

Paléontologie systématique (Paléontologie des Vertébrés)

Première mise en évidence fossile du chioglosse portugais *Chioglossa lusitanica* (Amphibia, Caudata) et son implication pour l'histoire biogéographique de l'espèce

Hugues-Alexandre Blain^{a,*}, Juan Manuel López-García^a, Gloria Cuenca-Bescós^b,
Carmelo Alonso^c, Manuel Vaquero^c, Susana Alonso^c

^a Institut de Paleoecologia Humana i Evolució Social (Unitat associada al CSIC), Plaça Imperial Tarraco 1, 43005 Tarragona, Espagne

^b Área de Paleontología, Dpto. Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, Espagne

^c Área de Prehistoria, Universitat Rovira i Virgili, Plaça Imperial Tarraco 1, 43005 Tarragona, Espagne

Reçu le 29 avril 2009 ; accepté après révision le 2 juin 2009

Disponible sur Internet le 25 juillet 2009

Présenté par Philippe Taquet

Résumé

Bien qu'inachevées, les fouilles de la grotte de Valdavara-1 (Galice, Nord-Ouest de l'Espagne) ont déjà livré un assemblage riche et très diversifié de petits vertébrés continentaux. Parmi ces restes, deux vertèbres précaudales provenant du niveau holocène (avec une datation par ¹⁴C de 4490 ± 40 années BP) sont attribuées au chioglosse portugais (*Chioglossa lusitanica*) et constituent la première mise en évidence fossile pour cette espèce. Du fait de la faible diversité génétique intraspécifique des populations actuelles du Nord de l'Espagne, il a été proposé que celles-ci aient apparemment une origine récente liée à une expansion postglaciaire à partir de refuges méridionaux. Les données paléontologiques présentées dans ce travail montrent donc que l'espèce avait atteint la partie la plus septentrionale de son aire de distribution actuelle au moins dès le Chalcolithique et permettent d'estimer sa vitesse de dispersion au sein de son aire de distribution potentielle. **Pour citer cet article : H.-A. Blain et al., C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2009 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

First fossil evidence for the golden-striped salamander *Chioglossa lusitanica* (Amphibia, Caudata) and its implication for the historical biogeography of the species. Although ongoing, excavations at the Valdavara-1 cave (Galicia, northwestern Spain) have already yielded a rich and highly diverse terrestrial small vertebrate assemblage. Among the findings, two precaudal vertebrae from the Holocene level (with a radiocarbon age of 4490 ± 40 years BP) are attributed to the golden-striped salamander (*Chioglossa lusitanica*) and constitute the first fossil evidence for this species. Because of the poor intraspecific genetic diversity of living Spanish populations it has been proposed that they have a recent origin linked with a postglacial expansion from southern refuges. The palaeontological data presented in this paper thus show that the northernmost expansion of the species took place at

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : hablain@prehistoria.urv.cat (H.-A. Blain).

least as early as the Chalcolithic period and permit the estimation of its dispersion speed within its potential distribution area. **To cite this article:** H.-A. Blain et al., C. R. Palevol 8 (2009).

© 2009 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Mots clés : *Chioglossa* ; Paléontologie systématique ; Paléobiogéographie ; Holocène ; Galice ; Espagne

Keywords: *Chioglossa*; Systematic paleontology; Palaeobiogeography; Holocene; Galicia; Spain

Abridged English version

The cave of Valdavara-1 is located in the westernmost part of Spain, in the province of Lugo at approximately 600 meters above sea level (Fig. 1). The first excavation campaign in 2007 revealed two sedimentary units: an upper one, 30 cm thick, composed of two layers (levels 2 and 3) that have yielded fragments of ceramics characteristics of the Chalcolithic period (with a radiocarbon age of $4,490 \pm 40$ years BP for the level 2), and a lower one (level 4), 90 cm thick. The lower unit is separated from the upper one by an erosive discontinuity and is Late Pleistocene in age (radiocarbon-dated to between $13,770 \pm 70$ and $14,640 \pm 70$ years BP). Due to the small extension of the preliminary excavations, the faunal list of large mammals is rather poor but all levels are characterized by their richness and high diversity in terrestrial small-vertebrate remains. The level 3 small vertebrate assemblage reveals itself to have been mixed with some Pleistocene bone elements and has therefore been removed from the present study. So far, a total of 18 taxa of small mammals, 6 amphibians and 7 squamate reptiles have been identified at the Valdavara-1 cave [19,26].

Among the small vertebrate remains, two precaudal vertebrae from level 2 are attributed to the golden-striped salamander *Chioglossa lusitanica* Bocage, 1864, an endemic species of the northwestern Iberian Peninsula.

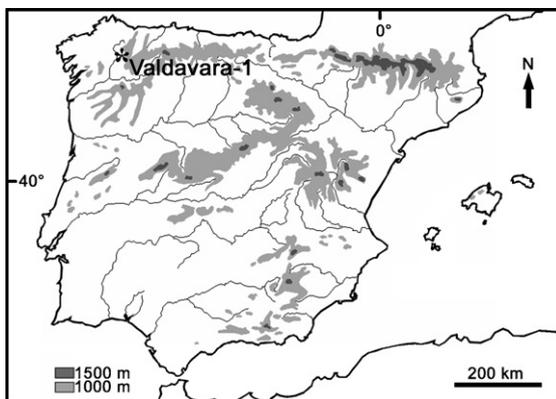


Fig. 1. Situation géographique de la grotte de Valdavara-1 (Galice, Espagne).

Fig. 1. Geographical location of the Valdavara-1 cave (Galicia, Spain).

The species has never before been reported in the fossil record.

Systematic paleontology

The two fossil precaudal vertebrae are opisthocous, small-sized (both centrum lengths, $WL = 2.6$ mm; Table 1 and Fig. 2), narrow and elongated. The neural arch is strongly dorsoventrally flattened and the neural spine is long, thin and low along all its length and does not reach the posterior limit of the neural arch. One of the precaudal vertebrae bears two transverse processes (dorsal and ventral), which are cylindrical and pointed posterolaterally. The other one only has a single dorsoventrally flattened transverse process, which is a characteristic of the last two precaudal vertebrae (i.e. the sacral and last presacral vertebrae).

Comparison with modern osteological material makes it possible to situate the fossil vertebrae more precisely and to discuss the osteological criteria described in the scientific literature [17,18,20–23] as permitting the separation between *Chioglossa* and other Salamandridae (in particular the morphologically close genus *Mertensiella*) in the light of intracolumnar variations (Fig. 3). In

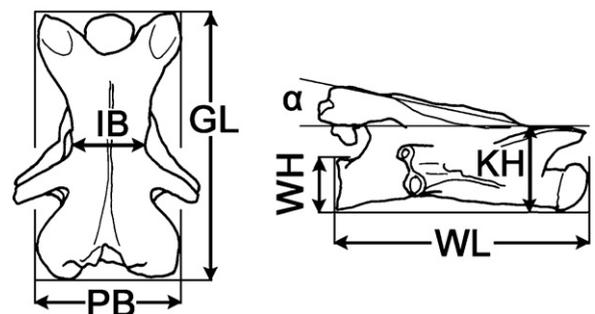


Fig. 2. Mesures prises sur les vertèbres précaudales de *Chioglossa lusitanica*, d'après [16,23]. GL : longueur totale de la vertèbre ; IB : largeur minimale de l'arc neural ; KH : hauteur antérieure de la vertèbre ; PB : largeur maximale de la vertèbre ; WL : longueur du centrum ; WH : hauteur du centrum ; α : angulation postérieure de l'arc neural.

Fig. 2. Measurements taken on the precaudal vertebrae of *Chioglossa lusitanica* from [16,23]. GL: total length of the vertebra; IB: minimal width of the neural arch; KH: anterior height of the vertebra; PB: maximal width of the vertebra; WL: centrum length; WH: centrum height; α : posterior angulation of the neural arch.

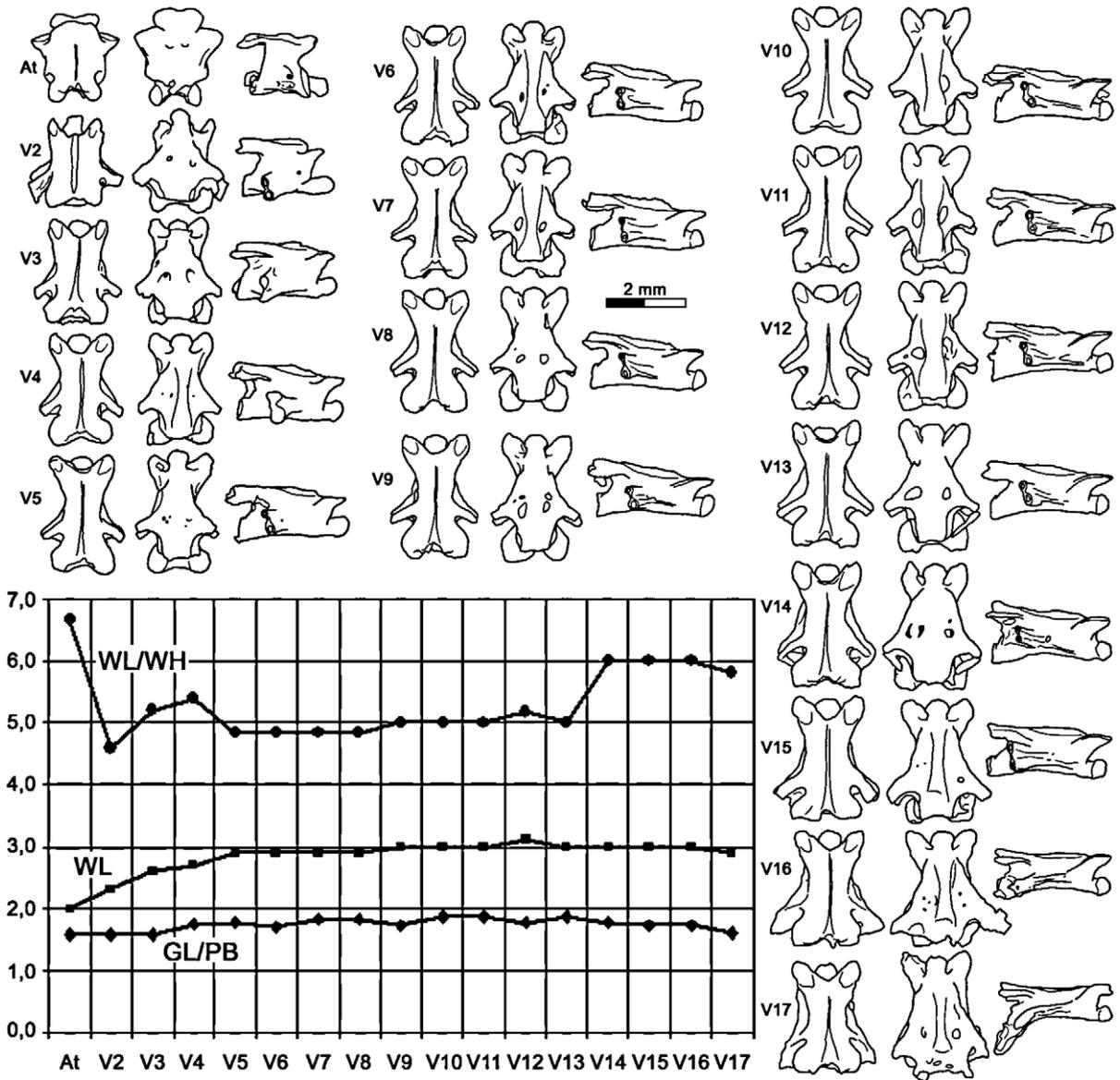


Fig. 3. Variation intracolumnaire pour WL, WL/WH et GL/PB des vertèbres précaudales de *Chioglossa lusitanica* (MNCN-13015). Axe vertical : mesure (en mm) et rapports ; axe horizontal : rang des vertèbres successives. Les figures montrent les vues dorsale, ventrale et latérale droite de chaque vertèbre précaudale, depuis l’atlas jusqu’à la vertèbre sacrée. Les définitions des mesures sont expliquées dans la Fig. 2 et leur valeur dans le Tableau 1.

Fig. 3. Intracolumnar variation for WL, WL/WH and GL/PB of precaudal vertebrae of *Chioglossa lusitanica* (MNCN-13015). Vertical axis: dimension (in mm) and ratios; horizontal axis: rank of succeeding vertebrae. Figures show dorsal, ventral and right lateral views of each precaudal vertebra, from atlas to sacrum. Measurements are explained in Fig. 2 and their values in Table 1.

this way, the fossil vertebrae from the Valdavara-1 cave have been attributed, respectively, to a V4/V5 (Fig. 4A) and a V16/V17 (Fig. 4B).

The fossil vertebrae differ from those of *Merten-siella* by the lesser development of the posterior ventral crests, a more dorsoventrally flattened ventral surface of the centrum, smaller prezygapophyses and anterior

zygapophyseal crests that are slightly more developed. Attribution to *C. lusitanica* rests on its size, which does not reach values greater than in modern specimens (*Chioglossa meini* may reach a greater size [13]) and on the fact that the subcentral foramens only open ventrally whereas in *C. meini* they may open posteriorly too in small grooves [13,20].

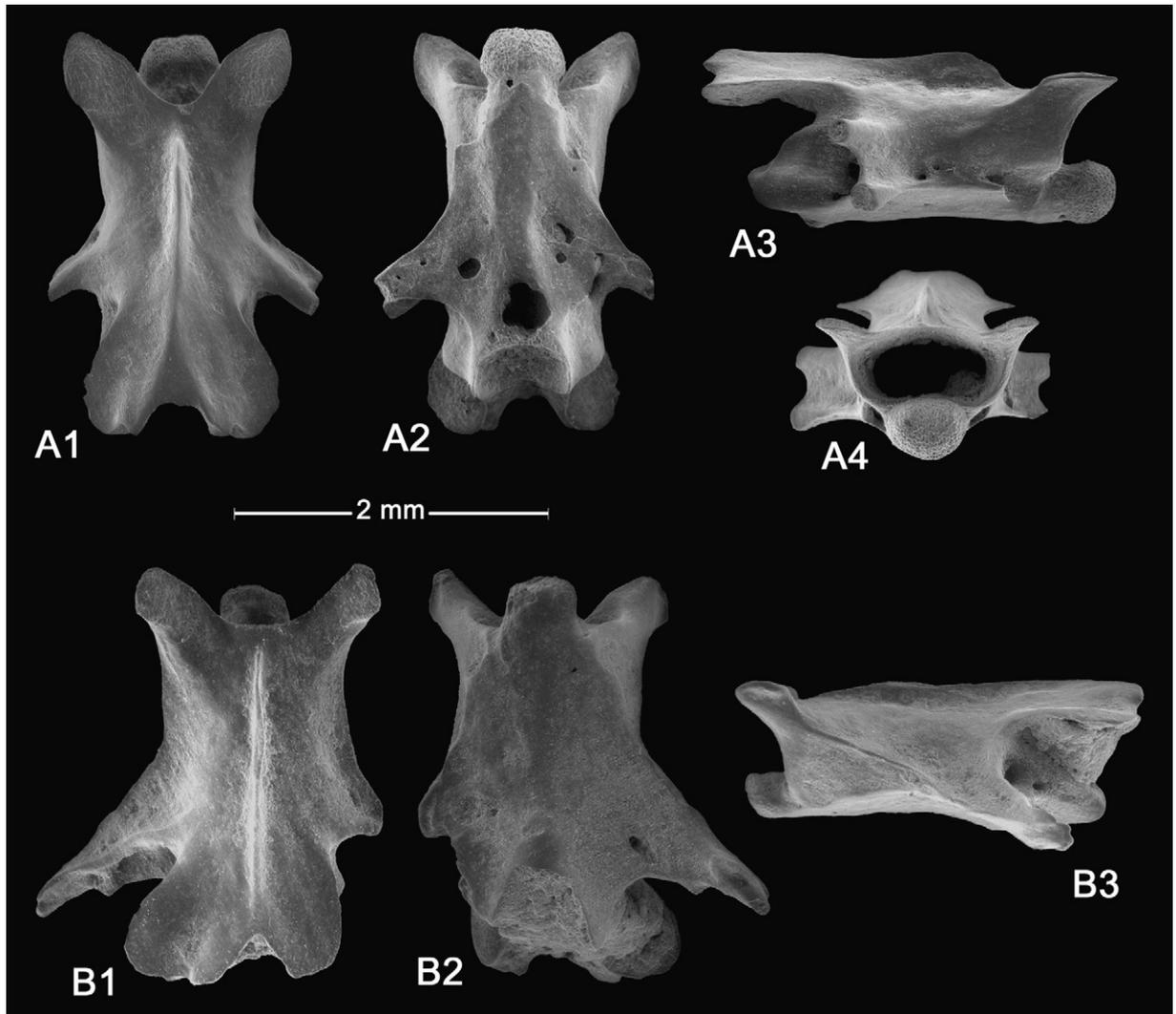


Fig. 4. *Chioglossa lusitanica*, Holocène, grotte de Valdavara-1, Galice, Espagne. A. Vertèbre précaudale V4-5, vues dorsale (A1), ventrale (A2), latérale droite (A3) et antérieure (A4). B. Vertèbre précaudale V16-17, vues dorsale (B1), ventrale (B2) et latérale gauche (B3).

Fig. 4. *Chioglossa lusitanica*, Holocene, Valdavara-1 cave, Galicia, Spain. A. Precaudal vertebra V4-5, dorsal (A1), ventral (A2), right lateral (A3) and anterior (A4) views. B. Precaudal vertebra V16-17, dorsal (B1), ventral (B2) and left lateral (B3).

Ecological, environmental and climatic implications

The golden-striped salamander is an endemic threatened species inhabiting streamside habitats in low and medium elevation mountainous areas [5,6,15,28,29]. The topography and environment surrounding the cave right up to the river are in accordance with the current ecological requirements of the species. Its presence in the Valdavara-1 cave suggests that a very high precipitation regime with mild winter and summer temperatures occurred during the Chalcolithic. Such climatic conditions may have been similar to the current ones in Galicia, which has a very oceanic modern day climate.

Implications for historical biogeography

Until now, the understanding of the species' historical biogeography has relied exclusively on reconstructions from genetic and morphological data [1–4]. In the palaeontological record, the genus *Chioglossa* is only known by one extinct species *C. meini* Estes & Hoffstetter, 1976 from the Late Oligocene of Germany [9,12,13], France [9,10] and Switzerland [10] to the Early and Middle Miocene of France [13,20], Austria [21], southern Germany [10,16] and the Czech Republic [18]. The fossil record indicates that representatives of the genus once had a wide distribution across western and central Europe (Fig. 5).

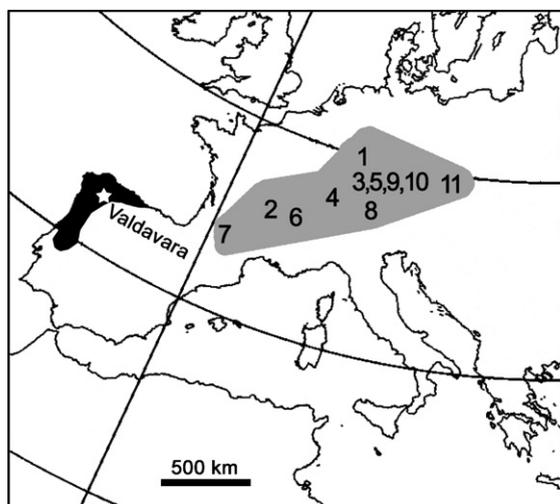


Fig. 5. Distribution du genre *Chioglossa*: actuelle (en noir, d'après [15]) et fossile (en gris). Localités: Oligocène, 1. Oberleichtersbach, Allemagne, MP30 [9]; 2. Coderet, France, MP30 [9,10]; 3. Gaimersheim 1, Allemagne, MP28 [12,13]; 4. Dielsdorf, Suisse [10]; 5. Eocène, Möhren 6, Allemagne, MP19 [10]; Miocène; 6. La Grive-Saint-Alban L7 + M, France, MN7 [13]; 7. Sansan, France, MN6 [20]; 8. Oberdorf O3 + O4, Autriche, MN4 [21]; 9. Erkerthofen 1, Allemagne, MN4 [16]; 10. Petersbuch 2 + 38B, Allemagne, MN4 [10]; 11. Mokrá-Western Quarry, République tchèque, MN4 [18].

Fig. 5. Distribution of genus *Chioglossa*: extant range (in black, from [15]) and past range (in grey). Localities: Oligocene, 1. Oberleichtersbach, Germany, MP30 [9]; 2. Coderet, France, MP30 [9,10]; 3. Gaimersheim 1, Germany, MP28 [12,13]; 4. Dielsdorf, Switzerland [10]; 5. Eocene, Möhren 6, Germany, MP19 [10]; Miocene; 6. La Grive-Saint-Alban L7 + M, France, MN7 [13]; 7. Sansan, France, MN6 [20]; 8. Oberdorf O3 + O4, Austria, MN4 [21]; 9. Erkerthofen 1, Germany, MN4 [16]; 10. Petersbuch 2 + 38B, Germany, MN4 [10]; 11. Mokrá-western Quarry, Czech Republic, MN4 [18].

In *C. lusitanica* the largest intraspecific genetic diversity is found within the populations of southern Portugal, suggesting that Spanish populations apparently have a recent origin linked with a post-glacial (<18,000 years BP) expansion from historical refugia [1–4] (Fig. 6). According to this scenario, expansion speeds can be estimated by taking into account that level 2 of the Valdavara-1 cave may represent the first entrance of *C. lusitanica* in Lugo province or that, because it is absent from the rich underlying Pleistocene layer (level 4) it arrived just after the Magdalenian period. Both estimations are congruent with the locomotor capacity of *C. lusitanica*. The fact that *Chioglossa lusitanica* is found at Valdavara-1 level 2, around 4,500 years BP, may indicate its first entry in the northern regions though it may also be the case that its entry took place earlier, at the beginning of the Holocene period, coincident with the amelioration of the climate. Further archeological prospecting in the vicinity of the Valdavara

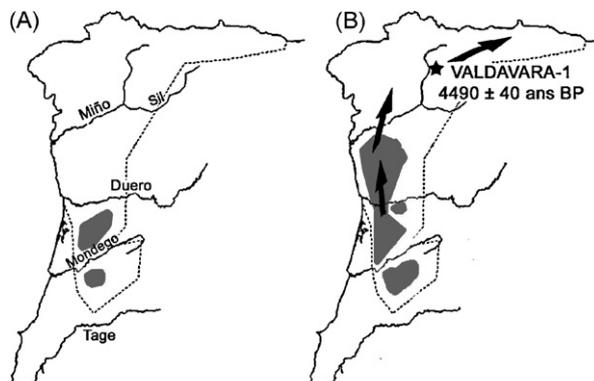


Fig. 6. Scénario de l'histoire biogéographique de *Chioglossa lusitanica* (modifié de [1–4]). A. Séparation de deux refuges pléistocènes (zone grise). B. Expansion postglaciale à partir des aires de refuges (zones grises et flèches).

Fig. 6. Historical biogeographical scenario for *Chioglossa lusitanica* (modified from [1–4]). A. Separation of two Pleistocene refugia (grey areas); B. postglacial expansion from refugial areas (grey areas and arrows).

caves will be of great interest to increase our knowledge of the history of the Galician herpetofauna.

1. Introduction

La grotte de Valdavara (UTM X=652.410'85, Y=4.745.331'26) est située à 604,30 m d'altitude dans le Concello de Becerreá, à l'Est de la province de Lugo (Galice, Espagne) (Fig. 1). La première campagne de fouille dans cette cavité, réalisée durant l'été 2007, a permis la différenciation de deux ensembles sédimentaires [14,26]: un ensemble supérieur, d'environ 30 cm d'épaisseur, constitué par des limons de couleur marron foncé et un ensemble inférieur, d'environ 90 cm, constitué par des limons de couleur orangé. L'ensemble supérieur a été subdivisé en deux niveaux (niveaux 2 et 3), dans lesquels ont été récupérés, entre autres, une série d'éléments en céramique. Une datation par ^{14}C de 4490 ± 40 années BP a été obtenue pour le niveau 2, suggérant un âge Chalcolithique, en accord avec le contenu archéologique et faunistique. Notons ici que l'échantillon des petits vertébrés étudiés pour le niveau 3 s'est révélé affecté par un remaniement de matériel pléistocène et a donc été mis à l'écart. En dessous de cet ensemble holocène a été identifié un ensemble inférieur pléistocène (niveau 4), séparé du niveau 3 par une discontinuité sédimentaire érosive. Les industries lithiques et osseuses ainsi que les deux datations obtenues pour le niveau 4 (13770 ± 70 et 14640 ± 70 années BP) suggèrent un âge Magdalénien [14,26].

Une fine couche de terre superficielle remaniée correspond au niveau 1, au sommet de la séquence.

Pour le moment, dû à la faible extension de la fouille, les restes de grande faune sont peu nombreux [26], mais ces niveaux 2 et 4 se distinguent par leur richesse en restes de petits vertébrés continentaux et surtout par la grande diversité de taxons représentés, puisque jusqu'à présent, un total de 18 taxons de micro-mammifères, 6 d'amphibiens et 7 de squamates ont été identifiés à Valdavara-1 [19,26]. Parmi ces restes, deux vertèbres précaudales sont attribuées au chioglosse portugais *Chioglossa lusitanica* Bocage, 1864 une espèce endémique du Nord-Ouest de la Péninsule ibérique et unique représentante actuelle du genre. Cette espèce n'avait jusqu'à présent jamais été décrite à l'état fossile.

2. Paléontologie systématique

Les restes de petits vertébrés ont été récupérés par la méthode classique de lavage-tamassage, à l'aide d'un système de tamis superposés possédant, respectivement, une maille 2 et 0,5 mm. À titre de comparaison avec du matériel ostéologique moderne, nous avons pu consulter l'unique exemplaire (MNCN-13015) conservé dans les Collections d'amphibiens et reptiles du Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Des mesures ont été prises à partir de dessins étalonnés, réalisés avec

une loupe binoculaire munie d'une chambre claire (Fig. 2, Tableau 1). Le squelette axial de cet individu (MNCN-13015) est constitué par un atlas, 16 vertèbres précaudales (dont une vertèbre sacrée) et une quarantaine de vertèbres caudales (Fig. 3). Ces chiffres sont par conséquent légèrement différents de ceux proposés par Böttcher [11] et Artzen [8] qui ont compté 14 vertèbres précaudales (dont une vertèbre sacrée) pour un individu.

- Ordre CAUDATA Scopoli, 1777 ;
- Famille SALAMANDRIDAE Goldfuss, 1820 ;
- Genre *Chioglossa* Bocage, 1864 ;
- *Chioglossa lusitanica* Bocage, 1864 ;
- Fig. 4.

2.1. Matériel

Deux vertèbres précaudales provenant du niveau 2 de la grotte de Valdavara-1.

2.2. Description

Les deux vertèbres précaudales fossiles sont opisthocèles, de petite taille (longueur du centrum, WL = 2,6 mm ; Tableau 1), étroites et nettement allongées (rapport longueur totale/largeur maximale (GL/PB) compris entre 2,0 et 1,6). L'arc neural est très aplati dorsoventralement et la neurépine est longue, mince, très

Tableau 1

Mesures (en mm et °) et rapports des vertèbres précaudales de *Chioglossa lusitanica*. Les définitions des mesures sont expliquées dans la Fig. 2.

Table 1

Measurements (in mm and °) and ratio of precaudal vertebrae of *Chioglossa lusitanica*. Measurements are explained in Fig. 2.

	Rang	GL	PB	IB	WL	WH	KH	α	GL/PB	WL/WH
MNCN-13015 (Fig. 3)	Atlas	2,2	1,4	1,0	2,0	0,3	1,3	10°	1,6	6,7
	V2	2,2	1,4	1,0	2,3	0,5	1,2	13°	1,6	4,6
	V3	2,7	1,7	1,0	2,6	0,5	1,2	11°	1,6	5,2
	V4	2,8	1,6	1,0	2,7	0,5	1,1	12°	1,8	5,4
	V5	3,0	1,7	0,9	2,9	0,6	1,0	12°	1,8	4,8
	V6	2,9	1,7	0,9	2,9	0,6	1,0	13°	1,7	4,8
	V7	3,1	1,7	0,9	2,9	0,6	1,0	11°	1,8	4,8
	V8	3,1	1,7	0,9	2,9	0,6	1,0	12°	1,8	4,8
	V9	3,1	1,8	0,9	3,0	0,6	1,0	11°	1,7	5,0
	V10	3,2	1,7	0,9	3,0	0,6	1,0	11°	1,9	5,0
	V11	3,2	1,7	0,9	3,0	0,6	1,0	12°	1,9	5,0
	V12	3,2	1,8	0,9	3,1	0,6	1,0	10°	1,8	5,2
	V13	3,2	1,7	0,9	3,0	0,6	1,0	12°	1,9	5,0
	V14	3,2	1,8	1,0	3,0	0,5	1,1	10°	1,8	6,0
	V15	3,1	1,8	1,0	3,0	0,5	1,1	9°	1,7	6,0
	V16	3,1	1,8	1,0	3,0	0,5	1,0	10°	1,7	6,0
Valdavara-1 (Fig. 4A)	Sacrum	2,9	1,8	1,0	2,9	0,5	0,9	10°	1,6	5,8
	V4-5	2,8	1,4	1,0	2,6	0,5	1,0	12°	2,0	5,2
Valdavara-1 (Fig. 4B)	V16-17	2,8	1,7	1,0	2,6	0,5	0,9	9°	1,6	5,2

GL : longueur totale de la vertèbre ; IB : largeur minimal de l'arc neural ; KH : hauteur antérieure de la vertèbre ; PB : largeur maximale de la vertèbre ; WL : longueur du centrum ; WH : hauteur du centrum ; α : angulation postérieure de l'arc neural.

basse sur toute sa longueur et n'atteint pas la limite postérieure de l'arc neural, lequel présente une échancrure postéromédiale moyennement large et relativement profonde.

En vue dorsale, la plus antérieure des vertèbres précaudales (Fig. 4A) possède une crête zygapophysaire antérieure faiblement développée mais longue et avec un bord externe relativement rectiligne ou très légèrement convexe. La crête zygapophysaire postérieure est réduite et présente une encoche qui individualise les postzygapophysies des processus transverses.

Les supports costaux (égaux à un processus transverses) sont doubles, cylindriques, dirigés postérolatéralement et occupent une position postérieure sur la vertèbre. La surface articulaire des prézygapophysies est ovale, légèrement inclinée médialement et leur limite antérieure dépasse de très peu celle du centrum. L'échancrure entre les prézygapophysies est relativement large et profonde. Postérieurement, deux petits processus postérieurs, situés chaque côté de la neurépine, sont bien individualisés et ne dépassent pas la limite postérieure de l'arc neural.

En vue ventrale, le centrum est relativement étroit et sa surface ventrale est très légèrement bombée en coupe transversale. Les foramens subcentraux petits s'ouvrent ventralement au niveau de la constriction située à mi-longueur du centrum. Le condyle présente une petite constriction postcondyloire et la crête ventrale antérieure qui relie le processus transverse au centrum est faiblement développée, alors que la crête ventrale postérieure est mieux développée et échancrée. La surface articulaire des postzygapophysies présente une forme en « larme » avec sa pointe dirigée vers l'avant.

En vue latérale, une lame osseuse relie les deux processus transverses sur presque toute leur longueur. La crête zygapophysaire postérieure est légèrement courbée dorsalement, conjointement à la partie postérieure de l'arc neural.

En vue antérieure, l'arc neural est très faiblement bombé et le canal neural est aplati dorsoventralement. Le processus transverse dorsal est subhorizontal, alors que le processus ventral est incliné latéroventralement. La fosse notochordale est faiblement visible sur le condyle subcirculaire.

De par sa morphologie générale et en particulier l'orientation des processus transverses, la largeur des postzygapophysies et le faible développement des foramens subcentraux, il s'agit très probablement d'une quatrième ou cinquième vertèbre précaudale (V4-5).

L'autre vertèbre précaudale (Fig. 4B) se distingue de celle décrite précédemment par la présence de supports costaux simples (et non doubles) et aplatis dorsoven-

tralement. Les crêtes zygapophysaires et ventrales sont plus développées que sur la vertèbre précédente. La crête zygapophysaire antérieure est très inclinée postéroventralement en vue latérale et présente un bord externe plus ou moins droit voire très légèrement convexe en vue dorsale. La crête zygapophysaire postérieure présente une échancrure plus ouverte entre le processus transverse et la postzygapophyse. La crête ventrale antérieure possède un bord externe plus ou moins rectiligne et une inclinaison semblable à celle de la crête zygapophysaire antérieure. La crête ventrale postérieure est plus développée que sur la vertèbre précédente. Le centrum est légèrement bombé en coupe transversale et le condyle ne présente pas de constriction postcondyloire marquée. L'unique foramen subcentral visible (le ou les autres étant probablement cachés par le sédiment) est très petit, éloigné de l'axe sagittal du centrum, situé postérieurement par rapport à la constriction située à mi-longueur du centrum et s'ouvre postéroventralement. À partir de tous les caractères énumérés ci-dessus et de la comparaison directe avec la colonne vertébrale de l'individu moderne MNCN-13015, nous pouvons avancer qu'il s'agit très probablement de l'avant-dernière vertèbre précaudale (V16) ou alors de la vertèbre sacrée (V17).

2.3. Discussion

Au sein des Salamandridae, les vertèbres du genre *Chioglossa* sont morphologiquement très ressemblantes à celles du genre *Mertensiella*. Toutefois, *Chioglossa* semble se distinguer par :

- le moindre développement des crêtes ventrales postérieures, alors que chez l'espèce actuelle *Mertensiella caucasica* et surtout chez l'espèce fossile *M. mera* du Pliocène supérieur d'Ivanovce (Slovaquie [17]), ces crêtes sont bien développées entre les processus transverses ventraux et la partie postérieure du centrum [18,21,22] ;
- une surface ventrale du centrum beaucoup plus aplatie dorsoventralement [17,23] ;
- des prézygapophysies plus petites [17] ;
- des crêtes zygapophysaires antérieures légèrement plus développées [17,18].

Certains auteurs [18,22] ont remarqué que *Chioglossa* se distinguait de *Mertensiella* par l'inclinaison dorsale des processus transverses. Chez le spécimen MNCN-13015, ce caractère est valable pour la plupart des vertèbres précaudales, mais ne se vérifie pas pour les vertèbres antérieures (V2-5). Sur les vertèbres V2 et V3,

les processus transverses sont inclinés ventralement et, sur les vertèbres V4 et V5, le processus transverse dorsal est sub-horizontale et le processus ventral est incliné ventralement (Fig. 3).

Au sein du genre *Chioglossa*, la seule espèce fossile connue *C. meini* Estes & Hoffstetter, 1976 a été définie comme ayant des vertèbres plus grandes que celles de *C. lusitanica* et une orientation différente de celle des foramens subcentraux des vertèbres précaudales postérieures. D'après les illustrations et les quelques données métriques fournies dans la littérature, la taille des vertèbres attribuée à *C. meini*, bien que pouvant parfois être plus grande (WL > 4,5 mm), reste cependant relativement similaire à celle que nous avons pu observer sur le spécimen MNCN-13015 (WL = 2,9 ± 0,2 mm ; min/max = 2,3/3,1 mm ; n = 16 ; Fig. 3, Tableau 1) et les mesures d'un exemplaire moderne de *C. lusitanica* (WL = 2,5 ± 0,1 mm ; min/max = 2,2/2,6 mm ; n = 9) publiées par Haller-Probst [16]. Rage & Hossini [20] font d'ailleurs la même observation à propos des vertèbres fossiles de *C. meini* du gisement de Sansan (Gers, France), où les plus grandes atteignent 2,4 mm (WL). De même, la morphologie des foramens subcentraux (« qui s'ouvrent généralement vers l'arrière dans des sillons qui séparent les apophyses transverses du centrum » [13]) sur les vertèbres précaudales postérieures semble être plus ou moins variable. Ainsi Rage & Hossini [20] observent que, si l'ouverture vers l'arrière prédomine sur les vertèbres fossiles de La Grive-Saint-Alban, au contraire, à Sansan, c'est plutôt l'ouverture ventrale qui prédomine. D'après ces auteurs, *C. lusitanica* ne présenterait pas de foramens subcentraux à ouverture postérieure mais seulement ventrale, alors que chez *C. meini* les deux types d'ouverture sont présents bien que dans des proportions variables suivant les localités. Sur le spécimen moderne MNCN-13015 consulté, tous les foramens subcentraux s'ouvrent ventralement et aucun sillon n'a été observé.

Pour résumer, même si nous avons montré que certains caractères utilisés pour séparer *Chioglossa* de *Mertensiella* pouvaient varier au sein du squelette axial d'un même individu, les vertèbres fossiles de Valdavara-1 se différencient du genre *Mertensiella* par le moindre développement des crêtes ventrales postérieures, une surface ventrale du centrum plus aplatie dorsoventralement, des prézygapophysys plus petites et des crêtes zygapophysysaires antérieures légèrement plus développées. Nos fossiles se distinguent de l'espèce fossile *C. meini*, d'une part, parce que les vertèbres de Valdavara-1 n'atteignent pas une taille supérieure à celle qui peut être observée sur le matériel moderne de *C. lusitanica* et, d'autre part, qu'aucun foramen sub-

central ne présente la morphologie décrite par Estes & Hoffstetter [13] pour *C. meini*. Toutefois, nous tenons à préciser que les critères énoncés ici sont à prendre avec la plus grande prudence, du fait que nous n'avons eu accès qu'à un unique spécimen de comparaison moderne et que la variabilité intraspécifique est probablement importante.

3. Discussion

3.1. Implications écologiques, environnementales et climatiques

Le chioglosse portugais est un salamandridé endémique du Nord-Ouest de la Péninsule ibérique qui vit le long des cours d'eau dans les zones montagneuses de basse et moyenne altitudes [5,15,29]. Il est actuellement répertorié comme une espèce menacée sur la liste rouge *International Union for Conservation of Nature* (IUCN). Son abondance relative semble se réduire vers le Nord de l'Espagne et surtout vers le Nord-Est de son aire de distribution actuelle. Au Portugal, Arntzen [5,6] a comptabilisé une densité de 400 à 500 individus par 100 m de rivière, alors qu'ont été comptés 166 à 196 individus à La Coruña pour 100 m de rivière [27]. Tout au long de l'année, l'activité et la sélection de microhabitats semblent être en relation avec l'hygrométrie. Dans les zones de forêt caducifoliée, durant les périodes très humides, les chioglosses peuvent se trouver jusqu'à plusieurs centaines de mètres de l'eau. Dans les zones plus sèches ou durant l'été, ils ne s'éloignent guère à plus de 25 m du cours d'eau où bien alors, partent à la recherche d'un endroit frais et humide pour estiver [27]. La fidélité aux sites de reproduction et d'estivation est élevée et la migration vers ces lieux peut représenter des distances relativement importantes (plus de 700 m) [5,7,15,29]. Pour les besoins de la reproduction, entre mai et juin, les chioglosses se réunissent dans des endroits caractérisés par un substrat rocheux fortement incliné voire vertical, avec une forte humidité et la présence d'eau courante limpide de température et débit constant [5,15,27,29].

L'environnement actuel à proximité de la grotte de Valdavara-1 s'accorde bien avec les données chorologiques de *C. lusitanica*. L'entrée de la grotte s'ouvre dans une pente boisée à environ 300 m du cours d'eau. Le substrat rocheux devant l'entrée de la grotte et ce jusqu'au cours d'eau est très incliné (pente d'environ 20–30°). La présence de *C. lusitanica*, dans le niveau 2, suggère donc, pour la période Chalcolithique, un climat de type océanique semblable à l'actuel, avec des précipitations moyennes annuelles élevées (supérieures à 1000 mm)

et avec un hiver et un été relativement doux (température moyenne du mois de juillet inférieure à 22,5 °C) (données chorologiques d'après [24,25]).

3.2. Implications pour l'histoire biogéographique

Jusqu'à présent, la connaissance que nous avons de l'histoire biogéographique du chioglosse portugais (*C. lusitanica*) reposait surtout sur des données génétiques et des études de variation morphologique [1–4].

D'après les données paléontologiques, une seule espèce fossile *C. meini* est connue depuis la fin de l'Oligocène d'Allemagne, de France et de Suisse [9,10,12,13] jusqu'au Miocène inférieur et moyen de France, d'Autriche, d'Allemagne et de la République tchèque [10,13,16,18,20,21], montrant que les représentants du genre *Chioglossa* ont eu, par le passé, une vaste distribution géographique en Europe de l'Ouest et centrale (Fig. 5).

Chez les populations modernes de *C. lusitanica* la plus grande diversité génétique intraspécifique a été trouvée parmi les populations méridionales du Portugal, suggérant que les populations espagnoles aient apparemment une origine récente liée à une expansion postglaciaire (< 18 000 années BP) à partir de refuges méridionaux (Fig. 6) [1,2,4]. De plus, le décalage observé entre la distribution actuelle de l'espèce en rapport avec sa distribution potentielle laisserait supposer que *C. lusitanica* soit toujours en expansion dans le Nord-Est de son aire de distribution [4]. Son absence de zones potentiellement favorables depuis l'Est des Cantabres jusqu'aux Pyrénées pourrait cependant être dû à d'autres paramètres, comme la nature du substrat ou la compétition avec d'autres espèces [24,25,28].

Jusqu'à présent, pour tester ces différentes hypothèses, les herpétologistes ne disposaient que de peu de données sur la vitesse d'expansion des populations de *C. lusitanica*. D'après Alexandrino et al. [4], une vitesse de dispersion faible n'est pas viable pour expliquer l'absence de l'espèce dans certaines parties de son aire de distribution potentielle. Alors que d'après Teixeira et al. [25], bien que *C. lusitanica* soit capable de se mouvoir sur une certaine distance (> 350 mètres par nuit), la dispersion aurait lieu plutôt parallèlement au cours d'eau que perpendiculairement [7] : ce qui impliquerait au final une faible vitesse d'expansion.

Les données fournies par le gisement de Valdavara-1 nous permettent donc d'estimer plusieurs vitesses d'expansion possibles pour *C. lusitanica* :

- si comme le suggère Alexandrino et al. [4], l'espèce a commencé à s'étendre il y a 18 000 ans BP depuis une

zone située au sud du fleuve Duero (Fig. 6) et qu'elle a atteint la partie nord du bassin du Miño à Valdavara-1, il y a au moins 4490 années BP, alors la vitesse d'expansion de l'espèce « en ligne droite » peut être estimée à environ 250 km/13 510 ans, soit 18,5 m/an. À cette vitesse (supposée constante), *C. lusitanica* n'aurait pas encore atteint la limite nord-est de sa distribution actuelle, située à environ 250 km de la grotte de Valdavara-1, et ne devrait l'atteindre que dans environ 9020 années ;

- si au contraire nous tenons compte du fait que l'espèce est absente du riche assemblage de petits vertébrés du niveau pléistocène (niveau 4) daté entre 13 770 ± 70 et 14 640 ± 70 années BP, mais que *C. lusitanica* aurait atteint la province de Lugo peu de temps après, la vitesse se calculerait comme 250 km/4230 ans, soit 59,1 m/an. À cette vitesse, *C. lusitanica* aurait atteint la limite nord-est de sa distribution actuelle il y a 9540 années BP. Dans dernier ce cas, son absence à l'Est des Cantabres (territoire potentiellement favorable à l'espèce [24,25]) serait effectivement à mettre en rapport avec la nature du substrat ou la compétition avec une autre espèce, plutôt qu'avec une faible vitesse de dispersion.

Ces deux vitesses d'expansion sont en accord avec les capacités locomotrices observées chez *C. lusitanica*. Cependant, la vérité se situe très probablement entre ces deux valeurs : la première vitesse devant être considérée comme trop faible, puisqu'elle n'explique pas la répartition moderne de l'espèce vers le nord-est, alors que la seconde ne s'appuie sur aucune donnée paléontologique tangible, puisque « absence de preuve n'est pas preuve d'absence ».

En conclusion, les restes fossiles attribués à *C. lusitanica* dans l'Holocène de la grotte de Valdavara-1, même s'ils documentent la première mise en évidence fossile pour cette espèce, ne semblent pas correspondre à la première arrivée dans la province de Lugo du chioglosse portugais (en supposant que l'expansion de l'espèce se soit faite à vitesse constante et en ligne droite). La poursuite des prospections et des fouilles aux alentours des grottes de Valdavara s'annonce des plus prometteuses pour la compréhension de l'histoire biogéographique de l'herpétofaune actuelle de la Galice.

Remerciements

Les interventions dans la grotte de Valdavara-1 font parties du projet de recherche *Ocupaciones humanas durante el Pleistoceno de la cuenca del Miño* (HUM2007-63662). Les fouilles se réalisent chaque

année grâce à l'appui économique du Concello de Becerreá. Nous remercions les membres de l'équipe de fouille pour leurs efforts lors de la récupération des restes de microvertébrés. Nous tenons aussi à remercier Alberto López, propriétaire des terrains sur lesquels se situe le gisement, de nous en permettre l'accès, le Dr S. Bailon (muséum national d'Histoire naturelle, Paris) d'avoir commenté une première version du manuscrit, le Dr J.W. Arntzen (National Museum of Natural History, Leiden) de nous avoir fourni des données bibliographiques, le Dr J.E. González de nous avoir facilité l'accès au matériel ostéologique de comparaison des collections d'amphibiens et reptiles du Museo de Ciencias Naturales de Madrid et le personnel du Servei de Recursos Científic i Tècnic de la Universitat Rovira i Virgili (Tarragona) pour la réalisation des photographies au microscope électronique à balayage environnemental (ESEM). Les datations ^{14}C ont été réalisées par le laboratoire Beta Analytic. Deux lecteurs anonymes ont permis d'améliorer ce manuscrit par leurs commentaires et suggestions. Cet article est aussi une contribution aux projets de recherche PO BOS 2003-8938, DGICGL 2006-13532-C03-01-02 et CGL2006-04548/BTE.

Références

- [1] J. Alexandrino, E. Froufe, J.W. Arntzen, N. Ferrand, Genetic subdivision, glacial refugia and postglacial recolonization in the golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica* (Amphibia: Urodela), *Mol. Ecol.* 9 (2000) 771–781.
- [2] J. Alexandrino, J.W. Arntzen, N. Ferrand, Nested clade analysis and the genetic evidence for population expansion in the phylogeography of the golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica* (Amphibia: Urodela), *Heredity* 88 (2002) 66–74.
- [3] J. Alexandrino, N. Ferrand, J.W. Arntzen, Morphological variation in two genetically distinct groups of the golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica* (Amphibia: Urodela), *Contrib. Zool.* 74 (3–4) (2005) 213–222.
- [4] J. Alexandrino, J. Teixeira, J.W. Arntzen, N. Ferrand, Historical biogeography and conservation of the golden-striped salamander (*Chioglossa lusitanica*) in northwestern Iberia: integrating ecological, phenotypic and phylogeographic data, in: S. Weiss, N. Ferrand (Eds.), *Phylogeography of southern European refugia: evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*, Springer, Dordrecht, 2007, pp. 189–205.
- [5] J.W. Arntzen, Ecological observations on *Chioglossa lusitanica* (Caudata, Salamandridae), *Amphibia Reptilia* 1 (1981) 187–203.
- [6] J.W. Arntzen, On the biology of *Chioglossa lusitanica*, the golden-striped salamander, *Biol. Conserv.* 28 (1984) 89–92.
- [7] J.W. Arntzen, Speedy salamanders: sedentariness and migration of *Chioglossa lusitanica*, *Rev. Esp. Herpetol.* 8 (1994) 81–86.
- [8] J.W. Arntzen, *Chioglossa lusitanica* Bocage, 1864 – Goldstreifensalamander, in: K. Grossenbacher, B. Thiesmeier (Eds.), *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. (4) 1: Urodela I, Aula-Verlag, Wiesbaden, 1999, pp. 301–321.
- [9] M. Böhme, Ectothermic vertebrates (Teleostei, Allocaudata, Urodela, Anura, Testudines, Choristodera, Crocodylia, Squamata) from the Upper Oligocene of Oberleichtersbach (Northern Bavaria, Germany), *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 260 (2008) 161–183.
- [10] M. Böhme, A. Ilg, fosFARBase, 2003, <http://www.wahrestaerke.com/> (site consulté en février 2009).
- [11] O. Böttcher, Beiträge zur Anatomie von *Chioglossa lusitanica* (Barboza du Bocage), Nordhausen (Theodor Müller), 1883, 49 p.
- [12] R. Estes, Gymnophiona, Caudata, in: P. Wellnhofer (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie (Encyclopedia of paleoherpetology)*, Part 2, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart and New York, 1981 (xv + 115 p.).
- [13] R. Estes, R. Hoffstetter, Les Urodèles du Miocène de La Grive-Saint-Alban (Isère, France), *Bull. Mus. Ntl. Hist. Nat. Paris* (3^e série), 398, *Sciences de la Terre* 57 (1976) 299–343.
- [14] R. Fábregas Valcarce, S. Alonso Fernández, T. Lazuén Fernández, A. de Lombera Hermida, A. Pérez Alberti, X.P. Rodríguez Álvarez, C. Rodríguez Rellán, M. Terradillos Bernal, M.R. Serena González, M. Vaquero Rodríguez, Aportacións ó estudo da prehistoria da cunca media do Miño. Os asentamentos en cova e ó aire libre, *Gallaecia* 27 (2008) 63–88.
- [15] M. García-París, A. Montori, P. Herrero, Amphibia, Lissamphibia, in: M.A. Ramos, et al. (Eds.), *Fauna Ibérica*, Museo Nacional de Ciencias Naturales, 24, CSIC, Madrid, 2004, 640 p.
- [16] M.S. Haller-Probst, Neues Salamandridenmaterial von süddeutschen Fundorten, *Mitt. Bayer. Staatsslg. Palaont. Hist. Geol.* 37 (1997) 53–73.
- [17] M. Hodrová, Salamandridae of the Upper Pliocene Ivanovce locality (Czechoslovakia), *Acta Universitatis Carolinae, Geologica* 4 (1984) 331–352.
- [18] M. Ivanov, Early Miocene amphibians (Caudata, Salientia) from the Mokrá-Western Quarry (Czech Republic) with comments on the evolution of Early Miocene amphibian assemblages in Central Europe, *Geobios* 41 (2008) 465–492.
- [19] J.M. López-García, H.-A. Blain, G. Cuenca-Bescós, M. Vaquero, S. Alonso, C. Alonso, Primeros datos sobre los microvertebrados (Amphibia, Squamata & Mammalia) del Pleistoceno Superior final-Holoceno de la Cueva de Valdavara-1 (Becerreá, Lugo), in: J.I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela, J.C. García-Ramos (Eds.), *Libro de Resúmenes, XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 2008, pp. 142–143.
- [20] J.-C. Rage, S. Hossini, Les Amphibiens du Miocène moyen de Sansan, in: L. Ginsburg (Ed.), *La faune miocène de Sansan et son environnement*, Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle, 183, 2000, pp. 177–217.
- [21] B. Sanchíz, Vertebrates from the Early Miocene lignite deposits of the opencast mine Oberdorf (Western Styrian Basin, Austria), *Annalen des Naturhistorischen Museums* 99A (1998) 13–29.
- [22] B. Sanchíz, M. Młynarski, Pliocene Salamandrids (Amphibia, Caudata) from Poland, *Acta zoologica cracoviensia* 24 (1979) 175–188.
- [23] M.-J. Teege, Studien zur Entwicklung und Gestalt der Urodelenwirbel, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 160 (1957) 95–163.
- [24] J. Teixeira, N. Ferrand, The application of distribution models and Geographical information systems for the study of biogeography and conservation of herpetofauna: *Chioglossa lusitanica* as a case study, *Rev. Esp. Herpetol.* (2002) 119–130.
- [25] J. Teixeira, N. Ferrand, J.W. Arntzen, Biogeography of the golden-striped salamander, *Chioglossa lusitanica*: a field sur-

- vey and spatial modelling approach, *Ecography* 24 (2001) 618–623.
- [26] M. Vaquero, S. Alonso, C. Alonso, A. Ameijenda, H.-A. Blain, R. Fábregas, G. Gómez Merino, A. de Lombera, J.M. López García, C. Lorenzo, M. Lozano, C. Rodríguez Rellán, J. Rosell, M.R. Serna, Nuevas fechas radiométricas para la Prehistoria del noroeste de la Península Ibérica: la Cueva de Valdavara (Becerreá, Lugo), *Trabajos de Prehistoria* 66 (2009) 99–112.
- [27] M. Vences, Untersuchungen zur Ökologie, Ethologie und geographischen Variation von *Chioglossa lusitanica* Bocage, 1864, *Salamandra* 26 (1990) 267–297.
- [28] M. Vences, *Chioglossa lusitanica* Barbosa du Bocage, 1864, in: J.M. Pleguezuelos (Ed.), *Distribución y biogeografía de los anfibios y reptiles en España y Portugal*, Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Granada, 1997, pp. 103–105.
- [29] M. Vences, *Salamandra rabilarga* – *Chioglossa lusitanica*, in: L.M Carrascal, A. Salvador (Eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 2003. <http://www.vertebradosibericos.org/> (site consulté en février 2009).