



Éditorial / Editorial

Paléobiologie et paléobiogéographie des amphibiens et reptiles : un hommage à Jean-Claude Rage – 1^{re} partie



Palaeobiology and palaeobiogeography of amphibians and reptiles: An homage to Jean-Claude Rage – Part I

Avant-propos

Jean-Claude Rage est décédé le 30 mars 2018. Sa mort soudaine laisse un grand vide dans la communauté paléontologique française et dans la communauté paléoherpétologique internationale, dont il était un membre estimé et éminent. La vie et le travail de Jean-Claude ont fait l'objet d'articles récents (Roček et al., 2018 ; Steyer et Buffetaut, 2012), de sorte que seul un bref résumé en est proposé ici. Au cours de sa brillante carrière en paléontologie, essentiellement au Centre national de la recherche scientifique (CNRS) qu'il intégra en 1968, Jean-Claude a publié plusieurs centaines d'articles, principalement dans le domaine de la paléoherpétologie, un sujet sur lequel il était un expert internationalement reconnu. Au-delà de la description d'un grand nombre de nouveaux taxons et d'assemblages fauniques d'amphibiens et de squamates, Jean-Claude s'est efforcé de relier son travail anatomique et systématique à des problématiques paléobiologiques, et surtout paléobiogéographiques, plus vastes. Il fut l'un des premiers paléontologues français à interpréter les données fossiles sur lesquelles il travaillait en termes de déplacements continentaux et de tectonique des plaques. Cette approche originale a conduit Jean-Claude à enseigner la paléobiogéographie continentale à des générations d'étudiants dans plusieurs universités françaises et au Muséum national d'histoire naturelle (MNHN, Paris). La compilation des quatorze articles du présent volume commémoratif tente de refléter l'éventail étendu d'intérêts scientifiques de Jean-Claude ainsi que son engouement pour des questions plus vastes de paléontologie des Vertébrés. Jean-Claude s'intéressait même à d'autres sujets naturalistes, comme en témoignent ses dessins de divers animaux actuels (Fig. 1). Ce fascicule sera suivi d'un second numéro dédié à Jean-Claude, du fait du changement

d'éditeur de cette revue, qui s'accompagnera, dès janvier 2020, d'un passage vers un accès en ligne gratuit pour tous nos articles, sans frais de publication pour les auteurs.

Dans le premier article de ce fascicule, Gardner et al. étudient les événements de dispersion chez des tétrapodomorphes basaux et autour du passage à un mode de vie terrestre chez les vertébrés. Pour ceci, ils produisent des populations d'arbres calibrés dans le temps et un modèle d'évolution pour coordonnées géographiques qui évite les pertes d'informations pouvant être causées par une discrétisation des données géographiques. Les auteurs concluent que les reconstitutions sur les taux de dispersion et les aires d'origine des taxons sont influencées par des biais spatio-temporels dans le registre fossile, dont la qualité est modélisée par un décompte de formations par étage géologique et par région. Ceci s'explique, logiquement, par les grandes lacunes de ce registre pendant le Dévonien et le début du Carbonifère, qui incluent la fameuse lacune de Romer (Coates et Clack, 1995).

Gómez et Lires mettent en lumière la diversité écomorphologique des grenouilles du Crétacé inférieur (Barrémien) de la péninsule Ibérique à l'aide d'une analyse canonique phylogénétique flexible basée sur les proportions des membres. Ils concluent qu'à cette époque, les grenouilles avaient visiblement déjà produit des formes sauteuses ou nageuses assez spécialisées. Ceci corrobore les reconstructions paléoenvironnementales suggérant que cette région correspondait à une grande zone humide subtropicale.

Rolando et al. décrivent un nouveau taxon de pipimorphe (anoures) éocène de Patagonie (Argentine), qui semble être le groupe-frère du groupe apical des pipidés. L'analyse phylogénétique et la distribution stratigraphique et géographique des taxons (actuels et éteints) concernés suggèrent plusieurs dispersions bidirectionnelles au sein

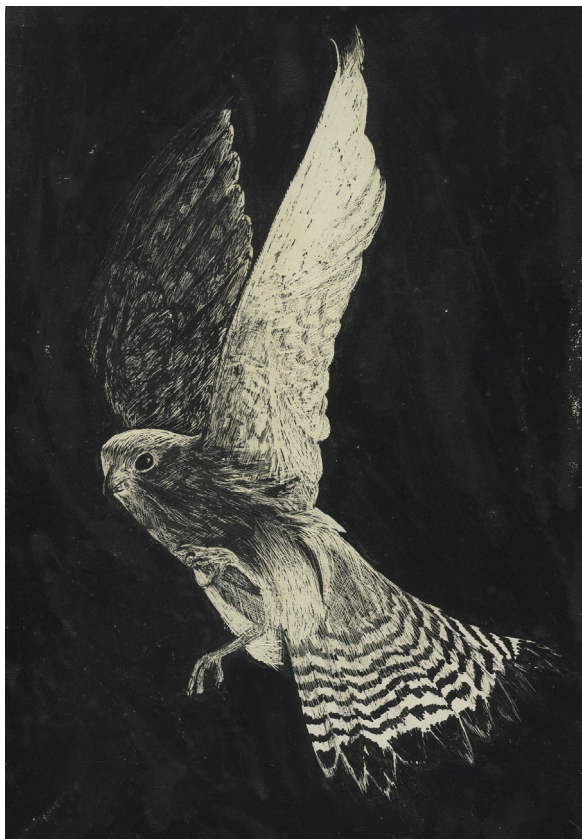


Fig. 1. Dessin d'un faucon crécerelle l (*Falco tinnunculus*) par Jean-Claude Rage (probablement années 1980).

Fig. 1. Drawing of a European kestrel (*Falco tinnunculus*) by Jean-Claude Rage (probably from the 1980s).

des pipimorphes entre l'Amérique du Sud et l'Afrique au début du Cénozoïque, probablement par l'intermédiaire d'îles situées dans l'Atlantique sud.

Čerňanský and Smith décrivent le premier spécimen juvénile de l'éolacertidé *Eolacerta robusta* de l'Eocène moyen du célèbre gisement de Messel en Allemagne. Ce spécimen de 11,3 cm (longueur nez-cloaque) pour 21 g met en lumière de nouveaux caractères diagnostiques pour cette espèce et donne des informations sur les variations ontogéniques du plus grand lacertilien connu à Messel (30 cm de longueur nez-cloaque pour 1 kg au maximum, pour ce taxon).

Sullivan passe en revue la taxonomie, la chronostratigraphie et la paléobiogéographie des glyptosaurinés, un groupe de squamates anguïdés fortement cuirassés, démêlant une histoire biogéographique complexe en Amérique du Nord, en Europe et en Asie durant le Paléogène.

Vullo décrit une nouvelle espèce de serpent basal terrestre dédié à Jean-Claude Rage, *Lapparentophis ragei*, à partir de vertèbres de la formation des Kem-Kem (Albien terminal–Cénomanien inférieur) du Maroc. Il discute la distribution paléobiogéographique des Lapparentophiidae, famille de serpents terrestres mal connue, restreints à l'Albien terminal–Cénomanien inférieur d'Afrique du Nord, à l'exception d'un genre du Cénomanien inférieur–moyen

de France, ce qui implique l'existence d'une migration depuis l'Afrique vers la partie occidentale de l'archipel européen.

Gómez et al. présentent une nouvelle espèce de madtsoïidé du Crétacé de Patagonie ; ce groupe de serpents comprend certains des plus grands spécimens ayant évolué sur Terre. Ce nouveau taxon, combiné à une nouvelle analyse phylogénétique, suggère que les serpents madtsoïdés ont augmenté de taille avant la limite K/Pg plutôt qu'après, comme chez certains amphibiens, tortues et mammifères.

Houssaye et al. s'attaquent à des aspects fonctionnels de la microstructure vertébrale des serpents, en particulier des formes aquatiques. En comparant la microstructure de serpents aquatiques éteints à celle de nombreuses formes actuelles, ils montrent que la microanatomie vertébrale n'est pas bien corrélée avec l'écologie des serpents, même chez des formes spécialisées dans un seul environnement, et qu'elle ne peut donc pas être utilisée comme proxy pour faire des inférences écologiques chez les serpents. Leur étude souligne également la forte difficulté qu'il y a à caractériser l'ostéosclérose chez les serpents et met en évidence la particularité de l'adaptation vertébrale des serpents marins à membres postérieurs, les seuls serpents présentant une pachyostéosclérose.

Georgalis décrit la faune méconnue de squamates du Miocène supérieur de Pikermi, près d'Athènes (Grèce). Ils étaient jusqu'ici restreints aux vertèbres du premier varanidé connu en Europe, découvert en 1860. L'auteur en fournit une description détaillée, illustre ces spécimens et ajoute un lacertidé et un anguïd probable. Les serpents sont signalés pour la première fois. Parmi eux, un colubridé et peut-être le plus ancien éryciné (boïdé) de l'Est de la Méditerranée.

Roček présente de nouveaux amphibiens et squamates du Miocène supérieur de Gritsev, une localité en Ukraine, connue depuis 1983. Il y identifie deux taxons de salamandres, cinq de grenouilles et neuf de squamates et met en lumière les variations intraspécifiques du plus abondant squamate anguïd, *Pseudopus pannonicus*.

Blain et al. réanalysent l'herpétofaune du Pléistocène de la caverne Marie-Jeanne en Belgique. Cette faune a été étudiée par Jean-Claude Rage en 1970, mais, à cette époque, il n'avait pas eu accès à la totalité du matériel. Cinq décennies plus tard, une révision globale des spécimens a été faite. Un minimum de 1430 individus a été identifié et augmente le nombre de taxons de neuf à douze. Comme beaucoup de spécimens ont été trouvés dans les boîtes de « spécimens divers » ou même parmi des restes de micromammifères, cette étude souligne également la nécessité de soigneusement réexaminer les anciennes collections.

Hernández Luján et al. signalent la présence de l'alligatoïde *Diplocynodon ratelii* dans les lignites du Miocène inférieur de Bohême (République tchèque), clarifiant ainsi la position systématique des restes de crocodiles connus dans cette région depuis le XIX^e siècle.

Buffetaut et Tabouelle rapportent deux vertèbres du Jurassique moyen des falaises des Vaches Noires, en Normandie, à un dinosaure thyroéphore, probablement un stégosaure. Bien que des restes de dinosaures de ce célèbre gisement soient connus depuis le début du XIX^e siècle,



Fig. 2. Photo de Jean-Claude Rage prise peu après son départ à la retraite (il a continué à travailler au CR2P comme chercheur émérite jusqu'à son décès prématuré).

Fig. 2. Picture of Jean-Claude Rage taken shortly after his retirement (he continued to perform research in the CR2P until his untimely death).

l'assemblage était jusqu'alors dominé par les théropodes, pour des raisons qui restent à expliquer.

Enfin, Lasseron décrit des dents énigmatiques provenant du Jurassique supérieur ou du Crétacé basal du Maroc. Elles semblent appartenir à des cynodontes non mammaliaformes, qui seraient les plus récents connus dans le registre fossile. Elles indiqueraient une survivance tardive dans un refuge nord-africain.

Les rédacteurs et les contributeurs de ce volume commémoratif espèrent qu'il exprimera leur amitié, leur profonde estime et leur considération pour un collègue très cher (Fig. 2). Ce volume est un hommage à la fois au travail et aux qualités humaines de Jean-Claude Rage, qui en ont fait une personne très attachante. Jean-Claude Rage était un grand scientifique, mais aussi un homme gentil et généreux, avec un délicat sens de l'humour dont tous ses amis se souviennent. Il nous manque beaucoup.

Foreword

Jean-Claude Rage passed away on 30 March 2018. His unexpected death leaves a great void in the French palaeontological community and in the World palaeoherpétological community, of which he was an esteemed and prominent member. Jean-Claude's life and work have been the topic of recent papers (Roček et al., 2018; Steyer and Buffetaut, 2012) so that only a brief summary will be given here. During his distinguished career in palaeontology, at the "Centre national de la recherche scientifique" (CNRS), which he joined in 1968, Jean-Claude published several hundred papers, mainly in the field of palaeoherpétology,

a topic on which he was an internationally recognized expert. Beyond the description of a large number of new taxa and faunal assemblages of amphibians and squamates, Jean-Claude consistently endeavoured to relate his anatomical and systematic work to larger palaeobiological and especially palaeobiogeographical issues. He was among the first French palaeontologists to interpret the fossil evidence he worked on in terms of continental displacements and plate tectonics. This original expertise led Jean-Claude to teach continental palaeobiogeography to generations of students in several French universities and in the "Muséum national d'histoire naturelle" (MNHN, Paris). The collection of the fourteen papers of the present memorial volume tries to reflect Jean-Claude's wide range of scientific interests as well as his great interest for broader questions of vertebrate palaeontology. Jean-Claude even had other interests in natural history, as shown by his drawings of various extant animals (Fig. 1). This thematic issue will be followed by a second one, due to the change of publisher of this journal, linked with our transition toward Diamond Open Access (free access to all papers at no cost to the authors).

In the first paper of the issue, Gardner et al. study dispersion events in basal tetrapodomorphs and around the water-to-land transition in vertebrates. They use populations of time-calibrated trees and an evolutionary model for geographic coordinates that avoids the information loss that would be generated by discretizing geographical data. They conclude that our inferences about dispersal rates and the areas of origin of taxa are influenced by bias in the fossil record, whose quality is modelled by the number of formations, by geological stages, and by region. This makes sense, given the large gaps in fossil record in

the Devonian and Carboniferous, which include Romer's gap (Coates and Clack, 1995).

Gómez and Lires shed light on the ecomorphological diversity of frogs of the Early Cretaceous (Barremian) of the Iberian Peninsula by performing a phylogenetic flexible discriminant analysis based on the limb proportions. They conclude that, at that time, frogs had likely already produced fairly specialized jumpers and swimmers. This also matches the palaeoenvironmental reconstructions suggesting that this area was a large subtropical wetland.

Rolando et al. describe a new Eocene pipimorph taxon from Argentinian Patagonia, which seems to be the sister-group of crown-pipids. A phylogenetic analysis of extant and extinct taxa and their stratigraphic and geographical distribution suggest that several bidirectional dispersal events among pipimorphs occurred between South America and Africa in the early Cenozoic, presumably through island chains located in the South Atlantic Ocean.

Čerňanský and Smith describe the first juvenile specimen of the eolacertid *Eolacerta robusta* from the middle Eocene of the famous locality of Messel in Germany. This specimen of 11.3 cm (snout-vent length) and 21 g sheds light on new diagnostic characters for this species and yields information on the ontogenetic variations of the largest lacertilian known in Messel (30 cm snout-vent length and 1 kg maximum for this taxon).

Sullivan reviews the taxonomy, chronostratigraphy and palaeobiogeography of glyptosaurines, a group of heavily armoured anguoid squamates, unravelling a complex biogeographical history in North America, Europe and Asia during the Palaeogene.

Vullo describes a new species of an early terrestrial snake dedicated to Jean-Claude Rage, *Lapparentophis ragei*, based on vertebrae of the Kem-Kem formation (latest Albian–early Cenomanian) of Morocco. He discusses the palaeobiogeographical distribution of the Lapparentophiidae, a poorly known family of terrestrial snakes, restricted to the late Cenomanian–early Albian of North Africa, with the exception of a genus from the early–middle Cenomanian of France, implying dispersal events from Africa to the western part of the European archipelago.

Gómez et al. describe a new species of madtsoïd from the Late Cretaceous of Patagonia. This group of snakes includes some of the largest specimens that ever evolved on Earth. This new taxon combined with a new phylogenetic analysis suggests that madtsoïd snakes increased in size before the K/Pg boundary rather than after, contrary to what happened in some amphibians, turtles and mammals.

Houssaye et al. tackle the functional signal in the vertebral microstructure of snakes, especially aquatic ones. By comparing the microstructure of extinct aquatic snakes to that of numerous extant forms, they show that vertebral microanatomy does not correlate well with the ecology in snakes, even in forms specialised for a single environment, and thus that it cannot be used as a proxy for ecological inferences in snakes. Their study also highlights the strong difficulty in characterizing osteosclerosis in snakes, and points out the peculiarity of the vertebral inner adaptation of the marine hind-limbed snakes, the only snakes showing pachyosteosclerosis.

Georgalis describes the unknown squamate faunas from the late Miocene of Pikermi, near Athens, Greece. They were until now restricted to vertebrae of the first known varanid in Europe, discovered in 1860. The author provides a detailed description and illustrations of these specimens and adds a lacertid and a probable anguoid. Snakes are reported for the first time. Among them, a colubrid and maybe the oldest erycin (boid) from the eastern Mediterranean.

Roček presents some new amphibians and squamates from the late Miocene of Gritsev, a locality in Ukraine known since 1983. He identifies two salamander taxa, five frog taxa and nine squamate taxa and sheds light on the intraspecific variations of the most abundant anguoid squamate *Pseudopus pannonicus*.

Blain et al. reanalysed the herpetofauna from the Pleistocene of the Marie-Jeanne Cave in Belgium. This fauna had been studied by Jean-Claude Rage in 1970 but, at that time, he got access to only part of the material. Five decades later, a global overview of the specimens has been done. A minimum of 1430 individuals has been identified and increased the number of taxa from 9 to 12. As many specimens have been found in “miscellaneous boxes” or even among micromammal remains, this study also underlines the importance to carefully re-examine old collections.

Hernández Luján et al. report the occurrence of the alligatoroid *Diplocynodon ratelii* in the early Miocene lignites of Bohemia (Czech Republic), thus clarifying the systematic position of crocodile remains that had been known from that area since the 19th century.

Buffetaut and Tabouelle refer two vertebrae from the Middle Jurassic of the Vaches Noires cliffs, in Normandy, to a tyreophoran dinosaur, probably a stegosaur. Although dinosaur remains from that famous outcrop have been known since the beginning of the 19th century, the dinosaur assemblage was hitherto heavily dominated by theropods, for reasons that remain to be fully explained.

Lasseron describes enigmatic teeth from the Late Jurassic or basal Cretaceous of Morocco. They appear to belong to non-mammaliaform cynodonts, and would be the latest known in the fossil record. They may indicate a late survival in a North African refugium.

The editors and contributors of this memorial volume hope that it will express their friendship and deep consideration for a much-regretted colleague (Fig. 2). This volume is a tribute to both the work and the human qualities of Jean-Claude Rage, which made him a very endearing person. Jean-Claude Rage was a great scientist, but also a kind and generous man with a quiet sense of humour that all his friends remember. We miss him greatly.

Références

- Coates, M.I., Clack, J.A., 1995. Romer's gap: tetrapod origins and terrestriality. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris*, 4e ser. 17, 373–388.
- Roček, Z., Augé, M.L., Gardner, J.D., 2018. In memoriam of Jean-Claude Rage. *Palaeobiol. Palaeoenvir.* 98, 523–525.
- Steyer, J.-S., Buffetaut, E., 2012. Dr. Jean-Claude Rage—an appreciation. *Bull. Soc. geol. France* 183, 491–494.

Annelise Folie^a
Eric Buffetaut^{b,c}
Nathalie Bardet^d
Alexandra Houssaye^e
Emmanuel Gheerbrant^d
Michel Laurin^{d,*}

^a Service scientifique du patrimoine, Institut
royal des sciences naturelles de Belgique,
Bruxelles, Belgique

^b UMR 8538, Laboratoire de géologie de
l'École normale supérieure, PSL Research
University, 23, rue Lhomond, 75231 Paris
cedex 05, France

^c Palaeontological Research and Education
Centre, MahaSarakhm University,
Maha Sarakhm, Thailand

^d CR2P (Centre de recherche en
paléontologie–Paris, UMR 7207),
CNRS/MNHN/Sorbonne Université, Muséum
national d'histoire naturelle, Département
« Origine et Évolution », 57, rue Cuvier, CP 38,
75005 Paris, France

^e MECADEV (UMR 7179) CNRS/Muséum
national d'histoire naturelle, Département
« Adaptations du Vivant », 57, rue Cuvier,
CP 55, 75005 Paris, France

* Auteur correspondant.
Adresse e-mail : michel.laurin@mnhn.fr
(M. Laurin)