

Received : 18 February 1997

LES AGAMIDAE (REPTILIA, SQUAMATA) DU PALEOGENE D'EUROPE OCCIDENTALE

MARC AUGÉ (¹) ET RICHARD SMITH (²)

(¹) Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Case 106, Université Paris VI,
4 place Jussieu, F-75252, Paris cedex 05 (France)

(²) Laekenveld 6, B-1780 Wemmel (Belgique)

Résumé. Un nouveau lézard agamidé, *Tinosaurus europeocaenus*, est décrit dans l'Eocène inférieur du gisement de Dormaal (Belgique). D'autres Agamidae de l'Oligocène français *Uromastix europaeus* et *Agama galliae* sont révisés et leur diagnose amendée. Ainsi, le genre *Quercygama* nov. gen. est proposé pour *A. galliae*. Les fossiles d'Agamidae en Europe sont peu nombreux et peu diversifiés et la présence de cette famille sur ce continent peut être expliquée par une série d'invasions depuis l'Asie (ou l'Afrique).

Mots clefs: Agamidae, *Tinosaurus*, Eocène, Oligocène, Europe.

THE AGAMIDAE (REPTILIA, SQUAMATA) FROM THE PALEOGENE OF WESTERN EUROPE

Abstract. A new agamid lizard, *Tinosaurus europeocaenus* is described in the lower Eocene from Dormaal (Belgium). Other agamids from the French Oligocene, *Uromastix europaeus* and *Agama galliae* are revised and their diagnoses are emended. The new genus *Quercygama* is proposed for *A. galliae*. The agamid fossil record of Europe is generally less diversified than in other lizard families and it is argued that the presence of Agamidae in Europe results from recurrent asian (or african) dispersals.

Key words: Agamidae, *Tinosaurus*, Eocene, Oligocene, Europe.

INTRODUCTION

On connaît des restes d'Agamidae dans l'Eocène inférieur européen depuis les travaux de HECHT & HOFFSTETTER (1962) (voir aussi GODINOT *et al.*, 1978). HECHT & HOFFSTETTER attribuèrent ces fossiles au genre *Tinosaurus* Marsh, 1872 pour lequel on ne dispose pas actuellement de diagnose bien établie, quoique l'on ait défini plusieurs espèces à l'intérieur du genre, notamment dans le Paléogène (surtout l'Eocène) d'Amérique du Nord et d'Asie (MARSH, 1872; GILMORE, 1943; HOU, 1974; DONG, 1965; LI, 1991a). Ultérieurement, on a retrouvé des restes d'Agamidae, toujours attribués au genre *Tinosaurus*, dans d'autres gisements de l'Eocène inférieur d'Europe occidentale: Condé-en-Brie, Avenay, Mutigny, Sézanne (MP8+9; AUGÉ, 1990) et Prémontré (MP10; RAGE & AUGÉ, 1993). Dans le nouveau matériel de Dormaal, récolté par R. SMITH, figu-

rent quelques mâchoires d'Agamidae en bon état, des dentaires notamment, qui permettent de préciser la position systématique de ce lézard. Ces nouveaux fossiles se prêtent à des comparaisons, notamment avec les espèces déjà décrites et attribuées à *Tinosaurus*. Une diagnose de ce genre est proposée ici à partir de ces comparaisons et on revoit brièvement la validité de l'ensemble des attributions d'espèces proposées dans le genre *Tinosaurus*. Après un hiatus qui commence au début de l'Eocène moyen et se prolonge au-delà de la Grande Coupure Eocène/Oligocène, on retrouve des Agamidae dans l'Oligocène des Phosphorites du Quercy où deux espèces ont été décrites, *Agama galliae* Filhol, 1877 et *Uromastix europaeus* de Stefano, 1903. Cette dernière espèce a déjà fait l'objet d'une révision (AUGÉ, 1988) et elle ne sera que succinctement évoquée. Des doutes récurrents ont été émis sur l'identité générique de *Agama galliae* (MOODY, 1980; ESTES, 1983a) et cette question est abordée dans ce travail.

Les Agamidae font partie de la super-famille des Acrodonta, qui comprend, selon ESTES *et al* (1988) et FROST & ETHERIDGE (1989) les Chamaeleonidae, les Agamidae et les Priscagamidae du Crétacé asiatique (BORSUK-BIALYNICKA & MOODY, 1984; ALIFANOV, 1989). La monophylie des Agamidae n'est pas acquise, ce taxon pourrait être para- ou polyphylétique, bien que l'une des deux versions du cladogramme des Acrodonta proposé par FROST & ETHERIDGE (1989), «topology 2» supporte la monophylie des Agamidae.

ABRÉVIATIONS

- IRScNB: Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles.
 MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle (Paris).
 UCBL: Université Claude Bernard, Lyon.
 USTL: Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

- ORDRE SQUAMATA OPPEL, 1811
- SUPER-FAMILLE ACRODONTA COPE, 1864
- FAMILLE AGAMIDAE GRAY, 1827

Genre *Tinosaurus* Marsh, 1872

Espèce type: *Tinosaurus stenodon* Marsh, 1872

Diagnose amendée. Dentaire de forme générale allongée et assez grêle. Dentition postérieure acrodonte subacrodonte avec l'apex des dents triconodonte. Présence de plusieurs dents pleurodentes à l'avant du dentaire, l'une d'elles pouvant être caniniforme. Sur le dentaire et sous la rangée dentaire existe un plateau dentaire bien marqué mais la base des dents acrodontes ne s'implante pas jusqu'à lui. Le sulcus Meckeli est ouvert à la fois mésialement et ventralement, au moins à l'avant du dentaire. Sur le maxillaire, la partie antérieure des processus prémaxillaires ne se relève pas. Le processus palatin du maxillaire est bien développé.

Composition spécifique. *T. stenodon* Marsh, 1872; *T. pristinus* Leidy, 1872; *T. doumuensis* Hou, 1974; *T. europeocaenus* nov. sp.; ?*T. lushihensis* Dong, 1965; ?*T. yuanquensis* Li, 1991a.

***Tinosaurus europeocaenus* nov. sp.**

(Fig. 1)

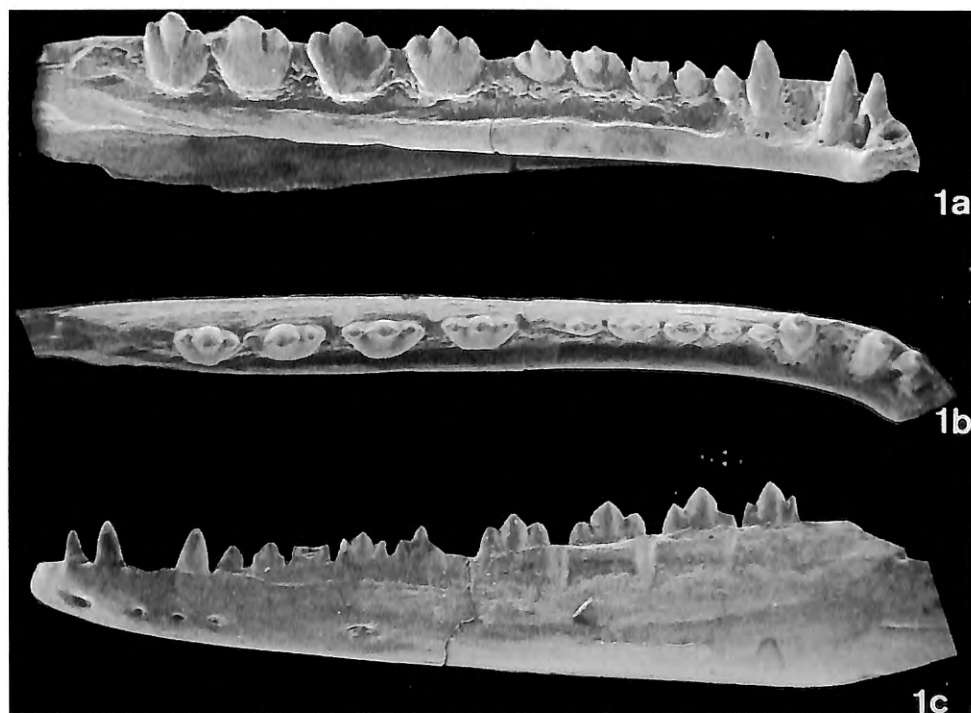


Fig. 1. – *Tinosaurus europeocaenus* nov. sp., dentaire, holotype, Eocène inférieur, Dormaal, IRScNB, n° R 202. 1a: vue linguale; 1b: vue dorsale; 1c: vue labiale. X 12,5

Holotype. Un dentaire gauche, partie postérieure abîmée, IRScNB R202, Fig. 1 a-c.

Localité type et âge. Dormaal, Belgique. Eocène inférieur, niveau MP7 de l'échelle biochronologique des mammifères paléogènes d'Europe (voir SMITH & SMITH, 1996).

Extension géographique et stratigraphique. Nord-Ouest de l'Europe, gisements de Dormaal (MP7), Avenay (MP8+9), Mutigny (MP8+9), Condé-en-Brie (MP8+9), Prémontré (MP10). Eocène inférieur, du niveau standard de Dormaal (MP7) à celui de Grauves (MP10).

Derivatio nominis. Contraction de Europe et Eocène, qui indique la répartition géographique et stratigraphique de l'espèce.

Matériel. Dormaal (MP7), collection R. Smith, un dentaire gauche complet, Fig. 1 a-c (IRScNB R202), trois dentaires gauches incomplets, un dentaire droit incomplet (DIII S), un dentaire droit incomplet, un maxillaire gauche incomplet (DIII RS), treize fragments de mâchoires dont trois dentaires gauches incomplets, trois dentaires droits incomplets, un maxillaire incomplet (DIIC RS). Dormaal, collection D. Delsate, un fragment de dentaire gauche. Avenay (MP8+9), partie antérieure d'un dentaire gauche, MNHN, AV 16464, fig. 3 in AUGÉ (1990). Mutigny (MP8+9), un maxillaire droit incomplet, MNHN, MU 16466, fig. 4 in AUGÉ (1990). Condé-en-Brie (MP8+9), partie postérieure d'un dentaire droit, MNHN, CB 16437, fig. 2 in AUGÉ (1990); un dentaire gauche et un maxillaire fragmentaires. Prémontré (MP10), un maxillaire incomplet.

Diagnose. *T. europeocaenus* diffère des autres membres du genre *Tinosaurus* par la présence d'un sulcus Meckeli assez largement ouvert à l'arrière du dentaire; par le faible développement du rebord mésial au niveau du bord ventral du dentaire; par la forme très allongée du dentaire. La morphologie des dents acrodontes sépare aussi *T. europeocaenus* des autres espèces du genre: ces dents portent des cuspidés latérales importantes et sont largement séparées l'une de l'autre chez *T. europeocaenus*.

Description

Dentaire. La description concerne principalement l'holotype de l'espèce. Le bord ventral du dentaire est droit alors que le bord dorsal s'élève régulièrement de l'avant vers l'arrière. Autrement dit, le dentaire s'élargit régulièrement de l'avant vers l'arrière, bien que sa forme générale reste effilée. Il existe cinq foramens labiaux, le dernier est le plus important et il s'ouvre sous la neuvième position dentaire (comptée à partir de l'avant). Labialement, une ligne concave vers le haut sépare une surface inférieure, convexe vers l'extérieur, d'un plan supérieur, d'aspect rugueux, incliné labio-ventralement à linguo-dorsalement. Des sillons occlusaux, verticaux, peu profonds et situés entre les dents, divisent incomplètement cette surface. Postérieurement, le dentaire s'étend bien au-delà de la rangée dentaire. Quelques fossiles incomplets de Dormaal (niveaux DIII et DIIC) permettent d'observer la terminaison dorso-postérieure de l'os. Après la dernière dent, la paroi dorsale du dentaire se relève légèrement pour former une ébauche de processus coronoïde qui ne s'élève pas au-delà de l'apex des dents. Une dépression importante occupe toute la face labio-postérieure du dentaire, après le niveau de la dernière dent et correspond certainement au contact avec les os post-dentaires. En vue linguale, le bord ventral du dentaire ne produit qu'un léger rebord interne, ce qui laisse le sulcus Meckeli exposé ventralement sur toute son étendue. Le sulcus Meckeli s'ouvre largement à l'arrière et il se rétrécit très graduellement jusqu'à la symphyse. D'abord dirigé ventro-mésialement, il prend une orientation purement ventrale sous la symphyse. Au-dessus du sulcus Meckeli, on observe un relief arrondi, représentant une lame horizontale réduite. A l'arrière, cette lame horizontale est interrompue par une surface verticale qui correspond certainement à un bord de contact avec le processus antérieur du coronoïde qui devait donc largement déborder sur le dentaire du côté lingual. La partie dorsale de la lame horizontale forme une sorte de plateau dentaire peu étendu mésialement.

La dentition, de type acrodonte, compte quatorze emplacements dentaires mais la rangée dentaire n'est peut-être pas complète. A l'avant subsistent quatre dents pleurodonte, à l'apex pointu, les deux premières étant recourbées vers l'arrière et elles prennent une morphologie caniniforme. La quatrième et la cinquième dents conservées représentent des formes de passage entre les types pleurodonte et acrodonte. Les dents suivantes, nettement tricuspides, peuvent être qualifiées d'acrodontes bien que leur implantation soit fortement décalée vers le bord lingual du dentaire. Plutôt que de type acrodonte, on pourrait parler de morphologie «subacrodonte» (ALIFANOV, 1989), les bases des dents étant toujours beaucoup plus exposées lingualement que labialement sur les fossiles de Dormaal. Les dents adjacentes restent largement séparées l'une de l'autre et les bases dentaires ne se confondent pas. Elles se soudent à la surface linguale du dentaire, sans jamais atteindre le plateau dentaire vers le bas. La taille des dents augmente régulièrement de l'avant vers l'arrière.

Maxillaire. Aucun des maxillaires disponibles n'est complet et on n'en connaît l'extrémité antérieure et l'extrémité postérieure que par les descriptions de HECHT & HOFFSTETTER (1962). La partie antérieure du processus dorsal, partiellement conservée, montre qu'il devait s'élever en pente douce à partir de l'avant du maxillaire. En vue dorsale, le bord supérieur de la lame horizontale se réduit à un profond sillon dans sa partie antérieure, alors qu'il s'élargit pour former une sorte de plateau mésial dans la partie centrale du maxillaire où se développe un processus palatin bien marqué. La dentition, ne diffère pas de celle du dentaire, tout au moins si l'on se réfère à la morphologie des dents acrodontes. Une seule dent pleurodonte semble conservée à l'avant de la rangée dentaire (spécimen DIIR12), mais celle-ci n'est peut-être pas complète. HECHT & HOFFSTETTER (1962) ont donné une description détaillée de la partie antérieure (processus prémaxillaire) d'un maxillaire de Dormaal, aujourd'hui non disponible. L'essentiel en est repris ici : à l'avant, le maxillaire émet une lame interne subhorizontale, légèrement concave dorsalement, qui fournit une large articulation transversale pour le prémaxillaire. Ajoutons que ce maxillaire portait treize dents, apparemment sans canines à l'avant.

Variations. L'ensemble des fossiles disponibles a une morphologie remarquablement homogène. Cependant, un dentaire incomplet de Dormaal (niveau DIIC) porte une importante protubérance sur sa face ventrale, près de la symphyse et s'étendant partiellement sur la face labiale. Cette pachyostose est anormale et paraît liée, soit à une anomalie du développement, soit à un processus de régénération après lésion.

Discussion

L'existence de dents pleurodonte, caniniformes, à l'avant du dentaire des espèces de *Tinosaurus*, écarte ce genre des Chamaeleonidae. Il reste deux familles auxquelles pourrait appartenir *T. europeocaenus*, les Agamidae et les Priscagamidae, ces derniers connus uniquement à l'état fossile dans le Crétacé supérieur asiatique. *T. europeocaenus* présente quelques caractères qui semblent le rapprocher des Priscagamidae, avec son sulcus Meckeli assez largement ouvert postérieurement, l'existence d'une lame horizontale et d'un plateau dentaire bien définis. Mais on retrouve une morphologie semblable, voir identique chez certains Agamidae actuels (MOODY, 1980). Le splénial des Priscagamidae

est très étendu vers l'avant, mais cet os manque dans le matériel de *T. europeocaenus*. D'ailleurs, l'absence du splénial chez *T. europeocaenus* fait plutôt pressentir qu'il ne devait pas être très développé et que sa surface de contact avec le dentaire était limitée. Aussi, nous considérons que le genre *Tinosaurus* appartient aux Agamidae, opinion adoptée par tous les auteurs qui l'ont étudié précédemment (voir ESTES, 1983a).

L'absence de processus coronoïde bien formé sur le dentaire exclut une affinité étroite entre *T. europeocaenus* et le genre actuel *Uromastix*, ainsi qu'avec *Pseudotinosaurus*, défini par ALIFANOV (1993) à partir de l'espèce *Tinosaurus asiaticus* Gilmore, 1943.

T. europeocaenus diffère de tous les Agamidae actuels par la large ouverture du sulcus Meckeli à l'arrière du dentaire, par la quasi-absence de rebord mésial au niveau de la partie ventrale du dentaire, amenant une ouverture ventro-linguale du sulcus Meckeli et, selon HECHT & HOFFSTETTER (1962), par l'absence de bord montant à l'avant des processus pré-maxillaires du maxillaire. D'autres caractères, en partie observables sur quelques Agamidae actuels, paraissent très développés chez *T. europeocaenus*. Il s'agit de la présence de dents fortement triconodontes à l'arrière de la rangée dentaire; de l'implantation subacrodonte de ces dents; de l'existence d'un net plateau dentaire sous la rangée dentaire, bien que la base des dents acrodontes ne viennent pas s'implanter sur lui; de l'importance du processus palatin du maxillaire. L'ensemble de ces dispositions nous conduit à proposer la diagnose du genre *Tinosaurus* et celle de l'espèce de Dormaal.

Deux espèces, *Tinosaurus pristinus* Leidy, 1872 et *T. stenodon* Marsh, 1872 ont été décrites dans l'Eocène d'Amérique du Nord. Selon les figures de GILMORE (1928, plate II, fig. 16) et de HECHT (1959, fig. 10C, p. 55 in ESTES, 1983a), *T. pristinus* et *T. stenodon* ont un dentaire assez effilé, des dents acrodontes tricuspides et un plateau dentaire nettement détaché sur la face linguale du dentaire bien que la présence de dents antérieures canini-formes ne puisse être vérifiée. Ces deux espèces entrent donc effectivement dans le domaine de définition du genre *Tinosaurus*. Le dentaire de *T. doumuensis* Hou, 1974, du Paléocène chinois paraît très proche de celui de *T. europeocaenus*; seule l'absence d'un plan orienté ventro-labialement à dorso-lingualement sur la face labiale du dentaire chez *T. doumuensis* sépare ces deux espèces, si l'on s'en tient aux caractères visibles sur les figures de HOU (1974, fig. 6, p. 198). Quant à *T. lushihensis* Dong, 1965 de l'Eocène de Chine, sa dentition serait particulière, avec des dents acrodontes comprimées transversalement. L'absence de dents canini-formes sur le dentaire et le maxillaire exclut cette dernière espèce du genre *Tinosaurus*, ce que ESTES (1983a) avait déjà remarqué. Cependant LI (1991b) a revu la mâchoire holotype de *T. lushihensis* et il écrit que ses dents acrodontes sont comprimées latéralement, non transversalement, donc semblables à celles des *Tinosaurus* spp. et de l'ensemble des Agamidae.

LI (1991a) définit une nouvelle espèce, *T. yuanquensis* dans l'Eocène supérieur chinois. La forme effilée de la partie antérieure du dentaire, seule conservée, la présence de quatre dents pleurodontes, dont la dernière canini-forme, ainsi que les dents acrodontes, nettement tricuspides, indiquent que cette espèce appartient effectivement au genre *Tinosaurus*. Les caractères retenus dans la diagnose de l'espèce *T. yuanquensis* paraissent néanmoins discutables et ils sont plesiomorphes à l'intérieur du genre *Tinosaurus*, ce qui conduit à mettre en doute la validité de ce taxon.

Genre *Uromastix* Merrem, 1820Espèce type: *Uromastix spinipes* Merrem, 1820***Uromastix europaeus* (de Stefano, 1903)**1903: *Palaeochamaeleo europaeus*; DE STEFANO, p. 391-393, Tav. IX, fig. 7-12.1955: *Uromastix*?; HOFFSTETTER, p. 618.1962: *Uromastix*?; HOFFSTETTER, p. 252.1980: *Uromastix europaeus*; MOODY, p. 338.1980: *Palaeochamaeleo*; MOODY & ROCEK, p. 85-86.1983a: *nomen dubium*; ESTES, p. 56.1986: *Uromastix europaeus*; AUGE, p. 30, fig. 15-16, p. 42.1988: *Uromastix europaeus*; AUGE, p. 317-325, fig. 1-3.1993: *Palaeochamaeleo*; ALIFANOV, p. 150.1993: *Uromastix europaeus*; RAGE & AUGE, p. 200.

Lectotype. Un dentaire droit, fig. 12 *in* DE STEFANO (1903) anciennes collections du Quercy, MNHN, N° QU17160 (l'holotype désigné par ESTES, 1983a est en réalité un lectotype puisque DE STEFANO, 1903, dans sa description originale, avait pris deux syntypes, un dentaire droit et un dentaire gauche, QU17161, fig. 7&12 *in* DE STEFANO, 1903).

Localité type et âge. Phosphorites du Quercy, gisement précis inconnu. Oligocène.

Extension géographique et stratigraphique. Espèce connue uniquement dans les Phosphorites du Quercy, gisements de La Plante 2 et de Mas de Got B, niveau standard de Villebramar (MP22), transition entre l'Oligocène inférieur et l'Oligocène moyen.

Matériel. Anciennes collections du Quercy (gisement précis inconnu): trois dentaires et quatre maxillaires incomplets (QU17183-17189). Nouvelles récoltes du Quercy: La Plante 2 (MP22), un dentaire et un maxillaire très incomplets, deux vertèbres dorsales; Mas de Got B (MP22), un dentaire incomplet.

Diagnose amendée. Le dentaire de *Uromastix europaeus* se distingue de celui des formes actuelles par son sulcus Meckeli assez large à l'arrière et qui s'ouvre ventro-labialement sur toute sa longueur. Le bord ventral du dentaire ne produit qu'un faible rebord mésial. Au niveau de la symphyse mandibulaire, le dentaire a un bord ventral assez incliné. L'incisure coronoïde, qui échancre la partie postérieure du dentaire, est peu développée. *U. europaeus* diffère aussi de *Pseudotinosaurus asiaticus* par son bord ventral rectiligne et de *Qianshanosaurus* par la forme générale beaucoup moins massive de son dentaire. Les caractères suivants ne sont pas diagnostiques de l'espèce mais ils permettent de séparer le genre *Uromastix* des autres Agamidae: il n'y a pas de dents pleurodentes à l'avant des mâchoires. Il existe un processus coronoïde bien développé sur le dentaire. Le mode d'usure des dents acrodontes, avec formation d'une vallée allongée antéro-postérieurement sur l'apex, paraît aussi propre au genre *Uromastix*.

Discussion

Selon FROST & ETHERIDGE (1989) les genres *Uromastix* et *Leiolepis* Cuvier, 1829 constituent, à eux-deux, une sous-famille à l'intérieur des Agamidae, les Leiolepidinae FITZINGER (1843) (= Uromastycinae de THEOBALD, 1868 ou MOODY, 1980).

Les caractères de *U. europaeus* qui autorisent son affiliation au genre *Uromastix* ont déjà été discutés ailleurs (MOODY & ROCEK, 1980; AUGÉ, 1986, 1988). Nous n'y revenons pas. Cependant, ALIFANOV (1993) a commenté l'attribution de cette espèce au genre *Uromastix*. Suivant son opinion, acquise sur la foi des figures publiées pour *U. europaeus*, il existe des différences morphologiques entre la dentition acrodonte de cette forme et celle des espèces d'*Uromastix* actuels. ALIFANOV (1993) va même plus loin et suggère un rapprochement avec le genre *Qianshanosaurus* Hou, 1974, du Paléocène chinois. Rappelons que HOU (1974) plaçait cette forme dans les Iguanidae et que ESTES (1983a) en fait un *Lacertilia incertae sedis*.

Le mode d'usure de l'ensemble de la rangée dentaire chez le fossile du Quercy, avec une zone antérieure complètement abrasée, le non-remplacement des dents acrodontes usées et l'apparition de nouvelles dents acrodontes à l'arrière de la rangée dentaire, est conforme aux descriptions de COOPER *et al.*, 1970, COOPER & POOLE (1973) et de ROBINSON (1976) concernant les espèces d'*Uromastix* actuels. De nouvelles dents acrodontes, non usées, sont présentes à l'arrière de la rangée dentaire de quelques-uns des fossiles du Quercy. Ces dents sont petites, leur forme générale est celle d'un cône comprimé linguo-labialement. Leur apex forme un bord arrondi, allongé antéro-postérieurement et sans cuspide ni trace d'épaulement latéral. Les dents suivantes (en allant vers la partie antérieure de la rangée dentaire) sont plus grandes et commencent à montrer des traces d'usure occlusale. Celles-ci débentent sur l'apex de la dent qui se creuse en son centre, déterminant une vallée allongée antéro-postérieurement. Cette vallée s'approfondit de plus en plus sur les dents suivantes, en même temps que son flanc labial tend à disparaître, l'usure étant plus forte du côté labial que du côté lingual. Sur les dents acrodontes antérieures, l'apex redevient simple, tout le flanc labial de la dent ayant été usé, les traces d'occlusion s'étendant alors jusque sur le flanc labial du dentaire, entre les dents. On retrouve ce type d'usure, avec formation d'une vallée apicale chez les espèces d'*Uromastix* actuels et il paraît unique chez les Agamidae. On pourrait donc avoir affaire à une apomorphie du genre *Uromastix*, sinon de la sous-famille. L'espèce décrite ici reste dans le genre *Uromastix*.

Genre *Quercygama* nov. gen.

Espèce type. *Quercygama galliae* (Filhol, 1877)

Diagnose. *Quercygama* se distingue des autres genres d'Agamidae par la grande extension vers l'avant de l'apophyse antéro-linguale du coronoïde. Celle-ci s'allonge jusqu'au niveau de la sixième dent acrodonte (comptée à partir de l'arrière), c'est-à-dire pas très loin du milieu de la rangée dentaire. Cette apophyse coronoïde dépasse vers l'avant l'extrémité antérieure de l'angulaire. La partie antérieure de ces deux os est en contact sur une courte distance au-dessus du sulcus Meckeli. Le splénial, très réduit, ne s'insinue pas

entre le coronoïde et l'angulaire. Les caractères suivants ne constituent pas à proprement parler des apomorphies, mais ils peuvent être utiles pour distinguer *Quercygama* des autres Agamidae: forme allongée et grêle du dentaire; présence de trois dents pleuro-dontes à l'avant de la rangée dentaire, dont la dernière est caniniforme tout en restant de dimension modeste; sulcus Meckeli qui s'ouvre ventro-lingualement à l'avant du dentaire.

Quercygama galliae (Filhol, 1877)

(Fig. 2)

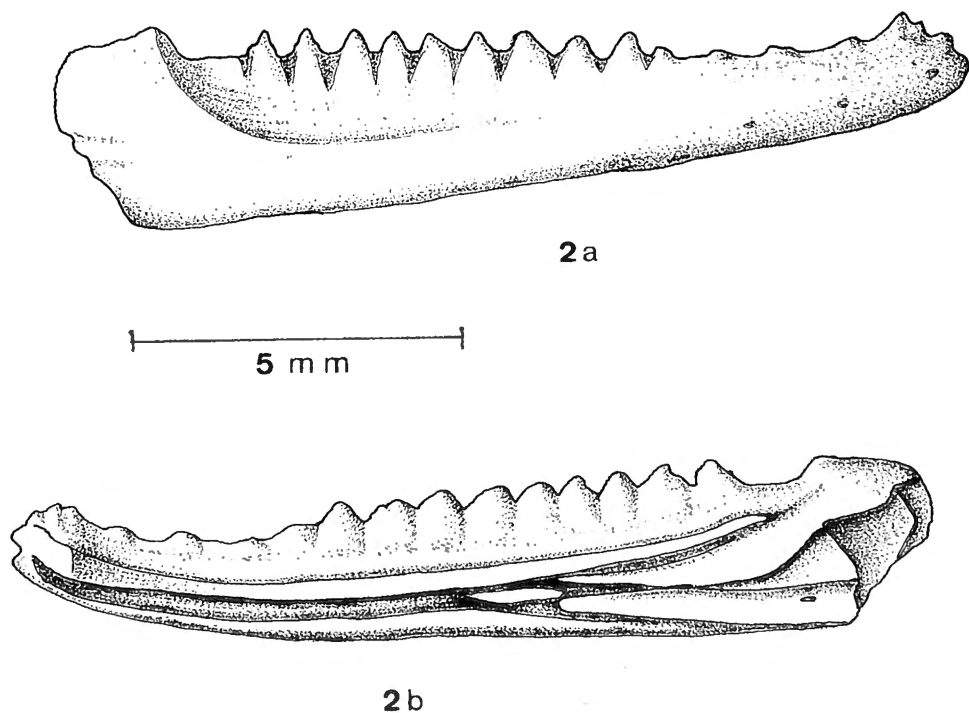


Fig. 2. — *Quercygama galliae*, dentaire, holotype, Oligocène, Phosphorites du Quercy, MNHN, n° QU16560. 2a: vue labiale; 2b: vue linguale.

1877: *Agama galliae*; FILHOL, p. 485, fig. 427.

1877: *Plestiodon galliae*; FILHOL, p. 588, fig. 426 (errata: *Agama galliae*, p. 559).

1983a: *Agama? galliae*; ESTES p. 53, fig. 10B.

1986: *Agama galliae*; AUGE, 1986

1993: *Agama galliae*; RAGE & AUGÉ, p. 209.

1995: *Agama galliae*; AUGÉ & RAGE, p. 16, fig. 3-5.

Holotype. Un dentaire droit légèrement abîmé du côté postérieur. Anciennes collections du Quercy, MNHN, QU16560, fig. 427 in FILHOL (1877; fig. 10B, p. 55) in ESTES (1983a; fig. 19, p. 44) in AUGÉ (1986; fig. 3-5) in AUGÉ & RAGE (1995).

Localité type et âge. Phosphorites du Quercy, sans précision de gisement. Oligocène.

Extension géographique et stratigraphique. Connue dans les Phosphorites du Quercy uniquement, gisements du Garouillas (MP25) et peut-être de Roqueprune (MP23), Oligocène moyen.

Matériel. Ancien matériel du Quercy; holotype uniquement; Garouillas (MP25); un fragment de dentaire (USTL, GAR2618) et un fragment de maxillaire (USTL, GAR2619), fig. 3-4, p. 16 in AUGÉ & RAGE (1995). ?Roqueprune (MP23), un fragment de dentaire (IRScNB).

Diagnose. La même que celle du genre.

Description

Dentaire. Le dentaire holotype de *Quercyagama galliae* a déjà été figuré à de nombreuses reprises et le lecteur pourra se reporter aux publications citées plus haut. Il paraît cependant utile d'en reprendre la description, au moins pour les points qui peuvent éclairer la diagnose.

Le dentaire a une forme générale allongée et assez grêle, en cela il évoque celui du genre *Tinosaurus*. Le bord ventral du dentaire est presque rectiligne et il produit un fort repli du côté lingual qui limite ventralement le sulcus Meckeli. Sur la face linguale, le sulcus Meckeli reste étroit sur toute son étendue, son ouverture est d'abord linguale à l'arrière et elle devient linguo-ventrale près de la symphyse. Le splénial (s'il s'agit bien de cet os) n'est que très peu développé et il ne dépasse pas antérieurement le niveau de la dernière dent de la rangée dentaire. Par contre, l'angulaire couvre la partie ventro-postérieure du sulcus Meckeli alors que l'apophyse antérieure du coronoïde couvre sa partie dorso-postérieure jusqu'à un niveau proche du milieu de la rangée dentaire. Il existe une lame horizontale bien marquée au-dessus du sulcus Meckeli, au moins dans la partie antérieure du dentaire. Celle-ci délimite un plateau dentaire assez large à l'avant, où il reçoit la base des dents pleurodentes. Le plateau dentaire tend à s'effacer dans la partie postérieure de l'os. En vue labiale, le bord dorsal du dentaire porte des traces d'usure occlusale assez profondes, entre les dents acrodentes.

La dentition compte trois dents antérieures pleurodentes, la troisième, visible sur un dentaire du Garouillas (fig. 3, p. 16 in AUGÉ & RAGE, 1995) prend même une morphologie caniniforme, bien qu'elle reste de petite taille. Les dents suivantes, au nombre de neuf, sont acrodentes, serrées, en contact étroit par leur base. Un espace qui ne porte que des dents usées les sépare des premières dents. Leur forme générale est triangulaire, légèrement comprimée linguo-labialement, avec un apex plutôt arrondi, sans cuspidé ni épaulement, sauf sur la dernière dent qui porte deux petites cuspidés antérieure et postérieure. Cette dernière dent ne montre pas de trace d'usure occlusale, contrairement aux dents qui la précèdent et l'on peut penser que les cuspidés disparaissent rapidement lorsque les pre-

mières traces d'usure érodent la dent. L'implantation se fait sur l'apex de la crête dentaire, mais avec un léger débordement vers le bord lingual. La base des dents acrodontes n'atteint jamais le plateau dentaire et elle n'est percée par aucun foramen nourricier (foramen de remplacement, selon WHITESIDE, 1986).

Maxillaire. Le seul fossile connu est un fragment antérieur de maxillaire gauche du gisement du Garouillas (fig. 4, p. 16 in AUGE & RAGE, 1995). Cet os, de proportions semblables à celle du dentaire, porte au moins une dent pleurodonte, suivie par des dents acrodontes sans cusptide.

Discussion

Les dents pleurodentes, présentes à l'avant des mâchoires de *Quercygama galliae*, montrent que nous avons affaire à un Agamidé. Tous les auteurs qui ont eu à discuter les relations de ce fossile (FILHOL, 1877; DE STEFANO, 1903; HOFFSTETTER, 1955; MOODY, 1980; ESTES, 1983a) l'ont toujours considéré comme un Agamidé. Sa place parmi les genres actuels et fossiles d'Agamidae s'avère plus difficile à établir et MOODY (1980), par exemple, pense que la forme du Quercy appartient, soit à *Agama*, soit à *Stellio*, lui-même ayant revalidé ce dernier genre créé par BOULENGER (1885).

On peut tenir pour certain que *Quercygama galliae* n'appartient pas au genre *Tinosaurus*, malgré une ressemblance superficielle dans la forme générale de leur dentaire. Les espèces appartenant au genre *Tinosaurus* ont des dents triconodontes avec une implantation débordant nettement vers le côté lingual, un sulcus Meckeli élargi à l'arrière et un bord ventral du dentaire ne se repliant que légèrement du côté lingual. Tous ces caractères s'opposent à ce que l'on observe chez les *Quercygama* spp. Le genre actuel *Agama* n'a pas non plus de dents triconodontes, quoique les nouvelles dents formées à l'arrière de la rangée dentaire puissent comporter une petite cusptide. Précisément, la triconodontie varie avec l'âge de l'individu (SIEBENROCK, 1885) et elle s'atténue chez l'adulte, ce qui jette un doute sur la fiabilité de ce caractère, sauf lorsqu'il est exprimé très nettement, comme chez *Tinosaurus*. *Quercygama galliae* partage l'ouverture ventro-linguale du sulcus-Meckeli à l'avant du dentaire avec les genres actuels *Agama* et *Stellio*, alors que chez les autres Agamidae, le sulcus Meckeli s'ouvre uniquement sur la face linguale (MOODY, 1980). Cependant, la disposition des os post-dentaires (splénial, angulaire, coronoïde), sur la face linguale de la mandibule de *Quercygama galliae* paraît unique à l'intérieur des Agamidae. Elle est, à tous égards, bien différente de celle de *Agama* et *Stellio*, chez qui l'apophyse antéro-linguale du coronoïde ne s'étend pas au-delà de la troisième position dentaire (comptée à partir de l'arrière). Chez tous les Agamidae examinés, l'extrémité antérieure de l'angulaire dépasse l'extrémité antérieure de l'apophyse coronoïde, alors que l'on trouve la disposition inverse chez *Quercygama galliae*. Le splénial, s'il existe, se réduit à un simple triangle qui ne s'insinue pas entre l'angulaire et le coronoïde, si bien que ces deux derniers os se trouvent en contact chez *Q. galliae*, à la différence des autres Agamidae. Ces caractères morphologiques uniques parmi les Agamidae peuvent être considérés comme des apomorphies et nous permettent de proposer un genre nouveau, *Quercygama*, pour recevoir l'espèce créée par FILHOL (1877).

Matériel retiré de l'espèce Q. galliae:

Un frontal des anciennes collections du Quercy (fig. 20, p. 44 in AUGE, 1986) avait été attribué à l'espèce *Agama galliae*. Deux raisons s'opposent à une telle appartenance: chez les Agamidae (MOODY, 1980), la terminaison antérieure du frontal a la forme d'une fourchette, avec une apophyse médiane qui s'insinue entre les os nasaux. Cette apophyse n'existe pas sur le fossile du Quercy. D'autre part, un examen attentif de la face dorsale de ce frontal révèle une encoche ovale, située mésialement, près du bord postérieur de l'os. Cette encoche ne peut correspondre qu'à l'emplacement du foramen pariétal, pas totalement ouvert sur cette pièce. Or le foramen pariétal ne s'ouvre pas chez certains Iguanidae et, à l'intérieur des Lacertilia, il ne se trouve sur le frontal que chez une sous-famille des Iguanidae, les Corytophaninae (= Corytophanidae, FROST & ETHERIDGE, 1989).

Agamidae indéterminés

Matériel. Phosphorites du Quercy, gisement de Rigal-Jouet (Oligocène moyen, MP25): trois dentaires incomplets, USTL, N° RIG7021, fig. 21, p. 44 in AUGE (1986). Coderet (Oligocène supérieur, MP30): un frontal, UCBL, N° 97692, fig. 22, p. 44 in AUGE (1986).

Ces fossiles sont nettement plus petits que ceux attribués à *Uromastix europaeus* ou *Quercygama galliae*. Les dentaires portent quelques dents acrodontes, alors que le frontal de Coderet a des processus descendants à peine marqués. Ces restes sont de taille trop réduite pour appartenir à l'une des deux espèces d'Agamidé décrites dans l'Oligocène européen, et leurs dimensions relativement homogènes prouvent qu'il ne peut s'agir d'individus jeunes. Ils démontrent que les Agamidae se sont maintenus en Europe de l'Ouest jusqu'à l'Oligocène supérieur au moins.

CONSIDÉRATIONS PALÉOGÉOGRAPHIQUES

Dans l'Eocène inférieur d'Europe occidentale, les Agamidae sont représentés par l'espèce *Tinosaurus europeocaenus*. On connaît d'autres membres du genre *Tinosaurus* dans le Paléogène nord américain (MARSH, 1872; GILMORE, 1928; HECHT, 1959; EMRY, 1973; ESTES, 1983a; HUTCHISON, 1992) et asiatique (CHKHIKVADZE, 1985; LI, 1991a,b; HOU, 1974; DONG, 1965). En outre, GILMORE (1943) a décrit *T. asiaticus* dans l'Eocène moyen de Mongolie, espèce que ALIFANOV (1993) a rapporté à un genre distinct, *Pseudotinosaurus*. En accord avec ESTES (1983b) nous considérons les *Tinosaurus* américains et asiatiques comme le résultat d'une dispersion depuis l'Asie, le détroit de Bering constituant une voie de passage naturelle entre l'Amérique et l'Asie alors que l'Europe reste isolée de l'Asie durant la plus grande partie du Tertiaire inférieur par la mer ouraliennne. Néanmoins, les grands épisodes régressifs marquant la fin du Secondaire ou le début du Tertiaire ont pu oblitérer provisoirement cette mer (Maastrichien supérieur, Thanétien inférieur, Yprésien supérieur, HAQ *et al.*, 1987; SMITH *et al.*, 1994) et permettre le passage de faunes asiatiques vers l'Europe. D'autre part, la paléogéographie de la Téthys pendant le début du Tertiaire devait autoriser des échanges épisodiques entre l'Asie

et l'Europe, comme ceux pressentis par HEISSIG (1979). De nombreux auteurs, étudiants des groupes taxonomiques divers, ont abouti aux mêmes conclusions (AUGE, 1993; VASSE, 1993). Cependant, l'hypothèse d'un relai par l'Amérique du Nord pour expliquer l'arrivée d'Acrodonta d'origine asiatique dans l'Eocène européen ne peut être définitivement écartée. Ajoutons que le Crétacé d'Asie centrale a livré les premiers fossiles d'Acrodonta connus (NESSOV, 1988; GAO & HOU, 1995), la nature monophylétique de ce taxon n'ayant jamais été remise en cause (FROST & ETHERIDGE, 1989).

Les Acrodonta disparaissent d'Europe occidentale après l'Eocène inférieur et on ne les retrouve qu'à l'Oligocène moyen, avec *Uromastix europaeus* et *Quercygama galliae*. Cette disparition temporaire s'explique mal car, pendant ce temps, les autres taxons appartenant aux Lacertilia recensés dans l'Eocène européen prospèrent ou, au moins, font preuve d'une stabilité remarquable jusqu'à la Grande Coupure Eocène/Oligocène (AUGE, 1993). Cependant, à la différence des autres taxons, les Acrodonta de l'Eocène européen ne se sont jamais diversifiés et ils ne sont connus qu'à travers le seul genre *Tinosaurus*.

Les Acrodonta de l'Oligocène européen ne peuvent être issus que d'une dispersion depuis l'Asie ou l'Afrique, puisqu'ils disparaissent d'Amérique dès l'Eocène supérieur. Leurs restes fossiles sont peu abondants, comparés à ceux des autres groupes de lézards (Anguimorpha et Scincomorpha, essentiellement) et SCHLEICH (1988) ne signale pas d'Acrodonta dans les fossiles de Lacertilia livrés par des niveaux de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur du bassin de Mainz, en Allemagne. Il est difficile de savoir si les Acrodonta d'Europe occidentale franchissent la limite Oligocène/Miocène. Cependant, leur présence est attestée dans l'Oligocène supérieur de Coderet et HOFFSTETTER (1955) fait état de représentants des Agamidae dans des fossiles du Stampien de l'Allier et du Miocène du Lyonnais. Il existe aussi des restes d'Acrodonta dans le Miocène de La Grive (RAGE, communication personnelle). RAGE (1972) rapporte des restes du Villafranchien (Pliocène) de France aux Chamaeleonidae, alors que MOODY (1980) pense avoir affaire à des Agamidae, certainement au genre *Agama*. Des restes d'Agamidae (genre *Agama*) sont décrits par BAILON (1987, 1989, 1991) dans le Pliocène français.

Bien que présents en Europe occidentale pendant une bonne partie du Tertiaire, les Acrodonta n'ont jamais occupé qu'une place marginale dans les herpétofaunes européennes. Il n'y a jamais eu de radiation significative des Acrodonta européens. Un seul genre, représenté par une seule espèce, *Quercygama galliae*, est endémique à l'Europe. Leur histoire sur ce continent paraît faite d'une suite de dispersions depuis des domaines voisins (Asie ou Afrique), suivies par des retraits lorsque les conditions deviennent défavorables. Le dernier de ces retraits date certainement du Pléistocène, puisque les seuls Acrodonta encore présents en Europe forment des populations éparses dans le sud de la Grèce et les îles adjacentes. L'origine de cette réduction de l'aire de répartition des Acrodonta ne peut être que climatique dans ce cas particulier (RAGE & SAINT GIRONS, 1989).

REMERCIEMENTS

Cet article a bénéficié des commentaires et des critiques de J.C. Rage, Z. Rocek, E. Schockaert et O. Rieppel. Les photographies au MEB sont de J. Cillis et de W. Miseur. Nous remercions également D. Delsate qui a mis sa collection à notre disposition.

RÉFÉRENCES

- ALIFANOV, V.R. (1989) – New Priscagamids (Lacertilia) from the Upper Cretaceous of Mongolia and their systematic position among Iguania. *Paleontological Journal*, **4**: 68-80.
- ALIFANOV, V.R. (1993) – Revision of *Tinosaurus asiaticus* Gilmore (Agamidae). *Paleontological Journal*, **27**: 148-154.
- AUGÉ, M. (1986) – Les Lacertiliens (Reptilia, Squamata) de l'Eocène supérieur et de l'Oligocène ouest-européens. Thèse, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI. 218 pp.
- AUGÉ, M. (1988) – Revision du lézard *Uromastix europaeus* (Reptilia, Lacertilia) de l'Oligocène français. *Revue de Paléobiologie*, **7**: 317-325.
- AUGÉ, M. (1990) – La faune de Lézards et d'Amphisbaenes de l'Eocène inférieur de Condé-en-Brie (France). *Bulletin du Museum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e série, section C, **12**: 111-141.
- AUGÉ, M. (1993) – Répartition et dynamisme des faunes de Lacertilia et d'Amphisbaenia dans l'Eocène européen. *Palaeovertebrata*, **22**: 51-71.
- AUGÉ, M. & J.-C., RAGE (1995) – Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertébrés. Amphibiens et Squamates. *Palaeontographica*, **236(A)**: 11-32.
- BAILON, S. (1987) – Les plus récents Agamidae fossiles de l'Europe occidentale et centrale (Pliocène supérieur de Seynes, France). *Bulletin de la Société herpétologique de France*, **42**: 1-4.
- BAILON, S. (1989) – Les Amphibiens et les Reptiles du Pliocène supérieur de Balaruc II (Hérault, France). *Palaeovertebrata*, **19(1)**: 7-28.
- BAILON, S. (1991) – Amphibiens et Reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne: Mise en place et évolution des faunes. UFR: Biologie et Sciences de la Nature, Thèse, Paris VII, 499 pp.
- BORSUK-BIAYNICKA, M. & S.M. MOODY (1984) – Priscagaminae, a new subfamily of the Agamidae (Sauria) from the late Cretaceous of the Gobi desert. *Acta Palaeontologica Polonica*, **29**: 51-81.
- BOULENGER, G. (1885) – Catalog of the lizards in the British Museum (Natural History), Second Edition. London, Vol. 2, XIII + 497 pp.
- CHKHIKVADZE, V.M. (1985) – Preliminary results of studies on tertiary Amphibians and Squamate Reptiles of the Zaisan Basin. Voprosy gerpetologii, 6th all-soviet herpetological conference, Tashkent: 234-235.
- COOPER, J.S. & D.F.G. POOLE (1973) – The dentition and dental tissue of the Agamid lizard *Uromastix*. *Journal Zoology*, London, **169**: 85-100.
- COOPER, J.S., D.F.G. POOLE & R. LAWSON (1970) – The dentition of agamid lizards with special reference to tooth replacement. *Journal Zoology*, London, **162**: 85-98.
- DE STEFANO, G. (1903) – I sauri del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol. Atti Società italiana Scienze Naturali Museo civico di storia naturale in Milano, **42**: 382-418.
- DONG, Z.M. (1965) – A new species of *Tinosaurus* from Lushih, Honan. *Vertebrata Palasiatica*, **9** (1): 79-82.
- EMRY, R.J. (1973) – Stratigraphy and preliminary biostratigraphy of the Flagstaff Rim area, Natrona County, Wyoming. *Smithsonian Contribution to Paleobiology*, **18**: 1-43.
- ESTES, R. (1983a) – Sauria terrestria, Amphisbaenia. In: O. Kuhn & P. Wellnhofer (editors). *Handbuch der Paläoherpetologie*, Teil **10A**, G. Fischer Verlag, 249 pp.

- ESTES, R. (1983b) – The fossil record and early distribution of lizards. *In: Advances in Herpetology and evolutionary Biology; Essays in honor of E.E. Williams*. Museum of Comparative Zoology, Harvard University: 1-33.
- ESTES, R., K. de Queiroz & J. Gauthier (1988) – Phylogenetic relationships within Squamata. *In: Estes, R. & Pregill, G. (editors.), Phylogenetic relationships of the lizard Families*, Stanford University Press: 119-281.
- FILHOL, H. (1877) – Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Pt. II, *Annales Sciences géologiques*, **8**: 1-338.
- FITZINGER, L. (1843) – Systema reptilien, Fasc. 1. Amblyglossae, Vindobonae, Braunüller & Seidel: 1-106.
- FROST, D.R. & R. ETHERIDGE (1989) – A phylogenetic analysis and taxonomy of Iguanian lizards (Reptilia: Squamata). University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous publication, **81**: 1-62.
- GAO, K. & L. HOU (1995) – Late Cretaceous fossil record and paleobiogeography of Iguanian Squamates. *In: Sun, A. & Wang, Y. (editors.), sixth symposium on mesozoic terrestrial ecosystems and biota, short papers*, China Ocean Press, Beijing: 47-50.
- GILMORE, C.W. (1928) – Fossil lizards of North America. *Memoirs of the National Academy of Sciences*, **22** (3): 1-201.
- GILMORE, C.W. (1943) – Fossil lizards of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **81**: 361-384.
- GODINOT, M., F. DE BROIN, E. BUFFETAUT, J.C. RAGE & D. RUSSELL (1978) – Dormaal, une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **287**: 1273-1276.
- HAQ, B., J. HARDENBOL & P.R. VAIL (1987) – Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, **235**: 1156-1167.
- HECHT, M.K. (1959) – Amphibians and reptiles. *In: P. McGrew et al., The geology and paleontology of the Elk Mt. and Tabernacle Butte area, Wyoming*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **117**: 130-146.
- HECHT, M.K. & R. HOFFSTETTER (1962) – Note préliminaire sur les Amphibiens et les Squamates du Landénien supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*. **38** (39): 1-30.
- HEISSIG, K. (1979) – Die hypothetische Rolle Südosteuropas bei den Säugertierwanderungen im Eozän und Oligozän. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **2**: 83-96.
- HOFFSTETTER, R. (1955) – Squamates de type moderne. *In: J. Piveteau, Traité de Paléontologie*, **5**: 606-662.
- HOFFSTETTER, R. (1962) – Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des squamates. *In: Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des vertébrés). Colloques Internationaux du CNRS, Paris*, **104**: 243-279.
- HOU, L.H. (1974) – Paleocene lizards from Anhui, China. *Vertebrata Palasiatica*, **12** (3): 193-200.
- HUTCHISON, H.J. (1992) – Western North American reptile and amphibia record across the Eocene-Oligocene boundary and its climatic implications. *In: Prothero, D.R. & Berggren, W.A. (editors), Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*, Princeton University Press: 451-463.
- LI JINLING (1991a) – Fossil reptiles from Zhaili Member, Hedi Formation, Yuanqu, Shanxi. *Vertebrata Palasiatica*, **29** (4): 276-285.
- LI JINLING (1991b) – Fossil reptiles from Hetaoyuan Formation, Xichuan, Henan. *Vertebrata Palasiatica*, **29** (3): 190-203.

- MARSH, O. (1872) – Preliminary description of new Tertiary reptiles. Part I. *American Journal of Science*, **4**: 298-309.
- MOODY, S.M. (1980) – Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia). Ph. D. dissertation, University of Michigan, Ann Arbor, 373 pp.
- MOODY, S.M. & Z. ROCEK (1980) – *Chamaeleo caroliquarti* (Chamaeleonidae: Sauria): a new species from the lower Miocene of central Europe. *Vestník Ustredniho Ustavu Geologickeho*, **55** (2): 85-92.
- NESSOV, L.A. (1988) – Late mesozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia. *Acta Zoologica Cracoviense*, **31**: 475-480.
- RAGE, J.C. (1972) – Les amphibiens et les reptiles du Würmien II de la grotte de l'Hortus. *Etudes Quaternaires Mémoire*, **1**: 297-298.
- RAGE, J.C. & M. AUGÉ (1993) – Squamates from the Cainozoic of the western part of Europe. A review. *Revue de Paléobiologie*, volume spécial, **7**: 199-216.
- RAGE, J.C. & H. SAINT GIRONS (1989) – Données biogéographiques: mise en place de la faune et facteurs actuels de la répartition. In: Atlas des Amphibiens et Reptiles de France, Société herpétologique de France (Edition): 29-32.
- ROBINSON, P.L. (1976) – How *Sphenodon* and *Uromastix* grow their teeth and use them. In: A. Bellairs & C.B. Cox (editors.), Morphology and biology of reptilia, London: 43-64.
- SCHLEICH, H.H. (1988) – Paläoherpetologische Materialien und Faunenspektren aus dem Kalktertiär des Mainzer Beckens (Oberligozän-Untermiozän). *Geologisches Jahrbuch.*, **A110**: 289-306.
- SIEBENROCK, F. (1885) – Das Skelett der Agamidae. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien*, **104**: 1089-1196.
- SMITH, A.G., D.G. SMITH & B.M. FUNNELL (1994) – Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines, Cambridge University Press, New York, 99 pp.
- SMITH, T. & R. SMITH (1996) – Synthèse des données actuelles sur les vertébrés de la transition Paléocène-Eocène de Dormaal (Belgique). *Bulletin de la Société belge de Géologie*, **104** (1-2): 119-131.
- THEOBALD, W. (1868) – Catalogue of the reptiles of British Birma, embracing the provinces of Pegu, Martaban, and Tenasserim; with descriptions of new or little-known species. *The Journal of the Linnean Society of London*, **10**: 4-67.
- VASSE, D. (1993) – Les crocodiles du Crétacé supérieur et du Paléogène d'Europe. Aspects paléobiogéographique et paléoécologique. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6, Paléontologie, 173 pp.
- WHITESIDE, D.I. (1986) – The head skeleton of the Rhaetian Sphenodontid *Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov. and the modernizing of a living fossil. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences*, **B: 312**: 379-430.