

Bulletin de la Société Herpétologique de France

4^e trimestre 2000

N° 96



Bulletin de la Société Herpétologique de France

Directeur de la Publication / Editor :
Roland VERNET

Comité de Rédaction / Managing Co-editors :
Jean LESCURE, Claude PIEAU, Jean-Claude RAGE, Max GOYFFON

Secrétariat de Rédaction / Secretary :
Françoise THIOUILLAY

Comité de lecture / Advisory Editorial Board :
Robert BARBAULT (Paris, France) ; Aaron M. BAUER (Villanova, Pennsylvania) ;
Liliane BODSON (Liège, Belgique) ; Donald BRADSHAW (Perth, Australie) ;
Maria Helena CAETANO (Lisbonne, Portugal) ; Max GOYFFON (Grenoble, France) ;
Robert GUYETANT (Chambéry, France) ; Ulrich JOGER (Darmstadt, Allemagne) ;
Michael R.K. LAMBERT (Chatham, Angleterre) ; Benedetto LANZA (Florence, Italie) ;
Raymond LECLAIR (Trois-Rivières, Canada) ; Guy NAULLEAU (Chizé, France) ;
Saïd NOUIRA (Tunis, Tunisie) ; V. PEREZ-MELLADO (Salamanque, Espagne) ;
Armand DE RICQLES (Paris, France) ; Zbynek ROCEK (Prague, Tchécoslovaquie)

Instructions aux auteurs / Instructions to authors :

Des instructions détaillées ont été publiées dans le numéro 91 (3^{ème} trimestre 1999). Les auteurs peuvent s'y reporter. S'ils ne les possèdent pas, ils peuvent en obtenir une copie auprès du responsable du comité de rédaction. Les points principaux peuvent être résumés ainsi : les manuscrits, dactylographiés en double interligne, au recto seulement, sont envoyés en double exemplaire. La disposition du texte doit respecter les instructions. L'adresse de l'auteur se place désormais après le nom de l'auteur en première page. Les figures sont réalisées sur papier calque ou bristol. Les légendes des planches, figures et tableaux ainsi que le titre en anglais sont reportés sur feuilles séparées. Les références bibliographiques sont regroupées en fin d'article.

Exemple de présentation de référence bibliographique :

Bons J., Cheylan M. & Guillaume C.P. 1984 - Les Reptiles méditerranéens. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 29: 7-17

Tirés à part - Les tirés à part (payants) ne sont fournis qu'à la demande des auteurs (lors du renvoi de leurs épreuves corrigées) et seront facturés par le service d'imprimerie. Tous renseignements auprès du trésorier.

La rédaction n'est pas responsable des textes et illustrations publiés qui engagent la seule responsabilité des auteurs. Les indications de tous ordres, données dans les pages rédactionnelles, sont sans but publicitaire et sans engagement.

La reproduction de quelque manière que ce soit, même partielle, des textes, dessins et photographies publiés dans le Bulletin de la Société Herpétologique de France est interdite sans l'accord écrit du directeur de la publication. La S.H.F. se réserve la reproduction et la traduction ainsi que tous les droits y afférant, pour le monde entier. Sauf accord préalable, les documents ne sont pas retournés.

ENVOI DES MANUSCRITS à :
Roland VERNET

Laboratoire d'Ecologie, Ecole Normale Supérieure
46 rue d'Ulm - 75230 PARIS Cedex 05

Tél : 33 - 01 44 32 37 04 - Fax : 33 - 01 44 32 38 85 - E-mail : vernet@biologie.ens.fr

Photo de couverture : J.-M. MAZIN
Empreinte d'un pied droit de Dinosaur
théropode (*Eubrontes*)
Thitonien inférieur. Crayssac (Lot)

N° commission paritaire: 59374

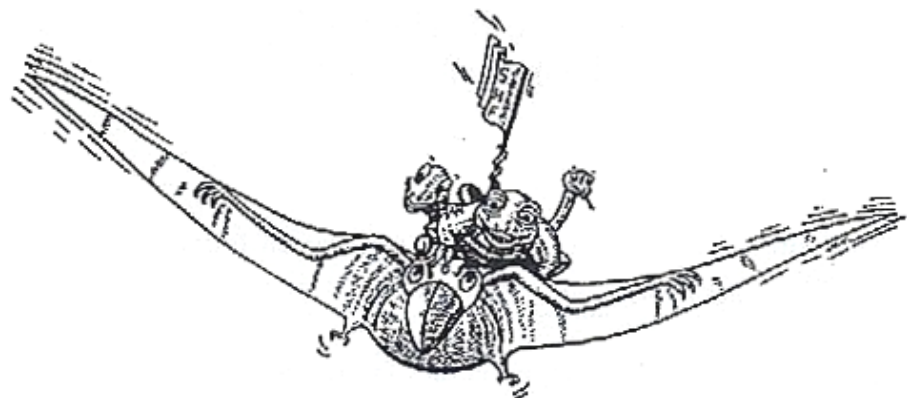
Imprimeur : S.A.I. Biarritz
18, rue de Folin, 64200 BIARRITZ

Dépôt légal : 4^{ème} trimestre 2000

28^{ème} congrès de la Société Herpétologique de France

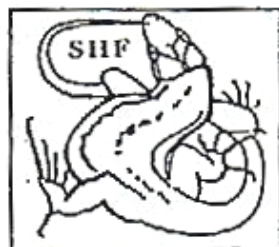
Poitiers

01- 04 juillet 1999



Thèmes 1999

- 1 - LES AMPHIBIENS ET LES REPTILES DANS L'HISTOIRE DE LA VIE
- 2 - REPARTITION ET CONSERVATION DES AMPHIBIENS ET DES REPTILES EN RÉGION POITOU-CHARENTES



CHS

Université



de Poitiers

Organisation et contenu scientifique :

Jean-Michel MAZIN et Jean-Paul BILLON-BRUYAT

Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine,
40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex

BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ HERPETOLOGIQUE DE FRANCE

4^{ème} trimestre 2000

N° 96

SOMMAIRE

28^{ème} congrès de la Société Herpétologique de France Poitiers, 01- 04 juillet 1999

- Editorial 4
- Diversité des faunes de lézards du Tertiaire en Europe de l'Ouest
Marc AUGE 5-14
- Histoire et origine géographique des faunes de serpents en Europe
Martin IVANOV, Jean-Claude RAGE, Zbigniew SZYNDLAR
et Márton VENCZEL 15-24
- Travaux récents sur l'évolution et la paléocécologie des stégocéphales
Michel LAURIN 25-37
- Le problème de l'origine des tétrapodes hier et aujourd'hui
Armand de RICQLES 39-55
- Phylogénie et origine des serpents
Jean-Claude RAGE 57-69
- Domination reptilienne dans l'écosystème littoral de Crayssac
(Tithonien inférieur, Quercy, Lot)
Jean-Michel MAZIN, Jean-Paul BILLON-BRUYAT, Pierre
HANTZPERGUE & Gérard LAFAURIE 71-81
- Congrès et stage d'herpétologie 2001..... 82-83

CONTENTS

28th annual meeting of the French Herpetological Society
Poitiers , 01- 04 July 1999

• Editorial	4
• Biodiversity of lizard faunas from the Cainozoic of Western Europe. Marc AUGE.....	5-14
• History and geographic origin of snake faunas in Europe Martin IVANOV, Jean-Claude RAGE, Zbigniew SZYNDLAR et Márton VENCZEL	15-24
• Recent works on the evolution and the paleoecology of stegocephalians Michel LAURIN	25-37
• Issue of tetrapods origin : yesterday and today Armand de RICQLES	39-55
• Phylogeny and origin of snakes Jean-Claude RAGE.....	57-69
• Abundance of Reptiles in the littoral ecosystem of Crayssac (early Tithonian , Quercy, Lot) Jean-Michel MAZIN, Jean-Paul BILLON-BRUYAT, Pierre HANTZPERGUE & Gérard LAFAURIE	71-81
• Congrès et stage d'herpétologie 2001	82-83

EDITORIAL

Le 28^{ème} Congrès de la Société Herpétologique de France s'est tenu du 1er au 4 juillet 1999 à Poitiers. Soixante dix-sept participants ont présenté 31 communications orales et 17 posters, mais l'amphithéâtre a reçu jusqu'à 150 personnes lors des sessions. Le Congrès a été d'une très bonne tenue scientifique, dans une excellente ambiance, essentiellement due à "l'esprit SHF". Une conférence publique a eu lieu au CCSTI de Poitiers, ouvrant encore un plus plus les activités de la SHF vers le grand public. Deux excursions avaient été prévues, l'une sur la Réserve de Pinail (Vienne), l'autre au CEB de Chizé (Deux-Sèvres).

Cette réunion s'est tenue en milieu universitaire et a été organisée par des paléontologues. Ce choix ne fut ni anodin, ni sans conséquence. Il correspondait à la volonté du Bureau de la SHF d'ouvrir encore plus la Société, ses activités et ses échanges vers la paléoherpétologie. Des amphibiens du Paléozoïque aux batraciens actuels, des dinosaures aux oiseaux, des thérapside aux mammifères, sans compter les groupes éteints sans descendance, les herpétofaunes fossiles sont incontournables dans l'histoire des Vertébrés. Bien que régulièrement présentes dans les congrès et les publications de la SHF par l'intervention de paléontologues, le 28^{ème} Congrès a tenu à leur consacrer plusieurs sessions. Les conséquences de ce choix sont également intéressantes à noter. L'intérêt porté par la communauté des herpétologues aux faunes fossiles a conduit, lors de cette réunion, à proposer la mise en place d'une commission "Paléoherpétologie" au sein de la SHF. D'autre part, sur le modèle de l'Atlas Herpétologique de France, l'idée de lancer la réalisation d'un atlas paléoherpétologique a été proposée et bien reçue. Il s'agirait d'une synthèse ambitieuse qui permettrait, outre de faire un bilan des faunes fossiles trouvées en France, d'inclure une troisième dimension à notre connaissance des herpétofaunes françaises, le temps.

Jean-Michel MAZIN

Diversité des faunes de lézards du Tertiaire en Europe de l'Ouest

par

Marc AUGE

*Laboratoire de Paléontologie, Muséum National d'Histoire naturelle,
8 rue Buffon, 75005 Paris (France)*

Résumé - En Europe de l'Ouest, trois ensembles de lézards dont l'histoire a été différente pendant le Tertiaire sont distingués: 1) un premier groupe, comprenant les Lacertidae, Anguidae et sans doute les Gekkonidae, a occupé l'Europe durant tout le Tertiaire; 2) plusieurs familles se sont manifestées irrégulièrement au cours du Tertiaire: Agamidae*, Chamaeleonidae, Cordylidae, Varanidae et peut-être Scincidae; 3) un ensemble a définitivement disparu d'Europe à la limite Eocène-Oligocène/Oligocène basal: Iguanidae*, Glyptosaurinae, Necrosauridae et Helodermatidae. Cette dernière période a donc joué un rôle important dans l'histoire des lézards en Europe de l'Ouest.

Mots clés: Europe. Lacertiliens. Tertiaire.

Summary - Biodiversity of lizard faunas from the Cainozoic of Western Europe. In Western Europe, lizards comprise three assemblages the history of which has been different: 1) An assemblage includes taxa which were present in Western Europe during the whole Tertiary (Lacertidae, Anguidae and probably Gekkonidae); 2) Several families occur occasionally in the fossil record (Agamidae*, Chamaeleonidae, Cordylidae, Varanidae and perhaps Scincidae); 3) Four taxa did not survive the Eocene-Oligocene limit/earliest Oligocene in Western Europe (Iguanidae*, Glyptosaurinae, Necrosauridae, and Helodermatidae). The Eocene-Oligocene limit ('Grande Coupure') and the earliest Oligocene took a prominent part in the history of lizards in Western Europe.

Key-Words: Europe. Lacertilia. Tertiary.

I. INTRODUCTION

L'article propose une revue de l'histoire des lézards dans le Tertiaire européen. Nécessairement synthétique, ce travail fait suite aux publications de Hoffstetter (1955, 1958) et de Rage et Augé (1993) avec une mise à jour qui tient compte de nouvelles données paléontologiques, obtenues notamment dans l'Eocène inférieur. Nos propres recherches concernant en premier lieu les Lacertilia du Tertiaire, je me bornerais à citer les principaux taxons décrits dans le Secondaire européen, période cruciale dans la diversification des lézards, puisqu'elle voit l'apparition des principales familles de Lacertilia dont beaucoup prospèrent encore actuellement. Evans (1993) a fait une mise au point récente sur les faunes de Lacertilia du Jurassique en Europe.

II - MESOZOIQUE

La présence de Lepidosauria en Europe de l'Ouest est attestée dès le milieu du Jurassique en Grande-Bretagne (Bathonien d'Ecosse et de Kirtlington, Evans 1993, Waldman & Evans 1994). Ce dernier gisement a surtout livré des scincomorphes mais l'assemblage comporte un possible Gekkota et un anguimorphe proche des Platynota, *Parviraptor* (Evans, 1994a; 1998). On a trouvé des Lacertilia dans plusieurs localités européennes du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur. Le site de Cerin (France, Kimméridgien) recèle plusieurs squelettes complets, attribués aux Iguania, et montrant une ressemblance superficielle avec les Agamidae*, selon Cocude-Michel (1963) et Hoffstetter (1964). (Remarque : l'astérisque suivant un taxon indique que ce dernier est un métataxon, c'est-à-dire qu'il n'est pas possible de savoir si le taxon est mono- ou paraphylétique). Evans (1994b) revoit ces pièces et montre qu'elles appartiennent à des genres différents, l'un étant un sphénodontien, l'autre un lepidosaure, peut-être un véritable lézard. Le Jurassique supérieur de Guimarota, au Portugal (Seiffert 1973, Evans 1993) a fourni des scincomorphes et anguimorphes. A Solnhofen (Jurassique supérieur), en Allemagne, ont été trouvés des scincomorphes et peut-être des anguimorphes (Evans 1993). Ce gisement a aussi livré plusieurs genres de lézards interprétés comme des Gekkota (Hoffstetter 1964, Cocude-Michel 1963, Estes 1983) mais Evans (1994c) met en doute cette affiliation, au moins pour le genre *Bavarisaurus*.

Les Lacertilia du Crétacé inférieur (Berriasien) de la formation du Purbeck (Angleterre, Dorset) sont connus, entre autres, grâce à Hoffstetter (1967) et Ensom *et al.* (1991). On y compte des Scincomorpha et un Anguimorpha, *Dorsetisaurus*. Plusieurs gisements du Crétacé inférieur d'Espagne (Una, Las Hoyas, Galve et Montsec) ont livré des restes de Scincomorpha, avec une forme (*Meyasaurus*, ex-*Ilerdaesaurus*) qui serait proche des Teiidae et une mâchoire incomplète attribuée aux Scincidae (Richter 1994, Alifanov 1993, Evans & Barbadillo 1997).

Gheerbrant *et al.* (1997) et Rage (1999) ont décrit des restes de Lacertilia, en général limités à des fragments de mâchoires, dans le Crétacé supérieur de l'Europe sud-occidentale: une dent de lézard appartenant peut-être à un Teiidae dans le Crétacé terminal des Pyrénées (Gheerbrant *et al.* 1997), quelques dentaires incomplets et des vertèbres attribués aux Amphisbaenia, aux Iguanidae* et aux Scincomorpha dans le gisement de Lano (Rage 1999) et un fragment de dentaire d'Iguanid* dans la localité du Champ-Garimond (Sigé *et al.* 1997).

III. CENOZOIQUE

A. Paléocène

Le Paléocène européen n'a fourni de Lacertilia que dans quatre gisements, Cernay près de Reims (Hoffstetter 1943), Hainin en Belgique (Van Dyck-Groessens 1983), Walbeck en Allemagne (Kuhn 1940a, Estes 1983) et Menat (Piton 1940) dans le Massif Central français. Les fossiles y sont souvent fragmentaires et difficiles à interpréter, notamment dans la localité de

Hainin. On peut cependant affirmer, d'après les auteurs précédents et de nouveaux restes de Cernay que j'ai pu voir au Museum National d'Histoire Naturelle, que l'on trouve au moins les taxons suivants en Europe durant le Paléocène : *Amphisbaenia*, *Scincomorpha*, *Lacertidae*, ces derniers avec peut-être deux formes et *Platynota*. Les faunes de *Lacertilia* seront beaucoup mieux représentées dans la suite du Paléogène (Eocène-Oligocène).

B. Eocène

On dénombre dix familles (ou sous-familles) de *Lacertilia* dans l'Eocène inférieur européen (53 à 45 millions d'années) (*Iguanidae**, *Agamidae**, *Gekkonidae*, *Lacertidae*, *Cordylidae*, *Anguinae*, *Glyptosaurinae*, *Varanidae*, *Helodermatidae* et *Necrosauridae*), sans compter les *Amphisbaenia*, présents dans tous les gisements étudiés, parmi lesquels on citera celui de Dormaal (Belgique), à la base de l'Eocène inférieur (Hecht & Hoffstetter 1962, Augé 1990) et celui de Prémontré, daté de la fin de l'Eocène inférieur (Godinot *et al.* 1992, Augé *et al.* 1997). Une telle diversité familiale ne se retrouvera plus durant la suite du Cénozoïque (tableau I).

Les gisements allemands de Messel et du Geiseltal ont fourni l'essentiel des restes de *Lacertilia* connus dans la base de l'Eocène moyen; plusieurs familles citées dans l'Eocène inférieur en sont absentes (*Gekkonidae*, *Agamidae*, *Amphisbaenia*) mais ces disparitions pourraient n'être qu'apparentes puisque l'on retrouve les *Gekkonidae* et les *amphisbaenae* à la fin de l'Eocène moyen, dans le gisement du Bretou en particulier (Rage 1988). Cependant, la disparition des *Agamidae** d'Europe au cours de l'Eocène moyen peut être tenue pour certaine, le gisement de St. Maximin (Duffaud & Rage 1997) ayant probablement fourni leur dernier représentant durant l'Eocène.

L'Eocène supérieur, illustré par les gisements des Phosphorites du Quercy, constitue une importante période de diversification générique et spécifique pour les *Lacertilia*. Nous examinerons maintenant cette diversité générique et spécifique dans tout l'Eocène d'Europe.

Chez les *Iguanidae**, on trouve le genre *Geiseltaliellus*, représenté par au moins deux espèces, dans l'Eocène inférieur et moyen. Un autre genre prend le relais dans l'Eocène supérieur, *Cadurciguana*. La famille disparaît définitivement d'Europe au tournant Eocène/Oligocène (-34Ma).

Un seul genre d'*Agamidé**, *Tinosaurus*, a été décrit dans l'Eocène (Eocène inférieur) européen et c'est à la base de l'Eocène inférieur (gisement de Dormaal) qu'il est le plus abondant.

Chez les *Gekkonidae*, on doit à Hoffstetter (1946) la description des genres *Rhodanogekko* (Eocène moyen) et *Cadurcogekko* (Eocène supérieur). En fait, la famille semble représentée dans tout le Cénozoïque européen, sauf le Paléocène. Les fossiles, même les plus anciens, ressemblent à s'y méprendre aux formes actuelles, d'où la difficulté des études taxinomiques.

Tableau I : Répartition stratigraphique des familles de lézards dans le Secondaire et le Tertiaire d'Europe de l'Ouest

		AMPHISBAENIA Necrosauridae	Varanidae	Helodermatidae	Platynola	Anguinae ANGUIMORPHA	Scincidae	Corylidae Teliidae	Lacertidae	SCINCOMORPHA	Gekkonidae GEEKOTA	Chamaeleonidae	Agamidae* Iguanidae* IGUANIA
	1,65 Ma											X	
Pléistocène		X				X	X		X				
Pliocène		X	X			X	X		X			X	
	5,3 Ma												
Miocène		X	X			X	X	X?	X		X	X	
	23,5 Ma												
Oligocène		X				X	X		X		X	X	
	34 Ma												
Eocène		X	X			X	X	X	X		X	X	
	53 Ma												
Paléocène								X					
	65 Ma												
Crétacé supérieur								X?				X	
	95 Ma												
Crétacé inférieur						X	X						
	140 Ma												
Jurassique supérieur						X			X		X?		
	155 Ma												
Jurassique moyen									X		X?		

Dans beaucoup de gisements de l'Eocène européen, on relève la présence de deux formes de Lacertidae, un genre de grande taille, *Plesiolacerta*, que l'on suit durant tout l'Eocène, étant accompagné par un ou même quelquefois plusieurs Lacertidae de petite taille qui restent à décrire. On connaît aussi de très rares Lacertidae de l'Eocène conservés dans l'ambre de la Baltique. L'un d'eux, en cours d'étude, est de grande taille, alors que les autres fossiles, connus sous le nom de *Succinilacerta* (Böhme & Weitschat 1998, Borsuk-Bialynicka *et al.* 1999), sont beaucoup plus petits. Ces découvertes confirment de façon indiscutable l'existence de véritables Lacertidae durant l'Eocène, existence que certaines études de phylogénie moléculaire, menées sur des Lacertidae actuels,

avaient plus ou moins remise en cause (Mayer & Benyr 1994). Les Cordylidae, actuellement confinés à l'Afrique et Madagascar, occupaient l'Europe durant l'Eocène. Ils connaissent une importante diversification durant l'Eocène supérieur où l'on relève quatre espèces. Les Scincidae, une famille actuelle cosmopolite, n'apparaissent guère dans le registre fossile. On peut tout de même affirmer que des Scincidae se trouvaient en Europe (Phosphorites du Quercy) dans l'Eocène supérieur et il faudra attendre le Néogène pour retrouver d'autres Scincidae fossiles décrits.

Chez les Anguinae, les genres *Anguis* et *Ophisaurus* (sens large) actuels peuplaient déjà l'Europe au début de l'Eocène. On découvre les restes de ces lézards apodes dans pratiquement tous les gisements étudiés. Une forme munie de membres de petite taille mais parfaitement conformés (*Ophisauriscus*) a été décrite dans le gisement du Geiseltal (Kuhn 1940b, Estes 1983). La diversification des Anguinae à la fin de l'Eocène se marque par l'apparition d'une espèce de grande taille, *Ophisaurus s.l. picteti*, Hoffstetter, 1942. Les Glyptosaurinae, quant à eux, étaient de grands lézards protégés par une épaisse couverture ostéodermique. Illustrés par le genre *Placosaurus*, ils restent assez abondants durant tout l'Eocène européen (Rage & Augé 1993).

Le genre *Saniwa* (Varanidé), très proche des varans actuels, occupait l'Europe durant l'Eocène inférieur où il était accompagné par un autre varanoïde d'assez grande taille, *Necrosaurus* (Necrosauridae). *Saniwa* disparaît durant l'Eocène moyen, alors que *Necrosaurus* se diversifie à l'Eocène supérieur. D'autres membres des platynotes, les Helodermatidae, les seuls lézards venimeux de la faune actuelle, aujourd'hui confinés à l'Amérique du Nord, peuplèrent l'Europe durant l'Eocène, avec notamment le genre *Eurheloderma* décrit par Hoffstetter (1957).

C. La Grande Coupure Eocène/Oligocène et l'Oligocène

Le tournant Eocène/Oligocène (nommé Grande Coupure par Stehlin, 1909, qui constate alors une importante phase de renouvellement des faunes mammaliennes) voit aussi l'extinction de nombreux taxons chez les lézards. Les Iguanidae*, les Glyptosaurinae, les Helodermatidae et les Necrosauridae disparaissent définitivement d'Europe. Les Lacertidae, les Gekkonidae, les Cordylidae et les Anguinae franchissent la Grande Coupure mais, lorsque cela peut être précisé, les espèces éocènes s'éteignent, remplacées par de nouvelles formes certainement venues d'autres régions. Dans le cas des lézards, la Grande Coupure ne doit pas être comprise comme un événement totalement brutal, car si le renouvellement est profond, il s'étend sur quelques millions d'années. L'on retrouve, en effet, certains taxons éocènes comme les Necrosauridae, Helodermatidae et le Lacertidé *Plesiolacerta* dans quelques gisements de l'Oligocène basal, après quoi ils disparaissent définitivement d'Europe (Augé 1986, 1988a).

La place nous manque ici pour évoquer autrement que brièvement les causes de la chute de diversité au passage Eocène/Oligocène. La dégradation climatique fini-Eocène, qui se prolonge durant l'Oligocène, est en cause mais certainement pas au travers d'effets directs de la température sur les lézards.

La chute des températures entraîne avec elle une baisse de la productivité globale et des bouleversements paléogéographiques, notamment la mise en communication de faunes autrefois séparées, avec l'effacement de la mer d'Obik qui séparait l'Europe de l'Asie. L'arrivée, plus ou moins brusque, des faunes asiatiques, notamment des mammifères, induit des changements profonds chez les Lacertilia.

Durant la suite de l'Oligocène, les faunes de Lacertilia restent appauvries, au moins par rapport à celles de l'Éocène. Elles sont dominées par les Anguinae avec plusieurs espèces attribuées au genre *Ophisaurus* s.l. et les Lacertidae qui se diversifient vers la fin de la période avec l'apparition d'une série d'espèces à la dentition de plus en plus large (Lacertidae amblyodontes, Hoffstetter 1944, Rage 1987). Les restes de Gekkonidae ne sont pas très abondants durant l'Oligocène mais la famille a certainement maintenu une présence constante dans toute la période, alors que les Cordylidae et les Agamidae* n'apparaissent avec certitude que dans quelques rares gisements oligocènes (Augé & Rage 1995, Böhme & Lang 1991). A propos des Agamidae*, on relève les intéressantes indications paléoclimatiques fournies par l'un d'entre eux, le genre *Uromastyx* (Augé 1988b) qui révèle, avec d'autres taxons, une aridification du climat oligocène.

D. Le Néogène et le Pléistocène

La domination des faunes de Lacertilia européennes par les Lacertidae et les Anguinae ne se dément pas durant toute cette période, jusqu'à l'actuel. Chez les Lacertidae, les formes les plus amblyodontes (*Dracaenosaurus*; *Pseudeumeces*) disparaissent au passage Oligocène/Miocène mais certains Lacertidae aux dents moyennement élargies (*Amblyolacerta*, Rocek 1984) subsistent au début du Miocène. De nombreuses espèces fossiles, allant du Miocène au Quaternaire, ont été attribuées à des genres actuels, leur morphologie est toujours très proche, voire identique, à celle des espèces actuelles (se reporter, entre autres à Bailon 1991, Barbadillo 1989, Barbadillo *et al.* 1997, Rauscher 1992).

Chez les Anguinae, on retrouve des lézards à dents caniniformes (*Ophisaurus* s.l. et *Anguis*), alors que des espèces à dents élargies (genre *Pseudopus*) prennent de l'importance à partir du Miocène (Estes 1983).

Plusieurs Gekkonidae sont décrits dans le Miocène européen (Hoffstetter 1946, Schleich 1987) ; leurs fossiles sont aussi attestés dans de nombreux gisements du Pliocène et du Pléistocène (Bailon 1991).

La présence d'Agamidae, de Chamaeleonidae, de Cordylidae, de Scincidae et de Varanidae dans le Néogène européen est beaucoup plus épisodique. Le dernier Cordylidé reconnu en Europe (*Palaeocordylus* Rocek, 1984), vient du Miocène inférieur de Dolnice, République Tchèque. Rocek (1984) cite aussi un Scincidé dans le même gisement puis la famille est à nouveau signalée dans le Plio-Pléistocène de France et d'Espagne (Bailon 1991, Barbadillo 1989). On retrouve des Agamidae* dans le Miocène moyen (Hoffstetter 1955), le Pliocène supérieur (-1,7 Ma, Bailon 1987) et le Pléistocène (Rage 1972, Estes 1983) alors que trois espèces de Chamaeleonidae

(Moody & Rocek 1980, Schleich 1983, 1984) sont signalées dans le Miocène inférieur tchèque et allemand. Le genre *Varanus* fera des apparitions sporadiques durant le Miocène en France (Hoffstetter 1969) et le Pliocène en Espagne. Un autre Varanidé, *Iberovaranus* (Hoffstetter 1969) n'est connu que dans le Miocène de la péninsule Ibérique.

Le comportement des faunes de Lacertilia durant les avatars climatiques du Quaternaire est partiellement connu grâce aux études de Bailon (1991) en France et en Espagne et à celles de Holman (1993) pour les faunes anglaises. On assiste à de nombreuses disparitions locales et même régionales, mais très peu d'espèces s'éteignent définitivement. Tout se passe comme si les lézards migraient en suivant les aléas climatiques, les groupements d'espèces devant fluctuer largement suivant ces migrations (Rage 1997, Rage & Saint Girons 1989, Holman 1993). Une vision globale de ces événements en Europe est loin d'être acquise mais une comparaison avec l'évolution des Lacertilia pendant le Quaternaire d'Amérique du Nord devrait être fructueuse (Holman 1995).

IV. CONCLUSIONS

Les variations dans la diversité des Lacertilia permettent de distinguer trois groupes parmi les lézards. a) Des taxons qui peuplent l'Europe durant tout le Cénozoïque: Lacertidae, Anguinae et probablement les Gekkonidae. b) Des familles dont la présence est discontinue : Varanidae, Agamidae*, Chamaeleonidae, Cordylidae et peut-être Scincidae. Ces familles sont certainement établies en permanence dans des aires voisines de l'Europe, Afrique et Asie, et elles reviennent en Europe lorsque les conditions, climatiques et paléogéographiques, le permettent. c) Des taxons présents durant l'Eocène et qui disparaissent au tournant Eocène/Oligocène: Iguanidae*, Necrosauridae, Glyptosaurinae, Helodermatidae. On comprend mieux alors l'importance de la Grande Coupure dans l'histoire des herpétofaunes en France et en Europe.

Remerciements. Cet article n'aurait pu voir le jour sans l'aide, sur le fond et sur la forme, de J.C. Rage. Deux rapporteurs anonymes ont contribué à l'amélioration de ce travail.

V. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alifanov V.R. 1993 - The Upper Cretaceous lizard fauna from Mongolia and the problem of the first Inter-American contact. *Paleontol. J.*, 27: 100-107.
- Augé M. 1986 - Les Lacertiliens (Reptilia, Squamata) de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène ouest-européens. Thèse 3ème cycle, Univ. P.et M. Curie (Paris 6).
- Augé M. 1988a - Une nouvelle espèce de Lacertidae (Sauria, Lacertilia) de l'Oligocène français: *Lacerta filholi*. Place de cette espèce dans l'histoire des Lacertidae de l'Eocène supérieur au Miocène inférieur. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 8: 464-478.
- Augé M. 1988b - Revision du lézard *Uromastix europaeus* (Reptilia, Lacertilia) de l'Oligocène français. *Rev. Paléobiol.*, 7: 317-325.

- Augé M. 1990 - La faune de lézards et d'amphisbènes (Reptilia, Squamata) du gisement de Dormaal (Belgique, Eocène inférieur). *Bull. Inst. Royal Sci. nat. Belgique, Sci. Terre*, 60: 161-173.
- Augé M., Duffaud S., Lapparent de Broin F., Rage J.C. & Vasse D. 1997 - Les amphibiens et les reptiles de Prémontre (Cuisien, Bassin parisien) : une herpétofaune de référence pour l'Eocène inférieur. *Géologie de la France*, 1 : 23-33.
- Augé M. & Rage J.C. 1995 - Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. 2. Amphibiens et Squamates. *Palaeontographica, A*, 236: 11-32.
- Bailon S. 1987 - Les plus récents Agamidae fossiles de l'Europe occidentale et centrale (Pliocène supérieur de Seynes, France). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 42: 1-4.
- Bailon S. 1991 - Amphibiens et Reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: mise en place et évolution des faunes. Thèse, Univ. Paris VII.
- Barbadillo L.J. 1989 - Los reptilia (Sauria y Amphisbaenia) de los yacimientos Pliopleistocénicos de la cuenca de Guadix-Baja sudeste español). In: *Geología y paleontología de la cuenca de Guadix-Baja*. Alberdi M. & Bonadonna F. (eds.). pp. 151-165. *Trab. Neogeno-Cuaternario, Mus. Nac. Cienc. Nat., Madrid*.
- Barbadillo L.J., Garcia-Paris M. & Sanchiz B. 1997 - Orígenes y relaciones evolutivas de la herpetofauna Iberica. In: *Distribucion y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*. Pleguezuelos J.M. (ed.). pp 47-100. Univ. Granada edit. 542 p.
- Böhme W. & Lang M. 1991 - The reptilian fauna of the Late Oligocene locality Rott near Bonn (Germany) with special reference to the taxonomic assignment of "*Lacerta rottensis*" Von Meyer, 1856. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 9: 515-525.
- Böhme W. & Weitschat W. 1998 - Redescription of the lacertid lizard *Nucras succinea* Boulenger, 1917 from Baltic amber and its allocation to *Succinilacerta* n. gen.. *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg*, 81: 203-222.
- Borsuk-Bialynicka M., Lubka M. & Böhme W. 1999 - A lizard from the Baltic amber (Eocene) and the ancestry of the crown group lacertids. *Acta Palaeont. Polonica*, 44 : 349-382.
- Cocude-Michel M. 1963 - Les rhynchocéphales et les sauriens des calcaires lithographiques (Jurassique supérieur) d'Europe occidentale. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 7 : 1-187.
- Duffaud S. & Rage J.C. 1997 - Les remplissages karstiques polyphasés (Eocène, Oligocène, Pliocène) de Saint-Maximin (Phosphorites du Gard) et leur apport à la connaissance des faunes européennes, notamment pour l'Eocène moyen (MP13). 2- Systématique: Amphibiens et Reptiles. In: *Actes du Congrès Biochrom'97*. Aguilar J.P., Legendre S. & Michaux J. (eds.). pp. 729-735. *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*.
- Ensom P.C., Evans S.E. & Milner A.R. 1991 - Amphibians and reptiles from the Purbeck limestone formation (Upper Jurassic) of Dorset. In: *Fifth symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems and biota. Extended abstracts*. Kielan-Jaworowska Z., Heintz N. & Nakrem A. (eds.). pp. 19-20. *Contr. Paleontol. Mus., University of Oslo*, 364.
- Estes R. 1983 - Sauria terrestria, Amphisbaenia. *Handbuch der Paläoherpetologie*, 10A, G. Fischer Verlag, Stuttgart, 249 p.
- Evans S.E. 1993 - Jurassic lizard assemblages. *Rev. Paléobiol.*, 7 : 55-65.
- Evans S.E. 1994a - A new anguimorph lizard from the Jurassic and lower Cretaceous of England *Palaeontology*, 37: 33-49.
- Evans S.E. 1994b - A re-evaluation of the Late Jurassic (Kimmeridgian) reptile *Euposaurus* (Reptilia: Lepidosauria) from Cerin, France. *Geobios*, 27: 621-631.
- Evans S.E. 1994c - The Solnhofen (Jurassic: Tithonian) lizard genus *Bavarisaurus*: new skull material and a reinterpretation. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 192: 37-52.
- Evans S. 1998 - Crown group lizards (Reptilia, Squamata) from the Middle Jurassic of the British Isles. *Palaeontographica, A*, 250: 123-154.

- Evans S.E. & Barbadillo J. 1997 - Early Cretaceous lizards from Las Hoyas, Spain. *Zool. J. Linn. Soc.*, 119: 23-49.
- Gheerbrant E., Abrial C. & Cappetta H. 1997 - Nouveaux sites à microvertébrés continentaux du Crétacé terminal des Petites Pyrénées (Haute-Garonne et Ariège, France). *Geobios*, : 257-269.
- Godinot M., Russell D.E. & Louis P. 1992 - Oldest known *Nannopithec* (Primates, Omomyiformes) from the early Eocene of France. *Folia Primatol.*, 58 : 32-40.
- Hecht M.K. & Hoffstetter R. 1962. Note préliminaire sur les Amphibiens et les Squamates du Landenien supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique*, 39: 1-30.
- Hoffstetter R. 1942 - Sur les restes de Sauria du Nummulitique européen rapportés à la famille Iguanidae. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 14 : 233-240.
- Hoffstetter R. 1943 - Varanidae et Necrosauridae fossiles. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 15 : 134-141.
- Hoffstetter R. 1944 - Sur les Scincidae fossiles. I. Formes européennes et nord-américaines. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 16 : 547-553.
- Hoffstetter R. 1946 - Sur les Gekkonidae fossiles. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 18 : 195-203.
- Hoffstetter R. 1955 - Squamates de type moderne. In: Piveteau, J., *Traité de Paléontologie*, 5 : 606-662.
- Hoffstetter R. 1957 - Un Saurien helodermatidé (*Eurheloderma gallicum* nov. gen. et sp.) dans la faune fossile des Phosphorites du Quercy. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7: 775-786.
- Hoffstetter R. 1958 - Les Squamates (sauriens et serpents) du Miocène français. *C.R. Congr. Soc. Sav. Paris, Sci.*, 2 : 195-200.
- Hoffstetter R. 1964 - Les Sauria du Jurassique supérieur et spécialement les Gekkota de Bavière et de Mandchourie. *Senck. Biol.*, 45 : 281-324.
- Hoffstetter R. 1967 - Coup d'oeil sur les Sauriens (Lacertiliens) des couches de Purbeck (Jurassique supérieur d'Angleterre, Résumé d'un mémoire). *Colloq. int. C.N.R.S.*, 163: 349-371.
- Hoffstetter R. 1969 - Présence de Varanidae (Reptilia, Sauria) dans le Miocène de Catalogne. Considérations sur l'histoire de la famille. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 40 : 1051-1064.
- Holman J.A. 1993 - British Quaternary herpetofaunas: a history of adaptations to Pleistocene disruptions. *Herpetol. J.*, 3 : 1-7.
- Holman J.A. 1995 - Pleistocene amphibians and reptiles in North America. Oxford Univ. Press.
- Kuhn O. 1940a - Crocodilier- und Squamatenreste aus dem oberen Paleocän von Walbeck. *Zentralblatt f. Min. Pal.*, B (1): 21-25.
- Kuhn O. 1940b - Die Placosauriden und Anguinen aus dem Mittleren Eozän des Geiseltales. *Nova Acta Acad. Leop.-Carol.*, 53 : 461-486.
- Mayer W. & Benyr G. 1994 - Albumin-evolution und phylogense in der Familie Lacertidae (Reptilia: Sauria). *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, B, 96 : 621-648.
- Moody S.M. & Rocek Z. 1980 - *Chamaeleo caroliquarti* (Chamaeleonidae: Sauria): a new species from the lower Miocene of central Europe. *Vest. Ustr. Ustav. Geol.*, 55 : 85-92.
- Piton L. 1940 - Paléontologie du gisement éocène de Menat (Puy-de-Dôme). Thèse Fac. Sci. Clermont, Paul Vallier, Clermont.
- Rage J.C. 1972 - Les amphibiens et les reptiles du Würmien II de la grotte de l'Hortus. *Études Quaternaires*, 1 : 297-298.
- Rage J.C. 1987 - Extinction chez les Squamates (Reptiles) à la fin de l'Oligocène en France. Adaptations et modifications de l'environnement. *Mém. Soc. géol. Fr.*, 150 : 145-150.

- 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. 1997 - Palaeobiological and palaeogeographical background of the European herpetofauna. In: Atlas of Amphibians and Reptiles in Europe. Gasc J.P. et al. (eds). pp. 23-28. Soc. Europ. Herpetol. et Mus. nat. Hist. nat.
- Rage J.C. 1999 - Squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of Lano (Basque Country, Spain). *Est. Mus. Cienc. Nat. 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. *Rev. Paléobiol.*, 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: Atlas des Amphibiens et Reptiles de France. Castaner J. et Guyétant R. (coord.). pp. 29-32. Soc. Herp. Fr., Paris.
- Rauscher K.L. 1992 - Die echsen (Lacertilia, Reptilia) aus dem Plio-Pleistozän von Bad Deutsch-Altenburg, Niederösterreich. *Beitr. Paläont. Österreich*, 17 : 81-159.
- Richter A. 1994 - Lacertilia aus der Unteren Kreide von Una und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko). *Berliner Geowiss. Abh.*, E, 14 : 1-147.
- Roček Z. 1984 - Lizards (Reptilia: Sauria) from the lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). *Roz. Českoslov. Akad. Ved., rad. mat. přírod. ved.*, 94 : 1-69.
- Schleich H.H. 1983 - Die mittelmiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen 13. *Chamaeleo bavariscus* sp. nov., ein neuer Nachweis aus dem Jungtertiär Süddeutschlands. *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol.*, 23 : 77-81.
- Schleich H.H. 1984 - Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands 2. *Chamaeleo pfeili* sp. nov. von der untermiozänen Fossilfundstelle Rauscheröd/Niederbayern (Reptilia, Sauria, Chamaeleonidae). *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol.*, 24 : 97-103.
- Schleich H.H. 1987 - Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands 7. Erstnachweis von Geckos aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands: *Palaeogekko risgoviensis* nov. gen., nov. spec. (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. Hist. Geol.*, 27 : 67-93.
- Seiffert J. 1973 - Upper Jurassic lizards from Central Portugal. *Mem. Serv. Geol. Portugal*, 22 : 1-85.
- Sigé B., Buscalioni A.D., Duffaud S., Gayet M., Orth B., Rage J.C., Sanz J.L. 1997 - Etat des données sur le gisement crétacé supérieur continental de Champ-Garimond (Gard, Sud de la France). *Münchener Geowiss. Abh.*, A, 34 : 111-130.
- Stehlin H.G. 1909 - Remarques sur les faunules de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4 : 488-520.
- Van Dyck-Groessens M-C. 1983 - Etude de la faune herpétologique du "Montien" continental de Hainin (Hainaut, Belgique) et d'autres gisements paléogènes du Nord-Ouest de l'Europe. Thèse, Université catholique de Louvain, Faculté des Sciences.
- Waldman M. & Evans S.E. 1994 - Lepidosauromorph reptiles from the Middle Jurassic of Skye. *Zool. J. Linn. Soc.*, 112 : 135-150.

Manuscrit accepté le 1^{er} juin 2000

Histoire et origine géographique des faunes de serpents en Europe

par

Martin IVANOV⁽¹⁾, Jean-Claude RAGE⁽²⁾, Zbigniew SZYNDLAR⁽³⁾
et Márton VENCZEL⁽⁴⁾

⁽¹⁾ *Department of Geology and Palaeontology, Moravian Museum, Zelny trh 6, 659 37 Brno (République tchèque)*

⁽²⁾ *Laboratoire de paléontologie, UMR 8569 du CNRS, Muséum National d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris (France)*

⁽³⁾ *Polska Akademia Nauk, Instytut Systematiki i Ewolucji Zwierząt, ul. Sławkowska 17, 31-016 Kraków, (Pologne)*

⁽⁴⁾ *Muzeul Tarii Crisurilor, B-dul Dacia Nr 1-3, 3700 Oradea (Roumanie)*

Résumé - En Europe, trois phases se distinguent dans l'histoire des serpents. 1) Vers le milieu du Crétacé, vivaient des serpents primitifs sans relations avec les serpents actuels. Ils étaient presque tous marins. 2) Du Crétacé terminal à la limite oligo-miocène, la faune était de type plus moderne. Les Boidae dominaient. Avant la "Grande Coupure" éocène-oligocène, la faune était de type euro-américain, alors qu'après cet événement elle était devenue euro-asiatique. 3) Une faune franchement moderne s'est installée au début du Miocène ; à partir de cette époque, les Colubridae sont devenus dominants. La détérioration climatique du Pliocène supérieur et du Quaternaire a appauvri cette faune et l'a conduite à la situation actuelle.

Mots clés : Europe. Paléogéographie. Quaternaire. Secondaire. Tertiaire. Serpents.

Summary - **History and geographic origin of snake faunas in Europe.** In Europe, three distinct assemblages of snakes are apparent: 1) that of the mid-Cretaceous comprised primitive snakes not closely related to living snakes; they were mostly marine. 2) From the latest Cretaceous to the Oligocene-Miocene boundary the fauna was more modern. The Boidae represented the ruling group. Prior to the "Grande Coupure" (Eocene-Oligocene limit), the fauna displayed a Euro-American pattern, whereas after that event it was a Euro-Asian fauna. 3) A clearly modern assemblage began to take form in the earliest Miocene ; since that time, the Colubridae have been the dominant forms. The climatic deterioration of the late Pliocene and Quaternary has affected the latter assemblage, which has led to the impoverished present fauna.

Key-Words : Cainozoic. Europe. Mesozoic. Palaeogeography. Quaternary. Snakes.

I. INTRODUCTION

Les plus anciens serpents viennent de la partie moyenne du Crétacé. Un Squamate du Berriasien (Crétacé inférieur; environ 116-114 millions d'années) d'Espagne a été interprété comme le plus ancien serpent (Rage & Richter 1994). Mais, par la suite, l'étude d'autres Squamates du Crétacé a montré que les

caractères supposés prouver l'appartenance de ce fossile aux serpents se retrouvent aussi chez des lézards de cette période. Finalement, ce fossile semble être un lézard. Les plus anciens serpents indiscutables viennent soit de l'Albien supérieur (environ 100-96 Ma) (Ma = million d'années), soit du Cénomanién (96-91 Ma) (Cuny *et al.* 1990, Gardner & Cifelli 1999, travaux en cours).

En Europe, des serpents incontestables sont connus dès le Cénomanién, c'est-à-dire que le registre fossile européen recouvre pratiquement toute l'histoire des serpents. Cependant, cet enregistrement n'est pas complet. Il est assez continu en Europe de l'Ouest (sauf pour le Crétacé supérieur et le Paléocène) mais incomplet ailleurs où les gisements sont essentiellement néogènes (23,5 Ma à aujourd'hui).

II. HISTOIRE DES FAUNES DE SERPENTS

En Europe, trois phases successives peuvent être distinguées. D'abord la partie moyenne du Crétacé, époque pendant laquelle vivaient, en Europe, des serpents sans relations avec les formes actuelles. Ensuite, une longue période allant du Crétacé terminal à la limite oligo-miocène avec une faune comprenant des familles modernes et fossiles; elle était dominée par les Boidae. Entre ces deux premières phases, se place une lacune fossilifère. Enfin, de la limite oligo-miocène à aujourd'hui, la faune moderne, dominée par les Colubridae, s'est mise en place (tableau I).

A. Les serpents de la partie moyenne du Crétacé

A cette époque, l'Europe, l'Amérique du Nord et l'Asie constituent un seul continent (la Laurasie). Cependant, en raison de la présence d'importantes mers épicontinentales, l'Europe forme en réalité un archipel.

Trois ou quatre taxons de serpents sont connus dans le Cénomanién européen: *Pachyophis*, *Mesophis*, *Simoliophis* et *Pouitella*. *Pachyophis* et *Mesophis* viennent de Bosnie-Herzégovine. *Pachyophis* n'est connu que par un spécimen assez complet qui pourrait avoir possédé des membres postérieurs bien que ces derniers ne soient pas apparents (Lee *et al.* 1999). *Mesophis* est très mal connu, il n'en existe qu'un seul spécimen très mal conservé qui semble être perdu; comme *Pachyophis*, il a été trouvé dans des sédiments marins. *Simoliophis* était un serpent marin connu uniquement par des vertèbres et des côtes isolées trouvées en France et au Portugal, ainsi que dans le nord de l'Afrique. Ses vertèbres évoquent fortement celles de *Podophis*, serpent bipède du Cénomanién du Liban (Rage & Escuillié 2000); on peut ainsi supposer que *Simoliophis* était, lui aussi, un serpent bipède. Enfin, *Pouitella* était un serpent terrestre primitif connu par une unique vertèbre trouvée en France (Rage 1988). *Pachyophis* et *Simoliophis* pourraient avoir été très étroitement apparentés aux serpents bipèdes du Cénomanién du Moyen Orient (Lee *et al.* 1999), c'est-à-dire qu'ils occuperaient une position basale au sein des serpents (bien que certains voient en ces serpents des formes relativement évoluées; voir Rage 2000). *Pouitella* montre un stade évolutif voisin de celui de

Lapparentophis, serpent terrestre d'âge voisin et trouvé au Sahara ; mais les relations phylétiques de ces deux taxons restent inconnues. Enfin, *Mesophis* est inévident. Quoi qu'il en soit, ces serpents sont inconnus après le Cénomanién.

B. Du Crétacé terminal à la limite oligo-miocène

Jusqu'à l'Eocène inférieur l'Europe, l'Amérique du Nord et l'Asie sont encore unies. Cependant, l'Europe reste séparée de l'Asie par une importante mer épicontinentale (mer ouralienne, ou mer d'Obik et détroit de Turgai) jusqu'à la fin de l'Eocène. Pendant l'Eocène inférieur, il y a environ 50 Ma, l'Atlantique Nord achève la séparation de l'Amérique du Nord et de l'Europe. C'est-à-dire, que de 50 Ma jusqu'au retrait partiel de la mer ouralienne à la limite éocène-oligocène (34 Ma), l'Europe se trouve isolée (en fait c'est encore un archipel à la géographie changeante). Cependant, l'isolement n'est pas total car l'archipel européen est relié épisodiquement à l'Afrique par le seuil méditerranéen.

Comme déjà indiqué, une lacune fossilifère (de 15 Ma environ) suit le Cénomanién. Ce n'est qu'au Campanien supérieur (Crétacé terminal, 77-72 Ma) que l'on retrouve des serpents. Du Campanien supérieur à la limite entre l'Oligocène et le Miocène (23,5 Ma), la faune de serpents comprend des familles encore actuelles ainsi que quelques familles fossiles. Cette période est nettement dominée par les Boidae.

1. Le vrai début de l'histoire des serpents en Europe

Les Boidae représentent la première famille actuelle qui s'est manifestée en Europe. Le plus ancien fossile, une vertèbre de Boidae indéterminé (Rage 1987) a été trouvée dans le Crétacé terminal (Campanien supérieur-Maastrichtien inférieur, 77-68 Ma) du Portugal ; elle n'a pas été étudiée en détail et semble maintenant être perdue. A cette époque, une seule autre famille est présente en Europe, où elle se confine au sud-ouest (Espagne et sud de la France) ; il s'agit des Madtsoiidae, serpents terrestres comprenant des espèces petites à gigantesques. Cette famille était largement répandue dans les continents gondwaniens (continents autres que l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie) ; elle a certainement atteint l'Europe en venant d'Afrique grâce au seuil méditerranéen. En Europe, elle n'est connue qu'au Crétacé terminal, mais elle a survécu jusqu'au Quaternaire en Australie.

En Europe, la période suivante (Paléocène, 65 à 53 Ma) est très pauvre en serpents. Ceux qui y ont été trouvés sont soit très mal conservés, soit probablement détruits maintenant. Les Boidae semblent être présents. Cette rareté ne représente certainement pas la réalité car la période devait être favorable aux serpents, le Paléocène supérieur ayant connu un maximum thermique dû à un effet de serre !

2. Eocène: la faune euro-américaine

Après le Paléocène, l'Eocène (53 à 34 Ma) est lui aussi chaud pendant sa première partie. Une baisse de la température s'amorce apparemment à l'Eocène moyen ; elle est certaine à l'Eocène supérieur et elle s'intensifie nettement à la fin de l'Eocène.

La faune éocène en Europe est très riche et de type tropical ; les Boidae en représentent l'essentiel. Sont alors présents des Boinae, Pythoninae et des Ericynae. D'autres familles actuelles accompagnent les Boidae: Aniliidae et Tropidophiidae. Les Scolécophidiens sont eux aussi présents mais il n'est pas possible d'en identifier la ou les famille(s).

Trois familles fossiles sont connues dans l'Eocène européen : les Palaeophiidae, Anomalophiidae et les Russellophiidae. Les Palaeophiidae, très fortement adaptés à la vie aquatique, comprennent des serpents de taille généralement moyenne à très grande. On les trouve dans les gisements d'origines marine, fluviale, lacustre, mais surtout dans les zones estuariennes. Représentés presque uniquement par des vertèbres, leurs relations phylétiques restent inconnues. Toutefois, le genre *Archaeophis* de l'Eocène inférieur est généralement rapporté à la famille au sein de laquelle il forme les Archaeophiinae. Ce genre aquatique n'est représenté que par deux spécimens assez complets (deux espèces) provenant d'Italie et du Turkménistan; le crâne est connu dans ces deux spécimens, mais ses caractères n'ont pas permis de trouver les affinités du groupe. Les Russellophiidae étaient sans doute aquatiques, mais moins que les Palaeophiidae. Russellophiidae et Palaeophiidae, connus depuis le Crétacé (Rage & Werner 1999, Rage & Wouters 1979), disparaissent pendant l'Eocène supérieur. Quant aux Anomalophiidae, autres serpents apparemment aquatiques, ils ne comprennent en fait qu'une seule espèce cantonnée à l'Eocène inférieur d'Italie. Russellophiidae et Anomalophiidae sont des Colubroïdes primitifs, c'est-à-dire qu'ils annoncent les serpents "évolués".

La faune éocène n'est pas encore complètement connue et des fossiles non encore étudiés laissent soupçonner une diversité encore plus large en Europe. Quoi qu'il en soit, après l'Eocène, il n'y aura plus de familles fossiles de serpents dans le monde.

L'aspect paléobiogéographique est particulièrement intéressant. Cette faune éocène comprend des formes communes (ou étroitement apparentées) à l'Europe et à l'Amérique du Nord. Elle inclut même des taxons à affinités sud-américaines (Boinae, Tropidophiidae) ce qui est confirmé par d'autres groupes (Rage 1999). Ces "formes sud-américaines" ont probablement atteint l'Europe grâce à une connexion terrestre qui a relié les deux Amériques à la fin du Crétacé et pendant le Paléocène inférieur ; Amérique du Nord et Europe ne s'étant séparées que pendant l'Eocène inférieur, ces taxons sud-américains ont pu s'installer en Europe et y survivre un certain temps. La faune européenne de l'Eocène est donc, en fait, une faune euro-américaine. Ce cachet américain s'était sans doute mis en place avant l'Eocène, à la fin du Crétacé ou au Paléocène, mais les faunes de ces périodes étant trop pauvres il ne peut pas être décelé.

3. La Grande Coupure

Après la séparation de l'Europe et de l'Amérique du Nord, il y a quelque 50 Ma, la faune euro-américaine d'Europe se trouve isolée. Peut-être sous l'effet de l'endémisme, mais certainement aussi en raison du déclin progressif des mammifères, les Squamates européens, plus particulièrement les serpents,

se diversifient nettement au cours de l'Eocène supérieur. C'est donc une riche faune de serpents qui atteint la fin de l'Eocène. Mais le passage de l'Eocène à l'Oligocène (34 Ma) est marqué par une très forte extinction ("Grande Coupure") : 80%, peut-être plus, des espèces de serpents ne survivent pas à la limite Eocène-Oligocène (Rage 1984), au moins en Europe de l'Ouest (le phénomène est moins connu ailleurs). Ce phénomène se manifeste de façon semblable chez les lézards (Augé 2000) ; il est net aussi chez les mammifères bien que moins marqué et il ne semble pas avoir touché sérieusement les amphibiens, les tortues et les crocodiles. Notons que ce n'est pas la Grande Coupure qui a éliminé les Anomalophiidae ni, apparemment, les Palaeophiidae et Russellophiidae. Les Anomalophiidae ont disparu avant l'Eocène moyen; quant aux Palaeophiidae et Russellophiidae, ils ont atteint l'Eocène supérieur mais ne semblent pas en avoir atteint l'extrême fin, c'est-à-dire la Grande Coupure. Aucune famille ne disparaît au moment de la Grande Coupure, mais des espèces de différentes familles sont touchées (chez les Boidae surtout). Les Scolécophidiens sont alors provisoirement éliminés d'Europe. Fait important, cet événement marque la fin de la faune euro-américaine.

La Grande Coupure résulte apparemment de l'addition de divers facteurs. A l'échelle mondiale, plusieurs événements se produisent à la fin de l'Eocène, entre autres une dégradation climatique (avec glaciation antarctique) et une régression marine (Pomerol 1985). La nette chute de température a certainement une influence. S'y ajoute, dans le cadre de la régression marine, le retrait partiel de la mer ouralienne : l'Europe qui était isolée depuis une quinzaine de millions d'années se retrouve brutalement en relation avec l'Asie. Or, quand un grand territoire se trouve mis en contact avec une région plus petite, sa faune tend à remplacer celle du plus petit territoire. Ce phénomène paléobiogéographique a certainement fortement joué dans le cas de la Grande Coupure.

4. Oligocène: installation d'une faune eurasiatique

Après la Grande Coupure la dégradation climatique se poursuit; elle atteint sans doute son maximum pendant l'Oligocène inférieur (34-? 32 Ma). D'autre part, l'Oligocène voit se développer une nette aridité. Dans l'ensemble, les serpents de cette période sont plutôt petits, au mieux de taille moyenne, et ils montrent une nette tendance à la vie fousseuse. Les mêmes remarques ont été faites pour les Mammifères de cette époque.

Après les extinctions de la Grande Coupure, la faune de serpents du début de l'Oligocène est très pauvre. Elle comprend quelques espèces appartenant à des lignées qui ont survécu à la Grande Coupure: Aniliidae, Boidae et Tropicophiidae. Puis, à partir de la fin de l'Oligocène inférieur (vers 32 Ma), la faune est progressivement enrichie par l'arrivée d'immigrants d'origine asiatique et par une spéciation indigène. A l'Oligocène moyen et supérieur les serpents sont représentés, en Europe, par les trois familles citées ci-dessus plus les Colubridae qui sont arrivés avec la première vague d'immigrants. La fin de l'Oligocène voit la disparition définitive des Tropicophiidae d'Europe.

Cette faune oligocène est donc composée par l'addition de survivants de l'Eocène européen, qui ont évolué et se sont diversifiés sur place, et de formes venues d'Asie. C'est une faune eurasiatique. Elle est encore dominée par les Boidae, surtout les Erycinae largement favorisés par l'aridité ; des Boinae accompagnent ces derniers mais la présence de Pythoninae n'est pas démontrée. L'arrivée des Colubridae et l'absence de familles fossiles donnent à cette faune un cachet beaucoup plus moderne que celle de l'Eocène.

C. De la limite oligo-miocène à aujourd'hui

Un événement paléobiogéographique important marque la transition entre l'Oligocène et le Miocène : la collision entre l'Eurasie et l'Afrique. La voie terrestre qui relie désormais ces deux continents sur l'emplacement du Moyen Orient devient effective à partir de 19/18 Ma (le Miocène commence à 23,5 Ma). Depuis le Miocène inférieur, l'Europe est donc restée en contact avec l'Asie et l'Afrique qui ont constitué deux importantes sources d'immigrants. A la fin du Miocène, au Messinien (6 à 5,3 Ma), la Méditerranée s'assèche en partie; la péninsule ibérique se trouve alors en contact direct avec l'Afrique pendant une période relativement brève, mais cette connexion n'a pas entraîné d'importants échanges de faune.

Les conditions climatiques se modifient fortement lors de la transition oligo-miocène. De relativement froid et sec à l'Oligocène supérieur, le climat devient chaud et humide au début du Miocène. Puis, pendant le Miocène supérieur, l'aridité réapparaît en Europe orientale alors que l'Europe occidentale reste relativement humide. Cependant, le climat du Miocène supérieur reste favorable aux serpents. Une détérioration climatique se manifeste ensuite, à partir du milieu du Pliocène (vers 3,2 Ma), annonçant le refroidissement du Quaternaire. Cette détérioration s'accroît vers 2,5 Ma avec la formation de calottes glaciaires aux pôles.

1. Miocène-Pliocène inférieur: installation de la faune moderne

Le changement climatique du début du Miocène, ainsi probablement que les nouvelles relations géographiques, entraînent une profonde modification de la faune. Les Boidae deviennent moins nombreux alors que les Colubridae se diversifient.

Au tout début du Miocène (23,5-22 Ma) les Viperidae, représentés par des formes du "groupe" *Vipera aspis*, arrivent en Europe, s'ajoutant aux familles héritées de l'Oligocène (Aniliidae, Boidae, Colubridae). Ces premières vipères, qui sont en même temps les plus anciennes connues au niveau mondial, sont déjà semblables aux actuelles, tout au moins en ce qui concerne les éléments connus (crochets et vertèbres). Un peu plus tard, vers la fin du Miocène inférieur (20/18 Ma), une nouvelle étape vers la modernisation de la faune se traduit par l'arrivée des plus anciens Elapidae connus, de Colubridae "évolués" et de grandes vipères ("vipères orientales") (Ivanov, sous-presse a; Szyndlar & Böhme 1993) ; de plus, les "naticinés" et les Elapidae connaissent alors de nettes radiations (Szyndlar 1998). Ces immigrants sont arrivés d'Asie (Elapidae du groupe *Naja* et "vipères orientales") mais peut-être aussi d'Afrique. Les derniers Pythoninae européens (*Python*) sont connus à cette

période ; ils ne sont certainement pas hérités de la période précédente mais ils font probablement partie de la vague d'arrivants et sont venus d'Asie ou d'Afrique. Les Aniliidae, toujours présents au Miocène inférieur, disparaissent temporairement d'Europe après la vague d'immigration.

Les derniers Boinae européens sont présents au Miocène moyen, vers 15 Ma ; il s'agit peut-être de formes autochtones, issues de l'Oligocène, mais plus probablement d'immigrants asiatiques bien que cela ne puisse pas être prouvé. Leur présence en Europe est approximativement contemporaine de l'arrivée de Colubridae à affinités nord-américaines et de l'Elapidae américain *Micrurus* qui ont sans doute atteint le continent par le détroit de Bering (parfois terrestre à cette époque) et l'Asie. Les Scolécophidiens qui avaient disparu d'Europe à la fin de l'Eocène sont de retour au Miocène moyen.

Pendant le Miocène supérieur (11-5,3 Ma), malgré l'aridité qui touche l'Europe centrale et orientale, la faune n'est pas profondément modifiée. Le principal changement est représenté par l'absence définitive des Boidae non-erycinés en Europe ; ne restent alors, chez les Boidae, que des Erycinae modernes. Fait important, à partir de cette période les genres actuels dominent (bien que les espèces actuelles ne soient pas encore connues). Notons aussi que chez les Viperidae, les Crotalinae sont présents en Europe de l'Est vers 10-12 Ma (Ivanov 1999). Les vipères du "groupe *berus*" apparaissent en Europe orientale au Miocène supérieur (apparemment vers 11/10 Ma) mais elles n'atteindront l'Europe centrale qu'au Pliocène inférieur (5,3-3,4 Ma ; Venczel, en cours) et l'Europe occidentale au Quaternaire inférieur seulement ; cette expansion du "groupe *berus*" est liée au déclin du "groupe *aspis*" (Szyndlar & Rage 1999). A la fin du Miocène, la connexion ibéro-africaine permet à des *Naja* africains de pénétrer dans la péninsule ibérique; mais ces formes africaines ne se sont apparemment pas dispersées hors de la péninsule.

Donc, globalement, la faune du Miocène est riche et diversifiée. Elle est composée par l'addition de formes autochtones héritées de l'Oligocène européen et d'immigrants d'origines asiatique, africaine et même nord-américaine. Les dispersions à travers l'Europe, surtout vers l'Europe de l'Ouest, ont été rythmées par l'histoire paléogéographique de ponts continentaux qui traversaient des mers épicontinentales (Ivanov, sous-presse b).

Après le Miocène, le Pliocène inférieur (5,3-3,4 Ma) hérite de la faune du Miocène supérieur peu modifiée (Szyndlar 1991a, 1991b). A la fin du Pliocène inférieur, les espèces actuelles apparaissent (Bailon *et al.* 1988, Szyndlar & Böhme 1993).

2. Du Pliocène supérieur à aujourd'hui : la dégradation de la faune

Au début du Pliocène supérieur, la faune reste riche et variée, au moins en Europe méridionale. Un Aniliidae y est revenu (Bailon 1988, 1989); comme la plupart des immigrants du Pliocène inférieur, il est d'origine asiatique.

La détérioration climatique du milieu du Pliocène (environ 3,2 Ma) amorce l'appauvrissement de la faune. L'autre pic de cette détérioration (2,5 Ma) touche aussi la faune, mais la chronologie précise des événements n'est pas connue. Les Scolécophidiens, Aniliidae, Erycinae, Elapidae et les grandes

vipères ("vipères orientales") se réfugient au Sud du continent. Puis, avant le Quaternaire, les Aniliidae et les Elapidae disparaissent d'Europe. En dehors des zones méditerranéennes, la faune est peu différente de l'actuelle.

Pendant le Quaternaire (1,65 Ma à aujourd'hui), à l'exception de Scolécophidiens et d'espèces méditerranéennes qui ont réussi à subsister dans le sud-est de l'Europe centrale (Roumanie) entre 1,4 et 1,1 Ma (Venczel 1997, sous-presse), seuls les Colubridae et les Viperidae se maintiennent en dehors des refuges méridionaux. Les différentes phases froides du Quaternaire ne touchent pas réellement la composition de la faune mais elles affectent la distribution géographique des espèces.

III. CONCLUSIONS

L'histoire de la faune de serpents européenne commence réellement au Crétacé terminal. Auparavant, vers le milieu du Crétacé, les mers qui recouvraient largement l'Europe avaient hébergé des serpents marins (peut-être bipèdes) et à la même époque, une unique espèce terrestre était connue sur le continent. Ces serpents n'ont aucune relation phylétique étroite avec les formes modernes.

Du Crétacé terminal à la limite oligo-miocène, la faune était dominée par les Boidae. Cette période a été subdivisée par la Grande Coupure (34 Ma). Avant cet événement, la faune était d'origine euro-américaine et elle comprenait des familles fossiles. Après la grande Coupure, elle était euro-asiatique et il n'y avait plus de familles fossiles.

Après la limite oligo-miocène, une faune moderne s'est installée en Europe. Riche et diversifiée pendant le Miocène, elle comprenait des formes issues de l'Oligocène ainsi que des immigrants venus d'Asie, d'Afrique et d'Amérique du Nord. Restée riche pendant le Pliocène inférieur, elle s'est appauvrie à partir du milieu du Pliocène en raison de la détérioration du climat. Cet appauvrissement, qui s'est poursuivi au Quaternaire, a conduit à la faune actuelle.

IV. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Augé M. 2000 - Diversité des faunes de lézards du Tertiaire en Europe de l'Ouest. *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*
- Bailon S. 1988 - Un Aniliidé (Reptilia, Serpentes) dans le Pliocène supérieur européen. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 306, II: 1255-1258.
- Bailon S. 1989 - Les amphibiens et les reptiles du Pliocène supérieur de Balaruc II (Hérault, France). *Palaeovertebrata*, 19: 7-28
- Bailon S., Bour R. & Rage J.C. 1988 - Quand les espèces de l'herpétofaune française sont-elles apparues ? *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*, 45: 1-8.
- Cuny G., Jaeger J.J., Mahboubi M. & Rage J.C. 1990 - Les plus anciens serpents (Reptilia, Squamata) connus. Mise au point sur l'âge géologique des serpents de la partie moyenne du Crétacé. *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 311: 1267-1272.
- Gardner J.D. & Cifelli R.L. 1999 - A primitive snake from the Cretaceous of Utah. *Palaeontology, special papers*, 60 : 87-100.

- Ivanov M. 1999 - The first European pit viper from the Miocene of Ukraine. *Acta Palaeont. Polonica*, 44 : 327-334.
- Ivanov M. sous-presses a - Changes in the composition of the European snake fauna during the early Miocene and at the early/middle Miocene transition. *Paläontol. Zeitsch.*, 74.
- Ivanov M. sous-presses b - Snakes of the Lower/Middle Miocene transition at Vieux Collonges (Rhône; France), with comments on the colonisation of west Europe by colubroids. *Geodiversitas*.
- Lee M.S.Y., Caldwell M.W. & Scanlon J.D. 1999 - A second primitive marine snake : *Pachyophis woodwardi* from the Cretaceous of Bosnia-Herzegovina. *J. Zool.*, 248 : 509-520.
- Pomerol C. 1985 - La transition Eocène-Oligocène est-elle un phénomène progressif ou brutal? *Bull. Soc. géol. Fr.*, 1 : 263-267.
- Rage J.C. 1984 - La "grande coupure" éocène/oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles): problème du synchronisme des événements paléobiogéographiques. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 26 : 1251-1257.
- Rage J.C. 1987 - Fossil History. In: Snakes. Ecology, and evolutionary Biology. Seigel R.A., Collins J.T. & Novak S.S. (eds). pp. 51-76. McMillan Publ. Co., New York. 529 p.
- Rage J.C. 1988 - Un serpent primitif (Reptilia, Serpentes) dans le Cénomaniens (base du Crétacé supérieur). *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 307 : 1027-1032.
- Rage J.C. 1999 - Faunes à affinités sud-américaines dans le Paléogène d'Europe: état de la question. Allons-nous vers une nouvelle interprétation? *Bull. Soc. géol. Fr.*, 170 : 951-954.
- Rage J.C. 2000 - Phylogénie et histoire des serpents. *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*
- Rage J.C. & Escuillie F. 2000 - Un nouveau serpent bipède du Cénomaniens (Crétacé). Implications phylétiques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, IIa, 330 : 513-520.
- Rage J.C. & Richter A. 1994 - A snake from the lower Cretaceous (Barremian) of Spain : The oldest known snake. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 9 : 561-565.
- Rage J.C. & Werner C. 1999 - Mid-Cretaceous (Cenomanian) snakes from Wadi Abu Hashim, Sudan: the earliest snake assemblage. *Palaeont. Afr.*, 35 : 85-110.
- Rage J.C. & Wouters G. 1979 - Découverte du plus ancien Palaeopheidé (Reptilia, Serpentes) dans le Maestrichtien du Maroc. *Geobios*, 12 : 293-296.
- Szyndlar Z. 1991 a - A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part I : Scolecophidia, Boidae, Colubrinae. *Estudios geol.*, 47 : 103-126.
- Szyndlar Z. 1991 b - A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II : Natricinae, Elapidae, Viperidae. *Estudios geol.*, 47 : 237-266.
- Szyndlar Z. 1998 - Vertebrates from the early Miocene lignite deposits of the opencast mine Oberdorf (Western Styrian Basin, Austria). 3. Reptilia 2: Serpentes. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 99 A : 31-38.
- Szyndlar Z. & Böhme W. 1993 - Die fossilen Schlangen Deutschlands : Geschichte der Faunen und ihrer Erforschung. *Mertensiella*, 3 : 381-431.
- Szyndlar Z. & Rage J.C. 1999 - Oldest fossil vipers (Serpentes: Viperidae) from the Old World. *Kaupia*, Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte, 8 : 9-20.
- Venczel M. 1997 - Un groupe de serpents nouveau pour la paléoherpétofaune de Roumanie. *Nymphaea* 23-25 : 89-92 (en roumain).
- Venczel M. sous-presses - *Telescopus cf. fallax* (Serpentes: Colubridae) from the Lower Pleistocene of Betsia (Bihar County, Romania). *Nymphaea* 27.

Manuscrit accepté le 19 juin 2000

Travaux récents sur l'évolution et la paléoécologie des stégocéphales.

par

Michel LAURIN

Equipe "Formations squelettiques", UMR CNRS 8570 "Evolution et adaptation des systèmes ostéomusculaires", Case 7077, Université Paris 7-Denis Diderot, 2, place Jussieu, F-75251 Paris (France)

Tel. 01 44 27 36 92 - Fax. 01 44 27 56 53 - E-mail: laurin@ccr.jussieu.fr

Résumé - Les idées largement acceptées sur la classification et la phylogénie des tétrapodes remontent aux travaux de Cope publiés dans les années 1880. Cependant, des études de cladistique informatisée récentes démontrent que cette phylogénie classique n'est pas la plus parcimonieuse. Des travaux récents remettent en question l'hypothèse largement admise selon laquelle les ancêtres paléozoïques des lissamphibiens possédaient déjà une oreille tympanique, et que les apodes et urodèles auraient perdu cette structure. Il semble également que les amphibiens paléozoïques toléraient l'eau salée mieux que les lissamphibiens.

Mots clés : Tetrapoda. Amphibia. Phylogénie, Evolution. Oreille moyenne. Tolérance osmotique.

Summary - Recent works on the evolution and paleoecology of stegocephalians. The currently accepted ideas about the classification and phylogeny of tetrapods stem from studies published by Cope in the 1880s. However, recent computer-assisted phylogenetic analyses show that the classical phylogeny is not the most parsimonious one. Recent works question the long-held idea that the Paleozoic relatives of lissamphibians already possessed a tympanic middle ear, and that apodans and urodeles have lost this structure. Recent paleoecological studies of numerous fossiliferous localities indicate that Paleozoic amphibians tolerated salt water better than lissamphibians.

Key words : Tetrapoda. Amphibia. Phylogeny. Evolution. Middle ear. Osmotic tolerance.

I. INTRODUCTION ET NOMENCLATURE

Les tétrapodes actuels appartiennent à deux grands groupes : les lissamphibiens (amphibiens modernes) et les amniotes (mammifères et reptiles; ces derniers incluent les oiseaux dans les classifications récentes). Pendant le Paléozoïque, de nombreux autres groupes de tétrapodes ont évolué, dont les diadectomorphes, qui étaient étroitement apparentés aux amniotes (fig. 1), les aïstopodes et les adélogyrinidés, qui ressemblaient superficiellement aux apodes actuels (fig. 2), et de nombreux autres groupes éteints depuis 250 à 300 Ma.

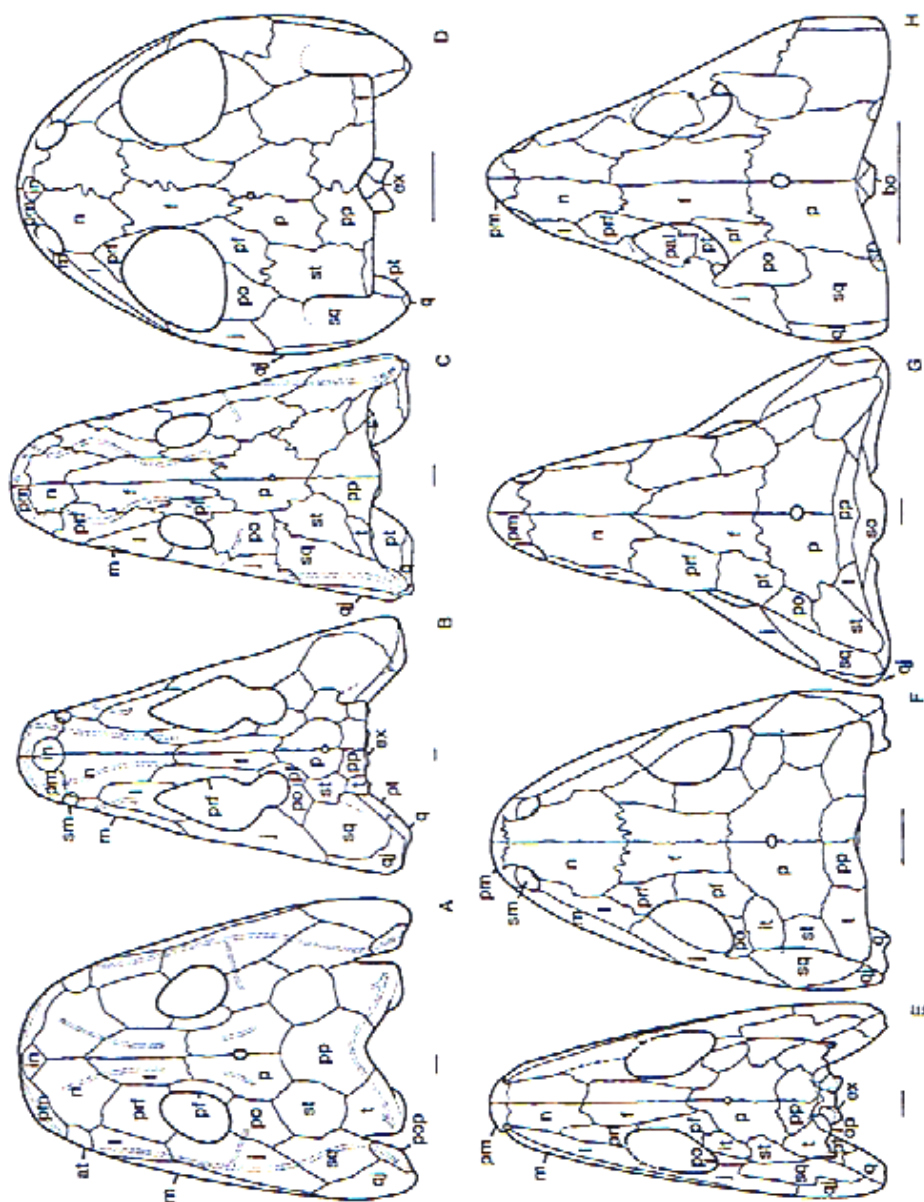


Figure 1. Crânes de stégocéphales en vue dorsale. A, *Ichthyostega* sp.; B, *Megalocephalus pachycephalus* (Baphetidae); C, *Greererpeton burkemorani* (Colosteidae); D, *Tersomius texensis* (Temnospondyli); E, *Proterogyrinus scheelei* (Embolomeri); F, *Seymouria baylorensis* (Seymouriamorpha); G, *Limnoscelus paludis* (Diadectomorpha); H, *Captorhinus laticeps* (Amniota). Modifié de Laurin & Reisz (1997). Echelle: 1 cm. Abréviations anatomiques: at, tectal antérieur; bo, basioccipital; ex, exoccipital; f, frontal; in, internasal; it, intertemporal; j, jugal; l, lacrymal; m, maxilla; n, nasal; op, opisthotique; p, pariétal; pf, postfrontal; pm, prémaxillaire; po, postorbitaire; pop, préoperculaire; pp, postpariétal; prf, préfrontal; pt, ptérygoïde; q, carré; qj, quadratojugal; sm, septomaxillaire; so, supraoccipital; sq, squamosal; st, supratemporal; t, tabulaire.

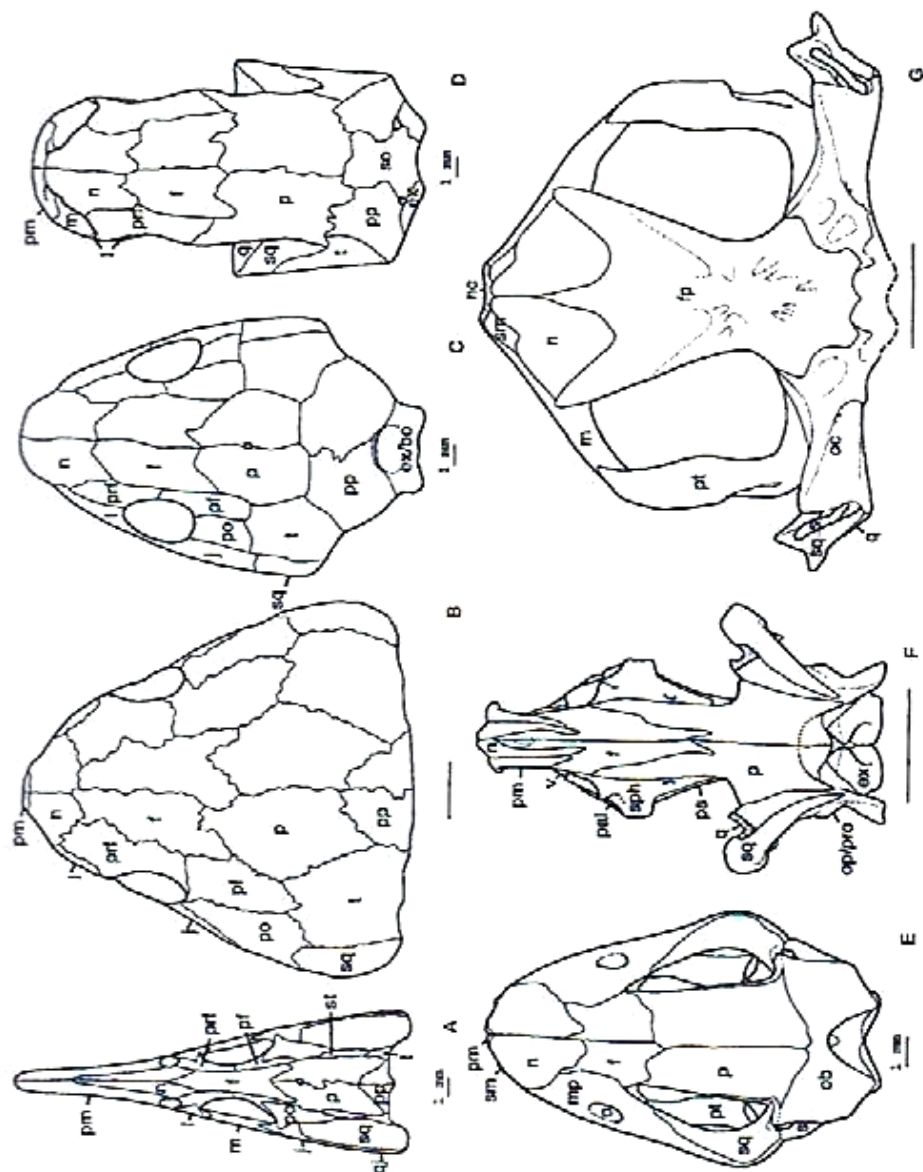


Figure 2. Crânes d'amphibiens en vue dorsale. A, *Sauropleura pectinata* (Nectridea); B, *Pantylus cordatus* (un "microsaure"); C, *Rhynchonkos stovalli* (un "microsaure"); D, *Brachydectes elongatus* (Lysorophia); E, *Epicrionops petersi* (Apoda, Lissamphibia); F, *Siren lacertina* (Urodela, Lissamphibia); G, *Pipa pipa* (Salientia, Lissamphibia). Modifié de Laurin & Reisz (1997). Abréviations anatomiques comme pour Figure 1, et: ex/bo, exoccipital et basioccipital fusionnés; mp, maxillopalatin; ob, os basale; oc, capsule otique; op/pro, opisthotique et prootique fusionnés; nc, capsule nasale; ps, parasphénnoïde; s, stapes; sph, sphénethmoïde; v, vomere.

Si la classification des tétrapodes actuels paraît relativement simple (du moins, lorsqu'on ne considère que la dichotomie basale entre lissamphibiens et amniotes), celle des tétrapodes du Paléozoïque est beaucoup plus discutée (Panchen & Smithson 1988, Carroll 1995, Laurin 1998a). Pour comprendre le débat actuel, un bref survol historique des idées principales est indispensable.

On a initialement pensé que presque tous les vertébrés munis d'un chirodium (membre possédant des doigts) pouvaient être classés dans deux grands groupes (Panchen & Smithson 1988) : les amphibiens et les anthracosaures (fig. 3A).

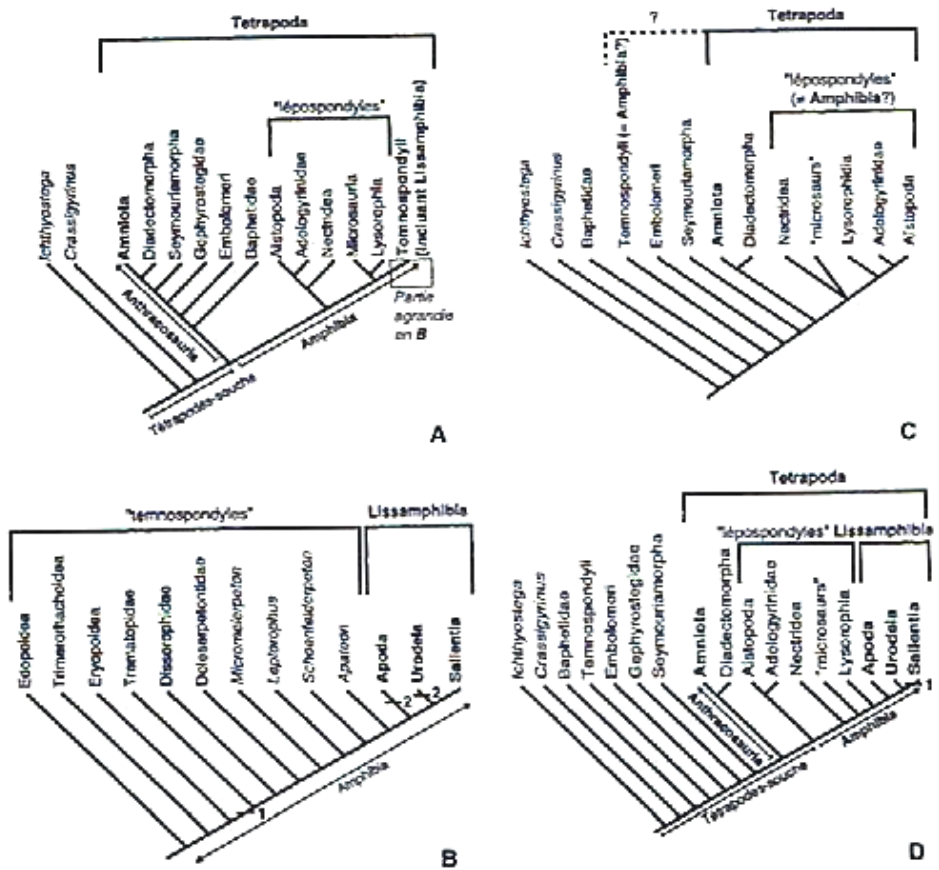


Figure 3. Phylogénie des stégocéphales. A, hypothèse classique inspirée des travaux de Cope (1880, 1888) et Panchen & Smithson (1988), entre autres. B, phylogénie des temnospondyles (et des lissamphibiens), selon Trueb & Cloutier (1991). 1, apparition du tympan, selon certains auteurs ; 2, disparition du tympan. C, Phylogénie de Carroll (1995), simplifiée et montrant l'incertitude sur l'inclusion du taxon Tetrapoda due à l'absence des lissamphibiens dans cette analyse. D, Phylogénie récente des stégocéphales basée sur les premières analyses informatisées incluant tous les principaux groupes de stégocéphales (Laurin & Reisz 1997; Laurin, 1998a). Modifié de Laurin (1998a).

Ces termes ont eu plusieurs définitions, mais dans cette revue la définition suivante sera utilisée : le taxon Amphibia (ou les amphibiens) inclut les lissamphibiens (les amphibiens actuels) et tous les groupes éteints qui sont plus étroitement apparentés aux lissamphibiens qu'aux amniotes ; le taxon Anthracosauria (ou les anthracosaures) inclut les amniotes (mammifères et reptiles) et tous les groupes éteints qui sont plus étroitement apparentés aux amniotes qu'aux lissamphibiens.

L'idée que presque tous les vertébrés connus pourvus d'un chirodon pouvaient être classés parmi les amphibiens ou les anthracosaures semble remonter à Cope (1880, 1888), et elle semble avoir été implicitement acceptée par la plupart des auteurs. Seuls quelques taxons du Dévonien ont parfois, mais pas toujours, été exclus de ces groupes. Par exemple, Panchen et Smithson (1988) considéraient qu'*Ichthyostega* était un amphibien, même si ce taxon du Dévonien conserve de nombreux caractères très primitifs, comme des lépidotriches dans la nageoire caudale, et un membre postérieur pourvu de sept orteils. Ils considéraient que *Crassigyrinus* était un anthracosaure. Lebedev et Coates (1995) pensaient que *Tulerpeton* était un anthracosaure, même s'il conserve une main de six doigts et quelques autres caractères très primitifs qu'on ne trouve plus après le Dévonien.

Lorsque Gauthier *et al.* (1989) définirent le taxon Tetrapoda, la phylogénie acceptée par ces auteurs impliquait que presque tous les vertébrés munis d'un chirodon étaient des tétrapodes (les quelques exceptions sont mentionnées dans le paragraphe précédent). En effet, Gauthier et coll. (1989) définirent Tetrapoda comme suit: ce taxon inclut le dernier ancêtre commun des lissamphibiens et des amniotes, et tous ses descendants. Il inclut donc les taxons Amphibia et Anthracosauria. Selon Gauthier et coll. (1989), parmi les vertébrés munis d'un chirodon, seuls les taxons du Dévonien et un ou deux des taxons du Carbonifère inférieur étaient exclus du taxon Tetrapoda.

Cependant, comme nous le verrons ci-dessous, il est possible que de nombreux taxons du Carbonifère et du Permien soient exclus des tétrapodes, même s'ils ont un chirodon. Pour regrouper tous ces taxons, j'ai redéfini le taxon Stegocephali (Laurin 1998a), qui inclut *Eryops* (un vertébré du Carbonifère supérieur muni d'un chirodon) et tous les taxons qui sont plus étroitement apparentés à *Eryops* qu'aux panderichthyidés (nos plus proches parents connus qui possédaient encore des nageoires paires). Le taxon Stegocephali inclut donc les tétrapodes, les autres vertébrés munis d'un chirodon, et certains taxons mal connus qui avaient peut-être des nageoires paires. Dans cet article, j'utilise le terme "tétrapodes" et "Tetrapoda" dans le sens phylogénétique, tel que défini par Gauthier et coll. (1989) ; ce terme n'inclut donc pas tous les vertébrés munis d'un chirodon.

II. DIVERSITE DES STEGOCEPHALES DU PALEOZOIQUE

Une revue de quelques taxons est sans doute utile pour comprendre les phylogénies. Parmi les stégocéphales du Paléozoïque, les temnospondyles (fig. 1D) sont particulièrement importants. Ils sont connus du Carbonifère inférieur au Crétacé inférieur. On en a décrit plus de 150 genres. Ces animaux

ressemblaient superficiellement aux crocodiliens et aux urodèles. Leur longueur (du museau au bout de la queue) varie d'environ 30 cm à 3 m. Les adultes étaient aquatiques, amphibies ou terrestres, mais les larves, lorsqu'elles sont connues, étaient certainement aquatiques puisqu'elles portaient des branchies externes et étaient munies d'un organe acoustico-latéral. Depuis les travaux de Cope (1882), on pense que les temnospondyles étaient des amphibiens (fig. 3A, B). Cope pensait que le centrum (centre vertébral) des lissamphibiens était un intercentre, et comme le plus grand élément du centrum des temnospondyles est l'intercentre, il pensait que ces deux groupes étaient apparentés. L'argument de Cope n'est plus accepté car pendant la plus grande partie du 20^{ème} siècle, on n'était plus certain que le centrum des lissamphibiens soit un intercentre ; il est même à peu près certain qu'il soit un pleurocentre (Jenkins & Walsh 1993, Laurin 1998b). De plus, la grande taille de l'intercentre des temnospondyles est probablement primitive (Romer 1966, Laurin 1998b).

Cependant, des auteurs plus récents ont trouvé d'autres caractères pour unir les temnospondyles aux lissamphibiens. Par exemple, Watson (1940) pensait que le temnospondyle du Carbonifère supérieur "*Miobatrachus*" (un synonyme junior d'*Amphibamus*) avait perdu des os dans le toit crânien qui sont également absents chez les lissamphibiens. On sait maintenant que l'interprétation de Watson est erronée (Bolt 1979), mais comme d'autres arguments pour soutenir la même phylogénie avaient été trouvés (Bolt 1969), la phylogénie n'avait pas été remise en question par le rejet des arguments de Watson.

Les affinités des "lépospondyles" (le taxon "Lepospondyli" ne sera pas utilisé dans cet article car il est probablement paraphylétique, mais le terme vernaculaire "lépospondyles" sera utilisé pour désigner l'ensemble des genres – au moins 54 – qui ont été attribués à ce groupe) ont été beaucoup plus débattues. Ces animaux ressemblaient beaucoup aux urodèles et aux apodes actuels (car certains avaient perdu toute trace des membres, et ce, dès le Carbonifère inférieur, soit quelques millions d'années seulement après l'apparition du chirodon). Au 19^{ème} siècle, de nombreux "lépospondyles" furent classés parmi les amniotes, d'où le nom du taxon "Microsauria" (qui ne sera pas utilisé dans cet article car il est paraphylétique), qui incluait traditionnellement plus de la moitié des genres de "lépospondyles" connus (fig. 2B, C). Cependant, d'autres groupes de "lépospondyles", comme les aïstopodes, adélogyrinidés, nectridiens (fig. 2A) et lysorophiens (fig. 2D) furent plus souvent classés parmi les amphibiens. Certains auteurs (Panchen & Smithson 1988) les placent près de la base du taxon Amphibia, alors que d'autres (Carroll & Currie 1975, Carroll & Holmes 1980) voient dans divers groupes de "lépospondyles" les plus proches parents des apodes et des urodèles (dans ce cas, le taxon Lissamphibia inclurait de nombreux amphibiens du Paléozoïque).

Malheureusement, les lissamphibiens (fig. 2E-G), qui incluent environ 476 genres, dont 397 vivent actuellement, n'apparaissent dans la documentation paléontologique que dans le Trias, période pendant laquelle ils ne sont représentés que par *Triadobatrachus* et *Czatkobatrachus*, deux membres du taxon Salientia (qui inclut les anoues et les groupes éteints qui sont plus

étroitement apparentés aux anoures qu'aux urodèles). Les urodèles et les apodes n'apparaissent qu'au Jurassique, avec les genres *Karaurus*, *Kokartus* et *Eocaecilia*. Dans tous ces cas, même si ces premiers lissamphibiens conservent de nombreux caractères primitifs qu'on ne retrouve pas chez les lissamphibiens plus récents, ils ne nous aident pas beaucoup pour résoudre le problème de l'origine des lissamphibiens.

Depuis les travaux de Cope (1880), on a pensé que les embolomères (fig. 1E), qui incluent 16 genres ayant existé du Carbonifère inférieur au Permien supérieur, étaient apparentés aux amniotes. L'argument de Cope (la présence d'un condyle occipital simple) a été rejeté depuis longtemps (ce caractère est primitif). Cependant, encore une fois, le rejet des arguments de Cope n'a pas provoqué la remise en question de la phylogénie à laquelle on aurait pu s'attendre. On a simplement proposé d'autres caractères pour soutenir la même phylogénie, comme la présence d'un contact entre le tabulaire et le pariétal (deux os du toit crânien). Jusqu'à présent, seules quelques études (Carroll 1995, Laurin & Reisz, 1997, 1999, Laurin 1998a) ont véritablement testé l'idée que les embolomères sont apparentés aux amniotes (voir la section III ci-dessous pour une discussion de ces études).

Les seymouriamorphes (fig. 1F), dont 14 genres (tous datés du Permien) ont été décrits, furent initialement considérés comme des "reptiles" (c'est-à-dire des amniotes, en terminologie moderne). Cette thèse était étayée en partie par l'ossification poussée du squelette et l'aspect d'organisme adapté à un mode de vie terrestre de *Seymouria* (Broili 1904). Le statut de *Seymouria* fut longtemps débattu; certains le considéraient comme le premier amniote (Broili 1904) ou un descendant d'un des premiers amniotes (White 1939). D'autres auteurs ont discuté la possibilité que *Seymouria* ne se soit pas reproduit comme un amniote, mais ils le considéraient malgré tout comme étroitement apparenté aux amniotes (Romer 1928). Cette polémique n'était pas purement sémantique puisqu'on ignorait si *Seymouria* possédait un œuf amniotique. Watson (1942) découvrit que le genre *Discosauriscus*, connu depuis le 19^{ème} siècle, mais précédemment classé parmi les temnospondyles, appartenait au groupe des seymouriamorphes. Spinar (1952) montra que *Discosauriscus* possédait des larves munies de branchies externes et d'un organe latéral. Les seymouriamorphes n'étaient donc pas des amniotes (puisque l'œuf amniotique est associé à un développement direct en milieu terrestre et que la perte de l'organe latéral est une synapomorphie des amniotes). Cependant, la majorité des auteurs ont continué à croire que les seymouriamorphes étaient apparentés aux amniotes (Carroll 1988, Panchen & Smithson 1988).

Les diadectomorphes (fig. 1G) ne sont connus que par huit genres de grands animaux du Carbonifère supérieur et du Permien inférieur qui ressemblent tellement aux amniotes qu'ils ont été fréquemment considérés comme appartenant à ce groupe (Case 1911, Fracasso 1987, Berman *et al.* 1992). Lee et Spencer (1997) ont suggéré que même si les diadectomorphes sont à l'extérieur du clade correspondant à la définition phylogénétique du taxon Amniota (le dernier ancêtre commun des mammifères et des reptiles, et tous ses descendants), ils pouvaient probablement un œuf amniotique. Cependant,

Laurin et Reisz (1999) ont montré que les données sur lesquelles reposaient le raisonnement de Lee et Spencer (1997) étaient erronées. On ignore donc toujours si les diadectomorphes pondaient un œuf amniotique, mais ils sont universellement acceptés comme étant étroitement apparentés aux amniotes (s'ils ne font pas partie de ce groupe).

Les amniotes (fig. 1H), dont 253 genres sont connus dès le Paléozoïque, apparaissent au Carbonifère supérieur. Le fossile qui, selon certains (Smithson 1989), représentait un amniote du Carbonifère inférieur, avait été mal interprété. Une étude plus détaillée avait suggéré que cet animal était seulement un anthracosaure (Smithson *et al.* 1994), mais cette étude n'incluait que des anthracosaures présumés. Les études qui ont tenté de placer ce taxon (*Westlothiana*) dans une phylogénie des stégocéphales plus exhaustive ont conclu qu'il s'agissait plus probablement d'un tétrapode-souche ou d'un amphibien, même si l'hypothèse que ce taxon soit un anthracosaure ne pouvait être exclue (Laurin 1998a, Laurin & Reisz 1999). Les premiers (véritables) amniotes connus ont été trouvés à l'intérieur de troncs de lycopodes géants fossilisés à Joggins, en Nouvelle-Écosse (Canada). Les lycopodes sont des plantes vasculaires dépourvues de vraies racines (mais qui possèdent des structures similaires appelées rhizophores) et se reproduisant à l'aide de spores; c'est un des premiers groupes (probablement paraphylétique) de plantes qui ait colonisé les continents, dès le Silurien, et quelques représentants de ce groupe survivent dans des environnements relativement humides. Carroll (1969) construisit un scénario sur l'origine des amniotes selon lequel les premiers amniotes étaient petits, sans doute fondé en partie sur la faible taille des amniotes de Joggins. Cependant, des facteurs purement taphonomiques peuvent expliquer la faible taille de ces amniotes. En effet, la taille des troncs de lycopodes (jusqu'à 50 cm de diamètre interne) crée un biais taphonomique en faveur des petits animaux. Dans certains cas, on sait que les petits squelettes trouvés dans de tels troncs à Joggins appartiennent à des taxons qui atteignaient de grandes tailles et dont on a trouvé des squelettes bien plus grands à l'extérieur des troncs (le temnospondyle *Dendropeton* et l'embolomère *Calligenethlon* sont de bons exemples). Les squelettes de grands animaux sont rares dans les troncs de lycopodes. Il convient donc d'être prudent sur cette question; il n'est pas certain que les premiers amniotes aient été aussi petits qu'on l'a souvent admis. À Joggins, les amniotes sont déjà représentés par quelques genres, dont le reptile *Hylonomus* et le synapside présumé *Protoclepsydraps*. Si les affinités de ce dernier genre ont bien été déterminées, il semble que la radiation évolutive des amniotes était déjà bien entamée.

III. ETUDES PHYLOGENETIQUES RECENTES

Jusqu'au début des années 1990, les articles traitant de la phylogénie de l'ensemble des stégocéphales n'étaient pas basés sur une analyse informatisée d'une matrice de données (Panchen & Smithson 1988, Ahlberg & Milner 1994). Quelques études basées sur des analyses informatisées avaient bien été publiées, mais elles ne traitaient que des anthracosaures présumés (Gauthier

et al. 1988), ou des amphibiens présumés (Trueb & Cloutier 1991). En effet, l'étude de Gauthier *et al.* (1988) n'incluait que les embolomères, les seymouriamorphes, les diadectomorphes et les amniotes (et le genre *Solenodonsaurus*); l'étude de Trueb et Cloutier (1991) n'incluait que des temnospondyles et les lissamphibiens. Aucune étude phylogénétique moderne n'avait donc réellement testé l'appartenance des divers groupes de stégocéphales aux clades des amphibiens et des anthracosaures, respectivement.

La première étude informatisée permettant de vérifier, jusqu'à un certain point, si la dichotomie entre amphibiens et anthracosaures avait été correctement identifiée (fig. 3C), fut publiée par Carroll (1995). Cette étude soulevait un problème épineux, sans pouvoir le résoudre. En effet, elle indiquait que les "lépospondyles" étaient plus étroitement apparentés aux amniotes qu'aux seymouriamorphes, embolomères et temnospondyles. Or, les "lépospondyles", temnospondyles et lissamphibiens étaient censés former le clade des amphibiens, selon le point de vue traditionnel. Comme les lissamphibiens n'étaient pas inclus dans l'étude de Carroll, on ne pouvait savoir si les "lépospondyles" ou les temnospondyles faisaient partie des amphibiens ; on pouvait seulement conclure qu'un de ces deux groupes devait en être exclu.

Des études phylogénétiques plus récentes proposent une réponse à cette question (Laurin & Reisz 1997, 1999, Laurin 1998a). En effet, il semble que si les temnospondyles sont exclus des taxons Amphibia et Tetrapoda, les "lépospondyles" sont en fait le groupe-souche des amphibiens (fig. 3D). Malheureusement, cette hypothèse n'a pas été testée par d'autres auteurs, les autres études excluant toujours (malheureusement) les lissamphibiens (Ahlberg & Clack 1998, Coates 1996, Paton *et al.* 1999). Cependant, il est remarquable que toutes ces études informatisées, sauf celle de Coates (1996), indiquent que les lépospondyles et les temnospondyles ne forment pas un clade. Il est encore plus surprenant que seules quelques études (Carroll 1995, Laurin & Reisz 1997, Laurin 1998a) discutent ce résultat.

Les études récentes suggèrent également que plusieurs groupes précédemment classés parmi les anthracosaures (les embolomères, les gephyrostégidés et les seymouriamorphes) sont en fait des proches parents des tétrapodes (fig. 3D). Seuls les amniotes, les diadectomorphes et le genre *Solenodonsaurus* semblent effectivement être des anthracosaures.

IV. EVOLUTION DE L'OREILLE MOYENNE

Selon la phylogénie classique (Panchen & Smithson 1988) et les interprétations anatomiques les plus largement admises (Lombard & Bolt 1979), on pensait que le tympan était apparu dès le Carbonifère supérieur, parmi les amphibiens. On déduisait de ceci que le tympan des anoures dérivait directement de cet ancien tympan. Ceci impliquait que les apodes et les urodèles aient perdu cette structure, de laquelle il ne subsisterait aucune trace (fig. 3B). Ce problème fut discuté par Bolt et Lombard (1985).

Les phylogénies que j'ai proposées (et qui seront utilisées ci-dessous dans les discussions de l'évolution des stégocéphales, car elles incluent plus de taxons que les autres études) suggèrent que l'apparition du tympan chez les amphibiens est beaucoup plus récente. En effet, aucun "lépospondyle" ne préserve de structures indiquant la présence d'un tympan ; il n'y a pas d'échancrure otique et le stapes est massif (il conserve un rôle de soutien du suspensorium). On peut donc penser que le tympan est unique au taxon Salientia (anoures et groupes éteints apparentés) parmi les amphibiens, et qu'il est donc vraisemblablement apparu vers la fin du Permien supérieur, ou au Trias. Ceci implique que les ancêtres des apodes et des urodèles n'aient jamais possédé de tympan, ce qui fait de ces deux groupes les seuls tétrapodes actuels dont l'oreille moyenne soit véritablement primitive. En effet, les autres tétrapodes actuels chez qui le tympan est absent, comme les serpents, certains autres squamates, le sphénodon et les cétacés, tous ont perdu cette structure (Laurin 1998a).

V. TOLERANCE OSMOTIQUE DES STEGOCEPHALES ET AMPHIBIENS

Les amphibiens actuels ne tolèrent pas l'eau salée des mers et des océans (Duellman & Trueb 1986 : 165); quelques exceptions ont été rapportées (Garland *et al.* 1997 : 432), mais elles sont assez rares et elles concernent des espèces qui tolèrent une eau saumâtre plutôt que de l'eau de mer. On a longtemps pensé que les premiers stégocéphales partageaient cette intolérance à l'eau salée (Romer 1966, 71, 86-87, 89, Carroll 1988 : 173). Les raisons justifiant cette thèse étaient multiples, et je ne prétendrai pas les énumérer toutes. D'une part, on croyait que les sarcoptérygiens (le groupe qui inclut le coelacanth, les dipneustes et les tétrapodes, ainsi que les groupes éteints apparentés) du Paléozoïque avaient vécu surtout en eau douce (Romer 1966 : 71) ; il était donc logique de penser que les premiers stégocéphales vivaient également en eau douce (et sur terre). D'autre part, on appelait les premiers stégocéphales "amphibiens", même si on se doutait déjà que ces stégocéphales n'étaient pas tous forcément plus étroitement apparentés aux lissamphibiens qu'aux amniotes, car le groupe des amphibiens était alors défini comme étant un grade. Il est possible que le simple fait que ces animaux aient été appelés "amphibiens" nous ait induit en erreur et nous ait suggéré l'idée que les premiers stégocéphales ne toléraient pas l'eau salée, même si cet argument n'est pas valable (il n'y a pas de raison de penser qu'ils soient plus semblables aux amphibiens actuels qu'aux amniotes, en ce qui concerne ce caractère).

Cependant, de nombreux travaux récents suggèrent que les sarcoptérygiens du Paléozoïque vivaient plus fréquemment en eau salée qu'en eau douce (Janvier 1996), et même les premiers stégocéphales et les amphibiens du Paléozoïque (comme les lysorophiens) toléraient apparemment au moins l'eau saumâtre (Schultze 1985, 1995, Milner 1987, Schultze & Maples 1992, Schultze *et al.* 1994). Il semble donc que l'intolérance des amphibiens actuels à l'eau salée soit une caractéristique relativement récente de ce groupe (elle peut être apparue au Permien supérieur ou au Trias inférieur) ; elle pourrait bien être une autapomorphie des lissamphibiens. Si cette hypothèse s'avérait exacte, la

tolérance osmotique des amphibiens actuels ne ressemble donc pas à celle de leurs prédécesseurs paléozoïques, ni à celle des premiers stégocéphales.

VI. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ahlberg P.E. & Clack J.A. 1998 - Lower jaws, lower tetrapods - a review based on the Devonian genus *Acanthostega*. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, 89 : 11-46.
- Ahlberg P.E. & Milner A.R. 1994 - The origin and early diversification of tetrapods. *Nature, Lond.*, 368: 507-514.
- Berman D.S., Sumida S.S. & Lombard R.E. 1992 - Reinterpretation of the temporal and occipital region in *Diadectes* and the relationships of diadectomorphs. *J. Paleont.*, 66 : 481-499.
- Bolt J.R. 1969 - Lissamphibian Origins: Possible Protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. *Science, N. Y.*, 166 : 888-891.
- Bolt J.R. 1979 - *Amphibamus grandiceps* as a juvenile dissorophid: evidence and implications. In: Mazon Creek fossils. M.H. Nitecki (ed.), pp. 529-563. Academic Press, London. 581 p.
- Bolt J.R. & Lombard, R.E. 1985 - Evolution of the amphibian tympanic ear and the origin of frogs. *Zool. J. Linn. Soc.*, 24 : 83-99.
- Broili F. 1904 - Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. *Palaeontogr. Abt. A*, 51 : 1-120.
- Carroll R.L. 1969 - Problems of the origin of reptiles. *Biol. Rev.*, 44 : 393-432.
- Carroll R.L. 1988 - Vertebrate Paleontology and Evolution. W. H. Freeman and Company, New York. 698 p.
- Carroll R.L. 1995 - Problems of the phylogenetic analysis of Paleozoic choanates. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4^e sér.*, 17 : 389-445.
- Carroll R.L. & Currie P.J. 1975 - Microsaurs as possible apodan ancestors. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57: 229-247.
- Carroll R.L. & Holmes R. 1980 - The skull and jaw musculature as guides to the ancestry of salamanders. *Zool. J. Linn. Soc.*, 68: 1-40.
- Case E.C. 1911 - A revision of the Cotylosauria of North America. *Carnegie Inst. Washington*, 145 : 1-122.
- Coates M.I. 1996 - The Devonian tetrapod *Acanthostega gunnari* Jarvik: postcranial anatomy, basal tetrapod interrelationships and patterns of skeletal evolution. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, 87 : 363-421.
- Cope E.D. 1880 - Extinct Batrachia. *Am. Nat.*, 14 : 609-610.
- Cope E.D. 1882 - Geology and Palaeontology. The Rhachitomous Stegocephali. *Am. Nat.*, 18 : 334-335.
- Cope E.D. 1888 - On the intercentrum of the terrestrial vertebrate. *Trans. Am. phil. Soc.*, 16: 243-253.
- Duellman W.E. & Trueb L. 1986 - Biology of Amphibians. McGraw-Hill, New-York. 670 p.
- Fracasso M.A. 1987 - Braincase of *Limnoscelus paludis* Williston. *Postilla*, 201 : 1-22.
- Garland T., Jr., Martin K.L.M. & Diaz-Uriarte R. 1997 - Reconstructing ancestral trait values using squared-change parsimony: plasma osmolarity at the origin of amniotes. In: Amniote Origins—Completing the Transition to Land. Sumida S. & Martin K. (eds). pp. 425-501. Academic Press, London. 510 p.
- Gauthier J., Cannatella D.C., De Queiroz K., Kluge A.G. & Rowe T. 1989 - Tetrapod phylogeny. In: The Hierarchy of Life. Fernholm B., Bremer K. & Jornvall H. (éds). Vol. 1, pp. 337-353. Elsevier Science Publishers B. V. (Biomedical Division), New-York. 499 p.

- Gauthier J., Kluge A.G. & Rowe T. 1988 - The early evolution of the Amniota. In: The phylogeny and classification of the tetrapods, Volume 1: amphibians, reptiles, birds. Benton M.J. (éd.). Vol. 1, pp. 103-155. Clarendon Press, Oxford. 377 p.
- Janvier P. 1996 - Early vertebrates. Oxford, Clarendon Press, Oxford, 393 p.
- Jenkins F.A., Jr. & Walsh D.M. 1993 - An Early Jurassic caecilian with limbs. *Nature, Lond.*, 365: 246-249.
- Laurin M. 1998a - The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part I - systematics, middle ear evolution, and jaw suspension. *Ann. Sci. Nat., Zool., 13 Ser.*, 19: 1-42.
- Laurin M. 1998b - The importance of global parsimony and historical bias in understanding tetrapod evolution. Part II—vertebral centrum, costal ventilation, and paedomorphosis. *Ann. Sci. Nat., Zool., 13 Ser.*, 19: 99-114.
- Laurin M. & Reisz R.R. 1997 - A new perspective on tetrapod phylogeny. In: Amniote Origins—Completing the Transition to Land. Sumida S. & Martin K. (eds). Vol. 1, pp. 9-59. Academic Press, London. 510 p.
- Laurin M. & Reisz R.R. 1999 - A new study of *Solenodonsaurus janenschii*, and a reconsideration of amniote origins and stegocephalian evolution. *Can. J. Earth Sci.*, 36: 1239-1255.
- Lebedev O.A. & Coates M.I. 1995 - The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev. *Zool. J. Linn. Soc.*, 112: 307-348.
- Lee M.S.Y. & Spencer P.S. 1997 - Crown-clades, key characters and taxonomic stability: when is an amniote not an amniote? In: Amniote Origins—Completing the Transition to Land. Sumida S. & Martin K. (eds). Vol. 1, pp. 61-84. Academic Press, London. 510 p.
- Lombard R.E. & Bolt J.R. 1979 - Evolution of the tetrapod ear: an analysis and reinterpretation. *Biol. J. Linn. Soc.*, 11: 19-76.
- Milner A.R. 1987 - The Westphalian tetrapod fauna; some aspects of its geography and ecology. *J. Geol. Soc. (Lond.)*, 144: 495-506.
- Panchen A.L. & Smithson T.R. 1988 - The relationships of the earliest tetrapods. In: The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Benton M.J. (éd.). Vol. 1 (Amphibians, Reptiles, Birds), pp. 1-32. Clarendon Press, Oxford. 377 p.
- Paton R.L., Smithson T.R. & Clack J.A. 1999 - An amniote-like skeleton from the Early Carboniferous of Scotland. *Nature, Lond.*, 398: 508-513.
- Romer A.S. 1928 - A skeletal model of the primitive reptile *Seymouria*, and the phylogenetic position of that type. *J. Geol. (Chicago)*, 36: 248-260.
- Romer A.S. 1966 - Vertebrate Paleontology. University of Chicago Press, Chicago. 468 p.
- Schultze H.-P. 1985 - Marine to onshore vertebrates in the Lower Permian of Kansas and their paleoenvironmental implication. *Univ. Kansas Paleont. Contr.*, 113: 1-18.
- Schultze H.-P. 1995 - Terrestrial biota in coastal marine deposits: fossil-Lagerstätten in the Pennsylvanian of Kansas, USA. *Palaeogeog. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 119: 255-273.
- Schultze H.-P. & Maples C.G. 1992 - Comparison of the Late Pennsylvanian faunal assemblage of Kinney Brick Company quarry, New Mexico, with other Late Pennsylvanian Lagerstätten. *New Mexico Bur. Mines Min. Res. Bull.*, 138: 231-242.
- Schultze H.-P., Maples C.G. & Cunningham C.R. 1994 - The Hamilton Konservat-Lagerstätte: Stephanian biota in a marginal-marine setting. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, 84: 443-451.
- Smithson T.R. 1989 - The earliest known reptile. *Nature, Lond.*, 342: 676-678.
- Smithson T.R., Carroll R.L., Panchen A.L. & Andrews S.M. 1994 - *Westlothiana lizziae* from the Viséan of East Kirkton, West Lothian, Scotland, and the amniote stem. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, 84: 383-412.

Spinar Z. 1952 - Revision of some Moravian Discosauriscidae. *Sborník Ustr. ust. geol.*, 15 : 1-159.

Trueb L. & Cloutier R. 1991 - A phylogenetic investigation of the inter- and intrarelationships of the Lissamphibia (Amphibia: Temnospondyli). In: *Origins of the higher groups of tetrapods - Controversy and Consensus*. Schultze H.-P. & Trueb L. (eds). Vol. 1, pp. 223-313. Cornell University Press, Ithaca. 724 p.

Watson D.M.S. 1940 - The origin of frogs. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, 60 : 195-231.

Watson D.M.S. 1942 - On Permian and Triassic tetrapods. *Geol. Mag.*, 79 : 81-116.

White T.E. 1939 - Osteology of *Seymouria baylorensis* Broili. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, 85 : 325-409.

Manuscrit accepté le 6 juillet 2000

Le problème de l'origine des tétrapodes hier et aujourd'hui

par

Armand de RICQLES

Equipe "Formations squelettiques" UMR 8570 CNRS/MNHN/Paris 7 et
Chaire de Biologie historique et Evolutionnisme, Collège de France
Case 7077, Université Paris 7, 2 Place Jussieu, 75005 Paris (France)

Ce travail est dédié à la mémoire
des Professeurs Charles Devillers (1914-1999) et Yves François (1914-2000)

Résumé - Pendant une quarantaine d'années de ce siècle (de 1930 à 1970 environ), l'argumentation concrète sur le problème de l'origine des tétrapodes a pu se résumer à la comparaison entre le "poisson crossoptérygien" *Eusthenopteron* et le "premier tétrapode" *Ichthyostega*, datant du sommet du Dévonien (env. 350 Ma). A partir de la décennie 1970 environ, ces perspectives ont été radicalement modifiées par la conjonction de nouvelles découvertes et de nouvelles méthodes en biologie comparative. D'une part, la généralisation progressive de l'analyse phylogénétique a permis de reposer en termes nouveaux le problème de l'origine des tétrapodes et de réinterpréter les documents existants. D'autre part, les progrès dans le domaine de la génétique moléculaire du développement permettent désormais d'entrevoir les mécanismes intimes présidant à la différenciation des divers types de membres paires et même quelles transformations de ces mécanismes seraient impliquées dans le passage d'une nageoire (pterygium) à une patte marcheuse (chiridium). Enfin, un effort mondial de collecte et de description de nouveaux matériels d'âge dévonien s'est révélé extrêmement fructueux. C'est ce dernier aspect qui sera surtout développé ici. L'ancien groupe des "crossoptérygiens" s'est révélé ne pas être un groupe naturel, mais un ensemble paraphylétique. Les premiers tétrapodes pourraient être représentés dès le Frasnien (Dévonien supérieur) par une première "radiation adaptative", les Elginerpetontides, mais dont on ignore s'ils possédaient déjà des pattes avec doigts. Au Dévonien terminal (Famennien), outre *Ichthyostega*, on connaît désormais en détail deux autres tétrapodes, *Tulerpeton* et *Acanthostega*: tout trois ont des membres polydactyles (plus de cinq doigts ou orteils). En outre, *Hynnerpeton* et *Ventastega* sont des tétrapodes dévonien d'après divers apomorphies squelettiques, mais leurs membres sont encore inconnus. *Ichthyostega*, *Acanthostega* et *Tulerpeton* semblent déjà fort divergents tant pour leurs adaptations locomotrices que pour leur environnement écologique, mais dans tous les cas ils semblent encore inféodés à des environnements aquatiques. Ceci, et d'autres données, suggère fortement que l'origine des membres marcheurs ne serait pas une adaptation à la vie terrestre, mais bien une exaptation, c'est-à-dire en l'occurrence, la réutilisation ultérieure, opportuniste, en milieu terrestre, de structures initialement différenciées dans un autre contexte écologique, aquatique. Les aspects anatomiques et écologiques de l'apparition de la tétrapodie devraient donc être dissociés.

Mots-clés : Membre chiridien. "Crossoptérygiens". Dévonien. Histoire des idées. Origine. Phylogénie. Sarcoptérygiens. Stégocéphales. Tétrapodes

Abstract - Issue of tetrapods origin, yesterday and today. During a large part of the twentieth century, the issue of tetrapods origin was summarized by the classical comparison between the "Crossopterygian fish" *Eusthenopteron* and the earliest (Devonian) tetrapod *Ichthyostega*, brought forward by the famous Stockholm School of Paleontology. We review the intellectual context relevant to that era and survey the reasons which later lead towards a new paradigm, reached during the last twenty years or so. We then review the anatomy, interrelationships and ecology of the earliest (Devonian) tetrapods and of their closest relatives among the fin-limbed sarcopterygian fishes. We briefly comment on the limbs developmental mechanics and how the paleontological discoveries can be used as tests of the mechanisms postulated to underlay the origin of tetrapods limbs. From an ecological point of view, the origin of the tetrapods limbs may not be an "adaptation" to terrestrial life habits but rather an "exaptation", i. e. the opportunistic use by selection of structures already developed in an aquatic environment.

Key words : Chiridium. "Crossopterygians". Devonian. History of ideas. Origin. Phylogeny. Sarcopterygians. Stegocephalians. Tetrapoda

I. INTRODUCTION HISTORIQUE

Pour la plupart de ceux qui suivirent un enseignement universitaire de la fin des années cinquante à la fin des années soixante dix, le problème de l'origine des vertébrés terrestres marcheurs, ou tétrapodes au sens vernaculaire (par opposition aux "poissons" aquatiques) a pu passer pour une question quelque peu "congelée". Le sujet était en effet dominé par des données, des hypothèses et des théories que l'on peut considérer rétrospectivement comme le legs collectif de recherches poursuivies du début du dix neuvième siècle jusqu'à la fin des années cinquante et au-delà.

Les domaines de recherche qui ont classiquement contribué à l'étude de l'origine des tétrapodes ont été divers: la zoologie, l'anatomie et la physiologie comparées, la systématique, l'embryologie, mais aussi la mécanique évolutive néo-darwinienne et la paléontologie, pour ne citer que les composantes principales, admirablement synthétisées par Devillers (1954).

Nous retracerons d'abord brièvement quel fut "l'état de l'art" autrefois dominant concernant la question de l'origine des tétrapodes, ce qui nous servira de point d'ancrage permettant, par contraste, de mieux saisir la signification des développements autorisés par les recherches actuelles.

Il y a encore une trentaine d'années, l'idée générale était que les tétrapodes avaient évolué à partir des "poissons crossoptérygiens". Les crossoptérygiens étaient compris comme un ensemble naturel de poissons d'âge principalement dévonien et carbonifère, que l'on avait longtemps cru totalement éteints. Dans ce contexte, la découverte du Coelacanth actuel, *Latimeria chalumnae*, à la fin des années trente et son étude au cours des années cinquante ainsi que son interprétation comme un "crossoptérygien actuel" a donné crédit au concept journalistique de "fossile vivant".

Des années trente aux années cinquante, les documents paléontologiques accumulés en faveur d'une origine crossoptérygienne des tétrapodes ont entraîné l'abandon de la théorie plus ancienne selon laquelle les dipneustes, ou poissons pulmonés (tels l'actuel *Neoceratodus* d'Australie) constituaient le groupe à l'origine des tétrapodes (ou d'une partie d'entre eux), une conception très répandue à la fin du dix-neuvième siècle.

Les données en faveur de l'origine crossoptérygienne furent principalement fournies par la très fameuse "Ecole paléontologique de Stockholm". C'est en effet au début des années trente que Gunnar Säve-Söderbergh découvrit et décrivit les premiers tétrapodes fossiles, collectivement appelés *Ichthyostegalia*, dans des terrains du Dévonien supérieur du Groenland oriental âgés d'environ 365 millions d'années. Plus tard, Erik Jarvik, à Stockholm, consacra toute sa vie à décrire minutieusement certains poissons crossoptérygiens du Dévonien, en particulier *Eusthenopteron*, et à les comparer à *Ichthyostega sp.* (Genre regroupant diverses espèces douteuses créées par G. Säve-Söderbergh, e.g. Jarvik 1980). C'est ainsi que, pendant presque cinquante ans, les données paléontologiques factuelles sur l'origine des tétrapodes furent pour ainsi dire réduites à cette seule comparaison, résumée dans la formule fameuse de Jarvik : "Le tétrapode *Ichthyostega* est un crossoptérygien rhipidistien avec quelques petites modifications".

Pendant, d'un autre point de vue, Jarvik parvint à l'importante conclusion que les tétrapodes étaient diphylétiques. Autrement dit, les tétrapodes ne seraient pas un groupe naturel, une idée assez étonnante.

Jarvik fut sans doute passablement influencé dans ses conclusions par des idées plus anciennes de son collègue de Stockholm l'embryologiste Niels Holmgren, selon qui les amphibiens ne seraient pas un groupe naturel mais seraient diphylétiques, les urodèles ayant une origine indépendante. Ce concept d'une origine diphylétique des amphibiens, et donc par extension des tétrapodes, trouvait lui-même son origine dans des idées encore plus anciennes, exprimées en France par l'embryologiste Paul Wintrebert au début du siècle, à la suite d'études comparatives sur la formation du palais respectivement chez les anoures et les urodèles.

Wintrebert et Holmgren pensaient que les dipneustes étaient à l'origine des urodèles seulement et les crossoptérygiens à l'origine des autres tétrapodes (c'est-à-dire les anoures et amniotes, ces derniers comprenant reptiles, oiseaux et mammifères). Toutefois, Jarvik était favorable à un diphylétisme plus restreint. Il excluait les dipneustes de l'origine des urodèles, considérant d'ailleurs les dipneustes comme très éloignés des crossoptérygiens et quelque peu apparentés aux chondrichthyens (requins, raies, chimères) et admettait donc que tous les tétrapodes dériveraient de crossoptérygiens. Toutefois, le diphylétisme des tétrapodes était maintenu car les urodèles seuls auraient dérivé d'un certain groupe de crossoptérygiens, les porolépiformes, tandis que les anoures et les amniotes (soit tous les autres tétrapodes) auraient eu pour origine un autre groupe de crossoptérygiens: les ostéolépiformes, bien connus grâce au Genre *Eusthenopteron* du Dévonien supérieur, décrit minutieusement par Jarvik.

Bien que cette théorie d'une origine diphylétique des tétrapodes n'ait jamais trouvé grâce aux yeux de certains chercheurs, elle était apparemment fondée sur une analyse si détaillée des crossoptérygiens et tétrapodes d'âge dévonien disponibles qu'elle impressionna fortement les esprits et fut largement diffusée, devenant parfois, malgré ses faiblesses méthodologiques

(Rage & Janvier 1982), une "vérité révélée" dans les ouvrages didactiques et de vulgarisation.

D'autres sources d'informations, non moins riches en controverses, provenaient des études embryologiques du développement des nageoires et des pattes, confrontées aux données paléontologiques.

Holmgren pensait avoir apporté la preuve que l'ébauche des pattes des urodèles se développait de manière telle qu'elle ne pouvait dériver que d'un "archipterygium bi-sérié", une structure particulière de nageoire connue seulement chez les dipneustes et chez quelques chondrichthyens fossiles. En revanche, l'ébauche des pattes des anoures et des amniotes pourrait dériver d'une nageoire de structure dichotomique, telle qu'observée chez les crossoptérygiens. De fait, la ressemblance frappante du squelette interne de la nageoire du crossoptérygien *Sauripterus* avec celui d'une patte marcheuse de tétrapode constituait un argument de poids pour rapprocher ces deux groupes, comme certains l'avaient reconnu dès la fin du dix-neuvième siècle.

Cependant, un autre problème soulevé par cette comparaison était celui du degré d'homologie entre la palette natatoire d'un crossoptérygien et la patte d'un tétrapode.

Certains chercheurs, tels les embryologistes Holmgren et Steiner, et aussi Jarvik, pensaient que la totalité du squelette du membre de tétrapode (y compris les éléments de la main) pouvait être retrouvée dans les éléments endosquelettiques de la palette natatoire des crossoptérygiens. Toutefois d'autres chercheurs, principalement anglo-saxons, tels Westoll (1943) et Gregory et Raven (1941) proposaient une interprétation plus limitée. Ils convenaient que les deux segments proximaux du membre marcheur, à savoir le stylo-pode (bras, cuisse) et le zeugopode (avant bras, jambe), avaient des homologues directs dans la palette natatoire des crossoptérygiens : ces éléments constitueraient donc la portion "ancestrale" commune du membre (appelée pour cette raison "l'archaeopodium"). En revanche, ils refusaient de considérer que les constituants les plus distaux du membre, formant l'autopode (carpe et main, tarse et pied) aient de véritables homologues dans la palette des crossoptérygiens. L'autopode serait alors une néomorphose particulière aux tétrapodes, qu'ils appelèrent donc le "neopodium".

Comme nous le verrons ci-dessous, la génétique moléculaire du développement elle-même n'a pu encore apporter de réponse définitive à ce débat.

Quelles qu'aient été les opinions variées des divers chercheurs relatives aux problèmes "techniques" évoqués ci-dessus, et d'autres, il est sans doute nécessaire de rappeler brièvement le contexte intellectuel plus général dans lequel elles se développèrent.

1/ D'abord, l'époque était dominée, en systématique, par ce qu'il est convenu d'appeler la "Nouvelle systématique" ou "Systématique évolutionniste" issue des travaux de savants tels que Julian Huxley, George Gaylord Simpson, Ernst Mayr et d'autres. Comme chacun sait, cette approche de la systématique n'était pas autre chose que la dimension taxinomique de la

vaste Théorie synthétique de l'Évolution qui dominait alors les esprits, au moins dans le monde anglophone (e.g. Ricqlès 1997).

Il suffit de rappeler ici que, dans ce contexte, il était parfaitement admis de rechercher - et de trouver - des relations d'ancêtres à descendants "réels" dans la documentation paléontologique; d'édifier des "taxons ancestraux" de rangs élevés, fondés seulement sur la présence de caractères primitifs. Ainsi les "groupes souches", les "stocks de base" et les "paliers évolutifs" étaient-ils très généralement reconnus et utilisés aussi bien dans des contextes paléontologiques que néontologiques.

2/ Ensuite, la dominance de la Théorie synthétique dans ses aspects les plus "orthodoxes" favorisait le développement de "scénarios évolutifs" qui étaient censés avoir une forte puissance explicative. Fondés sur les processus (ou mécanismes) évolutifs de base reconnus par la théorie (mutation ponctuelle au hasard, recombinaison, sélection, adaptation, migration, etc...) de tels scénarios étaient largement développés par des savants tels que Watson, Romer et Westoll, pour rendre compte de l'origine des tétrapodes à partir des crossoptérygiens. Afin de faire jouer son rôle efficace à la sélection naturelle, la plupart de ces scénarios liaient étroitement les aspects anatomiques, physiologiques et écologiques de la transition d'un poisson aquatique à un tétrapode terrestre. Plus précisément, la transformation évolutive d'une nageoire ichthyenne en patte marcheuse était perçue comme devant se dérouler, sous contrôle de la sélection naturelle, dans des environnements intermédiaires au cours même du processus d'invasion des milieux terrestres.

3/ Enfin, pour interpréter les organismes et les environnements du Dévonien et du Carbonifère, les "scénarios explicatifs" faisaient usage d'analogues modernes. Dans ce contexte, les amphibiens actuels, avec leur faible tolérance pour les eaux salées ou saumâtres, étaient implicitement utilisés comme analogues éco-physiologiques des premiers tétrapodes et la plupart des scénarios envisageaient donc des milieux d'eau douce, lacustres ou marécageux, comme lieu de la transition. Rétrospectivement, on pourrait penser que les esprits n'étaient pas complètement débarrassés d'un certain récapitulonnisme haeckelien pour lequel l'évènement annuel de la métamorphose du têtard en grenouille résume implicitement le grand évènement évolutif de l'origine des tétrapodes et de "la sortie des eaux"...

Certes, tous les éléments brièvement évoqués ci-dessus n'ont jamais constitués tous ensemble une théorie unifiée et universellement acceptée de l'origine des tétrapodes. Des voix discordantes furent nombreuses. Je crois cependant que le panorama intellectuel ainsi brossé résume assez fidèlement sinon un consensus du moins le "paradigme" encore dominant à la fin des années soixante et au début des années soixante-dix.

Il n'est pas nécessaire de passer en revue ici pourquoi la communauté scientifique s'éloigna de ce paradigme à vitesse croissante pendant les années soixante dix, quatre vingt et quatre vingt dix (Rage & Janvier 1982) ; il suffira d'énumérer les raisons principales.

Premièrement, un changement complet de l'épistémologie de la recherche, provoqué par l'avènement de la méthode phylogénétique (ou cladistique), avec toutes ses conséquences.

Deuxièmement, certaines percées en biologie du développement permettant de mieux comprendre comment un membre se construit vraiment au cours de l'ontogenèse, depuis certaines bases moléculaires des mécanismes impliqués, jusqu'aux aspects tissulaires et morphologiques.

Troisièmement, un renouveau extraordinaire des découvertes paléontologiques et une réinterprétation de fossiles déjà connus et de leurs environnements.

C'est ce troisième aspect qui sera surtout présenté ci-dessous, en tenant pour acquis une certaine familiarité du lecteur avec la formalisation cladistique (Figure 1). Nous conserverons ici au terme de "tétrapode" son sens vernaculaire traditionnel, fondé sur l'anatomie : est un tétrapode tout vertébré possédant primitivement des membres paires marcheurs pourvus de doigts, c'est-à-dire un chiridium, par opposition à la possession d'une structure homologue plus primitive : la nageoire ou pterygium. Bien entendu des tétrapodes peuvent secondairement simplifier (ex. *Chalcides*), spécialiser (ex. oiseaux) ou perdre (ex. serpents) leurs membres au cours de l'évolution ; phylogénétiquement ils n'en sont pas moins des tétrapodes!

On trouvera dans Laurin et coll. (2000) et Ricqlès et Laurin (1999) une discussion en faveur d'une acception phylogénétique plus précise mais aussi plus restrictive, du terme de tétrapode. C'est pourquoi les tétrapodes au sens large, c'est-à-dire au sens habituel tel qu'employé ici, correspondent exactement aux Stegocephali *sensu* Laurin de la Figure 1.

II. LES TETRAPODES SONT DES SARCOPTERYGIENS

Les "crossoptérygiens" au sens traditionnel sont maintenant reconnus comme étant un assemblage paraphylétique, donc non naturel (cf. Janvier 1996).

La plupart des arguments techniques autrefois mis en avant en faveur du diphylétisme des tétrapodes ont été ultérieurement dénoncés comme incorrects, non pertinents ou non concluants. De plus, l'hypothèse du diphylétisme des tétrapodes est incompatible avec les exigences méthodologiques de l'analyse phylogénétique moderne (principe de parcimonie ou d'économie d'hypothèse), cf. Rage & Janvier (1982).

La plupart des "poissons" autrefois réunis dans le groupe paraphylétique traditionnel des "crossoptérygiens" ont été l'objet d'analyses anatomiques et phylogénétiques détaillées au cours des vingt dernières années. Ceci a permis de démontrer qu'ils font partie d'un clade, les Sarcoptérygiens, qui comprend aussi les dipneustes et les tétrapodes en tant que groupes inclus. Les sarcoptérygiens (= poissons à nageoires charnues) constituent eux-mêmes le "groupe frère" des actinoptérygiens (= poissons à nageoires rayonnantes) au sein du vaste clade des poissons osseux (osteichthyens), (Janvier 1996). cf. Fig. 1.

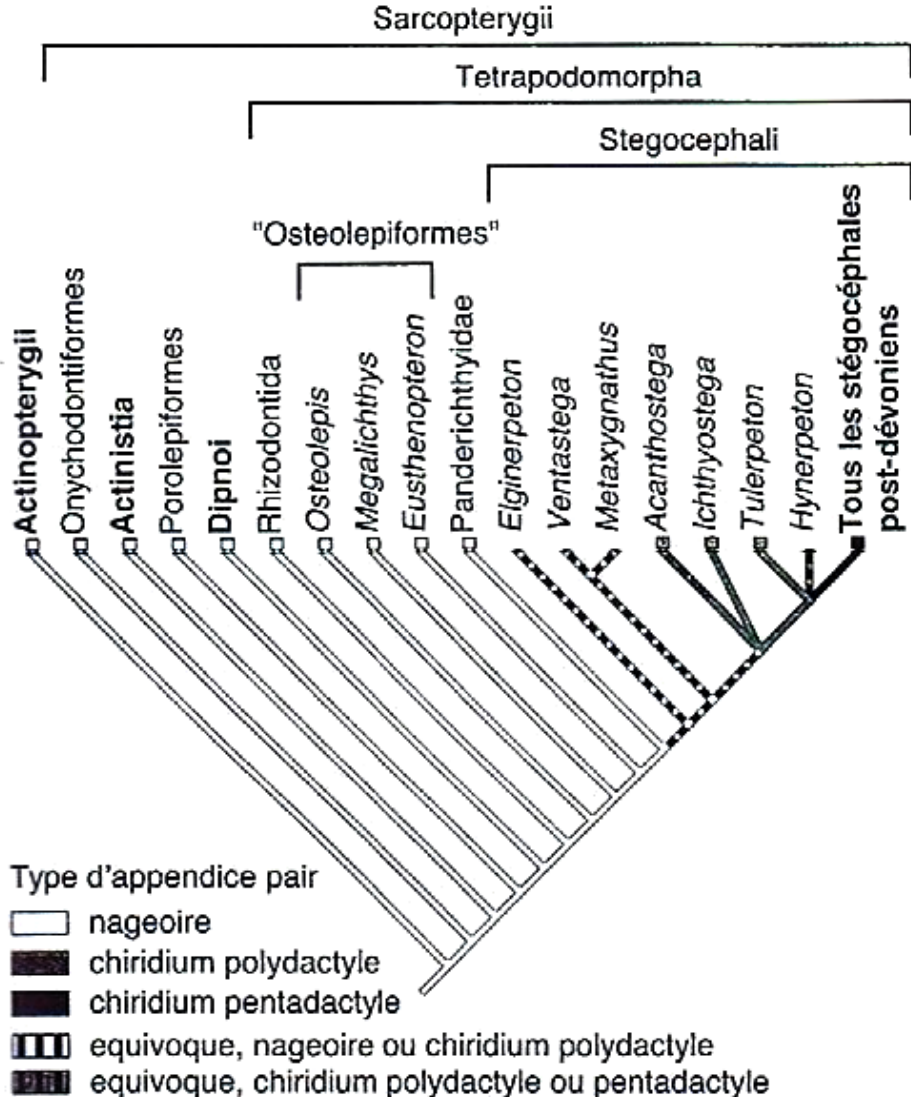


Figure 1 : Cladogramme des sarcoptérygiens, simplifié à partir de divers auteurs. Les groupes actuels sont notés en gras. Le groupe frère, (extérieur) des sarcoptérygiens, est constitué par les "poissons à nageoires rayonnantes" (actinoptérygiens), à gauche de la figure, représentant la quasi-totalité des "poissons osseux" actuels (esturgeons, etc... et téléostéens: carpe, perche, sole, ...). Parmi les sarcoptérygiens, les actinistiens sont actuellement représentés par le coelacanthe (*Latimeria*), et les dipneustes (Dipnoi) par trois genres (*Neoceratodus*, *Protopterus* et *Lepidosiren*). Les "ostéolépiformes" (notés entre guillemets) sont conservés ici par convention comme ensemble paraphylétique à la base des tétrapodomorphes, monophylétiques. Les Stegocephali correspondent au concept traditionnel de tétrapodes, tel qu'employé dans l'article. A part *Latimeria* et les trois genres de dipneustes, on note donc que tous les sarcoptérygiens actuels sont des tétrapodes (inclus dans les stégocéphales post-dévonien, à droite). On a optimisé par des figurés sur le cladogramme la condition, connue ou inférée, de la structure des membres pairs : nageoire ou chiropterygie poly- ou pentadactyle.

Il résulte de cette phylogénie que les tétrapodes (dont les Mammifères, dont nous-mêmes) sont des sarcoptérygiens et donc des ostéichthyens! Cette proposition en apparence paradoxale, voire choquante, découle de la nécessité logique, en systématique phylogénétique, de ne considérer que des groupes naturels (l'ancêtre commun et tous ses descendants) et non pas des "groupes souches" paraphylétiques, fondés sur la typologie, par exemple les "poissons" excluant par définition leurs descendants à pattes !

III. LES PANDERICHTHYIIDES (OU ELPISTOSTEGIDES), "GROUPE FRERE" DES TETRAPODES

Au sein des sarcoptérygiens ostéolépiformes, un petit groupe très particulier de "poissons" possède de multiples spécialisations partagées avec les tétrapodes. La première découverte fut celle d'un toit crânien très fragmentaire dans le Dévonien supérieur du Canada (Baie d'Escuminac, Québec) par Westoll en 1938. Il nota des caractères formant transition entre le toit crânien d'un ostéolépiforme et celui d'un tétrapode et nomma le fossile *Elpistostege* (= "le toit crânien attendu"). De fait, ce fossile permit de résoudre le mystère des homologies entre toits crâniens des "poissons" et des tétrapodes selon une interprétation à présent acceptée de façon quasi universelle, mais qui ne le fut jamais par "l'École de Stockholm". Un squelette crânien plus complet provenant du même gisement fut découvert ultérieurement (1985) qui permit des comparaisons avec d'autres fossiles provenant du Frasnien (Dévonien supérieur) des pays baltes. A partir des fragments originellement découverts par Gross dans les années trente, des collections ultérieures par les chercheurs russes, notamment le Dr. Vorobieva ont en effet permis, des années soixante à 1996, de reconstituer assez en détail le genre *Panderichthys*, qui s'est révélé être un proche parent d'*Elpistostege*.

Ces deux genres (maintenant connus par plusieurs espèces) constituent un petit groupe de "poissons" du Frasnien qui paraît très proche des tétrapodes par de nombreux caractères crâniens spécialisés (synapomorphies) mais conservent des membres de type nageoire dont la structure est très particulière. L'humérus est relativement plus allongé que chez tout autre "poisson" et possède déjà des caractères de tétrapode. Il est complété distalement par deux os, homologables au radius et à l'ulna. Au-delà, l'ulna ne porte qu'un radial antérieurement et une plaque osseuse postérieurement, puis on trouve des rayons dermiques de nageoires. Prise "à la lettre", la structure de l'endosquelette de la nageoire pectorale de *Panderichthys* appuie la théorie de l'archaeopodium/néopodium de Gregory et Raven (1941) puisqu'aucun "néopodium" n'est présent : il serait donc bien une "nouveau-té" des tétrapodes, encore absente chez leur "groupe-frère" immédiat ...

La forme du corps, allongée et aplatie, la disparition des nageoires dorsales et les nageoires pectorales beaucoup plus développées que les pelviennes confèrent aux *Panderichthyiides* un aspect très particulier, sans doute à mettre en rapport avec des adaptations et une écologie originales.

IV. LES PREMIERS TETRAPODES?... OU LE SUPPLICE DE TANTALE

Certains fossiles qui pourraient avoir possédé des pattes marcheuses ne sont connus que par des restes très fragmentaires d'âge Frasnien et Famennien (Dévonien supérieur).

C'est le cas de *Metaxygnathus* découvert dans le Famennien inférieur d'Australie (Campbell & Bell 1977), d'*Elginerpeton* de Scat Craig (Frasnien d'Ecosse) décrit par Ahlberg (1991, 1995, 1998) et d'*Obruchevichthys* (Frasnien des Pays baltes) qui sont surtout connus par des fragments de mandibules.

Ventastega curonica, du Famennien supérieur de Lettonie, est un grand "tétrapode" qui n'a été décrit en détail qu'en 1994. Les premiers spécimens en avaient été découverts dès les années trente par W. Gross mais les détails suggérant une affinité avec les tétrapodes ne furent reconnus qu'ultérieurement (Ahlberg *et al.* 1994). Ce fossile est associé à une riche faune aquatique typique du Dévonien supérieur mais il possède plusieurs synapomorphies communes aux tétrapodes dans la mandibule, les prémaxillaires, le toit dermique crânien, la joue, la structure des canaux sensoriels céphaliques et dans la ceinture scapulaire. En revanche, il conserve des caractères à l'état plésiomorphe, tels que la persistance de crocs coronoidiens.

Les membres de *Ventastega* sont encore inconnus. Quelques synapomorphies précises suggèrent que tous ces fossiles mal connus du Dévonien supérieur sont plus étroitement apparentés aux tétrapodes qu'aux Panderichthyiides. Les quelques os longs attribués à *Elginerpeton* ne permettent pas de conclusions précises et la position phylogénétique de ces divers taxons sur le cladogramme ne permet pas d'avantage de préciser s'ils avaient encore des nageoires ou déjà des pattes marcheuses (chiridium) (fig. 1).

Hynerpeton, du Famennien de Pennsylvanie, est le premier tétrapode dévonien potentiel découvert sur le continent américain (Daeschler *et al.* 1994). Ce taxon n'est connu que par une ceinture scapulaire incomplète mais divers détails indiquent que la musculature pectorale était déjà plus développée que chez d'autres tétrapodes présumés du Dévonien et qu'il ne devait pas exister de branchies internes. Quelques apomorphies suggèrent à Daeschler *et al.* (1994 p. 640) un lien particulier entre *Hynerpeton* et *Tulerpeton* (voir ci-dessous) et parmi les tétrapodes putatifs du Dévonien, *Hynerpeton* est donc le seul pour lequel le critère de parcimonie suggère la présence de pattes (fig. 1). Tout récemment, les gisements du Dévonien supérieur de Pennsylvanie ont fourni un fragment de mandibule rapporté à *Hynerpeton* et une autre mandibule attribuable à un tétrapode, décrite sous le nom de *Denisgnathus* (Daeschler 2000).

V. AUTRES ARGUMENTS : LE PROBLEME DES PISTES

Quelques pistes fossilisées d'âge dévonien semblent conforter l'existence d'organismes pourvus de pattes marcheuses dès cette époque. Certaines furent signalées du Dévonien de Pennsylvanie (Willard 1935), de Russie (Martianov 1960) et du Brésil. Dans ces deux dernier cas, au moins, il s'agirait toutefois d'interprétations douteuses, la première pouvant provenir d'un arthropode

euryptéride (J. Clack, communication personnelle) et la seconde ayant plutôt été laissée par un échinoderme (Rocek & Rage 1994).

Des empreintes plus convaincantes furent décrites par Warren et Wakefield (1972) du Frasnien supérieur de la Province de Victoria, Australie. Ces pistes ont pu être laissées par des tétrapodes de 55 à 90 cm de long possédant au moins trois doigts et cinq orteils déjetés latéralement. Une trace sinusoïdale laissée par le corps est visible et l'enjambée paraît très courte relativement à la taille des empreintes. Des pistes similaires ont été aussi signalées d'Écosse et l'on vient d'en décrire de nouvelles du Dévonien d'Irlande (Stossel 1995).

Plus étonnante est la description par Warren *et al.* (1986) de pistes datées du Dévonien inférieur des Victoria Range (Australie). Probablement produite sous une très faible tranche d'eau, elles ne montrent pas de traces du corps mais révèlent l'extrémité des membres qui prenait appui sur le substrat en parcourant, selon les auteurs, un cycle diagonal probablement caractéristique des Sarcoptérygiens puisqu'on l'observe, outre les tétrapodes actuels, chez les dipneustes comme chez *Latimeria*. Cependant, ces pistes ne montrent pas de traces de doigts de telle sorte qu'elles ont très bien pu être produites par un sarcoptérygien non tétrapode. En outre, le caractère diagonal des appuis est contesté (Clack 1997).

Les pistes sont généralement observées sur des grès fins couverts de "ripple marks". Les études sédimentologiques suggèrent qu'il s'agit de matériaux déposés dans des chenaux subissant des assèchements temporaires en environnement péri-fluvial.

VI. LES PREMIERS TETRAPODES CONNUS AVEC PRECISION

Trois types de sarcoptérygiens d'âge dévonien sont connus pour avoir possédé des membres paires transformés en pattes "marcheuses" comprenant de véritables doigts, ou chiridium: *Ichthyostega*, *Acanthostega* et *Tulerpeton*. Les deux premiers proviennent du Famennien supérieur du Groenland oriental et *Tulerpeton* du Famennien supérieur de la région de Tula, au sud de Moscou. Les pattes de ce dernier sont remarquables par la possession de six doigts et orteils. Signalé dès 1984, ce fossile n'a pu être décrit en détail qu'assez récemment (Lebedev 1986, Lebedev & Coates 1995).

Peu avant sa disparition, E. Jarvik a publié une grande monographie d'*Ichthyostega* (1996). Le squelette de cet organisme est maintenant presque entièrement connu, à l'exception de la main, de la région cervicale et du sacrum. Mentionnons ici quelques caractères des membres : l'humérus, bien ossifié, a une forme très complexe et présente une série de crêtes osseuses particulières. Ces autapomorphies reflètent probablement des spécialisations locomotrices. Le radius et l'ulna sont courts et robustes, avec un olécrane très développé : il semble que le coude ait été en flexion permanente. La main demeure malheureusement inconnue. En revanche le membre postérieur est bien connu. Il est en forme de palette aplatie, sans angulations nettes du genou et de la cheville. Le pied, très long relativement au fémur, possède au moins 7 orteils.

Parmi les résultats spectaculaires des récentes expéditions anglo-danoises au Groenland oriental, qui ont pris le relais des expéditions suédoises des années trente à cinquante, il faut signaler la découverte d'un très abondant matériel d'*Acanthostega*. Ce taxon n'était connu auparavant que par un unique fragment de toit crânien décrit par Jarvik. C'est maintenant le tétrapode dévonien le mieux connu, à la suite d'une série de travaux publiés à partir de 1988 (Clack 1992, 1994a,b, 1998, Clack & Coates 1995, Coates 1996, Coates & Clack 1991, etc...). Une comparaison d'une cinquantaine de caractères tenus pour diagnostiques des tétrapodes primitifs avec la situation chez *Acanthostega* montre que ce dernier serait un "deux tiers de tétrapode" si cette question était traitée sur une base purement quantitative. *Acanthostega*, bien qu'ayant des pattes, possédait probablement encore des branchies internes, comme l'indiquent la marque d'artères branchiales afférentes sur les cératobranchiaux et la présence d'une lame postbranchiale qui limite postérieurement la chambre branchiale chez les Osteichthyens. Ces détails, ainsi que le grand développement de rayons dermiques à la nageoire caudale, suggèrent fortement que cet organisme était principalement aquatique. Les pattes antérieures ne montrent que des possibilités de flexion très limitées au coude et au poignet mais la main possède clairement huit doigts.

Les comparaisons détaillées actuellement poursuivies entre *Panderichthys*, les Elginerpetontidés, *Acanthostega* et d'autres fossiles démontrent que les "chainons manquants" ne manquent plus vraiment, désormais, entre "poissons" et tétrapodes (Ahlberg & Clack 1998, Ahlberg & Johanson 1998, Ahlberg & Milner 1994, etc...).

VII. PALEOECOLOGIE DES PREMIERS TETRAPODES

Le "Continent des vieux grès rouges" du Dévonien supérieur, formé par la réunion de deux "plaques" Baltica et Laurentia (qui constituent encore la substructure d'une bonne partie de l'Amérique du Nord et de l'Europe) a fourni l'ensemble des données sur les tétrapodes dévoniens, à l'exception des gisements australiens. Les données paléogéographiques, paléoclimatologiques, sédimentologiques et taphonomiques fournissent de précieuses indications sur le mode de vie et l'environnement des premiers tétrapodes. Le plus souvent ces organismes sont découverts dans des gisements dont la faune est dominée par des dipneustes, porolépiformes et ostéolépiformes, associés à des chondrichthyens et arthrodières, les actinoptérygiens étant relativement moins représentés.

Le gisement ayant fourni *Tulerpeton* était situé sur la marge sud-est du continent et cet organisme semble avoir vécu dans un environnement complètement aquatique (Lebedev 1992). De nombreuses données indiquent un milieu laguno-marin sous climat équatorial qui communiquait à la fois avec la mer libre et avec des systèmes fluviaux responsables d'arrivées intermittentes de masses d'eau douce, modifiant temporairement la salinité. La tolérance de nombreux vertébrés aquatiques à de telles variations osmotiques pourrait rendre compte de leur abondance et diversité locale, tandis que la diversité en invertébrés et végétaux paraît avoir été bien moindre. Des assèchements

périodiques entraînant une mort en masse pourraient expliquer la formation du gisement (Lebedev 1992).

Les gisements d'Écosse (*Elginerpeton*) et du Groenland oriental (*Ichthyostega* et *Acanthostega*) étaient situés géographiquement au centre du continent (e.g. Dineley 1979), mais cette situation est en contradiction avec certaines données sédimentologiques suggérant un environnement de vasières côtières, au moins pour les gisements du Groenland oriental (Bray 1985). Ceci s'expliquerait par l'existence d'un système de graben subsidant longeant la chaîne montagneuse formée par la collision entre Baltica et Laurentia. Ce bassin aurait contenu une mer épicontinentale s'avancant jusqu'au cœur du continent (Coates & Clack 1995).

Les grès rouges à grains fins où l'on trouve *Ichthyostega* ne renferment que quelques restes désarticulés d'*Acanthostega*. En revanche, les sédiments, où *Acanthostega* est abondant et bien conservé, ne livrent aucun reste d'*Ichthyostega*. Ces différences taphonomiques suggèrent que ces organismes vivaient dans des environnements écologiquement distincts. Une des interprétations les plus plausibles est qu'*Ichthyostega* était un organisme côtier ou de rivages, possédant déjà de fortes spécialisations locomotrices. Coates et Clack (1995) le comparent à cet égard aux Pinnipèdes du fait de similitudes fonctionnelles dans les membres, les côtes et les hanches. *Acanthostega*, quant à lui, paraît avoir été complètement aquatique et inféodé à des systèmes fluviaux soumis à de fortes variations de débit sous un climat de type mousson (Bendix-Almgren *et al.* 1990).

Quant à *Hynerpeton*, le gisement des Catskill de Pennsylvanie se situe sur la marge sud-ouest du continent, en ambiance tropicale. Il correspond à un vaste système de fleuves et de lacs dans une plaine côtière adossée à un système montagneux.

Ainsi, l'aptitude à un mode de vie terrestre des trois genres de tétrapodes dévoniens les mieux connus (*Acanthostega*, *Ichthyostega* et *Tulerpeton*) semble être à l'opposé de ce à quoi l'on pourrait s'attendre, si l'on confronte l'anatomie à la taphonomie (Ricqlès 1997, 1998, Ricqlès & Laurin 1999). *Acanthostega* est clairement le moins adapté à la vie terrestre, bien qu'il soit inféodé à un habitat strictement continental, mais purement aquatique. *Ichthyostega* était peut-être capable d'une locomotion terrestre limitée et spécialisée mais vivait probablement dans le domaine marin côtier. Enfin *Tulerpeton* possède des membres déjà très proches de ceux des stégocéphales du Carbonifère (généralement considérés comme amphibies ou plus ou moins terrestres) mais provient d'un environnement laguno-marin (Lebedev & Coates 1995). Ces données suggèrent donc que ces trois organismes vivaient dans des types de milieux distincts mais cependant tous aquatiques (marin pour *Tulerpeton*, côtier pour *Ichthyostega* et fluvial pour *Acanthostega*). La présence de rayons dermiques (lépidotriches) bien développés formant une nageoire caudale chez *Ichthyostega* et *Acanthostega* suggère également un mode de vie encore aquatique.

Tout ceci paraît en accord avec l'hypothèse de Gunter (1956) selon laquelle les membres pourvus de doigts apparurent en tant qu'appareil de locomotion

aquatique, plutôt que comme une adaptation à la marche en milieu terrestre. Certains travaux expérimentaux d'anatomie fonctionnelle chez divers "poissons" actuels vont dans le même sens. Certes, les données disponibles n'interdisent pas de penser que ces premiers tétrapodes ne pouvaient pas s'aventurer parfois hors de l'eau, mais elles suggèrent simplement qu'ils ne passaient que très peu de temps sur le sol.

Cela suggère également que les pressions sélectives qui ont conduit à l'apparition du chirodium ne furent pas liées à la vie sur la terre ferme.

Il y a de nombreuses raisons d'admettre que les sarcoptérygiens du Dévonien étaient des organismes euryhalins, et peut-être même anadromes (Thomson 1980). Cela suggère que l'origine écologique des tétrapodes pourrait se situer dans des environnements côtiers, lagunes ou estuaires, plutôt qu'en milieu d'eaux douces, lacustres ou palustres, ainsi que la comparaison avec les amphibiens et dipneustes actuels le suggère implicitement.

De plus, la présence de *Metaxygnathus*, ainsi que de pistes, en Australie suggère que les premiers tétrapodes pouvaient vivre en milieu marin car, au Dévonien supérieur, l'Australie, ainsi que la plus grande partie du Gondwana, était séparée du Continent des vieux grès rouges par une mer épicontinentale, même si les plaques étaient elles-mêmes en contact (Klapper 1995).

VIII. POLYDACTYLIE INITIALE DE LA "PATTE MARCHEUSE" ET BIOLOGIE DU DEVELOPPEMENT

Les données paléontologiques actuelles concordent pour montrer que la patte des tétrapodes était initialement polydactyle, contrairement aux anciennes théories qui postulaient que le nombre "canonique" de cinq doigts était primitif.

Jarvik admettait la présence d'au moins 7 rayons endosquelettiques indivis (généralement homologues aux doigts) dans la palette natatoire d'*Eusthenopteron* mais curieusement, bien qu'il ait figuré une polydactylie chez *Ichthyostega* au moins dès 1980, il semble interpréter finalement sa patte comme étant pentadactyle (Jarvik 1996). Lebedev (1986) a donc été le premier à démontrer sans ambiguïté chez un tétrapode dévonien (*Tulerpeton*) la présence de 6 doigts et (probablement) de 6 orteils. Coates et Clack (1990) offrirent une première discussion générale de la polydactylie primitive des tétrapodes, montrant qu'*Ichthyostega* possédait 7 orteils et *Acanthostega* 8 doigts.

Comment ces découvertes paléontologiques peuvent-elles s'interpréter à la lumière des données de l'embryologie (Shubin & Alberch 1986, Hinchliffe 1989, Vorobjeva & Hinchliffe 1996) et de la génétique moléculaire du développement ?

Les études expérimentales conduites par D. Duboule et son équipe (Duboule 1992, 1994, Sordino *et al.* 1995, etc...), et d'autres, ont montré que la différenciation du membre et la spécification de ses diverses parties proximodistales sont gouvernées par l'expression combinée de divers gènes HOX qui sont également impliqués dans la spécification des segments postérieurs du corps, ainsi que du tubercule génital. Seuls les gènes situés à l'extrémité 5'

(gènes 9 à 13) des 4 groupes Hox A à Hox D sont exprimés séquentiellement (règle de colinéarité) au cours de la différenciation du membre chez les tétrapodes. Chez les amniotes, les gènes Hox D 11 à 13 s'expriment selon une séquence biphasique. La première expression est limitée à la région postérieure de l'ébauche mais la seconde phase s'exprime selon une courbe postéro-antérieure sur toute la largeur du mésenchyme. Ceci évoque précisément la courbure selon laquelle se différencient les condensations préchondrogéniques qui sont à l'origine des éléments de l'endosquelette du membre (Coates 1995). Diverses expériences de "knock-out" de gènes chez la souris et la comparaison de l'expression du complexe Hox chez le "poisson zèbre" (*Danio rerio*) et la souris permettent, en simplifiant à l'extrême, de proposer les généralisations suivantes :

a/ Les patrons d'expression génique suggèrent de considérer un système dans lequel se différencient distalement soit des rayons dermiques (lépidotriches) soit des doigts, mais pas les deux. Ceci paraît en accord avec les hypothèses de Gunter (1956) et d'Eaton (1960) qui considèrent que la disparition des rayons dermiques a constitué "l'avantage adaptatif clé" ayant permis la différenciation du chirodium ou membre marcheur.

b/ Pour la même raison, on ne pourrait s'attendre à découvrir de véritables homologues des éléments méta- et acropodiens (métapodes et phalanges) dans le squelette de la palette natatoire des sarcoptérygiens basaux. Ceci confirmerait la théorie de Gregory et Raven (1941) qui voit dans le "néopodium" une nouveauté évolutive apparaissant avec les premiers tétrapodes.

c/ Enfin, les premiers tétrapodes devraient avoir des doigts nombreux (polydactylie) mais courts.

Ces données de la génétique moléculaire du développement sont dans l'ensemble assez largement compatibles avec celles de la paléontologie (Vorobyeva & Hinchliffe 1996). Il existe toutefois certaines contradictions.

D'abord, la morphologie allongée des métapodes, doigts et orteils de *Tulerpeton* n'est pas en accord avec l'idée de doigts primitivement courts.

Ensuite, Daeschler et Schubin ont fait connaître (1998) une nageoire pectorale bien conservée de sarcoptérygien datée du Dévonien supérieur de Pennsylvanie, provenant probablement d'un rhizodontide proche de *Sauripterus*. Cette nageoire présente à la fois de nombreux rayons dermiques et un endosquelette distal beaucoup plus développé que chez *Panderichthys*, avec 8 radiaux évoquant des doigts, continués distalement par les rayons dermiques. Cette structure évoque, au moins superficiellement, un chirodium complet avec son néopodium (main). Toutefois, la ressemblance de cette nageoire avec un chirodium ne démontre pas que les éléments distaux de l'endosquelette soient bien homologues entre eux : ils ont pu en effet se différencier parallèlement chez les rhizodontidés et chez les tétrapodes. De fait, les rhizodontidés sont dans une position assez basale, sur le cladogramme, relativement aux tétrapodes (fig. 1), mais la structure phylogénétique précise de tout cet ensemble est encore loin d'être définitivement acquise (Ahlberg & Johanson 1998). A tout le moins, ce nouveau fossile démontre la compatibilité d'un

endosquelette distalement bien développé et de rayons dermiques, contrairement à l'une des prévisions ci-dessus.

D'un autre point de vue, la découverte chez ce rhizodontide d'une nageoire contenant des structures endosquelettiques comparables à des doigts démontre que ces derniers ont pu se différencier dans un environnement aquatique, et que leur fonction initiale peut ne pas avoir été le soutien du poids du corps dans le cadre d'une locomotion terrestre.

Pour conclure, on a actuellement de bonnes raisons de penser que l'origine des "membres marcheurs" n'est pas une adaptation à la locomotion terrestre mais plutôt une "exaptation" au sens de Gould et Vrba (1982). Ce concept répond à la réutilisation opportuniste, par la sélection naturelle, d'une structure déjà développée dans un contexte écologique et fonctionnel différent. Des études en cours sur l'histologie des membres chez les tétrapodes dévoniens suggèrent d'ailleurs que ces organismes étaient encore très largement, et peut-être exclusivement aquatiques (Laurin, Girondot & Ricqlès 2000).

IX. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ahlberg P.R. 1991 - Tetrapod or near-tetrapod fossils from the Upper Devonian of Scotland. *Nature*, 354 : 298-301.
- Ahlberg P.E. 1995 - *Elginerpeton pancheni* and the earliest tetrapod clade. *Nature*, 373: 420-425.
- Ahlberg P.E. 1998 - Postcranial stem tetrapod remains from the Devonian of Scat Craig, Morayshire, Scotland. *Zool. J. Linn. Soc.*, 122 : 99-141.
- Ahlberg P. E. & Clack J.A. 1998 - Lower jaws, lower tetrapods - a review based on the Devonian Genus *Acanthostega*. *Trans R. Soc. Edinburgh.*, 89 : 11-46.
- Ahlberg P.E & Johanson Z. 1998 - Osteolepiforms and the ancestry of tetrapods. *Nature*, 395 : 792-794.
- Ahlberg P.E., Luskevics E. & Lebedev O. 1994 - The first tetrapod finds from the Devonian (Upper Famennian) - of Latvia. *Phil.Trans. R. Soc.*, B, 343 : 303-328.
- Ahlberg P. E. & Milner A.R. 1994 - The origin and early diversification of tetrapods. *Nature*, 368: 507-514.
- Bendix-Almgreen S.E., Clack J.A. & Olsen H. 1990 - Upper devonian tetrapod paleoecology in the light of new discoveries in East Greenland. *Terra Res.*, 2 : 131-137.
- Bray A.A. 1985 - The evolution of the terrestrial vertebrates: environmental and physiological interpretations. *Phil. Trans. R. Soc. London B*, 309 : 289-322.
- Campbell K.S.W. & Bell M.W. 1977 - A primitive amphibian from the Late Devonian of New South Wales. *Alcheringa*, 1 : 369-381.
- Clack J.A. 1992 - The stapes of *Acanthostega gunnari* and the role of the stapes in early tetrapods. In: The evolutionary biology of hearing. Webster D.B., Ray R.R. & Popper A.N. (eds). pp. 405-420. Springer Verlag, New York.
- Clack J.A. 1994 - *Acanthostega gunnari*, a Devonian tetrapod from Greenland ; the snout, palate and ventral part of the braincase, with a discussion of their significance. *Meddr. Gronland, Geosci.*, 31 : 1-24.
- Clack J.A. 1994 - Earliest known tetrapod braincase and the evolution of the stapes and fenestra ovalis. *Nature*, 369 : 392-394.
- Clack J.A. 1997 - Devonian tetrapod trackways and trackmakers; a review of the fossils and footprints. *Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleoecol.*, 130 : 227-250.

- Clack J. A. 1998 - The neurocranium of *Acanthostega gunnari* Jarvik and the evolution of the otic region in tetrapods. *Zool. J. Linn. Soc.*, 122: 61-97.
- Clack J. A. & Coates M.I. 1995 - *Acanthostega gunnari*, a primitive aquatic tetrapod? *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, 17 : 359-372.
- Coates M. I. 1995 - Limb evolution. A simple twist of fate ? *Curr. Biol.*, 5 : 844-848.
- Coates M.I. 1996 - The devonian tetrapod *Acanthostega gunnari* Jarvik : postcranial anatomy, basal tetrapod interrelationships and patterns of skeletal evolution. *Trans. R. Soc. Edimburgh*, 87: 363-421.
- Coates M.I. & Clack, J.A. 1990 - Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. *Nature*, 347 : 66-69.
- Coates M.I. & Clack J.A. 1991 - Fish-like gills and breathing in the earliest known tetrapod. *Nature*, 352 : 234-236.
- Coates M.I. & Clack J.A. 1995 - Romer's gap: tetrapod origins and terrestriality. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat.*, 17 (1-4) : 373-388.
- Daeschler E.B. & Shubin N. 1998 - Fish with Fingers ? *Nature*, 391 : 133.
- Daeschler E.B., Shubin N., Thomson K.S. & Amaral W.W. 1994 - A Devonian tetrapod from North America. *Science*, 265 : 639-642.
- Daeschler E.B. 2000 - Early tetrapods jaws from the Late Devonian of Pennsylvania, USA. *J. Paleontol.*, 74 : 301-308.
- Devilleers C. 1954 - Origine et évolution des nageoires et des membres. In : *Traité de Zoologie*. XII, Vertébrés, Anatomie, Systématique, Biologie. Grassé P.P. (éd). Tome XII, pp. 710 -790. Masson, Paris.
- Dineley D. L. 1979 - Tectonic setting of Devonian sedimentation. In: *The Devonian System*. House M.R., Scrutton C.T. & Bassett M.G. (eds). pp. 49-63. Paleont. Assoc. Spec. Papers n° 23, London.
- Duboule D. 1992 - The vertebrate limb : A model system to study the Hox-Hom gene network during development and evolution. *Bioassays* 14 : 375-384.
- Duboule D. 1994 - How to make a limb ? *Nature*, 266 : 575-576.
- Eaton T. H. 1960 - The aquatic origin of tetrapods. *Trans Kansas Acad. Sci.*, 63 : 115-120.
- Gould S. J. & Vrba E. 1982 - Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8 : 4-15.
- Gregory W. K. & Raven H.C. 1941 - Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 17 : 273-360.
- Gunter G. 1956 - Origin of the tetrapod limb. *Science*, 123 : 495-496.
- Hinchliffe J.R. 1989 - Reconstructing the archetype: Innovation and conservatism in the evolution and development of the pentadactyl limb. In: *Complex organismal Function: integration and evolution in vertebrates*. Wake D.B. & Roth G. (eds). pp. 171-189. John Wiley, Chichester.
- Janvier P. 1996 - *Early vertebrates*. Clarendon Press, Oxford.
- Jarvik, E. 1980 - *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*. Academic Press, London.
- Jarvik E. 1996 - The Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Fossil and Strata*, 40 : 1-206.
- Klapper G. 1995 - Preliminary analysis of Frasnian, Late Devonian conodont biogeography. *Hist. Biol.*, 10 : 103-117.
- Laurin M. 2000 - Travaux récents sur la paléontologie et la paléocéologie des stégocéphales. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 96 : 25-37.

- Laurin M., Girondot M. & Ricqlès A. de 2000 - Early tetrapod evolution. *Tree*, 15 : 118-123.
- Lebedev O.A. 1986 - The first record of a Devonian tetrapod in the USSR. *Dokl. Earth Sci. sec.*, 278 : 220-222.
- Lebedev O.A. 1992 - The latest Devonian, Khovanian vertebrate assemblage of Andreyevka-2 locality, Tula region, Russia. In: Fossil Fishes as living Animals. Mark-Kurik E. (éd). pp. 265-272. Academy of Sciences of Estonia, Tallinn.
- Lebedev O.A. & Coates M.I. 1995 - The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev. *Zool. J. Linn.Soc.*, 112 : 307-348.
- Martyanov H.E. 1960 - Otpechatok Pyatepalogo sleda. *Priroda*, 1970 : 115.
- Rage J.C. & Janvier P. 1982 - Le problème de la monophylie des amphibiens actuels, à la lumière des nouvelles données sur les affinités des tétrapodes. *Geobios*, mém. spéc. 6: 65-83.
- Ricqlès A. de, 1997 - De la paléontologie évolutionniste à la paléontologie phylogénétique: avatars et permanence du darwinisme. In: Pour Darwin. Tort P. (éd). pp. 851-883. PUF, Paris.
- Ricqlès A. de, 1997 - Travaux de la Chaire de Biologie historique et Evolutionnisme 1996-97. In : Annuaire du Collège de France. pp. 555-581. Collège de France, Paris.
- Ricqlès A. de 1998 - Travaux de la Chaire de Biologie historique et Evolutionnisme 1997-98. In : Annuaire du Collège de France. pp. 557-582. Collège de France, Paris.
- Ricqlès A. de & Laurin M. 1999 - The origin of tetrapods. In: Current Studies in Herpetology. Miaud C. & Guyétant G. (éds). pp. 23-32. S È H, 9th Ordinary Meeting, Le Bourget du Lac.
- Roczek Z. & Rage J.C. 1994 - The presumed amphibian footprint *Notapus petri* from the Devonian : a probable starfish trace fossil. *Lethaia*, 27 : 241-244.
- Shubin N.H. & Alberch P. 1986 - A morphogenetic approach to the origin and basic organisation of the tetrapod limb. *Evol. Biol.*, 20 : 318-390.
- Sordino P., van der Hoeven F. & Duboule D. 1995 - Hox gene expression in teleost fins and the origin of vertebrate digits. *Nature* 375 : 678-681.
- Stossel I. 1995 - The discovery of new Devonian trackway in SW Ireland. *J. Geol. Soc. London*, 152 : 407-413.
- Thomson K.S. 1980 - The ecology of Devonian Lobe-finned Fishes. In: The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. Panchen A.L. (ed). pp. 187-222. Academic Press, London.
- Vorobyeva E. & Hinchliffe R. 1996 - From fins to limbs - Developmental perspectives on paleontological and morphological evidences. In : Evolutionary Biology. Hecht, M.K. et al. (eds). Vol. 29. pp. 263-311. Plenum Press, New-York.
- Warren A., Jupp R. & Bolton B. 1986 - Earliest tetrapod trackway. *Alcheringa*, 10 : 183-186.
- Warren J.W. & Wakefield N.A. 1972 - Trackways of tetrapod vertebrates from the Upper Devonian of Victoria, Australia. *Nature*, 238 : 469-470.
- Westoll T.S. 1938 - Ancestry of the tetrapods. *Nature*, 141 : 127-128.
- Westoll T.S. 1943 - The origin of the tetrapods. *Biol. Rev.*, 18 : 78-98.
- Willard B. 1935 - Chemung tracks and trails from Pennsylvania. *J. Paleont.*, 9 : 43.

Manuscrit accepté le 26 juillet 2000

Phylogénie et origine des serpents

par

Jean-Claude RAGE

*Laboratoire de paléontologie, UMR 8569 du CNRS, Muséum national
d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris (France)*

Résumé - Il est très généralement admis que les serpents sont composés par deux groupes frères, les Scolecophidia et les Alethinophidia, et que les Macrostromata (Alethinophidia) sont les serpents les plus dérivés. Toutefois, la découverte récente de serpents bipèdes dans le Crétacé conduit à modifier cette phylogénie. Ces fossiles semblent être très primitifs (groupe frère de tous les autres serpents) bien que certains les considèrent comme évolués, groupe frère des Macrostromata. Si les serpents bipèdes sont réellement très primitifs la structure macrostomate du crâne est probablement primitive au sein des serpents alors qu'auparavant elle était supposée dérivée. Ainsi, la phylogénie des serpents ne peut pas être considérée comme bien établie. En revanche, l'hypothèse suivant laquelle les Varanoïdes aquatiques du Crétacé représentent le groupe le plus étroitement apparenté aux serpents paraît très probable: les serpents semblent s'enraciner dans les Varanoïdes. Les ancêtres des serpents vivaient sans doute en milieu marin.

Mots clés : Evolution. Origine. Phylogénie. Serpents.

Summary - **Phylogeny and origin of snakes.** It is widely held that snakes comprise two sister groups, the Scolecophidia and Alethinophidia, and that the Macrostromata (Alethinophidia) represent the most advanced snakes. However, the recent recovery of bipedal snakes from the Cretaceous results in alteration of this phylogeny. These fossils appear to be primitive snakes (the sister group to all other snakes) although it has been suggested that they are derivative and represent the sister group of the Macrostromata. If bipedal snakes are really primitive snakes, then the macrostomatan skull structure is probably primitive instead of derived as previously thought. Thus, the phylogeny of snakes cannot be considered to be firmly established. On the contrary, the hypothesis that aquatic varanoid lizards from the Cretaceous are the closest relatives of snakes appears to be well demonstrated: snakes are probably placed within the varanoid lizards. The ancestors of snakes were probably marine.

Key-words : Evolution. Origin. Phylogeny. Snakes.

I. INTRODUCTION

Après le travail pionnier mais déjà moderne de Nopcsa (1923), les travaux sur la phylogénie des serpents, de même que ceux concernant leur origine, ont connu une longue interruption. Ce n'est qu'à la fin des "années 70" que, dans le cadre du cladisme, des études sur la phylogénie sont réapparues, puis vers la fin des "années 90" que des travaux sur l'origine des serpents ont pu être réalisés sur des bases solides. Entre le travail de Nopcsa et les années 70, la phylogénie s'est retrouvée en suspens au profit de classifications sans fondements phylétiques.

Comme il est préférable de connaître les relations à l'intérieur d'un groupe avant d'étudier l'origine de ce dernier, je discuterai la phylogénie (et donc la classification) des serpents avant leur origine.

II. LA PHYLOGÉNIE DES SERPENTS : HISTOIRE DES CONCEPTIONS

A. La phylogénie de Nopcsa

Nopcsa (1923) a construit une phylogénie dans laquelle les serpents se subdivisaient en deux grands groupes: les Aléthino-phidiens, terrestres ou secondairement aquatiques, et les Angiostomates, terrestres et fousseurs. Ces derniers correspondaient en fait aux Scolécophidiens de Duméril et Bibron (1844). Pour Nopcsa, ces deux groupes (qui formaient peut-être un ensemble monophylétique) s'enracinaient dans les Cholophidiens, groupe rassemblant uniquement des serpents marins fossiles (crétacés et éocènes). Les Cholophidiens prenaient leur origine dans les lézards varanoïdes marins du Crétacé. Comme nous le verrons, ces conceptions de Nopcsa ont été, en partie, confirmées.

B. Les classifications non phylétiques

Hoffstetter (1939) a proposé une classification qui a marqué la systématique des serpents pendant de longues années. Il reprenait les trois groupes de Nopcsa, mais il abandonnait la base phylétique (alors que, plus tard, il allait devenir un ardent partisan de la systématique phylétique). Conséquence de cette orientation, il subdivisait les Aléthino-phidiens en deux groupes: les Henophidia et les Caenophidia. Il s'agissait là de la distinction de deux grades: les Henophidia regroupaient les familles d'Aléthino-phidiens archaïques alors que les Caenophidia comprenaient les familles plus modernes. Les Scolécophidia, qu'il avait conservés, étaient qualifiés de "très particuliers". Dans cette classification, les Cholophidia comprenaient les Pachyophiidae et Simoliophiidae, deux familles marines du Crétacé, ainsi que les Palaeophiidae et Archaeophiidae, formes aquatiques alors connues uniquement dans l'Eocène. Scolécophidia, Henophidia et Caenophidia représentaient les groupes actuels (lesquels, bien sûr, fournissent des fossiles). Les Scolécophidia étaient composés par les Typhlopidae et les Leptotyphlopidae, les Henophidia par les Boidae, Aniliidae, Uropeltidae et Xenopeltidae, alors que les Caenophidia comprenaient les Colubridae, Dipsadidae (ces derniers traditionnellement inclus aux Colubridae), Hydrophiidae, Elapidae et Viperidae. Notons que dans les Colubridae, Hoffstetter plaçait les Acrochordinae qui prendront plus tard une certaine importance phylétique. Par la suite, Hoffstetter (1962) a supprimé les Cholophidia, considérant qu'ils ne formaient pas un groupe naturel. Il a, par exemple, déplacé les Palaeophiidae dans les Henophidia; en revanche, il n'a pas proposé de solution pour les autres familles auparavant attribuées aux Cholophidia.

Cette classification, dans laquelle les serpents actuels sont divisés en trois groupes (Scolécophidia, Henophidia, Caenophidia) a été reprise et très argumentée par Underwood (1967) dans un ouvrage devenu célèbre. Ce dernier

travail ne concernait que les serpents actuels. La seule différence notable avec la classification d'Hoffstetter est le déplacement des Acrochordidae: de sous-famille des Colubridae (donc des Caenophidia) chez Hoffstetter, ils sont devenus une famille des Henophidia dans la systématique d'Underwood.

Cette classification en trois groupes est parfois encore utilisée par de non spécialistes et mérite donc une certaine attention.

Le seul réel opposant a été Dowling (1959) pour qui les Scolecophidia ne formeraient apparemment pas un groupe majeur. Il a encore maintenu ce point de vue plus récemment (Dowling 1975) avant de rejoindre "l'opinion majoritaire" (Dowling *et al.* 1996).

C. Le retour des phylogénies : l'impact du cladisme

L'arrivée du cladisme et son application aux serpents ont conduit à l'abandon de la classification en trois groupes des serpents actuels. Mais, en réalité, dès avant les premières phylogénies cladistes, McDowell (1974) était revenu au point de vue de Nopcsa (1923) ; dans sa classification non basée sur une phylogénie, il ne subdivisait les serpents actuels qu'en deux grands groupes: Scolecophidia et Alethinophidia. Pratiquement toutes les phylogénies obtenues par la suite ont confirmé cette division des serpents en deux grands groupes; seul Scanlon (1996), dans une thèse malheureusement non publiée, n'oppose pas les Scolecophidia aux Alethinophidia.

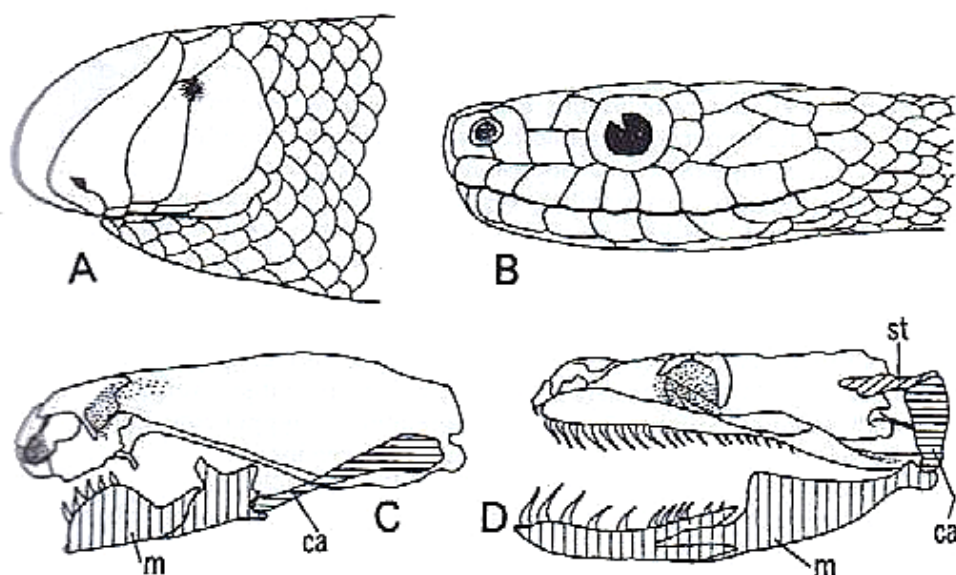


Figure 1 - A: tête d'un Scolécophidien (*Typhlops*, Typhlopidae); B: tête d'un Aléthino-phidien Macrostomata (*Tropidonophis*, Colubridae); C: crâne d'un Scolécophidien (*Leptotyphlops*, Leptotyphlopidae); D: crâne d'un Aléthino-phidien Macrostomata (*Python*, Boidae). Tous en vue latérale. ca: carré, m: mandibule, st: supratemporal (perdu ou n'intervenant pas entre la boîte crânienne et le carré chez les Scolécophidiens).

Cette subdivision en deux groupes est celle qui, d'emblée, semble évidente. En effet, Scolécophidiens et Aléthiniophidiens se distinguent aisément. Chez les Scolécophidia, la bouche est petite, son angle postérieur se trouvant sous l'oeil ou étant antérieur à ce dernier. Chez les Aléthiniophidiens, l'angle postérieur de la bouche se trouve en arrière de l'oeil, parfois très loin (fig. 1). L'agrandissement de la bouche est une des principales caractéristiques des Aléthiniophidiens; au sein de ces derniers, l'agrandissement culmine chez les Macrostromata. En outre, chez les Scolécophidiens, l'oeil est recouvert par une écaille non spécialisée qui n'épouse pas la forme de l'oeil. Chez les Aléthiniophidiens (sauf quelques Uropeltidae), l'écaille qui recouvre l'oeil suit la forme de ce dernier et est franchement transparente (= "lunette"); elle est en fait intégrée à l'oeil. Scolécophidiens et Aléthiniophidiens se distinguent aussi par leur forme générale; contrairement aux Aléthiniophidiens, les Scolécophidiens n'ont pas de cou et de queue différenciés (mais cette différence s'estompe chez les Aléthiniophidiens fouisseurs). La disposition des écailles ventrales et plusieurs caractères anatomiques offrent aussi une claire distinction entre les deux groupes.

L'historique des conceptions de la phylogénie des serpents doit être subdivisé en deux étapes: la période qui a précédé la découverte récente des "serpents à pattes", ou plus exactement serpents bipèdes, et la période actuelle.

1. Avant les serpents bipèdes

La première phylogénie des serpents réellement argumentée est celle de Rieppel (1979). Dès cette première phylogénie, l'opposition Scolécophidia-Aléthiniophidia apparaît nettement, bien que le nom "Aléthiniophidia" ne soit pas utilisé (fig. 2A). Cette opposition des deux groupes se retrouve dans pratiquement toutes les phylogénies proposées par la suite (Rage 1984; Rieppel 1988; Kluge 1991; Cundall *et al.* 1993; Zaher 1998; Scanlon & Lee, 2000) seul, comme déjà indiqué, Scanlon (1996) faisant exception.

Dans cette phylogénie de Rieppel (1979) plusieurs points sont à noter. Anilioïdes et Booïdes forment un ensemble monophylétique qui correspond aux Henophidia de Hoffstetter (1939); la validité de ce dernier groupe serait donc admise ici. D'autre part, Anilioidea et Booidea sont, chacun, monophylétiques. Enfin, à la suite de Rage (1978), Rieppel considère que le petit groupe (3 espèces) des Acrochordidae, devenant les Acrochordoidea, représente le groupe frère de l'énorme ensemble des Colubroidea (environ 2000 espèces; plus de 85% des espèces de serpents). Cet ensemble monophylétique Acrochordoidea-Colubroidea correspond aux Caenophidiens d'Hoffstetter (1939) et ne sera remis en cause que par McDowell (1987). Rieppel (1988) a ensuite proposé un autre cladogramme qui reflète sans doute plus exactement la phylogénie (fig. 2B). Il ne considère plus que l'ensemble Anilioidea-Booidea est monophylétique, mais il maintient la monophylie de chacun des deux groupes. Ce travail de Rieppel est intéressant car il réutilise le terme "Macrostromata" pour désigner l'ensemble Booidea-Caenophidia, c'est-à-dire

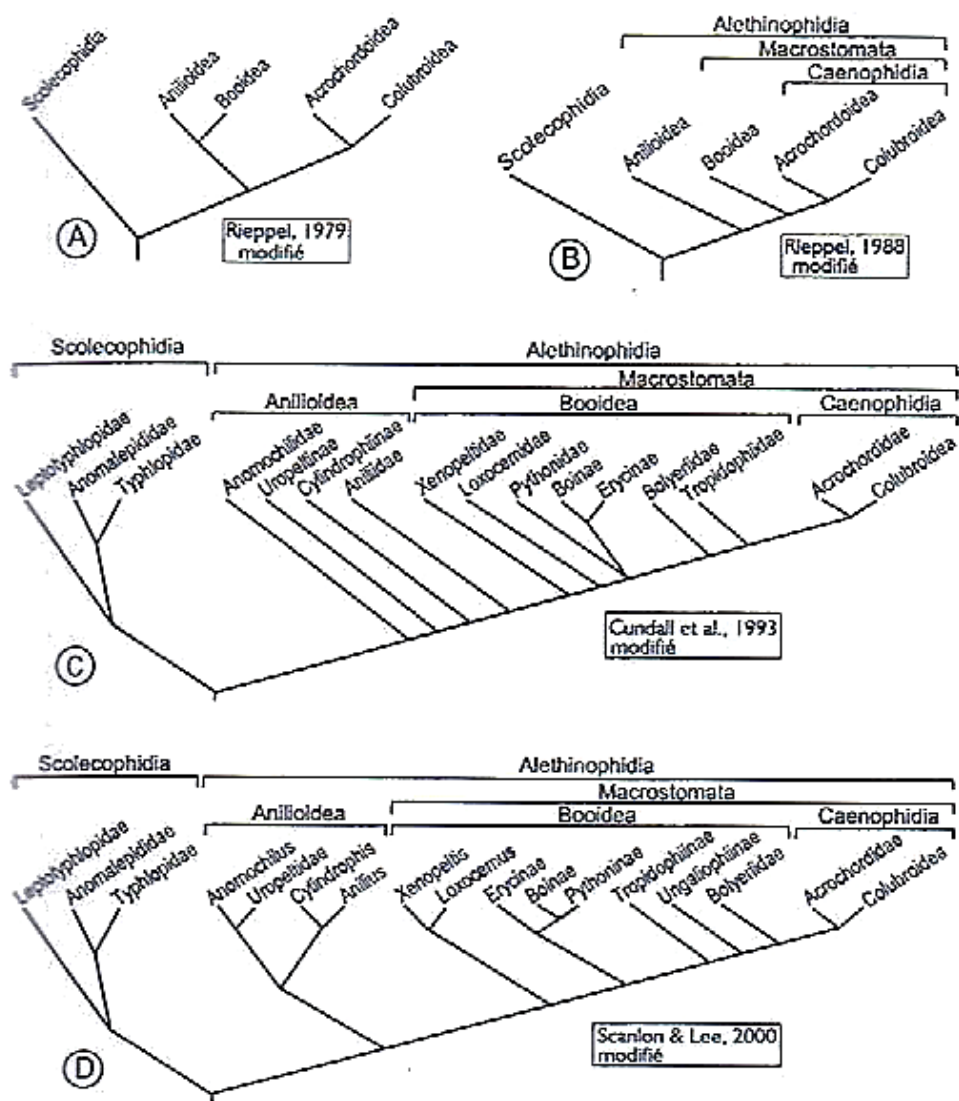


Figure 2 - Phylogénie des serpents actuels. A: d'après Rieppel 1979; B: d'après Rieppel 1988; C: d'après Cundall *et al.* 1993; D: d'après Scanlon & Lee 2000. A, B, C établis avant la découverte des serpents bipèdes du Crétacé. Les taxons fossiles qui figuraient dans les cladogrammes sont omis.

les Alethinophidia non anilioïdes. Les Macrostromata se caractérisent par une très grande ouverture buccale permise par le très fort prolongement postérieur, en potence, du supratemporal et par l'allongement du carré (fig. 1B, D).

Deux phylogénies proposées par la suite méritent quelques commentaires. Dans celle de Cundall *et al.* (1993), Anilioidea et Booidea sont paraphylétiques (fig. 2C), tandis que dans celle de Scanlon et Lee (2000) les Anilioidea sont monophylétiques alors que les Booidea sont paraphylétiques (fig. 2D). Scanlon et Lee ont introduit des fossiles anciens (qui se branchent avant la dichotomie Scolecophidia-Alethinophidia) dans leur analyse alors que Cundall *et al.* n'ont tenu compte que des actuels. Remarquons que dans toutes ces phylogénies, les Macrostromata apparaissent comme les serpents les plus dérivés. Autre point intéressant, les dernières phylogénies s'accordent pour reconnaître que les Tropidophiidae (Ungaliophiidae séparés ou non) et Bolyeriidae, taxons autrefois placés dans les Boidae, sont, dans un ordre variable suivant les auteurs, les taxons les plus proches des Caenophidia.

2. Les serpents "à pattes"

Les serpents à pattes, en fait bipèdes, sont représentés par trois taxons provenant du Cénomaniens (Crétacé, environ 95 à 90 millions d'années) du Moyen Orient. Ils comptent parmi les plus anciens serpents. L'un, *Pachyrhachis problematicus* Haas, 1979 a été réétudié et redécrit récemment (Caldwell & Lee 1997, Lee & Caldwell 1998). Plus récemment encore ont été décrits *Haasiophis terrasanctus* Tchernov *et al.*, 2000 et *Podophis descouensi* Rage & Escuillié, 2000. Ces trois serpents sont munis de membres postérieurs courts mais bien formés. Ils étaient marins, très adaptés à la vie aquatique. Au moins chez *Pachyrhachis* et *Podophis*, la tête était petite et le corps aplati latéralement. La queue, connue uniquement chez *Podophis*, était très courte et elle formait une petite palette natatoire. Outre ces caractères, leur crâne présente une structure macrostomate très nette. Or, chez les serpents actuels cette structure ne se rencontre que chez les formes considérées comme les plus évoluées: les Macrostromata. Il est donc surprenant de retrouver cette structure crânienne chez des serpents très anciens. Caldwell & Lee (1997), Lee & Caldwell (1998) et Lee *et al.* (1999) considèrent que *Pachyrhachis* (*Haasiophis* et *Podophis* leur étaient inconnus) est primitif et occupe une position basale: il représente le groupe frère de tous les autres serpents (fig. 3, A2). En revanche, Zaher (1998) puis Zaher et Rieppel (1999), s'appuyant surtout sur la structure macrostomate, considèrent ce fossile comme un serpent évolué: *Pachyrhachis* serait le groupe frère des Macrostromata (fig. 3, A1). Ce dernier point de vue est repris par Tchernov *et al.* (2000) dans un travail sur *Haasiophis* qui comporte malheureusement des erreurs. Entre autres, chez *Haasiophis* les relations exoccipitales/supraoccipital, la présence de plicidentine et peut-être d'un jugal sont trois états de caractères mal interprétés par Tchernov *et al.* (2000) et qui parlent en faveur d'une position basale des fossiles bipèdes. Notons que, maintenant, *Podophis* apporte lui aussi de nouveaux arguments en faveur de l'hypothèse de Caldwell et Lee (Rage & Escuillié, 2000): les os chevrons sont articulés, le zygosphène est échancré et les cloisons méiales des frontaux semblent absentes; il s'agit, là

encore, de trois états de caractères primitifs. La position basale des serpents bipèdes (fig. 3, A2) semble donc plus probable que les relations entre ces fossiles et les Macrostromata (fig. 3, A1).

3. Conséquence de la découverte des serpents bipèdes

L'inclusion de ces fossiles bipèdes dans l'analyse peut remettre en cause les phylogénies proposées avant que ces serpents soient découverts. Nous l'avons vu, deux positions ont été proposées pour ces fossiles. Les serpents bipèdes sont soit des serpents primitifs (ce que je crois sur la base des données actuellement disponibles), soit, au contraire, des serpents évolués.

Il faudrait d'abord établir si les taxons bipèdes forment un groupe monophylétique ou paraphylétique. Tchernov *et al.* (2000), qui ne connaissaient pas *Podophis*, ont indiqué que *Pachyrhachis* et *Haasiophis* forment un groupe monophylétique, mais sans le prouver. La nature de ces fossiles ne permet malheureusement pas de régler cette question. Nous admettrons a priori qu'ils forment un groupe monophylétique; de toute façon, la nature précise des relations entre ces trois taxons n'aura aucune influence sérieuse sur la brève discussion qui va suivre.

a. Si les serpents bipèdes sont évolués...

Admettons, comme l'ont fait Zaher (1998), Zaher et Rieppel (1999) puis Tchernov *et al.* (2000), que les serpents bipèdes sont des formes évoluées et qu'ils représentent le groupe frère des Macrostromata (fig. 3, A1). Ce sont les seuls serpents munis d'un bassin et de membres postérieurs bien formés; or, dans cette hypothèse, ils se branchent au sein d'un ensemble, les Aléthino-phidiens (= Anilioïdes + Macrostromata) dont les représentants sont soit totalement dépourvus de bassin et de membres postérieurs, soit pourvus d'un bassin et de membres postérieurs vestigiaux (le membre n'étant représenté que par un fémur très réduit). Cette position phylétique suppose soit que le bassin et les membres sont réapparus chez les serpents bipèdes, soit qu'ils ont régressé indépendamment chez les Scolécophidiens et Anilioïdes d'une part, et chez les Macrostromata d'autre part (fig. 3, A1). La réapparition du bassin et des membres postérieurs n'est pas absolument impossible, le matériel embryologique pouvant conduire au bassin et au membre étant toujours présent. Toutefois, dans l'optique de cette hypothèse phylétique, le parallélisme, c'est-à-dire la régression ou la perte indépendante du bassin et des membres postérieurs dans les différentes lignées apodes paraît plus plausible. Ce parallélisme est fréquent chez les Squamates; on sait que chez les lézards, plusieurs lignées ont vu leur bassin et leurs membres postérieurs se réduire indépendamment.

Si les serpents bipèdes forment le groupe frère des Macrostromata, cela signifie que les six états de caractères dérivés correspondant aux six états primitifs notés ci-dessus chez *Podophis* (Rage & Escuillie 2000) et *Haasiophis* sont apparus plusieurs fois indépendamment, ce qui n'est pas crédible.

Quoi qu'il en soit, si ce point de vue est exact, les hypothèses proposées jusqu'à présent pour les serpents modernes (Serpentes) ne seront pas remises en cause.

b. Si les serpents bipèdes sont des serpents primitifs...

Si on admet, comme je le crois, que les serpents bipèdes sont très primitifs, c'est-à-dire qu'ils se branchent dans la phylogénie avant toutes les lignées actuelles (fig. 3, A2), c'est la structure macrostomate du crâne qui pose un problème. Présente d'une part chez les serpents les plus primitifs (les serpents bipèdes) on ne la retrouve, d'autre part, que chez les formes supposées être les plus évoluées (Macrostromata). Cela suppose soit que cette structure est apparue deux fois indépendamment (convergence), soit qu'il s'agit d'une caractéristique primitive qui existait chez l'ancêtre des serpents et qui a été perdue secondairement et indépendamment chez les *Scolecophidia* et les diverses branches d'*Anilioïdes*.

Il est très difficile d'imaginer que l'état macrostomate, structure musculo-squelettique très complexe, ait pu évoluer deux fois indépendamment. En revanche, la perte indépendante de cette structure chez les *Scolecophidia* et les divers *Anilioïdes* apparaît comme un phénomène très plausible: les serpents de ces groupes sont fouisseurs ou subfouisseurs; or chez les vertébrés, un tel mode de vie conduit à la réduction de la taille de la bouche (donc, chez les serpents, à la perte de la structure macrostomate). Cette dernière hypothèse me semble être la plus vraisemblable. Elle est soutenue par le cladogramme proposé par Scanlon & Lee (2000) dans lequel les trois plus anciennes branches de serpents (serpents bipèdes, *Madtsolidae*, *Dinilyisia*) sont macrostomates. Mais, si la structure macrostomate est primitive chez les serpents et non dérivée comme on le croyait auparavant, la polarité de caractères importants utilisés dans les analyses devrait être inversée. A priori, l'une des principales conséquences pourrait être la remise en cause de l'opposition *Scolecophidia*-*Alethinophidia*. Remarquons toutefois que la première et seule réelle analyse objective (Scanlon & Lee 2000) de l'ensemble des serpents incluant un fossile bipède, n'a pas remis en question cette division majeure entre *Scolecophidia* et *Alethinophidia*, alors que l'un des auteurs avait auparavant été le seul à s'y opposer (Scanlon, 1996).

4. Conclusions

Les très grandes lignes de la phylogénie des serpents semblent être les suivantes : 1) Les serpents "modernes" se subdivisent en deux groupes frères, les *Scolecophidia* et les *Alethinophidia*, 2) les serpents bipèdes, fossiles, se branchent avant la dichotomie *Scolecophidia*-*Alethinophidia*. Toutefois s'il semble probable, ce schéma, ne peut pas encore être considéré comme définitivement établi.

III. L'ORIGINE DES SERPENTS

Deux aspects de l'origine des serpents doivent être envisagés : 1) la recherche du groupe ancestral, étant entendu que l'ancêtre lui-même ne peut, en aucun cas, être identifié (règle générale aisément démontrable); il convient donc d'identifier le groupe souche. 2) quelle contrainte biologique a pu conduire aux serpents à partir d'un banal tétrapode?

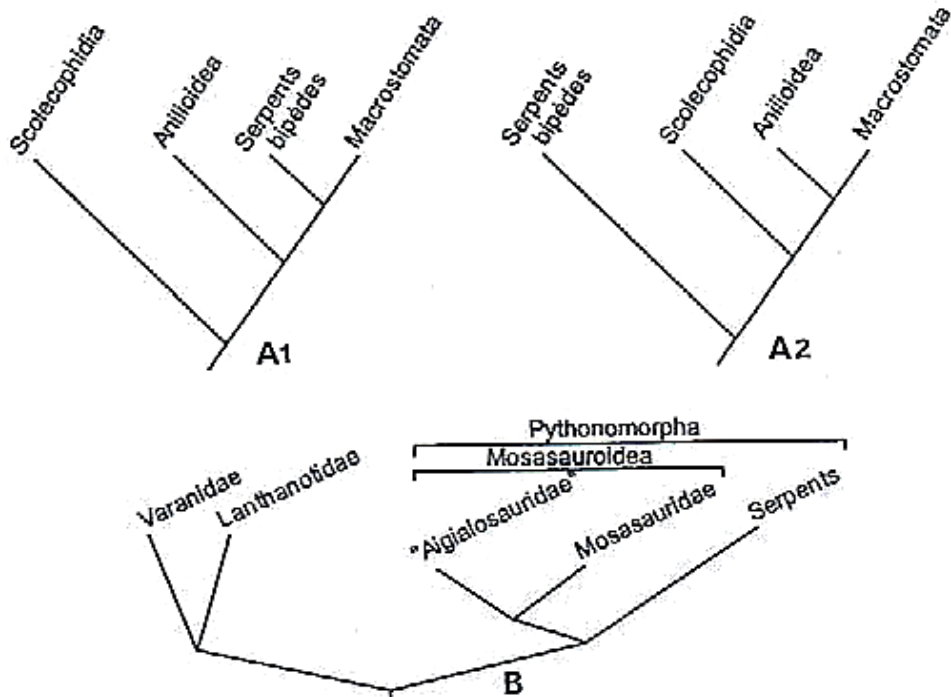


Figure 3 - A: relations phylétiques proposées pour les serpents bipèdes (A1: serpents bipèdes formant le groupe frère des Macrostromata; A2: serpents bipèdes formant le groupe frère de tous les autres serpents). B: relations entre serpents et lézards varanoïdes (d'après Lee 1997, simplifié).

A. Aspects phylétiques

Il faut avant tout remarquer que les lézards représentent le groupe le plus étroitement apparenté aux serpents. Serpents et lézards (et amphisbaenes que l'on sépare souvent des lézards) forment un groupe monophylétique bien défini, les Squamates. A partir de cette constatation, deux possibilités se présentent. Si les lézards sont monophylétiques, serpents et lézards représentent deux groupes frères et descendent donc d'un ancêtre commun (voir Rage 1992 pour une revue de la question). Cette hypothèse est maintenant abandonnée. En effet, la monophylie des lézards ne peut pas être démontrée; ils sont paraphylétiques et ils forment donc la souche des serpents. A partir de cette constatation, il faut chercher quel est le groupe de lézards le plus étroitement apparenté aux serpents. Plusieurs taxons de lézards ont été suggérés comme étant les plus proches parents des serpents (Rage 1992), mais récemment, "l'hypothèse varanoïde" a pris un net ascendant sur les autres. Cette hypothèse est ancienne; Cope (1869) a déjà suggéré des relations entre serpents et mosasaures,

lézards varanoïdes aquatiques du Crétacé. Lee (1997), à la suite d'une analyse argumentée, a montré que les serpents représentent le groupe frère des Mosasaurioïdes (Mosasauridae + "aigialosaures"); il a regroupé cet ensemble serpents, mosasaures, "aigialosaures" dans le taxon des Pythonomorphes. Ce dernier groupe représente le groupe frère d'un ensemble de varanoïdes comprenant les actuels *Varanus* et *Lanthanotus* (fig. 3B). Il faut donc retenir que, dans cette phylogénie, les plus proches parents des serpents sont des lézards varanoïdes aquatiques du Crétacé. Remarquons que les Dolichosauridae, autres varanoïdes aquatiques du Crétacé, n'ont pas été pris en compte; ils pourraient apporter d'intéressantes données. Caldwell (1999) a confirmé les étroites relations Serpents-Mosasaurioïdes; en revanche, il a curieusement dissocié les Mosasaurioïdes des Varanoïdes modernes dans l'un des cladogrammes qu'il a obtenu. Quoi qu'il en soit, les relations entre serpents et Mosasaurioïdes paraissent maintenant peu douteuses malgré la mise en doute, non démontrée, de Tchernov *et al.* (2000).

B. Aspects paléobiologiques

Pour répondre, au moins partiellement, à la seconde question, il faut donc noter que les plus proches parents des serpents étaient aquatiques, comme l'étaient les plus primitifs des serpents (les formes bipèdes). Cela suggère fortement que les serpents sont nés en milieu aquatique alors que l'on pensait que leur origine était liée à un mode de vie fouisseur.

Cependant, cette hypothèse d'une origine liée à une phase fouisseuse a été avancée avant que ne soient connus les serpents fossiles bipèdes. Elle se basait sur des caractéristiques des serpents actuels. Mahendra (1938) considérant que les Scolécophidiens, fouisseurs actifs, étaient les serpents les plus primitifs, avait avancé cette hypothèse. Par la suite, "l'origine fouisseuse" a été étayée par divers caractères, surtout des particularités ophthalmologiques (Walls 1942, Bellairs & Underwood 1951, Underwood 1957). Rieppel (1988) semble aussi favorable à ce point de vue. Cette hypothèse ne réclamait pas nécessairement un fouissage actif, mais une vie cachée dans des crevasses, sédiments meubles... (Hoffstetter 1968, Rieppel 1988).

Quoi qu'il en soit, les serpents bipèdes nous font maintenant connaître une phase plus ancienne de l'histoire des serpents, phase qui a précédé l'origine de toutes les lignées de serpents actuels et qui correspond, en fait à l'origine des serpents. Ces fossiles et les analyses phylétiques récentes suggèrent fortement que cette origine est liée à un mode de vie aquatique. Toutefois, l'origine fouisseuse, ou semi-fouisseuse, n'est pas totalement abandonnée; elle est simplement décalée: c'est elle qui a donné naissance aux Serpentes, c'est-à-dire aux serpents modernes. Nous avons quelques raisons de penser que cette phase terrestre s'est déroulée en Afrique (Rage & Werner 1999).

Enfin, les serpents étant nés en milieu aquatique, il reste à expliquer quel rôle a pu jouer ce milieu dans l'apparition de l'état macrostomate. Question qui reste actuellement sans réponse.

IV. CONCLUSIONS

L'hypothèse suivant laquelle les serpents prendraient leur origine au sein des lézards varanoïdes semble désormais bien établie. Elle paraît même mieux établie que la structure phylétique des serpents. Avant la découverte des serpents bipèdes du Crétacé, les différents travaux portant sur la phylogénie du groupe devenaient de plus en plus concordants. Mais depuis que les fossiles bipèdes sont connus, cette phylogénie peut être remise en cause. Les principales questions qui se posent maintenant sont les suivantes : 1) les serpents bipèdes sont-ils primitifs (ce qui est mon avis) ou évolués ? 2) si les serpents bipèdes sont primitifs (groupe frère des Serpentes), la phylogénie des Serpentes établie avant leur découverte ne sera-t-elle pas profondément modifiée ? 3) la structure macrostomate n'est-elle pas primitive au sein des serpents contrairement à ce que l'on supposait ? 4) Quelles sont les relations des Scolécophidiens et quels sont les caractères qui définissent ce groupe ?

Pour terminer, une rapide mise au point sur l'âge géologique des plus anciens serpents paraît nécessaire. Un squamate du Barrémien (Crétacé inférieur ; environ 116-114 millions d'années) avait été interprété comme le plus ancien serpent (Rage & Richter 1994). Mais, depuis, l'étude de plusieurs Squamates de la partie moyenne du Crétacé a montré que l'on ne peut pas affirmer l'appartenance de ce fossile aux serpents ; il s'agit plus probablement d'un lézard. Les plus anciens serpents viennent donc probablement de l'Albien supérieur (partie moyenne du Crétacé ; environ 100-96 Ma) (Cuny *et al.* 1990) et/ou du Cénomaniens (96-91 Ma) étage qui a fourni, entre autres, les serpents bipèdes (travaux en cours et Gardner & Cifelli 1999).

Remerciements. J.P. Gasc (Muséum) et J.M. Mazin (Université de Poitiers) ont fait d'utiles remarques sur le manuscrit.

V. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bellairs A. d'A. & Underwood G. 1951 - The origin of snakes. *Biol. Rev.*, 26 : 193-237.
- Caldwell M.W. 1999 - Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zool. J. Linn. Soc.*, 125 : 115-147.
- Caldwell M.W. & Lee M.S.Y. 1997 - A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. *Nature*, 386: 705-709.
- Cope E.D. 1869 - On the reptilian orders Pythonomorpha and Streptosauria. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, 12 : 250-266.
- Cuny G., Jaeger J.J., Mahboubi M. & Rage J.C. 1990 - Les plus anciens serpents (Reptilia, Squamata) connus. Mise au point sur l'âge géologique des serpents de la partie moyenne du Crétacé. *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 311 : 1267-1272.
- Cundall D., Wallach V. & Rossman D.A. 1993 - The systematic relationships of the snake genus *Anomochilus*. *Zool. J. Linn. Soc.*, 109: 275-299.
- Dowling H.G. 1959 - Classification of the Serpentes: A Critical review. 1 : 38-52.
- Dowling H.G. 1975 - The Nearctic fauna. *Yb. Herpetol.*, 1: 191-202.
- Dowling H., Hass C.A., Hedges S.B. & Highton R. 1996 - Snake relationships revealed by slow-evolving proteins: a preliminary survey. *J. Zool.*, 240 : 1-28.

- Duméril A. & Bibron G. 1844 - *Erpétologie générale, ou Histoire naturelle complète des Reptiles*. Vol. 6. Roret, Paris.
- Gardner J.D. & Cifelli R.L. 1999 - A primitive snake from the Cretaceous of Utah. *Palaeontology*, spec. pap. 60: 87-100.
- Hoffstetter R. 1939 - Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des Ophidiens. *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 15: 1-78.
- Hoffstetter R. 1962 - Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. *Coll. intern. CNRS, Paris*, 104: 243-278.
- Hoffstetter R. 1968 - Review of "A contribution to the classification of snakes", by G. Underwood. *Copeia*, 1: 201-213.
- Kluge A.G. 1991 - Boine snake phylogeny and research cycles. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michig.*, 178: 1-58.
- Lee M.S.Y. 1997 - The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, 352: 53-91.
- Lee M.S.Y. & Caldwell M.W. 1998 - Anatomy and relationships of *Pachyrhachis problematicus*, a primitive snake with hindlimbs. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 353: 1521-1552.
- Lee M.S.Y., Caldwell M.W. & Scanlon J.D. 1999 - A second primitive marine snake: *Pachyophis woodwardi* from the Cretaceous of Bosnia-Herzegovina. *J. Zool.*, 248: 509-520.
- Mahendra B.C. 1938 - Some remarks on the phylogeny of the Ophidia. *Anat. Anz.*, 86: 347-356.
- McDowell S.B. 1974 - A catalogue of the snakes of New Guinea and the Solomons. Part I. Scolecophidia. *J. Herpetol.*, 8: 1-57.
- McDowell S.B. 1987 - Systematics. In: Snakes: ecology and evolutionary biology. Seigel R.A., Collins J.T. & Novak S.S. (éds). pp. 3-50. Macmillan, New-York. 529 p.
- Nopcsa F. 1923 - *Eidolosaurus* und *Pachyophis*, Zwei neue Neocom-Reptilien. *Palaeontographica*, 55: 97-154.
- Rage J.C. 1978 - L'origine des Colubroïdes et des Acrochordoïdes (Reptilia, Serpentes). *C. R. Acad. Sci. Paris*, D, 286: 595-597.
- Rage J.C. 1984 - Serpentes. Handbuch der Paläoherpetologie, part 11. Gustav Fischer, Stuttgart/New-York, xii + 80 p.
- Rage J.C. 1992 - Phylogénie et systématique des Lépidosauriens. Où en sommes-nous ? *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 62: 19-36.
- Rage J.C. & Escuillie F. 2000 - Un nouveau serpent bipède du Cénomaniens (Crétacé). Implications phylétiques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, IIa, 330: 513-520.
- Rage J.C. & Richter A. 1994 - A snake from the lower Cretaceous (Barremian) of Spain: The oldest known snake. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 9: 561-565.
- Rage J.C. & Werner C. 1999 - Mid-Cretaceous (Cenomanian) snakes from Wadi Abu Ashim, Sudan: the earliest snake assemblage. *Palaeont. Afr.*, 35: 85-110.
- Rieppel O. 1979 - A cladistic classification of primitive snakes based on skull structure. *Z. f. Zool. Systematik u. Evolutionsforsch.*, 17: 140-150.
- Rieppel O. 1988 - A review of the origin of snakes. In: Evolutionary Biology. Hecht M.K., Wallace B. & Prance C.T. (eds), 22, pp. 37-130. Plenum Press, New-York.
- Scanlon J.D. 1996 - Studies in the palaeontology and systematics of Australian snakes. Thèse Univ. N. S. Wales, Sydney, 648 p.
- Scanlon J.D. & Lee M.S.Y. 2000 - The Pleistocene serpent *Wonambi* and the early evolution of snakes. *Nature*, 403: 416-420.

- Duméril A. & Bibron C. 1844 - Erpétologie générale, ou Histoire naturelle complète des Reptiles. Vol. 6. Roret, Paris.
- Gardner J.D. & Cifelli R.L. 1999 - A primitive snake from the Cretaceous of Utah. *Palaeontology*, spec. pap. 60: 87-100.
- Hoffstetter R. 1939 - Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des Ophidiens. *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 15 : 1-78.
- Hoffstetter R. 1962 - Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. *Coll. intern. CNRS, Paris*, 104 : 243-278.
- Hoffstetter R. 1968 - Review of "A contribution to the classification of snakes", by G. Underwood. *Copeia*, 1 : 201-213.
- Kluge A.C. 1991 - Boine snake phylogeny and research cycles. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michig.*, 178 : 1-58.
- Lee M.S.Y. 1997 - The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, 352 : 53-91.
- Lee M.S.Y. & Caldwell M.W. 1998 - Anatomy and relationships of *Pachyrhachis problematicus*, a primitive snake with hindlimbs. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 353 : 1521-1552.
- Lee M.S.Y., Caldwell M.W. & Scanlon J.D. 1999 - A second primitive marine snake: *Pachyophis woodwardi* from the Cretaceous of Bosnia-Herzegovina. *J. Zool.*, 248 : 509-520.
- Mahendra B.C. 1938 - Some remarks on the phylogeny of the Ophidia. *Anat. Anz.*, 86 : 347-356.
- McDowell S.B. 1974 - A catalogue of the snakes of New Guinea and the Solomons. Part I. Scolecophidia. *J. Herpetol.*, 8 : 1-57.
- McDowell S.B. 1987 - Systematics. In: Snakes: ecology and evolutionary biology. Seigel R.A., Collins J.T. & Novak S.S. (éds). pp. 3-50. Macmillan, New-York. 529 p.
- Nopcsa F. 1923 - *Eidolosaurus* und *Pachyophis*, Zwei neue Neocom-Reptilien. *Palaeontographica*, 55 : 97-154.
- Rage J.C. 1978 - L'origine des Colubroïdes et des Acrochordoïdes (Reptilia, Serpentes). *C. R. Acad. Sci. Paris*, D, 286 : 595-597.
- Rage J.C. 1984 - Serpentes. Handbuch der Paläoherpetologie, part 11. Gustav Fischer, Stuttgart/New-York, xii + 80 p.
- Rage J.C. 1992 - Phylogénie et systématique des Lépidosauriens. Où en sommes-nous ? *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 62 : 19-36.
- Rage J.C. & Escuillie F. 2000 - Un nouveau serpent bipède du Cénomaniens (Crétacé). Implications phylétiques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, IIa, 330 : 513-520.
- Rage J.C. & Richter A. 1994 - A snake from the lower Cretaceous (Barremian) of Spain : The oldest known snake. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 9 : 561-565.
- Rage J.C. & Werner C. 1999 - Mid-Cretaceous (Cenomanian) snakes from Wadi Abu Ashim, Sudan: the earliest snake assemblage. *Palaeont. Afr.*, 35 : 85-110.
- Rieppel O. 1979 - A cladistic classification of primitive snakes based on skull structure. *Z. f. Zool. Systematik u. Evolutionsforsch.*, 17 : 140-150.
- Rieppel O. 1988. - A review of the origin of snakes. In: Evolutionary Biology. Hecht M.K., Wallace B. & Prance C.T. (eds), 22, pp. 37-130. Plenum Press, New-York.
- Scanlon J.D. 1996 - Studies in the palaeontology and systematics of Australian snakes. Thèse Univ. N. S. Wales, Sydney, 648 p.
- Scanlon J.D. & Lee M.S.Y. 2000 - The Pleistocene serpent *Wonambi* and the early evolution of snakes. *Nature*, 403 : 416-420.

- Tchernov E., Rieppel O., Zaher H., Polcyn M.J. & Jacobs L.L. 2000 - A fossil snake with limbs. *Science* 287 : 2010-2012.
- Underwood G. 1957 - On lizards of the family Pygopodidae: a contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *J. Morph.*, 100 : 207-268.
- Underwood G. 1967 - A contribution to the classification of snakes. Trust. Brit. Mus. (n.h.), Londres. 179 p.
- Walls G. 1942 - The vertebrate eye and its adaptive radiation. *Bull. Cranbrook Inst. Sci.*, 19 : 1-785.
- Zaher H. 1998 - The phylogenetic position of *Pachyrhachis* within snakes (Squamata, Lepidosauria). *J. Vert. Paleont.*, 18 : 1-3.
- Zaher H. & Rieppel O. 1999 - The phylogenetic relationships of *Pachyrhachis problematicus*, and the evolution of limblessness in snakes (Lepidosauria, Squamata). *C. R. Acad. Sci. Paris, II*, 329 : 831-837

Manuscrit accepté le 18 octobre 2000

Domination reptilienne dans l'écosystème littoral de Crayssac (Tithonien inférieur, Quercy, Lot)

par

Jean-Michel MAZIN ⁽¹⁾, Jean-Paul BILLON-BRUYAT ⁽¹⁾,
Pierre HANTZPERGUE ⁽²⁾, et Gérard LAFAURIE ⁽³⁾

⁽¹⁾ *Laboratoire de Géobiologie, CNRS EP1596, Université de Poitiers,
40 avenue du recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex, France*

⁽²⁾ *Université Claude Bernard, Lyon I, UFR des Sciences de la Terre, FRE 2158,
27-43 Bd du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex, France*

⁽³⁾ *35 Faubourg du Pin, 46100 Figeac, France*

Résumé - La découverte dans les années 1980, puis la fouille intensive depuis 1993 d'un nouveau gisement paléontologique à Crayssac (Quercy, Lot) conduisent à l'identification d'un écosystème littoral vieux de 140 Ma (Tithonien inférieur, Jurassique supérieur), dominé par des reptiles, représentés par des ossements, mais surtout par de très nombreuses empreintes et pistes.

Mots-clés - Quercy. Jurassique supérieur. Lagerstätte. Reptiles. Pistes. Paléoécosystème.

Abstract - *Abundance of Reptiles in the littoral ecosystem of Crayssac (early Tithonian, Quercy, Lot). The discovery, during the 1980's, and the intensive excavation since 1993 of a new palaeontological site at Crayssac (Quercy, Lot, France) lead to recognise a littoral ecosystem from the Early Tithonian (Upper Jurassic, -140 Ma), in which the most abundant representatives are reptilian taxa. Fossils are found as bone remains, but mainly as numerous tracks and trackways.*

Key-words - Quercy. Upper Jurassic. Lagerstätte. Reptiles. Trackways. Palaeoecosystem.

I. HISTORIQUE DES DECOUVERTES

Les carrières de Crayssac sont situées à environ 15 km à l'ouest de Cahors (Lot). Dès 1966, Delfaud et Gottis donnent des précisions sur le contexte biosédimentaire des calcaires laminés de la région. Les premières empreintes sont clairement mentionnées par Obereiner en 1978, mais les paléontologues travaillant dans la région à cette époque ne prêtent malheureusement pas attention à cette découverte. Puis la "Pierre du Lot" est rigoureusement datée du Tithonien inférieur (Hantzpergue et Lafaurie, 1983) et les premières empreintes isolées, ainsi que quelques restes de poissons et de crocodiliens sont signalés (Hantzpergue et Lafaurie, 1991, 1994). Dès lors, les traces et les

empreintes isolées se révèlent abondantes dans les blocs d'extraction et les déblais de carrière. En 1993, les premières pistes de position stratigraphique précise sont mises au jour dans les calcaires laminés de la carrière du Mas de Pégourgy. Les fouilles systématiques menées conjointement par deux équipes du CNRS des universités de Poitiers et de Lyon I ont depuis révélé l'existence d'une faune exceptionnellement riche et diversifiée dans laquelle dominent les reptiles, dans un environnement sédimentaire très particulier.

II. BIOCHRONOLOGIE ET CONTEXTE PALEOENVIRONNEMENTAL

Dans le contexte paléogéographique du Jurassique terminal ouest-européen, la régression fini-jurassique conduit à l'installation d'environnements restreints sur la marge nord du bassin d'Aquitaine. Du Quercy aux Charentes, un golfe étroit s'ouvre progressivement à l'Ouest sur le domaine atlantique.

A l'extrémité orientale de ce golfe, les tidalites calcaires (dépôts sédimentaires rythmés par les marées) connues sous le nom de "Pierre du Lot", surmontent le dernier repère biostratigraphique basé sur les ammonites: l'horizon à Gravesiana du Tithonien basal, soit un âge de 140 millions d'années (Ma) (Hantzpergue & Lafaurie, 1983). Cette datation rigoureuse permet de situer le gisement de Crayssac dans la succession des plus célèbres gisements fossilifères du Jurassique terminal. Les niveaux supérieurs de la "Pierre du Lot" (Formation de Cazals *pro-parte*) occuperaient une position stratigraphique intermédiaire entre les "Couches de Solnhofen" (Bavière), localisées dans la partie inférieure de la zone à Hybonotum et le gisement de Canjuers (Provence) daté de la Sous-zone à Mucronatum (base de la Zone à Darwini), (Mazin *et al.*, 1997).

Dans son ensemble, l'épaisse formation carbonatée du Tithonien quercynois se compose d'une suite de séquences d'accrétion dont le terme sommital correspond à des niveaux de calcaires micritiques laminés. Les couches les plus fossilifères appartiennent au terme L3 de cette succession. Il s'agit d'une cinquantaine de centimètres de calcaire sublithographique laminé, gris clair ou beige, se débitant en dalles centimétriques à surface plane. La structure laminée résulte d'une alternance de minces feuillets de micrite argileuse et de lits infra-millimétriques microsparitiques. Le plus souvent, les feuillets micritiques sont regroupés en faisceaux de cinq ou six unités suggérant une brève périodicité du rythme sédimentaire. La surface des feuillets est fréquemment marquée par de nombreuses figures sédimentaires: microrides d'oscillation interférentes, polygones de dessiccation, microchenaux et impacts de gouttes de pluie attestant d'émersions temporaires.

L'observation au MEB d'abondants coccolithes du genre *Ellipsagelosphaera* indique des eaux peu profondes, marquées par une dessalure plus ou moins poussée, mais surtout exceptionnellement calme, l'agitation du milieu n'étant pas propice aux Coccolithophoridés (Busson *et al.*, 1992).

Ainsi, un milieu de dépôt particulièrement calme et un sédiment d'une grande finesse ont abouti à une fossilisation exceptionnelle, permettant notamment la conservation de détails de l'ordre du dixième de millimètre.

III. LA COMMUNAUTE REPTILIENNE DE CRAYSSAC

L'exploitation scientifique de ce gisement paléontologique est menée depuis 1993, avec une intensification depuis 1996. Hormis l'exceptionnelle faune reptilienne décrite ci-dessous, les restes paléontologiques recensés à ce jour incluent notamment des crustacés (*Aeger* sp., *Archaeoniscus* sp.), de rares mollusques marins, lamellibranches (*Corbula*), ammonites (*Gravesia*), de rares spécimens complets mais de très abondants restes isolés de poissons (Pholidophoridés, Sémionotidés et Ophiopsidés). Plus de 500 m² ont été finement exploités, livrant un très grand nombre d'empreintes et de pistes d'invertébrés et de vertébrés. Près de cinquante taxons et ichnotaxons (taxons fondés sur des traces) ont jusqu'à présent été mis en évidence incluant notamment une vingtaine de taxons reptiliens.

A. Les tortues

Leurs restes osseux sont rares, mais de nombreuses pistes et empreintes isolées sont trouvées dans les niveaux intertidaux finement feuilletés, attestant de leur fréquentation de la lagune à marée basse (figure 1). Les empreintes de

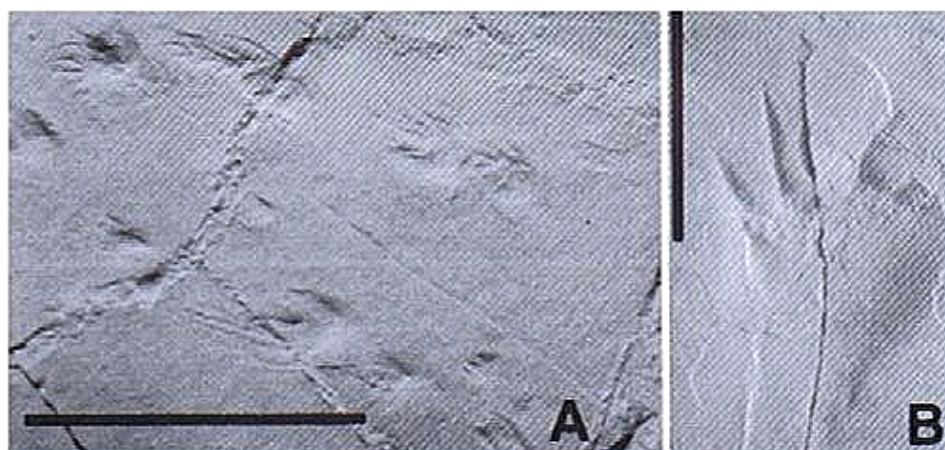


Figure 1: A, portion de piste d'une petite tortue littorale, B, empreinte isolée de main d'une plus grosse tortue. Tithonien inférieur, Crayssac (Lot). Échelles = 10 cm. (Remarque: certaines photographies d'empreintes peuvent apparaître en relief au lecteur. Il s'agit d'un effet d'optique, qui disparaît la plupart du temps en faisant pivoter la photographie d'un quart, ou d'un demi tour vers la gauche).

mains et de pieds sont formées de traces de doigts bien individualisés, se terminant par des griffes, et entre lesquels on peut parfois observer des palmures. On peut aussi remarquer la trace laissée par l'extrémité de la queue sur certaines pistes. Cette structure des pieds et des mains permet une locomotion à la fois aquatique et terrestre, convenant parfaitement à la vie en milieu littoral de ces petites tortues, supposées habitantes permanentes de la vasière. Ne possédant pas de palettes natatoires, ces tortues ne pouvaient certainement pas s'aventurer en pleine mer et représentent des populations littorales. La dimension des empreintes témoigne de tailles très différentes, allant de moins de 10 cm à 1 m de longueur, plusieurs taxons sont probablement présents. Des empreintes de l'ichnogène *Saltosauropus*, découvertes dans le gisement de Cerin (Ain), ont également été trouvées à Crayssac, isolées et en courtes pistes. Ces traces, souvent associées par paires transversales, initialement attribuées à des "dinosaures sauteurs" par Bernier *et al.* (1984), pourraient être celles de tortues nageant en eau peu profonde et dont les pattes postérieures touchent parfois le fond, comme l'a suggéré Thulborn (1989).

B. Les crocodiliens

Leurs restes osseux ne sont pas rares dans le gisement, essentiellement sous la forme d'ossements isolés, bien qu'un spécimen juvénile incomplet en connexion ait été décrit (Hantzpergue et Lafaurie 1991, 1994) (figure 2). Il s'agit de

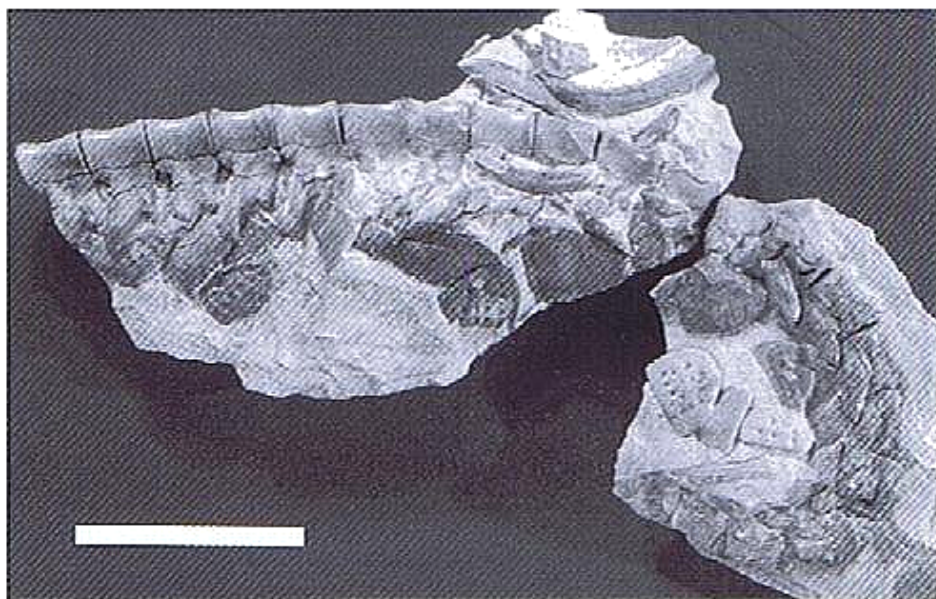


Figure 2: spécimen incomplet de jeune crocodilien attribué à *Steneosaurus* sp. Tithonien inférieur, Crayssac (Lot). Echelle = 10 cm.

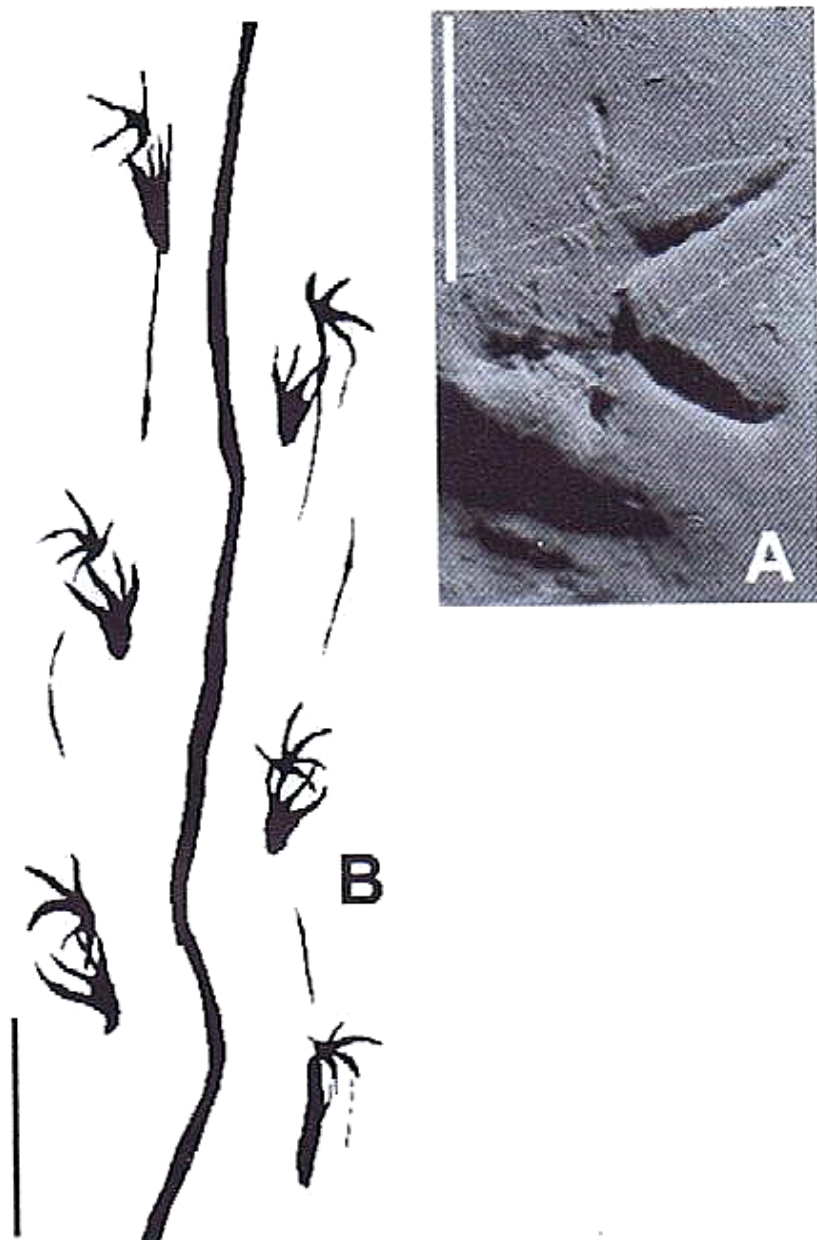


Figure 3: A, empreinte isolée d'une main droite de crocodilien. B, portion de piste d'un petit crocodilien. Tithonien inférieur, Crayssac (Lot). Échelles = 10 cm.

crocodiliens thalattosuchiens, c'est à dire de formes adaptées au milieu marin. La majorité des restes (squelette incomplet, dents, ostéodermes), sont attribués à la famille des Téléosauridés, plus exactement au genre *Steneosaurus*. Mais ces crocodiliens apparaissent aussi sous forme de pistes. Ces pistes, constituées d'empreintes de pieds tétradactyles, de mains pentadactyles et d'une trace de queue, présentent une morphologie similaire à celles que peut laisser un crocodilien actuel, comme le montrent les expérimentations en cours sur *Crocodylus niloticus* (Billon-Bruyat et Mazin, en préparation). Ces pistes de crocodiliens sont les plus anciennes clairement identifiées connues à ce jour (figure 3). Elles ont été formées par de très petits individus (50 à 70 cm de longueur évaluée), ce qui pose le problème de la présence d'un grand nombre de formes de petite taille, peut-être des juvéniles, dans la lagune de Crayssac.

C. Les dinosaures

La présence de dinosaures n'est révélée que par des pistes, laissées par des animaux bipèdes, sur différents niveaux. Les empreintes sont digitigrades, généralement tridactyles, mesaxoniques (le doigt central est le plus important), aux doigts effilés, se terminant par des griffes, attestant la présence de différents dinosaures théropodes (Saurischiens), de taille petite à moyenne (50 cm à 2 m de hauteur). Plusieurs pistes sont attribuées à l'ichnogène *Eubrontes*, avec des empreintes d'environ 20 cm de long, aux doigts larges, dont une piste de 14 m (figure 4). Un animal aux doigts plus fins a laissé deux pistes, dont une qui a la particularité d'être composée d'empreintes tétradactyles (trace supplémentaire formée par le doigt I, équivalent de l'ergot), et présentant la trace du métapode; ce théropode est occasionnellement passé en position plantigrade, afin d'assurer son équilibre lors d'un déplacement sur un substrat très meuble, comme l'atteste la profondeur inhabituelle de ces empreintes. Un troisième type de piste, inconnu par ailleurs (deux pistes de 2 m et 11 m), présente des empreintes didactyles d'une longueur de l'ordre de 8 cm, appartenant probablement à un dinosaure de la taille d'une dinde et fonctionnellement didactyle. Dans des niveaux supratidaux, des empreintes de sauropodes et d'ornithopodes ont été observées. Indépendamment de variations dues au substrat et à la dynamique des animaux, la différence de morphologie entre les empreintes laisse supposer qu'au moins trois espèces de dinosaures théropodes étaient présentes. Ces dinosaures théropodes, c'est-à-dire des carnivores, sont les prédateurs majeurs des chaînes alimentaires de ce littoral, visiteurs occasionnels ou réguliers de la vasière, venant se nourrir à marée basse de poissons échoués, voire de tortues et/ou de jeunes crocodiles. Dans les gisements de calcaires lithographiques du Jurassique supérieur européen, seuls deux squelettes de dinosaures ont été découverts (à Canjuers, dans le Var et Solnhofen, en Bavière), appartenant au petit théropode *Compsognathus*. Les pistes de Crayssac améliorent notre perception de la biodiversité théropodienne dans ces écosystèmes littoraux du Jurassique terminal européen.

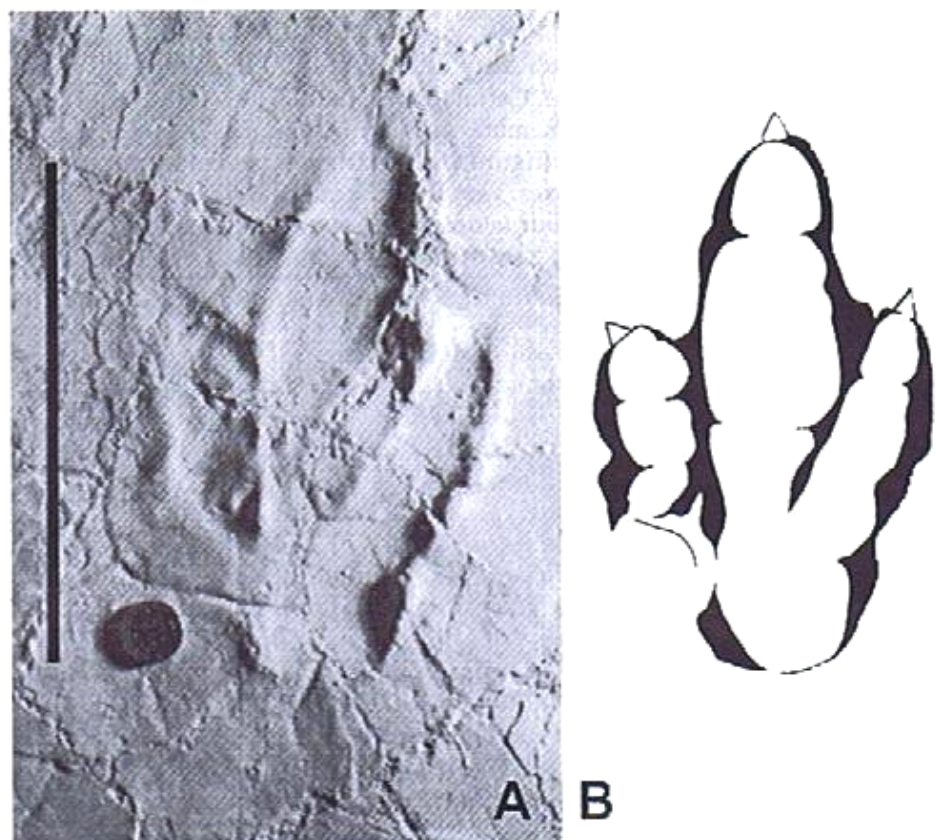


Figure 4: empreinte (A) et dessin interprétatif (B) d'un pied droit de dinosaure théropode attribué à l'ichnogène *Eubrontes*. Tithonien inférieur, Crayssac (Lot). Échelle = 10 cm.

D. Les ptérosaures

Les ptérosaures sont représentés par de rares ossements isolés dans les niveaux finement feuilletés, qui correspondent à des restes occasionnels déposés dans la zone de balancement des marées. Cependant, le groupe est très bien représenté par des empreintes et pistes, de loin les plus abondantes dans le gisement, au sein desquelles au moins trois nouvelles ichnoespèces du genre *Pteraichnus* Stokes 1957 sont identifiables (Mazin *et al.*, en préparation), ce qui atteste une importante fréquentation du site à marée basse. Ces pistes ont permis de confirmer l'allure quadrupède des ptérosaures lors de leurs déplacements au sol (Mazin *et al.* 1995, 1997), hypothèse avancée par Stokes en 1957 à partir d'une courte piste provenant du Jurassique supérieur de la Morrison Formation (USA). Cette quadrupédie a été vérifiée dans tous les gisements du Jurassique et du Crétacé où ont été par la suite découvertes des empreintes de ptérosaures. Les pistes de Crayssac ont été laissées par des ptérosaures ptérodactyloïdes de dimension variable, allant de la taille d'un moineau à celle d'un goéland.

Les traces de pieds sont tétradactyles, allongées, chaque doigt étant terminé par une griffe (figure 5A). Certaines empreintes très bien conservées présentent de nettes marques de membranes interdigitales. Les traces de mains sont de morphologie surprenante (figure 5A). Tridactyles, les trois marques de doigts sont orientées selon trois axes: vers l'avant pour le doigt I, latéralement pour le doigt II et vers l'arrière pour le doigt III. Cette disposition est due à la rotation vers l'extérieur imposée à la main lorsque celle-ci était posée au sol et que l'aile était repliée verticalement le long du corps.

Les traces isolées sont très nombreuses. Plusieurs centaines ont été préparées, mais des milliers sont potentiellement disponibles dans le gisement, ce qui représente un cas unique au monde. Leur densité peut atteindre 50 empreintes au mètre carré sur certains niveaux. Les plus petites empreintes de pieds ne dépassent pas 10 mm de long, alors que les plus grandes atteignent 98 mm (avec des mains correspondantes, respectivement de 12 à 110 mm). Ces empreintes sont souvent organisées en pistes plus ou moins longues, dont 21 ont été dégagées, permettant de suivre un ptérosaure sur plusieurs dizaines de pas successifs (figure 5B). La caractéristique essentielle de ces pistes tient dans la largeur relative des pistes de mains et de pieds: les mains sont tenues plus éloignées du corps que les pieds. Une autre caractéristique tient dans la position relative des mains et des pieds: les mains sont toujours imprimées en arrière des pieds (sauf dans le cas d'un brusque changement de direction où elles peuvent précéder le pied). L'étude de ces pistes a permis de reconstituer le cycle de locomotion des ptérosaures ptérodactyloïdes de Crayssac. Ce cycle est particulier, alternant des phases de tripodie et des phases de dipodie, tantôt latérales tantôt diagonales, accompagnées d'un dépassement (*overstepping*) du pied sur la main (ce qui explique que les empreintes de mains se situent en arrière des pieds).

IV. FONCTIONNEMENT DE LA LAGUNE DE CRAYSSAC

Le gisement de Crayssac est caractérisé par l'abondance des empreintes et pistes, la plupart du temps très bien conservées. La prédominance des empreintes par rapport aux restes osseux présente le grand intérêt de révéler un lieu de fréquentation, donc potentiellement une communauté vivante *in situ*, en dehors de toute forme de transport *post-mortem* des fossiles. Nous sommes donc en présence d'un écosystème littoral du Jurassique supérieur, soumis à l'alternance des marées. Il est cependant très difficile (voire impossible) d'associer des ichnotaxons à des espèces connues basées sur des éléments squelettiques. La résolution de lecture de cette communauté vivante, comme c'est le cas de la plupart des sites à empreintes, ne peut donc se faire qu'à un niveau taxinomique plus élevé (par exemple: "dinosauriens théropodes" ou "ptérosaures ptérodactyloïdes"). Cependant, ce qui peut apparaître comme une restriction du point de vue de l'identification stricte des espèces (liste faunique spécifique), n'est que peu contraignant pour l'analyse de ce paléoécosystème littoral dans lequel on peut caractériser une biocénose (communauté vivante *in situ* représentée par des ichnotaxons et quelques taxons) et un biotope (environnement sédimentaire).



Figure 5: A, empreinte de pied et de main droite d'un petit ptérosaure attribué à l'ichnogène *Pteraichnus*. B, reconstruction d'une portion de piste de *Pteraichnus* isp. Tithonien inférieur, Crayssac (Lot).

Cet écosystème est représenté à Crayssac par l'association occasionnelle de trois types de communautés: une faune continentale (visiteurs), une faune littorale (habitants de la lagune) et une faune marine (formes aquatiques échouées ou piégées à marée basse). Les reptiles y sont très fréquents et apparaissent en tant que consommateurs de fin de chaînes (dinosauriens, ptérosaures, crocodiliens).

Cet assemblage faunique ainsi que les caractéristiques sédimentaires du niveau exploité confirment le contexte paléoenvironnemental du gisement: il s'agit de milieux inter- à supratidaux, développés dans une vaste lagune ou vasière carbonatée, où se mêlent alternativement des influences marines et continentales. Chaque marée haute inonde la vasière, sous un régime de faible énergie (pas de vagues ni de ressac) et y dépose un fin film de boue carbonatée. La marée descendante laisse derrière elle de grandes flaques d'eau qui piègent des animaux marins (crustacés, mollusques, poissons). Tortues et crocodiliens, probables habitants permanents de la vasière, ainsi que des prédateurs continentaux (dinosauriens, ptérosaures), exploitent ces ressources alimentaires. Le gisement correspondant à une zone intertidale élevée, les périodes d'exondation sont longues entre deux immersions, atteintes seulement en fin de marée haute. La boue s'assèche rapidement, ce qui se traduit par les réseaux de fentes de dessiccation, et s'encroûte en surface, ce qui met les empreintes à l'abri de la destruction. A ce mode de préservation s'ajoute la grande finesse de la boue, ce qui explique l'excellent état de conservation des traces à Crayssac.

V. CONCLUSION

La qualité de préservation, l'abondance et la biodiversité des fossiles et ichnofossiles de Crayssac en font un nouveau Lagerstätte (site dans lequel la fossilisation a un caractère exceptionnel par son abondance et sa qualité). En Europe, dans le Jurassique supérieur, Crayssac peut être comparé aux gisements de calcaire lithographique de Solnhofen, en Bavière, Canjuers, dans le Var et Cerin, dans l'Ain). Cependant, à Crayssac, la caractérisation de la communauté vivante, excluant toute forme de transport *post-mortem* dans le cas des empreintes, permet de révéler la structure et le fonctionnement d'un écosystème vieux de 140 Ma, dominé par les reptiles. D'autre part, la biodiversité du gisement de Crayssac vient augmenter la différence faunique supposée entre le Tithonien (Jurassique terminal) et le Berriasien (Crétacé basal). Ceci vient renforcer l'idée selon laquelle l'apparente crise biologique de la limite Jurassique/Crétacé pourrait être due à un "effet Lagerstätte", biais introduit par l'abondance de ces gisements du Jurassique supérieur.

Remerciements - Les auteurs remercient l'ensemble des collectivités et institutions qui soutiennent ce programme d'étude.

VI. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bernier P., Barale G., Bouriseau J.-P., Buffetaut E., Demathieu G., Gaillard C., Gall J.-C. & Wenz S. 1984 - Découverte de pistes de dinosaures sauteurs dans les calcaires lithographiques de Cerin (Kimméridgien supérieur, Ain, France). Implications paléoécologiques. *Geobios*, M.S. 8: 177-185.
- Busson G., Noël D., Contini D., Mangin A.-M., Corneé A. & Hantzpergue P. 1992 - Omniprésence des coccolithes dans les calcaires lagunaires du Jurassique moyen et supérieur de France. *Bull. Centre Rech. Expl. Prod. Elf-Aquitaine*, 17: 291-301, 3 fig., 1 pl.
- Delfaud J. & Gottis M. 1966 - Quelques figures de sédimentation dans le Portlandien du Lot et sur leur cadre paléogéographique en Aquitaine septentrionale. *Actes de la Société Linéenne de Bordeaux*, 103, B: 3-9.
- Hantzpergue P. & Lafaurie G. 1983 - Le Kimméridgien quercynois: un complément biostratigraphique du Jurassique supérieur d'Aquitaine. *Geobios*, Lyon, 16, 5: 601-609.
- Hantzpergue P. & Lafaurie G. 1991 - Les calcaires lithographiques du Tithonien quercynois: stratigraphie, paléogéographie et contexte biosédimentaire. In: *Table Ronde Internationale, Calcaires Lithographiques, Résumés*, Lyon: 26.
- Hantzpergue P. & Lafaurie G. 1994 - Les calcaires lithographiques du Tithonien quercynois: stratigraphie, paléogéographie et contexte biosédimentaire. *Geobios*, M.S.16: 237-243, Lyon.
- Mazin J.-M., Hantzpergue P., Lafaurie G. & Vignaud P. 1995 - Des pistes de ptérosaures dans le Tithonien de Crayssac (Quercy, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 321: 417-424.
- Mazin J.-M., Hantzpergue P., Vignaud P. & Lafaurie G. 1997 - Le gisement de Crayssac (Tithonien inférieur, Quercy, Lot, France): découverte de pistes de dinosaures en place et premier bilan ichnologique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 325: 733-739.
- Obereiner J.-L. 1978 - Les carrières de Crayssac. *Quercy Recherche*, 23-24: 46-51.
- Stokes W.L. 1957 - Pterodactyl tracks from the Morrison Formation. *Journal of Paleontology*, 31: 952-954.
- Thulborn R.A. 1989 - The gaits of Dinosaurs. In (Gillette, D.D. and Lockley, M.G., eds.): *Dinosaur Tracks and Traces*, Cambridge University Press: 39-50.

Manuscrit accepté le 6 novembre 2000

1^{er} Colloque Herpétologique Franco-Belge

VIRTON (Lorraine belge), 6-8 juillet 2001

Première annonce

La Société Herpétologique de France et l'association belge: Aves (Groupe de travail Rainne) organisent le 1^{er} Colloque franco-belge d'herpétologie. Ce sera le 30^{ème} congrès annuel de la SHF et le 2^{ème} Colloque herpétologique d'Aves. La SHF fêtera donc ses trente ans en passant la frontière.

Ce colloque privilégiera les contacts entre herpétologues de France et des pays du Bénélux. Directement après le stage annuel prévu en Lorraine, il se déroulera dans l'extrême sud de la Belgique. La petite ville de Virton, distante d'à peine dix kilomètres de la France, accueillera les congressistes. Malgré la proximité de pôles économiques importants, comme Luxembourg, le colloque sera "campagnard".

Au coeur d'une région (la Gaume) dont la biodiversité est reconnue, les activités se répartiront entre deux sites d'une municipalité qui est le principal centre culturel et d'enseignement de la région. Des transferts aisés permettront de passer de Virton à Buzenol, centre pédagogique installé en pleine forêt.

Les thèmes principaux du congrès seront:

1.- Les Amphibiens et les Reptiles dans la recherche scientifique contemporaine: peuvent-ils constituer de bons modèles?

Ce thème inclura comme développement particulier:
"Trente ans d'herpétologie francophone".

2.- La gestion conservatoire de l'herpétofaune, brûlant problème d'actualité dans le contexte de la gestion des milieux.

3. Répartition de l'herpétofaune en Belgique et dans le nord-ouest de l'Europe

4.- Des communications libres et des résultats de nouvelles thèses de doctorat s'y ajouteront.

Des communications écrites, des expos photos, des vidéos, la présence d'une importante librairie nature-herpéto, la mise à disposition de nombreux documents nature belges, des démonstrations de logiciels, des stands de présentation compléteront les centres d'intérêt d'un Colloque, auquel nous espérons pouvoir vous proposer, exceptionnellement, un accès gratuit. Tout ceci, sans compter une litanie de menus plaisirs offerts par un terroir riche en saveurs et en bières, dont la célèbre bière trappiste de l'abbaye d'Orval.

Nous espérons pouvoir vous accueillir en Gaume en juillet prochain.

Si vous êtes intéressé (e) à participer, si vous souhaitez présenter une communication, un stand ou une de vos réalisations:

Renseignements et correspondance (Organisation du colloque):

- Jean-Paul Jacob, Aves, Société d'Etude et de Protection des Oiseaux, Batraciens, Reptiles et Mammifères, 36 rue de la Régence, B - 4000 Liège,
tel. (32) 81.569169, fax (32) 4.2221689
E-mail: jp-jacob@infonie.be

- Claude Miaud, Université de Savoie,
UMR CNRS 5533. Biologie des Populations d'altitude.
F - 73376 Le Bourget du Lac Cedex
tel.: (33) 4 79 75 88 86, fax : (33) 4 79 75 88 80,
e-mail: claudemiaud@univ-savoie.fr

A partir de janvier, le colloque sera en ligne sur Internet via le site:
<http://mrw.wallonie.be/dgrme/ong/aves>

STAGE D'HERPETOLOGIE

organisé par la Société Herpétologique de France, avec le concours
du Conservatoire des Sites Lorrains et du Parc naturel régional de Lorraine.
du 30/06/2001 au 5/07/2001 en Lorraine

Ce stage s'adresse particulièrement aux enseignants, étudiants, animateurs nature, personnel des établissements zoologiques, vétérinaires, personnel des établissements et associations de gestion des milieux naturels ayant à connaître la biologie, l'écologie des amphibiens et reptiles. Mais tous les amateurs y sont les bienvenus. Une attestation sera délivrée en fin de stage.

Ce stage sera particulièrement axé sur des exemples de gestion des milieux favorable aux amphibiens.

Programme:

- Aperçu sur la classification des Amphibiens et des Reptiles
- Les Amphibiens et les Reptiles de France : systématique, biologie, écologie, comportement, exercices de détermination, distribution géographique, enquête de répartition en France...
- Observations sur le terrain des espèces et des milieux:
 - * découverte autour de Saint-Avold de sites à Crapaud vert
 - * les étangs d'Amel et de Lachaussée et les travaux de créations de mares (principalement pour les populations de Tritons crêtés et de Rainette arboricole),
 - * carrières sur Jaillon (ou autres sites au nord de Metz) pour le Pélodyte, le Calamite et bien d'autres espèces,
 - * forte station de Sonneurs sur Tresauvaux (55) avec les travaux de suivi des populations et des divers aménagements réalisés,
 - * le Mont-saint-Quentin (aux portes de Metz) pour découvrir les populations parmi les plus nordiques de Vipère aspic,
 - * la forêt de la Reine pour ses ensembles de mares forestières et d'étangs (rainette, Tritons crêté, alpestre, palmé, ponctué, salamandre, Grenouille rousse, crapaud commun, petite grenouille verte, grenouille verte, couleuvre à collier, lézard vivipare)
 - * Saulxures les Nancy et mesures compensatoires pour sauver des populations de Tritons crêtés menacées par un tracé routier.

Ce programme de sortie reste modulable et sera affiné pour la fin de l'année avec l'ajout éventuel d'une escapade en Alsace (pour les stations et les travaux réalisés pour le Crapaud vert, le Crapaud Calamite, le lézard vert... à négocier avec nos collègues alsaciens).

- Projection de films vidéos
- Législation sur la Protection des Amphibiens et des Reptiles
- Initiation à la photographie

Intervenants: (provisoire)

J.P. BARON, Professeur de Sciences Naturelles, La Rochelle (ex. vice-président de la S.H.F.); R. GUYETANT, Professeur à l'Université de Chambéry (ex. Président de la S.H.F.); B. LE GARFF, Maître de conférences à l'Université de Rennes (ex. Président de la S.H.F.); J. LESCURE, Chargé de Recherches Honoraire, C.N.R.S., Paris (ex. Président de la S.H.F.); G. NAULLEAU, Chargé de Recherches, C.N.R.S., C.E.B.C. (Président Honoraire de la S.H.F.); F. MULLER, Chargé de mission au Conservatoire des Sites Lorrains; L. GODÉ, Responsable du Service Environnement du Parc naturel régional de Lorraine

Conditions de participation :

Le prix indicatif demandé sera de 1 900 francs (1 700 francs pour les membres de la S.H.F.). Il comprend les frais de stage suivants : hébergements et repas du samedi 30 juin 2001 au jeudi 5 juillet au matin.

Apporter: bottes (surtout en Lorraine!), imperméable, appareil photo, jumelles, produits antimoustiques...

Inscriptions: Le nombre est limité à 25 stagiaires. Age minimum 18 ans. Les candidats prévenus qu'ils sont admis au stage (les 25 premiers prés-inscrits) devront verser obligatoirement 500 francs d'arrhes pour que leur inscription soit définitive.

Renseignements, inscriptions :

Francis MULLER, Conservatoires des sites lorrains; Mairie de Nonsard,
6 rue de Vigneulles, 55 210 NONSARD; Tel: 03.29.90.04.40 Fax : 03.29.90.04.41

SOCIÉTÉ HERPETOLOGIQUE DE FRANCE

Association fondée en 1971
agrée par le Ministère de l'Environnement

Siège social
Université de Paris VII, Laboratoire d'Anatomie Comparée
2, place Jussieu, 75251 PARIS Cedex 05

Secrétariat
Michelle GARAUDEL
Impasse de l'Eglise, 35450 MECE

Trésorier
Frédéric TARDY
Réserve Africaine, 11130 SIGEAN

ADRESSES UTILES

Responsable de la rédaction : R. VERNET, Ecole Normale Supérieure, Laboratoire d'Ecologie,
46, rue d'Ulm, 75230 PARIS Cedex 05

Responsable de la commission de répartition : J. LESCURE, Laboratoire Amphibiens-Reptiles,
Muséum National d'Histoire Naturelle, 25, rue Cuvier, 75005 PARIS

Responsable de la commission de protection : A. DUPRE, 181, boulevard Pasteur, 94360
BRY-SUR-MARNE

Responsable de la commission de terrariophilie : R. SIMON, 12, rue Q.M. Bondon,
29470 PLOUGASTEL DAOULAS

Responsable de la circulaire d'annonces : J. ANDRÉ, 8, rue Paul Gauguin, 77550 MOISSY
CRAMAYEL

Responsable des archives et de la bibliothèque : G. MATZ, Université d'Angers, Laboratoire de
Biologie animale, 2, boulevard Lavoisier, 49045 ANGERS Cedex

Responsable section parisienne : J.L. ROCHELET, 21, avenue de la Pommeraie, 78520 LIMAY

Responsable du groupe Cistude : A. VEYSSET, 3, rue Archimède, 91420 MORANGIS

Responsable du groupe venins : M. LIANO, 1101, rue de Nointel Autreville, Breuil-Le-Sec
60600 CLERMONT

Responsable du Club Junior : F. SERRE-COLLET, 35, rue Edouard Vaillant, 94140 ALFORTVILLE

SOCIETE HERPETOLOGIQUE DE FRANCE

Association fondée en 1971
agrée par le Ministère de l'Environnement le 23 février 1978

CONSEIL D'ADMINISTRATION (2000-2001)

Présidente : Sabine RENOUS, Laboratoire d'Anatomie Comparée, Muséum National d'Histoire Naturelle, 55, rue Buffon, 75005 PARIS

Vice-Présidents : Claude MIAUD, Université de Savoie, UFR Centre Interdisciplinaire Scientifique de la Montagne, UMR CNRS 5553, Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude, 73376 LE BOURGET DU LAC
Thierry FRETEY, Laboratoire d'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, Université de Rennes I, avenue du Général Leclerc, 35042 RENNES Cedex

Secrétaire générale : Michelle GARAUDEL, Impasse de l'Eglise, 35450 MECE

Secrétaire adjoint : Franck PAYSANT, 1, rue Jean Brulelou, 35700 RENNES

Trésorier : Frédéric TARDY, Réserve Africaine, 11130 SIGEAN

Trésorier adjoint : Francis MULLER, 2, rue de Champagne, 54470 PANNES

Autres membres du conseil : Bernard LE GARFF, Roland SIMON, Roland VERNET,
Alain VEYSSET

Membres d'honneur : Guy NAULLEAU (Cebas/CNRS, 79360 CHIZÉ),
Gilbert MATZ (Fac. Sciences, 49045 ANGERS),

ADMISSIONS

Les admissions à la S.H.F. sont décidées par le Conseil d'Administration sur proposition de deux membres de la Société (art. 3 des statuts). N'envoyez votre cotisation au secrétaire général qu'après avoir reçu l'avis d'admission du conseil.

COTISATIONS 2001/ MEMBERSHIPS					
Tarifs (France, Europe, Afrique)	Taux annuel		Bulletin	=	Total
. adhérents de moins de 25 ans	100	+	100	=	200 FF
. adhérents de plus de 25 ans	150	+	100	=	250 FF
. bienfaiteurs : minimum				=	350 FF
. membre conjoint				=	150 FF
. club junior				=	120 FF
Tarifs (Amérique, Asie, Océanie)	30	+	30	=	60 US\$
ABONNEMENTS / SUBSCRIPTIONS to SHF Bulletin					
France, Europe, Afrique				=	300 FF
Amérique, Asie, Océanie				=	70 US\$

Le service de la revue est assuré aux membres à jour de la cotisation.

To our members in America, Asia or Pacific area : The SHF Bulletin is a quarterly. Our rates include the airmail postage in order to ensure a prompt delivery.

Modalités de paiement

1. Chèque postal à l'ordre de la SHF, CCP 3796-24 R PARIS
2. Chèque bancaire à l'ordre de la SHF : envoi direct au secrétaire général (adresse ci-dessus).
3. Nous rappelons que les dons ou cotisations de soutien sont les bienvenus.

Changement d'adresse

N'omettez pas de signaler sans retard au secrétaire tout changement d'adresse.

BIBLIOTHÈQUE

Les périodiques obtenus par la S.H.F. en échange avec les autres sociétés (liste publiée dans le bulletin), ainsi qu'une bibliothèque des tirés à part sont regroupés au Laboratoire de Biologie Animale (Faculté des Sciences, 2, boulevard Lavoisier, 49045 Angers Cedex). Les articles de ces périodiques peuvent être consultés sur demande adressée à G. MATZ. En outre, nous demandons aux auteurs d'envoyer leurs travaux récents en 2 exemplaires à cette bibliothèque.