

# Histoire et origine géographique des faunes de serpents en Europe

par

Martin IVANOV<sup>(1)</sup>, Jean-Claude RAGE<sup>(2)</sup>, Zbigniew SZYNDLAR<sup>(3)</sup>  
et Márton VENCZEL<sup>(4)</sup>

(1) *Department of Geology and Palaeontology, Moravian Museum, Zelny trh 6, 659 37 Brno (République tchèque)*

(2) *Laboratoire de paléontologie, UMR 8569 du CNRS, Muséum National d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris (France)*

(3) *Polska Akademia Nauk, Instytut Systematiki i Ewolucji Zwierząt, ul. Slawkowska 17, 31-016 Kraków, (Pologne)*

(4) *Muzeul Tarii Crisurilor, B-dul Dacia Nr 1-3, 3700 Oradea (Roumanie)*

**Résumé** - En Europe, trois phases se distinguent dans l'histoire des serpents. 1) Vers le milieu du Crétacé, vivaient des serpents primitifs sans relations avec les serpents actuels. Ils étaient presque tous marins. 2) Du Crétacé terminal à la limite oligo-miocène, la faune était de type plus moderne. Les Boidae dominaient. Avant la "Grande Coupure" éocène-oligocène, la faune était de type euro-américain, alors qu'après cet événement elle était devenue euro-asiatique. 3) Une faune franchement moderne s'est installée au début du Miocène ; à partir de cette époque, les Colubridae sont devenus dominants. La détérioration climatique du Pliocène supérieur et du Quaternaire a appauvri cette faune et l'a conduite à la situation actuelle.

**Mots clés** : Europe. Paléogéographie. Quaternaire. Secondaire. Tertiaire. Serpents.

**Summary** - **History and geographic origin of snake faunas in Europe.** In Europe, three distinct assemblages of snakes are apparent: 1) that of the mid-Cretaceous comprised primitive snakes not closely related to living snakes; they were mostly marine. 2) From the latest Cretaceous to the Oligocene-Miocene boundary the fauna was more modern. The Boidae represented the ruling group. Prior to the "Grande Coupure" (Eocene-Oligocene limit), the fauna displayed a Euro-American pattern, whereas after that event it was a Euro-Asian fauna. 3) A clearly modern assemblage began to take form in the earliest Miocene ; since that time, the Colubridae have been the dominant forms. The climatic deterioration of the late Pliocene and Quaternary has affected the latter assemblage, which has led to the impoverished present fauna.

**Key-Words** : Cainozoic. Europe. Mesozoic. Palaeogeography. Quaternary. Snakes.

## I. INTRODUCTION

Les plus anciens serpents viennent de la partie moyenne du Crétacé. Un Squamate du Berriasien (Crétacé inférieur; environ 116-114 millions d'années) d'Espagne a été interprété comme le plus ancien serpent (Rage & Richter 1994). Mais, par la suite, l'étude d'autres Squamates du Crétacé a montré que les

caractères supposés prouver l'appartenance de ce fossile aux serpents se retrouvent aussi chez des lézards de cette période. Finalement, ce fossile semble être un lézard. Les plus anciens serpents indiscutables viennent soit de l'Albien supérieur (environ 100-96 Ma) (Ma = million d'années), soit du Cénomaniens (96-91 Ma) (Cuny *et al.* 1990, Gardner & Cifelli 1999, travaux en cours).

En Europe, des serpents incontestables sont connus dès le Cénomaniens, c'est-à-dire que le registre fossile européen recouvre pratiquement toute l'histoire des serpents. Cependant, cet enregistrement n'est pas complet. Il est assez continu en Europe de l'Ouest (sauf pour le Crétacé supérieur et le Paléocène) mais incomplet ailleurs où les gisements sont essentiellement néogènes (23,5 Ma à aujourd'hui).

## II. HISTOIRE DES FAUNES DE SERPENTS

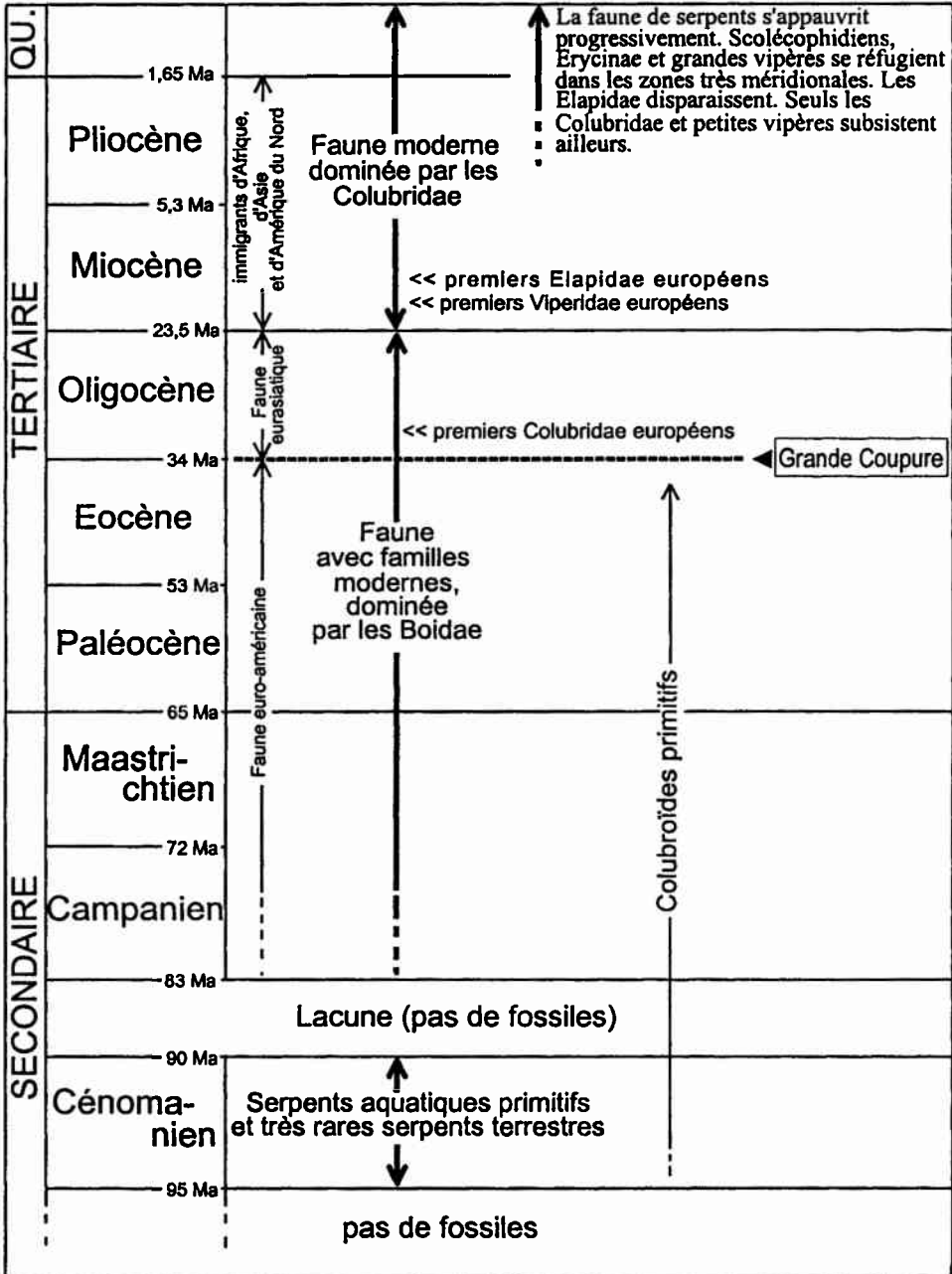
En Europe, trois phases successives peuvent être distinguées. D'abord la partie moyenne du Crétacé, époque pendant laquelle vivaient, en Europe, des serpents sans relations avec les formes actuelles. Ensuite, une longue période allant du Crétacé terminal à la limite oligo-miocène avec une faune comprenant des familles modernes et fossiles; elle était dominée par les Boidae. Entre ces deux premières phases, se place une lacune fossilifère. Enfin, de la limite oligo-miocène à aujourd'hui, la faune moderne, dominée par les Colubridae, s'est mise en place (tableau I).

### A. Les serpents de la partie moyenne du Crétacé

A cette époque, l'Europe, l'Amérique du Nord et l'Asie constituent un seul continent (la Laurasie). Cependant, en raison de la présence d'importantes mers épicontinentales, l'Europe forme en réalité un archipel.

Trois ou quatre taxons de serpents sont connus dans le Cénomaniens européen: *Pachyophis*, *Mesophis*, *Simoliophis* et *Pouitella*. *Pachyophis* et *Mesophis* viennent de Bosnie-Herzégovine. *Pachyophis* n'est connu que par un spécimen assez complet qui pourrait avoir possédé des membres postérieurs bien que ces derniers ne soient pas apparents (Lee *et al.* 1999). *Mesophis* est très mal connu, il n'en existe qu'un seul spécimen très mal conservé qui semble être perdu; comme *Pachyophis*, il a été trouvé dans des sédiments marins. *Simoliophis* était un serpent marin connu uniquement par des vertèbres et des côtes isolées trouvées en France et au Portugal, ainsi que dans le nord de l'Afrique. Ses vertèbres évoquent fortement celles de *Podophis*, serpent bipède du Cénomaniens du Liban (Rage & Escuillié 2000); on peut ainsi supposer que *Simoliophis* était, lui aussi, un serpent bipède. Enfin, *Pouitella* était un serpent terrestre primitif connu par une unique vertèbre trouvée en France (Rage 1988). *Pachyophis* et *Simoliophis* pourraient avoir été très étroitement apparentés aux serpents bipèdes du Cénomaniens du Moyen Orient (Lee *et al.* 1999), c'est-à-dire qu'ils occuperaient une position basale au sein des serpents (bien que certains voient en ces serpents des formes relativement évoluées; voir Rage 2000). *Pouitella* montre un stade évolutif voisin de celui de

**Tableau I : Principaux événements dans l'histoire des serpents en Europe (Ma = Million d'années).**



*Lapparentophis*, serpent terrestre d'âge voisin et trouvé au Sahara ; mais les relations phylétiques de ces deux taxons restent inconnues. Enfin, *Mesophis* est inétudiable. Quoi qu'il en soit, ces serpents sont inconnus après le Cénomaniens.

## **B. Du Crétacé terminal à la limite oligo-miocène**

Jusqu'à l'Eocène inférieur l'Europe, l'Amérique du Nord et l'Asie sont encore unies. Cependant, l'Europe reste séparée de l'Asie par une importante mer épicontinentale (mer ouralienne, ou mer d'Obik et détroit de Turgai) jusqu'à la fin de l'Eocène. Pendant l'Eocène inférieur, il y a environ 50 Ma, l'Atlantique Nord achève la séparation de l'Amérique du Nord et de l'Europe. C'est-à-dire, que de 50 Ma jusqu'au retrait partiel de la mer ouralienne à la limite éocène-oligocène (34 Ma), l'Europe se trouve isolée (en fait c'est encore un archipel à la géographie changeante). Cependant, l'isolement n'est pas total car l'archipel européen est relié épisodiquement à l'Afrique par le seuil méditerranéen.

Comme déjà indiqué, une lacune fossilifère (de 15 Ma environ) suit le Cénomaniens. Ce n'est qu'au Campanien supérieur (Crétacé terminal, 77-72 Ma) que l'on retrouve des serpents. Du Campanien supérieur à la limite entre l'Oligocène et le Miocène (23,5 Ma), la faune de serpents comprend des familles encore actuelles ainsi que quelques familles fossiles. Cette période est nettement dominée par les Boidae.

### **1. Le vrai début de l'histoire des serpents en Europe**

Les Boidae représentent la première famille actuelle qui s'est manifestée en Europe. Le plus ancien fossile, une vertèbre de Boidae indéterminé (Rage 1987) a été trouvée dans le Crétacé terminal (Campanien supérieur-Maastrichtien inférieur, 77-68 Ma) du Portugal ; elle n'a pas été étudiée en détail et semble maintenant être perdue. A cette époque, une seule autre famille est présente en Europe, où elle se confine au sud-ouest (Espagne et sud de la France) ; il s'agit des Madtsoiidae, serpents terrestres comprenant des espèces petites à gigantesques. Cette famille était largement répandue dans les continents gondwaniens (continents autres que l'Amérique du Nord, l'Europe et l'Asie) ; elle a certainement atteint l'Europe en venant d'Afrique grâce au seuil méditerranéen. En Europe, elle n'est connue qu'au Crétacé terminal, mais elle a survécu jusqu'au Quaternaire en Australie.

En Europe, la période suivante (Paléocène, 65 à 53 Ma) est très pauvre en serpents. Ceux qui y ont été trouvés sont soit très mal conservés, soit probablement détruits maintenant. Les Boidae semblent être présents. Cette rareté ne représente certainement pas la réalité car la période devait être favorable aux serpents, le Paléocène supérieur ayant connu un maximum thermique dû à un effet de serre !

### **2. Eocène: la faune euro-américaine**

Après le Paléocène, l'Eocène (53 à 34 Ma) est lui aussi chaud pendant sa première partie. Une baisse de la température s'amorce apparemment à l'Eocène moyen ; elle est certaine à l'Eocène supérieur et elle s'intensifie nettement à la fin de l'Eocène.

La faune éocène en Europe est très riche et de type tropical ; les Boidae en représentent l'essentiel. Sont alors présents des Boinae, Pythoninae et des Ericynae. D'autres familles actuelles accompagnent les Boidae: Aniliidae et Tropicodphiidae. Les Scolécophidiens sont eux aussi présents mais il n'est pas possible d'en identifier la ou les famille(s).

Trois familles fossiles sont connues dans l'Eocène européen : les Palaeophiidae, Anomalophiidae et les Russellophiidae. Les Palaeophiidae, très fortement adaptés à la vie aquatique, comprennent des serpents de taille généralement moyenne à très grande. On les trouve dans les gisements d'origines marine, fluviale, lacustre, mais surtout dans les zones estuariennes. Représentés presque uniquement par des vertèbres, leurs relations phylétiques restent inconnues. Toutefois, le genre *Archaeophis* de l'Eocène inférieur est généralement rapporté à la famille au sein de laquelle il forme les Archaeophiinae. Ce genre aquatique n'est représenté que par deux spécimens assez complets (deux espèces) provenant d'Italie et du Turkménistan; le crâne est connu dans ces deux spécimens, mais ses caractères n'ont pas permis de trouver les affinités du groupe. Les Russellophiidae étaient sans doute aquatiques, mais moins que les Palaeophiidae. Russellophiidae et Palaeophiidae, connus depuis le Crétacé (Rage & Werner 1999, Rage & Wouters 1979), disparaissent pendant l'Eocène supérieur. Quant aux Anomalophiidae, autres serpents apparemment aquatiques, ils ne comprennent en fait qu'une seule espèce cantonnée à l'Eocène inférieur d'Italie. Russellophiidae et Anomalophiidae sont des Colubroïdes primitifs, c'est-à-dire qu'ils annoncent les serpents "évolués".

La faune éocène n'est pas encore complètement connue et des fossiles non encore étudiés laissent soupçonner une diversité encore plus large en Europe. Quoi qu'il en soit, après l'Eocène, il n'y aura plus de familles fossiles de serpents dans le monde.

L'aspect paléobiogéographique est particulièrement intéressant. Cette faune éocène comprend des formes communes (ou étroitement apparentées) à l'Europe et à l'Amérique du Nord. Elle inclut même des taxons à affinités sud-américaines (Boinae, Tropicodphiidae) ce qui est confirmé par d'autres groupes (Rage 1999). Ces "formes sud-américaines" ont probablement atteint l'Europe grâce à une connexion terrestre qui a relié les deux Amériques à la fin du Crétacé et pendant le Paléocène inférieur ; Amérique du Nord et Europe ne s'étant séparées que pendant l'Eocène inférieur, ces taxons sud-américains ont pu s'installer en Europe et y survivre un certain temps. La faune européenne de l'Eocène est donc, en fait, une faune euro-américaine. Ce cachet américain s'était sans doute mis en place avant l'Eocène, à la fin du Crétacé ou au Paléocène, mais les faunes de ces périodes étant trop pauvres il ne peut pas être décelé.

### **3. La Grande Coupure**

Après la séparation de l'Europe et de l'Amérique du Nord, il y a quelque 50 Ma, la faune euro-américaine d'Europe se trouve isolée. Peut-être sous l'effet de l'endémisme, mais certainement aussi en raison du déclin progressif des mammifères, les Squamates européens, plus particulièrement les serpents,

se diversifient nettement au cours de l'Eocène supérieur. C'est donc une riche faune de serpents qui atteint la fin de l'Eocène. Mais le passage de l'Eocène à l'Oligocène (34 Ma) est marqué par une très forte extinction ("Grande Coupure") : 80%, peut-être plus, des espèces de serpents ne survivent pas à la limite Eocène-Oligocène (Rage 1984), au moins en Europe de l'Ouest (le phénomène est moins connu ailleurs). Ce phénomène se manifeste de façon semblable chez les lézards (Augé 2000) ; il est net aussi chez les mammifères bien que moins marqué et il ne semble pas avoir touché sérieusement les amphibiens, les tortues et les crocodiles. Notons que ce n'est pas la Grande Coupure qui a éliminé les Anomalophiidae ni, apparemment, les Palaeophiidae et Russellophiidae. Les Anomalophiidae ont disparu avant l'Eocène moyen; quant aux Palaeophiidae et Russellophiidae, ils ont atteint l'Eocène supérieur mais ne semblent pas en avoir atteint l'extrême fin, c'est-à-dire la Grande Coupure. Aucune famille ne disparaît au moment de la Grande Coupure, mais des espèces de différentes familles sont touchées (chez les Boidae surtout). Les Scolécophidiens sont alors provisoirement éliminés d'Europe. Fait important, cet événement marque la fin de la faune euro-américaine.

La Grande Coupure résulte apparemment de l'addition de divers facteurs. A l'échelle mondiale, plusieurs événements se produisent à la fin de l'Eocène, entre autres une dégradation climatique (avec glaciation antarctique) et une régression marine (Pomerol 1985). La nette chute de température a certainement une influence. S'y ajoute, dans le cadre de la régression marine, le retrait partiel de la mer ouralienne : l'Europe qui était isolée depuis une quinzaine de millions d'années se retrouve brutalement en relation avec l'Asie. Or, quand un grand territoire se trouve mis en contact avec une région plus petite, sa faune tend à remplacer celle du plus petit territoire. Ce phénomène paléobiogéographique a certainement fortement joué dans le cas de la Grande Coupure.

#### **4. Oligocène: installation d'une faune eurasiatique**

Après la Grande Coupure la dégradation climatique se poursuit; elle atteint sans doute son maximum pendant l'Oligocène inférieur (34-? 32 Ma). D'autre part, l'Oligocène voit se développer une nette aridité. Dans l'ensemble, les serpents de cette période sont plutôt petits, au mieux de taille moyenne, et ils montrent une nette tendance à la vie fouisseuse. Les mêmes remarques ont été faites pour les Mammifères de cette époque.

Après les extinctions de la Grande Coupure, la faune de serpents du début de l'Oligocène est très pauvre. Elle comprend quelques espèces appartenant à des lignées qui ont survécu à la Grande Coupure: Aniliidae, Boidae et Tropicophiidae. Puis, à partir de la fin de l'Oligocène inférieur (vers 32 Ma), la faune est progressivement enrichie par l'arrivée d'immigrants d'origine asiatique et par une spéciation indigène. A l'Oligocène moyen et supérieur les serpents sont représentés, en Europe, par les trois familles citées ci-dessus plus les Colubridae qui sont arrivés avec la première vague d'immigrants. La fin de l'Oligocène voit la disparition définitive des Tropicophiidae d'Europe.

Cette faune oligocène est donc composée par l'addition de survivants de l'Éocène européen, qui ont évolué et se sont diversifiés sur place, et de formes venues d'Asie. C'est une faune eurasiatique. Elle est encore dominée par les Boidae, surtout les Erycinae largement favorisés par l'aridité ; des Boinae accompagnent ces derniers mais la présence de Pythoninae n'est pas démontrée. L'arrivée des Colubridae et l'absence de familles fossiles donnent à cette faune un cachet beaucoup plus moderne que celle de l'Éocène.

### C. De la limite oligo-miocène à aujourd'hui

Un événement paléobiogéographique important marque la transition entre l'Oligocène et le Miocène : la collision entre l'Eurasie et l'Afrique. La voie terrestre qui relie désormais ces deux continents sur l'emplacement du Moyen Orient devient effective à partir de 19/18 Ma (le Miocène commence à 23,5 Ma). Depuis le Miocène inférieur, l'Europe est donc restée en contact avec l'Asie et l'Afrique qui ont constitué deux importantes sources d'immigrants. A la fin du Miocène, au Messinien (6 à 5,3 Ma), la Méditerranée s'assèche en partie; la péninsule ibérique se trouve alors en contact direct avec l'Afrique pendant une période relativement brève, mais cette connexion n'a pas entraîné d'importants échanges de faune.

Les conditions climatiques se modifient fortement lors de la transition oligo-miocène. De relativement froid et sec à l'Oligocène supérieur, le climat devient chaud et humide au début du Miocène. Puis, pendant le Miocène supérieur, l'aridité réapparaît en Europe orientale alors que l'Europe occidentale reste relativement humide. Cependant, le climat du Miocène supérieur reste favorable aux serpents. Une détérioration climatique se manifeste ensuite, à partir du milieu du Pliocène (vers 3,2 Ma), annonçant le refroidissement du Quaternaire. Cette détérioration s'accroît vers 2,5 Ma avec la formation de calottes glaciaires aux pôles.

#### 1. Miocène-Pliocène inférieur: installation de la faune moderne

Le changement climatique du début du Miocène, ainsi probablement que les nouvelles relations géographiques, entraînent une profonde modification de la faune. Les Boidae deviennent moins nombreux alors que les Colubridae se diversifient.

Au tout début du Miocène (23,5-22 Ma) les Viperidae, représentés par des formes du "groupe" *Vipera aspis*, arrivent en Europe, s'ajoutant aux familles héritées de l'Oligocène (Aniliidae, Boidae, Colubridae). Ces premières vipères, qui sont en même temps les plus anciennes connues au niveau mondial, sont déjà semblables aux actuelles, tout au moins en ce qui concerne les éléments connus (crochets et vertèbres). Un peu plus tard, vers la fin du Miocène inférieur (20/18 Ma), une nouvelle étape vers la modernisation de la faune se traduit par l'arrivée des plus anciens Elapidae connus, de Colubridae "évolués" et de grandes vipères ("vipères orientales") (Ivanov, sous-pressé a; Szyndlar & Böhme 1993) ; de plus, les "natricinés" et les Elapidae connaissent alors de nettes radiations (Szyndlar 1998). Ces immigrants sont arrivés d'Asie (Elapidae du groupe *Naja* et "vipères orientales") mais peut-être aussi d'Afrique. Les derniers Pythoninae européens (*Python*) sont connus à cette

période ; ils ne sont certainement pas hérités de la période précédente mais ils font probablement partie de la vague d'arrivants et sont venus d'Asie ou d'Afrique. Les Aniliidae, toujours présents au Miocène inférieur, disparaissent temporairement d'Europe après la vague d'immigration.

Les derniers Boinae européens sont présents au Miocène moyen, vers 15 Ma ; il s'agit peut-être de formes autochtones, issues de l'Oligocène, mais plus probablement d'immigrants asiatiques bien que cela ne puisse pas être prouvé. Leur présence en Europe est approximativement contemporaine de l'arrivée de Colubridae à affinités nord-américaines et de l'Elapidae américain *Micrurus* qui ont sans doute atteint le continent par le détroit de Bering (parfois terrestre à cette époque) et l'Asie. Les Scolécophidiens qui avaient disparu d'Europe à la fin de l'Eocène sont de retour au Miocène moyen.

Pendant le Miocène supérieur (11-5,3 Ma), malgré l'aridité qui touche l'Europe centrale et orientale, la faune n'est pas profondément modifiée. Le principal changement est représenté par l'absence définitive des Boidae non-erycinés en Europe ; ne restent alors, chez les Boidae, que des Erycinae modernes. Fait important, à partir de cette période les genres actuels dominent (bien que les espèces actuelles ne soient pas encore connues). Notons aussi que chez les Viperidae, les Crotalinae sont présents en Europe de l'Est vers 10-12 Ma (Ivanov 1999). Les vipères du "groupe *berus*" apparaissent en Europe orientale au Miocène supérieur (apparemment vers 11/10 Ma) mais elles n'atteindront l'Europe centrale qu'au Pliocène inférieur (5,3-3,4 Ma ; Venczel, en cours) et l'Europe occidentale au Quaternaire inférieur seulement ; cette expansion du "groupe *berus*" est liée au déclin du "groupe *aspis*" (Szyndlar & Rage 1999). A la fin du Miocène, la connexion ibéro-africaine permet à des *Naja* africains de pénétrer dans la péninsule ibérique; mais ces formes africaines ne se sont apparemment pas dispersées hors de la péninsule.

Donc, globalement, la faune du Miocène est riche et diversifiée. Elle est composée par l'addition de formes autochtones héritées de l'Oligocène européen et d'immigrants d'origines asiatique, africaine et même nord-américaine. Les dispersions à travers l'Europe, surtout vers l'Europe de l'Ouest, ont été rythmées par l'histoire paléogéographique de ponts continentaux qui traversaient des mers épicontinentales (Ivanov, sous-pressé b).

Après le Miocène, le Pliocène inférieur (5,3-3,4 Ma) hérite de la faune du Miocène supérieur peu modifiée (Szyndlar 1991a, 1991b). A la fin du Pliocène inférieur, les espèces actuelles apparaissent (Bailon *et al.* 1988, Szyndlar & Böhme 1993).

## **2. Du Pliocène supérieur à aujourd'hui : la dégradation de la faune**

Au début du Pliocène supérieur, la faune reste riche et variée, au moins en Europe méridionale. Un Aniliidae y est revenu (Bailon 1988, 1989); comme la plupart des immigrants du Pliocène inférieur, il est d'origine asiatique.

La détérioration climatique du milieu du Pliocène (environ 3,2 Ma) amorce l'appauvrissement de la faune. L'autre pic de cette détérioration (2,5 Ma) touche aussi la faune, mais la chronologie précise des événements n'est pas connue. Les Scolécophidiens, Aniliidae, Erycinae, Elapidae et les grandes



vipères ("vipères orientales") se réfugient au Sud du continent. Puis, avant le Quaternaire, les Aniliidae et les Elapidae disparaissent d'Europe. En dehors des zones méditerranéennes, la faune est peu différente de l'actuelle.

Pendant le Quaternaire (1,65 Ma à aujourd'hui), à l'exception de Scolécophidiens et d'espèces méditerranéennes qui ont réussi à subsister dans le sud-est de l'Europe centrale (Roumanie) entre 1,4 et 1,1 Ma (Venczel 1997, sous-presse), seuls les Colubridae et les Viperidae se maintiennent en dehors des refuges méridionaux. Les différentes phases froides du Quaternaire ne touchent pas réellement la composition de la faune mais elles affectent la distribution géographique des espèces.

### III. CONCLUSIONS

L'histoire de la faune de serpents européenne commence réellement au Crétacé terminal. Auparavant, vers le milieu du Crétacé, les mers qui recouvraient largement l'Europe avaient hébergé des serpents marins (peut-être bipèdes) et à la même époque, une unique espèce terrestre était connue sur le continent. Ces serpents n'ont aucune relation phylétique étroite avec les formes modernes.

Du Crétacé terminal à la limite oligo-miocène, la faune était dominée par les Boidae. Cette période a été subdivisée par la Grande Coupure (34 Ma). Avant cet événement, la faune était d'origine euro-américaine et elle comprenait des familles fossiles. Après la grande Coupure, elle était euro-asiatique et il n'y avait plus de familles fossiles.

Après la limite oligo-miocène, une faune moderne s'est installée en Europe. Riche et diversifiée pendant le Miocène, elle comprenait des formes issues de l'Oligocène ainsi que des immigrants venus d'Asie, d'Afrique et d'Amérique du Nord. Restée riche pendant le Pliocène inférieur, elle s'est appauvrie à partir du milieu du Pliocène en raison de la détérioration du climat. Cet appauvrissement, qui s'est poursuivi au Quaternaire, a conduit à la faune actuelle.

### IV. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Augé M. 2000 - Diversité des faunes de lézards du Tertiaire en Europe de l'Ouest. *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*

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

Bailon S. 1989 - Les amphibiens et les reptiles du Pliocène supérieur de Balaruc II (Hérault, France). *Palaeovertebrata*, 19: 7-28

Bailon S., Bour R. & Rage J.C. 1988 - Quand les espèces de l'herpétofaune française sont-elles apparues ? *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*, 45: 1-8.

Cuny G., Jaeger J.J., Mahboubi M. & Rage J.C. 1990 - Les plus anciens serpents (Reptilia, Squamata) connus. Mise au point sur l'âge géologique des serpents de la partie moyenne du Crétacé. *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 311: 1267-1272.

Gardner J.D. & Cifelli R.L. 1999 - A primitive snake from the Cretaceous of Utah. *Palaeontology*, special papers, 60 : 87-100.

- Ivanov M. 1999 - The first European pit viper from the Miocene of Ukraine. *Acta Palaeont. Polonica*, 44 : 327-334.
- Ivanov M. sous-presse a - Changes in the composition of the European snake fauna during the early Miocene and at the early/middle Miocene transition. *Paläontol. Zeitsch.*, 74.
- Ivanov M. sous-presse b - Snakes of the Lower/Middle Miocene transition at Vieux Collonges (Rhône; France), with comments on the colonisation of west Europe by colubroids. *Geodiversitas*.
- Lee M.S.Y., Caldwell M.W. & Scanlon J.D. 1999 - A second primitive marine snake : *Pachyophis woodwardi* from the Cretaceous of Bosnia-Herzegovina. *J. Zool.*, 248 : 509-520.
- Pomerol C. 1985 - La transition Eocène-Oligocène est-elle un phénomène progressif ou brutal? *Bull. Soc. géol. Fr.*, 1 : 263-267.
- Rage J.C. 1984 - La "grande coupure" éocène/oligocène et les herpétofaunes (Amphibiens et Reptiles): problème du synchronisme des événements paléobiogéographiques. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 26 : 1251-1257.
- Rage J.C. 1987 - Fossil History. In: Snakes. Ecology, and evolutionary Biology. Seigel R.A., Collins J.T. & Novak S.S. (eds), pp. 51-76. McMillan Publ. Co., New York. 529 p.
- Rage J.C. 1988 - Un serpent primitif (Reptilia, Serpentes) dans le Cénomanién (base du Crétacé supérieur). *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 307 : 1027-1032.
- Rage J.C. 1999 - Faunes à affinités sud-américaines dans le Paléogène d'Europe: état de la question. Allons-nous vers une nouvelle interprétation? *Bull. Soc. géol. Fr.*, 170 : 951-954.
- Rage J.C. 2000 - Phylogénie et histoire des serpents. *Bull. Soc. Herpétol. Fr.*
- Rage J.C. & Escuillié F. 2000 - Un nouveau serpent bipède du Cénomanién (Crétacé). Implications phylétiques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, IIa, 330 : 513-520.
- Rage J.C. & Richter A. 1994 - A snake from the lower Cretaceous (Barremian) of Spain : The oldest known snake. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 9 : 561-565.
- Rage J.C. & Werner C. 1999 - Mid-Cretaceous (Cenomanian) snakes from Wadi Abu Hashim, Sudan: the earliest snake assemblage. *Palaeont. Afr.*, 35 : 85-110.
- Rage J.C. & Wouters G. 1979 - Découverte du plus ancien Palaeopheidé (Reptilia, Serpentes) dans le Maestrichtien du Maroc. *Geobios*, 12 : 293-296.
- Szyndlar Z. 1991 a - A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part I : Scolecophidia, Boidae, Colubrinae. *Estudios geol.*, 47 : 103-126.
- Szyndlar Z. 1991 b - A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II : Natricinae, Elapidae, Viperidae. *Estudios geol.*, 47 : 237-266.
- Szyndlar Z. 1998 - Vertebrates from the early Miocene lignite deposits of the opencast mine Oberdorf (Western Styrian Basin, Austria). 3. Reptilia 2: Serpentes. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 99 A : 31-38.
- Szyndlar Z. & Böhme W. 1993 - Die fossilen Schlangen Deutschlands : Geschichte der Faunen und ihrer Erforschung. *Mertensiella*, 3 : 381-431.
- Szyndlar Z. & Rage J.C. 1999 - Oldest fossil vipers (Serpentes: Viperidae) from the Old World. *Kaupia*, Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte, 8 : 9-20.
- Venczel M. 1997 - Un groupe de serpents nouveau pour la paléoherpétofaune de Roumanie. *Nymphaea* 23-25 : 89-92 (en roumain).
- Venczel M. sous-presse - *Telescopus cf. fallax* (Serpentes: Colubridae) from the Lower Pleistocene of Betsfia (Bihor County, Romania). *Nymphaea* 27.

Manuscrit accepté le 19 juin 2000