pleine révision. Sans entrer dans le détail, mentionnons les travaux de Klembara (1979, 1981) qui a détaché le genre *Pseudopus* du genre *Ophisaurus*.

NECROSAURIDAE HOFFSTETTER, 1943

En Europe cette famille ne comprend que deux genres *Necrosaurus* et *Eosaniwa*; deux espèces sont connues pour *Necrosaurus*: *N. eucarinatus* KÜHN, 1940, décrit d'après du matériel du Geiseltal mais que l'on retrouve dans l'Eocène supérieur du Quercy et même dans l'Oligocène inférieur de Hoogbutsel (Belgique), de La Plante 2 et de Roqueprune (Phosphorites du Quercy), d'après Hecht & Hoffstetter (1962) et Augé (1986). *Necrosaurus cayluxi* FILHOL, 1873, espèce de plus grande taille que la précédente, est limitée aux gisements de l'Eocène supérieur des Phosphorites. Une troisième espèce existait certainement dans l'Eocène inférieur; ses ostéodermes ont une ornementation différente de celle de deux espèces déjà décrites, mais la rareté des restes

autres que les ostéodermes et les vertèbres rend sa définition difficile. Hoffstetter (1943) mentionne *Necrosaurus* dans le Paléocène supérieur de Cernay. La présence de ce genre en Europe est donc continue depuis le Paléocène jusqu'à l'Oligocène inférieur. *Eosaniwa* est représenté par une seule espèce, *E. koehni* HAUBOLD, 1977 du Geiseltal Mittelkohle.

VARANIDAE GRAY, 1827

Aucun vrai Varan n'est connu en Europe avant le Miocène mais un genre fort proche, *Saniwa*, a été décrit dans l'Eocène inférieur de Dormaal. *Saniwa orsmaelensis* DOLLO, 1923 se rencontre dans le niveau de Dormaal et celui d'Avenay. On pensait que ce genre n'avait fait qu'une courte apparition en Europe mais Stritzke (1983) a décrit *Saniwa feisti* dans l'Eocène moyen de Messel. Pourtant les figures produites par l'auteur semblent indiquer qu'il pourrait aussi bien s'agir d'un Necrosauridé. Une vertèbre dorsale du gisement de Robiac (base de l'Eocène supérieur, niveau standard de Robiac) et une caudale de Lissieu (Eocène moyen) appartiennent au genre *Saniwa*. Le genre est absent de l'Eocène supérieur du Quercy et des gisements anglais. La distribution des Varanidae en Europe durant l'Eocène montre que le genre *Saniwa*, assez répandu dans l'Eocène inférieur, a sans doute connu un net déclin après cette période, bien qu'une ou quelques populations isolées aient pu survivre jusqu'au début de l'Eocène supérieur.

HELODERMATIDAE GRAY, 1837

Cette famille actuellement endémique au Sud-Ouest des Etats-Unis et à une partie de l'Amérique centrale, a eu une aire de répartition beaucoup plus vaste pendant l'Eocène, puisque Hoffstetter (1954, 1957) a décrit l'espèce *Eurheloderma gallicum* d'après du matériel ancien des Phosphorites du Quercy. A l'époque il restait un doute sur l'âge de ces fossiles, Eocène supérieur ou Oligocène. Rage (voir Crochet *et al.*, 1981) a le premier reconnu leur âge Eocène supérieur. En outre, deux vertèbres provenant du gisement de La Bouffie (Eocène supérieur, niveau standard de Fons 4) sont tout à fait semblables aux vertèbres attribuées à *Eurheloderma* par Hoffstetter (1957) et confirment donc l'âge Eocène supérieur de l'espèce. Mais, en fait, la famille est présente en Europe durant presque tout l'Eocène (observation personnelle), elle franchit même la limite Eocène-Oligocène puisqu'on la retrouve dans les gisements de Roqueprune et de La Plante 2 (niveau standard d'Itardies et de Villebramar, respectivement).

AMPHISBAENIA

AMPHISBAENIDAE GRAY, 1865

On retrouve les restes (dentaires et vertèbres) de ces petits Squamates apodes et de mœurs fouisseuses dans beaucoup de gisements de l'Eocène inférieur et supérieur de l'Ouest européen (Hecht & Hoffstetter, 1962; Rage, 1988; Milner, 1986; Augé, 1990a, b). Par contre, ils n'ont jamais été mentionnés dans l'Eocène moyen du Geiseltal ni dans celui de Messel alors qu'ils sont présents à Lissieu. Les Amphisbaenidae ont peut-être

été absents de l'Europe centrale et des régions voisines durant l'Eocène moyen mais il peut aussi s'agir d'un défaut de conservation du squelette très fragile de ces animaux. Les fossiles décrits sont le plus souvent attribués à la famille des *Amphisbaenidae* et même quelquefois rapprochés du genre *Blanus* actuel (Hecht & Hoffstetter, 1962). Pourtant la monotonie des caractères présentés par ces fossiles de petite taille, par ailleurs peu étudiés, rend leur détermination précise malaisée.

COMPARAISONS AVEC LES FAUNES DES AUTRES CONTINENTS

AFRIQUE

On peut penser que des échanges ont eu lieu entre ce continent et l'Europe. Ils sont probables pour les dinosaures (Buffetaut *et al.*, 1988) au Crétacé supérieur et pour les mammifères près de la limite Crétacé-Tertiaire (Gheerbrant, 1987, 1989). Mais jusqu'ici aucun *Lacertilia* fossile n'a été décrit en Afrique avant le Miocène, ce qui fragilise toute spéculation sur les migrations, antérieures à cette période, entre l'Europe et l'Afrique. Cette ignorance des faunes africaines pourrait cependant changer, puisque des gisements du bassin d'Ouarzazate (Maroc, Paléocène et Eocène) ont livré quelques restes de lézards et d'*Amphisbaenes* qui restent à étudier. Estes (1983b) suppose un passage des *Cordylidae* de l'Afrique vers l'Europe durant l'Eocène. Dans ce cas, ce ne sont pas les formes fossiles qui supportent cette hypothèse, mais la répartition actuelle de la famille, aujourd'hui endémique à l'Afrique et à Madagascar.

ASIE

A ma connaissance, seuls des *Agamidae*, des *Anguidae* (*Glyptosaurinae*) et des *Varanidae* ont été décrits dans l'Eocène et l'Oligocène d'Asie.

Chez les *Agamidae*, le genre *Tinosaurus* est reconnu dans l'Eocène de Mongolie et de régions proches (Bassin de Zaisan) (Gilmore, 1943; Chkhikvadze, 1985) et dans l'Eocène de Chine (Dong, 1965). Il est aussi présent en Amérique du Nord (Estes, 1983a).

Chez les *Varanidae*, le genre *Saniwa* est reconnu dans l'Oligocène d'Asie centrale (Chkhikvadze, 1985); le genre a été défini à partir d'une forme de l'Eocène d'Amérique du Nord.

Les *Glyptosaurinae*, avec les genres *Glyptosaurus* et *Placosaurus* sont aussi communs à l'Asie et l'Amérique du Nord (Estes, 1983a).

Ainsi il apparaît que les taxons communs à l'Asie et à l'Europe, éventuellement révélateurs d'échanges fauniques entre ces deux continents, sont aussi connus en Amérique du Nord. Il ne s'agit certainement pas d'un hasard et cette situation reflète l'état des voies de dispersion entre les trois continents. La liaison entre l'Amérique du

	ASIE	EUROPE	AMERIQUE DU NORD
EOCENE supérieur	<i>Tinosaurus</i> (Ag)	<i>Cadurciguana</i> (Ig)	<i>Tinosaurus</i> (Ag)
EOCENE moyen	<i>Tinosaurus</i> (Ag) <i>Brevidensilacerta</i> (Ag)	<i>Geiseltaliellus</i> (Ig)	<i>Tinosaurus</i> (Ag) <i>Parasauromalus</i> (Ig)
EOCENE inférieur	<i>Tinosaurus</i> (Ag)	<i>Tinosaurus</i> (Ag) <i>Geiseltaliellus</i> (Ig)	<i>Tinosaurus</i> (Ag) <i>Parasauromalus</i> (Ig)
PALEOCENE	<i>Tinosaurus</i> ? (Ag) <i>Agama</i> (Ag)		<i>Swainiguanoïdes</i> (Ig)

Tabl. 2.— Répartition des Agamidae (Ag) et des Iguanidae (Ig) connus en Europe, Amérique du Nord et Asie pendant le Paléocène et l'Eocène. Les dispersions probables ou possibles sont indiquées par des flèches.

Nord et l'Europe durant la première partie du Tertiaire est actuellement bien étudiée et sera examinée plus loin. L'existence d'une liaison entre l'Amérique du Nord et l'Asie par le détroit de Bering (Bering route, selon Simpson, 1947) est aussi bien documentée et d'après Kurtén (1966) les faunes communes à l'Asie et l'Europe ont en fait transité par l'Amérique du Nord. Selon cet auteur et d'autres (Pomerol, 1973; Rage, 1981; Le Loeuff, 1991), il n'y a pas eu d'échanges directs entre l'Europe et l'Asie, ils étaient empêchés par la mer ouralienne (détroit de Turgai) qui a séparé les deux continents pendant le Crétacé supérieur et le début du Tertiaire.

Pourtant Estes (1983b) suppose que deux familles de lézards, les Agamidae et les Gekkonidae, sont passées d'Asie en Europe durant l'Eocène. Renous (1979) envisage aussi le passage de Varanidae du Crétacé supérieur d'Asie (représentés par *Telmasaurus*: GILMORE, 1943 et *Saniwides* BORSUK-BIALYNICKA, 1984) vers l'Europe. Il est certain que la paléogéographie de la mer ouralienne est mal connue et qu'elle a pu s'oblitérer durant les grands épisodes régressifs de la fin du Crétacé. Des membres de la famille des Necrosauridae donnent à ce sujet d'intéressantes indications: le genre *Necrosaurus* est limité à l'Europe. Un Necrosauridé, *Ekshmer bissektensis* NESSOV, 1981 (Nessov, 1988), est décrit dans le Crétacé supérieur d'Asie centrale et des membres de la famille des Necrosauridae sont signalés en Amérique du Nord (Estes, 1983a). Mais on peut douter de l'appartenance de ces derniers à la famille car ils ne présentent pas les ostéodermes caractéristiques du genre *Necrosaurus*. Les Necrosauridae seraient donc limités à l'Asie et l'Europe, si l'on admet que l'espèce décrite par Nessov est bien un Necrosauridé. Chez les Glyptosaurinae, le genre *Placosaurus* est commun, pendant l'Eocène, à l'Europe et à l'Asie. On rencontre un genre différent en Amérique du Nord, *Glyptosaurus*. Ces deux exemples témoigneraient donc d'une liaison entre l'Asie et l'Europe, excluant le continent américain, mais, si cette route a vraiment existé, elle n'a du être ouverte que très ponctuellement. Storch (1986, 1990) a aussi évoqué un passage de l'Asie vers l'Europe à propos des pangolins de l'Eocène de Messel, ainsi que Rage & Saint Girons (1989) à propos de Ranidae.

	ASIE	EUROPE	AMERIQUE DU NORD
EOCENE supérieur		<i>Necrosaurus</i> (Ne) <i>Eurheloderma</i> (He)	<i>Saniwa</i> (Va)
EOCENE moyen		<i>Saniwa</i> (Va) <i>Necrosaurus</i> (Ne) Helodermatidé i.s.* <i>Eosaniwa</i> (Ne)	<i>Saniwa</i> (Va) <i>Parasaniwa?</i> (Ne?)
EOCENE inférieur		<i>Necrosaurus</i> (Ne) <i>Saniwa</i> (Va) Helodermatidé i.s.*	<i>Saniwa</i> (Va) <i>Parasaniwa?</i> (Ne?)
PALEOCENE		<i>Necrosaurus</i> (Ne)	<i>Cf. Eurheloderma?</i> (He) <i>Palaeosaniwa?</i> (Va?) <i>Provaranosaurus</i> (Ne?)
CRETACE supérieur	<i>Parviderma</i> (Ne) <i>Ekshmer</i> (Ne) <i>Telmasaurus</i> (Va) <i>Saniwides</i> (Va) <i>Cherminotus</i> (La)		<i>Paraderma</i> (He) <i>Palaeosaniwa</i> (Va?) <i>Parasaniwa</i> (Ne?)

Tabl. 3.— Répartition des Varanoidea connus en Europe, Amérique du Nord et Asie pendant le Crétacé supérieur, le Paléocène et l'Eocène. Quatre familles sont représentées, les Varanidae (Va), les Necrosauridae (Ne), les Helodermatidae (He) et les Lanthanotidae (La). Helodermatidé i.s.*: Helodermatidé indéterminé.

AMERIQUE DU NORD

Les relations paléogéographiques entre l'Amérique du Nord et l'Europe durant le Paléogène sont maintenant bien connues (McKenna, 1983) et la présence de deux voies d'échanges fermement établie. Le nombre de taxons communs (familles de Lacertilia) à l'Europe et à l'Amérique du Nord est maximum durant l'Eocène inférieur. C'est aussi le cas chez les mammifères (Hartenberger, 1973; West & Dawson, 1978; Godinot, 1982). Les principaux échanges concernant les Lacertilia sont donc intervenus durant cette période. Selon Estes (1983a, b), les Iguanidae (*Geiseltaliellus*), les Helodermatidae (*Eurheloderma*) et les Varanidae (*Saniwa*) européens sont originaires d'Amérique du Nord et la migration a pris place, soit dans le Paléocène supérieur, soit au tout début de l'Eocène puisque deux de ces taxons sont déjà présents à Dormaal alors qu'on ne les trouve pas dans le niveau de Cernay (Paléocène supérieur). Le sens de migration Amérique du Nord-Europe a sans doute été favorisé car les Cordylidae et les Lacertidae, communs en Europe dès le début de l'Eocène, ne passent pas en Amérique du Nord. Les échanges ralentissent après l'Eocène inférieur et on peut considérer, d'après l'évolution des mammifères et des lézards, que l'Europe a été relativement isolée des autres

	ASIE	EUROPE	AMERIQUE DU NORD
EOCENE supérieur	<i>Placosaurus</i> (Gl)	Cf. <i>Ophisaurus</i> (An) Cf. <i>Anguis</i> (An) Cf. <i>Pseudopus</i> (An) <i>Xestops</i> (Gl) <i>Placosaurus</i> (Gl)	<i>Helodermoides</i> (Gl) <i>Glyptosaurus</i> (Gl)
EOCENE moyen		<i>Ophisaurus</i> (An) <i>Ophisauriscus</i> (An) Cf. <i>Anguis</i> (An) <i>Xestops</i> (Gl) <i>Placosaurus</i> (Gl)	<i>Paraglyptosaurus</i> (Gl) <i>Glyptosaurus</i> (Gl) <i>Xestops</i> (Gl) <i>Melanosaurus</i> (Gl)
EOCENE inférieur		Cf. <i>Ophisaurus</i> (An) Cf. <i>Anguis</i> (An) <i>Placosaurus</i> (Gl) <i>Melanosaurus?</i> (Gl)	<i>Glyptosaurus</i> (Gl) <i>Eoglyptosaurus</i> (Gl) <i>Paraglyptosaurus</i> (Gl) <i>Arpadosaurus</i> (Gl) <i>Melanosaurus</i> (Gl)
PALEOCENE		Glyptosauriné i.s.*	<i>Proxestops</i> (Gl) <i>Odaxosaurus</i> (Gl) <i>Machaerosaurus</i> (An)

Tabl. 4.— Répartition des Anguidae connus en Europe, Amérique du Nord et Asie pendant le Paléocène et l'Eocène. Deux sous-familles sont représentées, les Anguinae (An) et les Glyptosaurinae (Gl). Glyptosauriné i.s.*: Glyptosauriné indéterminé.

continents, au moins pendant l'Eocène supérieur. Ceci correspond à la séparation du continent européen de l'Amérique du Nord vers -50 millions d'années selon Hoch, 1983 et donc à l'ouverture de l'Atlantique Nord, alors que la mer ouralienne séparait toujours l'Asie de l'Europe.

Pourtant l'Iguanidé *Cadurciguana hoffstetteri* Augé, 1987a, reconnu dans l'Eocène supérieur du Quercy, est proche d'une forme nord-américaine actuelle, *Sceloporus*. Il est donc probable que cette espèce soit aussi venue d'Amérique du Nord, mais pas avant l'Eocène moyen ou même l'Eocène supérieur. Ce passage témoigne donc d'une certaine pérennité des liaisons entre l'Amérique du Nord et l'Europe, en accord avec McKenna (1983) qui pense que l'une des routes d'échanges a fonctionné jusque l'Oligocène inférieur, voire le Miocène selon Tarling (1982).

Les Iguanidae montrent aussi, avec d'autres taxons (Rage, 1978b; Antunes, 1975; Buffetaut, 1980) les rapports entre les herpétofaunes européennes et celles d'Amérique du Sud. Deux voies sont envisagées: un relais par l'Amérique du Nord, grâce à l'établissement d'une connexion entre les deux Amériques à la fin du Crétacé (Rage, 1978b; Buffetaut, 1980), ou de façon plus hypothétique, d'une voie passant par l'Afrique (Rage, 1981; Gheerbrant, 1987) ce qui impose une traversée, problématique, de l'Atlantique Sud déjà largement ouvert.

En résumé, les échanges entre les faunes de lézards européens et nord-américains ont connu un maximum durant l'Eocène inférieur, puis, sans se tarir complètement, ont décliné jusqu'à la limite Eocène-Oligocène. Quelques rares espèces de l'Eocène d'Europe semblent témoigner de rapports entre ce continent et l'Asie, alors que des relations avec l'Afrique peuvent être soupçonnées, mais seule une meilleure connaissance des faunes de ce dernier continent pourra éclaircir ce point.

LE DYNAMISME DES FAUNES DE LACERTILIA DANS L'EUROPE EOCENE

On vient de voir que les échanges entre l'Europe et les autres continents ont pris place essentiellement au cours de l'Eocène inférieur. Ils se réduisent considérablement ensuite et les Lacertilia évoluent alors en milieu presque fermé (endémisme) jusque la fin de l'Eocène. Seules deux familles de lézards disparaissent d'Europe durant la période: les Agamidae, à la fin de l'Eocène inférieur, et les Varanidae, au début de l'Eocène supérieur. Les autres taxons des Lacertilia et des Amphisbaenia font preuve d'une grande stabilité pendant toute la période (tableaux 5 et 6). Cette stabilité est même perceptible au niveau des genres: *Plesiolacerta* (Lacertidae), *Placosaurus* (Anguidae), *Necrosaurus* (Necrosauridae) et de façon plus problématique *Anguis* (Anguidae) et *Blanus* (Amphisbaenidae), sont présents, ou ont été signalés (Hecht & Hoffstetter, 1962; Augé, 1990a) dès le premier niveau de l'Eocène européen (Dormaal) et se retrouvent toujours dans le dernier niveau, celui d'Escamps. Cet état contraste avec les changements importants relevés parmi les mammifères européens chez lesquels de nombreux groupes s'éteignent avant la fin de l'Eocène (Hartenberger, 1987). Huit ordres

	Dormaal	Avenay Grauves	Geiseltal 1-2-3 Egerkingen	Robiac La Livinière	Fons 4	La Débruge	Escamps
IGUANIDAE		—————	—————	—————	—————	—————	—————
AGAMIDAE	—————	—————					
GEKKONIDAE		—————		—————	—————	—————	—————
LACERTIDAE	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————
CORDYLIDAE			— — — —	—————			
ANGUIDAE							
GLYPTOSAURINAE	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————
ANGUINAE	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————
NECROSAURIDAE	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————
VARANIDAE	—————	—————	— — — —	—————			
HELODERMATIDAE	—————	—————	—————	—————	—————	— — — —	—————
AMPHISBAENIDAE	—————	—————	—————	—————	—————	—————	—————

Tabl. 5.— Répartition stratigraphique des familles de Lacertilia et d'Amphisbaenia en Europe pendant l'Eocène.

de mammifères disparaissent d'Europe au cours de l'Eocène si l'on y inclut les primates qui s'éteignent dans ce territoire près de la limite Eocène-Oligocène, mais dont le déclin est amorcé à partir du niveau standard de Fons 4 (Eocène supérieur). Il est juste de signaler que certains ordres (Xenarthes et Pholidotes par exemple) n'ont fait qu'une brève apparition dans l'Eocène européen. Pour d'autres (Créodontes, Carnivores), l'Eocène supérieur est une période de déclin marqué. Même si les extinctions qui surviennent près de la limite Eocène-Oligocène (La Grande Coupure) sont beaucoup plus importantes que celles qui les ont précédées au cours de l'Eocène, on peut toujours souscrire à l'opinion de Hartenberger (1983) qui a écrit que les faunes de mammifères de l'Eocène supérieur étaient appauvries et moins diverses qu'auparavant. On ne peut en dire autant des faunes de lézards qui, au contraire, semblent plus diversifiées, comme l'ensemble des herpétofaunes (Rage, 1984). Le déclin des faunes de mammifères durant l'Eocène peut être lié à deux phénomènes: d'une part à une perturbation climatique qui entraîne à la fois un refroidissement et une diminution de la pluviosité (on trouvera un résumé et une bibliographie concernant ces phénomènes dans Schuler, 1988), d'autre part, à l'isolement de l'Europe à partir de l'Eocène moyen et à l'endémisme de ses faunes. Quelle a été l'influence de ces deux événements sur les faunes de Lacertilia?

EFFETS DE L'ENDEMISME

On sait, après les travaux de McArthur & Wilson (1967), que la réduction des dimensions d'un territoire entraîne une perte du nombre de familles et d'espèces résidant sur ce territoire, les extinctions devenant plus nombreuses que les immigrations. Mais ces extinctions ne frappent pas uniformément tous les taxons et Diamond (1984) écrit que, dans ce contexte, les lézards sont beaucoup moins exposés aux extinctions que les oiseaux ou les mammifères. Selon Wilcox (1980, 1983), sur un territoire insulaire, les oiseaux s'éteignent dix fois plus vite que les lézards. Ces constatations ont été faites à partir des extinctions post-pléistocènes des faunes de lézards des îles du Golfe de Californie. Un autre exemple, pris dans la même région, la péninsule de Basse Californie, renforce ces observations (Seib, 1980). Alors que le nombre d'espèces de rongeurs hétéromyidés décline de 12 à 2 quand on se déplace du Nord vers le Sud de la péninsule, le nombre de lézards reste le même (18) et celui des serpents augmente (de 16 à 20). De ces constatations, on peut retenir qu'elles recourent celles effectuées sur les faunes fossiles de l'Eocène supérieur européen, bien que les territoires étudiés aient des dimensions différentes.

EFFETS DU CLIMAT

La prospérité des herpétofaunes en général et des Lacertilia en particulier dans un contexte de dégradation climatique est beaucoup plus surprenante. Les reptiles actuels ne supportent guère les climats froids ou à hiver rigoureux: pour preuve l'absence de reptiles dans les très hautes latitudes actuelles, la diminution régulière de leur diversité lorsque l'on s'élève en altitude et en latitude et enfin la présence des grands reptiles actuels (crocodiles, tortues, serpents de grande taille) dans les seules régions tropicales ou équatoriales. En raison de cette sensibilité à la température, les reptiles sont

considérés comme d'excellents indicateurs paléoclimatiques. La stricte application de ce principe aux faunes de Lacertilia de l'Eocène supérieur européen conduirait à mettre en doute la dégradation climatique fini-éocène. Par contre, la crise profonde et abrupte que traversent ces mêmes herpétofaunes pendant le passage Eocène-Oligocène (Grande Coupure, Rage, 1984; Augé, 1986) amènerait à penser que la dégradation climatique a été brusque et qu'elle ne s'est manifestée qu'au moment de la Grande Coupure ce que Legendre (1987) a déjà supposé d'après l'étude des mammifères.

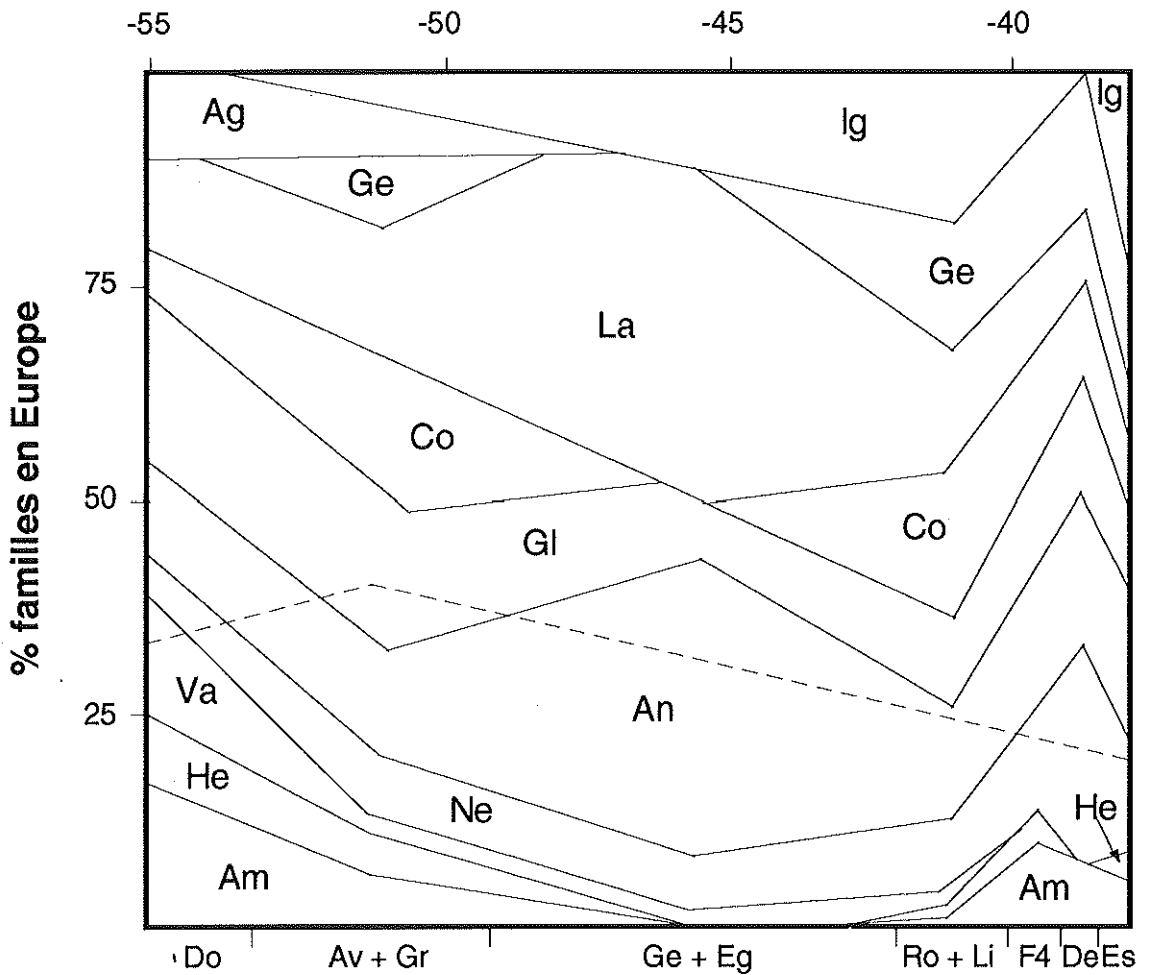
Mais il est sans doute trop simple de poser le problème dans ces termes car il faut se rappeler que les herpétofaunes désignées comme celles de l'Eocène supérieur européen sont connues surtout d'après les localités des Phosphorites du Quercy, or quelques études paléoclimatiques montrent que le Massif Central jouissait d'un climat plus chaud et plus humide que le reste de l'Europe (Gorin, 1974; Ducasse & Peypouquet, 1986). Dès lors, la région correspondant aux gisements du Quercy a-t-elle joué le rôle d'un territoire refuge? Les faunes d'autres régions moins favorisées de l'Europe seraient venues s'y concentrer, mais il est aussi probable qu'il y ait eu contraction du territoire, seul le Quercy gardant l'ensemble de ses faunes.

Plus fondamentalement, la simple corrélation refroidissement climatique = appauvrissement ou disparition des reptiles est certainement à considérer avec précaution. Toutes les données biogéographiques actuelles confirment cette équation (Pianka, 1977). Par contre l'histoire des reptiles, et notamment celle des lézards durant les glaciations du Quaternaire, laisse une impression beaucoup plus ambiguë. La sensibilité attendue des reptiles aux effets d'un refroidissement devrait mener à l'appauvrissement de leurs faunes et à l'extinction d'un certain nombre d'espèces, ceci à l'échelle d'un continent comme à l'échelle d'un gisement. Or, en règle générale, ce n'est pas ce qui est constaté.

Les herpétofaunes du Pliocène et du Quaternaire de l'Europe de l'Ouest, étudiées par Bailon (1991), montrent que les faunes actuelles sont appauvries comparées aux faunes de reptiles du Pliocène. Cependant, on ne relève que l'extinction d'un seul lézard, *Pseudopus cf. panonicus*, durant cette période. Quant aux autres genres ou espèces, ils prospèrent toujours actuellement dans des régions plus méridionales.

Les faits les plus troublants sont enregistrés en Amérique du Nord: lors des glaciations du Pléistocène, très peu d'espèces s'éteignent parmi les herpétofaunes des USA (Lundelius *et al.*, 1983) alors qu'elles ont vu la disparition d'à peu près 35% des mammifères (Kurtén & Anderson, 1980). Les choses ne sont pas plus claires à l'échelle des gisements et le recensement des herpétofaunes fossiles en Virginie (Holman, 1986) a fait mettre en doute la sévérité du refroidissement dans cette région et Holman a pu écrire que les amphibiens et les reptiles ont admirablement résisté à des conditions, qui, en revanche, ont amené l'extinction de nombreux mammifères.

On est alors en droit de se demander quelles sortes d'avantages possèdent les reptiles sur les mammifères? Le sujet a déjà été traité par Pough (1980) qui a recensé les atouts des ectothermes vis à vis des endothermes. Les premiers paraissent particulièrement bien adaptés à des situations impliquant des restrictions de nourriture et d'eau. Or une perturbation climatique entraîne souvent des modifications dans la disponibilité de ces deux ressources et ce sont les animaux qui résistent le mieux aux restrictions, voire à une disette provisoire, qui seront avantagés. Un exemple frappant



Tabl. 6.— Importance relative des différentes familles de Lacertilia et des Amphisbaenia durant l'Eocène en Europe.

L'origine des variations dans la composition des faunes suivant les niveaux standard doit être avant tout recherchée dans l'inégale répartition des gisements et les aléas de la documentation fossile à notre disposition (voir introduction). Cependant la superfamille des Varanoïdes appelle un commentaire. Les Varanidae disparaissent après le niveau de Robiac et, d'après ce tableau, les Helodermatidae déclinent durant l'Eocène. Pendant ce temps les Necrosauridae semblent en expansion. Il est tentant de relier ces phénomènes: déclin des Helodermes et disparition des Varanidae d'une part et expansion des Necrosauridae d'autre part. Tous ces lézards, comme les Varans actuels, devaient être des prédateurs actifs et il n'est pas impossible que ces trois familles aient été en compétition dans l'Europe éocène.

Les pointillés figurent le rapport (exprimé en pourcentage) de familles communes à l'Amérique du Nord et à l'Europe sur le nombre total de familles.

Ag: Agamidae; Ig: Iguanidae; Ge: Gekkonidae; La: Lacertidae; Co: Cordylidae; Gl: Glyptosaurinae; An: Anguinae; Ne: Necrosauridae; Va: Varanidae; He: Helodermatidae; Am: Amphisbaenidae.

Niveaux standard: Do: Dormaal; Av + Gr: Avenay et Grauves; Ge + Eg: niveaux du Geiseltal et de Egerkingen; Ro + Li: Robiac et La Livinière; F4: Fons 4; De: La Débruge; Es: Escamps.

est fourni par le Gekkonidé *Coleonyx v. variegatus*, qui peut, étant nourri pendant quatre jours seulement, supporter ensuite neuf mois de jeûne (Bustard, 1967). Le métabolisme plus bas des reptiles les rend moins exigeants en aliments et aussi en eau que les mammifères et donc mieux à même de supporter les périodes de modification ou de raréfaction de la nourriture qui accompagnent les changements de la biosphère, en premier lieu les modifications climatiques mais peut être aussi la réduction de la surface d'un territoire. Diamond (1984) attribue d'ailleurs les taux d'extinction moins élevés des lézards par rapport aux mammifères sur les îles au métabolisme plus bas des premiers. D'autres observations concernant les mammifères euthériens et les marsupiaux vont dans le même sens: les euthériens dont les ressources en nourriture sont sujettes à d'importantes variations saisonnières ont un métabolisme plus bas que ceux qui bénéficient d'un approvisionnement plus constant (McNab, 1978, 1980, 1983). Les mêmes remarques prévalent pour les marsupiaux.

Lors d'un refroidissement climatique, deux paramètres agissent dans des directions opposées et affectent les faunes de mammifères et de reptiles. Les mammifères supportent certainement mieux les effets directs de la baisse des températures sur leur métabolisme, puisqu'ils peuvent rester actifs même dans ces conditions, alors que les reptiles doivent cesser leur activité et sont donc incapables de trouver leur subsistance et de réagir aux menaces extérieures. Mais le maintien d'un métabolisme élevé à basse température se paye par une dépense énergétique importante, d'autant plus importante qu'il y a en même temps raréfaction des ressources et que l'animal devra consacrer plus d'énergie pour les obtenir. Dans ce cas, maintenir une faible dépense énergétique, comme le font les reptiles, peut être la réponse adéquate, et c'est d'ailleurs celle qu'un certain nombre de mammifères des régions froides, les hibernants, ont adoptée. Sans compter que dans les périodes glaciaires, une troisième donnée entre en jeu: la restriction des dimensions du territoire provoquée par l'extension des glaces. Or, on l'a vu, dans le cas des territoires insulaires, ce sont les reptiles qui supportent le mieux les nouvelles conditions.

CONCLUSION

Ce bilan, malgré l'insuffisance et les lacunes du registre fossile, laisse apparaître la richesse des faunes de Lacertilia pendant l'Eocène européen. Huit familles de lézards ont peuplé l'Europe de l'Ouest durant tout l'Eocène, alors que l'Europe actuelle n'abrite plus que six familles de lézards, dont deux (Agamidae et Chamaeleonidae) n'occupent plus que des aires très restreintes.

Les faunes de Lacertilia sont aussi très stables pendant l'Eocène européen, alors qu'à l'Eocène supérieur les mammifères connaissent d'importantes perturbations. Aux différences d'échelles près, les mêmes considérations s'appliquent au Pléistocène d'Amérique du Nord. Bien qu'elles contrarient certaines idées reçues au sujet des reptiles et des lézards en particulier, ces observations montrent que, aussi bien à l'échelle d'un continent que d'une association de gisements, une dégradation climatique peut perturber plus durablement les mammifères que les reptiles. Le métabolisme plus

bas de ces derniers leur offre, dans des conditions écologiques perturbées, un avantage par rapport aux premiers. Cela ne signifie pas que les faunes de Lacertilia soient à l'abri de tout bouleversement. Leur comportement pendant le passage Eocène-Oligocène en témoigne et cet événement prend encore plus de relief quand on le considère dans la perspective globale de l'Eocène.

Dès lors, il devient indispensable d'intégrer l'histoire des herpétofaunes à celle des autres vertébrés terrestres, les études n'ayant concerné jusqu'ici qu'à peu près uniquement les mammifères. La compréhension des événements qui ont affecté ces faunes y gagnera, bien entendu, mais l'évolution des herpétofaunes pendant l'Eocène et d'autres périodes peut aussi servir de test aux hypothèses déjà présentées et qui se fondent surtout sur les mammifères.

REMERCIEMENTS

Ma gratitude va à M. J.-C. Rage qui a bien voulu relire et apporter d'utiles commentaires au manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ANTUNES, M.T., 1975. — *Iberosuchus*, crocodile Sebecosuchien nouveau, l'Eocène ibérique au nord de la Chaîne centrale et l'origine du canyon de Nazaré. *Communication Serv. géol. Portugal*, 59: 285-330.
- AUGÉ, M., 1986. — Les Lacertiliens (Reptilia, Squamata) de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène européens. Thèse 3^e cycle, Paris: 1-218.
- AUGÉ, M., 1987a. — Confirmation de la présence d'Iguanidae (Reptilia, Lacertilia) dans l'Eocène européen. *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 305: 633-636.
- AUGÉ, M., 1987b. — Les Cordylidae (Reptilia, Lacertilia) de l'Eocène français. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 9, C, 2: 181-196.
- AUGÉ, M., 1990a. — La faune de Lézards et d'Amphisbaenes (Reptilia, Squamata) du gisement de Dormaal (Belgique, Eocène inférieur). *Bull. Inst. royal Sci. nat. Belgique*, Sci. Terre, 60: 161-173.
- AUGÉ, M., 1990b. — La faune de Lézards et d'Amphisbaenes de l'Eocène inférieur de Condé-en-Brie (France). *Bull. mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 12 (2): 111-141.
- BAILON, S., 1991. — Amphibiens et Reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 7, 499 p.
- BORSUK-BIALYNICKA, M., 1984. — Anguimorphans and related lizards from the late Cretaceous of the Gobi desert, Mongolia. Results of the Polish-Mongolian paleontological expeditions, part. X. *Palaeontologia Polonica*, 46: 5-105.
- BUFFETAUT, E., 1980. — Histoire biogéographique des Sebecosuchia (Crocodylia, Mesosuchia), un essai d'interprétation. *Ann. Paleontol.*, (Vert.), 66: 1-18.
- BUFFETAUT, E., MECHIN, P. & MECHIN-SALENY, A., 1988. — Un dinosaure théropode d'affinités gondwaniennes dans le Crétacé supérieur de Provence. *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 306: 153-158.
- BUSTARD, H.R., 1967. — Gekkonid lizards adapt fat storage to desert environments. *Science*, 158: 1197-1198.

- CHKHIKVADZE, V.M., 1985. — Preliminary results of studies on tertiary Amphibians and Squamate Reptiles of the Zaisan Basin. *Voprosy gerpetologii*, 6th all-soviet herpetological conference, Tashkent: 234-235.
- CROCHET, J.Y., HARTENBERGER, J.L., RAGE, J.C., REMY, J.A., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., 1981. — Les nouvelles faunes de Vertébrés antérieures à la Grande Coupure découvertes dans les Phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 3 (3): 245-266.
- DIAMOND, J.M., 1984. — "Normal" extinctions of isolated populations. *In*: M.H. NITCKI (Ed.), *Extinctions*: 191-246. University of Chicago Press.
- DOLLO, L., 1923. — *Saniwa orsmaelensis*, Varanidé nouveau du landénien supérieur d'Orsmael (Brabant). *Bull. Soc. belge Géol.*, 33: 76-82.
- DONG, Z., 1965. — A new species of *Tinosaurus* from Lushih, Honan. *Vert. Palastatica*, 9: 79-82.
- DUCASSE, O. & PEYPOUQUET, J.P., 1986. — Ostracods at the Eocene-Oligocene boundary in the Aquitaine Basin, Stratigraphy, Phylogeny, Paleoenvironments. *In*: C. POMEROL & I. PREMOLI-SILVA (Eds.), *Terminal Eocene Events*: 265-272. Elsevier.
- ESTES, R., 1983a. — Sauria terrestria, Amphisbaenia. *In*: O. KÜHN & P. WELLNHOFER (Eds.), *Handbuch der Paläoherpetologie*. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 249 p.
- ESTES, R., 1983b. — The fossil record and early distribution of lizards. *In*: *Advances in Herpetology and evolutionary Biology; Essays in honor of E.E. WILLIAMS*. Museum of comparative Zoology, Harvard University: 1-33.
- FILHOL, H., 1873. — Sur les Vertébrés fossiles trouvés dans les dépôts de phosphate de chaux du Quercy. *Bull. Soc. Philom.*, Paris, 10: 85-89.
- GHEERBRANT, E., 1987. — Les vertébrés continentaux de l'Adrar Mgorn (Maroc, Paléocène); une dispersion de mammifères transéthysienne aux environs de la limite Mésozoïque/Cénozoïque? *Geodynamica Acta*, 1, 4-5: 233-246.
- GHEERBRANT, E., 1989. — Les mammifères paléocènes du bassin d'Ouarzazate (Maroc): étude systématique, phylogénique, paléécologique et paléobiogéographique des plus anciens placentaires d'Afrique. *Mémoires des Sciences de la Terre de l'Université Pierre et Marie Curie*, 471 p.
- GILMORE, C., 1943. — Fossil lizards of Mongolia. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 81: 361-384.
- GODINOT, M., 1982. — Aspects nouveaux des échanges entre les faunes mammaliennes d'Europe et d'Amérique du Nord à la base de l'Eocène. *Géobios*, Mém. spéc. 6: 403-412.
- GORIN, G., 1974. — Etude palynostratigraphique des sédiments paléogènes de la Grande Limagne (Massif-Central, France) avec applications de la stratigraphie et de l'informatique. Thèse Doc. Etat, Univ. Genève, 314 p.
- HARTENBERGER, J.L., 1973. — Les rongeurs de l'Eocène d'Europe, leur évolution dans le cadre biogéographique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 142 (C): 49-70.
- HARTENBERGER, J.L., 1983. — La Grande Coupure. *Pour la Science*, 67: 26-38.
- HARTENBERGER, J.L., 1987. — Modalités des extinctions et apparitions chez les mammifères du Paléogène d'Europe. *Mém. Soc. géol. France*, N.S., 150: 133-143.
- HAUBOLD, H., 1977. — Zur Kenntnis der Sauria (Lacertilia) aus dem Eozän des Geiseltals. *In*: H. MATTHES & B. THALER (Eds.), *Eozäne Wirbeltiere des Geiseltals*. *Wiss. Beitr. Martin-Luther Univ.*, Halle 1977/2(P5): 107-112.
- HECHT, M. & HOFFSTETTER, R., 1962. — Note préliminaire sur les amphibiens et les squamates du Landénien supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg.* 38: 1-30.
- HOCH, E., 1983. — Fossil evidence of early tertiary North Atlantic events viewed in European context. *In*: M.H.P. BOTT, S. SAXOV, M. TALWANI & J. THIEDE (Eds.), *Structure and development of the Greenland-Scotland ridge*: 401-415. Plenum Press, New York.

- HOFFSTETTER, R., 1942a. — Sur les restes de Sauria du Nummulitique européen rapportés à la famille des Iguanidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 14: 233-240.
- HOFFSTETTER, R., 1942b. — Sur la présence d'Amphisbaenidae dans les gisements tertiaires français. *C. R. Soc. géol. France*: 24-25.
- HOFFSTETTER, R., 1943. — Varanidae et Necrosauridae fossiles. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 15: 134-141.
- HOFFSTETTER, R., 1944. — Sur les Scincidae fossiles. I. Formes européennes et nord-américaines. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 16: 547-553.
- HOFFSTETTER, R., 1946a. — Sur les Gekkonidae fossiles. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 18: 195-203.
- HOFFSTETTER, R., 1946b. — A propos de deux fossiles des Phosphorites du Quercy, *Enigmatosaurus bottii* (G. de STEFANO 1903) et *Amphignathodon* sp. (J. PIVETEAU 1927). *Bull. Soc. géol. France*, 15: 167-169.
- HOFFSTETTER, R., 1954. — Présence d'un Saurien Helodermatidé dans la faune fossile des Phosphorites du Quercy. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 239: 1826-1827.
- HOFFSTETTER, R., 1955. — Squamates de type moderne. In: J. PIVETEAU (Ed.), *Traité de Paléontologie*, 5: 606-662.
- HOFFSTETTER, R., 1957. — Un Saurien Helodermatidé (*Eurheloderma gallicum* nov. gen. et sp.) dans la faune fossile des Phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. géol. France*, 7: 775-786.
- HOFFSTETTER, R., 1962. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. *Coll. Intern. C.N.R.S.*, 104: 243-279.
- HOLMAN, J.A., 1986. — The known herpetofauna of the late Quaternary of Virginia poses a dilemma. In: J.N. McDONALD & S.O. BIRD (Eds.), *The Quaternary of Virginia, a symposium volume. Virginia division of mineral resources publication*, 75: 36-42.
- KLEMBARA, J., 1979. — Neue Funde der Gattungen *Ophisaurus* und *Anguis* (Squamata, Reptilia) aus dem Untermiozän Westböhmens (CSSR). *Vestník Ustredneho ustavu geologickheho*, 54: 163-169.
- KLEMBARA, J., 1981. — Beitrag zur Kenntnis des Subfamilie Anguinae (Reptilia, Anguidae). *Acta Universitatis Carolinae, Geologica*, 2: 121-168.
- KÜHN, O., 1940a. — Die Placosauriden und Anguiden aus dem mittleren Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina*, 8: 461-486.
- KÜHN, O., 1940b. — Crocodilier und Squamatenreste aus dem oberen Paläozän von Wahlbeck. *Zentralbl. Min. Geol. Pal.*, Abt. B: 21-25.
- KÜHN, O., 1944. — Weitere Lacertilier, insbesondere Iguaniden aus dem Eozän des Geiseltales. *Paläontol. Z.*, 23: 360-366.
- KURTÉN, B., 1966. — Holartic land conexions in the early Tertiary. *Commentationes Biologicae, Societas Scientiarum Fennica*, 29(5): 1-5.
- KURTÉN, B. & ANDERSON, E., 1980. — *Pleistocene Mammals of North America*. Columbia University Press, New York.
- LEGENDRE, S., 1987. — Les communautés de mammifères d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur à l'Oligocène: structures et milieux. *Münchener geowiss. Abh.*, (A), 10: 301-312.
- LE LOEUFF, J., 1991. — The Campano-Maastrichtian vertebrate faunas from southern Europe and their relationships with other faunas in the world; paleobiogeographical implications. *Cretaceous research*, 12: 93-114.
- LUNDELIUS, E.L., GRAHAM, R.W., ANDERSON, E., GUILDAY, J., HOLMAN, J.A., STEADMAN, D.W. & WEBB, S.D., 1983. — Terrestrial vertebrate faunas. In: S.C. PORTER (Ed.), *Late-Quaternary environments of the United States; The late Pleistocene*: 311-353. Univ. Minnesota Press,

Minneapolis.

- LYDEKKER, R., 1888. — Catalogue of fossil Reptiles and Amphibians in the British Museum, London: 291-292.
- McARTHUR, R.H. & WILSON, E.O., 1967. — The theory of island biogeography. Princeton University Press, 203 p.
- McKENNA, M.C., 1983. — Cenozoic paleogeography of North Atlantic land bridges. In: M.H.P. BOTT, S. SAXOV, M. TALWANI & J. THIEDE (Eds.), Structure and development of the Greenland-Scotland ridge: 351-399. Plenum Press, New York.
- McNAB, B.K., 1978. — The comparative energetics of neotropical Marsupials. *J. comp. Physiol.*, 125: 115-128.
- McNAB, B.K., 1980. — Food habits, energetics and the population biology of mammals. *Amer. Nat.*, 116: 106-124.
- McNAB, B.K., 1983. — Energetics, body size, and the limits to endothermy. *J. Zool.*, 199: 1-29.
- MESZOELY, C. & HAUBOLD, H., 1975. — The status of the middle Eocene Geiselthal limbless anguid lizards. *Copeia*, 1975 (1): 36-43.
- MESZOELY, C., ESTES, R. & HAUBOLD, H., 1978. — Eocene anguid lizards from Europe and a revision of the genus *Xestops*. *Herpetologica*, 34: 156-166.
- MESZOELY, C. & FORD, R., 1976. — Eocene glass-lizard *Ophisaurus* (Anguidae) from the British Islands. *Copeia*, 1976 (2): 407-408.
- MILNER, A.C., 1986. — Amphibians and Squamates from the Paleogene of England. In: Z. ROCEK (Ed.), Studies in Herpetology: 685-688. Prague.
- MILNER, A.C., MILNER, A.R. & ESTES, R., 1982. — Amphibians and Squamates from the upper Eocene of Hordle cliff, Hampshire. A preliminary report. *Tertiary Res.*, 4 (4): 149-154.
- NESSOV, L.A., 1988. — Late Mesozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia. *Acta Zool. Cracov.*, 31 (14): 475-486.
- NÖTH, L., 1940. — *Eolacerta robusta* n. g. n. sp., ein Lacertilier aus dem mittleren Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina*, 8: 439-460.
- PIANKA, E.R., 1977. — Reptilian species diversity. In: C. GANS (Ed.), Biology of the Reptilia, Vol. 7, Ecology and Behaviour A: 1-34. Academic Press, London.
- POMEROL, C., 1973. — Stratigraphie et Paléogéographie, Ere cénozoïque. Doin, Paris, 269 p.
- POUGH, F.H., 1980. — The advantages of ectothermy for tetrapods. *Amer. Nat.*, 115 (1): 92-112.
- RAGE, J.C., 1978a. — La poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du ludien supérieur: Squamates. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 8: 167-326.
- RAGE, J.C., 1978b. — Une connexion continentale entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur? L'exemple des vertébrés continentaux. *C. R. Soc. géol. France*, (6): 281-285.
- RAGE, J.C., 1981. — Les continents péri-atlantiques au Crétacé supérieur: migrations de faunes continentales et problèmes paléogéographiques. *Cretaceous Res.*, 2: 65-84.
- RAGE, J.C., 1984. — La "Grande Coupure" éocène-oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles): problèmes du synchronisme des événements paléobiogéographiques. *Bull. Soc. géol. France*, 26: 1251-1257.
- RAGE, J.C., 1988. — Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène supérieur. I – Amphibiens et Reptiles. *Palaeontographica*, (A), 205: 3-27.
- RAGE, J.C. & FORD, R., 1980. — Amphibians and Squamates from the Upper Eocene of the Isle of Wight. *Tertiary Res.*, 3 (2): 47-60.

- RAGE, J.C. & SAINT GIRONS, H., 1989. — Données biogéographiques: mise en place de la faune et facteurs actuels de la répartition. In: Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France: 29-32. Société herpétologique de France (Ed.).
- RENOUS, S., 1979. — Application des principes de la cladistique à la phylogénèse et la biogéographie des Lacertiliens. *Gegenbaurs Morph. Jahrb.*, Leipzig, 125, 3, 5: 376-432.
- RIEPEL, O., 1980. — Ein Lacertilier aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt. *Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Dtl.*, 39: 57-69
- RUSSELL, D.E., BONDE, N., BONE, E., BROIN, F. de, BRUNET, M., BUFFETAUT, E., CORDY, J.M., CROCHET, J.Y., DINEUR, H., ESTES, R., GINSBURG, L., GODINOT, M., GROESSENS, M.C., GIGASE, P., HARRISON, J.O., HARTENBERGER, J.L., HOCH, E., HOOKER, J.J., INSOLE, A.N., LANGE-BADRÉ, B., LOUIS, P., MOODY, R., RAGE, J.C., REMY, J.A., ROTHAUSEN, K., SIGÉ, B., SIGOGNEAU-RUSSELL, D., SPRINGHORN, R., SUDRE, J., TOBIEN, H., VIANEY-LIAUD, M., VINKEN, R. & WALKER, C.A., 1982. — Tetrapods of the northwest european tertiary basin. *Geol. Jb.*, 60: 5-74.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed.), 1987. — International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene, Mainz, February 18-21, 1987. *Münchener Geowiss. Abh.*, (A), 10: 1-312.
- SCHULER, M., 1988. — Environnements et Paléoclimats paléogènes. Thèse, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 383 p.
- SEIB, R.L., 1980. — Baja California: a peninsula for Rodents but not for Reptiles. *Amer. Nat.* 115: 613-620.
- SIMPSON, G.G., 1947. — Holarctic mammalian faunas and continental relationships during the Cenozoic. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 58: 613-688.
- STORCH, G., 1986. — Die Säuger von Messel: Wurzeln auf vielen Kontinenten. *Spektrum Wiss.*, 6: 48-65.
- STORCH, G., 1990. — The Eocene mammalian fauna from Messel. A paleobiogeographical jigsaw puzzle. In: G. PETERS & R. HUTTERER (Eds.), *Vertebrates in the Tropics*: 23-32. Museum Alexander Koenig, Bonn.
- STRITZKE, R., 1983. — *Saniwa feisti* n. sp. Ein Varanide (Lacertilia, Reptilia) aus dem Mittel-Eozän von Messel bei Darmstadt. *Senckenbergiana Lethaea*, 64: 497-508.
- TARLING, D.H., 1982. — Land Bridge and plate tectonics. *Géobios, Mém. spéc.* 6: 361-374.
- WEST, R.M. & DAWSON, M.R., 1978. — Vertebrate paleontology and the Cenozoic history of the North Atlantic region. *Polarforschung*, 48 (1/2): 103-119.
- WILCOX, B.A., 1980. — Insular ecology and conservation. In: M.E. SOULE & B.A. WILCOX (Eds.), *Conservation Biology*: 95-118. Sinauer, Sunderland.
- WILCOX, B.A., 1983. — Comparative island biogeography of the Gulf of California. University of California Press, Berkeley.