

Nouveaux Lacertidae (Reptilia, Squamata) de l'Eocène inférieur européen

Marc Augé¹ et Richard Smith²

¹Museum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Paléontologie, 8 rue Buffon, F-75005, Paris, France.

²Laekenveld 6, B-1780 Wemmel, Belgique

RÉSUMÉ. Les localités de Dormaal et de Prémontré, de l'Eocène inférieur européen, ont fourni de nombreux fossiles de lézards. Parmi ceux-ci nous décrivons un nouveau genre de Lacertidé, *Dormalisaurus*, représenté par deux espèces, *D. girardoti* et *D. rossmanni*. Une analyse cladistique menée sur les principales familles actuelles de Lacertilia et comprenant le nouveau genre fossile *Dormalisaurus* fait de celui-ci le groupe frère des Lacertidae actuels.

MOTS CLÉS: Lacertidae, Eocène inférieur, Europe, Systématique.

New Lacertid lizards (Reptilia, Squamata) from the lower european Eocene.

ABSTRACT. The lower European Eocene localities Dormaal and Prémontré have yielded a rather diverse assemblage of lizards. Among them we recognize a new genus of lacertid lizard, *Dormalisaurus*, represented by two species, *D. girardoti* and *D. rossmanni*. We undertook a cladistic analysis of the major extant taxa in the Lacertilia and the fossil genus *Dormalisaurus*. Our results find *Dormalisaurus* to be the sister-group of the extant Lacertidae.

KEY WORDS: Lacertidae, Lower Eocene, Europe, Systematics.

INTRODUCTION

Deux espèces de Lacertidae sont connues avec certitude de l'Eocène européen. *Plesiolacerta lydekkeri* Hoffstetter, 1942, était un lézard de grande taille (au moins 60 cm), enregistré depuis l'Eocène moyen (MP16) jusqu'à l'Oligocène inférieur (MP22) (HOFFSTETTER, 1942; RAGE & AUGÉ, 1993). BÖHME & WEITSCHAT (1998) ainsi que BORSUK-BIALYNICKA et al. (1999) ont redécrit un petit lézard conservé dans l'ambre de la Baltique (Eocène moyen) que KLEBS (1910) assimilait à l'espèce actuelle *Nucras tessellata* Smith, 1838. Les auteurs précédents ont montré que l'on avait affaire à un genre nouveau appartenant aux Lacertidae, *Succinilacerta succinea*. Un autre lézard conservé dans l'ambre de la Baltique, cette fois de grande taille, est assigné aux Lacertidae par KOSMOWSKA-CERANOWICZ et al. (1997), mais ce fossile reste à décrire.

Dans un bref commentaire, BÖHME & WEITSCHAT (1998) excluent une appartenance de ce Lacertilia à l'espèce *Succinilacerta succinea*.

Lorsqu'il décrit *Eolacerta robusta* Nöth, 1940, d'après du matériel de l'Eocène moyen du Geiseltal (MP12), NÖTH (1940) range cette espèce dans les Lacertidae, position reprise notamment par ESTES (1983). Des doutes récurrents ont surgi quant à l'identité familiale du genre *Eolacerta*, émis d'abord par RIEPPEL (1980) puis par MÜLLER (1998). Ce dernier auteur pense qu'*Eolacerta robusta* est un scincomorphe mais qu'il ne peut être rangé dans les Lacertidae.

Les fossiles de Lacertilia de l'Eocène inférieur recueillis par l'un d'entre nous (R. Smith) à Dormaal (Belgique, MP7) et par les membres de la Société Laonnoise et Axonaise de Paléontologie à Prémontré (France, MP10) comprennent des restes de petits Lacertidae que nous décrivons ici. La datation des gisements fait référence aux niveaux standard établis d'après

les faunes de mammifères (SCHMIDT-KITTLER, 1987; biochrom'97). La stratigraphie précise du gisement de Dormaal a été établie par SMITH & SMITH (1996).

Une analyse phylogénétique des familles de Lacertilia, fondée en grande partie sur les caractères définis par ESTES et al. (1988) et incluant nos taxons fossiles, permet de préciser leur position systématique.

ETUDE SYSTEMATIQUE

Squamata Opperl, 1811

Scincomorpha Camp, 1923

Lacertidae Bonaparte, 1831

Dormaalisaurus n. gen.

Espèce-type: *Dormaalisaurus girardoti* n. sp..

Derivatio nominis: d'après la localité de Dormaal, Belgique.

Deux espèces dans le genre: *D. girardoti* et *D. rossmanni*.

Diagnose

Lacertidé de petite taille, qui semble toutefois plus grand que le genre *Succinilacerta*. Le bord ventral du dentaire et la lame horizontale sont courbes, mais moins que chez la plupart des autres membres de la famille. Sur le dentaire, la lame horizontale forme un bord mésial épais et vertical antérieurement, elle s'arrondit et s'amincit vers l'arrière. Le sulcus Meckeli devient très étroit à partir de la dixième position dentaire (comptée à partir de l'avant) et le splénial devait se terminer à ce niveau. La lame bordant le bord dorso-postérieur du sulcus Meckeli est fortement redressée. L'apex des dents porte une légère striation. L'arc neural des vertèbres dorsales est fortement échancré antérieurement.

Dormaalisaurus girardoti n. sp.

Holotype: un dentaire droit légèrement incomplet, coll. IRSNB, N° R205, Fig. 1.

Localité type: Dormaal, niveau DIII (SMITH & SMITH, 1996), Belgique.

Age: Eocène inférieur, niveau standard de Dormaal, MP7.

Répartition stratigraphique et géographique: Eocène inférieur, Dormaal (MP7), Belgique et Prémontré (MP10), Est du Bassin de Paris.

Derivatio nominis: espèce dédiée au paléontologue belge Michel Girardot.

Matériel: Dormaal (MP7, niveau DIII), un dentaire droit holotype (R205), quatre dentaires droits incomplets, trois dentaires gauches incomplets. Prémontré (MP10), un

dentaire presque complet (PMT17, fig. 3), quelques dentaires et maxillaires incomplets.

Diagnose

Lacertidé de petite taille dont le dentaire se distingue par un sulcus Meckeli étroit et orienté ventro-lingualement à l'avant. A la différence de *Dormaalisaurus rossmanni*, la dentition est nettement hétérodonte, avec des dents bicuspidés à apex pointu.

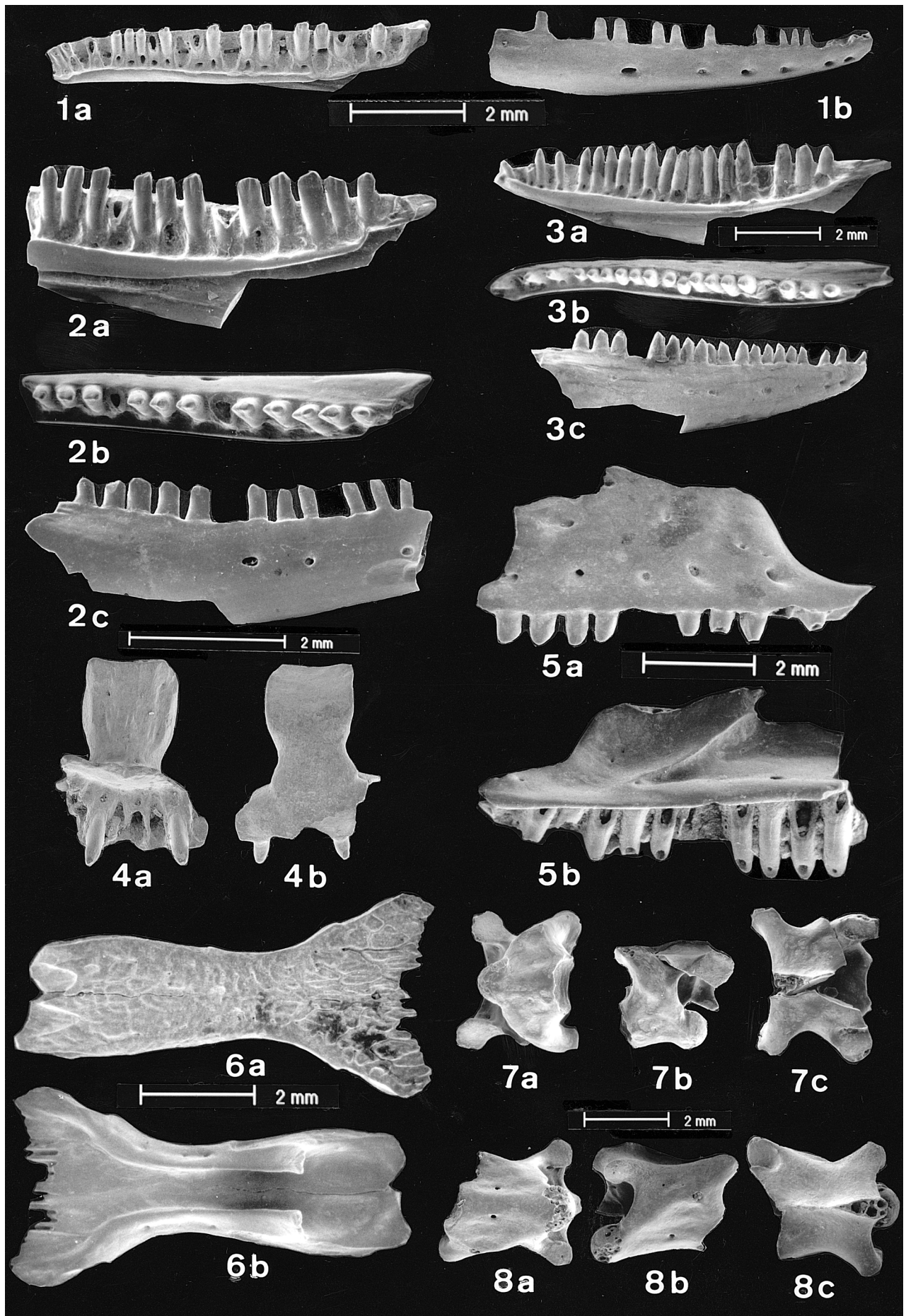
Description

Dentaire, Figs. 1 et 3 (R205 & PMT17).

Une petite partie des extrémités postérieure et antérieure du dentaire holotype manquent. Un dentaire de Prémontré montre cependant ces deux extrémités. Le fossile a une forme générale grêle et allongée. Sept forams labiaux percent la face labiale qui est régulièrement convexe. Il existe une sorte de replat en position dorso-postérieure qui s'étend jusqu'à la deuxième position dentaire (comptée à partir de l'arrière) et correspond certainement au contact avec l'apophyse dentaire du coronoïde. La marge ventrale du fossile est légèrement arquée, mince à l'avant, elle présente un léger repli mésial à l'arrière. En vue linguale, le sulcus Meckeli se rétrécit de l'arrière vers l'avant où il est nettement étranglé à partir de la dixième position dentaire (comptée à partir de l'avant). C'est à ce niveau que devait se terminer le splénial dont on distingue la trace de contact sur la partie ventrale de la lame horizontale. A l'arrière, le sulcus Meckeli s'ouvre lingualement. Plus antérieurement, l'ouverture devient linguo-ventrale. La lame horizontale est arquée vers le bas, elle forme un bord mésial assez haut (épais) et vertical à l'avant, elle devient plus mince et arrondie postérieurement et se termine après la dernière dent. Sous la frange postérieure de la lame horizontale, on remarque une petite lame, souvent appelée coin supérieur du sulcus Meckeli, qui devait recevoir le processus antéro-lingual

Legendes des figures à la page 5

Figs 1-8. – *Dormaalisaurus girardoti* n. sp., dentaire holotype, IRSNB, N°R205 Dormaal, niveau DIII; 1a: face linguale, 1b: face labiale. 2. – *Dormaalisaurus rossmanni* n. sp., dentaire holotype, IRSNB, N° R206, Dormaal, niveau DIII; 2a: face linguale, 2b: face dorsale, 2c: face labiale. 3. – *Dormaalisaurus girardoti* n. sp., dentaire, MNHN, N° PMT17, Prémontré; 3a: face linguale, 3b: face dorsale, 3c: face labiale. 4. – *Dormaalisaurus* sp., prémaxillaire, IRSNB, N° R207, Dormaal, niveau DIII; 4a: face postérieure (linguale), 4b: face antérieure. 5. – *Dormaalisaurus* sp., maxillaire (partie antérieure), MNHN, N° PMT13 Prémontré; 5a: face labiale, 5b: face linguale. 6. – *Dormaalisaurus* sp.: frontal, MNHN, N° PMT14, Prémontré; 6a: face dorsale, 6b: face ventrale. 7. – *Dormaalisaurus* sp.: vertèbre dorsale, MNHN, N° PMT15, Prémontré; 7a: face ventrale, 7b: face latérale, 7c: face dorsale. 8. – *Dormaalisaurus* sp.: vertèbre dorsale, MNHN, N° PMT16, Prémontré; 8a: face ventrale, 8b: face latérale, 8c: face dorsale.



du coronéide. Le plateau dentaire, assez large, est séparé de la marge dorsale de la lame horizontale par une angulation marquée, avec un sulcus dentalis important, longeant les bases dentaires.

La dentition, pleurodonte et modérément hétérodonte, compte vingt-trois emplacements dentaires. La taille des dents s'accroît régulièrement de l'avant vers l'arrière, les premières ne portent pas de cuspide, une petite cuspide antérieure apparaît après la dixième position dentaire alors que la cuspide principale est beaucoup plus forte et pointue. Les dents sont verticales ou inclinées vers l'arrière, leur apex présente une nette inflexion mésiale et une courbure plus discrète vers l'arrière. L'apex porte une striation. Les dents ont une forme générale cylindrique, avec quelquefois un léger renflement à mi-hauteur du fût dentaire. Les bases dentaires ne s'élargissent pas et il n'y a guère de ciment autour. On observe, sur quelques dents, une cavité de résorption en position médiane.

Dormalisaurus rossmanni n. sp.

Holotype: un dentaire droit incomplet, IRSNB, N° R206, Fig. 2.

Localité type: Dormaal, niveau III (voir SMITH & SMITH, 1996), Belgique.

Age: début de l'Eocène inférieur, niveau standard de Dormaal, MP7.

Répartition géographique et stratigraphique: espèce connue dans le gisement de Dormaal (MP7) et celui de Prémontré (MP10); Belgique et Est du Bassin de Paris.

Derivatio nominis: espèce dédiée au paléontologue allemand T. Rossmann.

Matériel: Dormaal (MP7, niveau III), dentaire holotype (R206), un maxillaire droit incomplet. Prémontré (MP10), un dentaire gauche, partie postérieure d'un maxillaire droit (PMT18).

Diagnose

Dormalisaurus rossmanni diffère de *D. girardoti* en premier lieu par sa dentition: les dents ne portent pas de véritable cuspide. Leur apex est pincé labio-lingualement et prend une forme plus ou moins arrondie ou même horizontale. A l'avant du dentaire, le sulcus Meckeli paraît presque uniquement ouvert ventralement alors qu'une ouverture partiellement linguale subsiste chez *D. girardoti*.

Description

Dentaire, Fig. 2 (R206).

Sa morphologie, si l'on excepte les dents, rappelle tout à fait celle du dentaire de *Dormalisaurus girardoti*, aussi nous nous attarderons surtout sur la description de la dentition.

Le sulcus Meckeli devient très mince antérieurement, sous la septième position dentaire et il s'ouvre alors presque uniquement ventralement. La lame horizontale est haute (épaisse) à l'avant, où elle forme une surface d'abord verticale, puis inclinée dorso-mésialement à ventro-lingualement au voisinage de la symphyse.

La dentition est hétérodonte, pleurodonte. Les premières dents ont un apex pointu, un peu recourbé vers l'arrière. A partir de la huitième position dentaire, l'apex se pince légèrement labio-lingualement et devient plus ou moins arrondi ou même horizontal. Il ne porte pas de cuspide. Dans quelques cas on remarque un renflement antérieur qui peut évoquer l'ébauche d'une cuspide. Quelques stries ornent l'apex. Le fût dentaire est presque vertical. Les dents sont assez serrées et on compte vingt-trois à vingt-quatre positions dentaires. La dentition dépasse la crête dentaire sur un tiers de sa hauteur.

Une portion postérieure de maxillaire de la localité de Prémontré (coll. Sabatier, MNHN) peut être attribuée à l'espèce *Dormalisaurus rossmanni*.

En vue dorsale, un foramen maxillaire assez large s'ouvre sur la face dorsale de la lame horizontale. Il est en position sub-centrale à labiale. Une dépression large et peu profonde prolonge ce foramen jusqu'à l'extrémité postérieure du maxillaire. Le bord lingual de la lame horizontale ne produit pas d'expansion mésiale importante au niveau du foramen maxillaire.

Latéralement, la retombée postérieure du processus dorsal du maxillaire forme un léger décrochement (escalier) juste avant l'extrémité postérieure de l'os mais on ne peut être certain que le fossile soit intact à ce niveau.

Il reste douze positions dentaires, assez serrées. Les dents sont pleurodonte, avec un fût cylindrique et presque droit. La base des dents ne s'élargit pas beaucoup et il n'y a pratiquement pas de ciment qui l'entoure. L'apex est pincé latéralement (aplatis linguo-labiale) et se termine par un bord dorsal horizontal à faiblement incliné, avec quelquefois l'ébauche d'une cuspide postérieure.

La forme des dents, sans cuspide antérieure, permet d'affirmer que ce maxillaire appartient à l'espèce *Dormalisaurus rossmanni*.

Dormalisaurus indéterminé

Matériel: Dormaal (MP7, niveau DIII), trois dentaires incomplets; deux maxillaires incomplets, un prémaxillaire incomplet. Prémontré (MP10), quelques dentaires et maxillaires incomplets, deux frontaux, deux vertèbres dorsales.

Prémaxillaire

Un fossile incomplet, IRSNB, N° R207, Dormaal, niveau DIII (voir SMITH & SMITH, 1996), Fig. 4.

La base du processus nasal est pincée, puis elle s'élargit nettement. La face interne du processus nasal porte des sillons verticaux et un bourrelet médian peu en relief. La lame horizontale est presque d'un seul tenant, sans épine prémaxillaire ni processus vomériens bien développés (terminologie FEJERVARY-LANGH, 1923). La partie de l'os qui porte les dents est mal conservée, deux dents demeurent néanmoins. Elles sont banales, cylindriques avec un apex rétréci. La face antérieure (ou externe) du prémaxillaire est lisse, sans foramen ni dépression au contact entre processus nasal et partie inférieure de l'os. Le rétrécissement à la base du processus nasal, ainsi que l'absence d'épine prémaxillaire et de véritables processus vomériens plaident pour l'appartenance de ce fossile aux Lacertidae (la morphologie de ce prémaxillaire évoque d'assez près celle d'un Lacertidé actuel comme *Lacerta agilis* Linnaeus (Fig. 1a, p. 99, RAUSCHER, 1992).

Maxillaire

Une partie antérieure de maxillaire gauche, Prémontré, MNHN, N° PMT 13, Fig. 5.

Les processus prémaxillaires sont courts, une échancrure nasale profonde se situe entre leur extrémité postérieure, un petit foramen s'ouvrant à la jonction des deux processus. En vue dorsale, ces derniers apparaissent déviés méso-lateralement.

En vue linguale, la paroi interne du processus nasal (ou processus montant) est fortement concave. Au niveau de la huitième position dentaire, une amorce de crête orientée ventro-antérieurement à dorso-postérieurement (carina maxillaris, MÜLLER, 1996) se dessine à partir du bord supérieur de la lame horizontale. La cassure de la pièce interrompt très tôt cette structure.

Les huit dents conservées sont pleurodentes, avec une base élargie et un apex pointu et légèrement recourbé postérieurement pour les premières. L'apex des suivantes (à partir de la sixième dent) s'aplatit et les dents tendent à devenir cylindriques. Une cavité de résorption, en position médiane, entame la base de la quatrième dent (comptée à partir de l'avant).

La taille de ce maxillaire correspond tout à fait à celle des dentaires de *Dormaalisaurus*, ainsi que la forme des dernières dents. La faible extension des processus prémaxillaires, le fort enfoncement de l'échancrure nasale et la présence d'une arête interne sur le processus dorsal sont caractéristiques des Lacertidae. L'absence de l'intégralité de la dentition empêche une attribution précise à l'une des deux espèces connues.

Frontal

Frontal presque complet de Prémontré, MNHN, N° PMT 14, Fig. 6.

C'est un os impair, avec tout de même des traces de suture sagittale parfaitement distinctes en vue ventrale. Le

frontal a une forme générale allongée, étroite antérieurement, rétrécie entre les orbites et évasée postérieurement. Dorsalement et à l'avant, on découvre deux traces symétriques de recouvrement par les os nasaux. La surface dorsale est ornée d'un réseau de sillons, plus dense à l'arrière. Il n'y a pas de traces d'écailles conservées sur cette surface.

Latéralement, il existe une longue face de contact antérieure avec l'os préfrontal (elle couvre presque la moitié de la longueur de l'os) et une face de contact postérieure avec le postfrontal, plus courte.

En vue ventrale, il existe deux processus subolfactifs (processus descendants) qui ne se rejoignent pas. Ils sont bien développés à l'avant et leur hauteur se réduit à partir de la moitié postérieure du frontal. Ces processus s'atténuent fortement à l'arrière mais restent tout de même en léger relief. La marge postérieure du fossile, bien qu'incomplète, porte d'importantes digitations qui devaient s'ajuster avec celles du bord antérieur du pariétal. Toujours à l'extrémité ventro-postérieure du frontal, mais latéralement, il semble exister deux traces de recouvrement du pariétal par le frontal. Ces deux dispositions du frontal seraient des apomorphies des Lacertoidea (la seconde) et des Lacertidae (la première), selon ESTES et al. (1988).

Vertèbre dorsale

Deux petites vertèbres du gisement de Prémontré, MNHN, N° PMT 15-16, Figs. 7 & 8.

Leur forme générale est plutôt courte et large, moyennement élevée. On n'observe pas l'ensemble de la neurépine, en partie brisée; elle se prolongeait jusqu'au bord antérieur par une lame mince. Les pré- et post-zygapophyses ont à peu près la même extension latérale. Une forte échancrure entame la marge antérieure de l'arc neural.

Un large canal neural occupe la face antérieure avec, au-dessus, un faible pseudozygosphène formé par deux replis antérieurs de l'arc neural, situés très près des prézygapophyses. Le cotyle et le condyle ont une forme arrondie. Latéralement, les synapophyses sont peu marquées et plutôt punctiformes. En vue ventrale, la base du centrum porte une carène hémale large et arrondie qui joint le cotyle au condyle.

La taille de ces vertèbres s'accorde avec celle des autres fossiles de Prémontré attribués au genre *Dormaalisaurus*. D'autre part, la forme arrondie du cotyle et du condyle, ainsi que la synapophyse faiblement allongée se retrouvent surtout chez les Lacertidae parmi les Scincomorpha.

DISCUSSION

Voici les caractères qui autorisent, selon nous, l'attribution du genre *Dormaalisaurus* aux Lacertidae. Le dentaire

a une forme générale arquée, avec un splénial qui devait s'étendre loin vers l'avant, près de la symphyse (voir HOFFSTETTER, 1944). Il existe un replat labial sur la partie postéro-dorsale du dentaire, correspondant à l'insertion de l'apophyse dentaire du coronoïde. Les dents sont bicuspidées, au moins sur l'une des espèces décrites. Sur la partie antérieure du maxillaire, la faible extension des processus prémaxillaires, l'enfoncement marqué de l'échancrure nasale entre la base des processus maxillaires et la présence d'une carène maxillaire sur la face linguale du processus dorsal se conforment au type commun rencontré chez les Lacertidae modernes. De même, la partie postérieure du maxillaire porte un foramen maxillaire important et la face dorsale de la lame horizontale est faiblement creusée par une large dépression. Le frontal, rétréci entre les orbites, montre, sur sa marge postérieure, des digitations qui devaient s'ajuster avec celles du pariétal. Le prémaxillaire a un processus nasal pincé à la base, qui ne se rétrécit pas vers le haut.

L'analyse cladistique (voir plus loin) confirme entièrement l'attribution du taxon *Dormaalisaurus* aux Lacertidae. Nous pouvons ajouter que ces petites espèces de Lacertidae de l'Eocène inférieur étaient déjà de type moderne, proches des genres et espèces actuelles (notion de «crown group», voir JEFFERIES, 1979 et BORSUK-BIALYNICKA et al., 1999).

D'après la taille des fossiles disponibles, les espèces de *Dormaalisaurus* ne devaient guère dépasser 8 cm de longueur (museau-cloaque), il se démarque donc très nettement des formes éocènes de grande taille, *Plesiolacerta lydekkeri* et *Eolacerta robusta*, qui ont été attribuées aux Lacertidae, même si c'est de façon douteuse pour *Eolacerta robusta*.

On peut comparer les dimensions des deux espèces de *Dormaalisaurus* à celles du petit Lacertidé éocène conservé dans l'ambre, *Succinilacerta succinea*. Le frontal autorise une comparaison directe, sa longueur est de 6,5 mm, sa largeur entre les orbites de 1,6 mm chez les espèces de *Dormaalisaurus*. Les mêmes dimensions prises chez *Succinilacerta succinea*, d'après la figure 3 de BORSUK-BIALYNICKA et al. (1999), sont de, respectivement 3,8 mm et 1,1 mm, ce qui est nettement plus petit que chez les espèces de *Dormaalisaurus*. Les deux genres paraissent donc pouvoir être distingués d'après leur taille mais la question de la synonymie générique se pose tout de même pour ces deux genres de Lacertidae éocènes, puisque l'anatomie osseuse de *Succinilacerta succinea* ne peut être étudiée.

Les différences entre les espèces de *Dormaalisaurus* et *Lacerta s.l. filholi*, Augé, 1988, une espèce de Lacertidé de taille relativement petite, connue à partir de l'Oligocène inférieur (MP22) du Quercy (AUGÉ, 1988) sont sans ambiguïté: sur le dentaire, l'encoche postéro-dorsale qui reçoit le processus labial du coronoïde est beaucoup mieux exposée chez *Lacerta s.l. filholi*. Le sulcus Meckeli ne devient très mince, chez *Lacerta s.l. filholi*

qu'à proximité immédiate de la symphyse mandibulaire et une partie de sa dentition est tricuspide.

Nous dirons les raisons qui nous amènent à créer deux espèces dans le genre *Dormaalisaurus*. Ces deux espèces ne peuvent être reconnues que sur la dentition, portant deux cuspidées chez *Dormaalisaurus girardoti*, n'en portant pas chez *D. rossmanni*. Lorsqu'une portion suffisante de la dentition (autre qu'antérieure) est disponible, on peut toujours distinguer sans problème les deux espèces. Il est vrai que certaines dents présentent une morphologie intermédiaire (ébauche de cuspidée par exemple), mais cela ne se vérifie jamais sur l'ensemble de la dentition. Cependant, c'est une raison plus impérative qui nous a conduit à établir ces deux espèces. Les différences morphologiques constatées entre elles, bien que relativement minimes, se retrouvent à l'identique dans les deux gisements étudiés, Dormaal (MP7) et Prémontré (MP10), alors qu'ils sont séparés par au moins trois millions d'années. Des différences morphologiques enregistrées dans le même gisement, à un moment précis peuvent ressortir à une variation intra-spécifique. Il n'en est plus de même lorsque ces différences persistent, inchangées, dans plusieurs gisements séparés par plusieurs millions d'années. On doit alors privilégier l'existence de deux groupes dont les caractères se maintiennent sur de longues périodes, sans fusion ni intermédiaires morphologiques; selon toute vraisemblance les deux groupes ne se reproduisaient pas entre eux ce qui est la définition de l'espèce selon MAYR (1963) et la plupart des auteurs qui ont abordé la question.

ANALYSE CLADISTIQUE

Le propos de cette étude phylogénique est, en premier lieu, de préciser la place du genre *Dormaalisaurus* dans la classification des Lacertilia. Ensuite, nous ferons quelques commentaires sur le cladogramme obtenu. Le genre *Sphenodon*, un taxon basal parmi les Lepidosauria, est choisi comme extra-groupe. Le cladogramme a aussi été enraciné par rapport à un extra-groupe théorique dont tous les caractères montrent l'état primitif.

Caractères utilisés

L'analyse se fonde sur les caractères osseux employés par ESTES et al. (1988). Dans la liste de caractères (Tableau 1, en annexe), nous avons indiqué, pour chacun d'entre eux, le numéro du caractère tel qu'il apparaît dans la liste d'ESTES et al. (1988). Leur polarité n'a pas été indiquée dans notre liste, on se reportera à ESTES et al. (1988). D'autres caractères ont été ajoutés ou modifiés, dans ce cas ils apparaissent en gras dans la liste et les références dont ils s'inspirent éventuellement sont aussi indiquées. La polarité de l'un des caractères employés par ESTES et al. (1988) a été modifiée: dans leur matrice de caractères, ils codent une faible extension postérieure de la table pariétale comme un caractère dérivé, alors que l'importante extension postérieure du pariétal visible chez

beaucoup de scincomorphes est comptée comme un caractère primitif car c'est aussi l'état qui prévaut chez les lépidosaumorphes autres que les squamates. Cependant, dans les commentaires donnés à propos de ce caractère, ESTES et al. (1988) écrivent que la plus simple explication pour la distribution de ce caractère est de considérer un pariétal court comme primitif chez les squamates et comme une apomorphie de certains membres des scincomorphes. Ils ajoutent que l'extension postérieure du pariétal chez les scincomorphes n'est que superficiellement semblable à celle des lépidosaumorphes autres que les squamates: chez les scincomorphes l'extension postérieure du pariétal n'est obtenue que par des dépôts secondaires d'os dermique.

Taxons utilisés

Dans la présente analyse, on suppose que tous les taxons utilisés sont monophylétiques, ce qui n'est pas acquis pour les Iguanidae* et les Agamidae* qui sont souvent considérés comme des métataxons. L'emploi de taxons de rang restreint (genre par exemple) est préconisé comme une solution par GAUTHIER et al. (1988) mais on ne connaît pas l'état des caractères pour bon nombre d'entre eux. Nous avons donc admis quelques métataxons dans notre analyse, comme l'ont fait beaucoup d'auteurs, le but de la cladistique étant d'ailleurs de résoudre ces difficultés.

Matrice de caractère

Les taxons pour lesquels on ne connaît pas l'état d'un caractère, quelle qu'en soit la cause, sont marqués « ? » pour ce caractère (Tableau 2, en annexe). Les caractères qui se présentent sous plusieurs états dans un taxon donné sont notés avec ces états différents, le premier étant le plus fréquemment rencontré. Cependant, lors de la construction des cladogrammes, seul l'état le plus fréquemment rencontré à été retenu, procédé déjà employé par ESTES et al. (1988).

Cladogrammes obtenus

Les états de caractères ont été soumis au programme heuristique dans Hennig 1986, de J.M. FARRIS. Les deux cladogrammes obtenus réunissent dans un taxon monophylétique les Lacertidae et *Dormaalisaurus*. On peut donc inclure ce genre dans les Lacertidae.

Ces deux cladogrammes ont une longueur de 381, un index de consistance de 41, et un index de rétention de 57, l'un d'eux place les Gekkonidae comme le groupe frère des Anguimorpha, alors qu'ils forment le groupe frère des Scincomorpha dans l'autre option (Fig. 9, voir EVANS & CHURE, 1998).

Dans les deux cladogrammes, les Scincidae, Cordylidae, Xantusiidae, Teiidae, Gymnophthalmidae

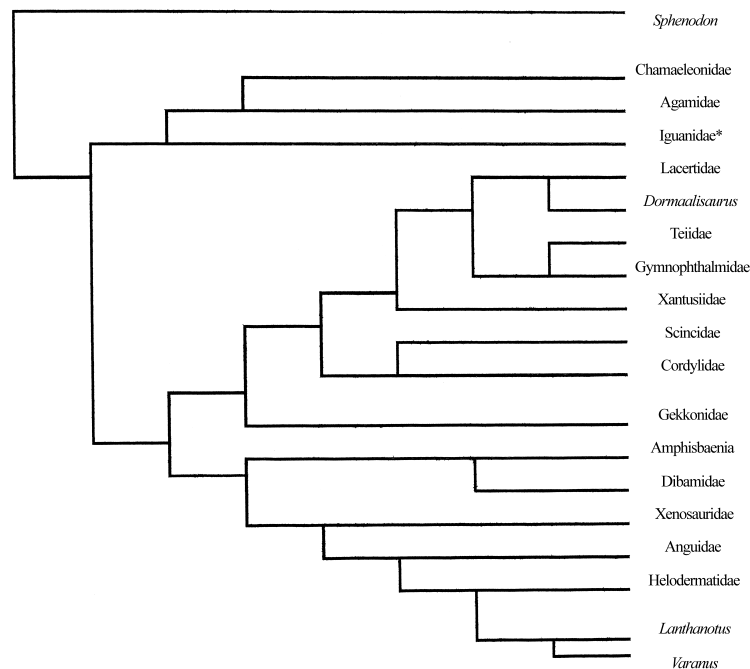


Fig. 9. – Cladogramme montrant les relations de *Dormaalisaurus* à l'intérieur des Lacertilia. *Dormaalisaurus* forme le groupe frère de la famille des Lacertidae dans laquelle nous l'incluons. Un autre cladogramme de même longueur a été obtenu avec les caractères utilisés, *Dormaalisaurus* y occupe la même position (groupe frère des Lacertidae), la seule différence notable entre les deux cladogrammes concerne la position des Gekkonidae qui forment le groupe frère des Scincomorpha et non plus des Anguimorpha + (Amphisbaenia et Dibamidae).

Lacertidae font partie d'un groupe monophylétique, les Scincomorpha. L'arrangement des taxons à l'intérieur des Scincomorpha ne varie pas non plus. On distingue un ensemble réunissant les Xantusiidae, Lacertidae, Teiidae et Gymnophthalmidae (= Lacertoidea Camp, 1923) d'un autre comprenant les Scincidae et Cordylidae (= Scincoidea Opper, 1811). Ces résultats sont conformes au consensus proposé par ESTES et al. (1988), au moins sur ce point précis (voir aussi CALDWELL, 1999). Par contre, ils sont en désaccord partiel avec ceux d'EVANS & BARBADILLO (1998) et EVANS & CHURE (1998) qui séparent Teiidae et Gymnophthalmidae des Lacertidae et Xantusiidae, réunis avec les Scincoidea. Mais les caractères utilisés par ces auteurs sont plus nombreux que les nôtres puisqu'ils combinent la liste de ESTES et al. (1988) avec celle de GAUTHIER et al. (1988).

CONCLUSION

L'analyse cladistique rejoint les résultats que nous avons obtenus par une méthode comparative plus traditionnelle, limitée à l'examen de quelques caractères jugés pertinents pour décider des attributions d'un taxon. *Dormaalisaurus* est un Lacertidé de l'Eocène inférieur européen, représenté par deux espèces, *D. girardoti* et *D. rossmanni*, à la fois dans les gisements de Dormaal (MP7) et de Prémontré (MP10). La question d'une identité générique avec un petit Lacertidé éocène trouvé dans l'ambre de la Baltique (*Succinilacerta succinea*) peut être posée bien que les espèces de *Dormaalisaurus* paraissent plus grandes que *Succinilacerta succinea*. Les cladogrammes obtenus sont conformes à ceux de ESTES et al. (1988), par contre il existe des différences avec ceux d'EVANS & BARBADILLO (1998) ou EVANS & CHURE (1998), notamment sur la place des Teiidae et, en partie, des Gekkonidae (Gekkota). Comment juger de la validité de ces cladogrammes? A priori, l'index de consistance permet ce genre de comparaison, il est de 73 pour le cladogramme d'EVANS & BARBADILLO (1998) alors que cet indice n'atteint que 41 dans notre cas et qu'il est proche de 42 chez ESTES et al. (1988). Or cet indice de consistance est très sensible au nombre de caractères et de taxons employés, il tend à diminuer quand le nombre de caractères augmente. Ces données vont dans le même sens et favorisent une acceptation des options d'EVANS & BARBADILLO (1998). Malgré tout, si l'on examine leur matrice de caractères, beaucoup d'entre eux ne présentent aucune variation parmi les taxons actuels de Lacertilia. KITCHING et al. (1998) écrivent que l'inclusion de caractères ne portant pas d'information relative aux groupes étudiés augmente la valeur de l'index de rétention. Ceci revient à dire que les index de rétention considérés ne peuvent pas être comparés dans le cas présent.

Il n'y a donc pas d'accord général quant à la classification des Lacertilia. La validité respective des cladogrammes proposés sera toujours difficilement comparable tant

que le nombre et le rang des taxons soumis à l'analyse ne seront pas les mêmes.

ABRÉVIATIONS

IRSNB: Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles.

MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient J.C. Rage (MNHN) pour ses conseils et critiques ainsi que M. Girardot (Bruxelles) qui a mis sa collection à notre disposition. J.S. Steyer (MNHN) nous a apporté une aide précieuse quant à l'analyse phylogénétique. Les photographies au MEB sont de J. Cillis et W. Miseur (IRSNB).

RÉFÉRENCES

- AUGÉ, M. (1988). Une nouvelle espèce de Lacertidae (Sauria, Lacertilia) de l'Oligocène français: *Lacerta filholi*. Place de cette espèce dans l'histoire des Lacertidae de l'Eocène supérieur au Miocène inférieur. *Neu. Jahrb. Geol. Paläont. Mh.*, 1988 (8): 464-478.
- BIOCHROM'97. (1997). Synthèses et tableaux de corrélations. In: *Actes du Congrès Biochrom'97*. AGUILAR, J.-P., S. LEGENDRE & J. MICHAUX (Ed.). *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*, 21: 769-805.
- BÖHME, W. & W. WEITSCHAT (1998). Redescription of the Eocene Lacertid lizard *Nucras succinea* Boulenger, 1917 from Baltic amber and its allocation to *Succinilacerta* n. gen.. *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg*, 81: 203-222.
- BORSUK-BIALYNICKA, M., M. LUBKA & W. BÖHME (1999). A lizard from baltic amber (Eocene) and the ancestry of the crown group lacertids. *A. Palae. Polonica*, 44 (4): 349-382.
- CALDWELL, M.W. (1999). Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zool. J. Lin. Soc.*, 125: 115-147.
- ESTES, R. (1983). Sauria terrestria, Amphisbaenia. In: *Handbuch der Paläoherpetologie*. Teil 10A. KUHN, O. & P. WELLNHOFER (Ed.). G. Fischer Verlag (249 pp).
- ESTES, R., K. DE QUEIROZ & J. GAUTHIER (1988). Phylogenetic relationships within Squamata. In: *Phylogenetic relationships of the lizard Families*. ESTES, R. & G. PREGILL (Ed.). Stanford University Press: 119-281.
- EVANS, S.E. & L.J. BARBADILLO (1998). An unusual lizard (Reptilia: Squamata) from the Early Cretaceous of Las Hoyas, Spain. *Zool. J. Lin. Soc.*, 124: 235-265.
- EVANS, S.E. & D.C. CHURE (1998). Paramaceloidid lizard skulls from the Jurassic Morrison Formation at Dinosaur National Monument, Utah. *J. V. Pal.*, 18(1): 99-114.
- FARRIS, J.S. (1988). Hennig86 version 1.5. MS-DOS program. Published by the author, Port Jefferson Station, New York.
- FEJERVARY-LANGH, A. (1923). Beiträge zu einer Monographie der Fossilen Ophisaurier. *Pal. Hung.*, Budapest 1(7): 123-220.
- GAUTHIER, J., R. ESTES & K. DE QUEIROZ (1988). A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. In: *Phylogenetic*

- Relationships of the lizard Families*. ESTES, R. & G. PREGILL (Ed.), Stanford University Press: 15-118.
- HOFFSTETTER, R. (1942). Sur les restes de Sauria du Nummulitique européen rapportés à la famille Iguanidae. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 14: 233-240.
- HOFFSTETTER, R. (1944). Sur les Scincidae fossiles. I. Formes européennes et nord-américaines. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 16 (6): 547-553.
- JEFFERIES, R.P. (1979). The origin of Chordates. A methodological essay. In: *The origin of major invertebrate groups*. House, (Ed.). The Systematics Association Special Volume, 12. Academic Press, London: 443-477.
- KITCHING, I., P. FOREY, J. HUMPHRIES & M. WILLIAMS (1998). *Cladistics*, second edition. Oxford University Press (228pp).
- KLEBS, R., (1910). Ueber Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. *Schrif. Physikalisch-ökonomischen Gesellsch.* 496: 1-56.
- KOSMOWSKA-CERANOWICZ, B., R. KULICKA & G. GIERLOWSKA (1997). Nowe znalezisko jaszczurki w bursztynie bałtyckim. *Przegląd Geologiczny*, 45 (10): 1028-1030.
- MAYR, E. (1963). *Animal species and evolution*. Harvard University press (823pp).
- MÜLLER, J. (1996). Eine neue Art der echten Eidechsen (Reptilia: Lacertilia: Lacertidae) aus dem Unteren Miozän von Poncenat, Frankreich. *Mainzer geowiss. Mitt.*, 25: 79-88.
- MÜLLER, J. (1998). Osteologie und phylogenetische Stellung von *Eolacerta robusta* Nöth, 1940, einem Lacertilier aus den Mitteleozän von Messel und dem Geiseltal (Reptilia, Scincomorpha). Thèse non publiée, Mainz (113pp).
- NÖTH, L. (1940). *Eolacerta robusta* n.g. n. sp. , ein Lacertilier aus dem mittleren Eozän des Geiseltals. *Nova Ac. Leopoldina*, 8: 439-460.
- RAGE, J.C. & M. AUGÉ (1993). Squamates from the Cainozoic of the western part of Europe. A review. *R. Paléob.*, vol. spéc., 7: 199-216.
- RAUSCHER, K.L. (1992). Die Echsen (Lacertilia, Reptilia) aus dem Plio-Pleistozän von Bad Deutsch-Altenburg, Niederösterreich. *Beitr. Paläont Österreich*, Wien, 17: 81-159.
- RIEPEL, O. (1980). Ein Lacertilier aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt. *Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl.*, 39: 57-69.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (Ed.) (1987). European reference levels and correlation tables. *Münchner Geowiss. Abh.*, (A), 10: 15-31.
- SMITH, T. & R. SMITH (1996). Synthèse des données actuelles sur les vertébrés de la transition Paléocène-Eocène de Dormaal (Belgique). *Bull. Soc. belge de Géol.*, 104(1-2): 119-131.

TABLEAU 1

Caractères utilisés dans l'analyse. On trouvera l'état des caractères dans Estes et al. (1988), le numéro entre parenthèses indiquant le numéro du caractère tel qu'il apparaît dans la liste de Estes et al. (1988). Les caractères numérotés en gras sont soit inédits, soit modifiés par rapport à Estes et al. (1988), soit repris chez d'autres auteurs.

- | | | | |
|----|---|----|---|
| 1 | Fusion prémaxillaires (1). | 22 | Facettes antérieures du pariétal (22). |
| 2 | Processus nasal sans constriction à la base, base plutôt large, le processus se rétrécit vers le haut (0); présence d'une constriction ou processus étroit à la base, le processus ne se rétrécit pas vers le haut (1). PREGILL, 1992. | 23 | Processus descendants du pariétal (23). |
| 3 | Epine prémaxillaire (terminologie FEJERVARY-LANGH, 1923), forme un processus dirigé vers le bas et qui naît de la partie médiane de la face ventrale de la lame horizontale: absent ou peu développé ou séparé en deux parties non soudées (0), bien développé, en une seule partie (1), bien développé et bilobé dans sa partie terminale (2). | 24 | Table pariétale réduite à l'arrière, processus supratemporaux longs (0). Table pariétale étendue à l'arrière, processus supratemporaux courts (1). Réversé d'après ESTES et al., 1988 (24). |
| 4 | Extension narine (2). | 25 | Bords latéraux du pariétal: comprimés (0); presque parallèles, sans constriction (1). |
| 5 | Fusion nasaux (3). | 26 | Foramen pariétal (26). |
| 6 | Nasal-préfrontal (4). | 27 | Foramen pariétal dans le pariétal (0); décalé vers l'avant, sur suture fronto-pariétale (1); entièrement dans le frontal (2) en partie d'après FROST & ETHERIDGE, 1989 (25). |
| 7 | Contact préfrontal avec os derrière orbite (5). | 28 | Origine musculature adductrice (54). |
| 8 | Fusion des frontaux (6). | 29 | Contact jugal squamosal (18). |
| 9 | Bords latéraux des frontaux (7). | 30 | Fenêtre supratemporale ouverte, arc supratemporal présent (0); ouverte arc absent (1); fermée, arc présent (2). CALDWELL, 1999 (15). |
| 10 | Bord antérieur du frontal (8). | 31 | Extension postérieure du maxillaire (27). |
| 11 | Processus descendants du frontal (9). | 32 | Processus prémaxillaires du maxillaire assez longs (0); processus prémaxillaires courts (1). |
| 12 | Processus descendants du frontal (10). | 33 | Lacrimal présent (28). |
| 13 | Extension postérieure du frontal (11). | 34 | Fusion du lacrymal (29). |
| 14 | Contact frontal-pariétal: sans digitations importantes (0); digité (1). | 35 | Foramen lacrymal (30). |
| 15 | Postfrontal présent (12). | 36 | Bord antérieur de l'orbite (31). |
| 16 | Forme en fourche du postfrontal (13). | 37 | Bord postérieur de l'orbite (32). |
| 17 | Fusion du postfrontal (14). | 38 | Squamosal présent (33). |
| 18 | Taille du postfrontal (15). | 39 | Processus dorsal du squamosal (34). |
| 19 | Postorbitaire présent (16). | 40 | Supratemporal (35). |
| 20 | Contribution du postorbitaire au bord de l'orbite (17). | 41 | Ossifications palpébrales (36). |
| 21 | Fusion des pariétaux (21). | 42 | Vomers (38). |

- 43 Taille des vomers (39).
- 44 Contact médian des septomaxillaires (40).
- 45 Expansion dorsale du septomaxillaire: septomaxillaire plat ou concave, organe de Jacobson petit (0); septomaxillaire convexe, organe de Jacobson de grande taille (1). (41) voir aussi CALDWELL, 1999.
- 46 Bord postérieur de l'organe de Jacobson (42).
- 47 Extensions médianes du palatin (43).
- 48 Fosse choanale du palatin (44).
- 49 Contact ectoptérygoïde avec le palatin (45).
- 50 Taille ectoptérygoïde (46).
- 51 Epiptérygoïde présent (47).
- 52 Crête ptérygoïde du carré (37).
- 53 Processus alaire du prootique (49).
- 54 Processus supratrigeminal du prootique (50).
- 55 Fusion opisthotique-exoccipital (51).
- 56 Veine latérale de la tête entourée par crête prootique (52).
- 57 Ouverture postérieure du canal vidien (53).
- 58 Forme générale du dentaire: allongée, droite (0); plus ou moins arquée (1).
- 59 Extension du processus coronoïde du dentaire (60).
- 60 Extension postérieure du dentaire: extension jusqu'au niveau du coronoïde ou au-delà (0); faible extension, près limite antérieure du coronoïde (1).
- 61 Extension postérieure du dentaire: extension pas au-delà de l'extrémité postérieure du coronoïde (0); extension au-delà de l'extrémité postérieure du coronoïde (1). GAUTHIER et al., 1988 (66 in GAUTHIER et al.).
- 62 Forme extrémité postérieure du dentaire (63).
- 63 Articulation dentaire-postdentaire (64).
- 64 Sulcus Meckeli (55).
- 65 Septum intramandibulaire (56).
- 66 Ouverture du sulcus Meckeli (57).
- 67 Plateau dentaire: horizontal (0); incliné dorso-labialement à ventro-lingualement (1).
- 68 Sulcus dentalis à la base des dents: absent ou faiblement développé (0); présent, bien développé (1).
- 69 Lame horizontale (59).
- 70 Lame horizontale (58).
- 71 Nombre de dents du dentaire: quinze positions dentaires et plus (0); moins de quinze dents (1).
- 72 Nombre de dents du dentaire: Moins de vingt-sept positions dentaires (0); vingt-sept ou plus (1).
- 73 Vue latérale du supraangulaire isolé (61).
- 74 Vue mésiale du préarticulaire (62).
- 75 Crête préarticulaire (73).
- 76 Extension antérieure du splénial: splénial ne s'étend pas jusque près de la symphyse mandibulaire (0); s'étend jusque près de la symphyse (1).
- 77 Extension antérieure du splénial (65).
- 78 Extension postérieure du splénial: se termine avant l'extrémité antérieure de la fosse mandibulaire (0); splénial se termine au niveau ou après l'extrémité antérieure de la fosse mandibulaire (1).
- 79 Extension postérieure du splénial (66).
- 80 Suture splénial-dentaire (67).
- 81 Processus dentaire du coronoïde: absent (0); présent (1). ESTES et al., 1988 (68, modifié pour les Cordylidae et les Scincidae).
- 82 Extension antérieure du coronoïde (69).
- 83 Extrémité antérieure du coronoïde (70).
- 84 Angulaire (72).
- 85 Contact angulaire-splénial: recouvrement avec inter-digitation (0); pas de recouvrement articulation proche de la verticale (1); face verticale avec projection de l'angulaire sous le splénial (2). 52 in CALDWELL, 1999.
- 86 Vue dorsale processus rétroarticulaire (74).
- 87 Direction du processus rétroarticulaire (75).
- 88 Bord mésial du processus rétroarticulaire (76).
- 89 Ressaut du processus rétroarticulaire (77).
- 90 Largeur postérieure du processus rétroarticulaire (78).
- 91 Torsion du processus rétroarticulaire (79).
- 92 Fosse mandibulaire (81).
- 93 Nombre de cuspides: la plupart des dents avec trois cuspides ou sans cuspide (0); la plupart des dents avec deux cuspides (1).
- 94 Apex dentaire: dents avec cuspides ou présence d'un bord coupant (0); apex pointu, recourbé, dents caniniformes (1).
- 95 Implantation des dents (84).
- 96 Remplacement des dents (85).
- 97 Base dentaire (86).
- 98 Largeur base dentaire: non ou peu élargie (0); élargie, jusqu'à la marge mésiale du plateau dentaire (1).
- 99 Marge des dents du maxillaire (87).
- 100 Dents palatines (82).
- 101 Dents ptérygoïdes (83).
- 102 Nombre d'ossicules scléaux (88).
- 103 Nombre d'ossicules scléaux (89).
- 104 Deuxième épibranchial présent (90).
- 105 Deuxième cératobranchial présent (91).
- 106 Articulation vertèbres dorsales: procoele (0); amphicoele (1). ESTES et al., modifié (93).
- 107 Zygosphène vertèbres dorsales (96).
- 108 Zygosphène vertèbres (95).
- 109 Orientation du cotyle vertébral (92).
- 110 Constriction du centrum vertébral avant le condyle (94).
- 111 Forme du condyle et du cotyle vertébral: arrondie (0); étirée latéralement (1).
- 112 Relief sous le centrum vertébral (hypapophyses): existe (0); centrum lisse (1).
- 113 Intercentre sur les vertèbres postérieures du tronc: absent (0); présent (1). ESTES et al., 1988, modifié (99).
- 114 Nombre de vertèbres présacrées (104).
- 115 Nombre de vertèbres présacrées (105).
- 116 Nombre de vertèbres présacrées (106).
- 117 Attachement intercentre des vertèbres cervicales (97).
- 118 Attachement intercentre vertèbres cervicales (98).
- 119 Nombre de vertèbres cervicales: 7-9 (0); 6 ou moins (1). (74 in CALDWELL, 1999).
- 120 Fracture d'autotomie sur vertèbres caudales (103).
- 121 Processus transverses des vertèbres caudales: une seule paire (0); deux paires convergentes (1); deux paires divergentes (2); absent (3). ESTES et al., 1988 (100-101); EVANS, 1998 (87).
- 122 Plan de fracture des vertèbres caudales (102).
- 123 Côtes postxiphisternales (110).
- 124 Nombre de points d'attachement pour les côtes (109).
- 125 Emargination (=échancrure) scapulaire (111).
- 126 Emargination antérieure du coracoïde (112).
- 127 Emargination postérieure du coracoïde (113).
- 128 Extension du cartilage épioracoïde (114).
- 129 Clavicule présente (115).
- 130 Angulation de la clavicule (116).
- 131 Articulation dorsale de la clavicule (117).

	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
Agamidae*	1	0	0	0	0	0	?	0	0,1	0
Anguidae	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0
Chamaeleontidae	1	0	0	0	0,1	0,1	?	0	0,1	0
Cordylidae	0,1	0	0	0,1	0	0	0	1	0	1
Dibamidae	1	0	0	2	?	?	0,1	0	0	1
Gekkonidae	1	0	0	2	0	?	0	1	0	1
Gymnophthalmidae	0,1	0	0	0,2	0	0	0	?	0	0,1
Helodermatidae	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0
Iguanidae*	0,1	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0
Lacertidae	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Lanthanotus	0	2	1	0	1	1	1	0	1	0
Scincidae	0	0	0	0,1	?	0	0	1	0	1
Teiidae	0	0	0	0,1	0	0	0	1	0	1
Varanus	0	2	1	0	1	1	1	0	1	0
Xantusiidae	1	0	0	2	0	?	0	?	0	1
Xenosauridae	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0
Amphisbaenia	1	0	0	0,1	1,0	0,1	0,1	0	0,1	0,1
Dormaalisaurus	?	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Sphenodon	1	0	0	0	?	0	0	0	1	0

	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
Agamidae*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anguidae	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1
Chamaeleontidae	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0
Cordylidae	0,1	0	0	0	0	0,1	1	1	0	1,0
Dibamidae	0	0	?	1	0	1	0	0	0	1
Gekkonidae	1	0	0	0,1	0	1	1	0	1	1
Gymnophthalmidae	1	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0
Helodermatidae	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0
Iguanidae*	0,1	0	0,1	0,1	0	0,1	0	0	0	0
Lacertidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lanthanotus	0	1	1	0	2	1	1	0	0	0
Scincidae	0,1	0	0	0,1	0	1	1	1	0	1
Teiidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Varanus	0,1	1	0	0	0	1	1	0	0	0
Xantusiidae	0	0	?	1	0	0	0	0	0	0
Xenosauridae	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Amphisbaenia	0,1	0	0,1	0,1	0	1	0	0	0	0
Dormaalisaurus	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Sphenodon	?	1	0	0	0	?	?	?	?	?

	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110
Agamidae*	1	1	1	0,1	0,1	0	1	0	0	0,1
Anguidae	0,1	1	0,1	0,1	1	0	1	0	0	0
Chamaeleontidae	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0
Cordylidae	0,1	1	0,1	0	0,1	0	0,1	0,1	0	0
Dibamidae	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0
Gekkonidae	1	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	1	0	0	0
Gymnophthalmidae	0,1	1	0,1	1	0,1	0	0	1,0	0	0
Helodermatidae	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0
Iguanidae*	0,1	1	0,1	0,1	0,1	0	0,1	0,1	0	0
Lacertidae	0,1	1	0,1	0	0	0	0	1	0	0
Lanthanotus	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1
Scincidae	0,1	1	0,1	0,1	0,1	0	0	0	0	0
Teiidae	0,1	1	0	0	0,1	0	0	1	0	0,1
Varanus	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1
Xantusiidae	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Xenosauridae	0,1	1	0	1	1	0	1	0	0	0
Amphisbaenia	1	1	1	1	0,1	0	1	0	0	0
Dormaalisaurus	?	?	0	?	?	0	1	0	0	0
Sphenodon	1	0	0	0	0	1	0	0	0	?

	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
Agamidae*	0	0	0	0	0	0	1,2	0	1	0
Anguidae	0,1	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0
Chamaeleontidae	0	0	0	0	0	0	2	0	?	?
Cordylidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dibamidae	1	0	0	0	0	0	2	?	?	?
Gekkonidae	0	1,0	0	0	0	0	1,2	0,1	0	0
Gymnophthalmidae	0	0	0	0	2	0	0,1	0	0,1	0
Helodermatidae	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1
Iguanidae*	0	0	0	0	0	0	0,1,2,0,1	0,1	0	0
Lacertidae	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Lanthanotus	1	0	2	1	0	0	0	0	2	1
Scincidae	1,0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0
Teiidae	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0
Varanus	1,0	0	2	1	0	0	0	0	1	1
Xantusiidae	0	0	0	0	1	0	1	0	1	?
Xenosauridae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Amphisbaenia	1	0	0	?	?	0	0	1,2	0	1
Dormaalisaurus	0	0	?	?	?	1	0	?	?	0
Sphenodon	0	0	0	1	0	0	2	?	?	?

	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
Agamidae*	0	0	0	0	1	?	0	0	0	1
Anguidae	1	0	0	1,0	0	1	0,1	1,0	0	0,1
Chamaeleontidae	0	0	0	0	1	?	0	0	0	1
Cordylidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Dibamidae	1	0	0	1,0	0	1	0	0	0	1
Gekkonidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Gymnophthalmidae	0	1	0	0	0	0,1	0	0	1	1
Helodermatidae	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0,1
Iguanidae*	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1
Lacertidae	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
Lanthanotus	1	0	0	1	0	2	1	1	0	0
Scincidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Teiidae	0	1	0	0	0	0,1	0	0,1	1	1
Varanus	1	0	0	1	0	2	1	1	0	1
Xantusiidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Xenosauridae	1	0	0	0,1	0	1	0	0,1	0	1
Amphisbaenia	1	0	0	0,1	0,1	1,2	0	0,1	0	1
Dormaalisaurus	?	?	1,0	0	0	0	0	0	0	?
Sphenodon	?	0	0	0	1	?	0	0	0	0

	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120
Agamidae*	0	0	0	0,1	0	0	0	1,2	0	1
Anguidae	1	0,1	0	0	1	1	2	0	0,1	0,1
Chamaeleontidae	0	0	0	1,0	0	0	0	0	1	1
Cordylidae	1	0	0	0	0,1	0,1	0,1	0,1,2	0	0
Dibamidae	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0
Gekkonidae	0	0	1	0	1,0	0,1	0	0	0	0,1
Gymnophthalmidae	0,1	0	0	0	0,1	0,1	0	1,2	0	0
Helodermatidae	0,1	1,0	0	0	1	1	1,2	0	0	1
Iguanidae*	0	0	0	0,1	0,1	0	0,1	0	0	0,1
Lacertidae	0	0	0	0	0,1	0,1	0,1	0,1	0	0
Lanthanotus	1	0,1	0	0	1	1	1,2	0	0	1
Scincidae	1	0	0	0	1	1	1,2	0	0,1	0,1
Teiidae	1	0	0	0	0,1	0,1	0	1	0	0
Varanus	1	0,1	0	0	1	1	1,2	0	0	1
Xantusiidae	0,1	0	0	0	1	0	0	0,1	0	0
Xenosauridae	0,1	0	0	0	1	0,1	2	0	0	0,1
Amphisbaenia	0	1	0	0	1	1	2	0	?	0,1
Dormaalisaurus	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?
Sphenodon	?	?	1	0	0	0	0	0	0	0

	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130		131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	
Agamidae*	0	?	0	0,1,2	0	1	0,1	0,1	0	0	Agamidae*	0,1	0	0	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0
Anguidae	0,1,2	0	0	1,2	0,1	1	0	0	0	1	Anguidae	1	0,1	0	1	0	0	1	2	1	1	
Chamaeleontidae	0	?	1	3	1	0	0	1	1	?	Chamaeleontidae	?	1	?	?	0,1	1	0	0	0	0	
Cordylidae	0,1,2	0	0,1	0,1	0	1	0	0	0	1,0	Cordylidae	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	
Dibamidae	2	0	1	3	?	?	?	?	1	?	Dibamidae	?	1	?	?	0	?	?	?	?	0	0
Gekkonidae	0	1	0,1	1,2	1	1	0,1	0,1	0	1	Gekkonidae	1,0	0	0,1	1	0,1	0	1	1	1	0	0,1
Gymnophthalmidae	0	0	0,1	1,3	0	1	1	0	0	1	Gymnophthalmidae	1	0	0,1	1	1	1	1	2	0	0	
Helodermatidae	0	?	0	1	0	0	0	1	0	1	Helodermatidae	1	0	1	?	0	0	1	1	0	1	
Iguanidae*	0,1,2	0,1	0,1	0,1,2	0,1	1	0,1	0,1	0	0	Iguanidae*	1,0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	
Lacertidae	0,1	0	0,1	1,0	0	1	0	1	0	1	Lacertidae	1	0	0	1	1,0	0	1	2	0	0	
Lanthanotus	0	?	0	3	0	1	0,1	1	0	1	Lanthanotus	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	
Scincidae	0,1,2	0	0,1	1,3	0,1	1	0	0	0	1	Scincidae	1	0,1	0	1	0,1	0	1	2	1	1	
Teiidae	0	0	0	1	0,1	1	1	0	0	1	Teiidae	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	
Varanus	0	?	0	2	0	1	1	1	0	1,0	Varanus	1	0	0	0,1	0,1	0	1	0	0	0,1	
Xantusiidae	0	0	0	1,2	0	1	0	0	0	1	Xantusiidae	1	0	0	1	0,1	0	1	2	0	0	
Xenosauridae	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	Xenosauridae	1	0	0	0,1	0	0	1	1	0	1	
Amphisbaenia	2	0	0	3	0	0	0	1	0,1	?	Amphisbaenia	1	1	?	?	0	1	?	?	0	0	
Dormaalisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	Dormaalisaurus	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Sphenodon	0	0	0	1,2	0	0	0	0	0	0	Sphenodon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

	141	142	143	144	145
Agamidae*	0	0,1	0	0	0
Anguidae	1	2,1	0,1	0	1
Chamaeleontidae	0	1,2	0	0	0
Cordylidae	1	2	1	0	1
Dibamidae	0	0	0	0	?
Gekkonidae	0	0	0	1,0	1
Gymnophthalmidae	0	1	1	0	1
Helodermatidae	1	2	0	0	1
Iguanidae*	0,1	0,1,2	0	0	0
Lacertidae	1	2	1	0	1
Lanthanotus	1	0	0	0	1
Scincidae	1	1	1	0	1
Teiidae	0	1	1	0	1
Varanus	0,1	0	0	0	1
Xantusiidae	0	2	1	0	1
Xenosauridae	1	2	1	0	1
Amphisbaenia	0	0	0	0	1
Dormaalisaurus	1	1	1	?	?
Sphenodon	0	0	0	0	0

Received: November 26, 2000

Accepted: April 28, 2001