LES AMPHIBIENS ET LES REPTILES DU PLIOCENE SUPERIEUR DE BALARUC II (HERAULT, FRANCE)

par

Salvador BAILON *

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Summary	8
Introduction	8
Etude systématique	9
Amphibiens	9
Caudata, Salamandridae	9
Anura, Ranidae	11
Reptiles	12
Amphisbaenia, Amphisbaenidae	12
Sauria, Agamidae	14
Gekkonidae	14
Lacertidae	14
Anguidae	15
Serpentes, Aniliidae	16
Boidae	21
Colubridae	22
Elapidae	23
Viperidae	23
Conclusions	25
Remerciements	26
Bibliographie	26

* Laboratoire d'Anatomie Comparée, Muséum National d'Histoire Naturelle, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Mots-clés: Amphibiens, Reptiles, Europe, France, Pliocène.
Key-words: Amphibians, Reptiles, Europe, France, Pliocene.

Palaeovertebrata, Montpellier, **19** (1): 7–28, 7 fig.
(Reçu le 3 Octobre 1988, accepté le 18 Janvier 1989, publié le 15 Septembre 1989)

RESUME

Le gisement du Pliocène supérieur (MN 16) de Balaruc II (Hérault, France) a livré les amphibiens et les reptiles suivants: *Chelotriton pliocenicus* nov. sp. et *Triturus marmoratus* (Salamandridae), cf. *Rana* (Ranidae), cf. *Blanus* (Amphisbaenidae), cf. *Agama* (Agamidae), Gekkonidae indét., *Lacerta* s.l. (Lacertidae), *"Ophisaurus"* sp. (Anguidae), *Michauxophis occitanus* (Aniliidae), Erycinae indét. (Boidae), *Elaphe* cf. *E. longissima* et *Malpolon* sp. (Colubridae), cf. *Naja* (Elapidae), *Vipera* sp. (Viperidae). Le Salamandridé *Chelotriton pliocenicus* et l'Aniliidé *Michauxophis occitanus* constituent, jusqu'à présent, les seules références de ces deux taxons dans le Pliocène européen. L'ensemble de la faune montre l'existence d'un climat subtropical chaud et sec.

SUMMARY

The late Pliocene site (MN 16) of Balaruc II (Hérault, France) has provided remains of the following amphibians and reptiles: *Chelotriton pliocenicus* nov. sp. and *Triturus marmoratus* (Salamandridae), cf. *Rana* (Ranidae), cf. *Blanus* (Amphisbaenidae), cf. *Agama* (Agamidae), Gekkonidae indet., *Lacerta* s.l. (Lacertidae), *"Ophisaurus"* sp. (Anguidae), *Michauxophis occitanus* (Aniliidae), Erycinae indet. (Boidae), *Elaphe* cf. *E. longissima* and *Malpolon* sp. (Colubridae), cf. *Naja* (Elapidae) and *Vipera* sp. (Viperidae). The salamandrid *Chelotriton pliocenicus* and the aniliid *Michauxophis occitanus* constitute, up to now, the only records of these groups in the European Pliocene. The fauna is indicative of a warm, dry subtropical climate.

INTRODUCTION

Le gisement de Balaruc II (Hérault, France), a livré une faune de vertébrés datée du Pliocène supérieur (Aguilar & Michaux, 1984) correspondant à la zone MN 16 (Mein, 1975). Les amphibiens et les reptiles représentent une petite partie du matériel récolté, mais elle s'avère très importante en raison de sa variété et de la présence de certaines espèces. Une grande partie des groupes qui y sont représentés ont disparu de la région et même de l'Europe. Ce matériel, bien que parfois insuffisant pour l'obtention de déterminations précises, permet de reconnaître les principales caractéristiques de l'herpétofaune du gisement.

Les amphibiens et les reptiles reconnus à Balaruc II sont les suivants:

- Amphibiens
  - Urodèles
    - Salamandridae: *Chelotriton pliocenicus* nov. sp.
      Triturus marmoratus
  - Anoures
    - Ranidae: cf. *Rana*
- Reptiles
  - Amphisbaeniens
    - Amphisbaenidae: cf. *Blanus*
  - Lacertiliens
    - Agamidae: cf. *Agama*
    - Gekkonidae: Gekkonidae indét.
    - Lacertidae: *Lacerta* s.l.
    - Anguidae: *"Ophisaurus"* sp.
  - Serpents
    - Aniliidae: *Michauxophis occitanus*

Boidae: Erycinae indét.
Colubridae: *Elaphe* cf. *E. longissima*
Malpolon sp.
Colubrinae indét.
Elapidae: cf. *Naja*
Viperidae: *Vipera* sp.

ETUDE SYSTEMATIQUE

AMPHIBIENS

Ordre **CAUDATA** OPPEL, 1811
Famille **SALAMANDRIDAE** GRAY, 1825

Genre *CHELOTRITON* POMEL, 1853

Chelotriton pliocenicus nov. sp.

Holotype: une vertèbre dorsale (USTL n° BAC II 901, fig. 1).
Matériel: seul l'holotype est connu.
Gisement: Balaruc II, Hérault, France.
Age: Pliocène supérieur, zone MN 16.
Derivatio nominis: de l'âge du gisement, Pliocène.
Diagnose: Salamandridé de grande taille différant des autres espèces du genre *Chelotriton* par la présence d'une structure articulaire du type zygosphène-zygantrum bien développée.

Description

La vertèbre est opisthocoele. Elle possède une neurépine haute, coiffée par une plaque dermique dorsale à relief pustulaire; la plaque dorsale est effilée antérieurement et forme une encoche postérieure dans laquelle devait s'engager l'avant de la plaque de la vertèbre suivante. Les zygapophyses sont ovales et étirées transversalement, un foramen est bien visible dorsalement derrière chaque surface articulaire des prézygapophyses et en position médiale. La crête postérieure des prézygapophyses se prolonge postéro-ventralement par une lame qui rejoint le processus costal ventral.

En vue antérieure, la partie antérieure de l'arc neural est plate, avec, de chaque côté, une expansion latérale en surplomb qui constitue un véritable zygosphène (sens Hoffstetter & Gasc, 1969). En vue postérieure, un profond zygantrum est bien visible.

Chaque processus costal est double et ses deux parties divergent; les parties dorsale et ventrale sont réunies sur toute leur longueur par une lame osseuse. En vue latérale, la limite antérieure de la neurépine présente une encoche située à sa base où se loge la partie centrale du toit du zygantrum de la vertèbre précédente; un foramen latéral derrière chaque prézygapophyse est bien visible.

En vue ventrale, le centrun possède une carène hémale basse et large, ouverte dans sa portion centrale où se loge, de chaque côté, un foramen subcentral qui s'ouvre dans un sillon dirigé postéro-latéralement.

Discussion

La taille de la vertèbre, le relief tuberculaire de la plaque dermique, la connexion de la crête prézygapophysaire avec le processus costal et l'absence d'encoche profonde

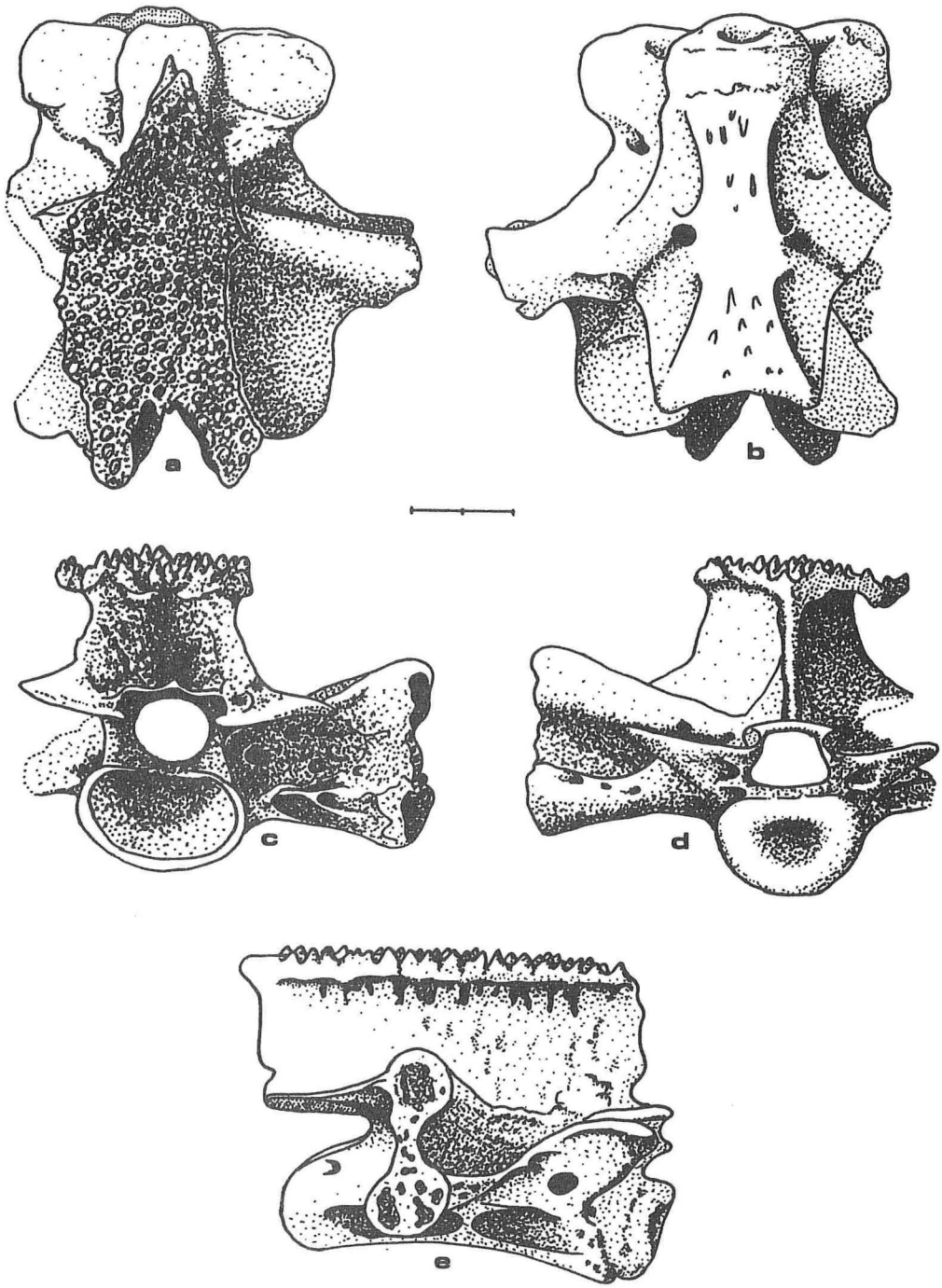

Figure 1. – *Chelotriton pliocenicus* nov. sp.; vertèbre dorsale, holotype (USTL, n° BAC II 901); a-e: faces dorsale, ventrale, postérieure, antérieure et latérale droite. Echelle égale à 2 mm.

Figure 1. – *Chelotriton pliocenicus* nov. sp.; trunk vertebra, holotype (USTL, n° BAC II 901); a-e: dorsal, ventral, posterior, anterior and right lateral views. Scale equals 2 mm.

derrière le processus costal, nous permettent d'attribuer cette vertèbre au genre *Chelotriton* et de le différencier du genre asiatique actuel *Tylototriton*, aussi connu en Europe (Allemagne) à l'Eocène moyen (Estes, 1981).

Jusqu'à présent, le genre *Chelotriton*, était connu en Europe (Allemagne, France et Espagne) de l'Eocène moyen au Miocène supérieur (Estes, 1981, 1982).

L'articulation du type zygosphène-zygantrum des vertèbres, n'a jamais été signalée chez les espèces connues de *Chelotriton*. Elle a été citée chez un seul Urodèle, l'actuelle *Salamandrina terdigitata* (Sanchiz, 1988). Il s'agit, sans doute, d'un caractère spécifique du fossile de Balaruc II. Une structure de ce type, empêche une rotation excessive de la colonne vertébrale qui gênerait pendant la marche. Chez les formes actuelles, elle est associée à un mode de vie terrestre, ce qui confirme les suppositions déjà établies par Estes (1981) sur l'activité essentiellement terrestre de *Chelotriton*.

Genre *TRITURUS* RAFINESQUE, 1815

Triturus marmoratus LATREILLE, 1800

Matériel: deux vertèbres dorsales.

Description et discussion

Les vertèbres présentent les caractères morphologiques du genre *Triturus*: vertèbres opisthocoeles, allongées, relativement aplaties dorso-ventralement et pourvues d'une neurépine différenciée (ce caractère sépare le genre *Triturus* des genres *Salamandra* et *Pleurodeles* [Vergnaud-Grazzini, 1970; Estes & Hoffstetter, 1976]), condyle arrondi et bien démarqué du centrum, absence de crêtes ventrales, lame entre le centrum et le processus costal ventral développée, processus costaux réunis par une lame osseuse dans une grande partie de leur longueur (Gonzalez & Sanchez, 1986).

La morphologie de la neurépine, longue, mince et basse est caractéristique des espèces *T. marmoratus* et *T. cristatus* mais cette dernière espèce possède des vertèbres plus aplaties dont les arcs neuraux présentent, généralement, des insertions musculaires bombées de chaque côté du bord postérieur (Estes & Hoffstetter, 1976) lequel est plus court que chez *T. marmoratus*.

Ordre **ANURA** GIEBEL, 1847
Famille **RANIDAE** BONAPARTE, 1845

Genre *RANA* LINNE, 1758

cf. *Rana*

Matériel: une portion distale d'humérus (fig. 2a).

Description et discussion

La diaphyse est droite et relativement mince.Le condyle, surmonté par une fosse cubitale peu profonde et légèrement ouverte du côté externe (= radial), est situé dans le prolongement de la diaphyse. Le condyle, tout comme les épicondyles radial et ulnaire, sont érodés distalement; leur morphologie ne peut pas être reconstituée. Les crêtes radiale et mésiale, bien que présentes, sont très peu développées.

Parmi les anoures actuels et fossiles connus en Europe, seul le Ranidae, présentent cet ensemble de caractères (Rage, 1974a, 1984; Bailon, 1986). Les Ranidae

sont connus en Europe par le seul genre *Rana*, auquel peut très bien appartenir l'humérus décrit ci-dessus, mais l'absence de matériel plus abondant ne nous autorise aucune certitude quant à l'attribution générique. Une telle détermination repose sur des bases géographiques, ce qui la rend quelque peu douteuse. C'est pourquoi ce taxon est cité comme cf. *Rana*.

REPTILES

Balaruc II n'a livré que des Squamates, ni tortues ni crocodiles n'ont été trouvés dans ce gisement.

Ordre **AMPHISBAENIA** GRAY, 1844
Famille **AMPHISBAENIDAE** GRAY, 1865

Genre *BLANUS* WAGLER, 1830

cf. *Blanus*

Matériel: un fragment de dentaire gauche et une vertèbre dorsale.

Description

— Dentaire

C'est un os de petite taille (longueur 5,2 mm).

Huit dents sont présentes. Les dents sont subpleurodontes, serrées et coniques; leur apex se dirige postéro-mésialement. Les cinq premières dents s'orientent vers l'avant; la sixième et la septième sont plus développées et possèdent des bases plus larges (fig. 2, b-c).

En vue linguale, la crête spléniale est bien visible et l'impression du coronoïde est à peine marquée. Le sillon dentaire est présent seulement sous les deux premières positions dentaires et il est limité mésialement par la symphyse mandibulaire dont la section est ovale. En vue labiale, trois foramens labiaux se situent à mi-hauteur de l'os.

— Vertèbre

Elle est nettement allongée (caractère des vertèbres dorsales postérieures). L'épine neurale est absente et il n'y a pas de structure articulaire du type zygosphène-zygantrum; l'arc neural est dépourvu de rides. Le cotyle est ovale; le centrum, cassé dans sa moitié postérieure, possède une surface ventrale légèrement convexe et ses limites latérales sont bien marquées.

Discussion

Le nombre de dents et leur configuration, tout comme la morphologie de l'os (sillon dentaire court et étroit, crête spléniale bien visible, symphyse ovale, taille relative de l'os) correspondent bien à celle que présente le genre actuel *Blanus* et au dentaire attribué à l'espèce *Omoiotyphlops gracilis* par Roček (1984). Notons que d'après Hecht & Hoffstetter (1962), *Omoiotyphlops* serait fortement apparenté au genre *Blanus*.

De futures études portant sur un matériel plus abondant provenant de gisements d'âge semblable et sur la variabilité morphologique chez les espèces actuelles, permettront, peut-être, une meilleure connaissance de ce groupe de reptiles très peu étudié.

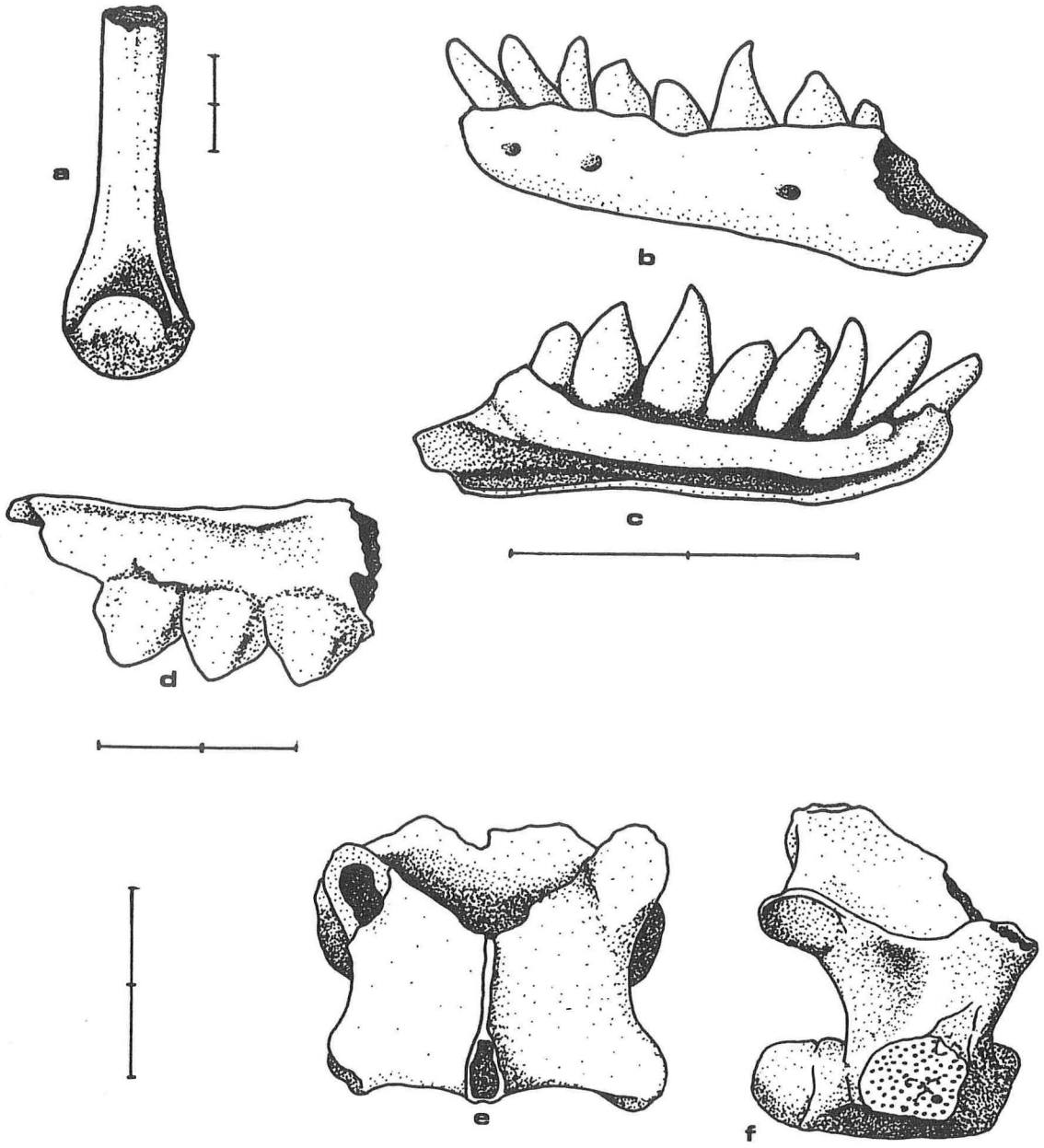

Figure 2. – a: cf. *Rana*; humérus droit, face ventrale (UCBL, n° 285454). b-c: cf. *Blanus*; dentaire gauche (USTL, n° BAC II 902), faces labiale et linguale. d: cf. *Agama*; maxillaire gauche (USTL, n° BAC II 903), face labiale. e-f: cf. *Agama*; vertèbre dorsale antérieure (USTL, n° BAC II 904), faces dorsale et latérale. Echelle égale à 2 mm.

Figure 2. – a: cf. *Rana*; right humerus, ventral view (UCBL, n° 285454). b-c: cf. *Blanus*; left dentary (USTL, n° BAC II 902), labial and lingual views. d: cf. *Agama*; left maxilla (USTL, n° BAC II 903), labial view. e-f: cf. *Agama*; anterior trunk vertebra (USTL, n° BAC II 904), dorsal and lateral views. Scale equals 2 mm.

Ordre **SAURIA** McCARTNEY, 1811
Famille **AGAMIDAE** GRAY, 1827

Genre *AGAMA* DAUDIN, 1802

cf. *Agama*

Matériel: deux fragments de maxillaire et une vertèbre dorsale.

Description et discussion

Les deux fragments de maxillaire (fig. 2d), portent chacun trois dents acrodontes, triangulaires, légèrement tricuspides et aplaties latéralement. La surface linguale de chaque dent est bombée et les dents sont très serrées, de façon telle que la partie postérieure de chaque dent surmonte la partie antérieure de la dent suivante.

Des dents acrodontes triangulaires et aplaties latéralement existent chez les Agamidae et chez le Chamaeleonidae, mais dans cette dernière famille, le dents sont plus nettement séparées les unes des autres et la surface linguale de chacune est aussi plate que la surface labiale (Moody & Roček, 1980). La morphologie des dents est semblable à celle connue chez *Agama* s.l. (Cooper *et al.*, 1970). La famille comprend actuellement 53 genres et le matériel du gisement ne permet pas une étude précise. Pour des raisons géographiques, le genre *Agama* s.l. (*Stellio* inclus) étant actuellement connu en Europe du sud-est, dans une grande partie de l'Afrique et en Asie du sud-ouest (Arnold & Burton, 1978), il se pourrait que le fossile appartienne bien à ce genre. Il faut noter la grande ressemblance existant entre ces dents et celles de l'Agamidé décrit comme *Agama* sp. dans le Pliocène français de Seynes (Bailon, 1987).

Famille **GEKKONIDAE** GRAY, 1825

Gekkonidae indét.

Matériel: un dentaire droit incomplet.

Description et discussion

Le canal de Meckel est complètement entouré par le dentaire; l'incision spléniale se situe à mi-hauteur; les dents sont cylindriques et très serrées. Ces trois caractères suffisent à attribuer ce dentaire à cette famille. L'impression spléniale, très réduite, est différente de celle qui est présente chez les genres européens actuels *Tarentola* et *Hemidactylus*.

Famille **LACERTIDAE** BONAPARTE, 1831

Genre *LACERTA* LINNE, 1758

cf. *Lacerta* s.l.

Description et discussion

Un grand nombre de fragments de dentaires et maxillaires sont rapportés à cette famille. Les dents sont pleurodontes, serrées et cylindriques avec des extrémités tricuspides plus ou moins marquées.

Il s'agit de fragments appartenant à des petits Lacertidés parmi lesquels on trouve

des éléments se rapportant très probablement à *Lacerta* s.l..

Famille **ANGUIDAE** GRAY, 1825

Genre *OPHISAURUS* DAUDIN, 1830

"Ophisaurus" sp.

Matériel: un dentaire droit, six vertèbres dorsales plus une caudale et une quarantaine d'ostéodermes.

Description

— Dentaire (fig. 3, a-b)

C'est un os de petite taille (5,3 mm). Le canal de Meckel occupe une position assez ventrale. Il est visible, en face linguale, dans sa portion la plus antérieure, au niveau de la symphyse mandibulaire. La crête spléniale est située dans la marge ventrale de l'os, antérieurement elle constitue une excroissance bien visible dorsalement et qui délimite la portion postéro-supérieure de la symphyse mandibulaire. Postérieurement, une épine spléniale en pointe émoussée, est située sous la quatrième position dentaire (comptée à partir de l'arrière), elle constitue la marge antérieure du foramen "anterior inferior alveolar foramen" (*sensu* Meszoely *in* Roček, 1984).

Le processus coronoïde est court et forme une pointe arrondie et robuste; en vue linguale il possède une "carina coronoidea" (*sensu* Féjervary-Langh, 1923) à peine ébauchée et la "crista coronoideo supraangularis" (*sensu* Féjervary-Langh, 1923) délimite presque complètement la portion inférieure du processus coronoïde. En vue labiale, le processus supra-angulaire est court et ne dépasse pas, postérieurement, le processus coronoïde; l'incision coronoïde, petite, est surmontée par une forte impression du coronoïde. Le sinus supra-angulaire, profond et modérément allongé, atteint la dixième position dentaire (comptée depuis l'avant). Le processus angulaire est cassé. Six foramens labiaux s'alignent à mi-hauteur de l'os. Treize positions dentaires sont visibles, les trois dernières dents sont présentes, mais leurs pointes sont cassées. L'ensemble de caractères correspond bien aux Anguidae et plus concrètement aux Anguinae.

En fonction du nombre de positions dentaires et de leur rapprochement, de l'allongement de l'os, de la morphologie du processus coronoïde, court et robuste, du processus supra-angulaire, plus court que le précédent, de la "carina coronoidea" à peine ébauchée et de la morphologie de la "crista coronoideo-supraangularis", il est possible d'attribuer ce dentaire à *Ophisaurus* (*sensu* Klembara, 1979). Le genre *Pseudopus* (*sensu* Klembara, 1979) possède des dents généralement plus espacées, un processus coronoïde en forme de lame, avec une "carina coronoidea" bien développée, une "crista coronoideo-supraangulaire" plus réduite, ne délimitant pas la partie inférieure du processus coronoïde et un processus supra-angulaire dépassant nettement la limite postérieure du processus coronoïde. *Pseudopus* paraît donc distinct de notre fossile.

— Ostéodermes (fig. 3c)

Ils sont simples et montrent une ornementation de type vermiculaire; les bords latéraux sont taillés en biseau. Une carène longitudinale, parfois prolongée sur l'aire basale, est présente sur les ostéodermes latéro- et médio-dorsaux. Chez les individus actuels, seuls les ostéodermes médio-dorsaux portent une carène longitudinale semblable (Hoffstetter, 1962; Rage & Sen, 1976).

— Vertèbres

Au moins deux types morphologiques peuvent être différenciés.

Morphotype A (fig. 3, d-e).– Vertèbre modérément robuste, elle diffère de celles de l'actuel *Pseudopus apodus* par un condyle et un cotyle plus robustes et moins aplatis dorso-ventralement; la surface ventrale du centrum est légèrement concave; les synapophyses sont plus globuleuses et plus inclinées postérieurement; le condyle, en vue ventrale, est mieux individualisé que chez l'espèce actuelle.

Morphotype B (fig. 3, f-g).– Cet *Ophisaurus* est représenté par une seule vertèbre de petite taille, que rappelle, par sa morphologie générale, celle de l'espèce actuelle *Anguis fragilis*; mais la présence d'un centrum où les marges latérales ne sont pas parallèles, nous permet de la rapprocher du genre *Ophisaurus* (Estes, 1983).

Discussion

Le genre *Ophisaurus* est considéré comme un taxon paraphylétique fondé sur des caractères plésiomorphes pour les Anguinae. D'après Gauthier (1982) deux groupes seraient connus en Eurasie depuis l'Oligocène: la lignée gracile *Anguis* constituée par le genre *Anguis* plus des formes rapportées au genre *Ophisaurus* s.l. et la lignée robuste *Pseudopus* (*sensu* Klembara, 1979) qui regroupe les espèces fossiles *Ophisaurus* (= *Pseudopus*) *moguntinus*, *Ophisaurus* (= *Pseudopus*) *pannonicus* et l'actuel *Ophisaurus* (= *Pseudopus*) *apodus*.

Les relations phylogénétiques existant entre les groupes d'Eurasie, d'Afrique du Nord et d'Amérique du Nord, sont encore inconnues, donc le problème de nomenclature reste entier. Le fossile de Balaruc II, ne semble pas appartenir à *Pseudopus*; toutefois, en raison de ces problèmes de nomenclature non résolus et qui concernent les *Ophisaurus* (non *Pseudopus*), ce fossile est ici attribué à *"Ophisaurus"*.

Ordre **SERPENTES** LINNE, 1766
Famille **ANILIIDAE** FITZINGER, 1925

Genre *MICHAUXOPHIS* BAILON, 1988

Michauxophis occitanus BAILON, 1988

Matériel: seul l'holotype (une vertèbre dorsale; USTL BAC II 911) est connu (fig. 4).

Description

Cette espèce, connue seulement à Balaruc II, a été décrite d'après une seule vertèbre dorsale (Bailon, 1988). Je reprends, ici, les principaux caractères.

Il s'agit d'une vertèbre de petite taille dont l'arc neural est modérément aplati es possède un bord postérieur sans échancrure médiane. La neurépine est réduite à un petit mucron postérieur prolongé vers l'avant par une faible carène qui atteint la base du zygosphène. L'étranglement interzygapophysaire est bien marqué en vue dorsale et les prézygapophyses, pourvues d'un très petit processus prézygapophysaire, possèdent une surface articulaire ovale et bien développée. Le zygosphène est large; son bord antérieur possède deux lobes latéraux et sa portion centrale, cassée, semble être plus ou moins droite.

En vue ventrale, le centrum est étroit et convexe ventralement en section transversale. La carène hémale, longue, haute, atteint le bord du cotyle où elle constitue un petit relief; postérieurement, elle s'élargit légèrement et atteint la base du condyle. Les sillons ventraux sont absents. Les postzygapophyses, bien développées, possèdent

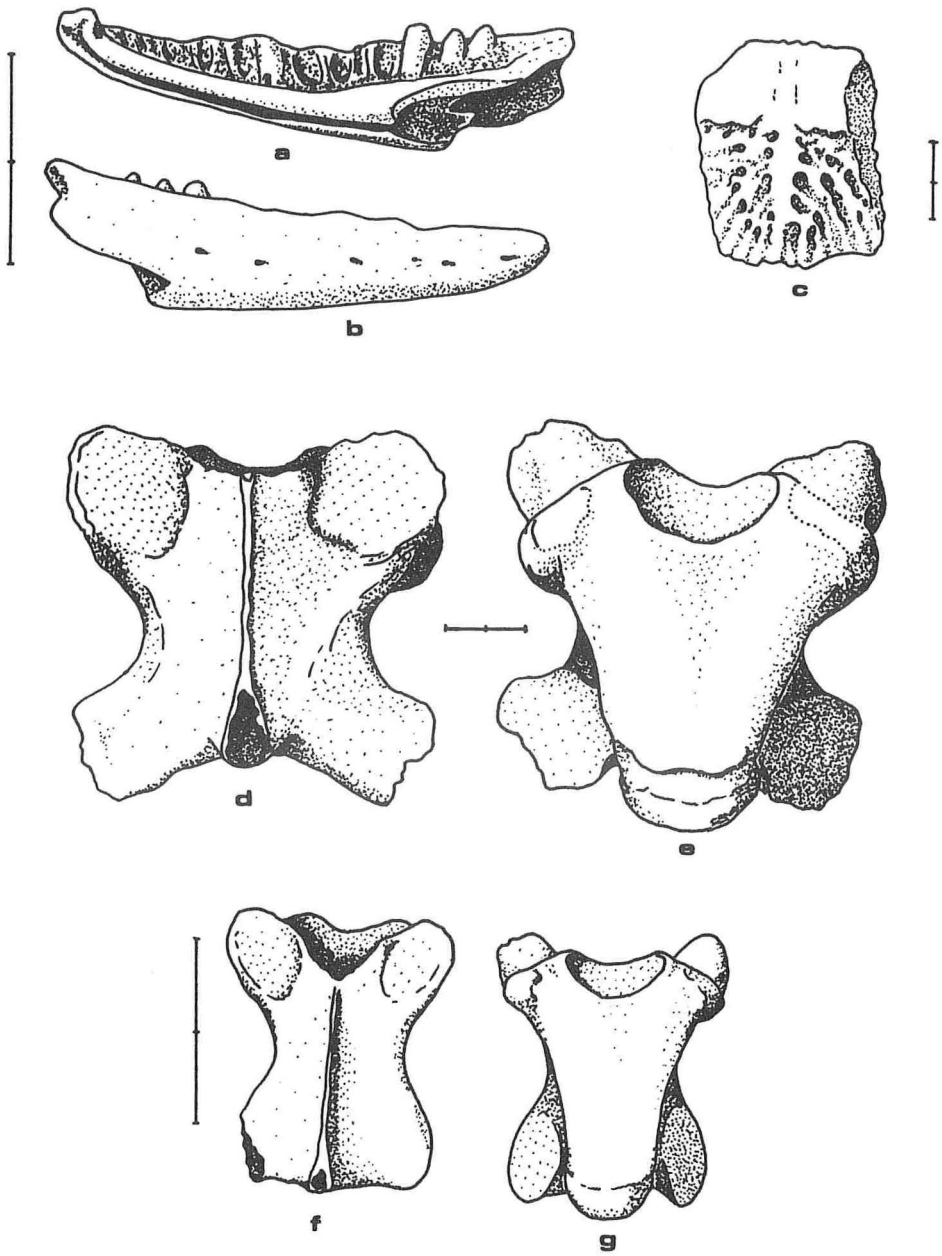

Figure 3. – *"Ophisaurus"* sp.; a-b: dentaire droit (USTL, n° BAC II 907), faces linguale et labiale. c: ostéoderme latéro-dorsal (USTL, n° BAC II 908). d-e: vertèbre dorsale, morphotype A (USTL, n° BAC II 909), faces dorsale et ventrale. f-g: vertèbre dorsale, morphotype B (USTL, n° BAC II 910), faces dorsale et ventrale. Echelle égale à 2 mm.

Figure 3. – *"Ophisaurus"* sp.; a-b: right dentary (USTL, n° BAC II 907), lingual and labial views. c: latero-dorsal osteoscute (USTL, n° BAC II 908). d-e: trunk vertebra, morphotype A (USTL, n° BAC II 909), dorsal and ventral views. f-g: trunk vertebra, morphotype B (USTL, n° BAC II 910), dorsal and ventral views. Scale equals 2 mm.

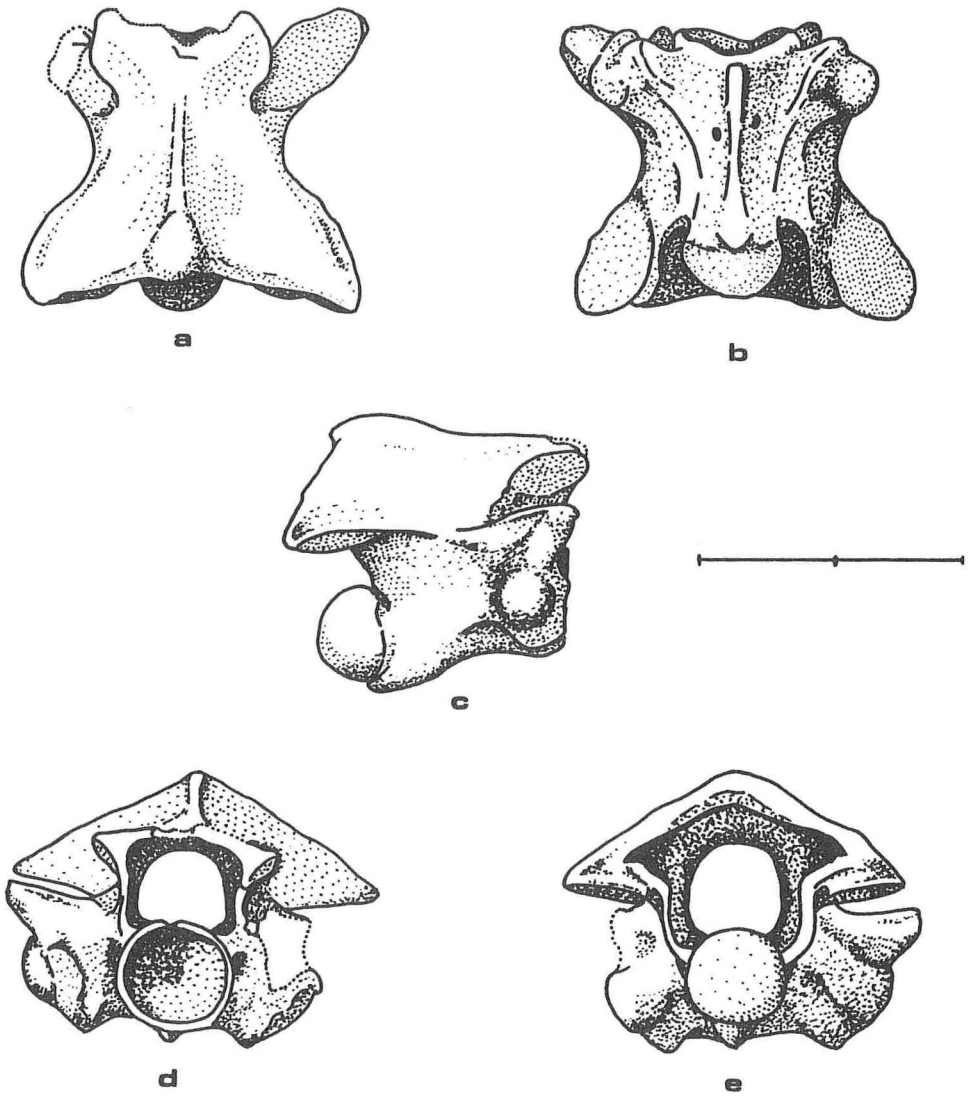

Figure 4. – *Michauxophis occitanus*; vertèbre dorsale, holotype (USTL, n° BAC II 911). a-e: faces dorsale, ventrale, latérale droite, antérieure et postérieure. Echelle égale à 2 mm.

Figure 4. – *Michauxophis occitanus*; trunk vertebra, holotype (USTL, n° BAC II 911). a-e: dorsal, ventral, right lateral, anterior and posterior views. Scale equals 2 mm.

une surface articulaire ovale. Deux foramens subcentraux sont présents.

En vue latérale, une crête interzygapophysaire (= *margo lateralis*) s'étend entre les pré- et les postzygapophyses. Les foramens latéraux se situent juste sous cette crête et, fait non signalé dans la description originale, occupent une position très avancée dans la moitié antérieure de la vertèbre. Les diapophyses sont globuleuses, circulaires et bien différenciées des parapophyses qui sont plus ou moins planes. Les bords latéraux du centrum ne sont nets que sur une très courte distance et ils s'incurvent vers le haut. La carène hémale possède une limite ventrale sigmoïde.

En vue antérieure, le zygosphène est plus large que le cotyle circulaire et petit. Une forte dépression, de chaque côté du cotyle, occupe la place des foramens paracotyliens qui sont absents. Les prézygapophyses s'inclinent légèrement vers le haut.

En vue postérieure, l'arc neural n'est que modérément aplati et le condyle est circulaire et petit.

Discussion

Suivant la conception traditionnelle, les Aniliidae actuels comprennent trois genres: *Anilius* (Amérique du Sud tropicale), *Cylindrophis* (Sud de l'Asie, du Sri Lanka aux îles Aru) et *Anomochilus* (Malaisie, Iles de la Sonde). Ce groupe, dont les caractères ostéologiques sont homogènes, est sans doute paraphylétique (McDowell, 1987). Toutefois, pour des raisons pratiques (ostéologiques), la conception classique (Aniliidae au sens large) est conservée ici.

Seul *Anilius* et *Cylindrophis* ont été étudiés; *Anomochilus* est extrêmement rare et sa morphologie vertébrale reste inconnue. C'est *Cylindrophis* qui présente le plus de ressemblances avec *Michauxophis* (neurépine réduite, synapophyses différenciées en dia- et parapophyses); mais *Cylindrophis* possède des zygapophyses plus inclinées vers le haut et son arc neural, plus aplati dorso-ventralement, possède une échancrure postérieure modérément développée.

Le genre *Anilius* possède une neurépine longue et basse, les synapophyses sont massives, l'encoche postérieure de l'arc neural est nette et les zygapophyses sont plus inclinées vers le haut que chez *Michauxophis*.

Par rapport aux formes fossiles connues, *Michauxophis* diffère du genre *Coniophis* s.l. [Crétacé supérieur à Eocène, Amérique du Sud et du Nord, Europe et Afrique (Gheerbrant, 1987; Rage 1987) et considéré comme un ensemble probablement paraphylétique (Rage, 1984)] par la présence de synapophyses non différenciées en para- et diapophyses chez ce dernier (Hecht, 1959; Rage, 1984). *Eoanilius europae* (Eocène supérieur, France et Angleterre; Rage, 1974; Milner *et al.*, 1982) tout comme *Colombophis portai* (Miocène moyen, Colombie; Hoffstetter & Rage, 1977) ont une encoche postérieure bien marquée et leurs synapophyses sont massives.

Conclusions

Jusqu'à présent, deux Aniliidae fossiles étaient connus dans l'ancien monde (avant la fin de l'Eocène seulement) *Eoanilius europae* (Rage, 1974; Milner *et al.*, 1982) et *Coniophis* sp. (Rage, 1987). *Michauxophis*, s'y trouvait au Pliocène supérieur, il y a environ trois millions d'années seulement. Il existe donc une période de quelque 30 millions d'années pendant laquelle aucun Aniliidé n'est connu en Europe. Il paraît improbable que *Michauxophis* provienne du même stock que *Eoanilius* et *Coniophis*. Par contre la présence de *Michauxophis* en Europe correspond plus vraisemblablement à une réinvasion tardive (peut-être antérieure au Pliocène supérieur) d'un stock d'origine asiatique à partir duquel sont aussi dérivés les genres actuels *Cylindrophis* et *Anomochilus*. Toutefois, aucun Aniliidé n'a encore été reconnu dans les riches gisements de l'Oligocène et du Miocène européens.

Certains caractères de la vertèbre (neurépine réduite, présence de processus prézygapophysaires peu développés, arc neural bas), montrent que ce serpent était, très probablement, de moeurs plus ou moins fouisseuses comme *Anilius* et *Cylindrophis*.

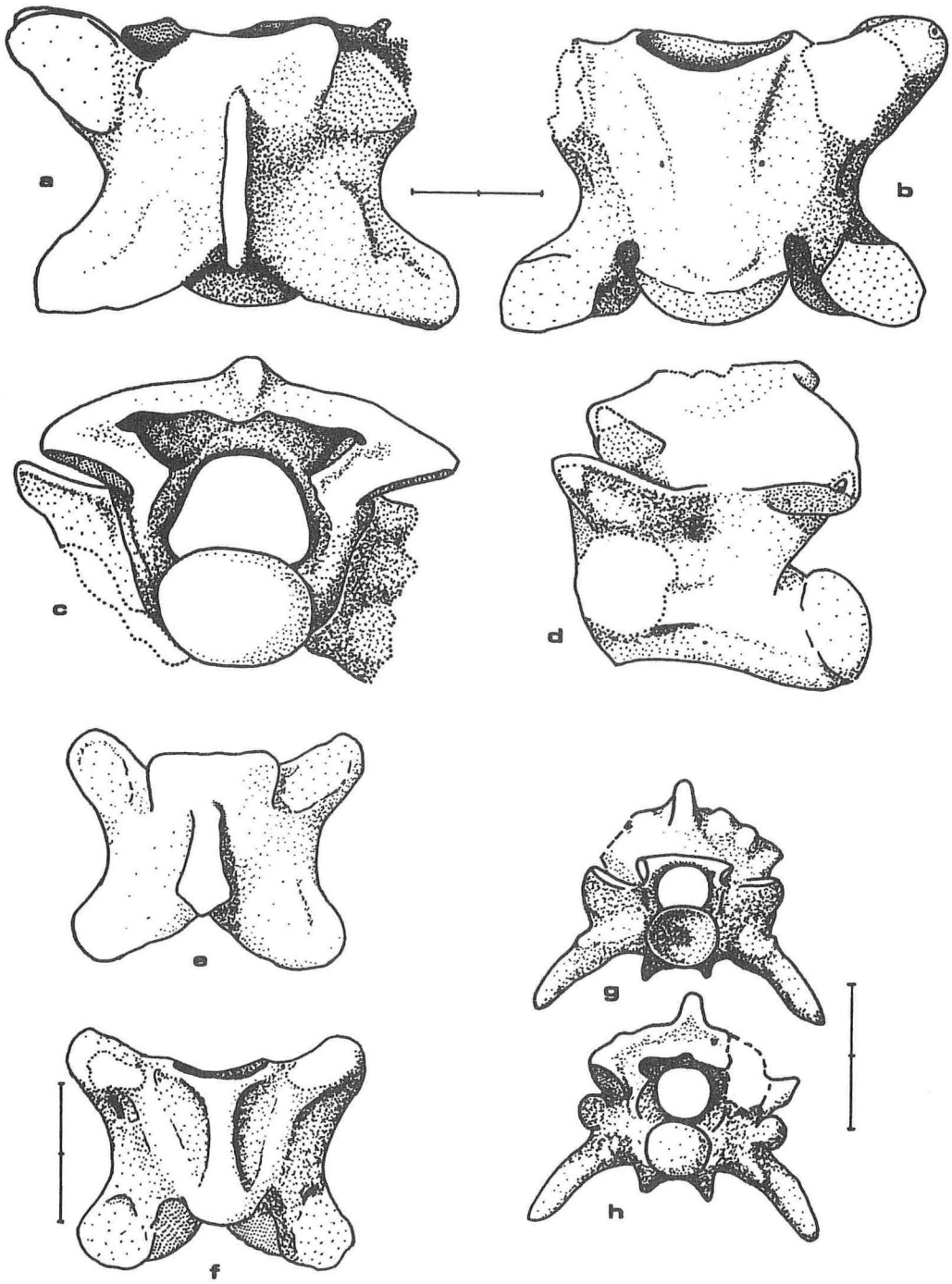

Figure 5. – Erycinae indét. a-d: vertèbre dorsale, type A (USTL, n° BAC II 912), faces dorsale, ventrale, postérieure et latérale gauche. e-f: vertèbre dorsale, type B (USTL, n° BAC II 913), faces dorsale et ventrale. g-h: vertèbre caudale (UCBL, n° 285455), faces antérieure et postérieure. Echelle égale à 2 mm.

Figure 5. – Erycinae indet. a-d: trunk vertebra, type A (USTL, n° BAC II 912), dorsal, ventral, posterior and left lateral views. e-f: trunk vertebra, type B (USTL, n° BAC II 913), dorsal and ventral views. g-h: caudal vertebra (UCBL, n° 285455), anterior and posterior views. Scale equals 2 mm.

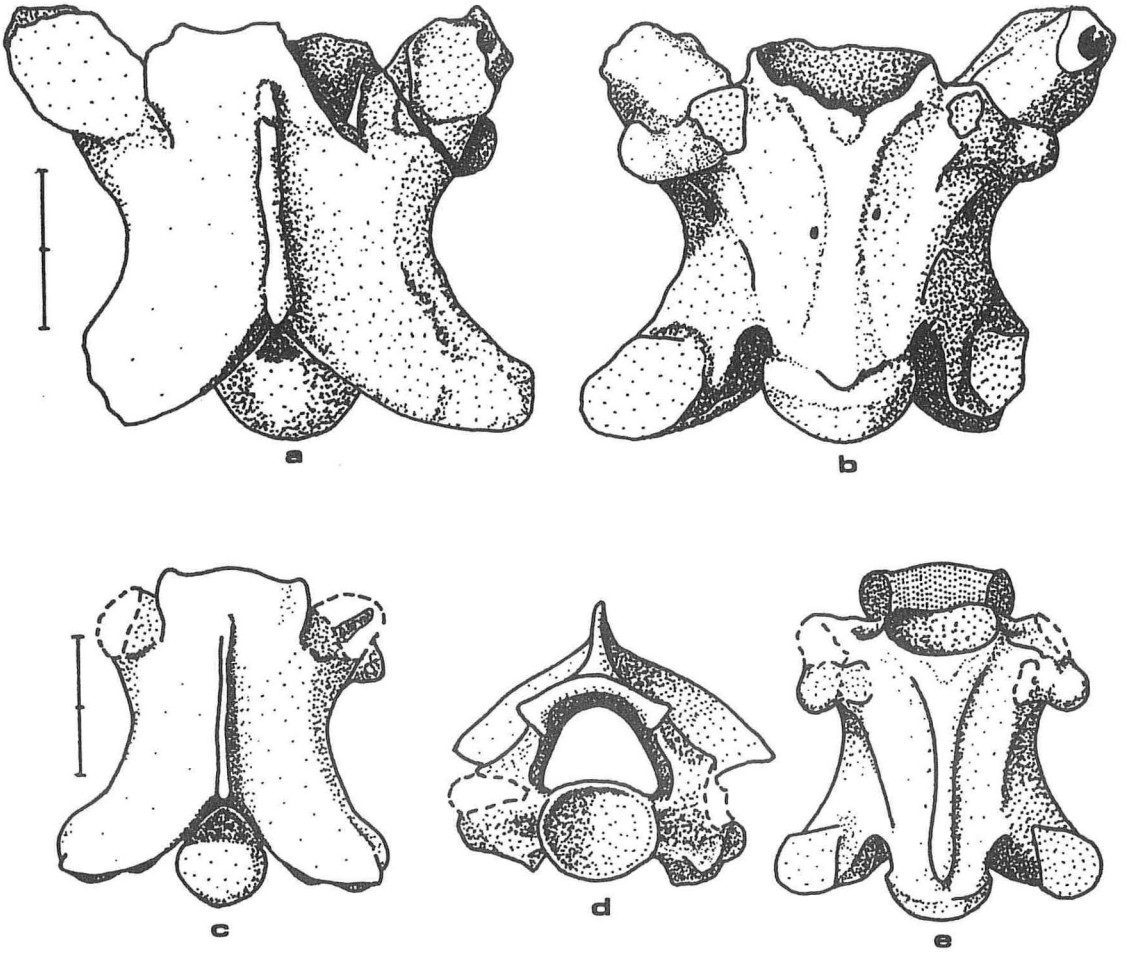

Figure 6. – *Elaphe* cf. *E. longissima*, vertèbre dorsale (USTL, n° BAC II 914), faces dorsale et ventrale. c-e: *Malpolon* sp., vertèbre dorsale (USTL, n° BAC II 915), faces dorsale, antérieure et ventrale. Echelle égale à 2 mm.

Figure 6. – *Elaphe* cf. *E. longissima*, trunk vertebra (USTL, n° BAC II 914), dorsal and ventral views. c-e: *Malpolon* sp., trunk vertebra (USTL, n° BAC II 915), dorsal, anterior and ventral views. Scale equals 2 mm.

Famille **BOIDAE** GRAY, 1825
Sous-famille **ERYCINAE** BONAPARTE, 1831

Erycinae indét.

Description

Les Erycinés sont représentés à Balaruc II par une trentaine de vertèbres (dorsales et caudales). Parmi les vertèbres dorsales, deux types morphologiques peuvent être distingués.

Type A (fig. 5, a-d): vertèbres caractérisées par la présence d'une carène hémale

large et plate; la neurépine est modérément longue et basse, l'étranglement interzygapophysaire est bien marqué et l'arc neural est très surbaissé.

Type B (fig. 5, e-f): la carène hémale est étroite et limitée latéralement par de profonds sillons. La neurépine est courte, plus large dans sa portion postérieure; l'étranglement interzygapophysaire est peu marqué et l'arc neural est plus voûté que dans le type A.

La plupart des vertèbres caudales sont des vertèbres complexes (fig. 5, g-h) avec de nombreuses expansions qui permettent un encastrement des vertèbres successives et assurent une consolidation de l'extrémité caudale. Deux vertèbres caudales à morphologie banale sont aussi présentes. La présence d'Erycinés à Balaruc II a déjà été mentionnée par Hoffstetter & Rage (1972); ces auteurs considèrent qu'il s'agit de vertèbres de type *Eryx* ou *Gongylophis* et ils rapportent ce matériel à cf. *Eryx*. En l'absence de pièces crâniennes dans le gisement et d'un matériel de comparaison de toutes les espèces actuelles, je préfère, par prudence, ne pas donner de détermination au-dessous du niveau sub-familial.

Famille **COLUBRIDAE** OPPEL, 1811
Sous-famille **COLUBRINAE** OPPEL, 1811

Genre *ELAPHE* FITZINGER, 1833

Elaphe cf. *E. longissima* LAURENTI, 1768

Matériel: une vertèbre dorsale (fig. 6, a-b).

Description et discussion

Une seule vertèbre, de taille moyenne mais d'aspect robuste, présente une morphologie semblable à celle du genre *Elaphe* (voir Szyndlar, 1984 et Bailon, 1986).

Le zygosphène possède un lobe central développé. La carène hémale, basse, à bord ventral arrondi transversalement, possède des limites latérales mal définies; elle est légèrement spatulée postérieurement. L'arc neural est relativement voûté; la "margo lateralis" est bien développée. Les ailes postérieures de l'arc neural sont larges.

Seule *Elaphe longissima* s'accorde avec cet ensemble de caractères (Szyndlar, 1984), mais *E. longissima* diffère légèrement du fossile de Balaruc II par la morphologie de sa carène hémale, généralement plus haute et mieux limitée latéralement.

Genre *MALPOLON* FITZINGER, 1826

Malpolon sp.

Description et discussion

Quelques vertèbres de petite taille sont attribuées au genre *Malpolon* (fig. 6, c-e). Elles sont relativement allongées, avec un étranglement interzygapophysaire peu marqué. Le zygosphène, assez convexe et large, montre un lobe central développé. Les ailes postérieures de l'arc neural sont étroites et possèdent une épine épizygapophysaire bien développée. Le centrum est long, étroit et cylindrique, avec des marges latérales non tranchantes. La carène hémale est longue, mince et plus ou moins tranchante.

La neurépine est plus longue que haute. Le condyle et le cotyle sont circulaires et petits. Les surfaces articulaires des postzygapophyses, petites, présentent une partie postérieure cunéiforme et bien marquée. Les foramens subcentraux et latéraux sont petits, ces derniers se logent dans une forte dépression juste derrière les

prézygapophyses.

En l'absence de pièces crâniennes, nous ne pouvons pas vraiment affirmer l'appartenance à *Malpolon*. Ce genre est représenté en Europe par une seule espèce, *M. monspessulanus*, qui possède des vertèbres légèrement différentes de celles de notre matériel.

Colubrinae indét.

Deux petites vertèbres dorsales et plusieurs vertèbres caudales, montrent la morphologie typique de ce groupe de serpents, mais leur état de conservation ne nous permet pas de faire une détermination plus précise.

Famille **ELAPIDAE** BOIE, 1827

Genre *NAJA* LAURENTI, 1768

cf. *Naja*

Matériel: une vertèbre dorsale (fig. 7, a-b).

Description et discussion

Une seule vertèbre, très détériorée, rappelle d'emblée celles des Elapidae. Elle est robuste, large et modérément courte. Le centrum est large, au moins antérieurement, avec une surface ventrale plate et à limites latérales non tranchantes. L'étranglement interzygapophysaire est peu marqué. Le cotyle est circulaire et grand, les foramens paracotyliens sont petits et les pré- et postzygapophyses sont ovales et peu développées par rapport à la taille de la vertèbre.

Le zygosphène, modérément robuste, possède un lobe central bien développé; la neurépine est longue et basse et les dia- et parapophyses sont bien différenciées. Il existe un processus parapophysaire (cassé sur le spécimen).

La morphologie générale de la vertèbre et surtout celle du zygosphène, permettent un rapprochement avec le genre actuel *Naja*. Le genre fossile *Palaeonaja* possède des vertèbres dont le zygosphène montre un bord antérieur droit ou, si un lobe central existe, il n'est pas aussi développé que chez *Naja* (Hoffstetter, 1936; Bachmayer & Szyndlar, 1985). L'état général de la vertèbre, très incomplète, ne me permet pas d'établir une détermination plus précise. Cette vertèbre constitue, à ma connaissance, le plus récent représentant des Elapidés en Europe centrale et occidentale.

Famille **VIPERIDAE** LAURENTI, 1768
Sous-famille **VIPERINAE** LAURENTI, 1768

Genre *VIPERA* LAURENTI, 1768

cf. *Vipera*

Matériel: une vertèbre dorsale postérieure (fig. 7, c-f).

Description et discussion

Il s'agit d'une vertèbre allongée et relativement haute, dont l'arc neural est aplati dorso-ventralement et possède des ailes postéro-latérales bien développées. Le bord

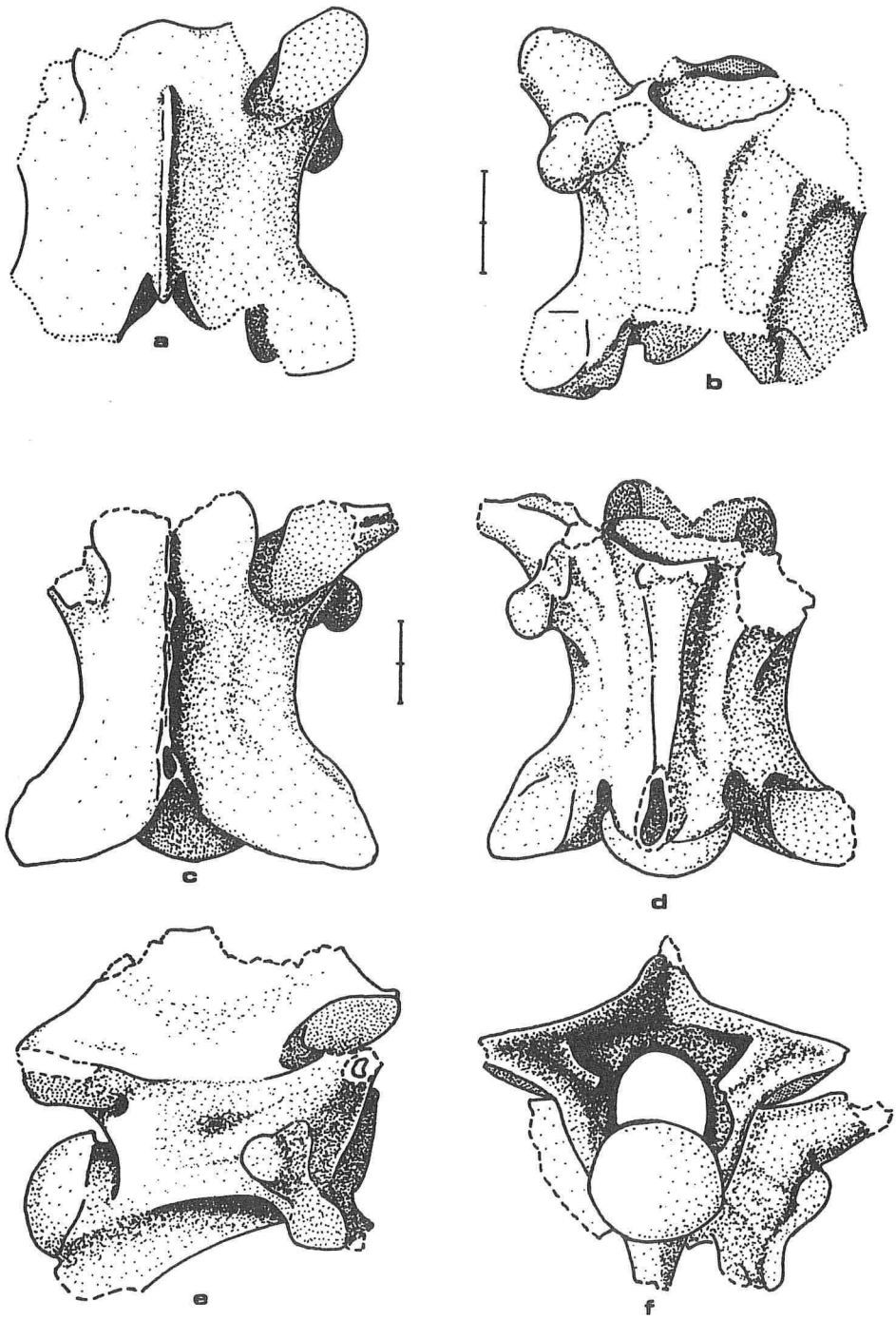

Figure 7. – a-b: cf. *Naja*, vertèbre dorsale (UCBL, n° 285456), faces dorsale et ventrale. c-f: *Vipera* sp., vertèbre dorsale (USTL, n° BAC II 916), faces dorsale, ventrale, latérale droite et postérieure. Echelle égale à 2 mm.

Figure 7. – a-b: cf. *Naja*, trunk vertebra (UCBL, n° 285456), dorsal and ventral views. c-f: *Vipera* sp., trunk vertebra (USTL, n° BAC II 916), dorsal, ventral, right lateral and posterior views. Scale equals 2 mm.

postérieur possède une échancrure centrale étroite et profonde. La neurépine est longue et basse.

En vue ventrale, le centrum apparaît long et étroit, bordé par des sillons subcentraux profonds et longs. De chaque côté, ces sillons se prolongent antérieurement entre les processus parapophysaires et le cotyle. Les pré- et postzygapophyses s'inclinent vers le haut; leur surface articulaire est elliptique et leur limite interne est bien marquée. Les diapophyses, globuleuses, se détachent très nettement; les parapophyses sont petites et, tout comme les processus parapophysaires, elles se dirigent antéro-ventralement. Le cotyle et le condyle sont circulaires et grands; les foramens latéraux se situent dans de profondes dépressions; les foramens subcentraux et paracotylaires sont petits.

Les vertèbres relativement allongées (pour les Viperidae) et modérément étroites sont caractéristiques du groupe des "Vipères européennes" (*sensu* Szyndlar, 1987), mais la taille de la vertèbre de Balaruc II, plus grande, et sa morphologie générale, ne correspondent à aucune des espèces appartenant à ce groupe et que nous avons observées. De nouvelles récoltes pourront peut-être nous donner des informations plus précises sur les vipères de ce gisement.

CONCLUSION

Il y a environ trois millions d'années (début du Pliocène supérieur), l'herpétofaune de l'Europe occidentale était bien différente de l'actuelle comme en témoigne le gisement de Balaruc II. Ainsi à côté de taxons que l'on rencontre encore dans le Sud de l'Europe occidentale (*T. marmoratus*, *Rana*, *Malpolon* et des Gekkonidés), nous en trouvons d'autres qui n'existent plus dans cette région (*Agama*, *"Ophisaurus"*, *Naja* et les Erycinés). En outre, *Blanus* encore présent en Espagne, a disparu des côtes méditerranéennes françaises. Ajoutons, bien entendu, les taxons fossiles: *Chelotriton pliocenicus* et *Michauxophis occitanus*.

La présence du Salamandridé *Ch. pliocenicus* et de l'Aniliidé *M. occitanus*, pose des problèmes dans le cadre de l'histoire de ces groupes. En effet, le genre *Chelotriton* était connu en Europe de l'Eocène moyen d'Allemagne jusqu'au Miocène supérieur aussi en Allemagne (Estes, 1981), et les Aniliidés européens sont représentés par *Eoanilius* de l'Eocène supérieur de France (Rage, 1974) et d'Angleterre (Milner *et al.*, 1982) ainsi que par *Coniophis* lui-aussi de l'Eocène supérieur (Rage, 1987). Le gisement de Balaruc II est daté du Pliocène supérieur (zone MN 16). Il existe un vide d'environ 3 millions d'années pour *Chelotriton* et de 30 millions d'années pour les Aniliidés. Dans le cas de *Chelotriton*, je considère qu'il s'agit du dernier représentant du stock encore présent au Miocène supérieur. En revanche, en ce qui concerne *M. occitanus* qui, sur des bases morphologiques, ne peut pas être considéré comme apparenté à *Eoanilius* ou *Coniophis*, il ne peut pas être question d'une survivance d'Aniliidés présents auparavant en Europe; je suppose que *M. occitanus* est le témoignage d'une réinvasion tardive issue d'un stock d'origine asiatique.

Si on compare l'herpétofaune de Balaruc II avec celle d'autres gisements d'âge similaire tel que Rebielice Krolewskie I et II de l'Europe centrale, on observe une nette différence dans la composition de la faune. Nous trouvons beaucoup plus de taxons de type tropical ou subtropical à Balaruc II qu'à Rebielice Krolewskie; nous pouvons penser, comme c'est le cas pour les rongeurs (Michaux, 1982), que cette différenciation géographique a une origine climatique, Balaruc se situant en zone méditerranéenne. Des études postérieures sur d'autres gisements d'âge semblable et situés dans la même région que Balaruc II nous donneront plus de renseignements à ce sujet.

L'ensemble de la faune de Balaruc II montre l'existence d'un climat subtropical encore chaud et sec. En effet, la plupart des groupes représentés sont associés à un biotope chaud et sec (*Malpolon*, Erycinés; biotope dont s'accommodent aussi *"Ophisaurus"* et *Elaphe*) ou supportent bien les climats arides (*Agama*, *Blanus*, Naja, Gekkonidae). Même *T. marmoratus* peut se trouver loin de l'eau dans des zones boisées (cas du sud de la Péninsule Ibérique; Andrada, 1980). *M. occitanus*, *Ch. pliocenicus*, *Naja*, *Agama* et les Erycinés, constituent les derniers vestiges d'une herpétofaune installée pendant le Miocène.

REMERCIEMENTS

Le matériel étudié provient des récoltes de J. Michaux (Université des Sciences et Techniques du Languedoc [USTL] à Montpellier) et de P. Mein (Université Claude Bernard [UCBL] à Lyon), je les remercie de m'avoir permis de l'étudier. D'autre part, J.C. Rage (Université Paris VI) m'a donné de nombreux renseignements et conseils pour la rédaction de cette note. R. Estes (San Diego State University) a apporté d'intéressantes suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

AGUILAR, J.P. & MICHAUX, J., 1984. – Le gisement à micromammifères du Mont-Hélène (Pyrénées-Orientales): apport à la connaissance de l'histoire des faunes et des environnements continentaux. Implications stratigraphiques pour le Pliocène du Sud de la France. *Paléobiol. continentale*, Montpellier, 14 (2): 19-31.

ANDRADA, J., 1980. – Guia de campo de los anfíbios y reptiles de la Peninsula Ibérica. Ed. Omega, Barcelona, 159 p.

ARNOLD, E.N. & BURTON, J.A., 1978. – Tous les reptiles et amphibiens d'Europe en couleur. Bordas, Paris, 271 p.

BACHMAYER, F. & SZYNDLAR, Z., 1985. – Ophidians (Reptilia: Serpentes) from the Kohfidisch Fissures of Burgenland, Austria. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 87, A: 79-100.

BAILON, S., 1986. – Los anfíbios y los reptiles del yacimiento de Cueva Horá (Darro, Granada). *Antropl. y Paleoecol. Humana*, Granada, 4: 131-155.

BAILON, S., 1987. – Les plus récents Agamidae fossiles de l'Europe occidentale et centrale (Pliocène supérieur de Seynes, France). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, Paris, 42: 1-4.

BAILON, S., 1988. – Un Aniliidé (Reptilia, Serpentes) dans le Pliocène supérieur européen. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 306, II: 1255-1258.

COOPER, J.S., POOLE, D.F.C. & LAWSON, R., 1970. – The dentition of agamid lizards with special reference to tooth replacement. *J. Zool.*, Londres, 162: 85-98.

ESTES, R., 1981. – Gymnophiona, Caudata. Handbuch der Paläoherpetologie, part 2. Gustav Fischer, Stuttgart, 115 p.

ESTES, R., 1982. – Caudata. *In*: M. MLYNARSKI, Z. SZYNDLAR, R. ESTES & B. SANCHIZ, Lower vertebrate fauna from the Miocene of Opole (Poland). *Estud. Geol.*, Madrid, 38: 103-119.

ESTES, R., 1983. – Sauria terrestria, Amphisbaenia. Handbuch der Paläoherpetologie, part 10A. Gustav Fischer, Stuttgart, XXII + 249 p.

FEJÉRVARY-LANGH, A.M., 1923. – Beiträge zu einer Monographie der fossilen Ophisaurier. *Paleont. Hungarica*, Budapest, 1: 123-220.

GAUTHIER, J.A., 1982. – Fossil xenosaurid and anguid lizards from the early Eocene Wasatch Formation, Southeast-Wyoming, and a revision of the Anguioidea. *Contrib. Geol. Univ. Wyoming*, 21 (1): 7-54.

GHEERBRANT, E., 1987. – Les vertébrés continentaux de l'Adrar Mgorn (Maroc-Paléocène): une

dispersion mammalienne transtéthyssienne autour de la limite Mésozoïque/Cénozoïque?. *Geodin. Acta*, 1, (4/5): 9-22.

GONZALEZ, J.E. & SANCHIZ, B., 1986. – Consideraciones metodológicas sobre el análisis evolutivo: el caso de los morfotipos vertebrales y fósiles del género *Triturus* (Caudata, Salamandridae). *Estud. geol.*, Madrid, 42: 179-486.

HECHT, M.K., 1959. – Amphibians and Reptiles. *In*: P.O. McGREW *et al.*, The geology and paleontology of the Elk Mountain and Tabernacle Butte area, Wyoming. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, New York, 117: 137-141.

HECHT, M. & HOFFSTETTER, R., 1962. – Note préliminaire sur les Amphibiens et les Squamates du Landénien supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique*, Bruxelles, 38: 1-30.

HOFFSTETTER, R., 1939. – Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des Ophidiens. *Arch. Mus. Hist. nat.*, Lyon, 15: 1-78.

HOFFSTETTER, R., 1962. – Observations sur les ostéodermes et la classification des Anguidés actuels et fossiles (Reptiles, Sauriens). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 2° sér., 34 (2): 149-157.

HOFFSTETTER, R. & GASC, J.P., 1969. – Vertebrae and ribs of modern Reptiles. *In*: C. GANS (Ed.): Biology of the Reptilia, vol. 1, Morphol. A: 201-310. Academic Press, Londres.

HOFFSTETTER, R. & RAGE, J.C., 1972. – Les Erycinae fossiles de France (Serpents, Boidae). Compréhension et histoire de la sous-famille. *Ann. Pal. (Vertébrés)*, Paris, 58 (1): 81-124.

HOFFSTETTER, R. & RAGE, J.C., 1977. – Le gisement de vertébrés miocènes de la Venta (Colombie) et sa faune de serpents. *Ann. Pal. (Vertébrés)*, Paris, 63 (2): 161-190.

KLEMBARA, J., 1979. – Neue Funde der Gattungen *Ophisaurus* und *Anguis* (Squamata, Reptilia) aus dem Untermiozän Westböhmens (CSSR). *Vestn. ÚÚG*, Prague, 54: 163-169.

McDOWELL, S.B., 1987. – Systematics. *In*: R.A. SEIGEL, J.T. COLLINS & S.S. NOVAK (Eds.), Snakes. Ecology and Evolutionary Biology: 1-50. McMillan Publ., New York.

MEIN, P., 1975. – Biozonation du Néogène Méditerranéen à partir des Mammifères. Proc. VIth Congr. Reg. Comm. Médit. Neogene Stratig., Bratislava.

MICHAUX, J., 1982. – La faune de rongeurs de la province Ibéroccitane: signification de la différenciation biogéographique de l'Europe au Pliocène supérieur. Colloque "Le Villafranchien méditerranéen", Lille: 15-27.

MILNER, A.C., MILNER, A.R. & ESTES, R., 1982. – Amphibians and Squamates from the Upper Eocene of Hordle Cliff, Hampshire, a preliminary report. *Tertiary Res.*, 4 (4): 149-154.

MOODY, S. & ROČEK, Z., 1980. – *Chamaeleo caroliquarti* (Chamaeleonidae, Sauria): a new species from the Lower Miocene of Central Europe. *Vestn. ÚÚG*, Prague, 55: 85-92.

RAGE, J.C., 1974a. – Les batraciens des gisements quaternaires européens: détermination ostéologique. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 8: 276-289.

RAGE, J.C., 1974b. – Les Serpents des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 6: 274-303.

RAGE, J.C., 1984a. – Are the Ranidae (Anura, Amphibia) known prior to the Oligocene?. *Amphibia-Reptilia*, Leiden, 5: 281-288.

RAGE, J.C., 1984b. – Serpentes. Handbuch der Paläoherpetologie, part 11. Gustav Fischer, Stuttgart, XII + 80 p.

RAGE, J.C., 1987. – Fossil History. *In*: R.A. SEIGEL, J.T. COLLINS & S.S. NOVAK (Eds.), Snakes. Ecology and Evolutionary Biology: 51-76. McMillan Publ., New York.

RAGE, J.C. & SEN, S., 1976. – Les amphibiens et les reptiles du Pliocène supérieur de Calta (Turquie). *Géol. médit.*, Marseille, 3 (2): 127-134.

ROČEK, Z., 1984. – Lizards (Reptilia: Sauria) from the Lower Miocene locality Dolnice (Bohemia, Czechoslovakia). *Rozpr. Ceskosl. Akad. Ved. Ročnik*, 94 (1): 1-69.

SANCHIZ, B., 1988. – On the presence of zygosphene-zygantrum vertebral articulations in salamandrids. *Acta Zool. Cracov.*, Cracovie, 31 (16): 493-504.

SZYNDLAR, Z., 1984. – Fossil snakes from Poland. *Acta Zool. Cracov.*, Cracovie, 28: 1-156.

SZYNDLAR, Z., 1987. – Snakes from the Lower Miocene locality of Dolnice (Czechoslovakia). *J. Vertebr. Paleontol.*, Lawrence, 7 (1): 55-71.

VERGNAUD-GRAZZINI, C., 1970. – Les Amphibiens fossiles du gisement d'Arondelli. *Pal. Italica*, Pise, 66: 47-65.