

Première découverte de Viperidae (Reptilia, Serpentes) dans les îles Baléares (Espagne) : des vipères du Néogène de Minorque. Description d'une nouvelle espèce du Pliocène

Salvador Bailon^{a*}, Joan Garcia-Porta^b, Josep Quintana-Cardona^c

^a Laboratoire départemental de préhistoire du Lazaret, UMR 6569 du CNRS, 33bis, bd Franck-Pilatte, 06300 Nice, France

^b Societat Catalana d'Herpetologia, Passeig Picasso s/n, 08003 Barcelona, Espagne

^c Institut de paleontologia Miquel Crusafont, c/ Escola Industrial 23, 08201 Sabadell, Espagne

Reçu le 11 mars 2002 ; accepté le 5 août 2002

Présenté par Henry de Lumley

Abstract – The first record of viperid snakes (Reptilia, Serpentes) from the Balearic Islands (Spain): fossils from the Neogene, with description of a new species from the Pliocene. Two viperid snakes, *Vipera natiensis* sp. n. (belonging to the *Vipera aspis* group) and *Vipera* sp., have been found in the Pliocene of Minorca. On the other hand, an indeterminate viperid extends back the fossil record of the family in the Balearic Islands, to the Middle Miocene. These fossils represent the first report of viperids from the Balearic Islands. Vertebra of *Vipera natiensis* sp. n. are characterised by a concave anterior border of zygosphenon, dorsoventrally flattened, short (as wide as long) and blunt prezygapophyseal processes. Centrum convex in transverse section, subcentral margins poorly marked and presence of two well defined subcotylar tubercles. Hypapophysis located posteriorly on the centrum and not prolonged anteriorly, or only slightly prolonged as a keel. The dorsal border of the neural spine is slightly thickened; the posterior border of the neural spine is markedly inclined posteriorly; as a result, the spine forms a posterior point, which is more or less developed, depending on the position of the vertebra along the vertebral column. The presence of Viperidae in the Neogene of the Balearic Islands involves the existence of a terrestrial connection between this archipelago and the continent during the Early Miocene and/or Middle Miocene and perhaps the presence of a later connection during the Late Miocene. **To cite this article:** S. Bailon et al., C. R. Palevol 1 (2002) 227–234. © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

Balearic Islands / Middle Miocene / Pliocene / *Vipera natiensis* sp. n. / Viperidae

Résumé – Deux Viperidae, *Vipera natiensis* n. sp. (appartenant au groupe de *Vipera aspis*) et *Vipera* sp., sont mentionnés dans le Pliocène de Minorque. Par ailleurs, un Viperidae indéterminé atteste la présence de la famille dans les îles Baléares depuis le Miocène moyen. Il s'agit de la première citation de Viperidae dans les îles Baléares. Les vertèbres de *Vipera natiensis* n. sp. possèdent les caractères suivants : zygosphène à bord antérieur concave ; processus prézygapophysaires aplatis, courts, presque aussi larges que longs et à extrémité distale arrondie ; centrum très convexe en section transversale, avec deux tubercules sous-cotyliques, à marges latérales très diffuses et à sillons subcentraux très réduits ; hypapophyse en position postérieure, non prolongée, ou très faiblement prolongée, antérieurement par une carène ; épine neurale légèrement épaissie dorsalement et à bord postérieur formant une pointe à développement variable dans la colonne vertébrale, selon la position de la vertèbre. La présence de Viperidae dans le Néogène des îles Baléares implique l'existence d'une liaison terrestre entre l'archipel et le continent au cours du Miocène inférieur et/ou du Miocène moyen et, très probablement, d'une seconde connexion au Miocène supérieur. **Pour citer cet article :** S. Bailon et al., C. R. Palevol 1 (2002) 227–234. © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

îles Baléares / Miocène moyen / Pliocène / *Vipera natiensis* n. sp. / Viperidae

*Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : sbailon@lazaret.unice.fr (S. Bailon).

Abridged version

Viperid snakes are often lacking in insular areas, which is the case today for the Balearic Islands (Spain). But, the remains of two distinct species of *Vipera* and of an indeterminate viperid have been found in the fossiliferous sites designated as Punta Nati 2, Punta Nati 3 and Punta Nati 12, all located in northwestern Minorca (Balearic Islands, Spain).

The sediments of these sites are filling an old karstic complex formed in Jurassic dolomites and Miocene marine sediments. The establishment of dating is very difficult, because these sediments have little lateral extension (without continuity between the different sites) and because of the lack of geological criteria, which allows an accurate correlation between them.

However, taking into account the rich fauna of vertebrates found in these deposits and the age of the rocks that contain them, it is possible to reach an approximate correlation between these fossiliferous sites.

Thus, while Punta Nati 2 has been dated as Middle Miocene, the geological age of Punta Nati 3 and Punta Nati 12 appears to be Pliocene.

Order Serpentes
Family Viperidae
Genus *Vipera*

Vipera natiensis sp. n.

Holotype: a trunk vertebrae (Fig. 1).

Locus typicus: Punta Nati 12.

Age: Pliocene.

Diagnosis. Trunk vertebrae characterised by a slightly concave anterior border of zygosphenes; dorsoventrally flattened, short (as wide as long) and blunt prezygapophyseal processes. Centrum convex in transverse section, subcentral margins poorly marked, and presence of two well-defined subcotylar tubercles. The hypapophysis is located posteriorly on the centrum and it is not prolonged anteriorly, or only slightly prolonged as a keel. The dorsal border of the neural spine is slightly thickened; the posterior border of the neural spine is markedly inclined posteriorly; as a result, the spine forms a posterior point, which is more or less developed, depending on the position of the vertebra.

Discussion. The attribution of the vertebrae of Punta Nati 12 to the family Viperidae, is based in the following features: trunk vertebrae with a hypapophysis, neural arch depressed, centrum convex ventrally with poorly marked subcentral margins, prezygapophyseal facets inclined on the horizontal, parapophyseal processes present.

According to the size of the vertebrae examined (mean $LC = 3,89$ mm ($LC_{\min} = 2.88$ mm, $LC_{\max} = 4.83$ mm)), *V. natiensis* sp. n. was a medium-size Viperidae; its total length reached about 50 cm. This length is similar to that of the *Vipera berus* group or *Vipera aspis* group (European vipers).

V. natiensis sp. n. differs from the *V. berus* group in having shorter vertebrae, a slightly more developed hypapophysis and a higher neural spine. On the other hand, although the morphology of the vertebrae of *Vipera natiensis* sp. n. recalls that of species of the *V. aspis* group (centrum relatively short

and convex ventrally with lateral margins poorly marked; hypapophysis developed, especially in anterior (= cervical) vertebrae; neural spine relatively high), the fossil differs from *V. ammodytes* and *V. latastei* in having a less developed hypapophysis, a vertebral centrum more convex ventrally, with lateral margins less marked.

From a morphological point of view, the vertebrae of *Vipera natiensis* sp. n. appear to be close to those of *Vipera aspis*, although the fossil has shorter hypapophysis.

Among the fossil representatives of the *V. aspis* group, *V. antiqua*, from the Lower Miocene, has a longer centrum, with longer and more marked subcentral grooves and a lower neural spine than in *V. natiensis* sp. n. In *V. meiotica* from the Upper Miocene, the hypapophysis has a prominent anterior portion and the neural spine is lower. Finally, in *Vipera* sp. from the Lowermost Miocene, both the hypapophysis and the subcentral borders of centrum are longer than in *Vipera natiensis*.

Indeterminate Viperidae

Material: a venom fang.

Site: Punta Nati 2.

Age: Middle Miocene.

In the tooth (Fig. 2A) are observed the pulpar cavity and a canal, the cross-section of which is circular. The canal is completely closed, i.e. without any groove or suture visible on the external surface of the tooth. This morphology is characteristic of the poisonous tooth found in the Viperidae. No taxonomic attribution below the family level is possible.

Vipera sp.

Material: two fragmentary trunk vertebrae (Fig. 2B–C).

Sites: Punta Nati 3 and Punta Nati 12.

Age: probably Pliocene.

The vertebrae have a hypapophysis, their centrum is convex with poorly marked subcentral borders, the neural arch is depressed, the zygapophyses are inclined, and the codyle and cotyle are large. These features show that these vertebrae belong to the Viperidae.

They differ from the vertebrae of *V. natiensis* sp. n. in having larger cotyle and condyle, whereas the hypapophysis is prolonged anteriorly by a more marked keel. The prezygapophyseal processes are narrower and have a circular section. The neural spine is thinner. In dorsal view, the anterior edge of the zygosphenes is trilobate, whereas in lateral view, the subcentral margins are longer; moreover, the neural arch is more depressed. Given the scarcity of the material as well as its poor state of preservation, we cannot identify these fossils at species level, but they probably belong to a species distinct from *V. natiensis* sp. n.

Conclusion

On the one hand, two species of Viperidae, *Vipera natiensis* sp. n. (belonging to the *Vipera aspis* group) and *Vipera* sp., have been found in the Pliocene of Minorca; on the other hand, an indeterminate viperid extends back the fossil record of the family in the Balearic Islands to the Middle Miocene.

From a biogeographical point of view, this is the first report of this family from the Balearic Islands.

The presence of Viperidae in the Middle Miocene of the Balearic Islands involves the presence of a terrestrial connection between this archipelago and the continent during Early Miocene (arrival of the oldest viperids in Western Europe) and/or Middle Miocene.

This connection perhaps worked during the Aquitanian period, when Balearic Islands were still attached to the Iberian Peninsula, or more probably during the Langhian–Seravallian regression.

The Viperidae from the Pliocene of Punta Nati 3 and Punta Nati 12 could have evolved from the Early or Middle Miocene immigrants of this family or could have entered the islands owing to a younger migration. In the latter case, the marine regressions during the Tortonian and of the Messinian could have been the cause of this colonisation.

The extinction of the family in the Balearic Islands perhaps took place during the Pliocene or, more probably, during the Plio-Pleistocene transition, when the west European amphibian and reptilian faunas underwent an abrupt decline caused by climatic and environmental fluctuations.

1. Introduction

La famille des Viperidae englobe plus de 200 espèces actuelles, distribuées sur tous les continents, sauf l'Antarctique et les domaines insulaires, tels l'Australie et Madagascar. Ostéologiquement, elle se caractérise par la présence d'un maxillaire très court, qui porte exclusivement des crochets à venin. Le carré et l'ectoptérygoïde sont très allongés, et les vertèbres dorsales portent une hypapophyse et possèdent un arc neural aplati dorso-ventralement, des zygapophysies inclinées sur l'horizontale et des processus parapophysaires généralement bien développés [5, 23, 31].

Les plus anciens représentants de la famille proviennent du Miocène basal (MN 1) de Weisenau, en Allemagne (*Vipera antiqua* Szyndlar & Böhme, 1993 [33, 35]) et de Saint-Gérand-le-Puy, en France (MN 1 ou 2 ; *Vipera* sp. du groupe *V. aspis* [34]). *Provipera boettgeri* Kinkelin, 1892 du Miocène basal d'Hessler, Allemagne, est bien un Viperidae, mais son statut systématique reste incertain, car il a été établi uniquement à partir de crochets à venin et il est considéré comme un *nomen dubium* [23].

Exception faite d'un membre de la sous-famille des Crotalinae du Miocène supérieur (MN 9a) d'Ukraine [13], les Viperidae fossiles européens appartiennent à la sous-famille des Viperinae. Pour une liste complète des Viperidae fossiles d'Europe et la systématique de la famille, consulter les travaux suivants : [2, 4, 5, 11–15, 17, 18, 22–24, 29–41].

Dans le domaine insulaire méditerranéen, des Viperidae sont mentionnés dans le Pliocène de Sardaigne (cf. *Vipera* [19]), le Pléistocène moyen de Chios (*Vipera* sp. [26] ; *Vipera* sp., groupe des vipères orientales [32]) et dans le Pléistocène supérieur de Chypre (IX^e–X^e millénaire BC, *V. lebetina* [6]). Dans les îles Baléares, aucun Viperidae actuel ou fossile n'était connu jusqu'à présent.

2. Gisements

Le matériel provient de trois gisements du Nord-Ouest de l'île de Minorque : Punta Nati 2 et Punta Nati 3, situés entre le phare de Punta Nati et le canal de Cala's Pous [21, 27], et Punta Nati 12, situé à Cala's Pous (Quintana, en préparation). Ils font partie d'un ancien complexe karstique formé dans des dolomies jurassiques et des sédiments marins miocènes [21, 27].

Punta Nati 2 et Punta Nati 3 sont de faibles dimensions et pauvres en restes fauniques. La liste provisoire des vertébrés de Punta Nati 2 inclut un ochotonidé, semblable à *Gymnesicolagus gelaberti* Mein et Adrover, 1982 de Majorque, un gliridé, une tortue, plusieurs reptiles de petite taille et un oiseau [21], tandis qu'à Punta Nati 3 apparaissent des restes de *Muscardinus cyclopeus* Agusti, Moyà et Pons, 1982, des oiseaux (dont *Tyto balearica* Mourer-Chauviré, Alcover, Moyà et Pons, 1980 [27]), *Cheirogaster gymnesica* Bate, 1914, un léporidé de grande taille, un chiroptère et un lacertidé [21]. Punta Nati 12 est caractérisé par la présence de couches de quelques centimètres d'épaisseur, constituées principalement d'ossements de petite taille. La grande majorité de ceux-ci appartient à un discoglossidé (amphibien) ; en outre, plusieurs taxons de reptiles, d'oiseaux et un lagomorphe de grande taille sont présents [21]. Entre ces couches s'intercalent des limons rouges, où le lagomorphe précédemment cité est représenté par quelques os de plus grande taille. La forte densité osseuse des couches semble être le résultat d'une accumulation de pelotes de réjection, probablement de *T. balearica* (Quintana, en préparation).

Il est difficile d'établir une datation des gisements de Punta Nati, car il s'agit de petits dépôts karstiques, sans continuité latérale ; les critères géologiques permettant d'établir une corrélation précise entre eux manquent. En revanche, si nous tenons compte des espèces représentées dans ces gisements, tout comme de l'âge des sédiments encaissants, une datation approximative peut être avancée. Ainsi, d'après les vertébrés et leurs ressemblances avec ceux des gisements du Miocène

moyen de Santa Margalida et de Sant Llorens de Mallorca [1, 16], la faune du gisement de Punta Nati 2 a été datée de cette même période (Miocène moyen, [21]). L'âge des gisements de Punta Nati 3 et 12 est plus problématique ; une partie de la faune est encore en cours d'étude. D'après le peu d'indices disponibles, ces gisements pourraient être placés dans une période comprise entre le Miocène supérieur et le Pléistocène, c'est-à-dire, très probablement, le Pliocène [9, 20, 21].

3. Systématique

Ordre Serpentes Linné, 1758

Famille Viperidae Laurenti, 1768

Genre *Vipera* Laurenti, 1768

Vipera natiensis n. sp.

Holotype : une vertèbre dorsale probablement de la région moyenne (Nati-12 n° 1362).

Localité type : Punta Nati 12, Minorque, îles Baléares, Espagne.

Derivatio nominis : De Nati, nom de la zone où se trouve le gisement (Punta Nati).

Âge : probablement Pliocène.

Autre matériel : trois vertèbres cervicales et 30 vertèbres dorsales (Nati-12 n° 1357-1389).

Lieu de conservation du matériel : Institut Miquel-Crusafont, Sabadell, Espagne.

Diagnose. Espèce caractérisée par l'association, sur une même vertèbre, des caractères suivants : zygosphène à bord antérieur légèrement concave ; processus prézygapophysaires aplatis dorso-ventralement, courts, presque aussi larges que longs, à extrémité distale arrondie ; centrum ventralement très convexe en section transversale, muni antérieurement de deux petits tubercules sous-cotyloires, à bords subcentraux très diffus, et à sillons subcentraux très réduits ; hypophyse à position assez postérieure, non prolongée, ou très faiblement prolongée, antérieurement par une carène. L'épine neurale est légèrement épaissie dorsalement ; son bord postérieur s'incline fortement, formant ainsi une pointe postérieure à développement variable, selon la position de la vertèbre.

4. Holotype

Il s'agit d'une vertèbre légèrement plus longue que large (longueur du centrum (LC) = 3,8 mm ; largeur de l'étranglement interzygapophysaire (LE) = 3 mm ; rapport LC/LE = 1,26) (Fig. 1).

En vue dorsale, l'étranglement interzygapophysaire est bien marqué. La limite antérieure du zygosphène est

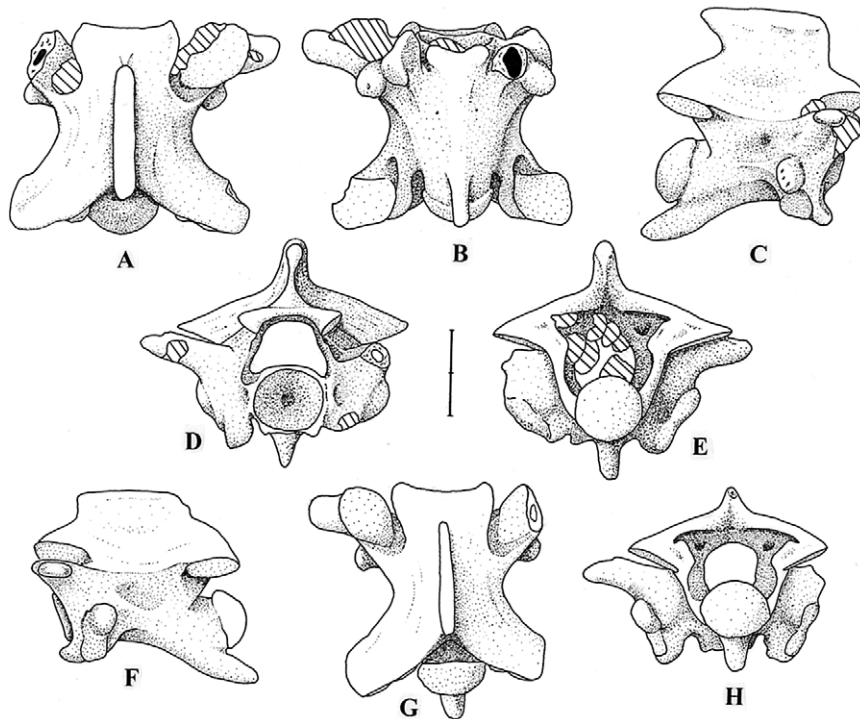


Fig. 1. *Vipera natiensis* n. sp., A–E, vertèbre dorsale, holotype (Nati-12, n° 1362), Punta Nati 12, vues dorsale, ventrale, latérale droite, antérieure et postérieure. F–H, vertèbre dorsale postérieure, vues latérale gauche, dorsale et postérieure. Échelle = 2 mm.

Fig. 1. *Vipera natiensis* sp. n., A–E, trunk vertebrae, holotype (Nati-12 No. 1362), Punta Nati 12, dorsal, ventral, right lateral, anterior and posterior views. F–H, posterior trunk vertebra, left lateral, dorsal and posterior views. Scale = 2 mm.

concave. La surface articulaire des prézygapophysies est ovale, avec un grand axe dirigé antéro-latéralement. Les processus prézygapophysaires sont presque aussi larges que longs ; ils possèdent une extrémité distale arrondie et s'orientent assez latéralement. Antérieurement, l'épine neurale débute à mi-longueur du zygosphène et, postérieurement, elle dépasse l'encoche postérieure de l'arc neural. Les ailes neurales sont bien individualisées, dirigées latéralement et avec une incision postérieure modérément profonde et en angle ouvert. Les épines épizygapophysaires manquent.

En vue ventrale, le centrum est fortement convexe, d'aspect triangulaire et avec des limites latérales très diffuses. Les sillons subcentraux, très réduits, n'apparaissent que dans la partie la plus antérieure du centrum, entre les processus parapophysaires et les tubercules sous-cotyliques, où ils constituent un sillon profond et étroit. Les processus parapophysaires sont modérément robustes, en pointe émoussée, à surface médio-ventrale bien individualisée, ovale et dirigée vers l'avant. Les tubercules sous-cotyliques sont bien visibles d'un côté et de l'autre de la limite ventrale du cotyle. La surface articulaire des postzygapophysies est subquadrangulaire et les foramens subcentraux sont très petits.

En vue latérale, l'épine neurale est légèrement plus longue que haute, avec une limite antérieure verticale ; son bord postérieur s'incline fortement, formant une pointe en surplomb. Chaque foramen latéral se loge dans une dépression large et peu profonde. Les bords subcentraux sont très courts et arqués dorsalement. L'hypapophyse s'oriente postéro-ventralement et dépasse faiblement la limite postérieure du condyle ; elle possède une limite ventrale légèrement sigmoïde et une extrémité distale en pointe émoussée. L'hypapophyse s'implante sur la moitié postérieure du centrum. Les diapophysies sont globuleuses et légèrement ovales, tandis que les parapophysies sont subrectangulaires. Les surfaces de ces deux facettes articulaires sont d'étendues semblables. Les processus prézygapophysaires sont aplatis dorso-ventralement et possèdent un contour ovale.

En vue antérieure, la vertèbre est large et relativement comprimée dorso-ventralement. Le zygosphène, légèrement plus large que le cotyle, possède un bord antérieur mince et quelque peu convexe dorsalement. L'épine neurale apparaît légèrement épaissie dorsalement. Le cotyle est circulaire et possède un tubercule sous-cotylique de chaque côté de son bord ventral. Les prézygapophysies s'inclinent sur l'horizontale et les foramens paracotyliques, très petits, s'ouvrent dans des dépressions peu profondes.

En vue postérieure, l'arc neural paraît aplati dorso-ventralement, les postzygapophysies s'inclinent sur l'horizontale, le condyle est circulaire et possède un diamètre transversal légèrement inférieur à celui du canal neural.

5. Autre matériel

Les vertèbres cervicales possèdent une hypapophyse développée, aussi longue que le centrum, inclinée postéro-ventralement (elle forme un angle d'environ 45° par rapport à l'axe longitudinal de la vertèbre), avec des limites parallèles et une extrémité distale tronquée ou plus ou moins anguleuse, mais en aucun cas en pointe. L'épine neurale est légèrement plus haute que longue. Le canal neural est large. Les synapophysies, le cotyle et le condyle sont plus réduits que sur l'holotype.

Parmi les différentes vertèbres conservées, quelques unes correspondent à une région plus postérieure que celle qu'occupait l'holotype chez l'animal vivant. Elles sont plus allongées, avec un centrum vertébral plus étiré et une surface ventrale moins convexe. Les sillons subcentraux, toujours courts, sont néanmoins plus larges que sur l'holotype. L'épine neurale est nettement plus longue que haute, avec une pointe postérieure faiblement développée. L'hypapophyse possède une limite antérieure légèrement sigmoïde et, dans les vertèbres les plus postérieures, s'oriente nettement vers l'arrière. Sur ces vertèbres, la carène qui prolonge antérieurement l'hypapophyse est plus prononcée, bien que toujours basse, large et à rebord ventral arrondi. En vue antérieure, les processus parapophysaires s'incurvent médialement.

6. Discussion

L'attribution des vertèbres de Punta Nati 12 aux Viperidae se fonde sur l'ensemble de caractères suivants : vertèbres dorsales munies d'hypapophysies ; arc neural aplati dorso-ventralement ; centrum vertébral convexe ventralement et à limites latérales diffuses ; surface des zygapophysies inclinée sur l'horizontale et présence de processus parapophysaires.

Les vertèbres de *V. natiensis* n. sp. se distinguent de celles des espèces actuelles et fossiles par le regroupement particulier, sur une même vertèbre, des caractères suivants : zygosphène à limite antérieure concave en vue dorsale ; processus prézygapophysaires presque aussi larges que longs, à extrémité distale arrondie ; hypapophyse modérément développée et placée assez postérieurement sur le centrum ; tubercules sous-cotyliques présents ; centrum très convexe en coupe

transversale et à limites latérales très diffuses ; épine neurale relativement haute et étirée postérieurement en pointe ; arc neural généralement moins déprimé dorso-ventralement que chez la plupart des espèces connues.

D'après les dimensions des vertèbres ($LC_{moyenne} = 3,89$ mm ($LC_{minimum} = 2,88$ mm ; $LC_{maximum} = 4,83$ mm)), *V. natiensis* n. sp. était un Viperidae d'environ 50 cm de longueur totale, ce qui correspond au groupe des « vipères européennes » (complexes *V. berus* et *V. aspis* regroupés [sensu 5, 30]) ; les espèces du groupe des « vipères orientales », complexe des vipères orientales plus *Daboia* Gray, 1842 (sensu [5, 30]), sont généralement plus grandes. De plus, chez ce dernier groupe, le centrum possède une surface ventrale plus plate et des bords subcentraux mieux définis que chez le fossile de Punta Nati.

Comparée aux « vipères européennes » actuelles, *V. natiensis* n. sp. diffère des représentants du complexe *V. berus*, outre les caractères mentionnés ci-dessus, par ses vertèbres plus courtes, une hypapophyse légèrement plus développée et une épine neurale plus haute. La morphologie vertébrale de *V. natiensis* n. sp. rappelle celle des représentants du complexe *V. aspis* (centrum relativement court à surface ventrale convexe et à limites latérales diffuses ; hypapophyse développée, surtout sur les vertèbres cervicales et épine neurale relativement haute), mais le fossile diffère de *V. ammodytes* et de *V. latastei* par un moindre développement des hypapophyses, un centrum vertébral plus convexe et des marges latérales moins visibles. Les vertèbres de *V. natiensis* n. sp. sont surtout semblables à celles de l'actuelle *V. aspis*, mais elles s'en distinguent par des hypapophyses plus courtes.

Parmi les fossiles attribués au complexe *V. aspis*, *V. antiqua*, du Miocène inférieur, possède un centrum vertébral plus allongé, des sillons subcentraux plus longs et plus profonds ainsi qu'une épine neurale plus basse que *V. natiensis* n. sp. Chez *V. meotica* du Miocène supérieur, les hypapophyses possèdent une portion antérieure proéminente et l'épine neurale est plus basse, tandis que chez *Vipera* sp. (du groupe *V. aspis*) du Miocène inférieur (MN4) d'Ambrona, Espagne [35, fig. 7.10] l'hypapophyse et les bords subcentraux semblent être plus longs que chez le fossile de Punta Nati.

7. Viperidae indéterminé

Matériel : un crochet à venin.

Gisement : Punta Nati 2.

Âge. Miocène moyen.

La dent (Fig. 2A) renferme la cavité pulpaire et est traversée longitudinalement par un canal complètement fermé, c'est-à-dire qu'aucun sillon ou suture n'est

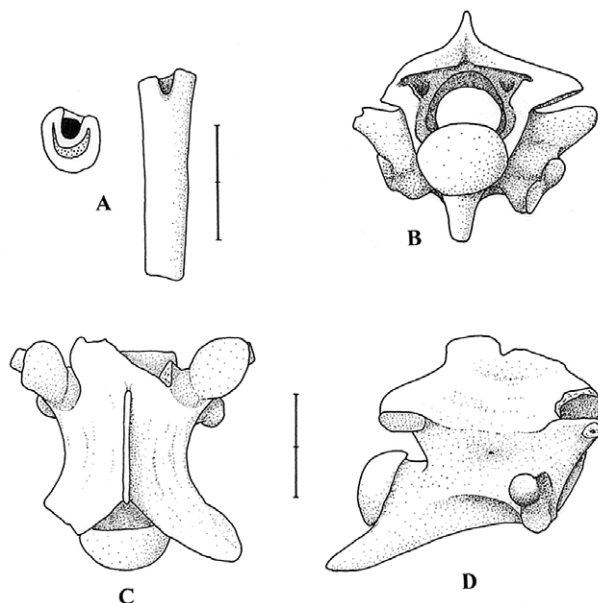


Fig. 2. A, Viperidae indéterminé, crochet à venin, coupe transversale et vue antérieure, Punta Nati 2. B–D, *Vipera* sp., vertèbre dorsale, Punta Nati 12, vues postérieure, dorsale et latérale. Échelle = 2 mm.

Fig. 2. A, Indeterminate Viperidae, venom fang, cross section and anterior view, Punta Nati 2. B–D, *Vipera* sp., trunk vertebra, Punta Nati 12, posterior, dorsal and lateral views. Scale = 2 mm.

observable sur la face externe. Ce type de morphologie est caractéristique des crochets à venin du modèle soléno-glyphe que l'on trouve chez les Viperidae. Aucune attribution sous le niveau familial n'est possible.

8. *Vipera* sp.

Matériel : deux vertèbres dorsales incomplètes (Fig. 3B–D).

Gisements : Punta Nati 3 et Punta Nati 12.

Âge : probablement Pliocène.

Les caractères observés sur ces deux vertèbres permettent de les attribuer sans réserve aux Viperidae : présence d'hypapophyses, alors qu'il ne s'agit pas de vertèbres cervicales ; centrum convexe et avec des limites latérales diffuses ; arc neural comprimé dorso-ventralement ; zygapophyses inclinées sur l'horizontale et cotyle et condyle grands.

Ces vertèbres diffèrent de celles de *V. natiensis* n. sp. par leurs plus grands condyle et cotyle, leur hypapophyse se prolongeant antérieurement par une carène plus saillante, avec un bord antérovant plus rectiligne (non sigmoïde) et se terminant par une pointe plus aiguë, leurs processus prézygapophysaires semblent

plus étroits, avec une section circulaire, et leur épine neurale plus mince. En vue dorsale, la limite antérieure du zygosphène est trilobée ; en vue latérale, les bords subcentraux sont plus longs et, en vue postérieure, l'arc neural est plus aplati dorso-ventralement que chez *V. natiensis* n. sp. La nature limitée du matériel ne permet pas de trancher sur la valeur systématique de ces différences ; nous attribuons ces vertèbres à *Vipera* sp. ; il s'agit peut-être de vertèbres appartenant à une espèce différente de *V. natiensis* n. sp.

9. Conclusions

Les gisements de Punta Nati (Minorque, îles Baléares) ont livré une faune de vertébrés abondante et diversifiée, encore en cours d'étude [21]. Parmi les groupes représentés, nous pouvons remarquer la présence, bien attestée par un crochet à venin caractéristique, d'un membre de la famille des Viperidae dans le gisement du Miocène moyen de Punta Nati 2.

Un nombre important de vertèbres provenant du gisement de Punta Nati 12 (probablement Pliocène) permet de confirmer la présence des Viperidae dans l'île et d'en étendre la distribution stratigraphique. La plus grande partie de ces vertèbres possèdent un ensemble de caractères bien particuliers, qui autorise la création d'une nouvelle espèce, *V. natiensis* n. sp., dont la petite taille ainsi que la morphologie du centrum et de l'épine neurale s'accordent avec celles des représentants du groupe *V. aspis*.

Deux autres vertèbres du Pliocène de Punta Nati 3 et 12 présentent des caractères morphologiques légèrement différents de ceux de *V. natiensis* n. sp., ce qui nous permet d'envisager la présence d'un autre représentant de la famille dans l'île de Minorque.

Du point de vue paléobiogéographique, la présence de Viperidae dans le Miocène moyen et dans le Pliocène de l'île de Minorque constitue la première mention fossile ou actuelle de la famille dans l'ensemble des îles Baléares.

La présence de Viperidae dans le Miocène moyen de Minorque, implique l'existence d'une liaison terrestre entre les îles Baléares et le continent à une époque comprise entre le Miocène inférieur, date d'arrivée des Viperidae en Europe, et le Miocène moyen. Cette connexion pourrait dater de l'Aquitanién (Miocène inférieur, entre –23,3 et –21,5 Ma), période durant laquelle les îles Baléares étaient probablement encore rattachées à la péninsule Ibérique [25], mais elle pourrait plus probablement correspondre à la régression Langhien–Serravallien (Miocène moyen, environ 14 Ma) [21]. L'existence de cette dernière connexion a été aussi proposée par Azzaroli [3], mais pas par Rögl et Steininger [25], ni par Smith et al. [28].

Les Viperidae du Pliocène de Punta Nati 3 et Punta Nati 12 (*Vipera* sp. et *V. natiensis* n. sp.) pourraient être issus de cette immigration (Miocène inférieur ou moyen) ou bien provenir d'une nouvelle vague de colonisation arrivée lors de la régression du Tortonien, où une nouvelle connexion terrestre a été proposée [7, 25], ou encore lors de la crise du Messinien (Miocène supérieur, entre 6,7 et 5,3 Ma [8, 10]).

La disparition des Viperidae dans les îles Baléares a dû se produire au cours du Pliocène ou, plus probablement, lors de la transition Plio-Pléistocène, pendant laquelle la faune de reptiles a subi un appauvrissement notable en Europe occidentale, à la suite des différents changements climatiques et environnementaux qui ont caractérisé cette période.

Remerciements. Nous remercions le *Consell Insular* de Menorca et la *Diputació* de Barcelone pour leur financement des travaux de fouille, Salvador Moyà, Meike Köhler, Lluís Klorit et Joan Pons Moyà, qui ont participé à la récolte du matériel, ainsi que Jean-Claude Rage, Zbigniew Szyndlar et un rapporteur anonyme pour leurs conseils.

Références

[1] R. Adrover, J. Agustí, S. Moyà, J. Pons, Nueva localidad de micro-mamíferos insulares del Mioceno medio en las proximidades de San Lorenzo en la isla de Mallorca, *Paleontologia i Evolució* 18 (1985) 121–129.

[2] M. Augé, J.-C. Rage, Les Squamates (Reptilia) du Miocène moyen de Sansan, in: L. Ginsburg (Ed.), *La faune Miocène de Sansan et son environnement*, *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.* 183 (2000) 263–313.

[3] A. Azzaroli, Cainozoic mammals and the biogeography of the island of Sardinia, western Mediterranean, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoevol.* (1981) 107–111.

[4] F. Bachmayer, S. Szyndlar, A second contribution to the ophidian fauna (Reptilia, Serpentes) of Kohfidisch, Austria, *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 88 (1987) 25–39.

[5] S. Bailon, Les amphibiens et les reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne : mise en place et évolution des faunes, thèse, université Paris-7, 1991, pp. 499.

[6] S. Bailon, Toad and Snake, in: A.H. Simmons (Ed.), *Faunal Extinction in an Island Society*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999, pp. 182–186.

[7] B. Biju-Duval, J. Dercourt, X. Le Pichon, From the Tethys Ocean to the Mediterranean Sea: a plate tectonic model of the evolution of the western alpine system, *Structural History of the Mediterranean Basins*, Technip, 1977, pp. 143–164.

[8] G. Clauzon, J.-P. Suc, F. Gautier, A. Berger, M.F. Loutre, Alternate interpretation of the Messinian salinity: controversy resolved, *Geology* 24 (4) (1996) 363–366.

[9] J. Garcia-Porta, J. Quintana, S. Bailon, Primer hallazgo de *Blanus* sp. (Amphisbaenia, Reptilia) en el Neogeno balear, *Rev. Esp. Herpetol.* (sous-pression).

- [10] F. Gautier, G. Clauzon, J.-P. Suc, J. Cravatte, D. Violantini, Âge et durée de la crise de salinité messinienne, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II 318 (1994) 1103–1109.
- [11] J.A. Holman, Pleistocene amphibians and reptiles in Britain and Europe, Oxford Monographs on Geology and Geophysics, Oxford University Press 38, 1998, pp. 254.
- [12] M. Ivanov, The snake fauna of Devínska Nová Ves (Slovak Republic) in relation to the evolution of snake assemblages of the European Middle Miocene, Acta Mus. Moraviae, Sci. Geol. 53 (1998) 159–172.
- [13] M. Ivanov, The first European pit viper from the Miocene of Ukraine, Acta Palaeontol. Pol. 44 (3) (1999) 327–334.
- [14] M. Ivanov, Snakes of the Lower/Middle Miocene transition at Vieux-Collonges (Rhône, France), with comments on the colonisation of western Europe by colubroids, Geodiversitas 22 (4) (2000) 559–588.
- [15] M. Ivanov, Changes in the composition of the European snake fauna during the Early Miocene and at the Early–Middle Miocene transition, Paläont. Z. 74 (4) (2001) 563–573.
- [16] P. Mein, R. Adrover, Une faunule de mammifères insulaires dans le Miocène moyen de Majorque (îles Baléares), Geobios Mém. Spec. 6 (1982) 451–463.
- [17] G. Nilson, C. Andrén, Evolution, systematics and biogeography of Palearctic vipers, in: R.S. Thorpe, W. Wüster, A. Malhotra (Eds.), Venomous snakes: ecology, evolution and snakebite, Symp. Zool. Soc. Lond. 70 (1997) 31–42.
- [18] F.J. Obst, Zur Kenntnis der Schlangengattung *Vipera* (Reptilia, Serpentes, Viperidae), Zool. Abh. 38 (13) (1983) 229–235.
- [19] G. Pecorini, J.-C. Rage, L. Thaler, La formation continentale de Capo Manu, sa faune de vertébrés pliocènes et la question du Messinien en Sardaigne, Rend. Sem. Fac. Sci., università de Cagliari, Italie 43 (1974) 305–319.
- [20] J. Quintana, Fauna malacológica asociada a *Cherogaster gymnesica* (Bate, 1914). Implicaciones biogeográficas, Boll. Soc. Hist. Nat. Balears 38 (1995) (1914) 95–119.
- [21] J. Quintana, Aproximación a los yacimientos de vertebrados del Mio-Pleistoceno de la isla de Menorca, Boll. Soc. Hist. Nat. Balears 41 (1998) 101–117.
- [22] J.-C. Rage, Les Squamates du Miocène de Beni Mellal, Maroc, Géol. Médit. 3 (2) (1976) 57–70.
- [23] J.-C. Rage, Serpentes: Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 11, Stuttgart, New York, Gustav Fischer Verlag, 1984, XI + 80 p.
- [24] J.-C. Rage, M. Augé, Squamates from the Cainozoic of the western part of Europe. A review, Rev. Paléobiol. 7 (volume spécial) (1993) 199–216.
- [25] F. Rögl, F.F. Steininger, Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys, Ann. Naturhist. Mus. Wien 85(A) (1983) 135–163.
- [26] B. Schneider, Eine mittelpleistozäne Herpetofauna von der Insel Chios, Ägäis, Senck. Biol. 56 (4/6) (1975) 191–198.
- [27] B. Seguí, J. Quintana, J.-J. Fornos, J.A. Alcover, A new genus of procellariiforme from the Upper Miocene of Menorca, Western Mediterranean, Palaeontology (sous presse).
- [28] A.G. Smith, D.G. Smith, B.M. Funnell, Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines. Cambridge Univ. Press, 1994, pp. 99.
- [29] S. Szyndlar, Fossil snakes from Poland, Acta Zool. Cracov. 28 (1) (1984) 3–156.
- [30] S. Szyndlar, Snakes from the Lower Miocene locality of Dolnice (Czechoslovakia), J. Vertebr. Paleontol. 7 (1) (1987) 55–71.
- [31] S. Szyndlar, Two new extinct species of the genera *Malpolon* and *Vipera* (Reptilia, Serpentes) from the Pliocene of Layna (Spain), Acta Zool. Cracov. 31 (27) (1988) 687–706.
- [32] S. Szyndlar, A review of Neogene and Quaternary snakes of central and eastern Europe. Part II : Natricinae, Elapidae, Viperidae, Estud. Geol. 47 (3/4) (1991) 237–266.
- [33] S. Szyndlar, W. Böhme, Die fossilen Schlangen Deutschlands: Geschichte der Faunen und ihrer Erforschung, Mertensiella 3 (1993) 381–431.
- [34] S. Szyndlar, J.-C. Rage, Oldest Fossil Vipers (Serpentes: Viperidae) from the Old World, Kaupia 8 (1999) 9–20.
- [35] S. Szyndlar, J.-C. Rage, The fossil record of true vipers, in: G.W. Schuett, M. Höggren, H.W. Greene (Eds.), Biology of the vipers, Eagle Mountain Publishing (sous presse), date.
- [36] S. Szyndlar, H.H. Schleich, Description of Miocene snakes from Petersbuch 2 with comments on the Lower and Middle Miocene ophidian faunas of southern Germany, Stuttg. Beitr. Natkd. Ser. B 192 (1993) 1–47.
- [37] S. Szyndlar, G.A. Zerova, Miocene snake fauna from Cherevichnoie (Ukraine, USSR), with description of a new species of *Vipera*, N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 184 (1) (1992) 87–99.
- [38] M. Venczel, Late Miocene snakes from Polgárdi (Hungary), Acta Zool. Cracov. 37 (1) (1994) 1–29.
- [39] M. Venczel, Late Miocene snakes (Reptilia-Serpentes) from Polgárdi (Hungary): a second contribution, Acta Zool. Cracov. 41 (1998) 1–22.
- [40] G. Zerova, *Vipera (Daboia) ukrainica* – a new viper (Serpentes, Viperidae) from the Middle Sarmatian (Upper Miocene) of the Ukraine, N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 184 (2) (1992) 235–249.
- [41] G. Zerova, A.N. Lungu, V.M. Kkhikvadze, Large fossil vipers from northern Black Seaside and Transcaucasus, Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk. SSSR 158 (1987) 89–99.