

LE PEUPEMENT ANIMAL DE MADAGASCAR: UNE COMPOSANTE VENUE DE LAURASIE EST-ELLE ENVISAGEABLE?

Jean-Claude RAGE

*Laboratoire de paléontologie des vertébrés (URA 1761 du CNRS), Université Paris 6, 4 place Jussieu,
75252 Paris cedex 05, FRANCE*

ABSTRACT.- It is generally accepted that most taxa living today in Madagascar came from Africa. But new paleogeographic results suggest another geographic origin for some of the Malagasy fauna. By the end of the Cretaceous, India was connected to Asia by a land route, although it was still in a southern position at that time. Moreover, India was still close to Madagascar, and the Seychelles Plateau intervened between these two plates, enabling exchange between them. Such a connection could have permitted certain groups such as « Iguanidae » (Lacertilia) and Boinae (Serpentes) to migrate to Madagascar from Laurasia. These groups, which are present today in Madagascar but are lacking in Laurasia and Africa, had reached the former by the end of the Cretaceous and the early Tertiary. Assuming that the absence of fossils of these groups in Africa does not represent a gap in the paleontological record, it is hypothesized that iguanids and boinae reached Madagascar from Laurasia via an Indian route. Other groups (perhaps including lemurs, the closest relatives of which were Laurasian) may have reached Madagascar in a similar manner. This hypothesis is not incompatible with the existence of exchanges between Madagascar and Africa.

KEY-WORDS.- Boinae, Iguanidae, India, Laurasia, Madagascar

RESUME.- La proximité géographique entre Madagascar et l'Afrique a souvent conduit à rechercher la source du peuplement malgache en Afrique. De nouvelles données paléogéographiques permettent d'envisager une autre origine pour une partie de la faune de Madagascar. A la fin du Crétacé, une communication terrestre s'est établie entre l'Asie et l'Inde qui occupait alors une position encore très méridionale. L'Inde était alors encore très proche de Madagascar. Le plateau des Seychelles s'intercalait entre ces deux plaques et a pu fonctionner comme une communication entre elles. On peut supposer, à titre d'hypothèse, qu'une telle connexion a pu permettre le passage, depuis la Laurasia, de certains groupes comme, par exemple les Iguanidés (lézards) et les Boïnés (serpents). Ces deux groupes, aujourd'hui absents de Laurasia et d'Afrique, avaient atteint la Laurasia à la fin du Crétacé et au début du Tertiaire. En supposant que l'absence de ces deux groupes à l'état fossile en Afrique n'est pas une lacune de nos connaissances, cette hypothèse d'une voie Laurasia-Inde permet d'expliquer leur présence (et celle d'autres groupes: Lémuriens ?) à Madagascar. Ceci n'est pas incompatible avec des échanges avec l'Afrique.

MOTS-CLES.- Boinae, Iguanidae, Inde, Laurasia, Madagascar

INTRODUCTION

Le problème du peuplement animal de Madagascar a souvent été posé et se pose toujours (pour une revue récente, voir PAULIAN, 1975). L'une des caractéristiques de la

faune de Madagascar, d'après MILLOT (1952) est son hétérogénéité. BLANC (1972) souligne ce même aspect, à propos de la faune reptilienne. Cette hétérogénéité suggère des origines, des apports différents.

La proximité géographique de Madagascar et de l'Afrique a généralement conduit à rechercher l'origine des formes malgaches sur ce dernier continent. Les relations Madagascar-Afrique sont évidentes, mais des régions autres que l'Afrique ont dû contribuer au peuplement de l'île. Il ne faut pas oublier que si le continent le plus proche de Madagascar est l'Afrique, Madagascar est resté plus longtemps en contact avec l'Inde qu'avec l'Afrique. De plus, par l'intermédiaire de l'Inde, Madagascar était en contact avec l'Antarctique, l'Amérique du Sud et l'Australie, alors que l'île était déjà séparée de l'Afrique. En effet, la séparation entre le bloc Madagascar-Inde et l'Afrique s'est amorcée il y a environ 140 millions d'années (Jurassique terminal), alors que l'ensemble Madagascar-Inde s'est détaché du bloc Antarctique-Australie plus tard, au cours du Crétacé inférieur (les premiers signes de cette séparation se sont manifestés vers 123 Ma, mais la séparation effective a sans doute été plus tardive). Enfin, la séparation entre Madagascar et l'Inde (plus les Seychelles) s'est produite à une date peu précise; le contact subsistait à 83 Ma mais l'ouverture aurait été définitive à 65 Ma (BESSE & COURTILOTT, 1988). D'autre part, une nouvelle hypothèse concernant l'histoire paléobiogéographique de l'Inde a été avancée ces dernières années (voir ci-dessous); elle conduit à une reconsidération des relations paléobiogéographiques et de l'histoire du peuplement de Madagascar.

Des relations étroites ont été relevées depuis longtemps entre des formes actuelles malgaches et sud-américaines. Le cas est bien connu pour certains vertébrés: Podocnemididae (Chéloniens), Iguanidae (Lézards), Boinae (Serpents). PAULIAN (1975) cite aussi des affinités sud-américaines pour divers invertébrés malgaches (plusieurs groupes d'Insectes et de Myriapodes). Je n'examinerai pas, ici, le cas des invertébrés.

Pour expliquer une telle distribution, Madagascar et Amérique du Sud, l'explication la plus simple et la plus fréquemment avancée est que les groupes concernés ont d'abord été distribués en Amérique du Sud, en Afrique et à Madagascar. Ils auraient ensuite disparu d'Afrique, laissant une répartition disjointe. Ceci est démontré pour les Podocnemididae, encore que l'histoire de ce groupe soit un peu plus complexe (BROIN, 1988). Cette famille était présente en Amérique du Sud et en Afrique dès le Crétacé inférieur; elle a disparu d'Afrique au cours du Tertiaire. Ne restent actuellement que les formes d'Amérique du Sud (Podocnemidinae) et de Madagascar (Erymnochelyinae); la famille a atteint l'île à une date indéterminée. Toutefois, le schéma est rendu plus complexe par la présence de Podocnemididae en Europe et en Inde au Crétacé supérieur et au Tertiaire. Le rôle de l'Afrique a aussi été implicitement évoqué pour les Iguanidae par ESTES (1982) et pour les Boinae par UNDERWOOD (1976). Mais dans le cas de ces deux taxons, à la différence des Podocnemididae, nous ne connaissons pas de fossiles en Afrique. Il faut donc examiner le problème de ce continent.

LA QUESTION DES LACUNES AFRICAINES

Le rôle de l'Afrique a souvent été évoqué lors de discussions paléogéographiques. Des auteurs ont généralement voulu accorder à ce continent un rôle (berceau, voie de passage) qui ne peut pas être démontré car les groupes discutés n'ont pas de fossiles africains. L'explication alors avancée est que l'Afrique a été peu étudiée et que la

paléontologie africaine est donc peu significative: implicitement, si les fossiles en question y sont absents c'est qu'on ne les y a pas encore découverts (par exemple, STORCH, 1993; THEWISSEN, 1990). Pourtant l'Afrique a été étudiée et on peut penser que les absences sont significatives (JAEGER & RAGE, 1990).

La liste des taxons manquants en Afrique ne peut pas résulter uniquement de l'absence de découvertes. Parmi les plus remarquables, citons les Hadrosauridae, dinosaures de grande taille du Crétacé supérieur à large distribution géographique (Amérique du Nord, Amérique du Sud, Europe, Asie). Les Phareodontinae (Poissons, Osteoglossidae d'eau douce) connus depuis le Crétacé supérieur en Amérique du Sud, sont présents au Paléogène en Amérique du Nord, Amérique du Sud, Asie et Australie, mais n'ont pas été trouvés en Afrique (GAYET *et al.*, 1992). Un groupe d'espèces de Dipneustes dulçaquicoles fossiles (« groupe de *Ptychoceratodus madagascariensis* ») est connu dans le Crétacé de Madagascar, d'Amérique du Sud, d'Amérique du Nord et d'Australie, mais il manque en Afrique (MARTIN, 1982). Chez les végétaux, le hêtre austral *Nothofagus* a été trouvé, fossile, dans tous les domaines gondwaniens (y compris en Antarctique) et même, par sondage, sur des fonds marins (TANAL, 1986), mais il n'a jamais été trouvé en Afrique. Enfin, la paléodistribution d'un autre groupe de végétaux, les Lauracea, connu depuis le Crétacé comprenait l'Amérique du Nord, l'Amérique du Sud, l'Europe et l'Asie au Paléogène, mais pas l'Afrique (TAYLOR, 1988). La lacune africaine dans la répartition des Angiospermes tropicales actuelles (« disjonction africaine »; AUBREVILLE, 1976) tend à confirmer ces observations. Il paraît difficile d'admettre que toutes ces absences ne sont dues qu'au fait que l'on n'a pas encore trouvé de fossiles africains.

L'histoire paléogéographique de l'Afrique est compatible avec ces absences. Définitivement privée de contacts directs avec les autres continents à partir de l'Albien (environ 100 Ma), elle n'a retrouvé un tel contact qu'au début du Miocène avec la collision Eurasie/plaque arabo-africaine. Cette collision a permis des échanges terrestres à partir de 20/18 Ma. Dans l'intervalle l'Afrique n'a été reliée à d'autres continents (Amérique du Sud, Eurasie) que par des voies qui ont joué comme des filtres très sélectifs (RAGE, 1988, 1995). Ainsi, pendant environ 80 Ma, l'Afrique a été pratiquement isolée et l'absence de divers taxons sur ce continent n'est donc pas, a priori, surprenante.

En admettant que l'absence d'Iguanidae et de Boinae, sur ce continent, ne sont pas des lacunes de notre documentation paléontologique, il faut trouver une voie autre que l'Afrique pour expliquer leur présence à Madagascar.

UNE VOIE AUTRE QUE L'AFRIQUE ?

Si le rôle de l'Afrique ne peut pas être retenu, une autre voie terrestre doit avoir joué un rôle. Or, il a été montré que, dès la fin du Crétacé, l'Inde s'est trouvée reliée à la Laurasie (en fait l'Asie) par une connexion terrestre (pour une revue de la question, voir PRASAD *et al.*, 1995 et RAGE & JAEGER, 1995). Cette hypothèse, fondée sur des données paléontologiques, a été confirmée par des résultats paléomagnétiques (KLOOTWIJK *et al.*, 1992) et stratigraphiques (BECK *et al.*, 1995).

Donc, à partir de la fin du Crétacé, l'Inde était reliée à l'Asie par une voie terrestre, probablement temporairement discontinue. De plus, vers la fin du Crétacé et le début du Tertiaire, l'Inde restait proche de Madagascar, le plateau des Seychelles formant encore une connexion pratiquement continue entre ces deux domaines (PATRIAT & SEGOUFIN,

1988). Il semble donc possible que Madagascar ait pu être rejoint par voie terrestre, à partir de l'Asie, à la fin du Crétacé et/ou au début du Tertiaire.

DEUX REPARTITIONS GEOGRAPHIQUES PROBLEMATIQUES: LES IGUANIDAE (LACERTILIA) ET LES BOINEA (SERPENTES)

Le cas des Iguanidae

Les Iguanidae, au sens classique, ne forment probablement pas un groupe monophylétique. Toutefois, leur paraphylie ne peut pas être démontrée et ESTES *et al.* (1988) regardent la famille comme un métataxon (métataxon: groupe dont il est impossible de prouver la monophylie ou la paraphylie). FROST et ETHERIDGE (1989) ont reconnu huit ensembles monophylétiques à l'intérieur des Iguanidae classiques et les ont tous élevés au grade de famille, faisant éclater les traditionnels Iguanidae. Si cette solution règle certains problèmes, toutes ces familles étant monophylétiques, la question de fond subsiste: les Iguanidae au sens traditionnel sont-ils monophylétiques? Il ne semble pas nécessaire de multiplier les taxons et je retiens, ici, les Iguanidae au sens classique. Quoi qu'il en soit, que le groupe soit mono-ou paraphylétique, il conserve une signification paléobiogéographique (RAGE & JAEGER, 1995).

Actuellement, les Iguanidae sont essentiellement américains: Amérique du Nord depuis le sud du Canada, Amérique Centrale, Caraïbes, Amérique du Sud jusqu'au nord de la Terre de Feu. On les retrouve dans des îles du Pacifique proches des Amériques. Les Iguanidae sont aussi présents dans des îles du Pacifique beaucoup plus isolées, les Fidji et les Tonga. Les iguanes de toutes ces îles du Pacifique appartiennent à des groupes présents dans les domaines américains (FROST & ETHERIDGE, 1989). A partir de l'un des continents américains, ils ont probablement atteint ces îles par radeaux flottants (BLANC, 1982). Enfin, les Iguanidae occupent Madagascar (et Grande Comore) (Fig. 1). Mais les formes malgaches constituent un groupe propre, que l'on peut nommer les Oplurinae (Opluridae pour FROST & ETHERIDGE, 1989), qui n'est pas représenté hors de Madagascar et Grande Comore.

La position phylétique des iguanes malgaches a été très discutée (CROIZAT, 1958; RENOUS, 1979). D'après les travaux récents, les iguanes malgaches sont étroitement apparentés aux iguanes américains. Plus précisément, FROST et ETHERIDGE (1989) envisagent des relations entre les Oplurinae d'une part, et les « scéloporinés », ou les « tropidurinés » voire les « anoles » d'autre part, c'est-à-dire entre les iguanes malgaches et des iguanes strictement américains (non représentés dans les îles du Pacifique). Les Oplurinae forment un groupe monophylétique (BLANC *et al.*, 1983; FROST & ETHERIDGE, 1989). Une telle structure, le groupe dérivant d'un unique ancêtre et n'ayant pas donné de descendant pouvant être classé hors du groupe, est compatible avec une arrivée sur l'île (dispersion) suivie d'un confinement sur ce territoire.

Si on exclut la présence d'Iguanidae en Afrique, à quelque période que ce soit, l'hypothèse paléobiogéographique la plus convaincante avancée jusqu'à présent est celle de BLANC (1982). En effet, considérant que les Iguanidae n'ont jamais occupé l'Afrique, et tenant compte du fait que l'Antarctique et l'Amérique du Sud se sont séparées tardivement (75 Ma pour BLANC), il a conclu que les Iguanidae ont pu atteindre

l'Antarctique, comme l'ont fait d'autres taxons. A partir de l'Antarctique, les iguanes auraient pu arriver à Madagascar par radeau. Cependant, nous savons maintenant que les Iguanidae étaient présents sur les continents laurasiatiques au Crétacé supérieur et au Paléogène. Plus précisément, ils étaient présents dans le Crétacé et le Paléogène d'Amérique du Nord (GAO & HOU, 1995), en Europe très probablement dans le Crétacé supérieur (RAGE, en cours) et de façon certaine à l'Eocène (RAGE & AUGÉ, 1993) et, en Asie, dans le Crétacé supérieur (BORSUK-BIALYNICKA & ALIFANOV, 1991); la famille a aussi été citée avec doute dans l'Oligocène asiatique (CKHIKVADZE *et al.*, 1983). Si les Iguanidae étaient présents en Eurasie à la fin du Crétacé et au début du Tertiaire, ils ont pu emprunter la voie indienne et ainsi atteindre Madagascar par l'intermédiaire du plateau des Seychelles. Cette possibilité semble moins aléatoire que celle que BLANC a avancée.

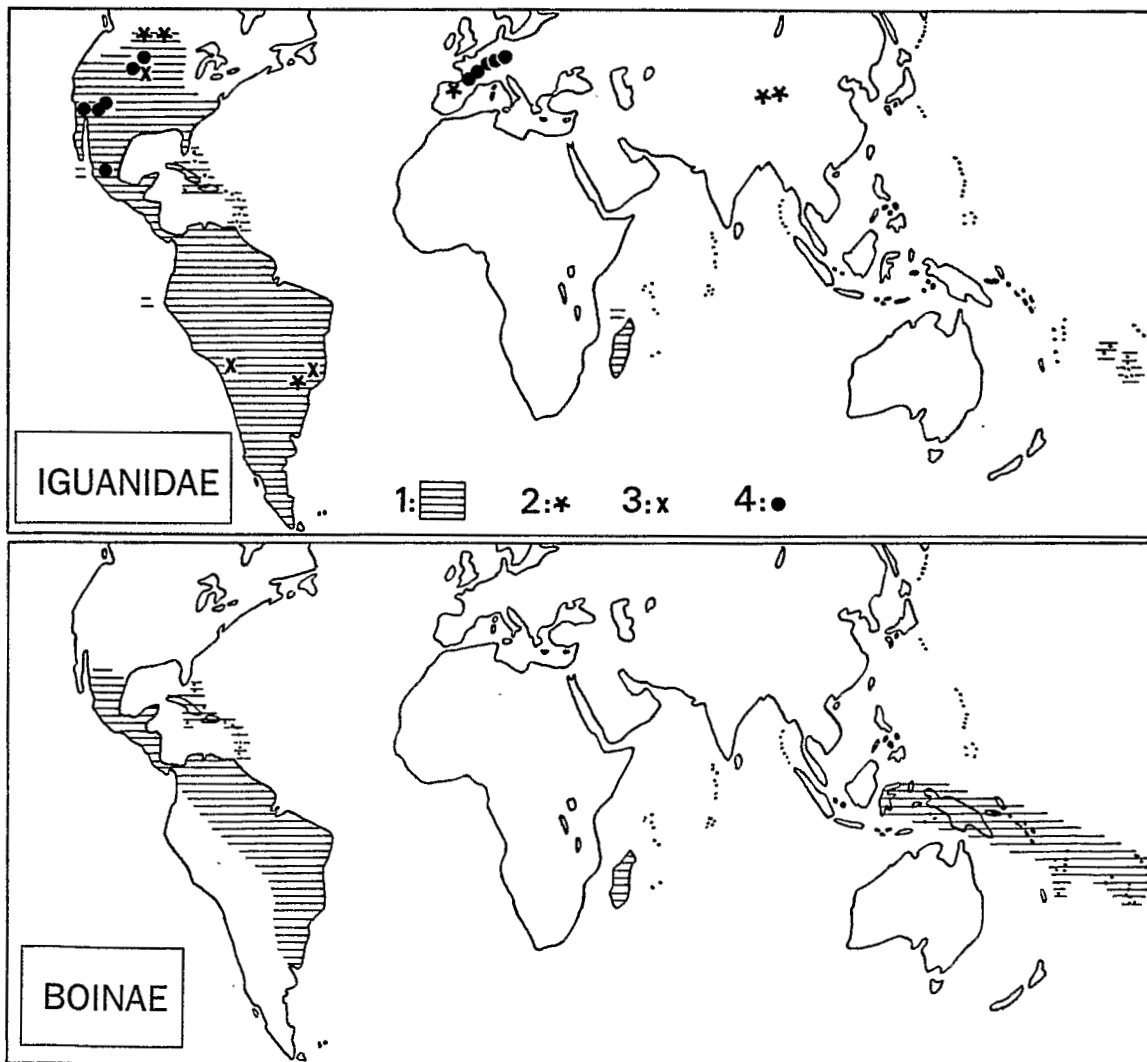


Fig. 1. Répartitions des Iguanidae et des Boinae. 1: actuels, 2: Crétacé supérieur, 3: Paléocène, 4: Eocène. Pour les Boinae fossiles, voir texte.

Le cas des Boinae

Les Boidae sont traditionnellement subdivisés en trois groupes: Boinae, Pythoninae et Erycinae. La position et la structure phylétiques des Boinae n'ont fait l'objet que de deux analyses (UNDERWOOD, 1976; KLUGE, 1991). Dans les deux cas, les Boinae sont considérés comme monophylétiques. Mais je pense que ces phylogénies ne doivent pas être acceptées comme définitives; le groupe pourrait être paraphylétique (? souche des Erycinae). Quoi qu'il en soit, les Boinae ne sont pas polyphylétiques, le groupe présente donc un intérêt paléogéographique.

Aujourd'hui, les Boinae occupent l'Amérique Centrale, les îles Caraïbes et l'Amérique du Sud, mais aussi Madagascar et plusieurs îles du Pacifique (de Célèbes aux îles de la Société). Cette répartition rappelle donc celle des Iguanidae de façon frappante (Fig. 1).

Les Boinae malgaches comprennent deux genres, *Sanzinia* et *Acrantophis*, regroupés dans les Sanziniini par HOFFSTETTER et RAGE (1972). Leurs affinités avec les Boinae américains (et non avec ceux du Pacifique) ont été reconnues depuis longtemps. BOULENGER (1893) plaçait *Acrantophis* et *Sanzinia* en synonymie avec respectivement, *Boa* et *Corallus*, deux genres sud-américains. UNDERWOOD (1976) ET KLUGE (1991) ont, eux aussi, reconnu de telles relations. KLUGE considère d'ailleurs que les deux genres malgaches tombent en synonymie avec le sud-américain *Boa*. Malheureusement, il évoque simplement une vicariance (ce qui est évident) sans essayer d'expliquer comment elle a pu se produire. De toute façon, il écrit lui-même (1991: 48) que les Boinae de Madagascar ont divergé à partir d'un ancêtre sud-américain, ce qui suppose une dispersion.

Comme les Iguanidae, les Boinae sont connus dans le Paléogène laurasiatique. Toutefois, ici se pose un problème. La famille (les Boidae) était présente en Laurasia dès le Crétacé terminal (RAGE, 1987); elle y a connu une très forte radiation et y est devenue le groupe dominant pendant le Paléogène. Malheureusement, il est très difficile de reconnaître les sous-familles, à l'exception des Erycinae, et l'immense majorité des fossiles reste indéterminée au-dessous du niveau familial. Cependant, dans quelques rares cas, des os permettent de déterminer la sous-famille et ainsi nous savons que les Boinae ont pénétré en Laurasia. Nous pouvons donc envisager, pour eux, la même histoire que pour les Iguanidae, c'est-à-dire un passage Asie-Inde-Madagascar.

CONCLUSIONS

A la fin du Crétacé et au début du Tertiaire, une route terrestre possible s'intercalait entre l'Asie et Madagascar, par l'Inde et le plateau des Seychelles (Fig. 2). Comme les Iguanidae et les Boinae étaient présents en Laurasia au Crétacé supérieur et/ou au début du Tertiaire, ils ont peut-être atteint Madagascar par cette voie. Si cette hypothèse est exacte, elle pourrait expliquer la présence d'autres taxons à Madagascar, par exemple les Lémuriens dont les groupes qui leur sont le plus étroitement apparentés (Adapiformes ou Omomyiformes) étaient tous laurasiatiques. Cette route n'est pas incompatible avec des échanges entre Afrique et Madagascar.

Cette hypothèse repose essentiellement sur le problème des lacunes africaines. D'autre part, l'Inde pourra peut-être apporter des données plus directes mais la

paléontologie du Crétacé et du Tertiaire ancien y est à ses débuts. Quant à Madagascar, le Crétacé y fournira sans doute de petits vertébrés, mais il n'y a pas de Tertiaire. En raison de ces incertitudes, la proposition avancée ici ne doit être considérée que comme une hypothèse de travail.

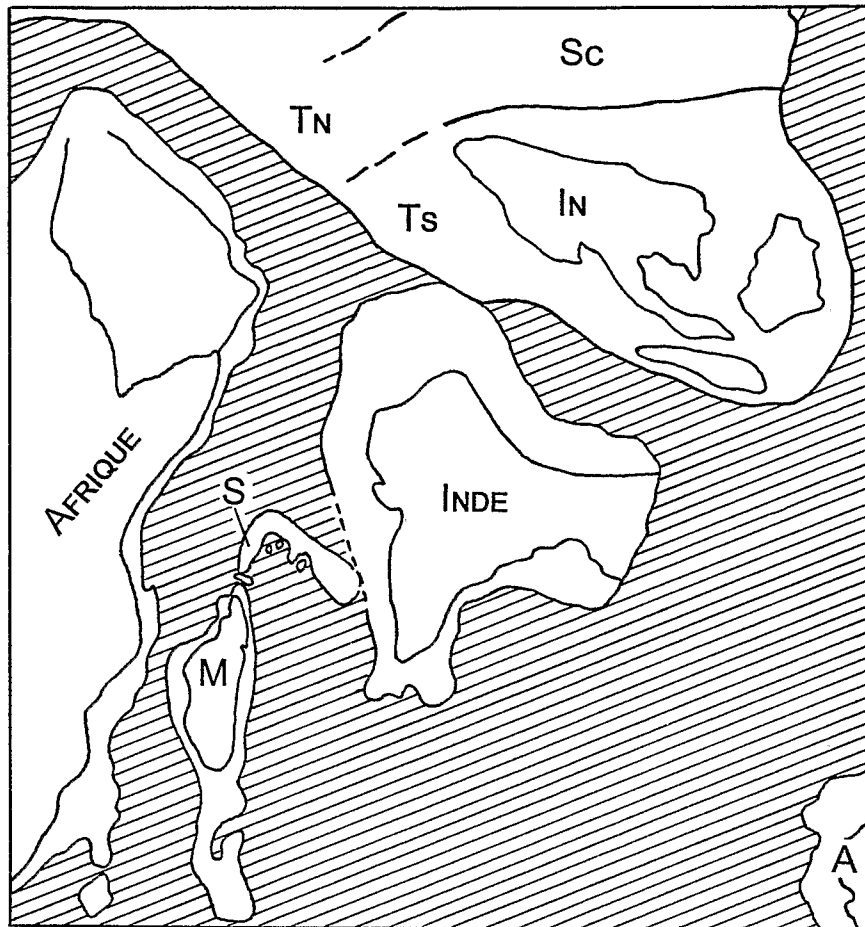


Fig. 2. La possible voie Asie-Madagascar à la fin du Crétacé (d'après JAEGER *et al.*, 1989, modifié d'après PATRIAT & SEGOUFIN, 1988). A: Australie, IN: Indochine, M: Madagascar, S: plateau des Seychelles, SC: bloc de la Chine du sud, TN: Tibet nord, TS: Tibet sud.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBREVILLE, A., 1976. Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiques tropicales. *Adansonia*, 16: 297-354.
- BECK, R.A., D.W. BURBANK, W.J. SERCOMBE, G.W. RILEY, J.V. BARNDT, J.R. BERRY, J. AFZAL, A.M. KHAN, H. JURGEN, J. METJE, A. CHEMMA, N.A. SHAFIQUE, R.D. LAWRENCE & M.A. KHAN, 1995. Stratigraphic evidence for an early collision between northwest India and Asia. *Nature*, 373: 55-58.

- BESSE, J. & V. COURTILOT, 1988. Paleogeographic maps of the continents bordering the Indian Ocean since the early Jurassic. *J. Geophys. Res.*, 93(B 10): 11791-11808.
- BLANC, C.P., 1972. Les Reptiles de Madagascar et des îles voisines. *In*: R. Battistini & G. Richard-Vindard (eds.), *Biogeography and ecology in Madagascar*. pp. 501-614. W. Junk, La Haye.
- BLANC, C.P., 1982. Biogeographical aspects of the distribution of Malagasy iguanids and their implication. *In*: G.M. Burghardt & A.S. Rand (eds.), *Iguanas of the World*. pp. 38-45. Noyes Publ., Park Ridge.
- BLANC, C.P., F. BLANC & J. ROUAULT, 1983. The interrelationships of Malagasy iguanids. *J. Herpetol.*, 17: 129-136.
- BORSUK-BIALYNICKA, M. & V. ALIFANOV, 1991. First Asiatic « iguanid » lizards in the late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontol. Polonica*, 36: 325-342.
- BOULENGER, G.A., 1893. *Catalogue of the snakes in the British Museum (Natural History)*, 1. British Museum (Natural History), Londres, xiii + 448 p.
- BROIN, F. de, 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Stud. Palaeocheloniol.*, 2: 103-142.
- CKHIKVADZE, V., S.SH. SHAMMAKOV & G. ZEROVA, 1983. Matériaux pour l'histoire de la faune de Squamates d'Asie Centrale et du Kazakhstan. *Izvestia A.N. Turkmen. S.S.R.*, 2: 3-8. (en russe).
- CROIZAT, L., 1958. *Panbiogeography*. Caracas, 2749 p.
- ESTES, R., 1982. The fossil record and early distribution of lizards. *In*: A. Rhodin & K. Miyata (eds.), *Advances in herpetology and evolutionary biology*. pp. 366-398. *Mus. Comp. Zool.*, Cambridge.
- ESTES, R., K. DE QUEIROZ & J. GAUTHIER, 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. *In*: R. Estes & G. Pregill (eds.), *Phylogenetic relationships of the lizards families*. pp. 119-281. Stanford Univ. Press, Stanford.
- FROST, D.R. & R. ETHERIDGE, 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanid lizards (Reptilia, Squamata). *Miscell. Publ., Univ. Kansas*, 81: 2-65.
- GAO, K. & L. HOU, 1995. Late Cretaceous fossil record and paleobiogeography of iguanian Squamates. *In*: A. Sun & Y. Wang (eds.), *Sixth Symp. Mesozoic Terrest. Ecosyst. and Biota. Short papers*. pp. 47-50. China Ocean Press, Beijing.
- GAYET, M., J.C. RAGE, T. SEMPERE & P.Y. GAGNIER, 1992. Modalités des échanges de vertébrés continentaux entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur et au Paléocène. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 163: 781-791.
- HOFFSTETTER, R. & J.C. RAGE, 1972. Les Erycinae fossiles de France (Serpentes, Boidae). Compréhension et histoire de la sous-famille. *Ann. paléontol.*, 58: 81-124.
- JAEGER, J.J., V. COURTILOT & P. TAPPONNIER, 1989. Paleontological view of the ages of the Deccan Traps, the Cretaceous/Tertiary boundary, and the India/Asia collision. *Geology*, 17: 316-319.
- JAEGER, J.J. & J.C. RAGE, 1990. Reply to the Thewissen and Buffetaut Comments on « Paleontological views of the ages of the Deccan Traps, the Cretaceous/Tertiary boundary and the India/Asia collision ». *Geology*, 18: 186-187.

- KLOOTWIJK, C.T., J.S. GEE, J.W. PEIRCE, G.M. SMITH & P.L. MCFADDEN, 1992. An early India-Asia contact. *Geology*, 20: 395-398.
- KLUGE, A.G., 1991. Boine snake phylogeny and research cycles. *Miscell. Publ., Mus. Zool., Univ. Michigan*, 178: 1-58.
- MARTIN, M., 1982. Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des Dipneustes postpaléozoïques, conséquences stratigraphiques et paléogéographiques. *In: E. Buffetaut, P. Janvier, J.C. Rage & P. Tassy (éds.), Phylogénie et paléobiogéographie*. 53-64. *Geobios, mém. sp. 6*.
- MILLOT, J., 1952. La faune malgache et le mythe gondwanian. *Mém. Inst. Sci. Madagascar, A*, 7: 1-36.
- PATRIAT, P. & J. SEGOUFIN, 1988. Reconstruction of the Central Indian Ocean. *Tectonophysics*, 155: 211-234.
- PAULIAN, R., 1975. La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. *In: T. Monod (éd.), Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque*. pp. 57-70. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., A*, 88.
- PRASAD, G.V.R., C.K. KHAJURIA & B.K. MANHAS, 1995. Palaeobiogeographic significance of the Deccan infra- and intratrappean biota from peninsular India. *Historical Biol.*, 9: 319-334.
- RAGE, J.C., 1987. Fossil History. *In: R.A. Seigel, J.T. Collins & S.S. Novak, Snakes: Ecology, and evolutionary Biology*. pp. 51-76. *McMillan Publ. Co., New York*.
- RAGE, J.C., 1988. Gondwana, Tethys and terrestrial Vertebrates during the Mesozoic and Cainozoic. *In: M.G. Audley-Charles & A. Hallam (eds.), Gondwana and Tethys*. pp. 235-273. *Geol. Soc. special paper n° 37, Oxford Univ. Press*.
- RAGE, J.C., 1995. La Téthys et les dispersions transtéthysiennes par voie terrestre. *Biogeographica*, 71: 109-126.
- RAGE, J.C. & M. AUGÉ, 1993. Squamates from the Cainozoic of the Western part of Europe. A review. *Rev. Paléobiol.*, vol. sp. 7: 199-216.
- RAGE, J.C. & J.J. JAEGER, 1995. The sinking Indian raft: A response to Thewissen and McKenna. *Syst. Biol.*, 44: 260-265.
- RENOUS, S., 1979. Application des principes cladistiques à la phylogénie et la biogéographie des Lacertiliens. *Gegenbaurs morph. Jahrb.*, 125: 376-432.
- STORCH, G., 1993. « Grube Messel » and African-South American faunal connection. *In: W. George & R. Lavocat (eds.), The Africa-South America connection*. pp. 76-86. *Clarendon Press, Oxford*.
- TANAI, T., 1986. Phytogeographic and phylogenetic history of the genus *Nothofagus* Bl. in the Southern Hemisphere. *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., ser. IV*, 21: 505-582.
- TAYLOR, D.W., 1988. Eocene floral evidence of Lauraceae: Corroboration of the North American megafossil record. *Amer. J. Bot.*, 75: 948-957.
- THEWISSEN, J.G.M., 1990. Comment on Paleontological view of the ages of the Deccan Traps, the Cretaceous/Tertiary boundary, and the India-Asia collision. *Geology*, 18: 185.
- UNDERWOOD, G., 1976. A systematic analysis of boid snakes. *In: A. d'A. Bellairs & C.B. Cox (eds.), Morphology and Biology of Reptiles*. pp. 151-175. *Linn. Soc. Sympos. ser. 3, Academic Press, Londres*.