

Un helodermatidé (Reptilia, Lacertilia) dans l'Eocène inférieur de Dormaal, Belgique

Marc AUGÉ

Résumé

De nombreux lézards ont été décrits dans l'Eocène inférieur de Dormaal, Belgique. Quelques vertèbres de Varanoïdes restaient sans identification précise. Elles sont attribuées à un représentant des Helodermatidae GRAY, 1837. Ces restes prouvent que les Helodermatidae ont occupé l'Europe dès l'Eocène inférieur alors que la morphologie des vertèbres caudales indique que ces lézards pouvaient avoir les mêmes habitudes alimentaires que les Helodermatidae actuels.

Mots-clefs: Helodermatidae, Varanoidea, Eocène inférieur.

Abstract

Dormaal, an early Eocene locality from Belgium, has yielded a diverse lizard assemblage. A few Varanoid vertebrae remained unidentified. They are described here and assigned to the family Helodermatidae GRAY, 1837. These fossils document the presence of helodermatid lizards in the European early Eocene, and, owing to the morphology of the caudal vertebrae, it is suggested that they could have had the same food habits than extant Helodermatids.

Key-words: Helodermatidae, Varanoidea, Lower Eocene.

Introduction

Les Helodermatidae ne comprennent plus qu'une paire d'espèces, *Heloderma suspectum* COPE, 1869 et *H. horridum* WIEGMANN, 1834, toutes deux bien connues car étant les seuls lézards venimeux de la faune actuelle. Ils se rencontrent dans le sud-ouest des Etats-Unis (*Heloderma suspectum*) et le nord de l'Amérique centrale, Mexique notamment (*Heloderma horridum*), alors que leurs fossiles montrent qu'ils étaient distribués beaucoup plus largement dans le passé. Les travaux de HOFFSTETTER (1954, 1957) ont en effet prouvé que les Héloclermes étaient présents dans l'Eocène européen. Cet auteur a décrit une espèce, *Eurheloderma gallicum* HOFFSTETTER, 1957 d'après divers os crâniens (dont des mâchoires) et des vertèbres, issus de l'ancien matériel récolté dans les Phosphorites du Quercy (sud-ouest de la France). Malheureusement, le (ou les) gisements précis d'où proviennent ces fossiles ne sont pas connus et leur datation posait problème (Eocène supérieur ou Oligocène). La découverte de matériel nouveau, collecté lors de fouilles récentes dans les localités du Quercy, a permis à RAGE (1981, in CROCHET *et al.*), de proposer l'Eocène supérieur comme l'âge de *Eurheloderma* HOFFSTETTER, 1957, datation confirmée par d'autres fossiles (collection Mathis) des localités du Bretou et

de La Bouffie (Eocène supérieur). C'est d'ailleurs l'examen de ces pièces nouvelles qui m'a permis d'attribuer les vertèbres de Dormaal aux Helodermatidae. On peut maintenant penser que cette famille a certainement vécu en Europe occidentale durant tout l'Eocène, d'autres restes d'Helodermatidae (encore à décrire) ayant été identifiés dans des gisements de l'Eocène inférieur du Bassin de Paris ou du début de l'Eocène supérieur. Tout ceci permet de confirmer l'origine nord américaine (ESTES, 1983a) des Helodermatidae européens; ces lézards présentent aussi une certaine diversité dans l'Eocène européen, puisque les fossiles de Dormaal (Fig. 1) ne peuvent pas être rapportés à *Eurheloderma* et illustrent une espèce et peut être un genre différent, plus petit. L'Eocène inférieur jouissait d'un climat chaud et humide, tropical (ESTES, 1983a) donc bien différent de celui que connaissent les deux espèces actuelles,

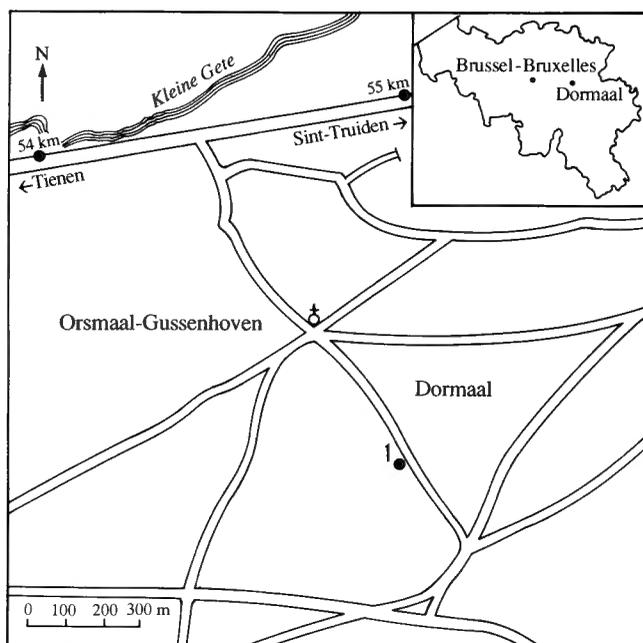


Fig. 1 — Situation du gîte de Dormaal (1), Brabant, Belgique.

Map showing the Dormaal locality (1), Brabant, Belgium.

dans leur habitat sub-désertique d'Amérique du Nord et Centrale.

Matériel: deux vertèbres dorsales, deux vertèbres caudales.

Description

Vertèbre dorsale (Fig. 2): elle est plutôt de petite taille, sa longueur ne représente que les trois cinquièmes d'une vertèbre de l'heloderme suspect actuel. La postzygapophyse gauche manque. Cette vertèbre procoele a une forme générale trapue, assez aplatie, la neurépine s'élève peu à l'arrière mais il reste possible que son extrémité soit brisée. A l'avant, il n'y a pas trace de zygosphène, le cotyle s'étire transversalement et le canal neural a une ouverture réduite. Latéralement, les synapophyses sont fortes et verticales, comme c'est la règle chez les Helodermatidae. La face ventrale de la vertèbre s'arrondit légèrement, on n'y observe pas de relief marqué: les deux bords latéraux qui la limitent deviennent parallèles dès le premier tiers antérieur de la vertèbre. On retrouve une telle morphologie chez de nombreux Squamates apodes (*Anguis* LINNAEUS, 1758, *Ophiodes* WAGLER, 1830, *Dibamus* DUMERIL et BIBRON, 1839, les Amphisbaenidae) mais, dans ces taxons, la face ventrale de la vertèbre est plate et ses bords latéraux s'allongent générale-

ment beaucoup plus. Ajoutons que deux foramens situés antérieurement s'ouvrent sur la face ventrale.

Vertèbre caudale (Fig. 3): elle a sensiblement les mêmes dimensions que la vertèbre dorsale décrite plus haut. Elle porte aussi une neurépine peu développée, le cotyle est étiré latéralement mais moins que sur la vertèbre dorsale. Latéralement, les pleurapophyses s'attachent à l'avant de la vertèbre, leur base est forte, leur extrémité se trouve brisée. La face ventrale, courte, porte deux épaissements à l'arrière, plaqués contre le condyle. Ces deux structures représentent certainement les bases où venaient s'articuler les os chevrons, que l'on retrouve sur les caudales de tous les Varanoïdes actuels mais, sur les fossiles décrits, ces bases se trouvent sur l'extrémité postérieure de la face ventrale du centrum. Elles ne prennent cette position très en arrière que chez les Helodermatidae.

Discussion et comparaisons

C'est donc avant tout la morphologie de la face ventrale de ces deux vertèbres qui permet de les attribuer aux Helodermatidae. Plus précisément, voici les caractères de la famille reconnaissables sur ces fossiles.

- Synapophyses fortes et presque verticales.
- Face ventrale légèrement arrondie, sans relief marqué.

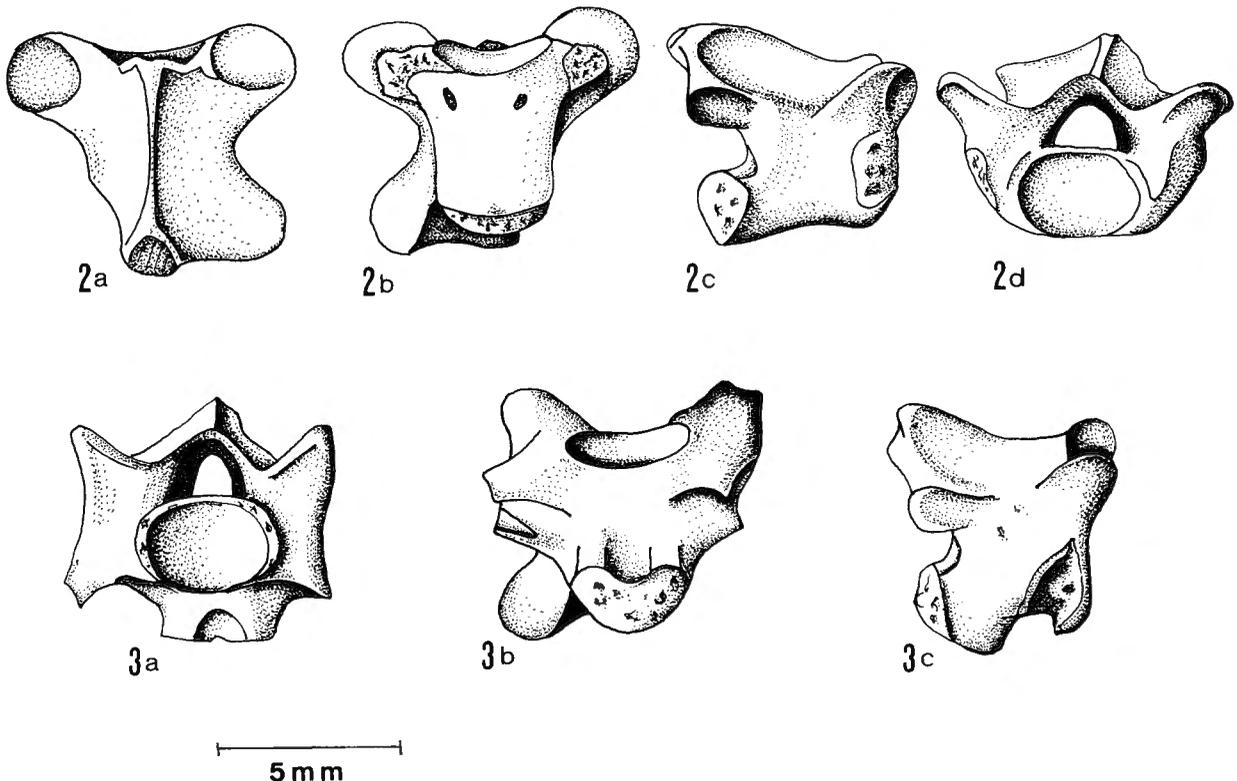


Fig. 2 — Vertèbre dorsale, IRScNB, R 145, Dormaal, Eocène inférieur. 2a: face dorsale; 2b: face ventrale; 2c: face latérale; 2d: face antérieure.

Trunk vertebra; IRScNB, R 145, Dormaal, Lower Eocene. 2a: dorsal view; 2b: ventral view; 2c: lateral view; 2d: anterior view.

Fig. 3 — Vertèbre caudale, IRScNB, R 146, Dormaal, Eocène inférieur. 3a: face antérieure; 3b: face ventrale; 3c: face latérale.

Caudal vertebra; IRScNB, R 146, Dormaal, Lower Eocene. 3a: anterior view; 3b: ventral view; 3c: lateral view.

- Antérieurement, les bords latéraux de la face ventrale du centrum convergent vers l'arrière. Ensuite, ils deviennent parallèles à partir du deuxième tiers de l'os jusqu'à son extrémité postérieure.
- Vertèbres caudales courtes par rapport à celles des autres Varanoidea et même par rapport à celles de l'ensemble des Lacertilia.
- Bases sur lesquelles venaient s'articuler les os chevrons très en arrière des vertèbres caudales.

Les fossiles de Dormaal diffèrent notablement d'*Eurheloderma gallicum*, l'espèce décrite par HOFFSTETTER (1957) dans les Phosphorites du Quercy et que l'on peut maintenant dater de l'Eocène supérieur, d'après les nouvelles récoltes effectuées dans ces gisements. Le faible développement de la neurépine sur les vertèbres de Dormaal ne se retrouve pas chez *Eurheloderma*; la partie dorsale des synapophyses de *Eurheloderma* présente une inflexion vers l'arrière qui n'existe pas sur les vertèbres dorsales décrites ici. En vue dorsale, les vertèbres d'*Eurheloderma* se rétrécissent peu entre les pré- et postzygapophyses (fig. 6, p. 784 in HOFFSTETTER, 1957), le rétrécissement est plus accusé sur les fossiles de Dormaal, qui d'ailleurs, à travers ce caractère, ressemblent plus aux Helodermatidae actuels. Et surtout, les vertèbres d'*Eurheloderma* sont plus grandes que celles de Dormaal, les premières mesurant près du double des secondes.

D'autres fossiles d'Helodermatidae ont été décrits en Amérique du Nord (Colorado et Nebraska) comme *Heloderma matthewi* GILMORE, 1928 (Oligocène moyen à Miocène inférieur) dont on trouvera la description détaillée dans YATKOLA (1976) alors que PREGILL *et al.* (1986) attribuent l'espèce à un genre nouveau, *Lowesaurus* PREGILL *et al.*, 1986. Ses vertèbres, très aplaties et sans rétrécissement entre les zygapophyses, se distinguent aisément de celles de l'Heloderme de Dormaal. *Heloderma texana* STEVENS, 1977 est reconnu dans le Miocène inférieur du Texas et il paraît très proche des espèces actuelles. BARTELS (1983) a fait connaître des restes d'Helodermatidae dans le Paléocène du Wyoming, que PREGILL *et al.* (1986) rapprochent, avec doute, du genre européen *Eurheloderma*. Aucune vertèbre ne figure dans le matériel attribué à ces espèces, ni dans celui de *Paraderma bogerti* ESTES, 1964, du Crétacé supérieur du Wyoming, que son auteur rangeait, sans certitude, dans les Helodermatidae, position confirmée depuis par PREGILL *et al.* (1986). On ne peut donc actuellement comparer ces deux dernières espèces aux fossiles de Dormaal. Ceux-ci permettent cependant d'affirmer qu'un Helodermatidé, différent de *Eurheloderma gallicum*, plus petit que celui-ci et que les deux espèces actuelles, figure dans la faune de l'Eocène inférieur d'Europe occidentale. En accord avec ESTES (1983a), cet helodermatidé européen serait originaire d'Amérique du Nord, continent qui communiquait largement avec l'Europe durant cette période (MCKENNA, 1983; HARTENBERGER, 1973) et d'où est issu le premier helodermatidé reconnu, *Paraderma bogerti*, déjà cité.

Les Helodermatidae dans l'ensemble des Varanoidea

On range les Helodermatidae dans la superfamille des Varanoidea qui comprend, au sens de PREGILL *et al.* (1986) et ESTES *et al.* (1988), deux familles, les Varanidae, avec les seuls genres actuels *Varanus* MERREM, 1820 et *Lanthanotus* STEINDACHNER, 1878 et les Helodermatidae, les auteurs précédents ayant énumérés les apomorphies de ces différents taxons. Les Necrosauridae, groupe fossile connu surtout dans le Paléogène européen,

sont sans doute, eux aussi, apparentés à la superfamille (BORSUK-BIALYNICKA, 1991). Tous ces lézards se distinguent par leur alimentation carnivore, reflétée par leur dentition caniniforme, qui leur permet de s'attaquer à des proies d'assez grande taille, des vertébrés notamment. Les Helodermatidae occupent une place à part parmi les Varanoïdes, selon PREGILL *et al.* (1986): leur nourriture consiste principalement en proies de grande taille, plus grandes que celles de toute autre espèce de lézard en général et de Varanoïde en particulier. Leur caractère dérivé le plus remarquable, la présence de glandes à venin et de sillons sur les dents pour son inoculation lors des morsures, est directement lié à cette alimentation particulière. Non seulement le venin facilite la capture de vertébrés relativement grands mais, avant tout, facilite leur digestion, selon PREGILL *et al.* (1986) qui s'appuie sur les travaux de POUGH & GROVES (1983) et de THOMAS & POUGH (1979), entre autres, concernant le venin des serpents Viperidae.

Les Helodermatidae peuvent conserver une partie de leur alimentation sous forme de réserves de graisse dans leur queue, qui, de ce fait, a une forme massive, d'où la morphologie très courte des vertèbres caudales des Helodermes actuels que l'on retrouve sur les fossiles de Dormaal. Ce caractère nous indique que l'alimentation de ce lézard de l'Eocène inférieur européen devait ressembler à celle des espèces actuelles, mais ceci ne pourra être confirmé que par la découverte de restes des mâchoires et plus précisément de dents. Rappelons que ESTES (1983b) et PREGILL *et al.* (1986) rapportent la présence d'un canal peu accusé sur les dents de *Paraderma bogerti* (Crétacé supérieur); ils l'interprètent comme l'ébauche d'un canal à venin. Cette spécialisation des Helodermatidae est apparue très tôt, avant l'Eocène inférieur selon toute probabilité.

La présence dans le même gisement, celui de Dormaal, de représentants de trois des familles des Varanoidea (Helodermatidae, Varanidae avec *Saniwa orsmaelensis* DOLLO, 1923 et Necrosauridae, voir DOLLO, 1923; HECHT & HOFFSTETTER, 1962 et AUGÉ, 1990) ne manque pas non plus d'être étonnante. Les Necrosauridae ont aujourd'hui disparu, alors que les Varanidae et les Helodermatidae occupent des aires tout à fait disjointes. Selon POUGH (1973), les lézards carnivores de grande taille (il s'agit essentiellement des Varanoidea) sont en concurrence directe avec les mammifères et ils ont peu de chance de se maintenir face à ces compétiteurs au métabolisme plus élevé. Le succès des Varans actuels en Australie est, par exemple, directement associé (DIAMOND, 1991; FLANNERY, 1991) à la quasi absence de mammifères carnivores dans ce territoire. Dans quelle mesure ces constatations, portant sur des faunes actuelles, peuvent-elles éclairer la répartition des Varanoidea de l'Eocène inférieur?

Dans un autre assemblage de Lacertilia fossiles, celui du Crétacé supérieur de Mongolie, étudié par BORSUK-BIALYNICKA (1984), les Varanoïdes étaient au moins aussi prospères, sinon plus qu'à Dormaal: on y compte des représentants des Varanidae, des Necrosauridae, des Lanthanotinae et il existe aussi un équivalent morphologique des Helodermatidae, l'espèce *Gobiderma pulchra* BORSUK-BIALYNICKA 1984, bien que du strict point de vue taxonomique, ce Varanoïde ne fasse certainement pas partie de la famille. Dans ce cas, l'absence très probable, au Crétacé supérieur, de mammifères carnivores d'assez grande taille pour être des compétiteurs des Varanoidea, peut expliquer de façon satisfaisante l'abondance de ceux-ci. Cette situation aurait-elle perduré jusqu'à l'Eocène inférieur en Europe? Autrement dit, y aurait-il eu peu ou pas de mammifères carnivores capables d'entrer en compétition avec les Varanoidea pendant cette époque? On peut retenir cette proposition à titre d'hypothèse, l'examen des faunes mammaliennes de l'Eocène infé-

rieur européen, en particulier des Carnivores, devrait donner des éléments de réponse.

Conclusion

Les Helodermatidae étaient déjà connus dans l'Eocène supérieur européen. On sait maintenant qu'ils occupaient ce continent dès le début de l'Eocène inférieur, c'est à dire dès le niveau standard de Dormaal (MP7). La morphologie des vertèbres caudales laisse soupçonner que l'alimentation de cet Heloderme devait ressembler à celle des formes actuelles. La pré-

sence de la famille dans le Crétacé supérieur et le Paléocène des Etats-Unis et les communications terrestres existant entre ce territoire et l'Europe pendant l'Eocène inférieur font de l'Amérique du Nord le continent d'où sont probablement issus les Helodermatidae européens.

Remerciements

Je remercie Jean-Claude Rage qui a bien voulu relire le manuscrit et y apporter d'utiles commentaires.

Index bibliographique

- AUGE, M., 1990. La faune de lézards et d'Amphisbènes (Reptilia, Squamata) du gisement de Dormaal (Belgique, Eocène inférieur). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* **60**: 161-173.
- BARTELS, W.S., 1983. A transitional Paleocene-Eocene reptile fauna from the Bighorn Basin, Wyoming. *Herpetologica* **39**: 359-374.
- BORSUK-BIALYNICKA, M., 1984. Anguimorphans and related lizards from the Late Cretaceous of the Gobi desert, Mongolia. *Palaeontologia Polonica, Results of the Polish-Mongolian palaeontological expeditions, part. X*, **46**: 5-105.
- BORSUK-BIALYNICKA, M., 1991. Questions and controversies about saurian phylogeny, Mongolian perspective. In: KIELAN-JAWOROWSKA, Z., HEINTZ, N. & NAKREM H.A., (Eds.). Fifth symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems and biota. Extended abstracts. *Contributions from the Paleontological Museum, University of Oslo* **364**: 9-10.
- COPE, E.D., 1869. Report upon lizards and snakes of North America. *Proceedings of the Academy of natural Sciences Philadelphia* **21**: 5.
- DIAMOND, J.M., 1991. A case of missing marsupials. *Nature* **353**: 17.
- DOLLO, L., 1923. *Saniwa orsmaelensis*, Varanidé nouveau du Landénien supérieur d'Orsmael (Brabant). *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie* **33**: 76-82.
- DUMERIL, A.M.C. et BIBRON, G., 1839. *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles*. Vol. 1, Paris.
- ESTES, R., 1964. Fossil vertebrates from the late Cretaceous Lance Formation, eastern Wyoming. *University California Publications in Geological Sciences* **49**: 1-186.
- ESTES, R., 1983a. The fossil record and early distribution of lizards. In: *Advances in Herpetology and evolutionary Biology; Essay in honor of E.E. WILLIAMS*. Museum of comparative Zoology, Harvard University: pp. 1-33.
- ESTES, R., 1983b. Sauria terrestria, Amphisbaenia. In: KUHN, O. & WELLNHOFER, P. (Eds), *Handbuch der Paläoherpetologie*, G. Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 1-249.
- ESTES, R., de QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J., 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: ESTES, R. & PREGILL, G. (Eds). *Phylogenetic Relationships of the lizard Families*: pp. 119-281, Stanford University Press, Stanford, Ca..
- FLANNERY, T., 1991. The mystery of the Meganesian meat-eaters. *Australian Natural History* **23**: 722-729.
- GILMORE, C.W., 1928. The fossil lizards of North America. *Memoirs National Academy of Sciences* **22**: 1-201.
- GRAY, J.E., 1837. General arrangement of the Reptilia. *Proceedings of the Zoological Society of London* **1837** (5): 131-132.
- HARTENBERGER, J.L., 1973. Les Rongeurs de l'Eocène d'Europe, leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* **142**(C): 49-70.
- HECHT, M. & HOFFSTETTER, R., 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**, n°39: 1-30.
- HOFFSTETTER, R., 1954. Présence d'un Saurien Helodermatidé dans la faune fossile des Phosphorites du Quercy. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* **239**: 1826-1827.
- HOFFSTETTER, R., 1957. Un Saurien Helodermatidé (*Eurheloderma gallicum* nov. gen. et sp.) dans la faune fossile des Phosphorites du Quercy. *Bulletin de la Société géologique de France* (6) **7**: 775-786.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema naturae*, ed. 10: 376 pp., Lucae.
- MCKENNA, M.C., 1983. Cenozoic paleogeography of North Atlantic land bridges. In: BOTT, M.P.H., SAXOV, S., TALWANI, M. & THIEDE, J. (Eds.) *Structure and development of the Greenland-Scotland ridge*, Plenum Press, New York: pp. 351-399.
- MERREM, B., 1820. *Versuch eines Systems der Amphibien - Tentamen Systematis Amphibiorum*, 15 + 189 pp., Marburg.
- POUGH, F.H., 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology* **54** (4): 837-844.
- POUGH, F.H., & GROVES, J.D., 1983. Specialization of the body form and food habits of snakes. *American Zoologist* **23**: 443-454.
- PREGILL, G.K., GAUTHIER, J.A. & GREENE, H.W., 1986. The evolution of helodermatid squamates, with description of a new taxon and an overview of Varanoidea. *Transactions of the San Diego Society of Natural History* **21** (11): 167-202.
- RAGE, J.C., 1981 in CROCHET, J.Y., HARTENBERGER, J.L., RAGE, J.C., REMY, J.A., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., Les nouvelles faunes de Vertébrés antérieures à la Grande Coupure découvertes dans les Phosphorites du Quercy. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris* **3** (3): 245-266.
- STEINDACHNER, F., 1878. Über zwei neue Eidechsen-Arten aus Süd-Amerika und Borneo. *Denkschriften der k. Akademie der Wissenschaften Wien* **38**: 93-96.

STEVENS, M., 1977. Further study of Castolon local fauna (Early Miocene), Big Bend National Park, Texas. *Pearce-Sellards Series. Texas Memorial Museum* **28**: 1-69.

THOMAS, R., & POUGH, F.H., 1979. The effect of rattlesnake venom on digestion of prey. *Toxicon* **17**: 221-228.

WAGLER, J., 1830. *Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel. Ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie.* München, 354 pp.

WIEGMANN, A.F.A., 1834. *Herpetologica Mexicana, Pars Prima.* Museum Zoologicum Berolinense, 1, Berlin, 54 pp.

YATKOLA, D.A., 1976. Fossil Heloderma (Reptilia, Heloderma-

tidae). *Occasional papers of the Museum of natural History. The University of Kansas* **51**: 1-14, Lawrence, Kansas.

Manuscrit reçu le 25.6.1993

Manuscrit revu et corrigé reçu le 2.6.1994

Marc AUGE
Laboratoire de Paléontologie
des Vertébrés,
Université Pierre et Marie Curie (Paris VI),
case 106, 4 Place Jussieu, F-75252
Paris Cedex 05.

