

LES SERPENTS DES PHOSPHORITES DU QUERCY

par

J. C. RAGE *

SOMMAIRE

	page
Résumé (allemand, anglais, français)	274
Introduction	274
I. — Historique et rectifications	275
A. - Présence d'un <i>Palaeophis</i>	275
B. - Le matériel décrit par Filhol	276
C. - Le matériel décrit par de Rochebrune	276
D. - Le matériel décrit par de Stefano	277
II. — Etude systématique	277
A. - Scolécophidiens	278
B. - Aniliidae	278
C. - Boidae	282
1) Boinae	282
2) Erycinae	287
3) Boidae de position systématique indéterminée	287
D. - Colubridae	293
E. - <i>Incertae sedis</i>	297
III. — Remarques stratigraphiques	299
IV. — Conclusions	301
Bibliographie	301

(*) Adresse de l'auteur : J.-C. RAGE, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.

RÉSUMÉ

Dem studium der schlagen die während der neuen Grabungen in den Phosphorites du Quercy gesammelt worden sind geht ein kurzer Rückblick der ausden alten Sammlungen beschriebenen Gattungen und Arten voraus.

Die neu-gefundenen Schlangen Reste gehören meistens zu den Aniliidae, Boidae, Colubridae und den Scolecophidia; die genaue systematische Zugehörigkeit von einigen Arten konnte noch nicht festgestellt werden. Die neu beschriebenen Gattungen und Arten sind:

Eoanillus europae nov. gen. et nov. sp., *Platyspondylia lepta* nov. gen. et nov. sp., *Coluber cadurci* nov. sp. und *Dunnophis cadurcensis* nov. sp.; *Palaeopython filholi*, eine von Rochebrune beschriebene Art hier revidiert.

Dasorkommen der Colubridae seit dem Obereozän ist einer der merkwürdigsten Punkte dieser Arbeit.

Die stratigraphische Verbreitung dieser Schlangen zeigt das auf die artenreiche Fauna des Obereozäns eine sehr arme Fauna des Unteroligozäns folgt. Die Oligozäne « Grande Coupure » bringt danach eine wichtige Faunen Erneuerung; die Fauna ist artenarm und nicht sehr variiert am Anfang des mittleren Oligozäns; sie gewinnt jedoch ausschliessend an Mannigfaltigkeit.

A short review of the genera and species of snakes from the Quercy's phosphorites described by former authors is followed by the study of specimens recently collected. Most of these latter specimens belong to the Aniliidae, Boidae, Colubridae and to the Scolecophidia; the precise systematic position of some of them is not defined yet. The following genera and species are described: *Eoanillus europae* nov. gen. and nov. sp., *Platyspondylia lepta* nov. gen. and nov. sp., *Coluber cadurci* nov. sp. and *Dunnophis cadurcensis* nov. sp.; a species described by de Rochebrune (*Palaeopython filholi*) is revised.

One of the most important conclusions of this study is that the Colubridae appear as early as the Upper Eocene.

The stratigraphic repartition of these snakes shows that the rich Upper Eocene fauna is followed by the very reduced fauna of the Lower Oligocene; then the oligocene « Grande coupure » corresponds to a very important faunistic renewal; the fauna remains poor and little diversified during the beginning of the Middle Oligocene after which there is a new faunistic explosion.

L'étude des serpents recueillis au cours des nouvelles fouilles des Phosphorites du Quercy est précédée d'une brève révision des genres et espèces décrits dans les anciennes collections. La plupart des serpents récoltés récemment appartiennent aux Aniliidae, Boidae, Colubridae et aux Scolecophidia; la position systématique précise de certains n'est pas encore définie. Les genres et espèces suivants sont décrits: *Eoanillus europae* nov. gen. et nov. sp., *Platyspondylia lepta* nov. gen. et nov. sp., *Coluber cadurci* nov. sp. et *Dunnophis cadurcensis* nov. sp.; une espèce décrite par de Rochebrune (*Palaeopython filholi*) est révisée.

L'apparition des Colubridae dès l'Eocène supérieur constitue l'un des principaux enseignements de cette étude.

La répartition stratigraphique de ces serpents montre qu'à la riche faune de l'Eocène supérieur a succédé la faune très appauvrie de l'Oligocène inférieur; la Grande Coupure oligocène apporte ensuite un renouvellement faunique très important; la faune est pauvre et peu variée au début de l'Oligocène moyen mais elle se diversifie largement par la suite.

INTRODUCTION

L'origine précise du matériel récolté au cours de l'exploitation industrielle des Phosphorites du Quercy n'est pas connue; toutes les pièces ont été mélangées et constituent les « anciennes collections ». Sauf dans des cas exceptionnels il est nécessaire, pour étudier un serpent fossile, de pouvoir reconstituer dans leurs grandes lignes les variations vertébrales le long du rachis; le matériel des anciennes collections rendait ce travail de reconstitution particulièrement délicat puisque se trouvaient mêlées des vertèbres appartenant à des serpents d'âges différents mais, parfois, morphologiquement voisins; c'est en particulier le cas pour les Boinae.

La reprise des fouilles dans les Phosphorites a permis de recueillir un matériel abondant, bien daté et dont on connaît l'origine précise. Le nombre

d'espèces présentes dans chaque gisement étant réduit (7 ou 8 au maximum) la reconstitution des variations est beaucoup plus simple que dans les anciennes collections qui regroupaient un nombre d'espèces élevé. En raison des difficultés présentées par l'étude des anciennes collections, cet article est essentiellement consacré aux serpents recueillis au cours des fouilles récentes.

Le but de cet article n'est pas de décrire tous les genres et espèces inédits mais surtout de dégager les principales caractéristiques de la faune ophidienne des Phosphorites; quelques formes qui proviennent des fouilles récentes et qui présentent un intérêt particulier sont décrites; une espèce décrite par de Rochebrune est révisée. Les anciens auteurs ayant commis de nombreuses erreurs, il m'a semblé nécessaire de faire débiter cette étude par un historique accompagné de rectifications.

I. — HISTORIQUE ET RECTIFICATIONS

La présence de serpents dans les Phosphorites a été rapportée pour la première fois par P. Gervais (1873) qui a cité « deux espèces au moins »; d'après cet auteur, l'une d'elles est comparable à *Palaeophis*. H. Filhol (1877) a décrit et figuré, sous le nom de *Python cadurcensis*, quelques grosses vertèbres; dans le même ouvrage il figure, sans les décrire, plusieurs tronçons momifiés de serpents qu'il regroupe dans une même espèce: *Coluber lafonti*. En 1880, A.T. de Rochebrune a décrit quelques formes puis, en 1884, a réalisé l'étude systématique des serpents des Phosphorites. Ce dernier travail a été révisé et complété par G. de Stefano en 1905. Le matériel qui a été décrit par ces auteurs est déposé, en grande partie, au Muséum national d'Histoire naturelle; on ne connaît pas l'origine précise des pièces.

Je ne reprends pas ici l'étude des serpents qui ont été décrits par ces auteurs, je signale surtout les erreurs, souvent grossières, qui ont été commises.

A. — PRÉSENCE D'UN *Palaeophis*.

La présence d'un *Palaeophis* dans les Phosphorites du Quercy serait pour le moins surprenante si elle se vérifiait. *Palaeophis* ne se rencontre que dans l'Eocène inférieur et moyen, ce qui ne concorde pas avec les datations obtenues dans les Phosphorites; d'autre part, il s'agit de serpents aquatiques qui n'ont été trouvés, jusqu'à présent, que dans des sédiments marins, estuariens ou lagunaires.

P. Gervais a figuré (p. 377) une vertèbre de l'espèce qui est, d'après lui, comparable aux *Palaeophis*. Les figures montrent clairement, comme l'a fait remarquer H. Filhol, qu'il ne s'agit pas d'un *Palaeophis* mais d'un *Boidae*.

B. — LE MATÉRIEL DÉCRIT PAR FILHOL.

En décrivant *Python cadurcensis*, Filhol (1877) lui attribuait cinq vertèbres en connexion, une vertèbre isolée, un maxillaire et un dentaire; toutes ces pièces appartiennent effectivement à un gros Boidae. Il a aussi figuré plusieurs fragments momifiés de corps de serpents et les a tous réunis sous le nom de *Coluber lafonti* sans justifier ce regroupement dans une même espèce.

Bien que les momies soient remarquablement conservées, elles ne peuvent pas être utilisées pour une étude anatomique; elles montrent tout au plus, par le nombre de rangées d'écaillés transversales, qu'il existe au moins deux formes et que tous ces fragments ne peuvent être rapportés à une espèce. Sur l'une de ces pièces (Qu 342; Muséum, Paris. Fig. 414 in Filhol 1877) les vertèbres sont apparentes, bien qu'elles ne permettent pas une observation précise elles présentent un style « boïdé » démontrant qu'il ne s'agit pas d'une couleuvre.

C. — LE MATÉRIEL DÉCRIT PAR DE ROCHEBRUNE.

De Rochebrune (1880) a créé le genre *Palaeopython* pour l'espèce *P. cadurcensis* Filhol. Il a aussi décrit de nombreux genres et espèces (1880 et 1884) qu'il a répartis entre quatre familles: les Pythonides (= Boidae), les Tortricides (= Aniliidae), les Colubridae et les Typhlopidae (ou les Leptotyphlopidae) qu'il désigne sous le nom d'Opotérodontes (= Scolécophidiens).

R. Hoffstetter (1939, 1942 et 1946) a déjà montré que de Rochebrune a rapporté des pièces de Sauriens et d'Amphisbaeniens à des Serpents et que les Serpents décrits appartiennent tous aux Boidae.

Je reprends ici la liste des rectifications donnée par R. Hoffstetter en lui ajoutant quelques précisions.

— *Odontomorphis atavus*: de Rochebrune en a décrit un dentaire; il ne s'agit pas d'un serpent mais d'un Saurien, probablement *Necrosaurus*.

— *Omolotyphlops priscus*: cinq vertèbres en connexion sont décrites sous ce nom, mais elle sont figurées sous le nom de *Typhlops edwardsi* (1884, pl. II fig. 2 et 2 a) ! Ce n'est pas un serpent mais un Amphisbaenien.

— *Scytalophis lafonti*: d'après A.T. de Rochebrune, il s'agit d'un Aniliidae. Les vertèbres décrites sont perdues mais les figures (1880, pl. II fig. 6 a et 6 b) montrent que ces vertèbres ne peuvent pas appartenir à un Aniliidae; la description qu'il en donne peut s'appliquer à une vertèbre dorsale postérieure de n'importe quel Boidae. Il rapporte à cette espèce un fragment de momie (1884, pl. I fig. 2 et 2 a) que H. Filhol avait attribué à *Coluber lafonti* (1877, fig. 413 et 414); comme je l'ai déjà indiqué, à l'intérieur de cette momie apparaissent des vertèbres de type « boïdé ».

— *Plesiotortrix edwardsi*: de Rochebrune compare cette espèce à *Anilius* (= *Tortrix*), c'est-à-dire à un Aniliidae; en réalité il s'agit encore d'un Boidae.

— *Palaelaphis antiquus* : pour de Rochebrune, c'est une couleuvre. En fait, il a rapporté à cette espèce un dentaire, une vertèbre caudale et une vertèbre dorsale antérieure de Boidae. La vertèbre dorsale antérieure pourrait fort bien appartenir à la même espèce que les vertèbres décrites sous le nom de *Plesiotorix edwardsi*.

— *Palaelaphis robustus* : cette espèce est fondée sur un dentaire. Il s'agit d'un dentaire de Boidae et non de Colubridae.

— *Pylmophis gracilis* : les vertèbres appartiennent aux Boidae et non aux Colubridae. Le dentaire rapporté à cette espèce (1884, pl. II fig. 9) est un dentaire de Saurien.

— *Tachyophis nitidus* : de Rochebrune rapproche cette espèce de *Zamenis*, c'est-à-dire de *Coluber*; il considère que c'est un Colubridae. Les vertèbres et le ptérygoïde qu'il rapporte à cette espèce appartiennent en réalité aux Boidae, les vertèbres montrent l'aspect typique d'un jeune individu.

— *Palaeopython* : plusieurs rectifications doivent être apportées. Elles sont signalées dans le chapitre réservé à l'étude des Boidae (voir ci-dessous).

— De Rochebrune a réparti les momies entre plusieurs espèces; à l'exception du fragment rapporté à *Scytalophis lafonti*, les vertèbres ne peuvent être vues et l'attribution d'une de ces momies à une espèce ne peut être qu'arbitraire.

D. — LE MATÉRIEL DÉCRIT PAR DE STEFANO.

Dans l'ensemble, de Stefano a simplement repris le travail réalisé par de Rochebrune sans en rectifier les erreurs; au contraire, il a accentué l'une d'entre elles en mettant en synonymie les genres *Palaelaphis* et *Elaphis* (*Elaphis* BONAPARTE = *Elaphe* FITZINGER; il s'agit d'un genre actuel de Colubridae). Il a créé l'espèce *Elaphis boulei* en se fondant sur des vertèbres et un dentaire de Boidae.

De Stefano a suivi R. Lydekker (1888 a) en mettant en synonymie *Palaeopython* et le genre *Paleryx* OWEN; en particulier il considère que *Palaeopython cadurcensis* (FILHOL) et *Paleryx rhombifer* OWEN sont synonymes; nous verrons plus loin ce qu'il faut en penser. Il a aussi décrit *Paleryx cayluxi* en se fondant sur plusieurs vertèbres; ce matériel a disparu, mais à Robiac (Eocène supérieur) a été trouvée une vertèbre qui correspond parfaitement aux figures et à la description données par de Stefano; il s'agit d'un Boidae très particulier et cette espèce appartient vraisemblablement à un genre différent de *Palaeopython* et *Paleryx* mais qui n'a pas été retrouvé dans les Phosphorites.

II. — ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

A l'exception des Erycinae (R. Hoffstetter et J.C. Rage, 1972), les serpents des Phosphorites n'ont pratiquement pas été étudiés depuis G. de

Stefano. Les récoltes récentes ont fourni un important matériel, dont de petites formes qui ne se rencontrent pas dans les anciennes collections; ce matériel se répartit entre quatre familles : les Typhlopidae (ou les Leptotyphlopidae), les Aniliidae, les Boidae et les Colubridae, c'est-à-dire exactement celles que de Rochebrune avait cru reconnaître ! A ces familles il faut ajouter des serpents dont la position systématique n'est pas encore définie. Certains serpents connus dans les anciennes collections n'ont pas été retrouvés.

A. — Scolécophidiens.

Les Scolécophidiens sont rares et sont simplement cités pour mémoire. Un petit serpent provient de l'Eocène supérieur de Malpérié et de Perrière; en l'absence de pièces craniennes, les quelques vertèbres connues ne permettent pas d'assigner ce serpent à l'une des deux familles composant les Scolécophidiens : Typhlopidae et Leptotyphlopidae.

B. — Aniliidae.

Les Aniliidae sont représentés par trois genres actuels : *Anilius* en Amérique du Sud, *Cylindrophis* et le très rare *Anomochilus* (1) en Asie. Jusqu'à présent un seul fossile a été rapporté avec raison à cette famille : *Coniophis* du Crétacé et de l'Eocène d'Amérique du Nord. Dans l'Eocène supérieur des Phosphorites existe un petit Aniliidae qui se distingue aisément des autres genres.

Eoanilius nov. gen.

ESPÈCE-TYPE : *Eoanilius europae* nov. sp.

Derivatio nominis : du grec "Εως, tot, et de *Anilius* genre-type de la famille.

DIAGNOSE : celle de l'espèce-type.

Eoanilius europae nov. sp.

Fig. 1 et 2

TYPE : une vertèbre dorsale moyenne (MAL 550; Université de Montpellier).

AUTRE MATÉRIEL : une quarantaine de vertèbres et un quadratum.

GISEMENT : Malpérié; Eocène supérieur.

Derivatio nominis : de son origine géographique, il s'agit du seul Aniliidae européen.

(1) *Anomochilus* n'a pas été vu; il n'en existe aucune description ostéologique. Pour certains auteurs, ce serait simplement une espèce de *Cylindrophis*.

DIAGNOSE : petit Aniliidae dont les vertèbres montrent un arc neural moins surbaissé que chez les Aniliidae actuels, son bord postérieur est échancré; les vertèbres dorsales moyennes n'ont pas de carène hémale. Les facettes articulaires des zygapophyses sont horizontales. Neurépine réduite à un mucron.

DESCRIPTION.

— Vertèbres : La vertèbre-type répond aux dimensions suivantes : largeur maximale au niveau des prézygapophyses (processus prézygapophysaires exclus) = 3,2 mm; largeur du zygosphène = 1,5 mm; longueur d'une prézygapophyse à une postzygapophyse = 2,6 mm; longueur du centrum = 2,2 mm; diamètre du condyle = 1,1 mm.

Les vertèbres évoquent d'emblée les Aniliidae par la morphologie de leur arc neural et de leur neurépine; quoique très surbaissé, l'arc neural n'atteint pas le degré d'aplatissement extrême que l'on rencontre chez *Anilius* et *Cylindrophis*; la neurépine est réduite à un petit mucron postérieur prolongé vers l'avant par une très faible carène, elle ressemble un peu à celle de *Cylindrophis* mais est très différente de celle d'*Anilius*.

En vue supérieure, les vertèbres semblent relativement courtes; la constriction médiane est moins prononcée que chez *Cylindrophis* et *Anilius*; le bord postérieur de l'arc neural possède une échancrure médiane comme presque tous les serpents, *Eoanilius* se distingue ainsi nettement de *Coniophis* dont l'arc neural a un bord postérieur pratiquement rectiligne. Les facettes articulaires des zygapophyses sont horizontales alors qu'elles sont fortement inclinées chez les Aniliidae actuels. Une *margo lateralis* s'étend entre pré- et postzygapophyses. Les facettes d'articulation prézygapophysaires, courtes et larges, ressemblent à celles d'*Anilius* mais diffèrent de celles de *Cylindrophis* qui sont allongées. Il existe un court processus prézygapophysaire.

Le zygosphène est peu épais mais large, sa largeur étant supérieure au diamètre du condyle sur toutes les vertèbres; chez les Aniliidae actuels, la largeur du zygosphène n'est supérieure au diamètre du condyle que sur les vertèbres antérieures. La lèvre supérieure du zygosphène possède deux redents latéraux qui entourent un lobe médian très peu saillant, ce lobe peut d'ailleurs disparaître et la partie moyenne de la lèvre devenir rectiligne; les variations de cette morphologie dépendent très peu de la position de la vertèbre dans le rachis. Chez *Anilius* et *Cylindrophis* le cotyle n'est circulaire que sur les vertèbres antérieures, ensuite il devient ovale, son plus grand diamètre étant horizontal; chez *Eoanilius* le cotyle reste circulaire sur toutes les vertèbres.

Les articulations costales sont massives, les surfaces articulaires diapophysaire et parapophysaire n'étant pas distinctes; c'est la morphologie qui se rencontre chez *Anilius*; chez *Cylindrophis*, la diapophyse est saillante et relativement bien individualisée. Les articulations costales sont plus basses et plus éloignées du centrum sur les dorsales postérieures que sur les dorsales moyennes (il s'agit là d'une variation qui se rencontre chez de très nombreux serpents).

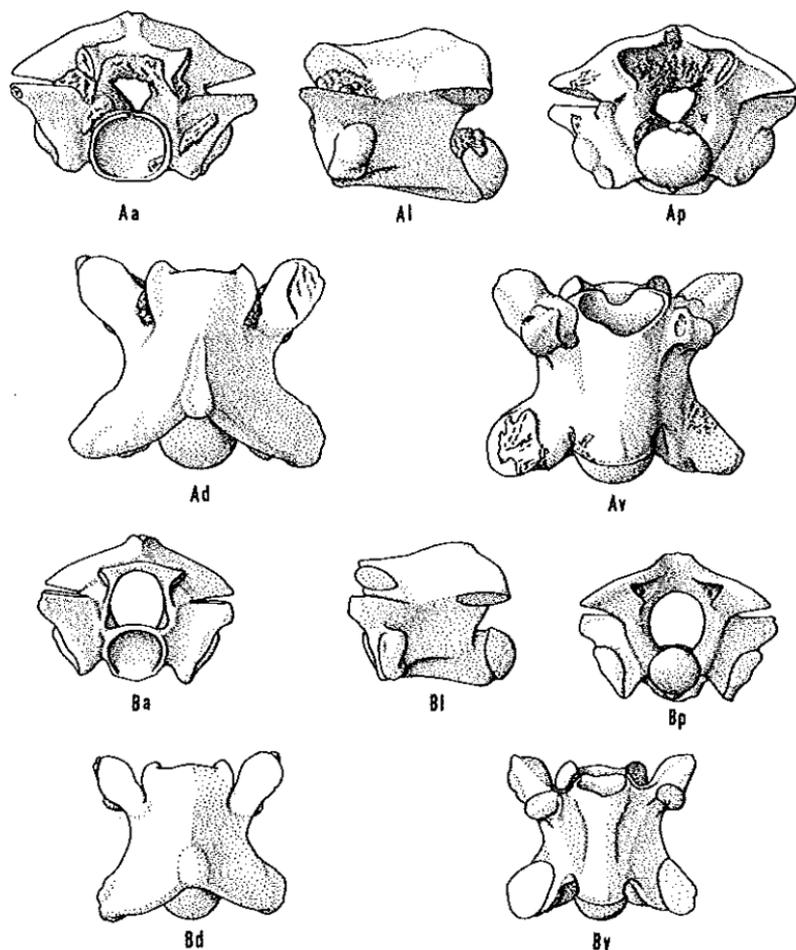


FIG. 1. — *Eoanilius europae* nov. gen., n. sp., Malpéridé; x 10.

A : vertèbre dorsale moyenne, type (MAL 550, Université de Montpellier); B : vertèbre dorsale postérieure (MAL 551, Univ. Montpellier).

Faces antérieure (a), latérale (l), postérieure (p), dorsale (d) et ventrale (v).

Le centrum est étroit, il porte une hypapophyse sur les dorsales antérieures; cette hypapophyse est différente de celle d'*Anilius* qui constitue une véritable lame; plus postérieurement, cette hypapophyse est remplacée par une carène hémale; sur les dorsales moyennes il n'existe plus de carène, le centrum ne porte aucune trace de relief (voir la vertèbre-type). Sur les dorsales postérieures, une petite carène hémale réapparaît, deux sillons longitudinaux la bordent. Sur les dernières dorsales la carène hémale devient très saillante annonçant ainsi, très certainement, l'existence d'hypapophyses cloacales sur les ultimes dorsales.

Comme chez *Anilius* et *Cylindrophis*, les foramens paracotyliens sont absents et les foramens subcentraux n'apparaissent qu'irrégulièrement. Chez *Eoanilius*, il existe peut-être de très petits foramens latéraux mais leur présence n'est pas certaine; les foramens latéraux existent chez *Anilius* et *Cylindrophis* comme chez presque tous les serpents.

Une vertèbre caudale a été rapportée à *Eoanilius*. Elle possède une neurépine très basse mais longue; son arc neural est un peu moins surbaissé que celui des dernières dorsales. Le condyle et le cotyle sont petits. Il existe des pleurapophyses mais, comme chez les Aniliidae actuels, il n'y a pas d'hémapophyses; à leur place se trouve une carène hémale large et plane.

— *Quadratum*: un petit *quadratum* droit appartient à *Eoanilius*. Il est plus trapu que celui des genres actuels. L'extrémité supérieure est beaucoup plus épaisse; sur cette extrémité on retrouve la même tubérosité antéro-interne que chez *Anilius*, cette tubérosité n'existe pas chez *Cylindrophis*. L'articulation quadrato-mandibulaire est moins rectiligne que chez les genres actuels, comme chez ces derniers elle émet un prolongement externe.

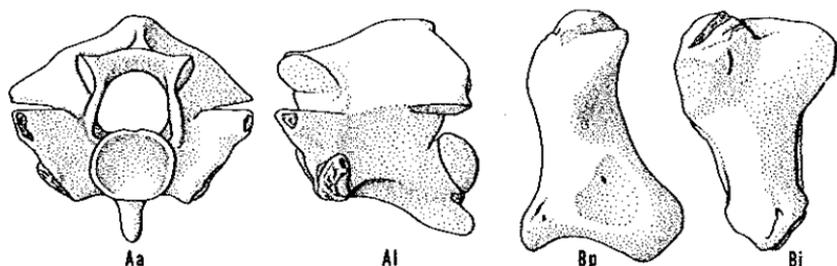


FIG. 2. — *Eoanilius europae* nov. gen., n. sp., Malpérié; x 10.

A: vertèbre dorsale antérieure (MAL 552, Univ. Montpellier); B: quadratum droit (MAL 553, Univ. Montpellier).

Faces antérieure (a), latérale (l), postérieure (p) et interne (i).

CONCLUSIONS.

Eoanilius, qui a été trouvé dans deux gisements de l'Eocène supérieur (Malpérié et Perrière), semble très proche des Aniliidae actuels. Certains caractères des vertèbres (neurépine très réduite, absence de longs processus prézygapophysaires, arc neural bas, pas d'hypapophyse ou de carène hémale saillante sur les dorsales moyennes et postérieures, absence d'hémapophyses sur les caudales) montrent que ce serpent était très certainement fouisseur comme le sont *Anilius* et *Cylindrophis*.

Eoanilius est le premier Aniliidae fossile trouvé dans l'Ancien Monde. A. Papp et E. Thenius (1954) ont signalé, avec quelques réserves, un Aniliidae dans le Pannonien du Bassin de Vienne; leur description ne permet pas de vérifier cette détermination mais des figures (taf. 6, fig. 23 et 24) montrent clairement qu'il ne s'agit pas d'un Aniliidae mais d'un Caenophidien,

probablement un Colubridae. W. Auffenberg (1963) a décrit un serpent du Miocène inférieur de Floride, *Anilioides minuatus*, qu'il rapporte aux Aniliidae (Aniliidae *sensu* Romer 1956, c'est-à-dire = Aniliidae *s.s.* + Uropeltidae + Xenopeltidae + *Loxocemus*); les figures font plutôt penser à un Boidae, d'ailleurs Auffenberg lui-même place l'origine d'*Anilioides* dans les Boidae (plus précisément dans les Erycinae) à l'Oligocène, alors que les Aniliidae sont connus depuis le Crétacé supérieur (*Coniophis procedens*).

Actuellement on ne connaît donc que deux Aniliidae fossiles : *Coniophis* (3 espèces) et *Eoanilius* (1 espèce). La répartition géographique des genres fossiles et actuels montre que cette famille a certainement connu une très large répartition au début du Tertiaire.

C. — Boidae.

Les Boidae constituent la grande majorité des serpents des Phosphorites (une quinzaine d'espèces), ils sont représentés par des Boinae, des Erycinae et un petit serpent dont la position systématique à l'intérieur de la famille est énigmatique.

1. — Boinae (2).

Les Boinae représentent la plus grande partie des Boidae des Phosphorites; ils sont connus dans tous les gisements qui ont fourni des serpents. C'est à cette sous-famille qu'appartiennent certainement tous les serpents décrits par de Rochebrune. L'apport des futures récoltes permettra sans doute une étude détaillée des nombreuses formes appartenant à cet ensemble touffu. Un important matériel provenant de l'Oligocène inférieur d'Escamps permet de réviser une espèce décrite par de Rochebrune (*Palaeopython filholi*) et de faire une brève mise au point concernant le genre *Palaeopython*.

Palaeopython DE ROCHEBRUNE 1880

LES GENRES *Palaeopython* ET *Paleryx*.

R. Lydekker (1888 *a*) a placé en synonymie les genres *Paleryx* Owen 1850 et *Palaeopython* de Rochebrune 1880. *Paleryx* est connu par deux espèces : *P. rhombifer* Owen 1850 et *P. depressus* Owen 1850 (je ne tiens pas compte ici de *Paleryx cayluxi* de Stefano 1905, voir ci-dessus). Trois espèces ont été attribuées à *Palaeopython* par de Rochebrune : *P. cadurcensis* (Filhol 1877), *P. filholi* de Rochebrune 1880 et *P. neglectus* de Rochebrune 1884; toutes trois proviennent des Phosphorites du Quercy. Par la suite B. Barnes (1927) et O. Kuhn (1939) ont rapporté deux espèces des Geiseltales

(2) Le terme Boinae est utilisé, ici, dans la conception préconisée par R. Hoffstetter en 1962 et 1968, puis reprise par R. Hoffstetter et J.-C. Rage en 1972.

soit à *Paleryx* soit à *Palaeopython* et ont singulièrement compliqué ce problème de synonymie; pour simplifier cette question je ne m'intéresserai pas, ici, à l'appartenance générique de ces deux espèces.

La synonymie *Paleryx* = *Palaeopython* me paraît douteuse; en effet, chez *Palaeopython* les articulations costales sont très écartées du centrum quelle que soit la position des vertèbres dans le rachis, ce caractère n'apparaît pas chez *Paleryx*. La morphologie des vertèbres de Boinae est très homogène et il est difficile de distinguer les genres de cette sous-famille à l'aide de caractères vertébraux; l'écartement constant des articulations costales prend, chez les Boinae, la valeur d'un caractère important. R. Lydekker (1888 *b*) a d'ailleurs fait plusieurs confusions; il considère non seulement que *Palaeopython* n'est pas un genre distinct, mais que les espèces *Paleryx rhombifer* et *Palaeopython cadurcensis* doivent tomber en synonymie. D'autre part, il a reconnu dans les Phosphorites des vertèbres appartenant à *Paleryx depressus*; mais à cette même espèce il rapporte des vertèbres de l'Aquitaniens de Saint-Gérand-le-Puy, or dans ce groupe de gisements il n'existe qu'un seul Boidae = *Bransateryx* qui est un Erycinae. Il considère aussi que *Palaeopython filholi* n'est peut-être qu'une forme de grande taille de *Paleryx depressus*. O. Kuhn (1939) a d'abord suivi R. Lydekker en plaçant les mêmes espèces en synonymie, mais ensuite (1963) il a reconsidéré cette synonymie et jugé que ces espèces sont distinctes tout en appartenant toutes au seul genre *Paleryx*.

Le matériel disponible appartenant à ces différentes espèces est réduit et la validité d'une distinction générique ne pourra être établie qu'à l'aide d'un matériel plus abondant, surtout pour étudier les variations intracolumnaires de la morphologie vertébrale. Toutefois il me semble peu douteux que *Palaeopython* constitue un genre distinct.

LES ESPÈCES DU GENRE *Palaeopython*.

Palaeopython cadurcensis (Filhol 1877) : c'est le plus gros serpent des Phosphorites. Aucune vertèbre appartenant à cette espèce n'a été retrouvée au cours des fouilles récentes mais, à Escamps (Oligocène inférieur), ont été trouvés des côtes et un fragment de dentaire de Boidae dont la taille est compatible avec celle de *P. cadurcensis*.

Palaeopython filholi de Rochebrune 1880 : en 1884, de Rochebrune a attribué à *P. filholi* le maxillaire que H. Filhol avait rapporté à *Python cadurcensis* (fig. 435 et 436 in Filhol 1877). Une série de mensurations m'a montré que la taille de ce maxillaire n'est pas compatible avec celle des vertèbres attribuées à *P. filholi*, par contre elle s'accorde parfaitement avec le dentaire et les vertèbres de *P. cadurcensis*; il faut donc rapporter ce maxillaire à l'espèce *P. cadurcensis* comme l'avait fait Filhol. Les trois vertèbres en connexion (1884; pl. II fig. 4 *a*) ne peuvent appartenir à la même espèce que la vertèbre isolée (1884; pl. II, fig. 4 *b* et 4 *c*).

Parmi les serpents obtenus dans les Phosphorites au cours des nouvelles fouilles, je n'ai pas trouvé de matériel correspondant aux trois vertèbres en connexion que de Rochebrune a rapportées à *P. filholi* mais des vertèbres

provenant d'Escamps correspondent à la vertèbre isolée qu'il avait attribué à cette espèce (voir la révision de *P. filholi* ci-dessous).

Palaeopython neglectus de Rochebrune 1884 : une vertèbre isolée (1884; pl. II, fig. 5 a et 5 b) que de Rochebrune a rapporté à cette espèce appartient effectivement au genre *Palaeopython*. Les cinq vertèbres en connexion qu'il a figurées (1884; pl. II, fig. 5) n'appartiennent pas à la même espèce que la vertèbre isolée.

Palaeopython sardus Portis 1901 : Portis a attribué arbitrairement à *Palaeopython* un fragment de pièce crânienne provenant du Miocène de Sardaigne. En réalité ce genre n'est pas connu dans le Miocène.

Palaeopython filholi DE ROCHEBRUNE 1880

Fig. 3

L'Oligocène inférieur d'Escamps a fourni de nombreux éléments (vertèbres, côtes, un ptérygoïde gauche) appartenant à *P. filholi*. A l'aide de ce matériel, il est intéressant de réviser cette espèce dont de Rochebrune n'avait donné qu'une description très sommaire.

Lorsque de Rochebrune a décrit cette espèce, en 1880, il n'a pas désigné de type mais n'a figuré qu'une vertèbre isolée (pl. 12; fig. 5 a, b, c), cette vertèbre constitue donc le type de l'espèce (Qu 322; Muséum, Paris). En 1884, en reprenant la description de *P. filholi*, il a figuré trois vertèbres en connexion, le maxillaire que H. Filhol avait rapporté à *P. cadurcensis* et la vertèbre isolée (pl. II, fig. 4 b, c) (3) qu'il avait déjà figurée en 1880. Comme je l'ai déjà fait remarquer, le maxillaire (Qu 321; Muséum, Paris) et les trois vertèbres en connexion (Qu 323; Muséum, Paris) n'appartiennent pas à *P. filholi*; ces trois vertèbres appartiennent à un genre différent de *Palaeopython* qui n'a pas été retrouvé parmi les nouvelles récoltes.

DESCRIPTION.

— Vertèbres : Dimensions de la vertèbre-type : largeur maximale au niveau des prézygapophysies = 16,6 mm; longueur mesurée d'une prézygapophyse à une postzygapophyse = 10,4 mm; largeur du zygosphène = 6,4 mm; diamètre du condyle = 4,6 mm; longueur du centrum = 8,8 mm.

(3) Dans l'article de 1884, la légende de la planche II indique pour la figure 4a : « Vertèbres de la région pelvienne, ... » et pour les figures 4b et 4c : « Les mêmes vertèbres grossies, ... ». La figure 4a représente les trois vertèbres en connexion, les figures 4b et 4c montrent une vertèbre isolée. La légende semble indiquer qu'en 4b et 4c est figurée, isolée, l'une des trois vertèbres en connexion de la figure 4a; il est en effet possible de figurer la face supérieure (fig. 4b) et la face antérieure (fig. 4c) de la première de ces trois vertèbres sans être obligé de la séparer des deux autres. Mais en réalité il s'agit, en 4b et 4c, de la vertèbre qui a été figurée en 1880 (c'est-à-dire le type de l'espèce), elle n'est pas « grossie » mais représentée en grandeur réelle. On peut remarquer qu'il existe de grosses différences entre les figures de la même vertèbre parues en 1880 et 1884, les figures de 1884 sont les plus fidèles. Toutes les figures de ces deux articles sont d'ailleurs inexacts.

La taille moyenne des vertèbres correspond à celle que l'on rencontre actuellement chez des pythons mesurant environ 2 m; quelques grosses vertèbres indiquent que certains individus devaient atteindre 3 m. Ces vertèbres présentent l'aspect caractéristique des Boinae, elles sont courtes et larges. L'aplatissement de l'arc neural est caractéristique de cette espèce; ce caractère avait été remarqué par de Rochebrune qui l'a utilisé pour distinguer *P. filholi* de *P. cadurcensis*. Cet aplatissement est comparable à celui de l'arc neural de *Eunectes* et *Sanzinia*. Les surfaces articulaires des zygapophyses ne sont pas très allongées. Vues de face, les prézygapophyses sont minces et paraissent ainsi relativement longues. Un court processus prézygapophysaire dépasse la surface articulaire; peu visible sur les vertèbres antérieures, il s'allonge sur les dorsales postérieures.

Les articulations costales sont toujours assez nettement éloignées du centrum; suivant la disposition classique, elles sont beaucoup plus éloignées du centrum sur les vertèbres dorsales postérieures (voir la vertèbre-type) que sur les dorsales moyennes. Les articulations costales sont trapues et les diapophyses saillantes; il n'y a pas de processus parapophysaire.

L'épaisseur du zygosphène varie avec la taille et la position de la vertèbre; il est plus épais chez les dorsales moyennes que chez les dorsales antérieures et postérieures. La lèvre du zygosphène, approximativement rectiligne sur les dorsales antérieures et moyennes, devient trilobée sur les dorsales postérieures. La largeur du zygosphène est un peu supérieure à celle du cotyle. Le canal neural montre une section subtriangulaire. La neurépine, courte et haute sur les dorsales antérieures, s'allonge et s'abaisse nettement sur les dorsales postérieures.

Il existe deux *margines inferiores* bien marquées; elles divergent nettement vers l'avant donnant un aspect triangulaire au centrum. Comme chez *P. cadurcensis*, la face ventrale du centrum est plane et même légèrement concave. Une carène hémale remplace l'hypapophyse sur les dorsales moyennes et postérieures; cette carène hémale, tranchante sur les dorsales moyennes, devient mousse sur les dorsales postérieures; il existe une petite hypapophyse cloacale sur les dernières dorsales. Comme dans la très grande majorité des serpents, le centrum des dorsales postérieures se creuse de chaque côté de la carène hémale; ce caractère avait été cité par de Rochebrune dans la diagnose de l'espèce mais il ne se rencontre que sur les dorsales postérieures et existe d'ailleurs sur les dorsales postérieures de très nombreux Boidae et de beaucoup d'autres serpents.

Les foramens latéraux et subcentraux sont présents; par contre, comme dans la majorité des Boinae, les foramens paracotyliens n'existent pas.

Les vertèbres caudales antérieures (= cloacales postérieures) possèdent des lymphapophyses qui sont remplacées par des pleurapophyses sur les caudales postérieures. Toutes les caudales possèdent des hémaphyses. Comme cela se produit souvent, l'arc neural des vertèbres caudales est moins surbaissé que celui des dernières dorsales.

— Ptérygoïde : Un ptérygoïde provient d'Escamps; sa taille ne laisse aucun doute sur son appartenance spécifique, les autres Boidae du même

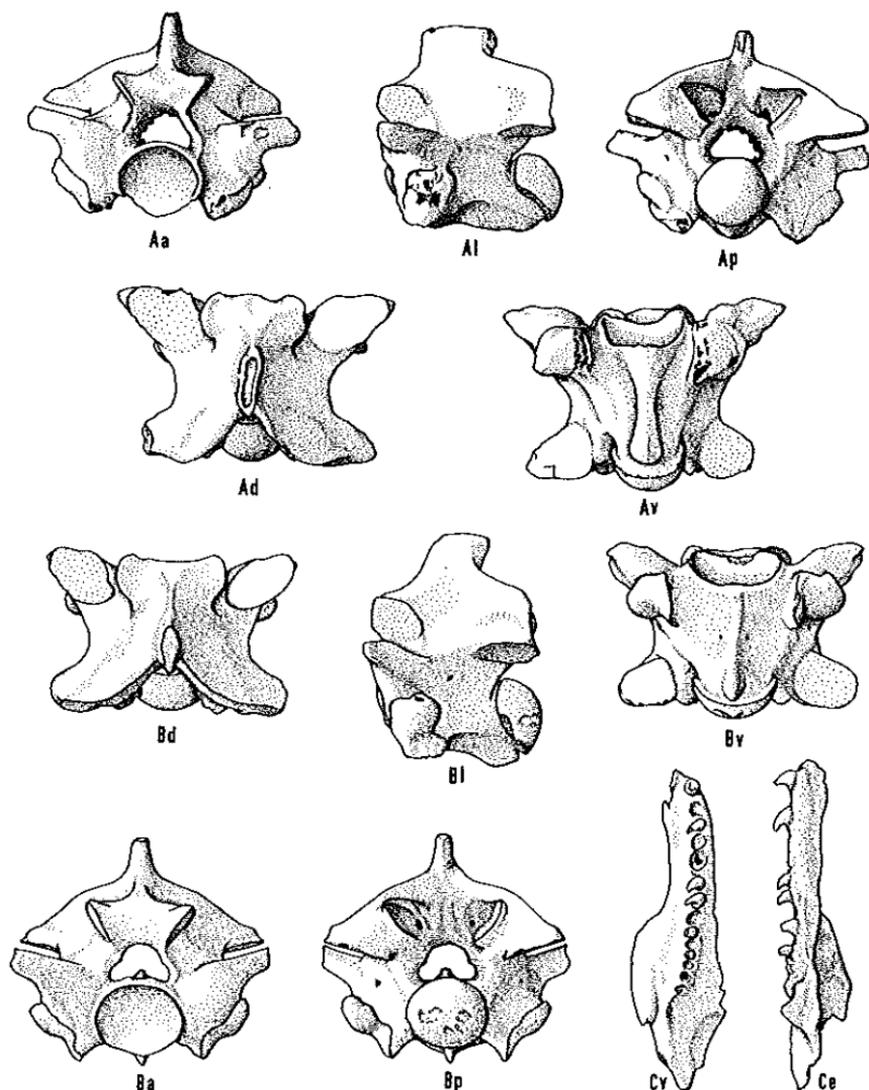


FIG. 3. — *Palaeopython filholi*; x 2.

A : vertèbre dorsale postérieure, anciennes collections, type (QU 322; Muséum, Paris); B : vertèbre dorsale moyenne, Escamps locus A (ECA 2502, Univ. Montpellier); C : ptérygoïde gauche, Escamps locus C (ECC 2501, Univ. Montpellier). Faces antérieure (a), latérale (l), postérieure (p), dorsale (d), ventrale (v) et externe (e).

gissement étant beaucoup plus petits que *P. filholi*. La partie postérieure de l'os est brisée.

La partie antérieure, longue et étroite, porte une rangée dentaire très peu incurvée vers l'intérieur. Il subsiste 13 dents ou alvéoles dentaires. La

surface articulaire destinée à l'ectoptérygoïde n'est pas très allongée, elle se situe postérieurement à la douzième dent. La crête ptérygoïdienne est pratiquement verticale et son sommet est épaissi. L'extrémité antérieure du ptérygoïde constitue l'articulation ptérygoïdo-palatine; elle comporte une crête verticale antérieure et un petit processus interne limite une petite fossette; c'est le type d'articulation qui se rencontre chez *Boa*, *Acrantophis* et *Sanzinia*, chez *Python* le petit processus interne n'existe pas.

RÉPARTITION.

Cette espèce est présente à Escamps et peut-être à Rosières, elle n'est donc connue qu'à l'Oligocène inférieur.

CONCLUSIONS.

Trois espèces de *Palaeopython* sont présentes dans les Phosphorites. *Palaeopython filholi*, l'espèce la plus abondante dans les nouvelles récoltes, se cantonne à l'Oligocène inférieur. Aucune vertèbre de *P. cadurcensis* n'a été trouvée, cependant des indices semblent indiquer sa présence dans l'Oligocène inférieur d'Escamps. Le genre est représenté dans l'Eocène supérieur par plusieurs vertèbres qui correspondent à la vertèbre isolée figurée par de Rochebrune (1884; pl. II, fig. 5 a et 5 b) sous le nom de *Palaeopython neglectus*.

Le matériel obtenu au cours des nouvelles fouilles démontre ainsi que le genre *Palaeopython*, présent à l'Eocène supérieur et à l'Oligocène inférieur, ne franchit pas la « grande coupure oligocène ».

2. — Erycinae.

Les Erycinae ont été récemment étudiés (R. Hoffstetter et J.C. Rage, 1972). Deux genres sont connus dans les Phosphorites : *Cadurceryx* à l'Eocène supérieur (gisements : Perrière, Malpérié, Les Pradigues) et *Bransateryx* au sommet de l'Oligocène moyen (gisement : Rigal-Jouet 1) et à l'Oligocène supérieur (gisement : Pech-du-Fraysse).

3. — Boidae de position systématique indéterminée.

Un curieux petit serpent est abondant au Pech-du-Fraysse, gisement de l'Oligocène supérieur; il s'agit d'un genre inédit. Des pièces craniennes ont pu être attribuées à ce genre sans risque d'erreur. En effet, trois autres serpents seulement sont connus au Pech-du-Fraysse, ce sont des Boidae : la taille des vertèbres de deux d'entre eux est beaucoup plus importante que celle des vertèbres de ce genre, elle est incompatible avec la taille des pièces craniennes; le troisième Boidae est *Bransateryx* dont les pièces craniennes homologues sont connues.

Platyspondylia nov. gen.

ESPÈCE-TYPE : *Platyspondylia lepta* nov. sp.

Derivatio nominis : du grec πλατύς : aplati, de forme écrasée, et σπόνδυλος : vertèbre.

DIAGNOSE : celle de l'espèce-type.

Platyspondylia lepta nov. sp.

Fig. 4, 5 et 6

TYPE : une vertèbre dorsale moyenne (PFR 6350; Muséum, Paris).

AUTRE MATÉRIEL : nombreuses vertèbres, un palatin, un quadratum et un articulaire *s.l.*

GISEMENT : Pech-du-Fraysse, Oligocène supérieur.

Derivatio nominis : du grec λεπτός : petit.

DIAGNOSE : petit Boidae dont les vertèbres possèdent un arc neural très surbaissé. Le centrum est étroit et allongé. Il existe une hypapophyse sur les vertèbres antérieures et une carène hémale sur les vertèbres dorsales moyennes et postérieures. Les vertèbres caudales portent des hémaphyses. Le quadratum est très nettement arqué, la convexité est tournée vers l'extérieur. Le palatin possède un processus mésial.

DESCRIPTION :

— Vertèbres : Dimensions de la vertèbre-type : largeur maximale au niveau des prézygapophyses = 3,8 mm; longueur mesurée d'une prézygapophyse à une postzygapophyse = 2,9 mm; largeur du zygosphène = 1,6 mm; diamètre du condyle = 1,2 mm; longueur du centrum = 2,2 mm.

Le nombre relativement important de vertèbres appartenant à ce serpent permet de bien connaître la composition de la colonne vertébrale. Le caractère le plus marquant est l'aplatissement de l'arc neural : il est relativement peu élevé sur les vertèbres antérieures et atteint son aplatissement maximum chez les vertèbres dorsales moyennes et surtout postérieures; chez les vertèbres caudales il est un peu moins aplati que chez les dorsales postérieures. Chez les Boidae, seul *Gongylophis* (Erycinae) montre un arc neural aussi surbaissé. Les vertèbres sont courtes et larges; l'étrécissement médian est net, les zygapophyses bien dégagées.

Le zygosphène est haut, mince et large, sa largeur dépasse la largeur du condyle; sa lèvre supérieure montre une trilobation très nette sur toutes les vertèbres dorsales; ses facettes articulaires sont petites. La neurépine, moyen-

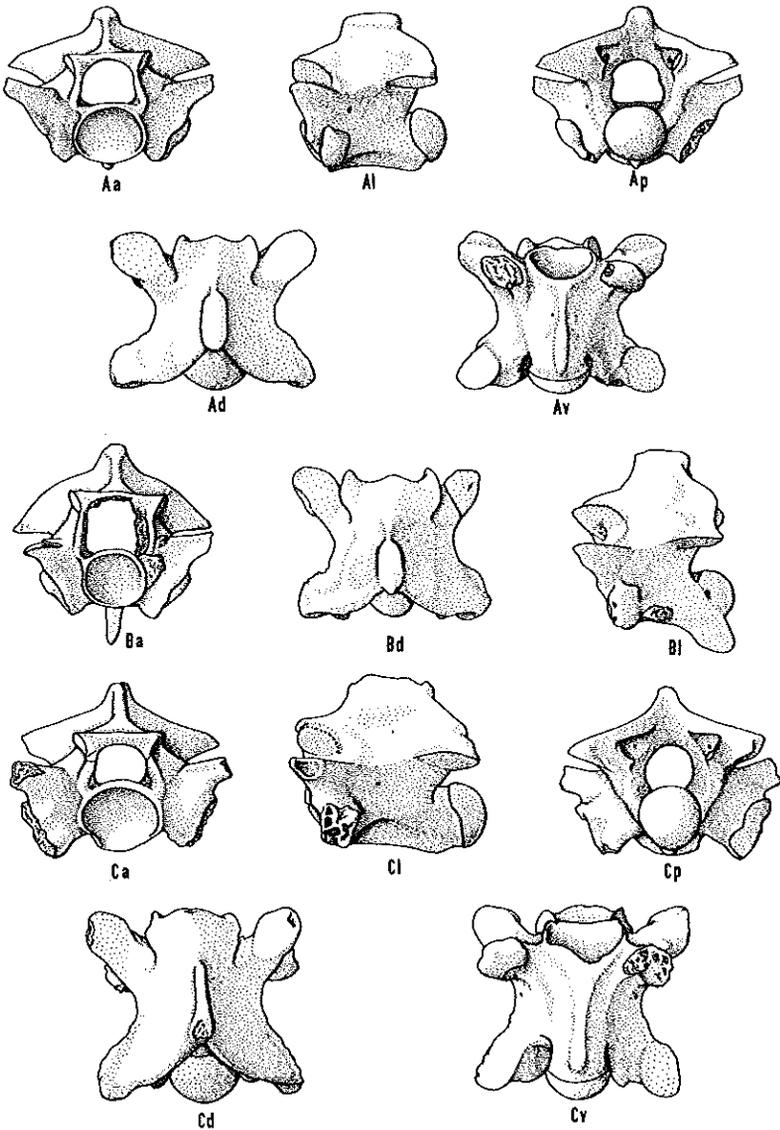


FIG. 4. — *Platyspondylia lepta* nov. gen., n. sp., Pech-du-Fraysse; x 7.

A : vertèbre dorsale moyenne, type (PFR 6350, Muséum, Paris); B : vertèbre dorsale antérieure (PFR 6351; Muséum, Paris); C : vertèbre dorsale postérieure (PFR 6352; Muséum, Paris).

Faces antérieure (a), latérale (l), postérieure (p), dorsale (d) et ventrale (v).

nement élevée, conserve une hauteur constante sur toutes les vertèbres (les premières dorsales et les ultimes caudales ne sont pas connues); sa longueur varie peu chez les dorsales où elle prend toujours naissance derrière le zygosphène, mais sur les caudales elle s'allonge nettement; elle est relativement épaisse.

Les surfaces d'articulation zygapophysaires sont courtes, larges et légèrement inclinées sur l'horizontale. Sous la surface articulaire, la prézygapophyse montre un très faible processus prézygapophysaire, celui-ci s'allonge un peu chez les ultimes dorsales et les premières caudales. Le condyle et le cotyle sont relativement petits.

Les articulations costales montrent l'aspect typique des Hénophidiens : elles sont massives et la surface articulaire très simple. Chez *P. lepta*, les surfaces diapophysaire et parapophysaire sont indistinctes alors que chez de nombreux Boidae il existe une légère démarcation; cette morphologie rappelle celle des Aniliidae. Sur les dernières dorsales, les articulations costales s'écartent fortement du centrum; sur les vertèbres caudales, des pleuropophysies remplacent les articulations costales.

Le centrum, étroit et allongé, est assez mal délimité chez les dorsales antérieures et postérieures; les *margines inferiores* ne se distinguent que dans la moitié antérieure du centrum chez ces vertèbres. Chez les dorsales moyennes, les *margines inferiores* sont plus nettes et se distinguent sur toute la longueur du centrum. Les dorsales antérieures possèdent une hypapophyse qui est remplacée par une carène hémale peu élevée sur les dorsales moyennes et postérieures; cette carène hémale, d'abord tranchante, s'émousse

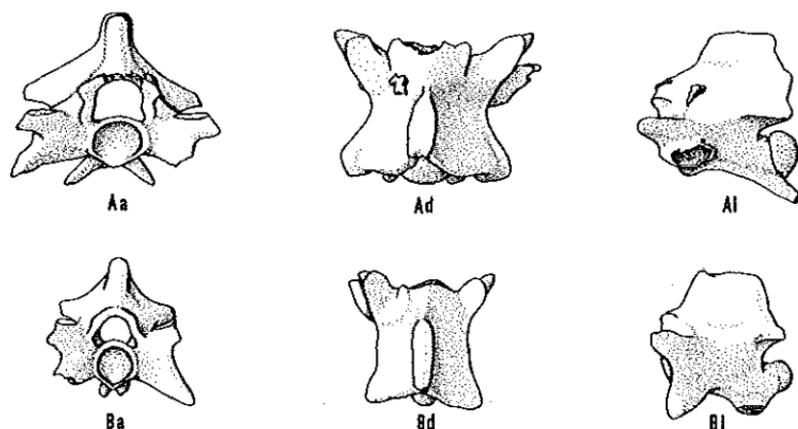


FIG. 5. — *Platyspondylia lepta* nov. gen., n. sp., Pech-du-Fraysse; x 7.

A : vertèbre caudale antérieure (PFR 6353; Muséum, Paris); B : vertèbre caudale postérieure (PFR 6354; Muséum, Paris).

Faces antérieure (a), dorsale (d) et latérale (l).

très rapidement; deux sillons bordent la carène sur les dorsales postérieures. Les vertèbres caudales possèdent des hémaphyses.

Il n'existe ni foramens paracotyliens, ni foramens subcentraux; la présence de foramens latéraux n'est pas constante.

— Palatin : La petite taille de ce palatin (longueur = 4 mm et largeur = 1,6 mm) pourrait faire penser qu'il s'agit d'un palatin appartenant à un jeune individu de l'un des autres Boidae du Pech-du-Fraysse; ce n'est cependant pas le cas de ce palatin, car chez les formes juvéniles cet os se reconnaît assez facilement en particulier par le développement caractéristique du processus mésial et par la présence d'une articulation ptérygoïdo-palatine réduite à un contact très lâche.

Ce palatin ressemble quelque peu à celui de *Bransateryx* (Erycinae de l'Oligocène supérieur-Miocène inférieur) qui est présent au Pech-du-Fraysse; des caractéristiques très nettes permettent cependant de différencier aisément les palatins de ces deux genres. Le palatin de *Platyspondylia* porte sept dents ou alvéoles dentaires; il possède un processus mésial et un processus latéral, tous deux très postérieurs. Le processus latéral s'incline faiblement sous l'horizontale et est légèrement orienté vers l'arrière. Le foramen palatin est virtuel, il est représenté par une dépression située à la base du bord antérieur du processus latéral. Le processus mésial constitue une lame orientée vers le haut dans sa partie antérieure mais qui s'abaisse dans sa partie postérieure, elle n'atteint pourtant pas l'horizontale; ce processus mésial est très différent de celui du palatin de *Bransateryx vireti* qui est horizontal sur toute sa longueur et beaucoup plus large.

La dent antérieure est insérée à l'extrémité de l'os, alors que chez *B. vireti* l'extrémité du palatin dépasse, en avant, l'insertion de la dent antérieure. Chez *P. lepta*, l'extrémité postérieure du palatin est constituée par une mince lame alors que chez *B. vireti* cette extrémité est épaisse. L'articulation ptérygoïdo-palatine est très particulière, elle est formée par une fossette peu profonde située sur la face inférieure de l'extrémité postérieure, elle n'apparaît pas dorsalement; chez *B. vireti*, comme chez de nombreux Boidea, la fossette articulaire est sub-verticale, elle est visible dorsalement.

— Quadratum : Le quadratum de *Platyspondylia* présente une morphologie remarquable, il ne peut être comparé au quadratum d'aucun autre serpent. Sa partie supérieure est beaucoup plus large que la partie inférieure et il est fortement courbé, la convexité étant orientée vers l'extérieur. La trochlée, volumineuse, fait saillie vers l'intérieur. La torsion de l'os est très prononcée, l'axe de la trochlée est pratiquement perpendiculaire à la surface d'insertion du quadratum sur le supratemporal.

Le disque suprastapédial, large et légèrement concave, occupe une situation inhabituelle. Chez la grande majorité des serpents, ce disque se situe sur le bord postéro-interne du quadratum, il est très rarement interne. Chez *Platyspondylia*, sa position exacte ne peut pas être définie mais il n'est ni postéro-interne, ni interne; il est antérieur s'il s'agit d'un quadratum droit, ou postérieur s'il s'agit d'un quadratum gauche. En général, quand la trochlée du quadratum est dissymétrique, sa gorge est plus profonde posté-

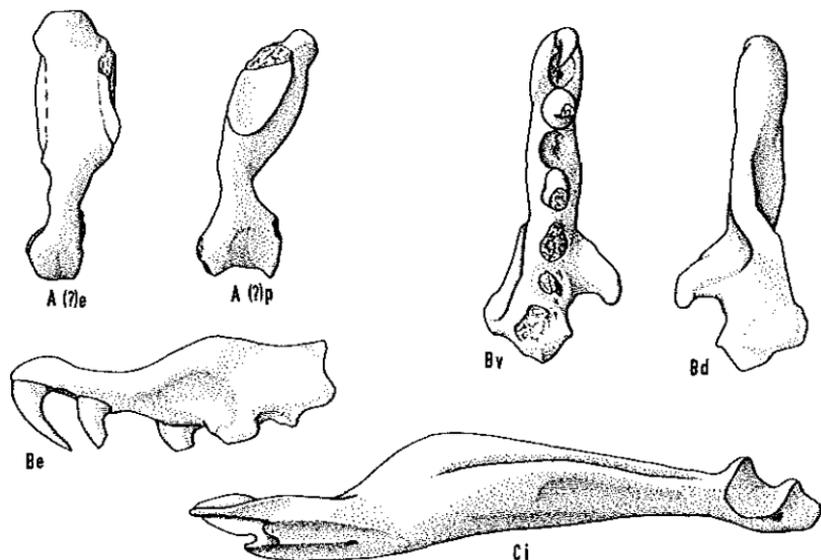


FIG. 6. — *Platyspondylia lepta* nov. gen., n. sp., Pech-du-Fraysse; x 10.

A : quadratum, (?) gauche (PFR 6355; Muséum, Paris); B : palatin gauche (PFR 6356; Muséum, Paris); C : articulaire *s.l.* (PFR 6357; Muséum, Paris).

Faces ventrale (v), dorsale (d), externe (e), postérieure (p) et interne (i).

riement; chez *Platyspondylia*, la partie la plus profonde de la trochlée se situe du même côté que le disque suprastapédial, celui-ci pourrait donc être postérieur, il s'agirait ainsi d'un quadratum gauche. De toute façon, que sa situation soit antérieure ou postérieure, elle est unique chez les serpents. Si le disque est postérieur, la columelle, qui prend normalement une direction antéro-interne, devait s'insérer sur le disque de façon inhabituelle; si le disque est antérieur, l'insertion de la columelle pouvait se faire de façon classique, mais la direction de la columelle devait être particulière si la fenêtre ovale occupait une situation normale.

— Articulaire *s.l.* : Cet articulaire rappelle les Boidae mais il est beaucoup plus allongé que celui des genres connus. Il existe un processus rétro-articulaire dont l'extrémité est brisée; intact ce processus devait être important. Le bord antérieur de la fossette articulaire est beaucoup plus large que le bord postérieur. La joue interne (= préarticulaire) est peu élevée et plus basse que la joue externe (= supra-angulaire). Sur la face interne de l'extrémité antérieure, une empreinte allongée correspond à l'emplacement de l'angulaire; par contre aucune trace ne démontre qu'il existait un coronoïde.

AFFINITÉS :

Platyspondylia présente plusieurs caractères de Boidae : allure générale des vertèbres, morphologie du palatin et de l'articulaire. Le palatin rappelle un peu *Bransateryx*, la présence d'un processus mésial constitue un caract-

tère primitif que l'on ne retrouve pas chez tous les Boidae; l'articulation ptérygoïdo-palatine diffère de celle des autres Boidae. L'articulaire, par son allongement, paraît plus évolué que celui de la plupart des Boidae.

Le quadratum se distingue aisément des quadratums, courts et trapus, de type primitif qui se rencontrent chez les Aniliidae, Xenopeltidae et certains Boidea; son allongement n'atteint pas, cependant, celui des Erycinae de l'ancien monde, des Acrochordidae et des Caenophidiens; cet allongement peut être comparé à celui de quelques Boidae comme les Erycinae américains et *Loxocemus* (quoique chez ce dernier, le quadratum soit légèrement plus trapu). La torsion de l'os indique un degré d'évolution poussé. La courbure et la position du disque suprapédial ne se rencontrent pas chez les autres serpents.

Par leur allure d'ensemble, les vertèbres rappellent un peu *Ungaliophis* (Boidae), elles s'en distinguent surtout par l'aplatissement de l'arc neural. Cet aplatissement de l'arc neural évoque les Aniliidae, les Viperidae et *Acrochordus*; parmi les Boidae, il rappelle surtout *Gongylophis*.

En conclusion, il faut noter que *Platyspondylia* présente une association de caractères primitifs (morphologie des articulations costales des vertèbres, présence d'un processus mésial sur le palatin), de caractères évolués (allongement et torsion du quadratum, allongement de l'articulaire) et de caractères particuliers dont la signification n'est pas connue (courbure du quadratum, position du disque suprapédial).

Il est possible de classer *Platyspondylia* parmi les Boidae, mais dans cette famille il occupe une position isolée. Il n'est pas possible de ranger ce genre dans l'une des sous-familles existant, il faudra vraisemblablement le classer dans une sous-famille particulière lorsque l'ensemble des Boidae fossiles sera bien connu.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE :

Platyspondylia lepta n'est connu que dans l'Oligocène supérieur du Pech-du-Fraysse. Des vertèbres appartenant à ce genre sont connues dans plusieurs gisements de l'Oligocène moyen. Il n'est pas possible de préciser, actuellement, s'il s'agit de la même espèce qu'au Pech-du-Fraysse. La neurépine des vertèbres du Pech-du-Fraysse est différente de celle des vertèbres des autres gisements; cette différence mineure se retrouve sur toutes les vertèbres de l'Oligocène moyen.

D. — Colubridae.

L'apport des Phosphorites à la connaissance de cette famille est remarquable. Avant la reprise des fouilles dans le Quercy les plus anciennes couleuvres (*Coluber beggiatoi* et *Coluber ombonii*) avaient été citées dans l'Eocène supérieur italien (A. de Zigno, 1890) mais on peut mettre en doute soit leur appartenance aux Colubridae (*C. ombonii*) soit leur âge (*C. beggiatoi*).

En effet, les restes attribués à *C. ombonii* ne sont pas caractéristiques et rien ne permet de les rapporter aux Colubridae. *C. beggiatoi*, au contraire,

est bien une couleuvre; il s'agit même, comme l'a noté M. Młynarski (1961, p. 21), d'une « forme proche du genre *Coluber* au sens actuel » et son âge a été mis en doute (R. Hoffstetter; 1962, p. 270); *C. beggiatoi* pourrait être une couleuvre moderne mais le type étant perdu il n'est pas possible de régler ce problème.

Dans le Quercy d'authentiques couleuvres apparaissent à l'Eocène supérieur, elles proviennent du plus ancien gisement des Phosphorites: Le Bretou (âge voisin du gisement classique de Robiac); si les réserves concernant les deux espèces de l'Eocène italien subsistent, l'apparition des Colubridae dès l'Eocène supérieur est maintenant incontestable.

Par contre, les couleuvres sont absentes dans le dernier niveau de l'Eocène (niveau de Perrière in J.L. Hartenberger, 1971 b), de l'Oligocène inférieur et de la base de l'Oligocène moyen; elle réapparaissent à l'Oligocène moyen (biozones de Montalban et d'Antoingt in L. Thaler 1972) mais sont absentes à l'Oligocène supérieur.

Le Bretou n'a pas fourni de nombreux serpents et il est curieux de noter que les couleuvres, auxquelles appartiennent trois vertèbres seulement, y sont représentées par les deux grands groupes de la famille: les « Colubrinés » et les « Natricinés » (4). Il semble ainsi confirmé, comme l'a supposé R. Hoffstetter (1962, p. 269), que les Colubridae se sont divisés très tôt en « Natricinés » et en « Colubrinés ».

L'absence de couleuvres dans les riches gisements de l'Eocène terminal et de l'Oligocène inférieur est surprenante. Elles réapparaissent brutalement au Mas-de-Got et à La Plante 2, elles sont alors représentées par un petit « Colubriné » que l'on retrouve jusqu'au sommet de l'Oligocène moyen (gisement de Rigal-Jouet 1) et un curieux « Natriciné »; alors que de nombreuses vertèbres appartiennent au Colubriné, le Natriciné n'est représenté que par deux vertèbres provenant de Mas-de-Got.

Il est souvent difficile, voire impossible, de distinguer les différents genres de Colubridae à l'aide des seules vertèbres; cependant il est possible de distinguer un certain nombre de types vertébraux. Il est ainsi possible de reconnaître un type vertébral groupant *Coluber* et plusieurs autres genres (*Coronella*, *Ptyas*, *Malpolon*,...); c'est à ce type vertébral qu'appartient le petit Colubriné de l'Oligocène moyen. Cette couleuvre est abondante et présente dans plusieurs gisements, il paraît intéressant de la décrire bien qu'il subsiste un doute quant à son appartenance générique; cette espèce peut être rapportée, au moins provisoirement, au genre *Coluber*.

(4) La classification des Colubridae n'étant pas satisfaisante, il ne faut accorder aucune valeur systématique aux termes « Colubrinés » et « Natricinés » utilisés ici. « Natricinés » désigne les Colubridae qui possèdent des hypapophyses sur toutes leurs vertèbres dorsales et « Colubrinés » désigne l'ensemble des autres couleuvres.

Coluber LINNÉ 1758*Coluber cadurei* nov. sp.

(Fig. 7)

TYPE : une vertèbre moyenne (MGT 3505; Université de Montpellier).

AUTRE MATÉRIEL : plusieurs vertèbres dorsales et caudales.

GISEMENT : Mas-de-Got, locus A; Oligocène moyen.

Derivatio nominis : de *Cadurcum*, nom latin de Cahors, ville principale du Quercy.

DIAGNOSE : couleuvre dont les vertèbres dorsales moyennes et postérieures sont dépourvues d'hypapophyse; les vertèbres dorsales moyennes possèdent une carène hémale étroite et élevée. L'arc neural est surbaissé. Il existe de longs processus prézygapophysaires. La neurépine est longue et basse.

DESCRIPTION :

Dimensions de la vertèbre-type : largeur maximale, processus prézygapophysaires inclus = 5,3 mm; largeur au niveau des postzygapophysys = 4,3 mm; largeur du zygosphène = 2,1 mm; diamètre du condyle = 1,2 mm; longueur mesurée d'une prézygapophyse à une postzygapophyse = 3,9 mm; longueur du centrum = 3 mm.

Les vertèbres dorsales moyennes et postérieures ne portent pas d'hypapophyse mais une longue carène hémale tranchante qui s'étend, en arrière, jusqu'au condyle. Cette carène hémale est particulièrement élevée sur les dorsales moyennes où elle s'élève brusquement dans la partie antérieure du centrum, légèrement en arrière des articulations costales; elle devient progressivement moins haute sur les vertèbres postérieures mais reste tranchante. Le centrum, étroit, est assez mal délimité, les *margines inferiores* s'effaçant dans la moitié postérieure de la vertèbre. Le condyle et le cotyle sont petits, le condyle se détache mal du centrum.

Le zygosphène, plus large que le cotyle, possède une lèvre mince et légèrement bombée; il est trilobé, deux étroits lobes latéraux entourent un large lobe médian. Les facettes articulaires du zygosphène sont allongées antéro-postérieurement. Le canal neural est grand et l'arc neural peu élevé.

Les facettes articulaires des zygapophysys sont courtes et larges. Les prézygapophysys portent de longs processus prézygapophysaires horizontaux et orientés vers l'avant. Au-dessus de chaque facette d'articulation postzygapophysaire existe un très faible mucron (= « epizygapophysial spine » de W. Auffenberg; 1963, fig. 3). Une *margo lateralis* bien marquée s'étend de chaque côté entre les pré- et postzygapophysys.

Les articulations costales comportent une diapophyse volumineuse qui se distingue aisément de la parapophyse plus petite et plane; la diapophyse et

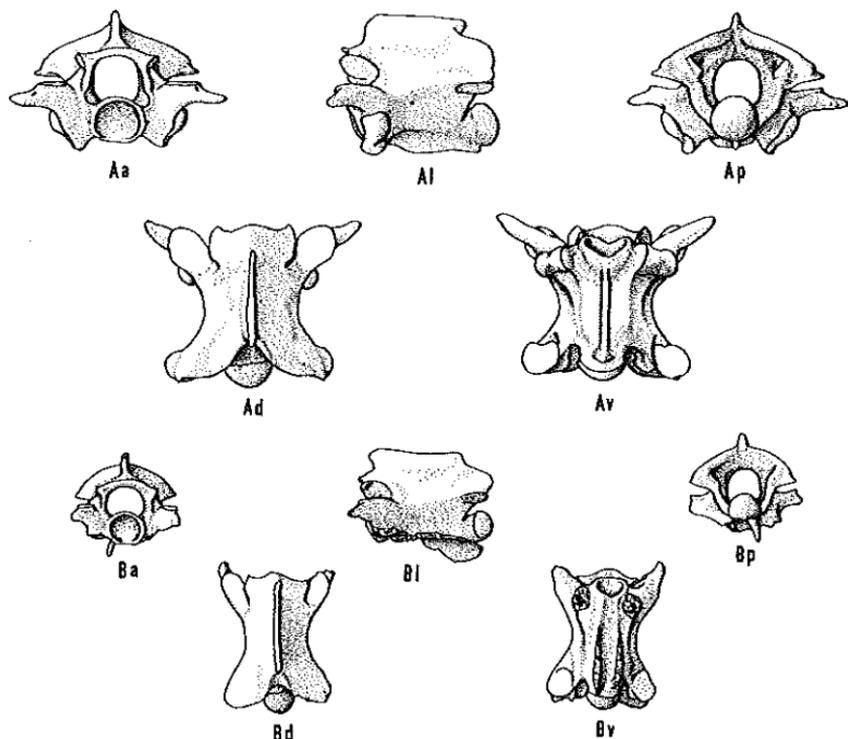


FIG. 7. — *Coluber cadurci* n. sp., Mas-de-Got locus A; x 5.

A : vertèbre dorsale moyenne, type (MGT 3505, Univ. Montpellier); B : vertèbre caudale (MGT 3506, Univ. Montpellier).

Faces antérieure (a), latérale (l), postérieure (p), dorsale (d) et ventrale (v).

la parapophyse sont séparées par un léger étranglement; il n'existe pas de processus parapophysaire. La neurépine, longue et basse, ressemble à celle de *Coronella austriaca* et à celle de *Malpolon monspessulanus*. Les foramens paracotyliens et latéraux sont présents mais il n'y a pas de foramens subcentraux.

Les vertèbres caudales, beaucoup plus allongées que les dorsales, portent des pleurapophyses et des hémaphyses. Le canal neural est plus bas que chez les dorsales. Le zygosphène est toujours trilobé, mais le lobe central devient beaucoup plus saillant que les lobes latéraux. Les zygapophyses s'orientent beaucoup moins transversalement que chez les dorsales. La neurépine reste longue et basse.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE :

Coluber cadurci est présent dans six gisements de l'Oligocène moyen : Mas-de-Got, La Plante 2, Roqueprune 2, Itardies et Pech-Crabit (biozone de Montalban; Mas-de-Got et La Plante 2 sont un peu plus anciens que les trois autres gisements, voir L. de Bonis *et alii*) ainsi qu'à Rigal-Jouet 1 (biozone d'Antoingt).

CONCLUSIONS :

Cette espèce n'est rapportée qu'avec doute au genre *Coluber* mais elle appartient incontestablement à un groupe de genres fortement apparentés dont fait partie *Coluber*. Des pièces craniennes pourraient sans doute apporter des précisions, mais il est intéressant de signaler dès à présent cette petite couleuvre qui semble caractéristique d'une partie de l'Oligocène des Phosphorites (biozones de Montalban et d'Antoingt).

E. — *Incertae sedis*.

M.K. Hecht (1959) a décrit, sous le nom de *Dunnophis microechinis*, un serpent probablement fouisseur de l'Eocène moyen des Etats-Unis. Depuis, ce genre a été retrouvé dans l'Eocène inférieur (sans doute deux espèces), l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur européens. M. K. Hecht considère que *Dunnophis* ne peut pas être classé dans une famille connue; les représentants de ce genre, trouvés en Europe, ne permettent pas d'éclaircir sa position systématique (J.C. Rage, 1973).

Dunnophis a été trouvé dans cinq gisements de l'Eocène supérieur des Phosphorites : Le Bretou, Les Pradigues, Malpérié, Perrière et Sindou D. A Malpérié et Perrière, les vertèbres nombreuses et en bon état, montrent qu'il s'agit d'une espèce différente de celle d'Amérique du Nord et de l'Eocène inférieur européen; cette espèce rapportée à *Dunnophis* conduit d'ailleurs à modifier la diagnose du genre.

Dunnophis HECHT 1959

DIAGNOSE AMENDÉE : Serpent dont les vertèbres se caractérisent par : 1) une neurépine basse; 2) bord supérieur de l'arc neural profondément échancré; 3) facettes articulaires des zygapophysies étroites; 4) absence de longs processus prézygapophysaires; 5) vertèbres dorsales postérieures sans carène hémale; 6) contour des vertèbres approximativement carré; 7) centrum étroit; 8) hémaphysies présentes sur les vertèbres caudales.

Dunnophis cadurcensis nov. sp.

(Fig. 8)

TYPE : une vertèbre dorsale moyenne (MAL 600; Université de Montpellier).

AUTRE MATÉRIEL : plusieurs vertèbres.

GISEMENT : Malpérié; Eocène terminal.

DIAGNOSE : Espèce dont la neurépine est allongée et atteint la base du zygosphène. Les sillons de la face ventrale n'existent que sur la partie antérieure du centrum.

DESCRIPTION :

Dimensions de la vertèbre-type : largeur au niveau des prézygapophysys = 3 mm; largeur du zygosphène = 1,4 mm; diamètre horizontal du condyle = 1 mm; longueur mesurée d'une prézygapophyse à une postzygapophyse = 3 mm; longueur du centrum = 2,3 mm.

La morphologie de la neurépine constitue l'une des principales caractéristiques de l'espèce : elle est aussi basse mais plus longue que chez les autres *Dunnophis* et est constituée d'une partie postérieure épaisse, prolongée vers l'avant par une partie mince qui s'abaisse progressivement et atteint la base du zygosphène.

Le zygosphène possède un lobe médian plus étroit et plus aigu que celui des espèces de l'Eocène inférieur européen, les lobes latéraux sont aigus. Le zygosphène montre une lèvre mince et légèrement bombée. Le cotyle et le condyle sont légèrement ovales. Les prézygapophysys ne sont pas comprimées antéro-postérieurement comme chez les espèces de l'Eocène inférieur; les surfaces articulaires des zygapophysys sont étroites.

Le centrum étroit donne une impression d'allongement de la vertèbre. Les sillons qui apparaissent sur le centrum chez *D. microechinis* (et qui se retrouvent chez les *Dunnophis* de l'Eocène inférieur) n'existent que sur la partie antérieure du centrum chez *D. cadurcensis*; exceptionnellement, sur quelques vertèbres, ils sont un peu plus longs mais ils n'atteignent pas le condyle. Chez les dorsales moyennes, une faible carène hémale apparaît dans la

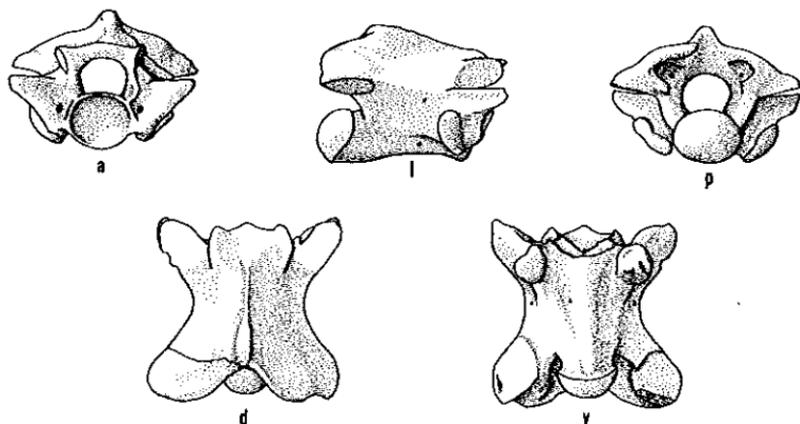


FIG. 8. — *Dunnophis cadurcensis* n. sp., Malpéridé; x 8.

Vertèbre dorsale moyenne, type (MAL 600, Univ. Montpellier).

Faces antérieure (a), latérale (l), postérieure (p), dorsale (d) et ventrale (v).

partie postérieure du centrum; sur la vertèbre-type cette carène est à peine esquissée. Chez les dorsales postérieures, il n'y a pas de carène hémale et le centrum est remarquablement lisse.

Les articulations costales sont constituées par une seule surface articulaire sur laquelle les parties diapophysaire et parapophysaire ne peuvent pas être distinguées; il n'existe pas de processus parapophysaire. Les foramens latéraux occupent une position très antérieure et élevée; les foramens sub-centraux et paracotyliens ne sont pas constants.

Une vertèbre caudale provenant de Malpérié appartient à *Dunnophis*. Malgré son état défectueux on peut noter la présence d'hémapophysés. M. K. Hecht a déjà figuré une vertèbre caudale, elle aussi munie d'hémapophysés, qu'il a rapporté à *Dunnophis microechinis* (1959; pl. 56, fig. 6-10). La présence d'hémapophysés chez *Dunnophis* constitue une caractéristique intéressante car les vertèbres dorsales de ce genre montrent de nombreuses adaptations à la vie fouisseuse, or chez les serpents fouisseurs les vertèbres caudales sont parfois dépourvues d'hémapophysés (Scolécophidiens, Aniliidae).

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE :

D. cadurcensis n'a été reconnu qu'à Malpérié et Perrière (Eocène supérieur). Dans les autres gisements (Le Bretou, Les Pradigues et Sindou D, tous de l'Eocène supérieur) le mauvais état des vertèbres ne permet pas de reconnaître l'espèce avec certitude.

CONCLUSIONS :

M. K. Hecht a donné une diagnose précise du genre; cette diagnose, qui correspond à celle de l'espèce-type *D. microechinis*, reste valable pour les *Dunnophis* de l'Eocène inférieur européen mais ne devrait pas permettre d'inclure l'espèce des Phosphorites dans ce genre. En effet, parmi les différents caractères, M. K. Hecht indique : neurépine cantonnée au tiers postérieur de l'arc neural d'où elle s'élève brutalement et absence de carène sur la surface ventrale des vertèbres dorsales moyennes. Chez *D. cadurcensis* la neurépine est longue et s'élève progressivement à partir du zygosphène et il existe une très faible carène sur les dorsales moyennes; ces deux caractères ne justifient pas la distinction générique et l'espèce des Phosphorites doit être incluse dans le genre *Dunnophis*; c'est pourquoi j'ai été conduit à modifier sensiblement la diagnose du genre.

III. — REMARQUES STRATIGRAPHIQUES

A l'Eocène supérieur les serpents sont nombreux et variés (plus de 10 espèces), à côté de formes de grande taille (*Palaeopython*) existent de nombreux serpents de petite taille : Scolécophidiens, Aniliidae, petits Boidae, Colubridae et de petits serpents de position systématique non définie. A l'Oli-

gocène inférieur les serpents sont moins variés (6 espèces), les petites formes deviennent rares alors que les serpents de grande taille (*Palaeopython*) constituent la plus grande partie de la faune; les serpents de l'Oligocène inférieur, à l'exception de *P. filholi*, sont déjà connus à l'Eocène supérieur.

Après l'Oligocène inférieur, la faune est profondément renouvelée, cet important remaniement correspond à la « grande coupure oligocène » que H.G. Stehlin avait définie en se fondant sur les faunes de mammifères. Dans les Phosphorites, une seule espèce de serpent franchit la « grande coupure », il s'agit d'un petit Boidae qui existe depuis l'Eocène supérieur mais n'est jamais abondant. La période qui suit la « grande coupure » (gisements de Ravet et d'Aubrelong 1; biozone de Hoogbutsel) se caractérise par une faune pauvre (3 espèces seulement) et très peu variée (composée uniquement de Boidae). Après cette période, les serpents connaissent un épanouissement brutal, ils sont alors abondants et représentés par 8 espèces.

Pendant tout l'Oligocène moyen on rencontre presque exclusivement des serpents de petite taille; quelques rares fragments de vertèbres et de pièces craniennes provenant d'Aubrelong 1, Ravet et Mas-de-Got démontrent cependant qu'il existait un Boidae de taille moyenne (beaucoup plus petit que *P. filholi*). L'Oligocène supérieur, connu par le seul gisement du Pech-du-Fraysse, a fourni une faune abondante mais seulement quatre espèces (uniquement des Boidae) (5).

Il convient de remarquer que les répartitions stratigraphiques des Erycinae et des Colubridae montrent, avec un léger décalage, une certaine similitude. Les Erycinae sont présents au sommet de l'Eocène supérieur (*Cadurceryx*) puis ils disparaissent au passage Eocène-Oligocène; ils ne réapparaissent qu'au sommet de l'Oligocène moyen et subsistent à l'Oligocène supérieur (*Bransateryx*). Les Colubridae apparaissent au Bretou, c'est-à-dire un peu avant les Erycinae, mais ils sont absents de l'Eocène supérieur, de l'Oligocène inférieur et de la base de l'Oligocène moyen; ils réapparaissent au Mas-du-Got et à La Plante 2 et sont présents au sommet de l'Oligocène moyen. On ne peut tirer aucune conclusion de l'absence de couleuvres au Pech-du-Fraysse; en effet, bien que rares, elles sont présentes à Coderet; il existe donc des couleuvres dans les niveaux situés immédiatement au-dessous (Rigal-Jouet 1) et au-dessus (Coderet) du Pech-du-Fraysse, il faut attendre qu'un gisement de même âge que le Pech-du-Fraysse confirme (ou infirme) l'absence de Colubridae dans ce niveau.

En conclusion, il faut remarquer que la « grande coupure oligocène » apporte une importante modification dans la composition de la faune ophidienne. D'autre part, l'histoire des serpents des Phosphorites s'accorde parfaitement avec l'histoire des rongeurs (J.L. Hartenberger, 1971 b): avant

(5) En me basant sur des fragments de vertèbres, j'avais cru reconnaître une couleuvre au Pech-du-Fraysse (in J.Y. Crochet, 1972). Depuis, un matériel additionnel important n'a pas confirmé la présence de Colubridae dans le gisement; il semble que ces fragments de vertèbres appartiennent à *Platyspondylia* dont le centrum étroit et allongé de certaines vertèbres rappelle le style vertébral des Colubridae.

la « grande coupure », l'Oligocène présente une faune plus pauvre que celle de l'Eocène supérieur; de même, la période qui suit la « grande coupure » se caractérise par une faune très pauvre.

IV. — CONCLUSIONS

Cet article doit être considéré comme une simple ébauche de l'étude des serpents des Phosphorites. Plusieurs genres et espèces n'ont pas été décrits.

Les enseignements stratigraphiques ne sont valables que pour les Phosphorites; toutefois des gisements situés dans d'autres régions permettront sans doute de vérifier les faits majeurs qui ont été dégagés grâce à l'étude des Phosphorites: appauvrissement de la faune au passage Eocène-Oligocène, profondes modifications au niveau de la « grande coupure », épanouissement de la faune ophidienne après la biozone de Hoogbutsel.

De nouveaux gisements permettront certainement de régler le problème de l'absence de couleuvres au Pech-du-Fraysse. Il faut surtout souhaiter que d'autres gisements apportent de nouvelles données concernant les couleuvres de l'Eocène supérieur.

BIBLIOGRAPHIE

- AUFFENBERG W., 1963. — The fossil snakes of Florida. *Tulane Stud. Zool.*, 10 (3): 131-216, 51 fig., 28 tabl.
- BARNES B., 1926. — Eine eozäne Wirbeltier-Fauna aus der Braunkohle des Geisel-tales. *Jahrb. Hallesch. Verband Erforsch. mitteldeutsch. Bodenschätze*, Halle, N.F., 6: 5-24, 7 fig., 3 pl.
- BONIS L. de, CROCHET J.Y., RAGE J.C., SIGÉ B., SUDRE J. et VIANEY-LIAUD M. — Nouvelles faunes de Vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 3^e sér., 174, Sc. Terre 28, 105-113, 3 tab.
- CROCHET J.Y., 1972. — Les Vertébrés de l'Oligocène supérieur du Pech-du-Fraysse, poche à phosphate du Quercy (commune de St Projet, Tarn-et-Garonne). *C.r. somm. Soc. géol. Fr.*, Paris, (9): 316-317, 1 fig.
- FILHOL H., 1877. — Recherches sur les Phosphorites du Quercy. *Ann. Sci. Géol.*, Paris, 561 p., 55 pl.
- GERVAIS P., 1873. — Mammifères dont les ossements accompagnent les dépôts de chaux phosphatés des départements de Tarn-et-Garonne et du Lot. *Journ. Zool.*, Paris, 2: 356-380, 3 fig., pl. 14-16.
- GILMORE C.W., 1938. — Fossil snakes of North America. *Geol. Soc. Amer.*, Spec. pap. n° 9, 96 p., 38 fig., 4 pl.

- HARTENBERGER J.L., 1971 a. — Contribution à l'étude des genres *Gliravus* et *Microparamys* (Rodentia) de l'Eocène d'Europe. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 4 (4) : 97-135, 18 fig., 5 pl.
- HARTENBERGER J.L., 1971 b. — Les rongeurs de l'Eocène d'Europe : leur évolution dans leur cadre biogéographique. *Thèse*, Montpellier, n° d'enregistrement C.N.R.S. : A.O. 5721, inédit, 69 p., 11 fig.
- HECHT M.K., 1959. — Amphibiens and Reptiles, in MCGREW P.O. *et al.* : The geology and paleontology of the Elk Mountain and Tabernacle Butte, Wyoming. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, 117 (3) : 130-146, fig. 2, pl. 50-57.
- HOFFSTETTER R., 1939. — Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des Ophidiens. *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 15 (3), 78 p., 13 fig., 2 pl.
- HOFFSTETTER R., 1942. — Sur la présence d'Amphisbaenidae dans les gisements tertiaires français. *C.r. somm. Soc. géol. Fr.*, Paris, (3) : 24-25.
- HOFFSTETTER R., 1946. — Les Typhlopidae fossiles. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 2^e sér., 18 (3) : 309-315, 2 fig.
- HOFFSTETTER R., 1955 a. — Sur les Boïdés fossiles de la sous-famille des Erycinés. *Cr. Acad. Sci.*, Paris, 240 (6) : 644-645.
- HOFFSTETTER R., 1955 b. — Squamates de type moderne. in PIVETEAU J., *Traité de Paléontologie*, 5 : 606-662, 26 fig.
- HOFFSTETTER R., 1962. — Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. Colloque intern. C.N.R.S. n° 104 (Problèmes actuels de Paléontologie), Paris, 1961, p. 243-278.
- HOFFSTETTER R., 1968. — Review of : « A contribution to the classification of snakes » by G. Underwood. *Copeia*, Philadelphie, (1) : 201-213.
- HOFFSTETTER R. et RAGE J.C., 1972. — Les Erycinae fossiles de France (Serpentes, Boidae). Compréhension et histoire de la sous-famille. *Ann. Pal. (Vertébrés)*, Paris, 58 (1) : 81-124, 11 fig., 2 pl.
- KUHN O., 1939. — Die Schlangen (Boidae) aus dem Mitteleozän des Geiseltales. *Nov. Acta Leopold.*, N.F., 7 : 119-133, 3 pl.
- KUHN O., 1963. — Serpentes. *Fossilium Catalogus. I : Animalia*, pars 103, 45 p.
- LANGE B., 1970. — Sur l'existence d'un gisement fossilifère d'âge Oligocène inférieur dans les phosphorites du Quercy. *C.r. somm. Soc. géol. Fr.*, Paris, (5) : 151-152.
- LYDEKKER R., 1888 a. — Notes on tertiary Lacertilia and Ophidia. *Geol. Mag.*, Londres, 5 (3) : 110-113.
- LYDEKKER R., 1888 b. — Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum N.H. Part I. Taylor and Francis, Londres xxviii + 309 p., 69 fig.
- MŁYNARSKI M., 1961. — Serpents pliocènes et pléistocènes de la Pologne avec la revue critique des Colubridés fossiles. *Folia quaternaria*, Cracovie, 4 : 1-45, 6 pl.
- OWEN R., 1850. — Monograph on the fossil Reptilia of the London Clay. Part II. Crocodilia, Ophidia. *Palaeont. Soc.*, Londres, 68 p., 14 pl.
- PAPP et THENIUS E., 1954. — Vösendorf- ein Lebensbild aus dem Pannon des Wien Beckens. *Mitt. Geol. Ges. Wien*, 46, 109 p., 15 pl.

- PORTIS A., 1901. — Il *Palaeopython sardus*, nuova Pytonide del Miocene medio de Sardegna. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, Rome, 20: 247-253, 1 fig.
- RAGE J.-C., 1973. — Présence de *Dunnophis* (Reptilia, Serpentes) dans l'Eocène et l'Oligocène européens. *C. R. somm. Soc. géol. Fr.*, Paris, 3: 76-78, 1 fig.
- ROCHEBRUNE A.T. de, 1880. — Révision des Ophiidiens fossiles du Muséum d'Histoire naturelle. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2^e sér., 3: 271-296, pl. 12.
- ROCHEBRUNE A.T. de, 1884. — Faune ophiologique des Phosphorites du Quercy. *Mém. Soc. Sci. nat. Saône-et-Loire*, Chalon-sur-Saône, 5: 149-164, 2 pl.
- ROMER A.S., 1956. — Osteology of the Reptiles. Univ. Chicago Press, xxi + 772 p., 248 fig.
- STEFANO G. de, 1905. — Appunti sui Batraci e sui Rettili del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol. Parte III. Coccodrilli-Serpenti-Tartarughe. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, Rome, 24: 17-63, table. 3-5.
- STEHLIN H.G., 1909. — Remarques sur les faunules de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 4 (9): 488-520.
- THALER L., 1972. — Datation, zonation et Mammifères. (Colloque sur les méthodes et les tendances de la stratigraphie, Orsay, septembre 1970). *Mém. B.R.G.M.*, 77: 411-424, 4 tabl.
- UNDERWOOD G., 1950. — On the distribution of the snakes of the family Boidae. *Proc. Zool. Soc. London*, 120: 713-714.
- UNDERWOOD G., 1967. — A contribution to the classification of snakes. *Brit. Mus. Nat. Hist. Publ. n° 653*, 179 p., 14 fig., 3 tabl.
- ZIGNÒ A. de, 1890 — Ofidiani trovati allo fossile e description die du Colubri scoperti nei terreni terziari del Veneto. *Atti Mem. Acad. Sci. Lett.*, Padoue, 6: 109-114, 2 fig.