

Un nouveau genre de Lacertidae (Reptilia, Lacertilia) dans les faluns miocènes de l'Anjou-Touraine (Maine-et-Loire, France)

Marc AUGÉ

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

Salvador BAILON

Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, UMR 6569 du CNRS,
33bis bd Franck Pilatte, F-06300 Nice (France)
sbailon@lazaret.unice.fr

Jean-Pierre Malfay

Département Histoire de la Terre, Muséum national d'Histoire naturelle,
43 rue Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Augé M., Bailon S. & Malfay J.-P. 2003. — Un nouveau genre de Lacertidae (Reptilia, Lacertilia) dans les faluns miocènes de l'Anjou-Touraine (Maine-et-Loire, France). *Geodiversitas* 25 (2) : 289-295.

RÉSUMÉ

Une espèce de Lacertidae, *Pseudeumeces pouiti* Augé, 1993, à dents postérieures élargies (dents amblyodontes) a été décrite dans le Miocène moyen de la localité de Pontbrault (faluns de l'Anjou-Touraine). La découverte, dans un autre gisement miocène, d'un nouveau matériel (un dentaire presque complet) montre que cette espèce diffère notablement du genre *Pseudeumeces* Hoffstetter, 1944 (espèce type *Pseudeumeces cadurcensis* (Filhol, 1877) de l'Oligocène). Elle ne peut être maintenue dans le genre *Pseudeumeces* et un nouveau genre, *Ligerosaurus* n. gen., est proposé ici. D'autre part, la distribution stratigraphique et les relations phylétiques des Lacertidae européens du Paléocène et du début du Néogène sont commentées.

MOTS CLÉS

Reptilia,
Lacertilia,
Lacertidae,
Miocène,
Ligerosaurus n. gen.,
France,
amblyodontie,
nouveau genre.

ABSTRACT

A new genus of Lacertidae (Reptilia, Lacertilia) from the Miocene deposits of Anjou-Touraine (Maine-et-Loire, France).

A lacertid lizard, *Pseudeumeces pouiti* Augé, 1993, with posterior enlarged teeth (amblyodont teeth), was described from the middle Miocene locality of Pontbrault (France). New material (a dentary), referred to this species, differs sharply from the dentary of the type species *Pseudeumeces cadurcensis* (Filhol, 1877) and demonstrates that the species represents a distinct genus. Here we propose to erect a new genus, *Ligerosaurus* n. gen. Stratigraphic ranges and phyletic relationships of the European lacertid lizards during the Paleocene and the early Neogene are discussed.

KEY WORDS

Reptilia,
Lacertilia,
Lacertidae,
Miocene,
Ligerosaurus n. gen.,
France,
amblyodont teeth,
new genus.

INTRODUCTION

Une espèce de Lacertidae, *Pseudeumeces pouiti* Augé, 1993, a été décrite dans le Miocène moyen (MN5, peut-être remanié de MN3a, Ginsburg 1989, 1990 ; de Bruijn *et al.* 1992) de Pontbrault-en-Lasse (faluns de l'Anjou-Touraine, Augé 1993). Dans une étude préliminaire, Gobé *et al.* (1980) avaient attribué le dentaire holotype (n° 31374 PtF, coll. Pouit, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) aux Anguidae Gray, 1825 (genre *Ophisaurus* Daudin, 1803). L'examen de l'holotype, un dentaire gauche légèrement abîmé, seul matériel connu alors pour l'espèce *Pseudeumeces pouiti*, ne laisse aucun doute sur son appartenance aux Lacertidae Bonaparte, 1831.

Cette espèce se signale par ses dents élargies, amblyodontes, qui la rapprochent du genre *Pseudeumeces* Hoffstetter, 1944, connu dans l'Oligocène supérieur des Phosphorites du Quercy, avec l'espèce *Pseudeumeces cadurcensis* (Filhol, 1877) (Hoffstetter 1944 ; Rage 1987 ; Augé 2001a).

Dès l'origine, l'attribution de l'espèce miocène au genre *Pseudeumeces* soulevait quelques questions, notamment celle de l'absence du genre dans les derniers niveaux de l'Oligocène supérieur et les premiers du Miocène inférieur. Cependant, les ressemblances morphologiques entre l'espèce du Miocène de Pontbrault-en-Lasse et *Pseudeumeces cadurcensis* semblaient suffisantes pour autoriser une identité générique.

La découverte par l'un d'entre nous (JPM), à Pontigné (Maine-et-Loire, Orléanien, Ginsburg & Bonneau 1995 ; Ginsburg 2001), d'un dentaire droit pratiquement complet, oblige à revoir cette interprétation. Ce dentaire a déjà été signalé par Malfay & Meyer (1975) qui y virent un membre du genre *Ophisaurus*. Le dentaire holotype a aussi été attribué au genre *Ophisaurus* (Gobé *et al.* 1980) d'après sa dentition élargie qui présente, en effet, quelques similitudes avec celle de l'anguidé actuel *Pseudopus* (*Ophisaurus*) *apodus* Pallas, 1775. Malgré tout, ces fossiles miocènes appartiennent sans ambiguïté aux Lacertidae. Les différences entre le genre *Pseudopus* Merrem, 1820 et les Lacertidae amblyodontes ne seront pas discutées, elles sont rappelées dans Augé (1993).

SYSTÉMATIQUE

Famille LACERTIDAE Bonaparte, 1831

Genre *Ligerosaurus* n. gen.

ESPÈCE TYPE ET UNIQUE ESPÈCE. — *Pseudeumeces pouiti* Augé, 1993.

ETYMOLOGIE. — De *Liger* : Loire.

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

Ligerosaurus pouiti (Augé, 1993) n. comb.

HOLOTYPE. — Un dentaire gauche, n° 31374 PtF, coll. D. Pouit, déposé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (Augé 1993 : 70, fig. 1).

LOCALITÉ TYPE. — Pontbrault-en-Lasse (Maine-et-Loire, France).

AUTRE MATÉRIEL. — Pontigné, Miocène moyen (MN5) : un dentaire droit pratiquement complet (Fig. 1) et un fragment de dentaire gauche, déposés au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE. — Faluns de l'Anjou-Touraine (bassin de Savigné-sur-Lathan), Miocène moyen (MN5) ou fin du Miocène inférieur (MN3-MN4).

ÂGE. — Orléanien, début du Miocène moyen, MN5 (ou fin du Miocène inférieur, MN3-MN4).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Lacertidae aux dents moyennes et postérieures élargies (amblyodontes). *Ligerosaurus pouiti* n. comb. diffère des autres Lacertidae amblyodontes déjà décrits dans l'Oligocène (*Pseudeumeces cadurcensis* et *Dracaenosaurus croizeti* Hoffstetter, 1944) et le Miocène (*Amblyolacerta dolnicensis* Rocek, 1984) par son degré d'amblyodontie, plus important que celui de *Amblyolacerta*, alors que les dents de *Dracaenosaurus* sont beaucoup plus larges que celles de *Ligerosaurus pouiti* n. comb. Cette espèce se distingue de *Pseudeumeces cadurcensis* et des autres Lacertidae amblyodontes par l'empreinte importante laissée par le splénial sur la marge inférieure de la lame horizontale et la présence de trois dents moins développées derrière les dents les plus amblyodontes. D'autres caractères distinguent *L. pouiti* n. comb. de *P. cadurcensis*, comme le bord ventral du dentaire plus épais, la lame horizontale qui s'amincit peu de l'avant vers l'arrière et le sulcus Meckeli qui s'étrangle assez loin en arrière de la symphyse chez *Ligerosaurus pouiti* n. comb. Il diffère des Lacertidae connus par le fort redressement de la partie postéro-dorsale du dentaire et par l'ampleur de l'élargissement dorsal de la partie postérieure du dentaire.

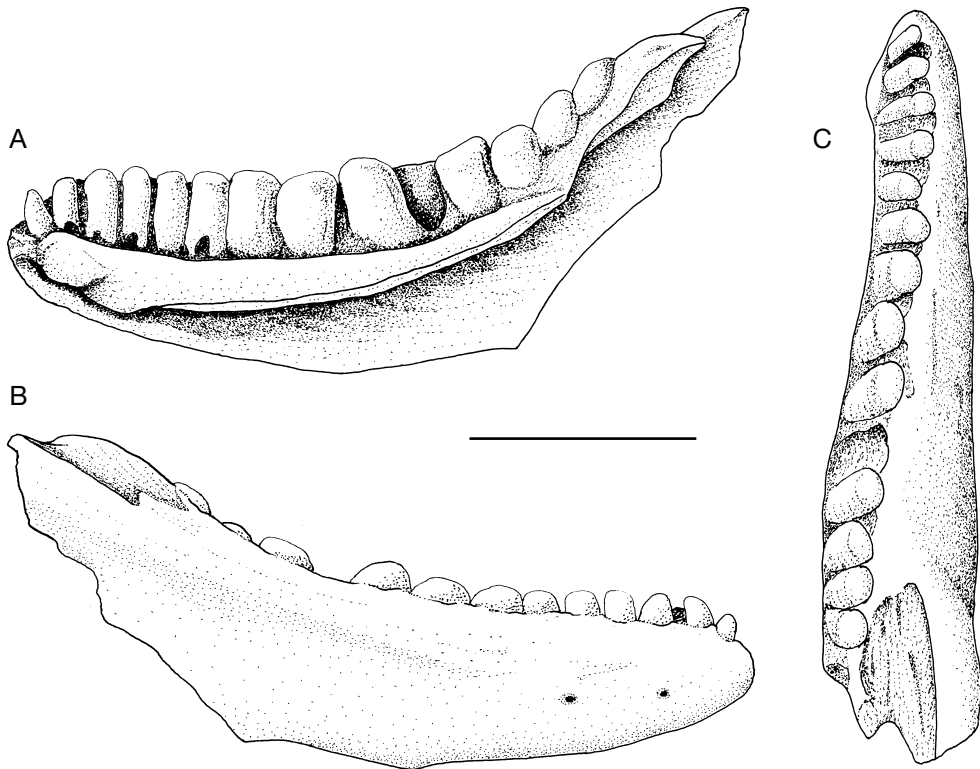


FIG. 1. — *Ligerosaurus pouiti* n. comb., dentaire droit, Pontigné (MN5) ; A, vue linguale ; B, vue labiale ; C, vue dorsale. Échelle : 5 mm.

DESCRIPTION

Le dentaire a déjà été décrit (Augé 1993 : Lacertidae dont le dentaire a des dents postérieures amblyodontes et en nombre inférieur ou égal à 15 et différent de *Pseudeumeces cadurcensis* par son bord ventral plus épais ; la lame horizontale qui s'amincit peu ; le sulcus Meckeli qui s'étrangle assez loin en arrière de la symphyse et par une amblyodontie plus prononcée) et nous ne reprendrons ici que l'étude des points présentés par le nouveau spécimen et qui n'avaient pu être observés sur l'holotype.

Le nouveau dentaire de Pontigné (Fig. 1), nettement plus complet que celui de Pontbraut-en-Lasse, permet de compléter les caractères morphologiques de cet élément osseux et de réinterpréter son attribution systématique.

Le dentaire de Pontigné se caractérise par une forme générale très arquée en vue latérale et un

aspect robuste. Seule l'extrémité postéro-ventrale de cet os manque.

Sur la face labiale, l'extrémité postéro-dorsale, intacte, révèle une importante surface de contact avec le processus labio-dentaire du coronéoïde. Cette impression est faiblement inclinée en vue labiale mais elle est surtout exposée dorsalement, le dentaire formant une sorte de replat bordant le côté labial de la rangée dentaire à ce niveau. Lingualement, la lame horizontale possède un bord médian épais et vertical à l'avant, dont la hauteur diminue un peu postérieurement. Sous cette lame horizontale, une gouttière correspondant au bord de contact avec le splénial s'allonge jusqu'à près de la symphyse. Tout laisse supposer que la terminaison antérieure du splénial se situait au niveau de la quatrième position dentaire (comptée depuis l'avant).

La rangée dentaire est fortement arquée, nettement redressée postérieurement. Les dents ont une implantation pleurodonte, avec un sulcus dentalis assez marqué à la base. On compte 14 (peut-être 15) positions dentaires. Toutes les dents sont peu élevées et possèdent un apex arrondi, les plus antérieures sont cylindriques, alors que les dents moyennes et postérieures s'étendent antéro-postérieurement (dentition amblyodonte, Hoffstetter 1944), les dents les plus larges se trouvant de la septième à la onzième position dentaire. Les trois dernières étant moins développées.

DISCUSSION

Dans un premier temps, nous rappellerons les caractères diagnostiques des Lacertidae exposés par ce dentaire :

- allure générale fortement arquée dans le plan vertical ;
- sulcus Meckeli se rétrécissant régulièrement de l'arrière vers l'avant ;
- impression du splénial s'étendant assez loin vers l'avant ;
- face de contact avec le processus labial du coronoïde visible sur l'extrémité postéro-dorsale du dentaire.

En revanche, ce dentaire se démarque de ceux des Lacertidae à dentition amblyodonte déjà décrits dans l'Oligocène (*Pseudeumeces cadurcensis* et *Dracaenosaurus croizeti*) ou le Miocène (*Amblyolacerta dolnicensis*). Le degré d'amblyodontie des dents postérieures, plus discret chez *Amblyolacerta* et beaucoup plus marqué chez *Dracaenosaurus* que chez *Ligerosaurus pouiti* n. comb., suffit à écarter toute identité générique avec ces deux taxons. Par contre, *Ligerosaurus pouiti* n. comb. et *Pseudeumeces cadurcensis* présentent le même stade d'amblyodontie, en quelque sorte intermédiaire entre celui des deux genres *Amblyolacerta* et *Dracaenosaurus*. Malgré tout, ces deux dernières espèces montrent des différences morphologiques tranchées qui mènent à leur séparation générique.

La rangée dentaire de *Ligerosaurus pouiti* n. comb. se relève fortement à l'arrière et porte trois dents moins développées derrière les dents les plus

amblyodontes. La dernière s'insère sur un plan assez redressé par rapport au reste de la rangée dentaire.

Le splénial laisse une empreinte nette tout le long de la marge ventrale de la lame horizontale.

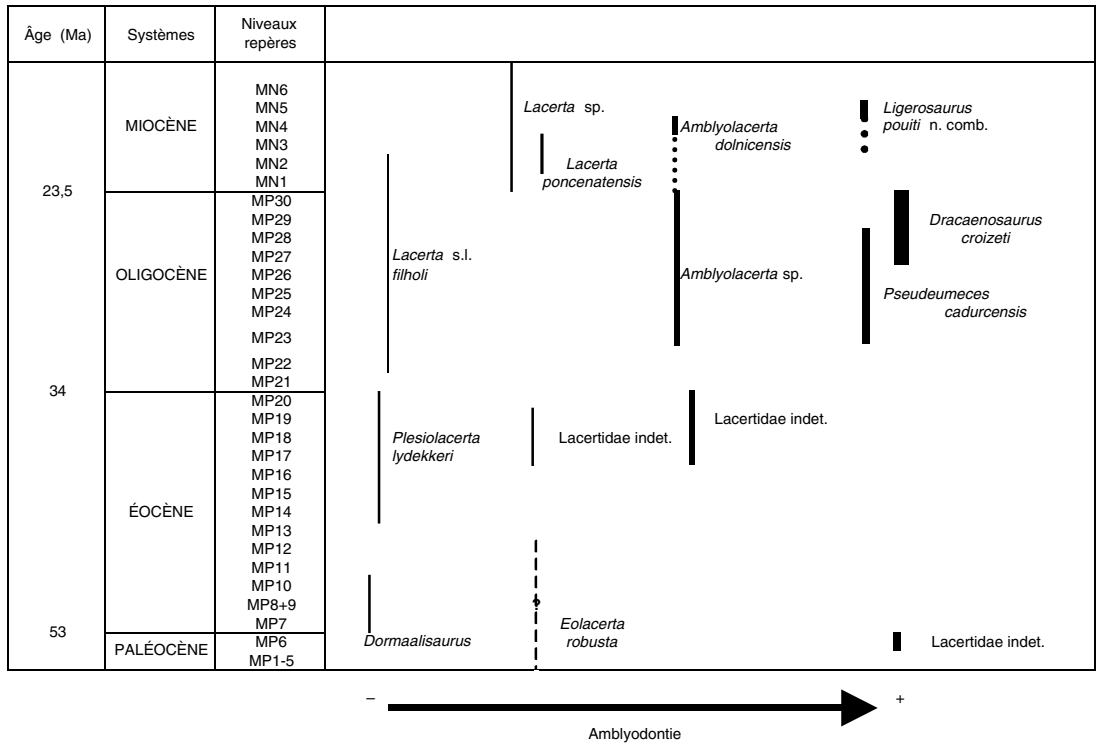
Ces différences s'ajoutent à celles déjà notées dans la première diagnose de l'espèce *Ligerosaurus pouiti* n. comb. (voir Diagnose émendée).

REMARQUES SUR LES LÉZARDS AMBLYODONTES DU TERTIAIRE

L'apparition d'une espèce nouvelle de Lacertidae à la dentition nettement amblyodonte dans le Miocène français mérite d'être commentée dans un cadre plus large, celui de l'évolution des Lacertidae européens dans l'ensemble du Tertiaire (Tableau 1).

Une série de Lacertidae à la dentition amblyodonte est connue dans l'Oligocène français grâce aux travaux de Hoffstetter (1944) (voir aussi Estes 1983 ; Rage 1987). Cette série constitue certainement un ensemble phylétique homogène (Augé 2001a), un groupe monophylétique. Elle débute durant l'Oligocène inférieur avec l'espèce à dents non élargies *Lacerta* s.l. *filholi* Augé, 1988 et se poursuit avec l'apparition successive, dans les gisements de l'Oligocène, de Lacertidae de plus en plus amblyodontes, la série culmine à la fin de l'Oligocène, il y a environ 23,5 Ma, avec l'espèce *Dracaenosaurus croizeti* aux dents véritablement énormes. Au tournant Oligocène/Miocène, les formes les plus dérivées (les plus amblyodontes dans notre cas) disparaissent avec les deux genres *Pseudeumeces* et *Dracaenosaurus*, ne laissant subsister au début du Miocène que des formes à dents banales ou faiblement amblyodontes : *Lacerta* s.l. *filholi* (dernier représentant à Montaigu-le-Blin, MN2), *Lacerta poncenatensis* Müller, 1996 (dans le Miocène inférieur de Poncenat, MN2) (Müller 1996) et *Amblyolacerta dolnicensis* (dans le Miocène inférieur [MN4] de Dolnice, République Tchèque) (Roczek 1984). *Ligerosaurus pouiti* n. comb. n'est donc pas étroitement apparenté aux Lacertidae amblyodontes de l'Oligocène. La réapparition d'un Lacertidae à

TABLEAU 1. — Extension stratigraphique des taxons de Lacertidae durant le Paléogène et le début du Néogène en Europe de l'Ouest. Les formes à dents amblyodontes sont représentées par un trait d'autant plus épais que la dentition est amblyodonte. L'espèce *Eolacerta robusta* Nöth, 1940 est certainement un Scincomorpha, mais son attribution aux Lacertidae reste très douteuse selon Müller (1998). Le Lacertidae *Succinilacerta succinea* Boulenger, 1917 (Böhme & Weitschat 1998), conservé dans l'ambre de la Baltique (Éocène), ne figure pas dans ce tableau car sa dentition n'est pas connue.



la dentition fortement amblyodonte dans le Miocène moyen (peut-être la fin du Miocène inférieur) s'inscrit dans un parcours évolutif reconnu à maintes reprises dans des groupes et à des périodes très variés : extinction des formes présentant les morphologies les plus dérivées (espèces sténotopes) lors des crises alors que les espèces généralistes (eurytopes) subsistent, et réapparition de morphologies dérivées lors des épisodes de diversification faisant suite aux crises. Ces itérations évolutives sont bien connues chez les mammifères (Janis & Damuth 1990), notamment les mammifères carnivores (Van Valkenburgh 1991), et ont aussi été décrites chez des organismes marins (Kaiser & Boucot 1996 ; Saunders *et al.* 1999, entre autres).

Les Lacertidae illustrent d'autant mieux cette tendance qu'elle semble se manifester depuis le

Paléocène en Europe. Des études préliminaires et qui restent encore à confirmer, de la faune du gisement paléocène de Cernay, indiquent la présence d'un Lacertidae amblyodonte et, peut-être, d'une forme à dents banales. La crise qui marque le passage Paléocène/Éocène (Aubry *et al.* 1998 ; Augé 2001b) ne laisse subsister que des Lacertidae à dents banales, à l'apex plutôt bicuspidé, dans l'Éocène inférieur (genre *Dormaalisaurus* Augé & Smith, 2002 ; Augé & Smith 2002). On retrouve de telles formes à dentition non dérivée durant tout l'Éocène (avec, par exemple l'espèce *Plesiolacerta lydekkeri* Hoffstetter, 1942). Elles seront accompagnées, à la fin de l'Éocène moyen et dans l'Éocène supérieur des Phosphorites du Quercy, par une nouvelle espèce de Lacertidae amblyodonte qui reste à décrire. *P. lydekkeri* disparaît lors de la Grande Coupure

Éocène/Oligocène (Stehlin 1909 ; Rage 1986), et, à nouveau, seule une forme à dents banales (*Lacerta* s.l. *filholi*) se montre durant le début de l'Oligocène inférieur.

Les mêmes étapes d'extinction/diversification jalonnent l'histoire des Lacertidae européens durant une bonne partie du Tertiaire (au moins du Paléocène au Miocène moyen). Dans cette perspective, la disparition des Lacertidae amblyodontes après le Miocène moyen pose problème. Un lien éventuel peut être suggéré avec la présence de plus en plus fréquente d'Anguinae amblyodontes (genre *Pseudopus* Merrem, 1820 ; Estes 1983 ; Klembara 1981) dans les gisements européens à partir du Miocène moyen.

Remerciements

Nous remercions les rapporteurs de cet article, J.-C. Rage (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) et Z. Rocek (Institut de Géologie, Prague), pour leurs commentaires très utiles à sa rédaction. Nous remercions également S. Sen (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) et T. Fourrier pour leurs judicieux conseils.

RÉFÉRENCES

AUBRY M. P., LUCAS S. & BERGGREN W. A. (eds.) 1998. — *Late Paleocene-Early Eocene Climatic and Biotic Events in the Marine and Terrestrial Records*. Columbia University Press, New York, 513 p.

AUGÉ M. 1993. — Une nouvelle espèce de Lacertid (Reptilia, Lacertilia) des Faluns Miocènes de l'Anjou-Touraine. *Bulletin de la Société de Sciences naturelles de l'Ouest de la France* 15 (3): 69-74.

AUGÉ M. 2001a. — *Les Lacertiliens (Reptilia, Squamata) du Paléogène d'Europe de l'Ouest : Paléobiodiversité, évolution, paléobiogéographie*. Thèse du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France, 325 p.

AUGÉ M. 2001b. — Lacertilian diversity across the Paleocene/Eocene boundary in Europe. Climate and Biota of the Early Paleogene, international meeting, Powell, Wyoming, USA, in ROCEK Z. & HART S. (eds), *Herpetology 97, Abstract volume* : 10.

AUGÉ M. & SMITH R. 2002. — Nouveaux Lacertidae de l'Éocène inférieur européen. *Belgian Journal of Zoology* 131 (1): 3-15.

BÖHME W. & WEITSCHART W. 1998. — Redescription of the Eocene lacertid lizard *Nucras succinea*

Boulanger, 1917 from Baltic amber and its allocation to *Succinilacerta* n. gen. *Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 81: 203-222.

BRUIJN H. DE, DAAMS R., DAXNER-HÖCK G., FAHLBUSCH V., GINSBURG L., MEIN P., MORALES J., HEINZMANN E., MAYHEW D. F., VAN DER MEULEN A. J., SCHMIDT-KITTLER N. & TELLES-ANTUNES M. 1992. — Report of the RCMNS working group on fossil mammals. Reisensburg (1990). *Newsletters on Stratigraphy* 26 (2/3): 65-118.

ESTES R. 1983. — Sauria terrestria, Amphisbaenia, in KUHN O. & WELLNHOFER P. (eds), *Handbuch der Paläoherpétologie*, Teil 10A. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 249 p.

GINSBURG L. 1989. — The faunas and stratigraphical subdivisions of the Orleanian in the Loire Basin (France), in LINDSAY E. H., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology, NATO ASI Series* 180. Plenum Press, New York: 157-176.

GINSBURG L. 1990. — Les quatre faunes de Mammifères miocènes des faluns du synclinal d'Esves (Val-de-Loire, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (II)* 310: 89-93.

GINSBURG L. 2001. — Les faunes de mammifères terrestres du Miocène moyen des Faluns du bassin de Savigné-sur-Lathan (France). *Geodiversitas* 23 (3): 381-394.

GINSBURG L. & BONNEAU M. 1995. — La succession des faunes de mammifères miocènes de Pontigné (Maine-et-Loire, France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 4^e sér., 16 (2-4): 313-328.

GOBÉ J. F., MORNAND J. & POUIT D. 1980. — Les restes de reptiles des faluns de l'Anjou-Touraine. *Société d'Études scientifiques de l'Anjou, Mémoire* 5: 18-27.

HOFFSTETTER R. 1942. — Sur les restes de Sauria du Nummulitique européen rapportés à la famille des Iguanidae. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 14: 233-240.

HOFFSTETTER R. 1944. — Sur les Scincidae fossiles. I. Formes européennes et nord-américaines. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 16 (6): 547-553.

JANIS C. M. & DAMUTH J. 1990. — Mammals, in MCNAMARA K. (ed.), *Evolutionary Trends*. Belhaven Press, London: 301-345.

KAISER H. E. & BOUCOT A. J. 1996. — Specialisation and extinction: Cope's law revisited. *Historical Biology* 11: 247-265.

KLEMBARA J. 1981. — Beitrag zur Kenntniss der Subfamilie Anguinae (Reptilia, Anguinae). *Acta universitatis Carolinae, Geologica* 2: 121-168.

MALFAY J.-P. & MEYER B. 1975. — *Les vertébrés des faluns de l'Anjou-Touraine*. Fédération française des Clubs et Associations de Géologues, Géoscience, 33, spécial Touraine, 3 p.

- MÜLLER J. 1996. — Eine neue Art der echten Eidechsen (Reptilia: Lacertilia: Lacertidae) aus dem Unteren Miozän von Pöncenat, Frankreich. *Mainzer Geowissenschaftliche Mitteilungen* 25: 79-88.
- MÜLLER J. 1998. — *Osteologie und phylogenetische Stellung von Eolacerta robusta Nöth 1940, einem Lacertilier aus dem Miozän von Messel und dem Geiseltal (Reptilia, Scincomorpha)*. Thesis, J. Gutenberg Universität Mainz, Germany, 113 p.
- RAGE J.-C. 1986. — The amphibians and reptiles at the Eocene-Oligocene transition in Western Europe: An outline of the faunal alterations, in POMEROL C. & PREMOLI-SILVA I. (eds.), *Terminal Eocene Events*. Elsevier, Amsterdam: 309-310.
- RAGE J.-C. 1987. — Extinction chez les Squamates (Reptiles) à la fin de l'Oligocène en France. Adaptations et modifications de l'environnement. *Mémoires de la Société géologique de France* N.S. 150: 145-150.
- ROCEK Z. 1984. — Lizards (Reptilia: Sauria) from the lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). *Rozpravy Československé Akademie Ved. Rada Matematických a Přírodních Ved* 94 (1): 1-69.
- SAUNDERS W. B., WORK D. M. & NIKOLAEVA S. V. 1999. — Evolution of complexity in Paleozoic Ammonoid sutures. *Science* 286: 760-763.
- STEHLIN H. G. 1909. — Remarques sur les faunes de mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France* 4 (9): 488-520.
- VAN VALKENBURGH B. 1991. — Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): Evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology* 17 (4): 340-362.

*Soumis le 17 décembre 2001 ;
accepté le 7 mai 2002.*