

La faune de Lacertilia (Reptilia, Squamata) de l'Éocène inférieur de Prémontré (Bassin de Paris, France)

Marc AUGÉ

Département Histoire de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle,
8 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
Axuxgex@aol.com

Augé M. 2003. — La faune de Lacertilia (Reptilia, Squamata) de l'Éocène inférieur de Prémontré (Bassin de Paris, France). *Geodiversitas* 25 (3) : 539-574.

RÉSUMÉ

Le gisement de Prémontré (Éocène inférieur, Yprésien, MP10) a fourni un important assemblage de Lacertilia. Une dizaine de taxons de rang familial ou subfamilial sont représentés : Iguanidae*, Agamidae*, Gekkonidae, Lacertidae, Scincidae, Anguidae (Anguinae et Glyptosaurinae) et Platynota (Platynota indet. et ? Helodermatidae indet.), sans compter les Amphisbaenidae. En outre, quelques dentaires pourraient appartenir aux Cordylidae. Deux genres et espèces nouveaux sont décrits, le gekkonidé *Laonogekko lefevrei* n. gen, n. sp. et le scincidé *Axonoscincus sabatieri* n. gen., n. sp. Le maxillaire de *Laonogekko lefevrei* n. gen., n. sp. porte un sillon allongé sur la partie dorsale du processus nasal. *Axonoscincus sabatieri* n. gen., n. sp. a une dentition homodonte, avec des bases dentaires nettement élargies. Cette faune de lézards est très proche de celles reconnues dans deux gisements plus anciens de l'Éocène inférieur européen, Dormaal (MP7, Belgique) et Condé-en-Brie (MP8+9, France). Sa diversité très importante reflète certainement la variété des influences paléogéographiques (Amérique du Nord, Asie, Afrique) subies par l'Europe au début de l'Éocène inférieur.

MOTS CLÉS

Reptilia,
Lacertilia,
Iguanidae*,
Agamidae*,
Gekkonidae,
Lacertidae,
Scincidae,
Anguidae,
Platynota,
Amphisbaenidae,
Éocène inférieur,
Yprésien,
Prémontré,
France,
nouveaux genres,
nouvelles espèces.

ABSTRACT

The lizard fauna (Reptilia, Squamata) from the lower Eocene locality of Prémontré (Paris Basin, France).

The lower Eocene locality of Prémontré (Ypresian, MP10) has yielded a rich assemblage of lizards. The following lizard families are documented: Iguanidae*, Agamidae*, Gekkonidae, Lacertidae, Scincidae, Amphisbaenidae, Anguidae (Glyptosaurinae and Anguinae) and Platynota (Platynota indet. and ?Helodermatidae). Furthermore, some dentaries may belong to cordylid lizards. Two new genera and species are described: the gekkonid lizard *Laonogekko lefevrei* n. gen., n. sp. and the scincid *Axonoscincus sabatieri* n. gen., n. sp. *Laonogekko lefevrei* n. gen., n. sp. is unique in having a furrow on the dorsal edge of the nasal process of the maxilla and *Axonoscincus sabatieri* n. gen., n. sp. has an homodont dentition with a dilated tooth base. This fauna is similar to two older european assemblages found in the Eocene localities of Dormaal (MP7, Belgium) and Condé-en-Brie (MP8+9, France). Its broad diversity probably results from various biogeographic influences (North America, Asia, Africa) during the lower Eocene in Europe.

KEY WORDS

Reptilia,
Lacertilia,
Iguanidae*,
Agamidae*,
Gekkonidae,
Lacertidae,
Scincidae,
Anguidae,
Platynota,
Amphisbaenidae,
lower Eocene,
Ypresian,
Prémontré,
France,
new genera,
new species.

INTRODUCTION

Les inventeurs du gisement de Prémontré (Dégremont *et al.* 1985) ont d'emblée saisi son importance. L'étude des vertébrés est loin d'être achevée, cependant les premières publications confirment les impressions initiales (Cappetta 1992 ; Godinot *et al.* 1992 ; Sudre & Erfurt 1996 ; Augé *et al.* 1997 ; Escarguel 1999) : les fossiles de Prémontré constituent un jalon irremplaçable dans la compréhension des faunes de l'Éocène inférieur et de leur évolution (Louis 1996). Le travail présenté ici examine l'ensemble des fossiles de Lacertilia livrés par le gisement. Ils comprennent une dizaine de taxons de rang familial ou sous-familial : Iguanidae*, Agamidae*, Gekkonidae, Lacertidae, Scincidae, ? Cordylidae, Anguidae (Anguinae et Glyptosaurinae), Platynota (Platynota indet. et ? Helodermatidae) et Amphisbaenidae (Amphisbaenia). Les Amphisbaenia sont traditionnellement séparés des Lacertilia à l'intérieur des squamates (Estes 1983a) mais des études cladistiques portant aussi bien sur la morphologie (Wu *et al.* 1996) que sur la comparaison de l'ADN (Harris *et al.* 1999) démontrent que les amphisbaenes sont intégrés dans les Lacertilia, bien que leur position précise dans l'arbre phylétique reste débattue. Ainsi, de nombreux auteurs placent les amphisbaenes dans les Scleroglossa, taxon réunissant les Gekkota, les Scincomorpha et les Anguimorpha (Bogert 1964 ; Schwenk 1988 ; Lee 1998 ; Lee *et al.* 1999 ; Caldwell 1999).

L'assemblage de lézards reconnu à Prémontré compte parmi les plus variés de l'Éocène européen et il fournit un repère important entre les faunes de l'Éocène inférieur (Dormaal, MP7, Belgique et Condé-en-Brie, MP8+9, France) d'une part, et celles du début de l'Éocène moyen, connues essentiellement au travers de gisements allemands (Geiseltal, MP11-13 et Messel, MP11), d'autre part.

Dégremont *et al.* (1985) proposent un âge Yprésien terminal, plus récent que les sables à Unios et Térédines des environs d'Épernay, pour la localité de Prémontré. Les travaux de Escarguel (1999) ne confirment pas ces conclusions et ten-

dent vers un âge Yprésien proche des localités des sables à Unios et Térédines. Escarguel (1999) écrit que Prémontré a un âge identique à celui de la localité type du niveau repère MP10 (Grauves), l'âge numérique obtenu étant proche de 50 Ma.

Le lecteur pourra se référer à la coupe du gisement publiée par Dégremont *et al.* (1985), les fossiles décrits proviennent de la couche 2. Beaucoup proviennent du matériel donné au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN) par F. Hautefeuille ; du matériel provenant des collections de la Société laonnaise et axonaise de paléontologie, des collections de MM. Duchaussois, Lefèvre, Louis et Sabatier a aussi été examiné. On trouvera la définition de la terminologie employée pour les descriptions anatomiques dans les travaux de Fejérvary-Langh (1923), Rocek (1984) et Hoffstetter & Gasc (1969). La datation des gisements fait référence aux niveaux standard établis d'après les faunes de mammifères (Schmidt-Kittler 1987 ; Aguilar *et al.* 1997).

LISTE FAUNIQUE

- Lacertilia Owen, 1842
- Iguania Cope, 1864
- Iguanidae* Gray, 1827
- Geiseltaliellus* Kuhn, 1944
- Geiseltaliellus longicaudus* Kuhn, 1944
- Agamidae* Gray, 1827
- Tinosaurus* Marsh, 1872
- Tinosaurus* indet.
- Gekkota Cuvier, 1817
- Gekkonidae Gray, 1825
- Laonogekko* n. gen.
- Laonogekko lefevrei* n. gen., n. sp.
- Scincomorpha Camp, 1923
- Lacertoidea Camp, 1923
- Lacertidae Gray, 1825
- Dormaalisaurus* Augé & Smith, 2002
- Dormaalisaurus girardoti* Augé & Smith, 2002
- Dormaalisaurus rossmanni* Augé & Smith, 2002
- Dormaalisaurus* sp.
- Lacertoidea indet.
- Scincoidea Oppel, 1811

- Scincidae Gray, 1825
Axonoscincus n. gen.
Axonoscincus sabatieri n. gen., n. sp.
 Cordylidae Fitzinger, 1826
 ? Cordylidae indet.
 Scincomorpha *incertae sedis*
Eolacerta Nöth, 1940
Eolacerta cf. *robusta* Nöth, 1940
 Anguimorpha Fürbringer, 1900
 Anguidae Gray, 1825
 Glyptosaurinae Marsh, 1872
 Melanosaurini Sullivan, 1979
Placosauriops Kuhn, 1940
Placosauriops indet.
 Anguinae Gray, 1825
 cf. *Anguis* Linnaeus, 1758
 Anguinae indet.
 Anguidae indet.
 Platynota Baur, 1890
 Platynota indet.
 Monstersauria Norell & Gao, 1997
 Helodermatidae Gray, 1837
 ? Helodermatidae indet.
 Amphisbaenia Gray, 1844
 Amphisbaenidae Gray, 1865
 Amphisbaenidae indet.

SYSTÉMATIQUE

Ordre LACERTILIA Owen, 1842
 Sous-ordre IGUANIA Cope, 1864

Famille IGUANIDAE* Gray, 1827

Jusqu'à présent, personne n'a pu fournir de preuves de la réalité historique (autrement dit de la nature monophylétique) des Iguanidae* (Moody 1980, 1982 ; Etheridge & de Queiroz 1988 ; Frost & Etheridge 1989 ; Kluge 1989a ; Böhme 1990 ; Pilustrelli & Moody 1991 ; Miles & Dunham 1992 ; voir cependant Macey *et al.* 1997 et Harris *et al.* 1999), alors que certaines présomptions laissent à penser que les Iguanidae* pourraient être paraphylétiques (Frost & Etheridge 1989 ; Moody 1982 ; Schwenk 1988 ; Williams 1988). De là, l'utilisation de l'astérisque

flanquant le nom de la famille. Cette convention désigne un taxon (un métataxon, suivant Donoghue 1985 ; Gauthier 1986 ; Gauthier *et al.* 1988 ; Kluge 1989b) dont on ne sait s'il est monophylétique ou paraphylétique. Nous considérons donc les Iguanidae* dans leur acception traditionnelle, c'est-à-dire réunissant les Iguania non-acrodontes (les Iguania autres que les Agamidae* et les Chamaeleonidae), autrement dit huit taxons de rang familial ou sous-familial (Frost & Etheridge 1989).

Genre *Geiseltaliellus* Kuhn, 1944

ESPÈCE TYPE (et unique espèce du genre). — *Geiseltaliellus longicaudus* Kuhn, 1944.

Geiseltaliellus cf. *longicaudus* Kuhn, 1944

Geiseltaliellus lousi – Augé 1990a : 113-116, fig. 1.

Geiseltaliellus cf. *lousi* – Augé *et al.* 1997 : 27, fig. 6.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 1 dentaire gauche (Augé 2001 : fig. 2.8, PMT 1) ; 2 dentaires droits (Fig. 1A-C, PMT 26-27) ; 1 dentaire gauche avec portion de splénial (Fig. 1D, PMT 28) ; 41 dentaires gauches, 39 dentaires droits, incomplets pour la plupart (PMT 56-60). 1 maxillaire gauche incomplet (Augé 2001 : fig. 2.9, PMT 3) ; 1 maxillaire droit incomplet (Augé 2001 : fig. 2.10, PMT 4) ; 1 maxillaire gauche incomplet (Fig. 1E-G, PMT 29) ; une trentaine de maxillaires incomplets (PMT 60-65). Quelques prémaxillaires (Fig. 2, PMT 30) ; 1 frontal (Augé 2001 : fig. 2.7, PMT 2) ; 4 frontaux (PMT 66-67) ; 1 pariétal incomplet (Fig. 1H, I, PMT 31) ; quelques vertèbres dorsales et caudales (PMT 68-69). Collections privées examinées : 8 dentaires gauches, 6 dentaires droits, une partie antérieure de maxillaire gauche (coll. Société laonnaise et axonnaise de paléontologie). 4 dentaires gauches, 4 dentaires droits (coll. Sabatier). 1 dentaire gauche, une partie postérieure de maxillaire (coll. Dupuis). Au moins 56 individus présents.

DIAGNOSE ÉMENDÉE (d'après Rossmann 2000a, cet auteur donne aussi la liste complète des synonymies pour l'espèce). — Longueur museau-cloaque inférieure au tiers de la longueur totale ; rapport dimension de l'orbite à celle du crâne = 1/3 à 1/3,5 ; pariétal portant une crête en forme de Y ; lacrimale présent ; ornementation sur la surface dorsale du frontal très effacée ; suture du sulcus Meckeli visible ; 22-26 dents sur le dentaire ; 18-19 dents sur le maxillaire ; 24 vertèbres présacrées ; vertèbres caudales sans suture d'autotomie.

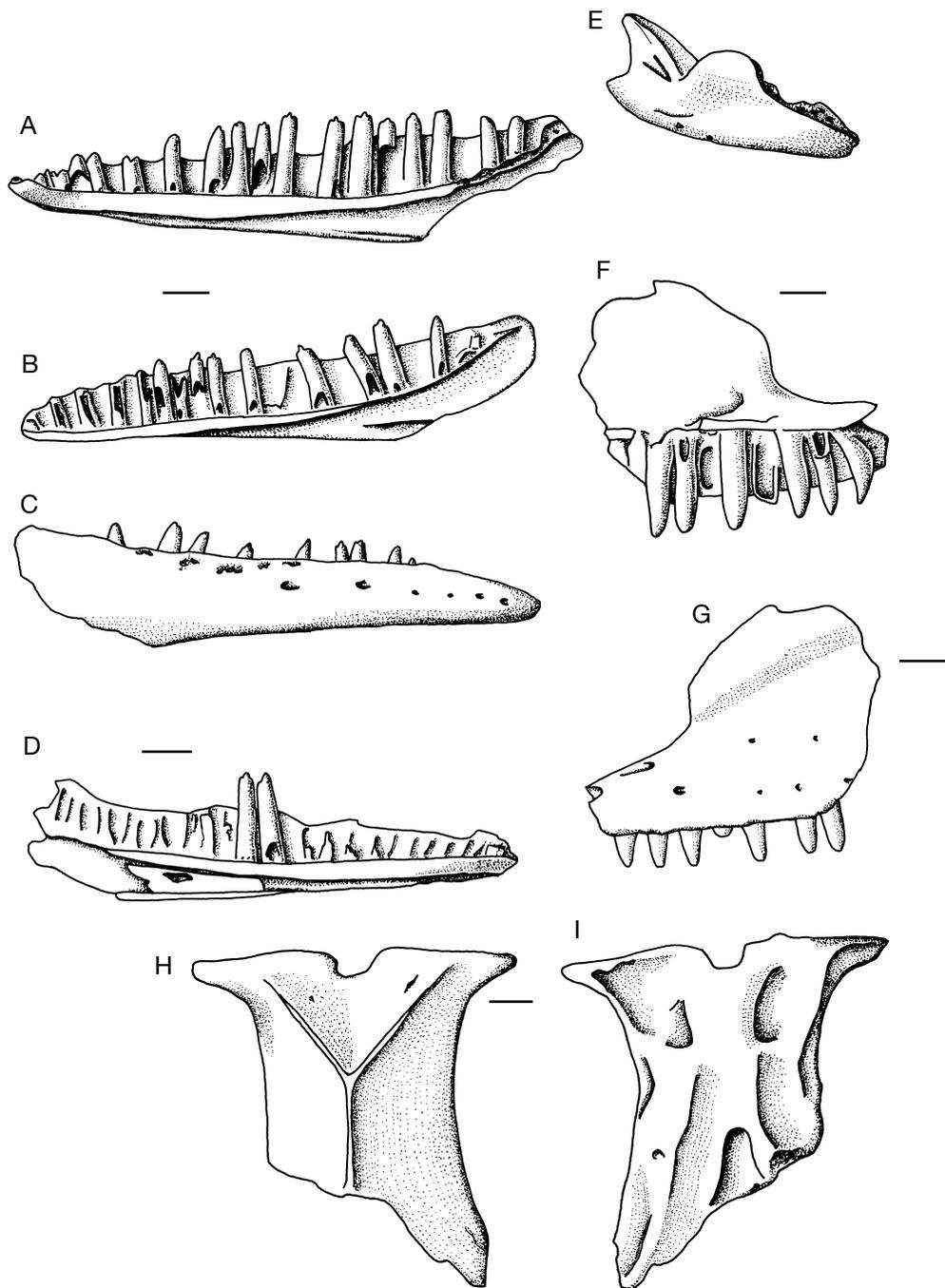


FIG. 1. — *Geiseltaliellus* cf. *longicaudus* Kuhn, 1944 (Iguanidae*) ; **A**, dentaire droit (PMT 26, MNHN), vue linguale ; **B, C**, dentaire droit (PMT 27, MNHN) ; **B**, vue linguale ; **C**, vue labiale ; **D**, dentaire gauche (PMT 28, MNHN), vue linguale ; **E-G**, maxillaire gauche (PMT 29, MNHN) ; **E**, vue dorsale ; **F**, vue linguale ; **G**, vue labiale ; **H, I**, pariétal (PMT 31, MNHN) ; **H**, vue dorsale ; **I**, vue ventrale. Échelles : 1 mm.

DESCRIPTION

Rossmann (2000a) donne une description relativement complète du squelette de *Geiseltaliellus longicaudus*, fondée sur des pièces de Messel (MP11) et du Geiseltal (MP12). Toutefois, ce matériel n'expose que rarement les os en vue mésiale et il apparaît utile de décrire les fossiles de Prémontré sous cet angle.

Dentaire (Fig. 1A-D)

En vue linguale, le sulcus Meckeli s'ouvre largement à l'arrière, il se rétrécit progressivement vers l'avant où il prend une orientation ventrale ; il devient très étroit dans la moitié antérieure de l'os où il est limité par des bords parallèles. Le sulcus Meckeli reste rectiligne au niveau de la symphyse. Le bord ventral du dentaire se replie mésialement et présente donc un bord arrondi dans sa moitié postérieure ; à l'avant, ce repli n'existe pas. Le bord ventral est rectiligne tout le long du dentaire. Le bord mésial formant la lame horizontale est assez épais, vertical à l'avant du dentaire ; il s'arrondit et devient beaucoup plus fin à l'arrière du fossile où il disparaît au niveau de la dernière dent. La rangée dentaire compte 26 emplacements dentaires, il n'y a pas de véritable sulcus dentalis à la base des dents. La dentition est pleurodonte, les premières dents s'inclinent vers l'avant, leur apex est pointu. Les dents se redressent et deviennent verticales à partir de la cinquième position dentaire, des cuspides apparaissent sur l'apex à partir de la huitième dent. À l'arrière, les dents ont un fût cylindrique, avec un léger renflement à la base et elles sont légèrement élargies mésio-labialement, ce qui amène la base des dernières dents contre la marge supérieure de la lame horizontale. L'apex des dents postérieures possède trois cuspides, les cuspides latérales étant symétriques. Les dents ne dépassent la crête dentaire que sur un quart à la moitié de leur hauteur.

Maxillaire (Fig. 1E-G)

Antérieurement, les deux processus prémaxillaires sont assez longs, avec une surface inclinée entre eux. Postérieurement aux processus prémaxillaires, l'incisure nasale est peu marquée. Le processus dorsal du maxillaire s'élève presque ver-

ticalement, il est relié par une arête au processus prémaxillaire interne. Le sommet du processus dorsal est brisé sur tous les fossiles disponibles, cependant il présente une nette inflexion mésiale. La face labiale du maxillaire est lisse, sans ornementation ni rugosité. Elle est percée par deux rangs de foramens labiaux. La base de la face linguale du processus dorsal est fortement concave, ce qui détermine une sorte de dépression au niveau de l'attachement de cette face à la surface dorsale de la lame horizontale, tout au moins dans sa partie antérieure. Cette face linguale du processus dorsal est elle aussi parfaitement lisse. Dorsalement, le foramen maxillaire perce la lame horizontale pratiquement à mi-longueur. Après ce foramen, la lame horizontale présente une profonde dépression qui longe la paroi labiale du maxillaire. La dentition est semblable à celle du dentaire, on peut estimer le nombre de dents à une vingtaine sur le maxillaire.

Prémaxillaire (Fig. 2)

Le processus nasal (ou dorsal) est large à la base, il se rétrécit assez régulièrement vers le haut. En vue externe (antérieure), le prémaxillaire ne montre pas de foramens. Les processus prémaxillaires sont modérément étalés latéralement et, postérieurement, il n'existe pas de prolongements ni de processus vomériens importants (mais ils ont pu être brisés). En vue interne et en position médiane, on distingue deux processus incisifs non soudés. La lame horizontale (terminologie Rocca 1984) est séparée en deux branches par ces processus incisifs, elle est percée par deux foramens prémaxillaires qui s'ouvrent à la base du processus nasal. On compte 11 positions dentaires, avec une dent, certainement de petite taille, en position centrale. La morphologie dentaire apparaît banale, avec des dents sans cuspide, assez semblables aux premières dents du maxillaire.

Frontal

L'os est impair, sans trace de soudure visible. Le bord postérieur du frontal porte une importante encoche médiane correspondant au foramen pariétal qui se trouvait sur la suture fronto-pariétale. Cette encoche n'apparaît pas sur tous les frontaux

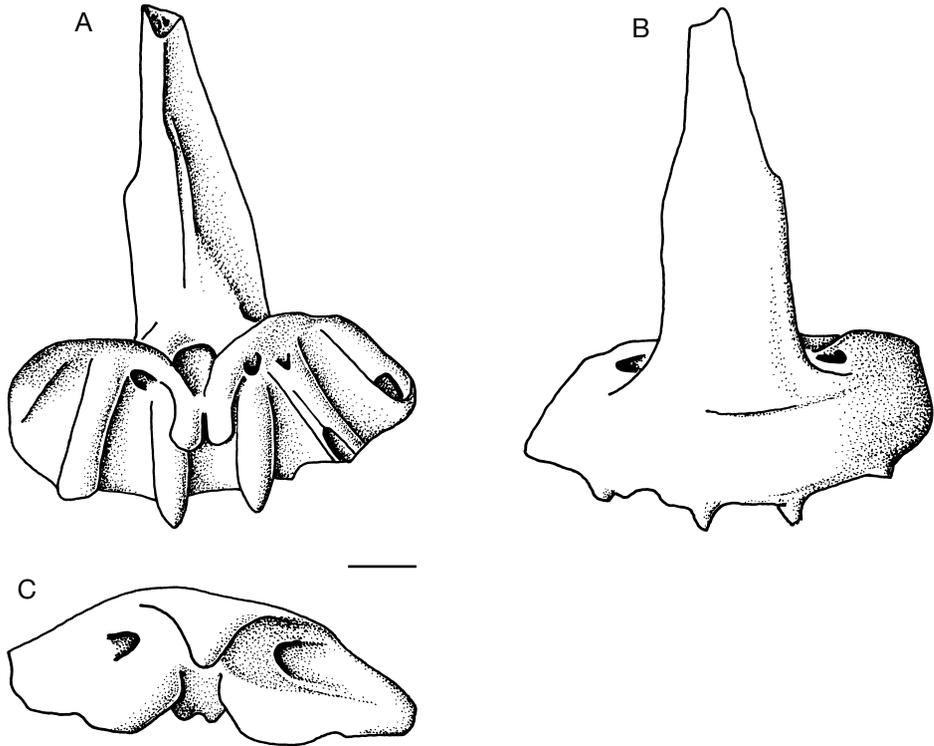


FIG. 2. — *Geiseltaliellus* cf. *longicaudus* Kuhn, 1944 (Iguanidae*), prémaxillaire (PMT 30, MNHN) ; **A**, vue postérieure ; **B**, vue antérieure ; **C**, vue dorsale. Échelle : 1 mm.

de Prémontré attribués à *Geiseltaliellus*, ce qui dénote la labilité de ce caractère chez les Iguanidae*. En vue de profil, on observe la présence d'une importante face de contact avec le préfrontal à l'avant alors que, postérieurement, aucune trace de recouvrement par les os post-frontaux n'apparaît. Sur la face ventrale, les crêtes descendantes sont peu en relief, surtout à l'arrière ; elles paraissent un peu plus marquées à l'avant.

Pariétal (Fig. 1H, I)

La face dorsale porte deux arêtes antérieures partant des extrémités antéro-latérales du pariétal, elles se réunissent approximativement au centre de l'aire dorsale et donnent naissance à une carène sagittale postérieure, les deux faces de l'os de chaque côté étant incurvées. Il n'y a aucune trace d'ostéoderme ni de revêtement dermique, la surface dorsale étant parfaitement lisse, en dehors des reliefs décrits. Le foramen pariétal se trouve sur la suture fronto-

pariétale. La marge antérieure développe deux ailes latérales assez marquées alors qu'elle est munie de deux cavités latérales allongées, permettant sans doute une articulation avec les os de la partie antérieure du toit crânien. Le pariétal se rétrécit modérément dans sa partie médiane. Les processus postérieurs (temporaux) sont brisés.

La face ventrale présente une profonde fosse pariétale, elle est encadrée vers l'arrière par deux arêtes assez en relief dont l'extension postérieure ne peut être définie.

DISCUSSION

Les raisons de l'appartenance de *Geiseltaliellus* aux Iguanidae* sont révisées par Rossmann (2000a). On ne connaît qu'un seul genre d'Iguanidae*, *Geiseltaliellus*, dans l'Éocène inférieur européen (Dormaal, Silveirinha, Condé-en-Brie, Prémontré) et l'Éocène moyen (Messel, Geiseltal). La morphologie des dentaires de Prémontré et leur

dentition s'accordent en grande partie aux descriptions disponibles pour *Geiseltaliellus longicaudus* de l'Éocène moyen allemand. J'avais noté précédemment (Augé 2001) quelques différences entre les pièces de Prémontré et *G. longicaudus* de la localité type : chez certains fossiles du Geiseltal, le sulcus Meckeli paraît fermé sur une petite portion du dentaire, ce qui n'est jamais le cas sur les formes de Prémontré. Les dentaires de Prémontré paraissent aussi plus courts que ceux du Geiseltal. Rossmann a pu voir les fossiles de Prémontré et, selon lui, ils s'accordent à l'espèce *Geiseltaliellus longicaudus*. Les figures maintenant disponibles pour *G. longicaudus* (notamment Rossmann 2000a : fig. 13) appuient cette opinion.

Cependant, il demeure que certains dentaires du Geiseltal ont un sulcus Meckeli partiellement fermé alors que d'autres sont entièrement ouverts. Dès lors, on peut se demander si le matériel de Messel et du Geiseltal représente un seul ou deux taxons ? Une étude de l'ensemble des fossiles de l'Éocène inférieur et moyen des gisements européens devrait donner une réponse à cette question. En attendant, le matériel de Prémontré est attribué, avec quelques doutes, à l'espèce *Geiseltaliellus* cf. *longicaudus*. Rossmann (2000a) maintient la synonymie entre *Geiseltaliellus lousi* et *G. longicaudus*, que nous acceptons ici. Rappelons que *G. lousi* Augé, 1990 (Augé 1990a) a été décrit d'après un dentaire du gisement de Condé-en-Brie (MP8+9).

AFFINITÉS DU GENRE *GEISELTALIELLUS* À L'INTÉRIEUR DES IGUANIDAE*

Kuhn (1944) pensait pouvoir rapprocher *Geiseltaliellus* d'un Iguanidae* de l'Oligocène d'Amérique du Nord, le genre *Aciprion*. À son tour, Estes (1983a) souligne les ressemblances morphologiques (frontal, pariétal, dentition) entre ces deux formes. Rossmann (1999, 2000a) crée la sous-famille des Messelosaurinae (proche des Basiliscinae Cope, 1900, dans les Corytophanidae Fitzinger, 1843) qui rassemble, entre autres, *Aciprion*, *Geiseltaliellus* et *Cadurciguana* (Éocène supérieur des Phosphorites du Quercy, Augé 1987). Si le rapprochement entre *Geiseltaliellus* et *Aciprion* paraît plausible, celui

entre *Geiseltaliellus* et *Cadurciguana* pose, à mon sens, plus de problèmes. J'avais cru pouvoir indiquer (Augé 1993) que les deux genres d'Iguanidae* de l'Éocène européen n'étaient pas étroitement apparentés. La principale différence discernable actuellement entre les deux genres concerne le sulcus Meckeli, fermé chez *Cadurciguana*, état que Frost & Etheridge (1989) considèrent comme dérivé chez les Iguanidae*. Cependant, parmi les huit taxons définis par ces auteurs à l'intérieur des Iguanidae* trois présentent un sulcus Meckeli ouvert ou fermé et la distribution de ce caractère ne permet pas d'exclure une parenté étroite entre *Geiseltaliellus* et *Cadurciguana*.

Famille AGAMIDAE* Gray, 1827

Les Agamidae* sont considérés comme un méta-taxon par Estes *et al.* (1988), Frost & Etheridge (1989) et Macey *et al.* (1997).

Genre *Tinosaurus* Marsh, 1872

Tinosaurus indet.

Tinosaurus sp. – Augé *et al.* 1997 : 27, 28, fig. 7.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : une partie postérieure de maxillaire (Augé *et al.* 1997 : fig. 7, PMT 12). 1 seul individu présent.

DESCRIPTION

Maxillaire

Ce fossile, très incomplet, est de petite taille (largeur au niveau du processus vomérien = 1,9 mm). Sur la face labiale, seul le dernier foramen labial est visible, les processus prémaxillaires manquent. Lingualement, il existe un important processus vomérien (= palatin), qui, s'il est intact, possède une extrémité arrondie. Postérieurement, la lame horizontale forme un bourrelet arrondi au-dessus de la dentition et, sur la surface dorsale de la lame horizontale, ce bourrelet est interrompu par une profonde dépression qui longe la face labiale du maxillaire. La dentition est acrodonte, ou sub-acrodonte, dans le sens où les dents ne s'implantent

pas strictement sur la crête dentaire mais qu'au contraire, elles montrent une implantation dissymétrique, décalée vers le bord lingual. Les dents conservées sont étirées antéro-postérieurement et nettement triconodontes. La cuspidé centrale a la forme d'un triangle dont l'apex est constitué par une pointe mousse, sans aucune trace de striation.

DISCUSSION

Le maxillaire de Prémontré possède deux caractères diagnostiques du genre *Tinosaurus* (Augé & Smith 1997) : des dents subacrodontes avec un apex nettement tricuspide et un important processus palatin. Le seul maxillaire conservé, incomplet, ne permet pas de proposer une attribution spécifique. Plusieurs espèces ont été décrites dans le genre *Tinosaurus*, d'après des fossiles du Paléogène d'Amérique du Nord, d'Asie et d'Europe. Tous ces lézards ont une dentition acrodonte ou subacrodonte, selon la définition de Augé (1997) et Zaher & Rieppel (1999) et appartiennent indubitablement aux Agamidae*. Hecht & Hoffstetter (1962) ont reconnu les premiers *Tinosaurus* européens dans le gisement de Dormaal et des restes provenant du gisement de Condé-en-Brie (Augé 1990a) ont pu être assignés au genre. De nouvelles récoltes dans le gisement de Dormaal ont permis de désigner l'espèce *Tinosaurus europeocaenus* (Augé & Smith, 1997). Hecht & Hoffstetter (1962) avaient repéré une particularité du maxillaire de *Tinosaurus* : la forme du processus prémaxillaire interne, qui se présente sous l'aspect d'une lame horizontale contactant le prémaxillaire, diffère de celle des Agamidae* actuels chez lesquels le maxillaire se relève à l'avant en un double processus vertical s'appliquant contre le prémaxillaire. Comme les auteurs précédents l'ont déjà indiqué, il y a là un des meilleurs caractères diagnostiques du genre *Tinosaurus*, ou, au moins, des représentants européens de ce genre. Malheureusement, cette disposition ne peut être vérifiée sur le maxillaire de Prémontré. Si l'on s'en tient aux seuls faits connus, les Agamidae*, avec le seul genre *Tinosaurus*, ont occupé l'Europe de l'Ouest durant tout l'Éocène inférieur et peut-être une partie de l'Éocène moyen (Duffaud & Rage 1997).

Sous-ordre GEKKOTA Cuvier, 1817

Famille GEKKONIDAE Gray, 1825

Genre *Laonogekko* n. gen.

Gekkonidae – Augé *et al.* 1997 : 28.

ESPÈCE TYPE (et unique espèce du genre). — *Laonogekko lefevrei* n. gen., n. sp. (par désignation présente).

ÉTYMOLOGIE. — De la localité de Laon, dans le département de l'Aisne.

DIAGNOSE. — La même que celle de l'espèce type.

Laonogekko lefevrei n. sp.

HOLOTYPE. — 1 maxillaire droit presque complet, MNHN (Fig. 3A, B, PMT 5).

ÉTYMOLOGIE. — Espèce dédiée à Fabrice Lefèvre, paléontologue, membre de la Société laonnoise et axonaise de paléontologie.

LOCALITÉ TYPE. — Prémontré, est du Bassin de Paris.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 1 dentaire droit (Fig. 3C, PMT 6), 5 dentaires droits et 4 dentaires gauches plus ou moins incomplets (PMT 70-74), 1 maxillaire droit (Fig. 3A, B, holotype, PMT 5), 1 maxillaire droit et 1 maxillaire gauche incomplets (PMT 75), 1 frontal complet (Fig. 3D, E, PMT 32), 1 frontal incomplet (Augé 2001 : fig. 3.9, PMT 7), 4 vertèbres dorsales, 1 vertèbre caudale (PMT 76-78). Au moins 6 individus présents.

ÂGE. — Éocène inférieur, Yprésien, niveau standard de Grauves, MP10.

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Espèce limitée au gisement type.

DIAGNOSE. — Le maxillaire de *Laonogekko lefevrei* n. gen., n. sp. diffère de ceux des autres Gekkonidae par la faible pente du bord postérieur du processus dorsal et par l'existence d'un rebord interne longeant le bord antérieur du processus dorsal. *Laonogekko lefevrei* n. gen., n. sp. se sépare de *Rhodanogekko*, un gekkonidé de l'Éocène moyen français, par la face dorsale du frontal, très ornementée, voire rugueuse chez *Rhodanogekko*. Il se sépare de *Cadurcogekko*, gekkonidé de l'Éocène supérieur européen, par sa taille plus petite et la morphologie du bord antérieur du processus dorsal du maxillaire, plus élevé chez *Laonogekko* n. gen.

DESCRIPTION

Maxillaire (Fig. 3A, B)

Labialement, le bord ventral de l'os, qui forme la crête dentaire, est parfaitement rectiligne. Une

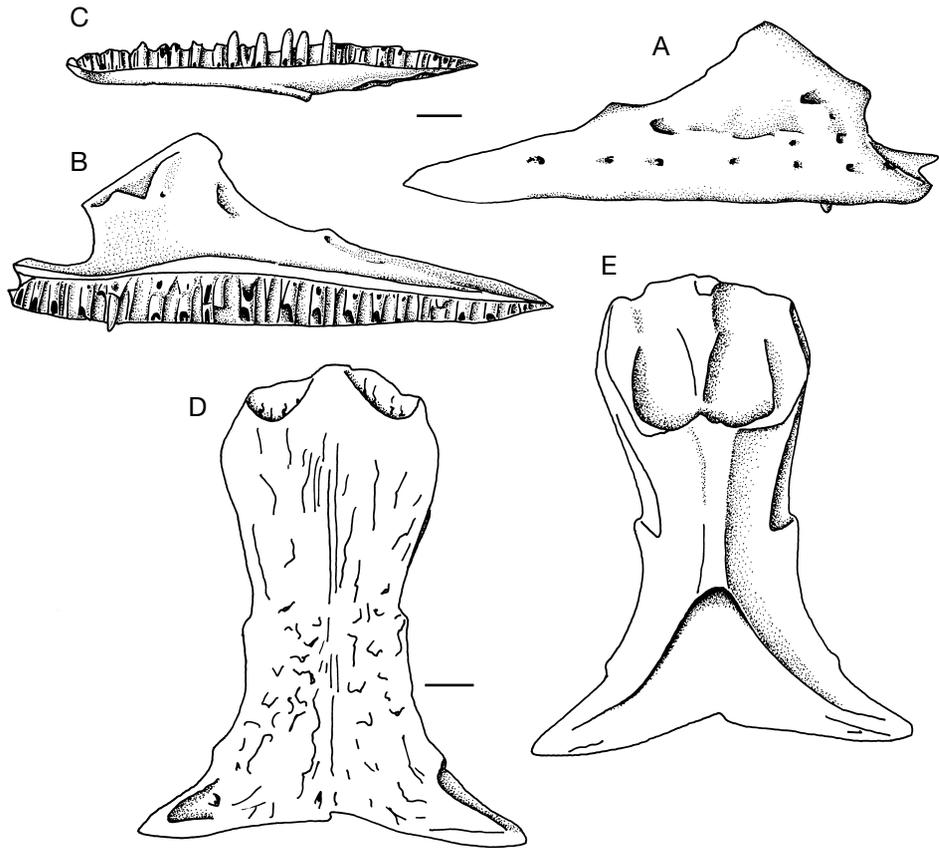


FIG. 3. — *Laonogekko lefevrei* n. gen., n. sp. (Gekkonidae); **A, B**, maxillaire droit, holotype (PMT 5, MNHN) : **A**, vue labiale ; **B**, vue linguale ; **C**, dentaire droit (PMT 6, MNHN), vue linguale ; **D, E**, frontal (PMT 32, MNHN) ; **D**, vue dorsale ; **E**, vue ventrale. Échelles : 1 mm.

rangée de sept foramens labiaux, toujours assez gros, s'aligne dans le quart inférieur du fossile. À l'avant, le processus dorsal du maxillaire s'élève en forte pente et produit un léger processus orienté antérieurement, à peu près à mi-hauteur de l'os. À partir de cette expansion antérieure, le bord du processus dorsal du maxillaire prend une pente beaucoup moins forte, avec une inclinaison antéro-ventrale à postéro-dorsale. La retombée postéro-dorsale du processus dorsal se présente comme une marge irrégulière mais la pièce pourrait être brisée à ce niveau. Cette retombée se prolonge pratiquement jusqu'à l'extrémité postérieure du maxillaire avec une pente peu accusée et elle garde à peu de chose près la même inclinaison sur toute son étendue. En vue lin-

gual, le plateau dentaire paraît large, profond, avec les bases des dents décalées labialement. Le bord dorsal de la lame horizontale n'est pas droit mais se relève dans sa moitié antérieure. Le bord antérieur du processus dorsal porte une sorte de gouttière qui longe la partie supérieure du maxillaire et qui devait certainement former une surface de contact avec le nasal. En vue dorsale, la face supérieure de la lame horizontale constitue une surface presque horizontale, sans dépression notable mais limitée médialement par un rebord près de la partie médiane de l'os, ce qui lui donne l'allure d'une gouttière à cet endroit. La retombée du processus dorsal du maxillaire se recourbe médialement et limite le bord postéro-labial de la lame horizontale qui prend ainsi une allure

arrondie, assez caractéristique des Gekkonidae. À l'avant, les deux processus prémaxillaires sont brisés mais il n'y a pas de dépression marquée à la naissance de ces processus, c'est-à-dire à la base du processus dorsal. On peut supposer que la dentition est complète, elle compte 38 positions dentaires, une seule dent étant restée intacte. Elle présente la même morphologie que les dents du dentaire.

Dentaire (Fig. 3C)

Il a une forme générale allongée, très grêle. Sept foramens labiaux percent la face labiale qui est régulièrement convexe vers l'extérieur. Une dépression, partant de l'extrémité postéro-supérieure du dentaire rejoint le dernier foramen labial. Elle est surtout bien marquée sur le plus grand dentaire. Une autre dépression, beaucoup moins apparente, se trouve juste au-dessus du bord ventral. En vue linguale, le dentaire recouvre le sulcus Meckeli sur près des deux tiers antérieurs de l'os. La partie postérieure du sulcus Meckeli n'est pas visible car le bord postéro-ventral de toutes les mâchoires disponibles est brisé. À l'avant, on voit une légère dépression sous la symphyse, elle correspond à l'extrémité antérieure du sulcus Meckeli qui s'ouvre très légèrement à ce niveau. Le bord mésial du plateau dentaire est horizontal à faiblement convexe vers le haut. Une profonde gouttière dentaire (sulcus dentalis) suit les bases dentaires. La rangée dentaire est presque horizontale, elle se redresse très modérément à l'arrière. La dentition semble complète sur l'un des dentaires disponibles, elle compte 45 positions dentaires. Les dents sont pleurodentes, très serrées, cylindriques, minces et de ce fait fragiles, seules quelques-unes étant entièrement conservées. L'apex ne porte pas de cuspide et il a la forme d'une pointe émoussée. Les dents dépassent la crête dentaire sur un tiers de leur hauteur. On reconnaît, à travers cette description, les traits caractéristiques des Gekkonidae : fermeture du sulcus Meckeli, allure très grêle du dentaire, grand nombre de dents, toutes semblables et sans cuspide.

Frontal (Fig. 3D, E)

Cet os est impair. La face dorsale porte des sillons longitudinaux dans sa moitié antérieure. La partie

postérieure est divisée par une sorte de carène sagittale s'élevant au-dessus de deux dépressions latérales assez marquées. Sur l'extrémité antérieure de la face dorsale, on voit deux petites encoches symétriques marquant le contact avec les os nasaux. En tout état de cause, ce frontal ne portait pas d'ostéodermes.

Les marges latérales sont concaves, légèrement rétrécies entre les orbites, avec des ailes latéro-postérieures largement étalées. Une vaste encoche latéro-antérieure correspond au contact avec le préfrontal, alors que l'encoche postérieure, correspondant au contact avec le postorbitaire, est moins étendue.

En vue ventrale, les processus descendants se soudent en un tube qui porte une ébauche de carène ventrale. À l'arrière, ce tube se termine par une marge concave postérieurement.

Si on compare ce frontal à celui de *Cadurcogekko piveteaui* (MP16-MP19, Phosphorites du Quercy), sa taille est plus petite, son ornementation plus marquée mais disposée de la même façon : à l'avant, elle se compose de sillons longitudinaux qui se résolvent en une sorte de réseau lâche et anastomosé vers le centre de l'os. Les deux dépressions postéro-latérales, toujours sur la face dorsale, sont aussi beaucoup plus marquées chez *Laonogekko* n. gen.

DISCUSSION

Les caractères ostéologiques qui permettent de séparer les Gekkonidae des autres familles de lézards sont sans ambiguïtés (Hoffstetter 1946 ; McDowell & Bogert 1954 ; Underwood 1957 ; Kluge 1967, 1976 ; Rieppel 1984 ; Estes *et al.* 1988). Rappelons, pour ce qui nous concerne dans le matériel de Prémontré, la morphologie du frontal dont les processus descendants se soudent ventralement ; celle du dentaire, dont le canal de Meckel est complètement fermé ; la morphologie du maxillaire, avec la retombée postérieure du processus dorsal qui se recourbe mésialement, donnant un aspect arrondi à la partie labio-postérieure de la lame horizontale (en vue dorsale) ; les dents, nombreuses, pleurodentes, à apex pointu, indifférenciées (homodentes) tout au long de la rangée dentaire.

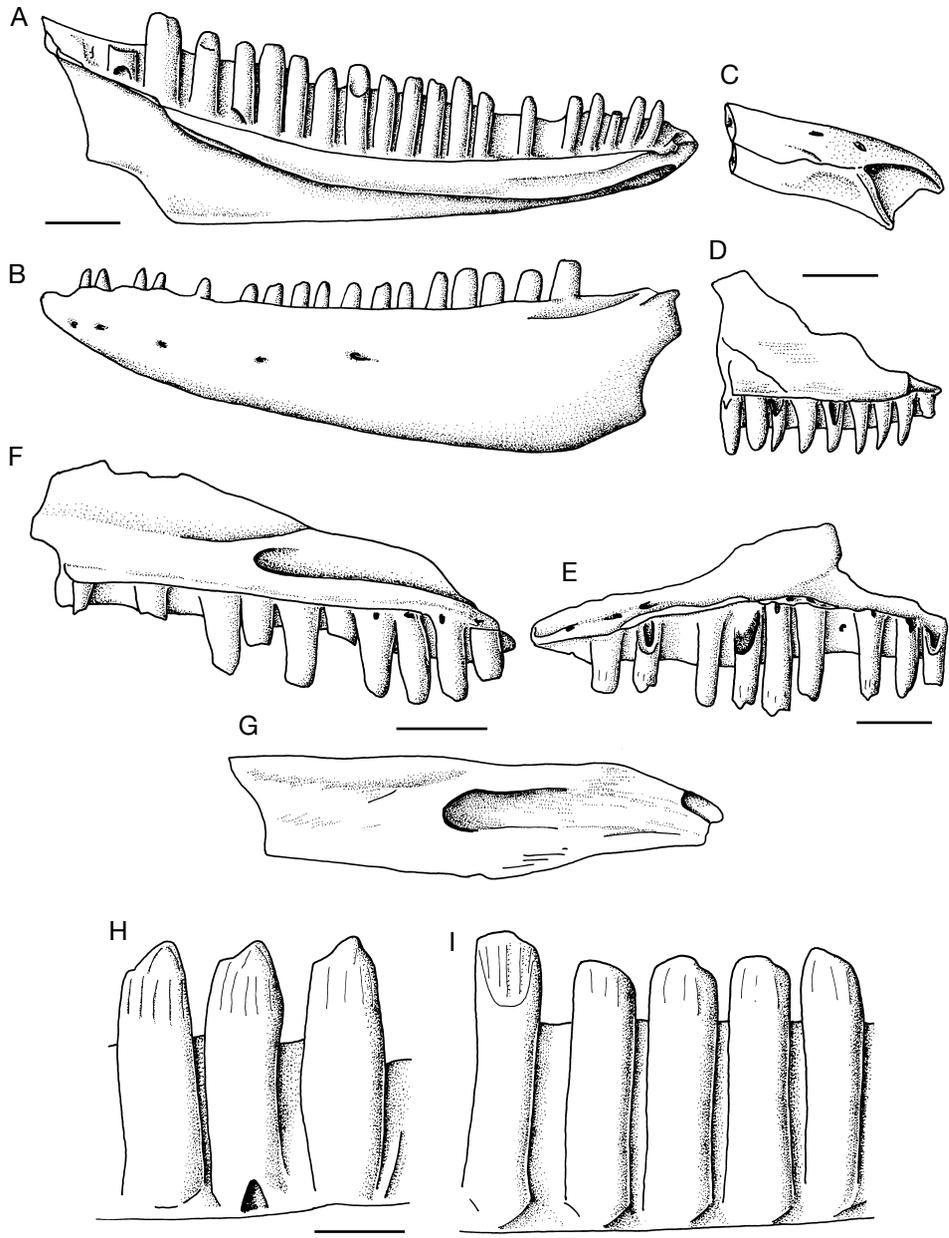


FIG. 4. — *Dormaalisaurus* Augé & Smith, 2002 (Lacertidae) ; **A, B**, *D. rossmanni* Augé & Smith, 2002, dentaire gauche (PMT 33, MNHN) ; **A**, vue linguale ; **B**, vue labiale ; **C, D**, *Dormaalisaurus* indet., maxillaire gauche (PMT 35, MNHN) ; **C**, vue dorsale ; **D**, vue linguale ; **E**, *D. girardoti* Augé & Smith, 2002, maxillaire gauche (PMT 34, MNHN), vue linguale ; **F, G**, *D. rossmanni* Augé & Smith, 2002, maxillaire droit (PMT 18, MNHN) ; **F**, vue linguale ; **G**, vue dorsale ; **H**, *D. girardoti* Augé & Smith, 2002, dentaire (PMT 17, MNHN), détail de la dentition ; **I**, *D. rossmanni* Augé & Smith, 2002, dentaire (PMT 33, MNHN), détail de la dentition. Échelles : 1 mm.

À l'intérieur des Gekkonidae, ce sont les caractères du maxillaire de *Laonogekko* n. gen. qui permettent de le séparer des autres représentants actuels du taxon, tout au moins des rares espèces dont l'ostéologie crânienne est connue (Hecht 1951 ; Estes 1969a ; Schleich 1987). Le maxillaire de *L. lefevrei* n. gen., n. sp. est unique au sein des Gekkonidae par : 1) la faible pente du bord postérieur du processus dorsal, si bien que celui-ci se prolonge pratiquement jusqu'à l'extrémité postérieure du maxillaire ; et 2) la présence d'un rebord longeant la face interne du bord antérieur du processus dorsal. Deux autres genres de Gekkonidae ont été décrits dans l'Éocène européen, *Cadurcogekko* Hoffstetter, 1946 et *Rhodanogekko* Hoffstetter, 1946. *Laonogekko lefevrei* n. gen., n. sp. se sépare de *Cadurcogekko* par la face antérieure du processus dorsal du maxillaire qui est nettement plus haute chez *Laonogekko* n. gen. La surface dorsale du frontal de *L. lefevrei* n. gen., n. sp. est aussi nettement plus unie que celle de *Rhodanogekko*.

Sous-ordre SCINCOMORPHA Camp, 1923
Superfamille LACERTOIDEA Camp, 1923
Famille LACERTIDAE Gray, 1825

Genre *Dormaalisaurus* Augé & Smith, 2002

ESPÈCE TYPE. — *Dormaalisaurus girardoti* Augé & Smith, 2002.

Deux espèces ont été décrites dans le genre, *Dormaalisaurus girardoti* Augé & Smith, 2002 et *D. rossmanni* Augé & Smith, 2002. Elles sont présentes à Prémontré, où l'on dispose de quelques dentaires et maxillaires. Ces espèces ne peuvent être distinguées qu'en regard de leur morphologie dentaire (Augé & Smith 2002). Il existe aussi d'autres fossiles à Prémontré (frontaux, vertèbres dorsales), affiliés au genre *Dormaalisaurus*, sans que l'on puisse les attribuer à l'une ou l'autre des espèces.

J'ai figuré ici certaines de ces pièces, notamment celles qui n'avaient pu l'être, pour des raisons matérielles, dans la publication de Augé & Smith 2002 (voir Figs 4-7).

Dormaalisaurus girardoti Augé & Smith, 2002

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 1 dentaire droit presque complet (PMT 17, Augé & Smith 2002 : fig 3 ; Fig. 7A, B), 6 dentaires gauches et 3 dentaires droits incomplets (PMT 79-81) et 1 maxillaire gauche incomplet (Fig. 4E, PMT 34). Autres collections examinées : 4 dentaires droits, 1 dentaire gauche. Au moins 10 individus présents.

Dormaalisaurus rossmanni Augé & Smith, 2002

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 1 dentaire gauche (Fig. 4A, B, PMT 33), 2 dentaires droits (PMT 82-83), partie postérieure d'un maxillaire droit (Fig. 4F, G, PMT 18). Au moins 2 individus présents.

Dormaalisaurus sp.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 2 dentaires droits et 1 dentaire gauche incomplets (PMT 84-86), 1 maxillaire gauche incomplet (Fig. 4C, D, PMT 35) ; 1 maxillaire droit incomplet (Augé & Smith 2002 : fig. 5, PMT 13), 5 maxillaires gauches et 2 maxillaires droits incomplets (PMT 87-89), 2 frontaux (Augé & Smith 2002 : fig. 6, PMT 14), 2 vertèbres dorsales (Augé & Smith 2002 : figs 7, 8, PMT 15-16). Autres collections examinées : 3 dentaires droits et 1 dentaire gauche incomplets, 3 maxillaires gauches incomplets. Au moins 9 individus présents.

Lacertoidea indet.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 1 maxillaire presque complet (Fig. 5, PMT 36), la partie supérieure du processus nasal (dorsal) manque, une partie antérieure de maxillaire. 2 individus présents.

DESCRIPTION

Maxillaire (Fig. 5)

En vue labiale, sept foramens s'alignent à la base du processus dorsal. Au-dessus de ces foramens, la surface du maxillaire est couverte par un revêtement dermique lâche, présentant une succession de reliefs et de dépressions irrégulières. Antérieurement, les deux processus prémaxillaires sont assez développés, le processus lingual étant relié à la base du processus dorsal par une petite arête. La dépression à la base du processus dorsal, entre les deux processus prémaxillaires, est assez prononcée. Le processus dorsal forme un bord vertical

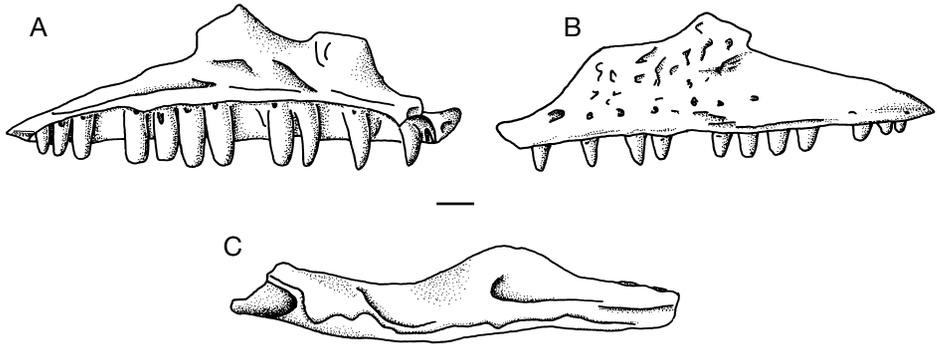


FIG. 5. — *Lacertoidea* indet., maxillaire (PMT 36, MNHN) ; A, vue linguale ; B, vue labiale ; C, vue dorsale. Échelle : 1 mm.

dans sa portion antérieure, son sommet est brisé. Il retombe en pente douce à l'arrière, vers le processus zygomatique et son bord dorsal s'arrondit alors légèrement du côté lingual. Il existe une importante carène maxillaire (terminologie *in* Müller 1996) sur la face linguale du processus dorsal, elle s'étend aussi sur la lame horizontale. En vue dorsale, un large foramen maxillaire s'ouvre dans la partie médiane de la lame horizontale. Derrière, ce foramen se prolonge par une dépression assez large, arrondie, déportée labialement. Le bord lingual de la lame horizontale présente un fort processus lingual au niveau du foramen maxillaire. La dentition est pleurodonte, avec 16 positions dentaires. Le fût des dents antérieures se rétrécit régulièrement vers le bas alors qu'il est étiré linguo-labialement, leur apex s'arrondit légèrement. Vers le milieu du dentaire, les dents s'élargissent, le fût dentaire devient cylindrique sur les deux tiers de sa hauteur, il se rétrécit ensuite linguo-labialement pour donner un apex avec une sorte de bord coupant allongé antéro-postérieurement. Il existe des stries verticales sur l'apex qui dépasse la crête dentaire sur près d'un tiers de la hauteur de la dent. Aucune dent ne porte de cuspides, l'une d'entre elles montre une cavité de résorption en position médiane.

DISCUSSION

Sur ce maxillaire, les caractères de scincomorphes sont assez nets, tels que l'implantation strictement pleurodonte des dents et le bord mésial de la lame horizontale, vertical, formant un angle marqué avec le plateau dentaire. La présence

d'une cavité de résorption en position médiane sur l'une des dents, renforce ce point de vue. À l'intérieur des Scincomorpha, on ne retrouve une carène maxillaire bien développée que chez les *Lacertoidea* (*Lacertidae* et *Teiidae* principalement). Les *Teiidae* Gray, 1827 ont souvent des processus prémaxillaires réduits mais ce n'est pas une règle générale. La dépression arrondie dans la partie dorsale de la lame horizontale se retrouve chez certains *Lacertidae*, elle existe chez les *Teiidae* actuels mais elle est plus étroite. Aucun caractère propre à l'une des deux familles ne se dégage de cette description, d'où l'attribution aux *Lacertoidea*, sans plus de précision.

Superfamille SCINCOIDEA Oppel, 1811
 Famille SCINCIDAE Gray, 1825

Genre *Axonoscincus* n. gen.

ESPÈCE TYPE. — *Axonoscincus sabatieri* n. gen., n. sp. (par désignation présente).

ÉTYMOLOGIE. — Du département de l'Aisne, en Picardie.

DIAGNOSE. — La même que celle de l'unique espèce dans le genre, *Axonoscincus sabatieri* n. gen., n. sp.

Axonoscincus sabatieri n. sp.

HOLOTYPE. — Un dentaire droit (Fig. 6D, E, MNHN, PMT 37).

ÉTYMOLOGIE. — Espèce dédiée au paléontologue Maurice Sabatier, membre de la Société laonnaise et axonaise de paléontologie.

LOCALITÉ TYPE. — Prémonté, est du Bassin de Paris, France.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 1 dentaire droit holotype (Fig. 6D, E, PMT 37), 6 dentaires gauches et 4 dentaires droits plus ou moins incomplets (PMT 90-94), 2 extrémités postérieures de maxillaires, 1 partie antérieure de maxillaire (PMT 95-96), 1 + ? 1 prémaxillaire (Fig. 6A-C, PMT 38-39). Au moins 6 individus présents.

ÂGE. — Éocène inférieur, Yprésien, niveau standard de Grauves, MP10.

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE. — Espèce limitée au gisement type.

DIAGNOSE. — Le dentaire de *Axonoscincus sabatieri* n. gen., n. sp. montre un sulcus Meckeli rétréci à l'avant. Le bord ventral du dentaire présente une petite apophyse symphysaire. Sur la face labiale, il existe une légère dépression dorso-postérieure, d'extension très limitée. La dentition est homodonte, sans cuspside, forte, la base des dents s'élargissant assez nettement ; elle compte 20 dents. Le prémaxillaire est un os impair, à dentition symétrique. On compte sept dents avec une base légèrement élargie, la lame horizontale consiste en deux segments symétriques, inclinés et convergents vers la partie médiane de l'os. Il n'y a pas de processus incisifs sur le prémaxillaire.

DESCRIPTION

Dentaire (Fig. 6D, E)

Aucun des dentaires enregistrés ne possède une extrémité postérieure complète. En vue linguale, la marge ventrale semble rectiligne, avec une petite apophyse antérieure correspondant à la symphyse dentaire. La lame horizontale et la rangée dentaire sont arquées. Le sulcus Meckeli, largement ouvert à l'arrière, devient très étroit un peu avant le milieu de la rangée dentaire, ses bords sont alors presque parallèles. La lame horizontale forme une marge mésiale assez haute antérieurement, elle se rétrécit ensuite nettement et se réduit à une arête mésiale sous les deux dernières dents. Postérieurement, sous la lame horizontale, existe une lame verticale assez longue, qui s'étend jusque sous le niveau de la cinquième dent (comptée à partir de l'arrière) et qui correspond sans doute au contact avec le processus antéro-lingual du coronoïde. On dis-

tingue aussi, dans la partie postérieure de la lame horizontale, une face de contact avec le splénial qui atteint la huitième position dentaire (comptée à partir de l'arrière). Selon toute vraisemblance, le splénial ne dépassait pas, ou de très peu, la mi-longueur de la rangée dentaire. Un sulcus dentalis peu profond sépare la rangée dentaire du bord dorso-mésial de la lame horizontale. Six foramens s'ouvrent à mi-hauteur de la face labiale. Une légère dépression marque la partie postéro-supérieure de cette face labiale.

La dentition, certainement complète sur l'holotype, compte 20 dents pleurodentes, d'allure robuste, relativement homodontes. Elles dépassent la crête dentaire sur près de la moitié de leur hauteur. La base dentaire est un peu élargie et le fût dentaire, de section presque circulaire, se rétrécit régulièrement vers le haut. L'apex est légèrement recourbé vers l'arrière, il forme une pointe mousse d'où partent quelques stries plus ou moins verticales. Deux dents exposent des cavités de résorption en position médiane. Le dépôt de ciment à la base des dents est peu important.

Maxillaire

Les quelques maxillaires incomplets dont on dispose ont les mêmes proportions que les dentaires. Dans la partie antérieure, les processus prémaxillaires sont assez longs et la cavité à la base du processus dorsal peu profonde. En vue linguale, le flanc interne du processus dorsal ne porte pas de carène maxillaire (terminologie *in* Müller 1996). Six dents restent visibles, elles ont la même morphologie que celles du dentaire.

Prémaxillaire (Fig. 6A-C)

La taille du plus grand des deux prémaxillaires s'accorde avec celle des autres pièces décrites pour *Axonoscincus* n. gen. En vue dorsale (ou externe), il possède un processus nasal long et étroit à la base qui se rétrécit encore jusqu'à son sommet. À ce niveau, sa surface est plane ; ventralement, elle s'incurve et devient convexe vers l'extérieur. Le processus nasal porte une carène mésiale interne, elle s'accuse et se rétrécit de plus en plus vers le haut. À peu près à mi-hauteur du processus nasal, on voit deux dépressions latérales qui marquent

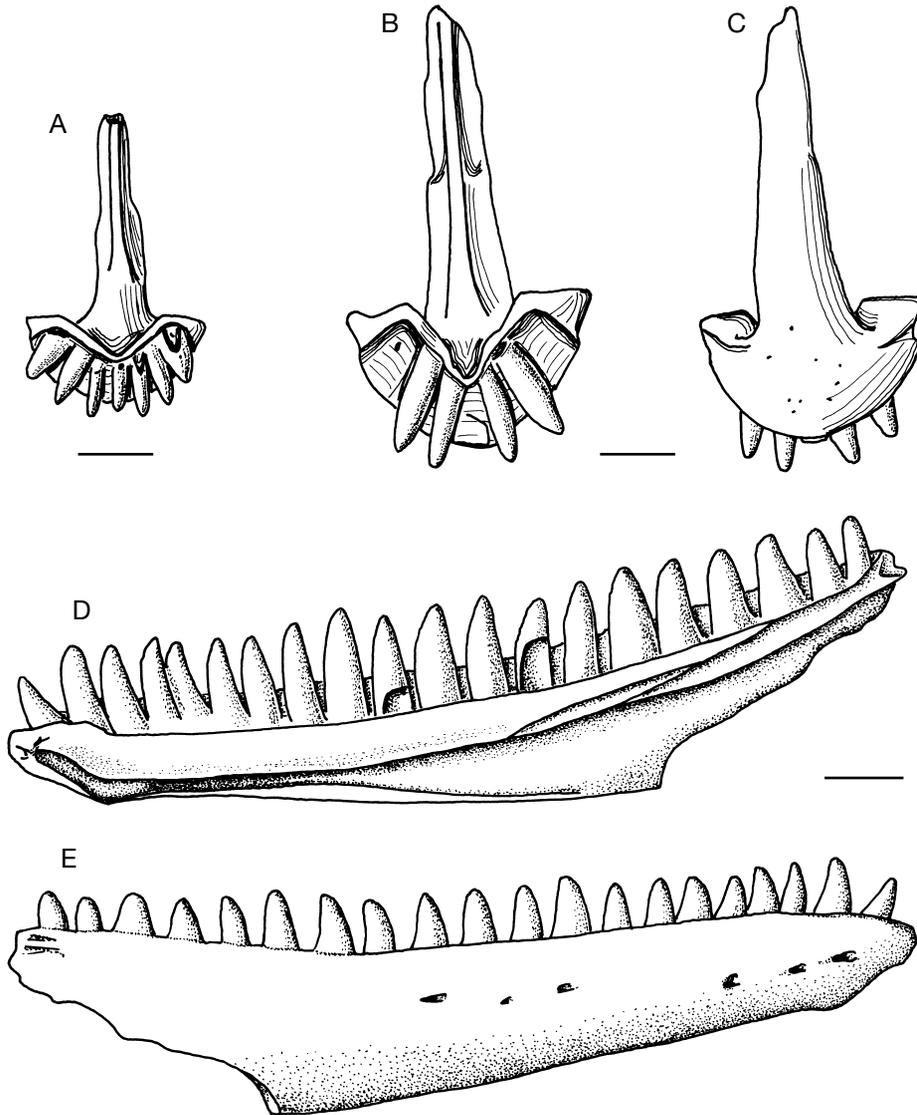


FIG. 6. — *Axonoscincus sabatieri* n. gen., n. sp. (Scincidae) ; **A**, prémaxillaire (PMT 38, MNHN), vue postérieure ; **B**, **C**, prémaxillaire (PMT 39, MNHN) ; **B**, vue postérieure ; **C**, vue antérieure ; **D**, **E**, dentaire droit (PMT 37, MNHN) ; **D**, vue linguale ; **E**, vue labiale. Échelles : 1 mm.

l'emplacement du contact avec les os nasaux. Il existe quelques foramens de petite taille, irrégulièrement disposés sur la partie ventrale du prémaxillaire (corps principal de l'os). Les processus maxillaires s'étalent peu latéralement mais leur extension postérieure est beaucoup plus importante. Le corps principal de l'os s'étire mésiale-

ment et vers le bas, donnant au prémaxillaire un aspect triangulaire. En vue linguale, on compte sept emplacements dentaires, quatre dents sont conservées, elles ont une forme générale subcylindrique, un peu rétrécie distalement, avec un apex plutôt pointu, évoquant la dentition du dentaire. Il existait une dent sagittale. Le plateau dentaire et

la lame horizontale (au sens de Rocek 1984) sont formés par deux surfaces qui convergent mésialement, inclinées dorso-latéralement à ventromésialement ce qui leur donne une forme en V. Mésialement, il n'existe pas de processus incisif sous le plateau dentaire.

Un autre prémaxillaire (Fig. 6A) de forme générale proche de celle qui vient d'être décrite et de taille nettement plus petite. En outre, on relève aussi quelques différences morphologiques : l'arête mésiale du processus nasal commence plus haut ; l'angle entre les deux segments de la lame horizontale (en forme de V) est plus ouvert ; les processus prémaxillaires ne s'étirent pas vers le haut ; les dents paraissent plus obtuses et même relativement plus fortes. Quelle valeur doit-on accorder à ces différences ? Ou elles entrent dans le cadre des variations (ontogéniques notamment) de l'espèce *Axonoscincus sabatieri* n. gen., n. sp., mais on ne dispose pas de suffisamment de fossiles pour trancher, ou elles ont une valeur systématique et peuvent révéler la présence d'un autre scincidé, plus petit que *Axonoscincus sabatieri* n. gen., n. sp., à Prémontré ? Notre matériel ne permet pas d'en juger pour l'instant.

DISCUSSION

Les Scincidae actuels ont une vaste répartition géographique et ce sont eux qui comptent le plus d'espèces parmi les Lacertilia actuels. Peu de véritables Scincidae fossiles ont été décrits (Estes 1983a). Une nouvelle espèce a été reconnue dans l'Éocène supérieur des Phosphorites du Quercy (Augé 2001, non publié), alors que le plus ancien scincidé pourrait être issu du Crétacé inférieur de Galve en Espagne (Richter 1994). Un fossile du Jurassique supérieur de Chine, *Mimobecklesisaurus* Li, 1985, attribué aux Scincidae (Li 1985), doit être replacé dans les Paramacellodidae Estes, 1983 (Gao & Fox 1996). Gao & Fox (1996) ainsi que Rowe *et al.* (1992) ont décrit de nouvelles espèces de Scincidae dans le Campanien d'Amérique du Nord et ces fossiles constituent, dans l'état des connaissances actuelles, les plus anciens représentants confirmés de la famille.

Des restes de lézards du Crétacé supérieur et du Paléogène d'Amérique du Nord ont aussi été

attribués aux Scincidae : *Contogenys sloani* Estes, 1969 (Crétacé supérieur et Paléocène, Estes 1969b), *Paracontogenys estesi* Schatzinger, 1975 (Éocène supérieur, Schatzinger 1975 in Golz & Lillegraven 1977) et *Palaeoscincosaurus middletoni* Sullivan & Lucas, 1996 (Paléocène, Sullivan & Lucas 1996). La dentition de ces espèces (voir Estes 1983a) diffère totalement de celle des restes de Prémontré et exclut tout rapprochement entre eux. Voici les caractères qui permettent l'attribution des fossiles de Prémontré aux Scincidae :

– sur le dentaire : le sulcus Meckeli est très étroit à l'avant. La lame horizontale, haute (épaisse) à l'avant, se réduit à une arête postérieurement. Il existe un sulcus dentalis peu profond. La dentition est homodonte, l'apex des dents n'a pas de cuspidé et il porte une striation marquée. La présence d'une légère dépression dorso-postérieure sur la face labiale du dentaire, indiquant un contact avec un processus antérieur du coronoïde, ne paraît pas en accord avec la morphologie des Scincoidea (Scincidae + Cordylidae). Chez eux, c'est la partie postéro-dorsale du dentaire qui débordé le coronoïde. Néanmoins, chez certains Scincidae actuels, sous le processus coronoïde du dentaire, on peut observer une dépression correspondant au contact avec un faible processus dentaire appartenant au coronoïde ;

– sur le maxillaire : la face postéro-dorsale de la lame horizontale présente une large dépression peu accusée ;

– sur le prémaxillaire : il n'existe pas de véritables processus incisifs sous la lame horizontale. Chez les Scincidae actuels, le prémaxillaire est souvent un os pair et/ou la rangée dentaire est dissymétrique (elle compte plus de dents d'un côté que de l'autre). Ce n'est pas le cas chez *Axonoscincus* n. gen. mais des Scincidae actuels (*Scincus* par exemple) ont aussi un prémaxillaire impair et à dentition symétrique.

Aucun des caractères cités plus haut n'apparaît dans la diagnose des Scincidae proposée par Estes *et al.* (1988) ou Presch (1988). Cette diagnose n'inclut d'ailleurs aucun des os décrits ci-dessus. Cela étant, l'ensemble des caractères exposés par le dentaire et le prémaxillaire ne s'accorde qu'aux Scincidae.

La morphologie du prémaxillaire appelle quelques commentaires : Estes *et al.* (1988) considèrent un prémaxillaire pair comme la condition primitive chez les Lepidosauria (Sphenodontia + Squamata, Gauthier *et al.* 1988). Le prémaxillaire pair de Lepidosauria primitifs comme les Sphenodontia ne porte pas non plus de processus incisifs. La présence de processus incisifs sur le prémaxillaire peut être comptée comme un caractère dérivé des Squamata, comme la fusion du prémaxillaire. Estes *et al.* (1988) écrivent alors que la présence de prémaxillaires pairs chez certains Scincidae est une réversion, à laquelle on doit ajouter la perte des processus incisifs. L'absence ou l'extrême réduction de ces processus peut alors être considérée comme une apomorphie des Scincidae, de plus cette absence semble répandue chez tous les membres de la famille.

Famille CORDYLIDAE Fitzinger, 1826

Pseudolacerta sp. – Augé *et al.* 1997 : 28.

? Cordylidae indet.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 3 dentaires gauches incomplets, 1 dentaire droit incomplet (PMT 40).

DESCRIPTION

Le bord ventral du dentaire est relevé vers l'avant. Le sulcus Meckeli se rétrécit régulièrement de l'arrière vers l'avant et devient assez étroit antérieurement où il s'ouvre à la fois mésialement et ventralement. La lame horizontale reste peu épaisse, avec un bord mésial vertical à l'avant qui diminue d'épaisseur postérieurement. Elle est séparée du plateau dentaire par une angulation marquée. Un sulcus dentalis étroit et profond suit toute la longueur de la rangée dentaire.

Sur la face labiale, à l'arrière, on ne voit pas de trace correspondant au processus dentaire du coronoïde mais le bord postérieur de tous les fossiles disponibles est assez endommagé.

Les dents sont pleurodentes, leur inclinaison peut être assez variable, elle se fait en général vers l'arrière. Les premières dents ont un apex simple, plutôt aigu ; sur les dents plus postérieures on

constate l'apparition d'une petite cuspide antérieure avec quelquefois l'ébauche d'une deuxième cuspide postérieure. Les dents dépassent la crête dentaire sur près de la moitié de leur hauteur.

DISCUSSION

À vrai dire, peu d'éléments diagnostiques rapprochent ces dentaires des Cordylidae. La présence d'un important sulcus dentalis et l'allure de la lame horizontale dénotent clairement un Scincomorpha. Le tracé rectiligne du bord ventral du dentaire, le sulcus Meckeli rétréci assez longuement à l'avant et la présence de cuspides sur les dents, pris ensemble, ne s'accordent vraiment qu'avec les Cordylidae.

Scincomorpha *incertae sedis*
Genre *Eolacerta* Nöth, 1940

Eolacerta cf. *robusta* Nöth, 1940

Plesiolacerta sp. – Augé *et al.* 1997 : 28.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN, PMT 19-25 : dentaires incomplets (19 gauches, 11 droits), maxillaires incomplets (8 gauches, 10 droits), 4 prémaxillaires, 3 pariétaux, 2 préfrontaux, 42 vertèbres dorsales, 18 vertèbres caudales. Matériel examiné dans des collections particulières : 3 maxillaires incomplets, 3 dentaires droits incomplets, 2 dentaires gauches incomplets, 9 fragments de mâchoires, 17 vertèbres dorsales, 2 caudales, ? 1 sacrée. 21 individus reconnus.

Dans un premier temps (Augé *et al.* 1997), le matériel ici attribué à *Eolacerta*, l'avait été au genre *Plesiolacerta* Hoffstetter, 1942. On connaissait alors des dentaires, des maxillaires incomplets et des vertèbres dorsales appartenant à cette forme. D'autres vertèbres dorsales, munies d'un fort zygosphène, avaient aussi été attribuées au genre *Plesiolacerta* dans les gisements de Le Quesnoy (MP7, Nel *et al.* 1999), Dormaal (MP7, Hecht & Hoffstetter 1962) et Condé-en-Brie (MP8+9, Augé 1990a). Selon Nöth (1940) et plusieurs auteurs l'ayant suivi (Hoffstetter 1942 ; Estes 1983a), *Eolacerta* est un lacertid de grande taille. La question d'une synonymie éventuelle entre les genres *Plesiolacerta* et *Eolacerta* revient à plusieurs reprises (Hoffstetter 1942 ; Estes 1983a), le point crucial

TABLEAU 1. — Différences morphologiques entre les espèces *Plesiolacerta lydekkeri* Hoffstetter, 1942 et *Eolacerta robusta* Nöth, 1940.

	<i>Plesiolacerta lydekkeri</i>	<i>Eolacerta robusta</i>
Dentition	dents serrées, grêles, courbées, quelquefois trois cuspidés ; 21 emplacements dentaires (maxillaire, dentaire)	dents moins serrées, droites, sans véritable cuspidé ; 22 emplacements dentaires sur le maxillaire
Dentaire	fortement arqué ; bord lingual de la lame horizontale arrondi, garde la même épaisseur (hauteur) ; bord ventral du dentaire peut être épaissi	moyennement arqué ; hauteur de la lame horizontale diminue à l'arrière, bord lingual non arrondi ; bord ventral du dentaire toujours mince
Pariétal	mince, présence de deux écailles frontopariétales devant l'écaille interpariétale	épais, pas de véritable écaille interpariétale
Vertèbre dorsale	neurépine courte ; margines inferiores très marquées ; carène médioventrale moyennement épaisse, plus ou moins pincée au centre	neurépine se prolonge vers l'avant ; margines inferiores moyennement marquées ; carène médioventrale épaisse, nettement pincée au centre.

étant alors de savoir si *Eolacerta* possède ou non des vertèbres munies d'un fort zygosphène (ou plutôt un pseudozygosphène), disposition tenue pour caractéristique du genre *Plesiolacerta*. Ceci explique que les vertèbres de grande taille, portant un fort zygosphène, trouvés dans les gisements de Le Quesnoy, Dormaal, Condé-en-Brie et Prémontré aient été attribués au genre *Plesiolacerta*.

Depuis, on dispose d'éléments nouveaux qui imposent une révision des idées admises. Müller (1998, 2001) a produit une description détaillée de *Eolacerta robusta* où il montre que ses vertèbres portent un fort pseudozygosphène. Ceci n'implique pas une synonymie entre *Eolacerta* et *Plesiolacerta* car l'anatomie des autres pièces osseuses pouvant être comparées (mâchoires, pariétal, entre autres) diffère notablement. On est en présence de deux espèces de Lacertilia, *Eolacerta robusta* et *Plesiolacerta lydekkeri* Hoffstetter, 1942, appartenant à des genres distincts. Les principales différences observées entre les genres *Plesiolacerta* et *Eolacerta* sont consignées dans le Tableau 1, notamment celles relatives aux vertèbres.

L'attribution des vertèbres portant un fort zygosphène et trouvés dans les gisements de l'Éocène inférieur au genre *Plesiolacerta* se voit remise en cause. En outre, du matériel nouveau de Prémontré, des pariétaux incomplets notamment, évoque étroitement le pariétal de *Eolacerta* (Estes 1983a : 101, fig. 24A ; Müller 1998 : 15,

fig. 2). Le matériel de Prémontré appartient au genre *Eolacerta*.

Les vertèbres des gisements de l'Éocène inférieur (Le Quesnoy, Dormaal, Condé-en-Brie), attribués précédemment à *Plesiolacerta*, sont conformes à celles de *Eolacerta* et appartiennent aussi à ce genre.

Rieppel (1980a) et Müller (1998, 2001) ont remis en question l'appartenance de *Eolacerta* aux Lacertidae. Müller (1998, 2001) maintient *Eolacerta* dans les Scincomorpha mais ne se prononce pas sur ses affinités familiales. Borsuk-Bialynicka *et al.* (1999) écrivent que *Eolacerta* est proche d'un « crown group » menant aux Lacertidae. Les fossiles disponibles à Prémontré peuvent apporter des informations inédites dans cette discussion, leur étude avec Müller étant en projet.

Sous-ordre ANGUIMORPHA Fürbringer, 1900
 Famille ANGUIDAE Gray, 1825
 Sous-famille GLYPTOSAURINAE Marsh, 1872
 Tribu Melanosaurini Sullivan, 1979
 Genre *Placosauriops* Kuhn, 1940

? *Placosauriops* indet.

Glyptosaurinae – Augé *et al.* 1997 : 29.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 2 dentaires droits presque complets (Fig. 7G-I, PMT 41-42), 1 dentaire

droit et 1 dentaire gauche incomplets, ? une partie postérieure de maxillaire (PMT 97-98), une dizaine de vertèbres dorsales (PMT 43), de nombreux ostéodermes rectangulaires (PMT 44). Au moins 3 individus représentés.

DESCRIPTION

Dentaire (Fig. 7G-I)

La marge ventrale du dentaire est peu arquée mais on ne possède pas sa portion postérieure. Sur la face linguale, le sulcus Meckeli offre une large ouverture mésiale à l'arrière, il se rétrécit vers l'avant où son ouverture devient presque uniquement ventrale. Le sulcus Meckeli est divisé postérieurement par un septum intramandibulaire avec un bord ventral libre et dont la marge postérieure est profondément échancrée par une encoche. La lame horizontale donne un rebord mésial peu épais, arrondi et dont l'épaisseur diminue graduellement vers l'arrière. Une petite échancrure correspondant au foramen alvéolaire antéro-inférieur semble entailler la lame horizontale mais un doute existe sur sa présence réelle si l'on considère le mauvais état des fossiles à cet endroit. Le plateau dentaire, incliné dorso-labialement à ventro-lingualement, forme une large surface d'insertion, sans angulation marquée avec la surface alvéolaire. Il n'y a pas de véritable sulcus dentalis à la base des dents. La face labiale compte sept foramens labiaux situés à mi-hauteur du dentaire. Postérieurement, on découvre une dépression en position dorsale, qui correspond certainement au contact avec le coronoïde.

La rangée dentaire paraît complète sur au moins l'un des fossiles, on dénombre 19 à 20 positions dentaires. Les dents ont une implantation pleurodonte à subpleurodonte : leur base se soude non seulement au plateau dentaire mais aussi à la surface alvéolaire. La dentition est pratiquement homodonte, assez serrée, le fût dentaire a une forme relativement cylindrique, un peu inclinée vers l'arrière au sommet. L'apex est obtus, sans cuspidé, il se comprime labio-lingualement pour former un bord coupant. On distingue quelques stries verticales partant de l'apex. La base dentaire est à peine élargie et pratiquement toutes les dents portent un foramen nourricier en position médiane.

Vertèbres dorsales (Fig. 8A-D)

Les vertèbres dorsales ne sont pas très longues. La neurépine s'élève moyennement à l'arrière et elle se prolonge vers l'avant par une lame sagittale. La face latérale du centrum est aussi haute à l'avant qu'à l'arrière. Les synapophyses sont bien développées, elles occupent presque toute la hauteur du centrum et s'inclinent postéro-dorsalement à antéro-ventralement. En vue ventrale, les bords du centrum s'évasent vers l'avant et on observe un large bourrelet médian qui unit le condyle et le cotyle. Le cotyle et le condyle sont nettement étirés latéralement.

Ostéodermes

On compte une cinquantaine d'ostéodermes de forme rectangulaire, avec une surface lisse (surface de glissement) antérieure suivie par une surface ornée de ponctuations. Quelques ostéodermes montrent une petite carène oblique sur la partie ornée, elle manque chez la majorité d'entre eux. Le bord latéral de pratiquement tous les ostéodermes est bisauté, révélant la présence d'une importante surface de contact avec les ostéodermes voisins. Pour être complet, ajoutons que dans le lot des ostéodermes de Glyptosaurinae retrouvé à Prémontré figure une pièce grossièrement hexagonale, sans surface de glissement. Son ornementation punctiforme est plus appuyée que celle des ostéodermes rectangulaires et cela pourrait révéler la présence d'un Glyptosaurini dans le gisement.

L'examen des histogrammes de taille des ostéodermes de Condé-en-Brie et de Prémontré (Fig. 9) montre une répartition des tailles assez proche. À Condé-en-Brie, on remarque quelques ostéodermes nettement plus grands que la moyenne. Il pourrait s'agir d'ostéodermes différents, appartenant à un Glyptosaurini. On n'observe pas d'ostéodermes de grande taille à Prémontré mais l'échantillon mesuré est nettement plus réduit qu'à Condé-en-Brie.

DISCUSSION

Voici les caractères qui autorisent une attribution aux Anguimorpha et plus étroitement aux Anguidae et aux Glyptosaurinae :

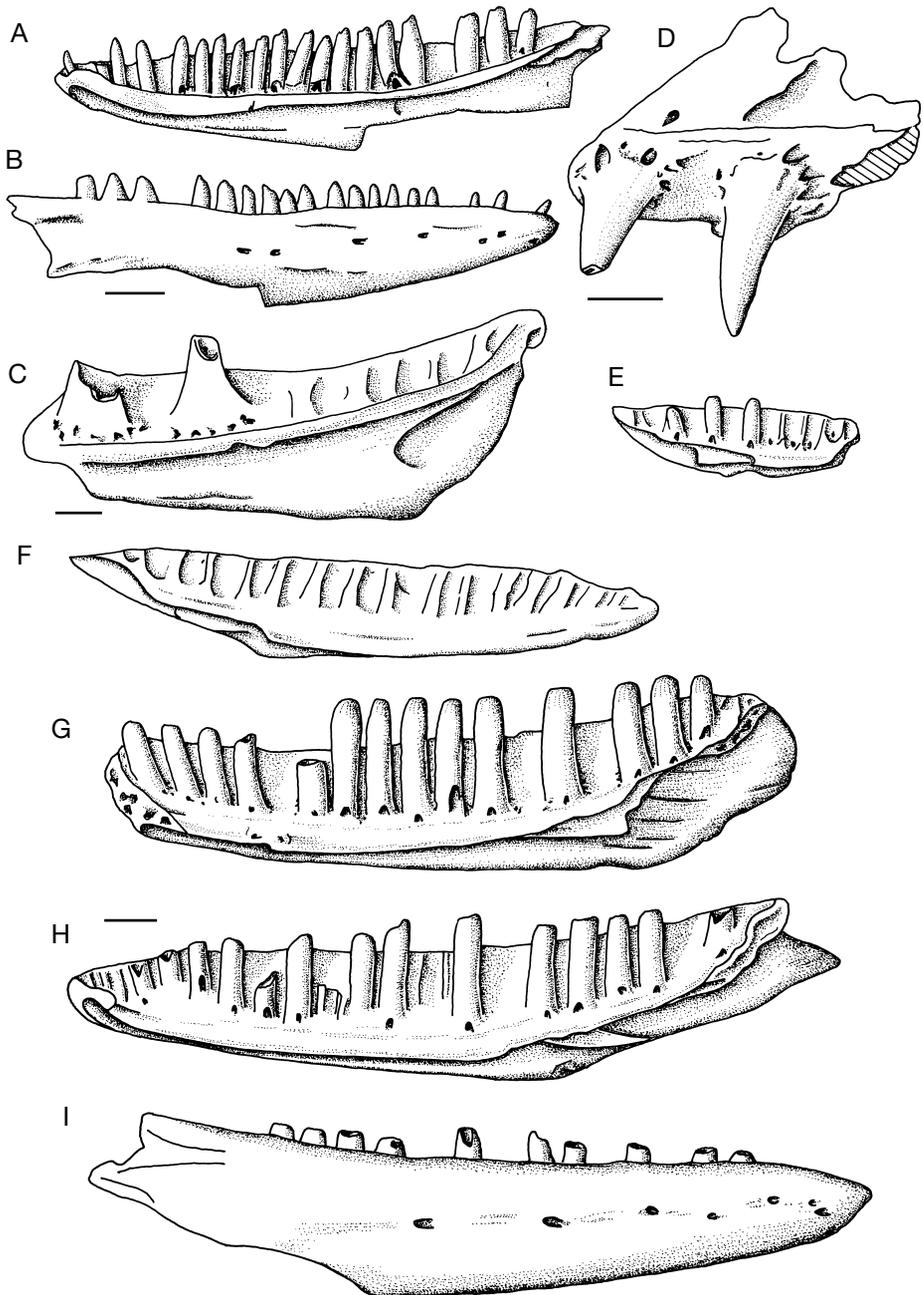


FIG. 7. — **A, B**, *Dormaalisaurus girardoti* Augé & Smith, 2002 (Lacertidae), dentaire droit (PMT 17, MNHN) ; **A**, vue linguale ; **B**, vue labiale ; **C**, ? *Varanidae* indet., dentaire droit, partie postérieure (PMT 51, MNHN), vue linguale ; **D**, ? *Varanidae* indet., fragment de mâchoire (PMT 52, MNHN), vue linguale ; **E**, *Anguinae* indet., dentaire gauche incomplet (PMT 46, MNHN), vue linguale ; **F**, *Anguinae* indet., dentaire gauche (PMT 47, MNHN), vue linguale ; **G**, ? *Placosauriops* Kuhn, 1940 (Glyptosaurinae), dentaire droit (PMT 41, MNHN), vue linguale ; **H, I**, ? *Placosauriops* Kuhn, 1940 (Glyptosaurinae), dentaire droit (PMT 42, MNHN) ; **H**, vue linguale ; **I**, vue labiale. Échelles : 1 mm.

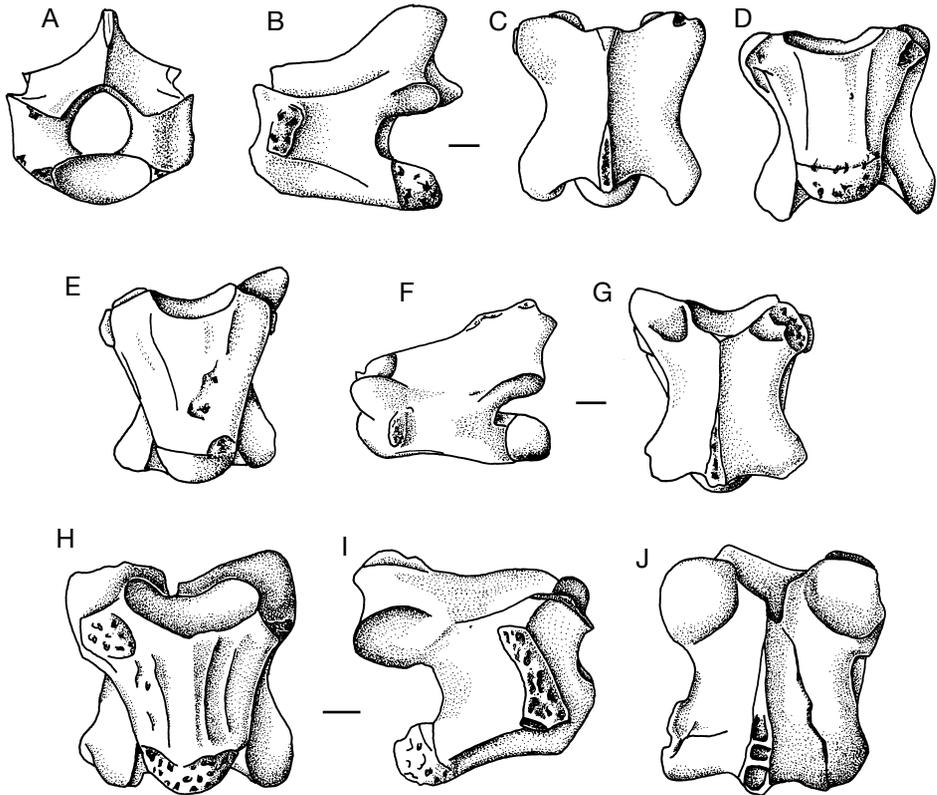


FIG. 8. — A-D, *Placosauriops* Kuhn, 1940 (Glyptosaurinae), vertèbre dorsale (PMT 43, MNHN) ; A, vue antérieure ; B, vue latérale ; C, vue dorsale ; D, vue ventrale ; E-G, Anguinae indet., vertèbre dorsale (PMT 48, MNHN) ; E, vue ventrale ; F, vue latérale ; G, vue dorsale ; H-J, ? Helodermatidae, vertèbre dorsale (PMT 55, MNHN) ; H, vue ventrale ; I, vue latérale ; J, vue dorsale. Échelles : 1 mm.

– sur le dentaire, inclinaison du plateau dentaire et implantation subpleurodonte des dents (Anguimorpha). Sulcus Meckeli presque confiné à la face ventrale du dentaire à l'avant (Anguimorpha). Sulcus Meckeli divisé postérieurement par un septum intramandibulaire dont le bord ventral reste libre et échancré à l'arrière (Anguidae) ;
 – sur les ostéodermes, l'ornementation punctiforme ne se trouve, à l'intérieur des Anguidae, que chez les Glyptosaurinae.

Les Glyptosaurinae ont été divisés en deux tribus par Sullivan (1979), les Glyptosaurini Sullivan, 1979 et les Melanosaurini Sullivan, 1979. Les Glyptosaurini sont définis par l'existence d'ostéodermes hexagonaux à ornementation ponctuée sur les os crâniens alors que les Melanosaurini n'ont pas de véritable apomorphie et que leur

diagnose repose sur un ensemble de caractères primitifs (Estes 1983a). Cette pratique est reprise ici : l'attribution des fossiles de Prémontré aux Melanosaurini repose en partie sur l'absence d'ostéodermes véritablement hexagonaux dans le gisement. Ajoutons que la présence d'une carène oblique sur certains ostéodermes s'accorde mieux aux Melanosaurini qu'aux Glyptosaurini (Duffaud & Rage 1997), ainsi que l'apparition d'une surface latérale bisautée assurant le contact avec les ostéodermes latéraux. Chez les Glyptosaurini, les bords latéraux des ostéodermes possèdent des indentations permettant une suture ferme avec les ostéodermes voisins (Rage 1978). La morphologie des ostéodermes n'offre cependant que des indications qui doivent être corroborées par d'autres caractères. Ainsi,

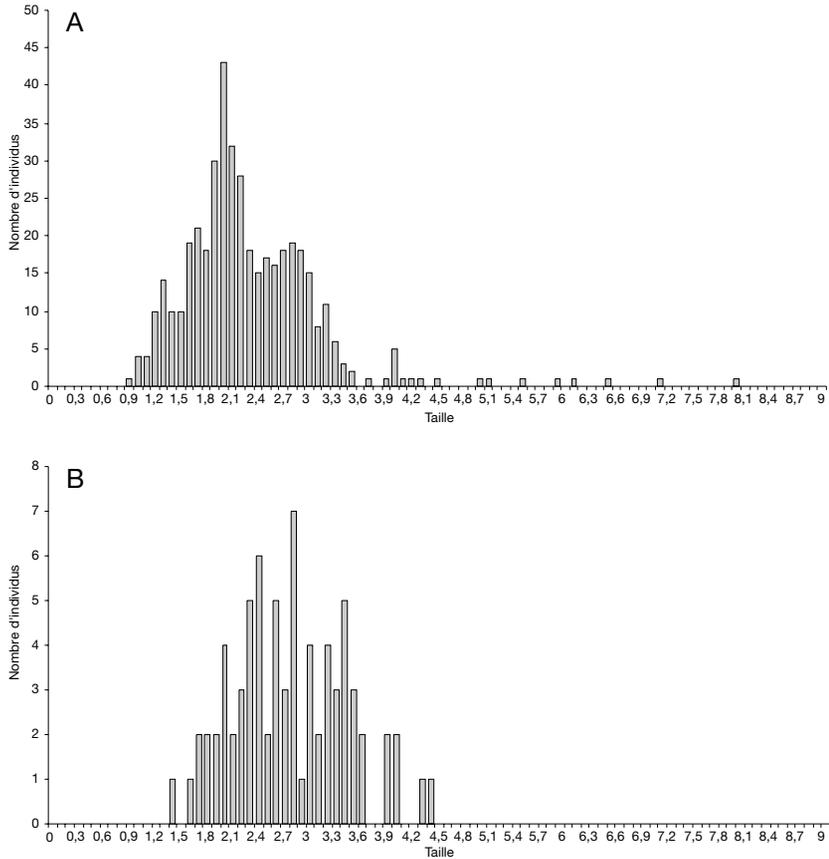


FIG. 9. — Répartition des tailles des ostéodermes corporels de Glyptosaurinae trouvés à Condé-en-Brie (A) et Prémontré (B). La taille (en mm) est prise sur la largeur de l'ostéoderme, à la limite entre la surface de glissement et la surface ornée.

Hoffstetter (1962a) figure les ostéodermes d'un Glyptosaurinae de Dormaal (MP7) et leurs bords latéraux peuvent être soit indentés, soit coupés en biseau ou de forme intermédiaire.

La taille peut fournir des indications intéressantes : les membres des Melanosaurini sont plus petits que les Glyptosaurini, bien que les dimensions de certains Melanosaurini d'Amérique du Nord comme *Melanosaurus* Gilmore, 1928 et *Arpadosaurus* Meszoely, 1970 approchent celles des Glyptosaurini. Ce critère de taille avait d'ailleurs été utilisé pour séparer des ostéodermes appartenant aux Melanosaurini d'avec ceux de Glyptosaurini dans le gisement de Condé-en-Brie (Éocène inférieur, MP8+9, Augé 1990a). Sur le dentaire, un autre caractère pourrait séparer les Melanosaurini

des Glyptosaurini : chez ces derniers, le septum intramandibulaire paraît plus développé, il s'étend plus bas et plus en arrière que chez les Melanosaurini. Ce trait doit cependant être vérifié sur l'ensemble des membres des taxons comparés.

Trois espèces appartenant aux Melanosaurini ont été décrites dans l'Éocène européen : *Xestops abderhaldeni* (Kuhn, 1940) (= *Placosauroides abderhaldeni* Kuhn, 1940) ; *Xestops weigelti* (Kuhn, 1940) (= *Placosauriops weigelti* Kuhn, 1940), tous deux de l'Éocène moyen du Geiseltal (MP13, voir Meszoely *et al.* 1978) et enfin *Paraxestops stehlini* Hoffstetter, 1962, de l'Éocène supérieur (MP19) de Mormont-Saint-Loup en Suisse. Keller *et al.* (1991) réservent le nom *Xestops* Cope, 1873 aux Melanosaurini d'Amé-

rique du Nord, ils considèrent les deux formes du Geiseltal comme synonymes et les replacent dans le genre *Placosauriops* Kuhn, 1940 avec la seule espèce valide *P. weigelti*, connue dans l'Éocène moyen, de Messel (MP11) et au Geiseltal (Obere-Mittelkohle, MP13). D'autres Melanosaurini ont été reconnus dans l'Éocène européen mais sans attribution spécifique précise : une forme proche du genre *Melanosaurus* à Dormaal (MP7, Hecht & Hoffstetter 1962) et Silveirinha ainsi que divers Melanosaurini indet. : Augé (1990a) pour des ostéodermes de Condé-en-Brie (MP8+9) ; Duffaud & Rage (1997) pour des ostéodermes de Saint-Maximin (MP13) ; Augé (1986) avec un pariétal des anciennes collections du Quercy, Éocène supérieur ou Oligocène.

Les possibilités de comparaison directe du matériel de Prémontré avec celui du Geiseltal se réduisent aux ostéodermes : leur taille et leur morphologie paraissent assez proches (voir Meszoely *et al.* 1978 : fig. 4) mais on ne peut raisonnablement proposer un rapprochement de ces formes sur cette base, la variabilité des ostéodermes étant trop importante suivant leur position corporelle. Aucun dentaire n'est décrit chez *Placosauriops weigelti* cependant Meszoely *et al.* (1978) écrivent que le maxillaire de *Placosauriops weigelti* compte certainement 19 positions dentaires, avec des dents antérieures pointues et recourbées, alors que les dents suivantes ont un apex obtus et strié. La dentition antérieure des fossiles de Prémontré n'est ni pointue ni recourbée alors que la dentition postérieure peut s'accorder avec celle de *Placosauriops weigelti*. Sous cet angle, les fossiles de Prémontré évoquent mieux l'espèce *Paraxestops stehlini* de l'Éocène supérieur (voir Hoffstetter 1962b : fig. 1 et description du dentaire de *P. stehlini*). Ces ressemblances ont cependant leurs limites : le fût dentaire chez *P. stehlini* est renflé lingualement alors qu'il est presque droit sur les dents de Prémontré et le bord ventral du dentaire de *P. stehlini* paraît beaucoup plus incurvé que ceux de Prémontré.

Aucune attribution précise à une espèce de Melanosaurini déjà nommée dans l'Éocène européen ne se dégage des comparaisons précédentes. Nous avons cependant choisi, avec

réserve, d'attribuer ce matériel au genre *Placosauriops* dont la morphologie et les proportions dentaires paraissent assez proches des formes de Prémontré, en considérant aussi la proximité stratigraphique de ces lézards (MP10 et MP11-13, respectivement), et en gardant à l'esprit la fragilité de ce dernier critère. Le matériel de Prémontré représente peut-être une espèce inédite mais des comparaisons plus étendues seront nécessaires pour décider de ce point.

Sous-famille ANGUINAE Gray, 1825

cf. *Anguis* Linnaeus, 1758

cf. *Anguis* – Augé *et al.* 1997 : 29.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 2 (+ ? 5) vertèbres dorsales (PMT 45).

DESCRIPTION ET COMMENTAIRE

Ces deux vertèbres dorsales sont plus petites que celles assignées plus bas aux Anguinae indet. La forme générale apparaît basse et allongée, la face ventrale du centrum étant presque plane, limitée latéralement par des bords presque parallèles. À l'intérieur des Anguinae, seul le genre *Anguis* possède de telles vertèbres.

On relève déjà des vertèbres dorsales proches de celles d'*Anguis* dans les gisements de Dormaal (MP7 ; Augé 1990b) et de Condé-en-Brie (MP8+9 ; Augé 1990a), alors qu'un dentaire, identique ou peu s'en faut, à celui des *Anguis* actuels, a été livré par le gisement de Lissieu (MP14), dans l'Éocène moyen français (Augé 1986).

Anguinae indet.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 2 dentaires gauches incomplets (Fig. 7E, F, PMT 46-47), une dizaine de vertèbres dorsales (Fig. 8E-G, PMT 48), 2 ostéodermes (PMT 49).

DESCRIPTION

Dentaire (Fig. 7E, F)

Les deux fossiles disponibles sont de petite taille. La forme générale est moyennement arquée, le

sulcus Meckeli s'ouvre mésialement à l'arrière, il passe entièrement sur la face ventrale à partir de la mi-longueur de la rangée dentaire. Antérieurement, le sulcus Meckeli est même en partie visible sur la face labiale. Un septum intramandibulaire divise le sulcus Meckeli postérieurement, il ne s'étend pas beaucoup vers le bas et son bord ventral reste libre. La lame horizontale forme un bord mésial arrondi et très effacé qui se distingue à peine du plateau dentaire. Sur le specimen PMT 47, sous la cinquième position dentaire (comptée à partir de l'arrière), on distingue la trace du foramen alvéolaire antéro-inférieur qui échancre la lame horizontale. Le plateau dentaire est incliné dorso-labiale à ventro-lingualement, de même que la surface alvéolaire. On compte six foramens labiaux sur la face labiale.

Les traces d'insertion des dents montrent qu'il existait au moins 16 positions dentaires, les dents ayant une implantation subpleurodonte, plutôt serrée et une base peu élargie. Deux dents restent visibles sur le specimen PMT 46. Le fût dentaire est presque vertical, sans élargissement à la base qui est prise dans du ciment. L'apex, simple, arrondi, ne porte pas de cuspidé ni de stries verticales.

Vertèbres dorsales (Fig. 8E-G)

On retrouve la morphologie classique des vertèbres dorsales d'Anguinae apodes. La forme générale est aplatie, légèrement allongée. Dorsalement, la neurépine a une élévation modérée. En vue latérale, la vertèbre a la même hauteur à l'avant qu'à l'arrière. À l'avant du centrum, les synapophyses forment des reliefs importants, inclinés dorso-postérieurement à ventro-antérieurement. La face ventrale est lisse, sans carène, les marges latérales du centrum divergent vers l'avant. Le cotyle et le condyle sont largement étirés latéralement.

Ostéodermes

De forme rectangulaire, les ostéodermes possèdent une importante surface de glissement à l'avant. Postérieurement, ils portent une ornementation faite d'un ensemble de stries et de cavités irrégulièrement disposées, dite « guillochée ».

DISCUSSION

Les apomorphies des Anguinae, bien que difficiles à dégager, peuvent être parfaitement définies. Elles ont été discutées dans Estes (1983a), Rieppel (1980b), Sullivan (1987) et Augé (1992). Le seul de ces caractères observable sur les fossiles décrits concerne la base plane et lisse des vertèbres dorsales. Kuhn (1940), suivi en partie par Estes (1983a), a décrit plusieurs espèces d'Anguinae dans le gisement du Geiseltal. Keller *et al.* (1991) ainsi que Sullivan *et al.* (1999) ont réduit cette diversité à une seule espèce, *Ophisauriscus quadrupes* Kuhn, 1940, présente également à Messel (MP11). Les comparaisons avec le matériel de Prémontré se limitent à la morphologie dentaire : les dents de *Ophisauriscus* Kuhn, 1940 ont des bases élargies, plutôt espacées, un apex pointu et recourbé. La morphologie dentaire des fossiles de Prémontré les éloigne radicalement de *Ophisauriscus*. En outre, le dentaire de *Ophisauriscus* compte 11 dents conservées (Meszoly & Haubold 1975 ; Sullivan *et al.* 1999) mais on ne connaît pas le nombre total de positions dentaires. Sur les dentaires de Prémontré, on relève au moins 16 positions dentaires. Les données disponibles permettent d'exclure formellement une appartenance des dentaires de Prémontré à l'espèce *Ophisauriscus quadrupes*.

La morphologie dentaire des fossiles de Prémontré les apparente plutôt aux Anguinae d'Amérique du Nord, tels que *Ophisaurus ventralis* Linnaeus, 1758 aux dents non-élargies à la base et à l'apex émoussé. Des différences subsistent cependant, telles que l'absence de stries verticales et de bord coupant sur l'apex des fossiles de Prémontré. Un rapprochement éventuel avec les Anguinae américains devra être étayé par un matériel plus complet, montrant si possible des caractères autres que la dentition.

Anguidae indet.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 8 vertèbres caudales (PMT 50).

DESCRIPTION

Vertèbres caudales

Les processus transverses se situent à l'avant de la vertèbre, ils sont divisés par le sillon d'autotomie.

Ce sillon passe entre un petit processus antérieur et un processus postérieur beaucoup plus robuste, les deux processus se réunissent ensuite pour former un élément unique. À l'avant du condyle, la face ventrale de la vertèbre porte les bases des os chevrons qui étaient soudées au centrum. Pratiquement tous les gisements de l'Éocène et de l'Oligocène ouest-européens ont livré des vertèbres caudales présentant cette même morphologie. Elle doit être considérée comme primitive chez les Anguinae et n'autorise donc pas une attribution à l'une ou l'autre des deux sous-familles connues dans l'Éocène, les Anguinae et les Glyptosaurinae.

Infra-ordre PLATYNOTA Baur, 1890

Platynota indet.

Varanoidea indéterminé – Augé *et al.* 1997 : 29.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : une partie postérieure de dentaire droit (Fig. 7C, PMT 51), 1 dentaire droit fragmentaire, 1 + ? 1 maxillaire très incomplet (Fig. 7D, PMT 52), 1 vertèbre dorsale (PMT 53), 3 vertèbres caudales (PMT 54).

DESCRIPTION

Dentaire (Fig. 7C)

Les deux fossiles disponibles sont très abîmés, de ce fait leur attribution systématique doit être abordée avec beaucoup de précautions. Cependant, on peut dégager les points suivants : le sulcus Meckeli, ouvert largement à l'arrière, se rétrécit régulièrement vers l'avant. Postérieurement, il est divisé par un septum intramandibulaire moyennement développé et dont le bord ventral se soude à la paroi du dentaire. Ces fossiles ne possèdent pas de plateau dentaire proprement dit mais celui-ci se confond avec la surface alvéolaire et donne un plan unique, incliné où s'implantent les dents. Celles-ci sont espacées, subpleurodontes, aucune n'est intacte et on reconnaît simplement les bases, élargies, de deux d'entre elles ; il n'y a pas de véritable striation sur ces bases. La surface d'insertion de l'une des dents brisées montre ce qui ressemble à des lames de

placidentine divisant la cavité dentaire (Bulley 1942 ; Rieppel 1979 ; Rieppel & Labhardt 1979). Tous ces caractères indiquent que nous sommes en présence d'un anguimorphe, l'appartenance aux Platynota est évoquée par l'ébauche de placidentine à la base des dents ainsi que par l'absence de cavité de résorption sur ces mêmes bases avec un remplacement dentaire qui devait s'effectuer entre les dents.

Un fragment de mâchoire (Fig. 7D, certainement un maxillaire) conserve une dent intacte : elle est haute, recourbée vers l'arrière avec une base élargie et non striée, un apex pointu.

Vertèbre dorsale

La seule vertèbre dorsale disponible a une forme générale plutôt allongée, plus haute à l'arrière qu'à l'avant. La neurépine est cassée, les synapophyses, en fort relief sur les faces latérales, sont nettement inclinées dorso-postérieurement à ventro-antérieurement. La face ventrale s'évase antérieurement, elle est plutôt lisse mais présente une large carène sagittale à l'avant qui s'estompe postérieurement. Le condyle et le cotyle sont étirés latéralement, avec une nette échancrure ventrale du cotyle. Le condyle se sépare du centrum par une petite constriction située, non pas à l'arrière du centrum mais à la base du condyle lui-même.

Vertèbres caudales

Ces vertèbres ne portent pas de ligne d'autotomie. Les processus transverses naissent dans la partie moyenne du centrum. Sur deux des vertèbres, on observe une ébauche de zygosphène. La face ventrale porte deux carènes marquées, qui partent du cotyle, convergent sans se réunir vers la mi-longueur de la vertèbre puis divergent à nouveau. À l'arrière, elles rejoignent deux pédoncules permettant l'articulation des os chevrons qui jouxtent le condyle. Ces vertèbres caudales évoquent d'autres vertèbres caudales de l'Éocène inférieur européen qui ont été attribuées au genre *Necrosaurus* Filhol, 1876. Or, ces vertèbres ne présentent que des caractères plésiomorphes à l'intérieur des Platynota et leur attribution au genre *Necrosaurus* ne repose que sur la présence

d'ostéodermes ovales, caractéristiques des Necrosauridae dans les gisements concernés (Dormaal et Condé-en-Brie notamment, Hecht & Hoffstetter 1962 ; Augé 1990a, b). L'absence de ces mêmes ostéodermes à Prémontré, prévient contre une attribution au genre *Necrosaurus*.

DISCUSSION

Plusieurs caractères soutiennent l'appartenance des formes de Prémontré aux Platynota : les dents caniniformes, avec un indice de présence de plicidentine et l'absence de suture d'autotomie sur les vertèbres caudales. Ce sont des synapomorphies des Platynota selon Evans 1994 et Lee 1997. Ce dernier auteur cite aussi le remplacement dentaire prenant place entre les dents et l'absence de cavité de résorption sur leur base. Ces deux derniers caractères restent difficiles à interpréter sur le matériel de Prémontré, en regard du mauvais état et du faible nombre de dents conservées.

Les vertèbres dorsales déprimées vers l'avant, avec un léger rétrécissement pré-condyloire ainsi que les vertèbres caudales munies de pédoncules pour l'articulation des os chevrons sont des caractères souvent cités comme des apomorphies de taxons réunis dans les Platynota, les Varanoidea Camp, 1923 en particulier (Hoffstetter 1943 ; McDowell & Bogert 1954 ; Rage 1978 ; Rieppel 1980b ; Estes 1983a ; Borsuk-Bialynicka 1984 ; Pregill *et al.* 1986 ; Lee 1997 ; Norell & Gao 1997 ; Caldwell 1999).

Cependant, les fossiles de Prémontré exposent des caractères primitifs par rapport aux Varanoidea : il n'y a pas de striation sur la base des dents, pas de carène sur le fût dentaire et, sur les vertèbres caudales, les traces d'insertion des os chevrons se trouvent contre le condyle. Dans ce cas de figure (un fossile appartenant aux Platynota mais présentant des caractères primitifs par rapport aux familles actuelles), beaucoup d'auteurs placent le taxon concerné dans la famille paraphylétique des Necrosauridae Hoffstetter, 1943, initialement décrite par Hoffstetter (1943). On citera l'attribution de *Colpodontosaurus* Estes, 1964 aux Necrosauridae par Estes (1983a) ou Gao & Fox (1996). Dans la conception de Hoffstetter (1943), suivi par Estes (1983a), les

Necrosauridae (un metataxon selon Gao & Fox 1996) ne sont définis que sur des caractères primitifs à l'intérieur des Platynota.

On peut cependant proposer une définition des Necrosauridae reposant sur de véritables apomorphies : présence d'ostéodermes ovales ; sur la face ventrale du pariétal, effacement des rides encadrant la fosse pariétale ; striation très écartée sur les bases dentaires. Il devient évident que le matériel de Prémontré n'entre pas dans les Necrosauridae et il doit être considéré comme un Platynota sans attribution familiale précise. Il partage avec l'espèce *Colpodontosaurus cracens* Estes, 1964, du Crétacé supérieur d'Amérique du Nord (Estes 1964 ; Gao & Fox 1996), le fait d'être un Platynota aux dents dépourvues de striation mais ce caractère primitif n'autorise pas de rapprochement entre les espèces, d'autant plus que l'on ne connaît que le dentaire de *Colpodontosaurus*. Qui plus est, les dents de *Colpodontosaurus* ont une paroi extrêmement fine (Estes 1964), ce qui n'est pas le cas des dents de Prémontré.

Super-famille MONSTERSAURIA

Norell & Gao, 1997

Famille HELODERMATIDAE Gray, 1837

? Helodermatidae indet.

Helodermatidae – Augé *et al.* 1997 : 29.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 2 vertèbres dorsales, dont 1 très incomplète (Fig. 8H-J, PMT 55).

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Les vertèbres (Fig. 8H-J) sont hautes, courtes, presque aussi longues que larges. Dorsalement, la neurépine est brisée, la constriction interzygapophysaire reste peu marquée, les prézygapophysies étant un peu plus étendues latéralement que les postzygapophysies. En vue latérale, le centrum est élevé et, à l'avant, il porte des synapophysies dont il ne reste que la trace sur l'os. Elles devaient s'élever sur presque toute la hauteur de la vertèbre, avec une faible inclinaison antéro-ventrale à postéro-dorsale. En vue ventrale, la base du centrum forme une surface pra-

tiquement lisse et arrondie, sans carène apparente et dont les bords latéraux convergent très légèrement vers l'arrière jusqu'au niveau du condyle. Celui-ci est très abîmé, cependant on peut affirmer qu'aucun rétrécissement ne le sépare du centrum. À l'avant, le cotyle s'étire latéralement, avec une échancrure ventrale marquée, moins toutefois que chez les Varanidae Gray, 1827.

Sur ces vertèbres, la forme du condyle et celle supposée des synapophyses indiquent un Varanoidea. Chez ceux-ci, le faible rétrécissement entre les zygapophyses et la forme arrondie de la base du centrum ne se rencontrent que chez les Helodermatidae. Hoffstetter (1954, 1957) avait déjà reconnu des Helodermatidae dans l'Éocène supérieur des Phosphorites du Quercy, et ce, d'après du matériel dans lequel figuraient des vertèbres dorsales (Hoffstetter 1957 : 784, fig. 6). La morphologie de ces vertèbres de l'Éocène supérieur paraît effectivement très proche de celle des vertèbres de Prémontré. En outre, Augé (1995) a décrit des vertèbres d'Helodermatidae dans le gisement de Dormaal (MP7). Bien que leur taille soit légèrement plus petite que celle des vertèbres de Prémontré, leur forme, notamment celle de la face ventrale du centrum, est tout à fait comparable à celle des vertèbres que l'on vient de décrire.

DISCUSSION

Norell & Gao (1997) ont créé un nouveau taxon dans les Platynota, les Monstersauria, qui rassemblent les helodermes actuels et des formes fossiles asiatiques, *Estesia* Norell, McKenna & Novacek, 1992 et *Gobiderma* Borsuk-Bialynicka, 1984 (Crétacé supérieur, Norell *et al.* 1992 ; Borsuk-Bialynicka 1984), d'Amérique du Nord avec *Primaderma* Nydam, 2000 (Albien, Céno-manien, Nydam 2000) et *Paraderma* Estes, 1964 (Crétacé supérieur, Estes 1964), *Lowesaurus* Pregill, Gauthier & Greene, 1986 (Miocène, Pregill *et al.* 1986) et d'Europe avec *Eurheloderma* Hoffstetter, 1957 (Éocène, Hoffstetter 1957). Selon Norell & Gao (1997), les Helodermatidae ne comprennent que les deux espèces d'hélodermes actuels. Nous proposons une définition plus large de la famille, étendue au « crown

group » à l'intérieur des Monstersauria et comprenant *Eurheloderma*, *Estesia*, *Lowesaurus* et *Heloderma* Wiegmann, 1829, ce qui nous ramène à la conception traditionnelle des Helodermatidae. Un des caractères diagnostiques des Monstersauria, selon Norell & Gao (1997), présent en partie sur les vertèbres de Prémontré, est pris sur les vertèbres (dorsales) : leur centrum est court et la neurépine élevée (caractère 61 *in* Norell & Gao 1997 ; 50 *in* Pregill *et al.* 1986). Nous pensons qu'il s'agit de deux caractères distincts ayant évolué de façon indépendante et qu'il n'y a pas de raison évidente de les réunir.

Sous-ordre AMPHISBAENIA Gray, 1844

Famille AMPHISBAENIDAE Gray, 1865

Amphisbaenidae indet.

Amphisbaenidae – Augé *et al.* 1997 : 29.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MNHN : 2 dentaires gauches, 2 dentaires droits (PMT 99-100), 24 vertèbres dorsales (PMT 101-102).

DESCRIPTION

Dentaires

Les dentaires récoltés présentent deux morphotypes. Le premier morphotype est illustré par l'un des dentaires gauches. Le fossile est court, d'aspect assez robuste. Le bord ventral, droit sur une grande partie de sa longueur, se relève nettement au niveau de la symphyse. Le sulcus Meckeli est rétréci à l'avant mais toujours largement ouvert mésialement avec une très faible exposition ventrale. À l'arrière du sulcus Meckeli, existe un important septum intramandibulaire au bord ventral soudé à la paroi du dentaire et dont le bord postérieur est nettement échancré. La lame horizontale forme une surface verticale assez haute antérieurement qui se réduit à une marge épaisse à l'arrière. La partie postérieure du dentaire possède un puissant processus coronoïde, fortement relevé. En dessous, le bord postérieur est pratiquement vertical, en dehors d'une encoche située juste à mi-hauteur du dentaire. Le plateau dentaire est séparé de la lame horizontale

par un bord anguleux, avec un sulcus dentalis peu profond devant les bases dentaires.

On compte huit positions dentaires, les dents sont très puissantes, avec une base élargie, elles offrent une forme générale conique, l'apex étant plutôt pointu. Apparemment, un seul foramen nourricier perce la base des dents.

Le deuxième morphotype est représenté par un dentaire droit qui montre les différences suivantes avec celui déjà décrit : on compte neuf positions dentaires ; les bases dentaires sont un peu plus étroites que celles du dentaire gauche ; il existe un fort processus mésial au niveau de la symphyse ; l'échancrure du bord postérieur paraît mieux marquée.

On ne connaît pas l'étendue des variations de la morphologie osseuse chez les taxons d'amphisbaenes (actuels ou fossiles). La signification taxonomique éventuelle des différences reportées ici ne peut donc être déterminée et on ne sait pas s'il existe une ou deux espèces à Prémontré. Quoi qu'il en soit, la présence d'un fort processus coronoïde du dentaire, le nombre réduit des dents et leur forme, ainsi que l'existence d'un septum intramandibulaire bien développé, désignent les Amphisbaenidae. Au total, la morphologie de ces dentaires rappelle d'assez près celle du genre actuel *Blanus* Wagler, 1830.

Vertèbres

Ce sont des vertèbres procoeles, assez allongées, peu élevées. Dorsalement, l'arc neural se rétrécit nettement entre les zygapophysys et il ne porte pas de neurépine nette à l'arrière, celle-ci se réduit à un faible bourrelet. En vue latérale, les synapophysys, volumineuses et arrondies, sont situées très antérieurement. La base du centrum forme une surface plane avec toutefois un petit relief médian sur quelques vertèbres. Les bords latéraux du centrum restent parallèles entre eux jusqu'au niveau du condyle. Toujours ventralement, on observe deux importants foramens subcentraux dans la moitié antérieure de la base du centrum. Le condyle et le cotyle sont nettement étirés latéralement. L'absence de neurépine développée sur l'arc neural permet d'attribuer ces vertèbres aux Amphisbaenia et certainement à la famille des Amphisbaenidae.

DISCUSSION

Les Amphisbaenia se rencontrent dans tout le Cénozoïque européen (Hoffstetter 1942 ; Hecht & Hoffstetter 1962 ; Rocek 1984 ; Schleich 1985, 1988 ; Rage 1988 ; Bailon 1989, 1991 ; Barbadillo 1989 ; Rage & Augé 1993 ; Delfino 1997 ; Böhme 1999 ; Rossmann 2000b) et même le Crétacé supérieur (Maestrichtien) d'après des restes du gisement de Lano, Espagne (Astibia *et al.* 1990 ; Rage 1999) et peut-être des Pyrénées (Gheerbrant *et al.* 1997). Des formes apparemment très proches du genre *Blanus* actuel (Amphisbaenidae) existaient déjà dans l'Éocène inférieur de Dormaal (Hecht & Hoffstetter 1962) et de Condé-en-Brie (Augé 1990a), auxquelles on peut maintenant ajouter les fossiles de Prémontré. Selon Gans (1990), le genre *Blanus* est certainement paraphylétique, ce qui complique un peu plus l'étude systématique des fossiles du Cénozoïque européen.

AFFINITÉS PALÉOGÉOGRAPHIQUES DES LACERTILIA DE PRÉMONTRÉ

La quasi-identité, au niveau familial et même générique, des faunes du début de l'Éocène inférieur (Dormaal, MP7) et de Prémontré (MP10), démontre que les lézards de ce gisement résultent, dans une large mesure, de l'évolution *in situ* de formes déjà en place au début de l'Éocène inférieur (voir Tableau 2). Ceci ne signifie pas qu'aucun échange de Lacertilia n'ait eu lieu avec d'autres continents mais on peut penser que ces événements ont pris place principalement à la fin du Paléocène ou au début de l'Éocène inférieur. Les rapports des herpétofaunes européennes avec celles d'autres régions au début du Paléogène ont déjà été évoqués ailleurs (Estes 1983b ; Augé 1993). Disons brièvement qu'ils sont conformes à ce que l'on connaît chez les mammifères et qu'ils impliquent une forte composante nord américaine (Russell 1968 ; Hartenberger 1973 ; West & Dawson 1978 ; Godinot 1982 ; McKenna 1983 ; Louis 1996 ; Steurbaut *et al.* 1999, entre autres), sans exclure des échanges avec l'Afrique (Gheerbrant 1987 ; Buffetaut *et al.*

TABLEAU 2. — Diversité des Lacertilia dans les gisements les plus représentatifs de l'Éocène inférieur européen (Dormaal et Prémontré) et ceux du début de l'Éocène moyen (Messel, Geiseltal). Ce tableau démontre une certaine stabilité des faunes de Lacertilia durant cette période. Les gisements du Geiseltal (MP11-13) ne sont pas les seules localités immédiatement postérieures à Prémontré à avoir livré des squamates, celle de Messel (MP11) est un peu plus ancienne. D'autre part, parmi les trois niveaux du Geiseltal, c'est le niveau du Geiseltal-Untere Mittelkohle (MP12) qui a fourni le plus de restes de lézards (Haubold 1977).

	Dormaal (MP7)	Prémontré (MP10)	Messel Geiseltal (MP11-13)
Iguanidae*	<i>Geiseltaliellus</i>	<i>Geiseltaliellus</i>	<i>Geiseltaliellus</i> <i>Messelosaurus</i>
Agamidae*	<i>Tinosaurus</i>	<i>Tinosaurus</i>	
Gekkonidae	Gekkonidae indet.	<i>Laonogekko</i> n. gen.	Gekkonidae indet.
Lacertidae	<i>Dormaalisaurus</i>	<i>Dormaalisaurus</i>	Lacertidae indet.
Scincidae		<i>Axonoscincus</i> n. gen.	
Cordylidae	? Cordylidae indet.	? Cordylidae indet.	
Scincomorpha incertae sedis	<i>Eolacerta</i>	<i>Eolacerta</i>	<i>Eolacerta</i>
Anguinae	Anguinae indet.	Anguinae indet. cf. <i>Anguis</i>	<i>Ophisauriscus</i>
Glyptosaurinae	Glyptosaurinae indet.	<i>Placosauriops</i> ?	<i>Placosauriops</i>
Platynota		Platynota indet.	
Helodermatidae	Helodermatidae indet.	Helodermatidae indet.	
Necrosauridae	<i>Necrosaurus</i>		<i>Necrosaurus</i> <i>Eosaniwa</i>
Varanidae	<i>Saniwa</i>		
Amphisbaenidae	Amphisbaenidae indet. cf. <i>Blanus</i>	Amphisbaenidae indet. cf. <i>Blanus</i>	

1988 ; Gheerbrant & Russell 1989), notamment pour les Cordylidae et l'Asie (Renous 1979 ; Storch 1986, 1990 ; Rage & Saint Girons 1989, Escarguel 1999). À ce sujet, deux observations méritent d'être signalées.

L'Asie a livré les plus anciens Gekkonidae connus avec *Hoburogekko* Alifanov, 1989 (Alifanov 1989) du Crétacé inférieur (Albien-Aptien) et *Gobekko* Borsuk-Bialynicka, 1990 (Borsuk-Bialynicka 1990) du Crétacé supérieur (Santonien ou Campanien). La documentation fossile vient donc conforter l'opinion de Estes (1983b) qui tenait les Gekkonidae européens comme le résultat d'une immigration venue d'Asie, au même titre que les Agamidae, avec *Tinosaurus*.

Borsuk-Bialynicka & Alifanov (1991) ont fait connaître les premiers Iguanidae* asiatiques, dans le Campanien de Mongolie. La description d'autres espèces d'Iguanidae* dans le Crétacé supérieur du désert de Gobi par Gao & Hou 1995 et Gao & Norell 2000, prouve que les Iguanidae* devaient être relativement différenciés dans le Crétacé asiatique. Jusqu'ici, on considérait les Iguanidae* européens comme des immigrants venus d'Amérique, ce continent

ayant livré, en effet, des fossiles d'Iguanidae* dès le Crétacé supérieur et le Paléocène (Estes 1983a). Faut-il voir dans la présence d'Iguanidae* en Asie une source possible pour les genres européens ? Il est sans doute trop tôt pour répondre à cette question, tant que la phylogénie des Iguanidae* ne sera pas mieux connue (voir ci-dessus) et, en particulier, tant que les relations respectives entre les taxons traditionnellement inclus dans les Iguanidae* ne seront pas résolues, formes fossiles comprises.

DIVERSITÉ DES LACERTILIA

Le Tableau 2 permet de saisir les rapports entre la faune de lézards de Prémontré et celles qui l'ont immédiatement précédées et suivies dans l'Éocène européen. On perçoit d'emblée la grande stabilité des faunes de lézards pendant tout l'Éocène inférieur. Le passage Éocène inférieur-Éocène moyen ne marque pas de rupture nette pour les Lacertilia, seuls les Agamidae* et les Amphisbaenidae disparaissent. La disparition des Agamidae* n'est certainement pas due

a un biais de conservation. Cette famille, représentée par le seul genre *Tinosaurus* dans l'Éocène inférieur européen, n'a jamais été très abondante et son occurrence diminue dans les gisements les plus récents de l'Éocène inférieur. Elle n'est plus signalée que dans un gisement de l'Éocène moyen (Saint-Maximin, MP13, Duffaud & Rage 1997) et on ne la retrouve plus à l'Éocène supérieur. La disparition des amphisbaenes dans les premiers niveaux de l'Éocène moyen pourrait n'être qu'apparente.

La diversité familiale des lézards de Prémontré est remarquable. Dans ce seul site, on compte plus de familles et sous-familles de lézards (10) que dans la totalité de l'Europe actuelle (six) ou, pour prendre d'autres exemples, que dans l'Australie actuelle (cinq) ou l'Amérique du Sud (six). Une telle diversité familiale ne se retrouvera plus dans les gisements européens postérieurs. On peut reconnaître dans cette spécificité de l'herpétofaune de l'Éocène inférieur européen l'influence d'échanges possibles avec au moins trois continents (Louis 1996 ; Escarguel 1999 ; Milner *et al.* 2000), ainsi que celle d'un climat chaud.

Des arguments issus de sources variées prouvent que la limite Paléocène/Éocène inférieur est la période la plus chaude du Tertiaire (Berggren *et al.* 1998 ; Culver & Rawson 2000). Chez les mammifères, Hooker (2000) montre que, dans une série de gisements du Nord-Ouest européens et incluant les localités de l'est du Bassin de Paris, la diversité maximale correspond au maximum climatique, entre les niveaux de Avenay (Mutigny, MP8+9) et de Grauves (MP10). En outre, les lézards actuels sont nettement plus diversifiés dans les basses latitudes (Pianka 1967). Par contre, la diversité générique et spécifique des lézards de Prémontré reste inférieure à celle reconnue dans l'Éocène supérieur des Phosphorites du Quercy.

Un autre caractère remarquable de la faune de Prémontré est la rareté des lézards de grande taille, fait déjà noté à propos des restes de mammifères par Dégremont *et al.* (1985) et Louis (1996). L'absence à Prémontré, parmi les Platynota, de genres souvent de grande taille, tels que *Necrosaurus* ou *Saniwa* Leidy, 1870, est

significative à cet égard. Un biais taphonomique peut être envisagé, mais la présence des restes bien conservés et assez abondants d'un scincormorphe de taille importante (*Eolacerta*) dans le gisement, fragilise cette hypothèse.

La rareté des grandes espèces pourrait donc servir d'indicateur écologique et signalerait un milieu arbustif, selon Louis (1996). L'absence de Platynota de grande taille appuie en partie cette opinion. Parmi les Platynota actuels (genre *Varanus* Merrem, 1820, surtout), une majorité préfère les milieux ouverts. Mais il ne s'agit en aucun cas d'une règle absolue : deux des plus grandes espèces de varans actuelles, *Varanus varius* Shaw, 1790 (Australie, 2 m) et *Varanus niloticus* Linnaeus, 1766 (Afrique, 1,5 m) peuvent vivre en milieu forestier et grimpent même volontiers aux arbres (Steel 1996).

CONCLUSION

Dans le Cénozoïque européen, la diversité familiale des Lacertilia connaît un maximum à Prémontré et cette diversité baissera ensuite plus ou moins régulièrement durant une bonne partie du Tertiaire, au moins dans les gisements de l'Ouest européen. La diversité à Prémontré surpasse aussi largement celle de gisements asiatiques ou nord américains de même âge (Alifanov 1993 ; Sullivan & Lucas 1988). Par contre, au niveau générique et spécifique, la diversité maximale en Europe de l'Ouest, se situe à la fin de l'Éocène (gisements des Phosphorites du Quercy, Rage 1984 ; Augé 1986, 2001). La conjugaison de trois facteurs nous paraît avoir favorisé cette étonnante diversification : 1) un climat chaud, favorable aux reptiles et aux Lacertilia ; 2) une triple influence paléogéographique, permettant des échanges dès le début de l'Éocène inférieur, avec l'Amérique du Nord, l'Asie et l'Afrique; et 3) une évolution sur place assez longue, en Europe de l'Ouest, depuis le début de l'Éocène inférieur, d'une faune relativement stable (voir la composition de la faune du niveau de Dormaal, MP7, Tableau 2). On a pu croire que la stabilité des faunes de Lacertilia ne se prolongeait pas après la limite

Éocène inférieur-Éocène moyen. Avec la meilleure connaissance acquise des Lacertilia de Messel et du Geiseltal (Müller 1998 ; Sullivan *et al.* 1999 ; Rossmann 2000a), on se rend compte qu'il n'y a pas de réelle rupture entre les faunes de ces gisements et celle de Prémontré.

Remerciements

J.-C. Rage et J. M. Mazin ont apporté des commentaires très utiles à la rédaction de cet article. Les membres de la Société axonaise et laonnoise de paléontologie m'ont permis d'étudier leur matériel et je les remercie vivement, notamment MM. Louis, Duchaussois, Sabatier et Lefèvre.

RÉFÉRENCES

- AGUILAR J. P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (eds) 1997. — Actes du congrès Biochrom'97. *Mémoires et Travaux de l'École pratique des hautes Études, Institut de Montpellier* 21, 817 p.
- ALIFANOV V. R. 1989. — The oldest gecko (Lacertilia) from the lower Cretaceous of Mongolia. *Paleontological Journal* 1: 128-131.
- ALIFANOV V. R. 1993. — Some peculiarities of the Cretaceous and Palaeogene lizard faunas of the Mongolian people's republic. *Kaupia* 3: 9-13.
- ASTIBIA H., BUFFETAUT É., BUSCALIONI A. D., CAPPETTA H., CORRAL C., GARCIA-GARMILLA F., JAEGER J. J., JIMENEZ-FUENTES E., LE LOEUFF J., MAZIN J. M., ORUE-ETXEBARRIA X., PEREDA-SUBERBIOLA J., POWELL J. E., RAGE J.-C., RODRIGUEZ-LAZARO J., SANZ J. L. & TONG H. 1990. — The fossil vertebrates from Lano (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova* 2: 460-466.
- AUGÉ M. 1986. — *Les Lacertiliens (Reptilia, Squamata) de l'Éocène supérieur et de l'Oligocène ouest-européens*. Thèse, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, France, 218 p.
- AUGÉ M. 1987. — Confirmation de la présence d'Iguanidae (Reptilia, Lacertilia) dans l'Éocène européen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* sér. II, 305: 633-636.
- AUGÉ M. 1990a. — La faune de lézards et d'amphisbaenes de l'Éocène inférieur de Condé-en-Brie (France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 4^e sér., section C, 12: 111-141.
- AUGÉ M. 1990b. — La faune de lézards et d'amphisbaenes (Reptilia, Squamata) du gisement de Dormaal (Belgique, Éocène inférieur). *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 60: 161-173.
- AUGÉ M. 1992. — Une espèce nouvelle d'*Ophisaurus* (Lacertilia, Anguinae) de l'Oligocène des Phosphorites du Quercy. Révision de la sous-famille des Anguinae. *Paläontologische Zeitschrift* 66 (1/2): 159-175.
- AUGÉ M. 1993. — Répartition et dynamisme des faunes de Lacertilia et d'Amphisbaenia dans l'Éocène européen. *Palaeovertebrata* 22: 51-71.
- AUGÉ M. 1995. — Un helodermatidé (Reptilia, Lacertilia) dans l'Éocène inférieur de Dormaal, Belgique. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 65: 277-281.
- AUGÉ M. 1997. — A consideration of the phylogenetic significance of Acrodonty. *Herpetological Journal* 7: 111-113.
- AUGÉ M. 2001. — *Les Lacertiliens (Reptilia, Squamata) du Paléogène d'Europe de l'Ouest : Paléobiodiversité, évolution, paléobiogéographie*. Thèse du Muséum national d'Histoire naturelle, section Paléontologie, Paris, France, 325 p.
- AUGÉ M., DUFFAUD S., LAPPARENT DE BROIN F., RAGE J.-C. & VASSE D. 1997. — Les amphibiens et les reptiles de Prémontré (Cuisien, Bassin parisien) : Une herpétofaune de référence pour l'Éocène inférieur. *Géologie de la France* 1 (1997): 23-33.
- AUGÉ M. & SMITH R. 1997. — Les Agamidae (Reptilia, Squamata) du Paléogène d'Europe occidentale. *Belgian Journal of Zoology* 127 (2): 123-138.
- AUGÉ M. & SMITH R. 2002. — Nouveaux Lacertidae (Reptilia, Squamata) de l'Éocène inférieur européen. *Belgian Journal of Zoology* 131 (1): 3-15.
- BAILON S. 1989. — Les amphibiens et les reptiles du Pliocène supérieur de Balaruc II (Hérault, France). *Palaeovertebrata* 19 (1): 7-28.
- BAILON S. 1991. — *Amphibiens et reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne : Mise en place et évolution des faunes*. Thèse, Université Paris VII, France, 499 p.
- BARBADILLO L. J. 1989. — Los reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Plio-pleistocénicos de la Cuenca de Guadix-Baja (sudeste español), in ALBERDI M. & BONADONNA F. (eds), *Geología y paleontología de la Cuenca de Guadix-Baja. Trabajos sobre el Neogeno-Cuaternario*. Museo nacional de ciencias naturales, Madrid: 151-165.
- BERGGREN W. A., LUCAS S. & AUBRY M. P. 1998. — Late Paleocene-early Eocene climatic and biotic evolution: An overview, in AUBRY M. P., LUCAS S. & BERGGREN W. A. (eds), *Late Paleocene-Early Eocene Climatic and Biotic Events in the Marine and Terrestrial Records*. Columbia University Press, New York: 1-17.
- BOGERT C. M. 1964. — Amphisbaenids are a taxonomic enigma. *Natural History* 73: 17-24.

- BÖHME W. 1990. — (Review of) Frost D., Etheridge R.: A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia, Squamata). *Zeitschrift für Zoologie und Systematische Evolutionsforschung* 28: 233.
- BÖHME M. 1999. — Die miozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 16. Fisch- und Herpetofauna- Erste Ergebnisse. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 214 (3): 487-495.
- BORSUK-BIALYNICKA M. 1984. — Anguimorphans and related lizards from the Late Cretaceous of the Gobi desert, Mongolia. *Paleontologia Polonica. Results of the Polish-Mongolian Paleontological Expeditions*, part X, 46: 5-105.
- BORSUK-BIALYNICKA M. 1990. — *Gobekko cretacicus* gen. et sp. n., a new gekkonid lizard from the Cretaceous of the Gobi desert. *Acta Palaeontologica Polonica* 35 (1-2): 67-76.
- BORSUK-BIALYNICKA M. & ALIFANOV V. 1991. — First asiatic "Iguanid" lizards in the late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* 36 (3): 325-342.
- BORSUK-BIALYNICKA M., LUBKA M. & BÖHME W. 1999. — A lizard from baltic amber (Eocene) and the ancestry of the crown group lacertids. *Acta Palaeontologica Polonica* 44 (4): 349-382.
- BUFFETAUT É., MECHIN P. & MECHIN-SALESSY A. 1988. — Un dinosaure théropode d'affinités gondwaniennes dans le Crétacé supérieur de Provence. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 306 (II): 153-158.
- BULLET P. 1942. — Beiträge zur Kenntnis des Gebisses von *Varanus salvator* Laur. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft* 87: 139-192.
- CALDWELL M. W. 1999. — Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 125: 115-147.
- CAPPETTA H. 1992. — Carcharhiniformes nouveaux (Chondrichthyes, Neoselachii) de l'Yprésien du Bassin de Paris. *Geobios* 25 (5): 639-649.
- CULVER S. J. & RAWSON P. F. (eds) 2000. — *Biotic Response to Global Change*. Cambridge University Press, Cambridge, 501 p.
- DÉGREMONT E., DUCHAUSSOIS F., HAUTEFEUILLE F., LAURAIN M., LOUIS P. & TETU R. 1985. — Paléontologie : Découverte d'un gisement du Cuisien tardif à Prémontre (Aisne). *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 22 (2): 11-18.
- DELFINO M. 1997. — *Blanus* from the Early Pleistocene of Southern Italy: Another small tessera from a big mosaic, in BÖHME W., BISCHOFF W. & ZIEGLER T. (eds), *Herpetologica Bonnensis*. SEH, Bonn: 89-97.
- DONOGHUE M. J. 1985. — A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist* 88: 172-181.
- DUFFAUD S. & RAGE J.-C. 1997. — Les remplissages karstiques polyphasés (Éocène, Oligocène, Pliocène) de Saint-Maximin (Phosphorites du Gard) et leur apport à la connaissance des faunes européennes, notamment pour l'Éocène moyen (MP13). 2- Systématique : Amphibiens et reptiles, in AGUILAR J. P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (eds), Actes du congrès BiochroM'97. *Mémoires et Travaux de l'École pratique des hautes Études, Institut de Montpellier* 21: 729-735.
- ESCARGUEL G. 1999. — Les rongeurs de l'Éocène inférieur et moyen d'Europe occidentale. Systématique, phylogénie, biochronologie et paléobiogéographie des niveaux-repères MP7 à MP14. *Palaeovertebrata* 28 (2-4): 89-351.
- ESTES R. 1964. — Fossil vertebrates from the late Cretaceous Lance Formation, Eastern Wyoming. *University of California Publication, Geological Science* 49: 1-180.
- ESTES R. 1969a. — Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Cssr) Reptilia (Lacertilia). *Österreichische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* 178 (1): 77-82.
- ESTES R. 1969b. — A scincoid lizard from the Cretaceous and Paleocene of Montana. *Brevoria* 331: 1-9.
- ESTES R. 1983a. — Sauria terrestria, Amphisbaenia, in KUHN O. & WELLNHOFER P. (eds), *Handbuch der Paläoherpetologie* Teil 10A. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 249 p.
- ESTES R. 1983b. — The fossil record and early distribution of lizards, in RHODIN A. & MIYATA K. (eds), *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology: Essays in Honor of E. E. Williams*. Museum of comparative Zoology, Harvard University: 1-33.
- ESTES R., DE QUEIROZ K. & GAUTHIER J. 1988. — Phylogenetic relationships within Squamata, in ESTES R. & PREGILL G. (eds), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families: Essays Commemorating C.L. Camp*. Stanford University Press, Stanford: 119-281.
- ETHERIDGE R. & DE QUEIROZ K. 1988. — A phylogeny of Iguanidae, in ESTES R. & PREGILL G. (eds), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families: Essays Commemorating C.L. Camp*. Stanford University Press, Stanford: 283-367.
- EVANS S. E. 1994. — A new anguimorph lizard from the Jurassic and lower Cretaceous of England. *Palaeontology* 37 (1): 33-49.
- FEJÉRVÁRY-LANGH A. 1923. — Beiträge zu einer Monographie der fossilen Ophisaurier. *Palaeontologia Hungarica* Budapest I (7): 123-220.
- FROST D. R. & ETHERIDGE R. 1989. — A phylogenetic analysis and taxonomy of Iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous publication* 81: 1-62.
- GANS C. 1990. — Patterns in amphisbaenian biogeography: A preliminary analysis, in PETERS G. &

- HUTTERER R. (eds), *Vertebrates in the Tropics*. Museum Alexander Koenig, Bonn: 133-143.
- GAO K. & HOU L. 1995. — Iguanians from the upper Cretaceous Djadochta formation, Gobi desert, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15 (1): 57-78.
- GAO K. & FOX R. C. 1996. — Taxonomy and evolution of late cretaceous lizards (Reptilia: Squamata) from western Canada. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 33: 1-107.
- GAO K. & NORELL M. A. 2000. — Taxonomic composition and systematics of late Cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi desert. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 249: 1-118.
- GAUTHIER J. 1986. — Saurischian monophyly and the origin of birds, in PADIAN (ed.), *The origin of birds and the evolution of flight*. *Memoir of the Californian Academy of Sciences* 8: 1-55.
- GAUTHIER J., ESTES R. & DE QUEIROZ K. 1988. — A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha, in ESTES R. & PREGILL G. (eds), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families: Essays Commemorating C.L. Camp*. Stanford University Press, Stanford: 15-118.
- GHEERBRANT E. 1987. — Les vertébrés continentaux de l'Adrar Mgorn (Maroc, Paléocène) ; une dispersion de mammifères transthésienne aux environs de la limite mésozoïque/cénozoïque ? *Geodinamica Acta* 1 (4/5): 233-246.
- GHEERBRANT E. & RUSSELL D. E. 1989. — Presence of the genus *Afrodon* (Eutheria, Lipotyphla?, Adapisoriculidae) in Europe; new data for the problem of trans-Tethyan relations between Africa and Europe around the K/T boundary. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 76: 1-15.
- GHEERBRANT E., ABRIAL C. & CAPPETTA H. 1997. — Nouveaux sites à microvertébrés continentaux du Crétacé terminal des Petites Pyrénées (Haute-Garonne et Ariège, France). *Geobios* 20: 257-269.
- GODINOT M. 1982. — Aspects nouveaux des échanges entre les faunes mammaliennes d'Europe et d'Amérique du Nord à la base de l'Éocène. *Geobios Mémoire Spécial* 6: 403-412.
- GODINOT M., RUSSELL D. E. & LOUIS P. 1992. — Oldest known *Nannopithec* (Primates, Omoymiformes) from the Early Eocene of France. *Folia Primatologia* 58: 32-40.
- GOLZ D. & LILLEGRAVEN J. 1977. — Summary of known occurrences of terrestrial vertebrates from Eocene strata of southern California. *Contribution to Geology of the University of Wyoming* 15: 43-65.
- HARRIS D. J., SINCLAIR E. A., MERCADER N. L., MARSHALL J. C. & CRANDALL K. A. 1999. — Squamate relationships based on C-Mos nuclear DNA sequences. *Herpetological Journal* 9: 147-151.
- HARTENBERGER J. L. 1973. — Les rongeurs de l'Éocène d'Europe, leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 132: 49-69.
- HAUBOLD H. 1977. — Zur Kenntnis der Sauria (Lacertilia) aus dem Eozän des Geiseltals, in MATTHES H. & THALER B. (eds), *Eozäne Wirbeltiere des Geiseltals*. Wissenschaftliche Beiträge der Martin-Luther Universität, Halle 1977/2P5 (1979): 107-112.
- HECHT M. K. 1951. — Fossil lizards of the West Indian genus *Aristelliger* (Gekkonidae). *American Museum Novitates* 1538: 1-33.
- HECHT M. K. & HOFFSTETTER R. 1962. — Note préliminaire sur les amphibiens et les squamates du Landenien supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 39: 1-30.
- HOFFSTETTER R. 1942. — Sur les restes de Sauria du Nummulitique européen rapportés à la famille Iguanidae. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 14: 233-240.
- HOFFSTETTER R. 1943. — Varanidae et Necrosauridae fossiles. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 15: 134-141.
- HOFFSTETTER R. 1946. — Sur les Gekkonidae fossiles. *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle* 18: 195-203.
- HOFFSTETTER R. 1954. — Présence d'un Saurien helodermatidé dans la faune fossile des Phosphorites du Quercy. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 239: 1826-1827.
- HOFFSTETTER R. 1957. — Un Saurien helodermatidé (*Eurheloderma gallicum* nov. gen. et sp.) dans la faune fossile des Phosphorites du Quercy. *Bulletin de la Société géologique de France* 7: 775-786.
- HOFFSTETTER R. 1962a. — Observations sur les ostéodermes et la classification des anguilles actuels et fossiles (Reptiles, Sauriens). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 34: 149-157.
- HOFFSTETTER R. 1962b. — Additions à la faune reptilienne de l'Éocène supérieur de Mormont-Saint-Loup (Suisse). *Bulletin de la Société géologique de France* (7) 4: 109-117.
- HOFFSTETTER R. & GASC J. 1969. — Vertebrae and ribs of modern reptiles, in GANS C. (ed.), *Biology of the Reptilia* 1: 201-310.
- HOOVER J. J. 2000. — Paleogene mammals: Crises and ecological change, in CULVER S. J. & RAWSON P. F. (eds), *Biotic Response to Global Change*. Cambridge University Press, Cambridge: 333-349.
- KELLER T., SULLIVAN R. & HAUBOLD H. 1991. — Fossil anguid lizards from Geiseltal and Messel (middle Eocene) of Germany: A comparison and assessment. *Journal of Vertebrate Paleontology*, abstracts of papers 11, supplement 3: 39.
- KLUGE A. G. 1967. — Higher taxonomic categories of Gekkonid lizards and their evolution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 135: 1-60.
- KLUGE A. G. 1976. — Phylogenetic relationships in the lizard family Pygopodidae: An evaluation of theory, methods and data. *Miscellaneous Publication of the Museum of Zoology, University of Michigan* 152: 1-72.

- KLUGE A. G. 1989a. — Progress in squamate classification. *Herpetologica* 45 (3): 368-379.
- KLUGE A. G. 1989b. — Metacladistics. *Cladistics* 5: 291-294.
- KUHN O. 1940. — Die Placosauriden und Anguinen aus dem Mittleren Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Academia Leopoldina, Carolinica* 53 (8): 461-486.
- KUHN O. 1944. — Weitere Lacertilien, insbesondere Iguaniden aus dem Eozän des Geiseltales. *Paläontologische Zeitschrift* 23: 360-366.
- LEE M. S. 1997. — The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B*, 352: 53-91.
- LEE M. S. 1998. — Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: Towards a resolution of squamate relationships. *Biological Journal of the Linnean Society* 65 (4): 369-453.
- LEE M. S., CALDWELL M. W. & SCANLON J. D. 1999. — A second primitive marine snake: *Pachyophis woodwardi* from the Cretaceous of Bosnia-Herzegovina. *Journal of Zoology* 248: 509-520.
- LI JINLING 1985. — A new lizard from Late Jurassic of Subel, Gansu. *Vertebrata Palasiatica* XXIII (1): 13-18.
- LOUIS P. 1996. — Recherches de mammifères paléogènes dans les départements de l'Aisne et de la Marne pendant la deuxième moitié du vingtième siècle, in GODINOT M. & GINGERICH P. D. (eds), Paléobiologie et évolution des mammifères paléogènes (volume jubilaire en hommage à Donald E. Russell). *Palaeovertebrata* 25 (2-4): 83-113.
- MCDOWELL S. B. & BOGERT C. M. 1954. — The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguimorph lizard. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 105 (1): 1-145.
- MCKENNA M. C. 1983. — Holarctic landmass rearrangement, cosmic events, and Cenozoic terrestrial organisms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 70: 459-489.
- MACEY J. R., LARSON A., ANANJEVA N. B., FANG Z. & PAPPENFUSS T. J. 1997. — Evolutionary shifts in three major structural features of the mitochondrial genome among iguanian lizards. *Journal of Molecular Evolution* 44: 660-674.
- MESZOELY C. A. & HAUBOLD H. 1975. — The status of the middle Eocene Geiseltal limbless lizards. *Copeia* 1: 36-43.
- MESZOELY C. A., ESTES R. & HAUBOLD H. 1978. — Eocene anguid lizards from Europe and a revision of the genus *Xestops*. *Herpetologica* 34: 156-166.
- MILES D. B. & DUNHAM A. E. 1992. — Comparative analyses of phylogenetic effects in the life-history patterns of iguanid reptiles. *American Naturalist* 139: 848-869.
- MILNER A. C., MILNER A. R. & EVANS S. E. 2000. — Amphibians, reptiles and birds: A biogeographical review, in CULVER S. J. & RAWSON P. F. (eds), *Biotic Response to Global Change*. Cambridge University Press, Cambridge: 316-331.
- MOODY S. M. 1980. — *Phylogenetic and Historical Biogeographical Relationships of the Genera in the Family Agamidae (Reptilia: Lacertilia)*. Ph. D. dissertation, University of Michigan, Ann Arbor, USA, 373 p.
- MOODY S. M. 1982. — Cladistic relationships within Iguania. Paper presented in symposium titled "Phylogenetic relationships of the lizard families, II" at the *Annual Meetings of the Society of Systematic Zoology, Louisville*.
- MÜLLER J. 1996. — Eine neue Art der echten Eidechsen (Reptilia: Lacertilia: Lacertidae) aus dem Unteren Miozän von Poncenat, Frankreich. *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen* 25: 79-88.
- MÜLLER J. 1998. — *Osteologie und phylogenetische Stellung von Eolacerta robusta Nöth, 1940, einem Lacertilier aus den Mitteleozän von Messel und dem Geiseltal (Reptilia, Scincomorpha)*. Thèse, Johannes-Gutenberg-Universität, Mainz, Allemagne, 113 p.
- MÜLLER J. 2001. — Osteology and relationships of *Eolacerta robusta*, a lizard from the middle Eocene of Germany (Reptilia, Squamata). *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (2): 261-278.
- NEL A., PLÖEG G. DE, DUTHEIL D., FRANCESCHI D. DE, GHEERBRANT E., GODINOT M., HERVET S., MENIER J.-J., AUGÉ M., BIGNOT G., CAVAGNATTO C., DUFFAUD S., GAUDANT J., HUA S., JOSSANG A., LAPPARENT DE BROIN F. DE, POZZI J. P., PAICHELER J. C., BEUCHET F. & RAGE J.-C. 1999. — Un gisement sparnacien exceptionnel à plantes, arthropodes et vertébrés (Éocène basal, MP7) : Le Quesnoy (Oise, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 12a, 329 (1): 65-72.
- NORELL M. A. & GAO K. 1997. — Braincase and phylogenetic relationships of *Estesia mongoliensis* from the Late Cretaceous of the Gobi desert and the recognition of a new clade of lizards*. *American Museum Novitates* 3211: 1-25.
- NORELL M., MCKENNA M. & NOVACEK M. 1992. — *Estesia mongoliensis*, a new fossil varanoid from the Late Cretaceous Barun Goyot formation of Mongolia. *American Museum Novitates* 3045: 1-24.
- NÖTH L. 1940. — *Eolacerta robusta* n. g. n. sp., ein Lacertilier aus dem mittleren Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina* 8: 439-460.
- NYDAM R. L. 2000. — A new taxon of Helodermatid-like lizards from the Albian-Cenomanian of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (2): 285-294.
- PIANKA E. R. 1967. — On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology* 48: 333-351.
- PILUSTRELLI C. & MOODY S. M. 1991. — An alternative cladistic analysis of the iguanian lizard families. Poster, 1991, in *SSAR meetings and Pennsylvania State University, University Park, Pennsylvania*.

- PREGILL G. K., GAUTHIER J. A. & GREENE H. W. 1986. — The evolution of helodermatid squamates, with description of a new taxon and an overview of Varanoidea. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* 21 (11): 167-202.
- PRESCH W. 1988. — Phylogenetic relationships of the Scincomorpha, in ESTES R. & PREGILL G. (eds), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families: Essays Commemorating C.L. Camp*. Stanford University Press, Stanford: 471-492.
- RAGE J.-C. 1978. — Squamates, la Poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. *Palaeovertebrata* 8: 167-326.
- RAGE J.-C. 1984. — La « Grande Coupure » Éocène-Oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles) : Problèmes du synchronisme des événements paléobiogéographiques. *Bulletin de la Société géologique de 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'Éocène supérieur. I. Amphibiens et reptiles. *Palaeontographica* (A) 205: 3-27.
- RAGE J.-C. 1999. — Squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of Lano (Basque Country, Spain). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14 num. espec. 1: 121-133.
- RAGE J.-C. & AUGÉ M. 1993. — Squamates from the Cainozoic of the western part of Europe. A review. *Revue de Paléobiologie* vol. spéc. 7: 199-216.
- RAGE J.-C. & SAINT GIRONS H. 1989. — Données biogéographiques : Mise en place de la faune et facteurs actuels de la répartition, in CASTANET J. & GUYETANT R. (eds), *Atlas des amphibiens et reptiles de France*. Société herpétologique de France, Paris: 29-32.
- RENOUS S. 1979. — Application des principes cladistiques à la phylogénèse et à la biogéographie des Lacertiliens. *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch* 125: 376-432.
- RICHTER A. 1994. — Lacertilia aus der Unteren Kreide von Una und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen* E 14: 1-147.
- RIEPEL O. 1979. — A functional interpretation of the Varanid dentition (Reptilia, Lacertilia, Varanidae). *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch* 125: 797-817.
- RIEPEL O. 1980a. — Ein Lacertilier aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt. *Beiträge zur naturkundlichen Forschung Südwest-Deutschlands* 39: 57-69.
- RIEPEL O. 1980b. — The phylogeny of anguinomorph lizards. *Denkschriften der Schweizerischen naturforschenden Gesellschaft* 94, 86 p.
- RIEPEL O. 1984. — The structure of the skull and jaw adductor musculature in the Gekkota, with comments on the phylogenetic relationships of the Xantusiidae (Reptilia: Lacertilia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 82: 291-318.
- RIEPEL O. & LABHARDT L. 1979. — Mandibular mechanics in *Varanus niloticus* (Reptilia: Lacertilia). *Herpetologica* 35: 158-163.
- ROCEK Z. 1984. — Lizards (Reptilia: Sauria) from the lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). *Rozprawy Československé akademie věd Rada matematických a přírodních věd* 94 (1): 1-69.
- ROSSMANN T. 1999. — Messelosaurinae lacertiliens (Squamata: Iguanoidea) from the Palaeogene of France and North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1999 (10): 577-592.
- ROSSMANN T. 2000a. — Osteologische Beschreibung von *Geiseltaliellus longicaudus* Kuhn, 1944 (Squamata: Iguanoidea) aus dem Mittleren Eozän der Fossilagerstätten Geiseltal und Grube Messel (Deutschland), mit einer Revision der Gattung *Geiseltaliellus*. *Palaeontographica* A, 258: 117-158.
- ROSSMANN T. 2000b. — A new amphibiaenian (Squamata) from the Phosphorites du Quercy, France. *5th European Workshop on Vertebrate Palaeontology*, Karlsruhe: 66.
- ROWE T., CIFELLI R., LEHMAN T. & WEIL A. 1992. — The campanian Terlingua local fauna, with a summary of other vertebrates from the Aguja formation, Trans-Pecos Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 (4): 472-493.
- RUSSELL D. E. 1968. — Succession, en Europe, des faunes mammaliennes du début du Tertiaire. *Mémoire BRGM* 58: 291-296.
- SCHATZINGER R. 1975. — *Later Eocene (Uintan) Lizards from the Greater San Diego Area, California*. M. S. Thesis, San Diego State University, USA, 212 p.
- SCHLEICH H. H. 1985. — Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 3. Erstnachweis von Doppelschleichen (*Blanus antiquus* sp. nov.) aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* A4: 1-16.
- SCHLEICH H. H. 1987. — Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands 7. Erstnachweis von Geckos aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands: *Palaeogecko risgoviensis* nov. gen., nov. spec. (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 27: 67-93.
- SCHLEICH H. H. 1988. — Paläoherpetologische Materialien und Faunenspektren aus dem Kalktertiär des Mainzer Beckens (Oberoligozän-Untermiozän). *Geologisches Jahrbuch* A110: 289-306.
- SCHMIDT-KITTLER N. (ed.) 1987. — European reference levels and correlation tables. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen* (A) 10: 15-31.
- SCHWENK K. 1988. — Comparative morphology of the lepidosaur tongue and its relevance to squamate phylogeny, in ESTES R. & PREGILL G. (eds), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families:*

- Essays Commemorating C.L. Camp*. Stanford University Press, Stanford: 569-598.
- STEEL R. 1996. — *A Natural History of the World's Monitor Lizards*. R. Curtis books, Sanibel Island, Fla., USA, 160 p.
- STEURBAUT E., DECONINCK J., ROCHE E. & SMITH T. 1999. — The Dormaal Sands and the Paleocene-Eocene boundary in Belgium. *Bulletin de la Société géologique de France* 170: 217-227.
- STORCH G. 1986. — Die Saiger von Messel: Wurzeln auf vielen Kontinenten. *Spektrum der Wissenschaft* 6: 48-65.
- STORCH G. 1990. — The Eocene mammalian fauna from Messel. A paleobiogeographical jigsaw puzzle, in PETERS G. & HUTTERER R. (eds), *Vertebrates in the Tropics*. Museum Alexander Koenig, Bonn: 23-32.
- SUDRE J. & ERFURT J. 1996. — Les Artiodactyles du gisement Yprésien terminal de Prémontré (Aisne, France), in GODINOT M. & GINGERICH P. D. (eds), *Paléobiologie et évolution des mammifères paléogènes* (volume jubilaire en hommage à Donald E. Russell). *Palaeovertebrata* 25 (2-4): 391-414.
- SULLIVAN R. M. 1979. — Revision of the Paleogene Genus *Glyptosaurus* (Reptilia, Anguillidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 163 (1): 1-72.
- SULLIVAN R. M. 1987. — *Parophisaurus pawneensis* (Gilmore 1928) new genus of anguillid lizard from the middle Oligocene of North America. *Journal of Herpetology* 21: 115-133.
- SULLIVAN R. M. & LUCAS S. G. 1988. — Fossil squamata from the San José formation, early Eocene, San Juan basin, New Mexico. *Journal of Paleontology* 62 (4): 631-639.
- SULLIVAN R. M. & LUCAS S. G. 1996. — *Palaeoscincosaurus middletoni*, new genus and species (Squamata: ?Scincidae) from the early Paleocene (Puercan) Denver Formation, Colorado. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 (4): 666-672.
- SULLIVAN R. M., KELLER T. & HABERSETZER J. 1999. — Middle Eocene (Geiseltalian) anguillid lizards from Geiseltal and Messel, Germany. I. *Ophisauriscus quadrupes* Kuhn 1940. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 216: 97-129.
- UNDERWOOD G. 1957. — On lizards of the family Pygopodidae, a contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *Journal of Morphology* 100: 207-268.
- WILLIAMS E. E. 1988. — A new look at the Iguania, in HEYER W. R. & VANZOLINI P. E. (eds), *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro: 429-488.
- WEST R. M. & DAWSON M. R. 1978. — Vertebrate paleontology and the Cenozoic history of the North Atlantic region. *Polarforschung* 48 (1/2): 103-119.
- WU X.-C., BRINKMAN D. B. & RUSSELL A. 1996. — *Sineoamphisbaena hexatabularis*, an amphisbaenian (Diapsida: Squamata) from the Upper Cretaceous redbeds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, People's republic of China), and comments on the phylogenetic relationships of the Amphisbaenia. *Canadian Journal of Earth Sciences* 33: 541-577.
- ZAHER H. & RIEPPEL O. 1999. — Tooth implantation and replacement in Squamates, with special reference to Mosasaur lizards and snakes. *American Museum Novitates* 3271: 1-19.

Soumis le 19 février 2002 ;
 accepté le 24 juillet 2002.