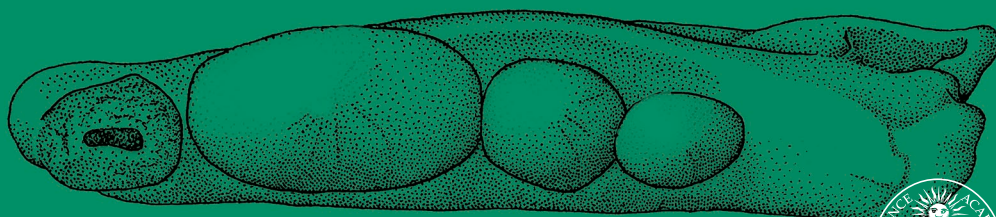
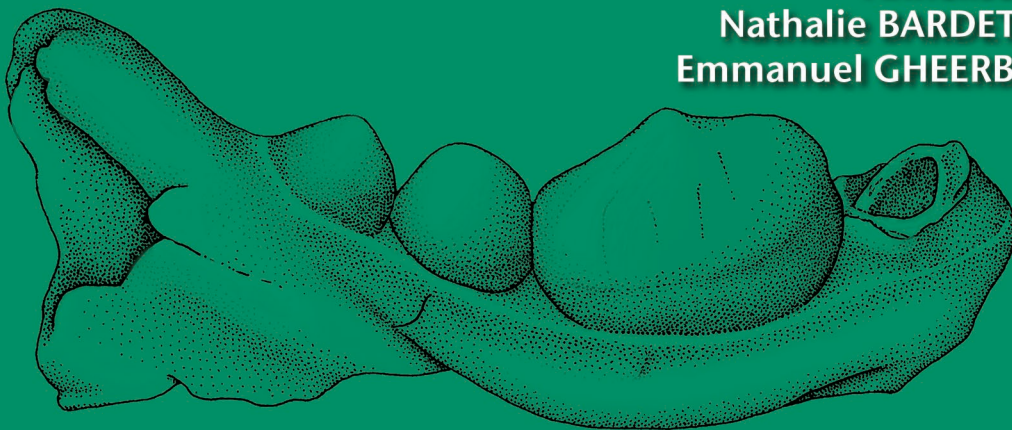


Paléobiologie et paléobiogéographie des amphibiens et reptiles : un hommage à Jean-Claude Rage – 2^e partie

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

Annelise FOLIE, Eric BUFFETAUT,
Nathalie BARDET, Alexandra HOUSSAYE,
Emmanuel GHEERBRANT & Michel LAURIN



DIRECTEURS DE LA PUBLICATION / PUBLICATION DIRECTORS :
Bruno David, Président du Muséum national d'Histoire naturelle
Étienne Ghys, Secrétaire perpétuel de l'Académie des sciences

RÉDACTEURS EN CHEF / EDITORS-IN-CHIEF : Michel Laurin (CNRS), Philippe Taquet (Académie des sciences)

ASSISTANTE DE RÉDACTION / ASSISTANT EDITOR : Adenise Lopes (Académie des sciences ; cr-palevol@academie-sciences.fr)

MISE EN PAGE / PAGE LAYOUT : Audrina Neveu (Muséum national d'Histoire naturelle ; audrina.neveu@mnhn.fr)

RÉVISIONS LINGUISTIQUES DES TEXTES ANGLAIS / ENGLISH LANGUAGE REVISIONS : Kevin Padian (University of California at Berkeley)

RÉDACTEURS ASSOCIÉS / ASSOCIATE EDITORS (*, *took charge of the editorial process of the article/a pris en charge le suivi éditorial de l'article*):

Micropaléontologie/*Micropalaeontology*

Maria Rose Petrizzo (Università di Milano, Milano)

Paléobotanique/*Palaeobotany*

Cyrille Prestianni (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels)

Métazoaires/*Metazoa*

Annalisa Ferretti (Università di Modena e Reggio Emilia, Modena)

Paléochthyologie/*Palaeoichthyology*

Philippe Janvier (Muséum national d'Histoire naturelle, Académie des sciences, Paris)

Amniotes du Mésozoïque/*Mesozoic amniotes*

Hans-Dieter Sues (Smithsonian National Museum of Natural History, Washington)

Tortues/*Turtles*

Walter Joyce (Universität Freiburg, Switzerland)

Lépidosauromorphes/*Lepidosauromorphs*

Hussam Zaher (Universidade de São Paulo)

Oiseaux/*Birds*

Eric Buffetaut (CNRS, École Normale Supérieure, Paris)

Paléomammalogie (mammifères de moyenne et grande taille)/*Palaeomammalogy (large and mid-sized mammals)*

Lorenzo Rook (Università degli Studi di Firenze, Firenze)

Paléomammalogie (petits mammifères sauf Euarchontoglires)/*Palaeomammalogy (small mammals except for Euarchontoglires)*

Robert Asher (Cambridge University, Cambridge)

Paléomammalogie (Euarchontoglires)/*Palaeomammalogy (Euarchontoglires)*

K. Christopher Beard (University of Kansas, Lawrence)

Paléoanthropologie/*Palaeoanthropology*

Aurélien Mounier (CNRS/Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)

Archéologie préhistorique (Paléolithique et Mésolithique)/*Prehistoric archaeology (Palaeolithic and Mesolithic)*

Nicolas Teyssandier (CNRS/Université de Toulouse, Toulouse)

Archéologie préhistorique (Néolithique et âge du bronze)/*Prehistoric archaeology (Neolithic and Bronze Age)*

Marc Vander Linden (Bournemouth University, Bournemouth)

RÉFÉRÉS / REVIEWERS : <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/periodiques/comptes-rendus-palevol/referes-du-journal>

COUVERTURE / COVER :

Original plate of the holotype of *Todrasaurus gheerbranti* Augé & Rage, 2006: fig. 2.

Comptes Rendus Palevol est indexé dans / *Comptes Rendus Palevol is indexed by:*

- Cambridge Scientific Abstracts
- Current Contents® Physical
- Chemical, and Earth Sciences®
- ISI Alerting Services®
- Geoabstracts, Geobase, Georef, Inspec, Pascal
- Science Citation Index®, Science Citation Index Expanded®
- Scopus®.

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Comptes Rendus Palevol* sont référencés par / *Articles and nomenclatural novelties published in Comptes Rendus Palevol are registered on:*

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

Comptes Rendus Palevol est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris et l'Académie des sciences, Paris
Comptes Rendus Palevol is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris and the Académie des sciences, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publishes:*

Adansonia, Geodiversitas, Zoosystema, Anthropozoologica, European Journal of Taxonomy, Naturae, Cryptogamie sous-sections *Algologie, Bryologie, Mycologie.*

L'Académie des sciences publie aussi / *The Académie des sciences also publishes:*

Comptes Rendus Mathématique, Comptes Rendus Physique, Comptes Rendus Mécanique, Comptes Rendus Chimie, Comptes Rendus Géoscience, Comptes Rendus Biologies.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle

CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)

Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax : 33 (0)1 40 79 38 40

diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

Académie des sciences, Institut de France, 23 quai de Conti, 75006 Paris.

© This article is licensed under the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (imprimé / print) : 1631-0683/ ISSN (électronique / electronic) : 1777-571X

Paléobiologie et paléobiogéographie des amphibiens et reptiles : un hommage à Jean-Claude Rage – 2^e partie

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

Annelise FOLIE

Service Scientifique du Patrimoine, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique,
rue Vautier 29, 1000 Bruxelles (Belgique)
afolie@naturalsciences.be (corresponding author)

Eric BUFFETAUT

Laboratoire de Géologie, CNRS, École Normale Supérieure,
PSL Research University, 24 rue Lhomond, 75231 Paris cedex 05 (France)

Nathalie BARDET

Centre de Recherche en Paléontologie – Paris (CR2P), CNRS/MNHN/SU/EPHE, Muséum
national d’Histoire naturelle, CP 38, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05 (France)

Alexandra HOUSSAYE

Mécanismes adaptatifs et évolution (MECADEV), CNRS/MNHN,
Département Adaptations du vivant, Muséum national d’Histoire naturelle,
CP 55, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05 (France)

**Emmanuel GHEERBRANT
Michel LAURIN**

Centre de Recherche en Paléontologie – Paris (CR2P), UMR 7207, CNRS/MNHN/SU/EPHE,
Muséum national d’Histoire naturelle, CP 38, 57 rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05 (France)

Submitted on 19 February 2023 | Accepted on 20 February 2023 | Published on 6 April 2023

urn:lsid:zoobank.org:pub:61F4F472-24D6-4DD4-836D-E73471D74559

Folie A., Buffetaut E., Bardet N., Houssaye A., Gheerbrant E. & Laurin M. 2023. — Paléobiologie et paléobiogéographie des amphibiens et reptiles : un hommage à Jean-Claude Rage – 2^e partie/Palaeobiology and palaeobiogeography of amphibians and reptiles: An homage to Jean-Claude Rage – Part II, in Folie A., Buffetaut E., Bardet N., Houssaye A., Gheerbrant E. & Laurin M. (eds), Palaeobiology and palaeobiogeography of amphibians and reptiles: An homage to Jean-Claude Rage. *Comptes Rendus Palevol* 22 (11): 201-206. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2023v22a11>

ÉPILOGUE

Jean-Claude Rage (Fig. 1) 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 de biographies récentes (Steyer & Buffetaut 2012; Roček *et al.* 2018), de sorte que seul un bref aperçu en est proposé ici. Au cours de sa brillante carrière en paléontologie, essentiellement au Centre national de la recherche

EPILOGUE

Jean-Claude Rage (Fig. 1) 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. Biographies detailing Jean-Claude’s life and work have been published recently (Steyer & Buffetaut 2012; Roček *et al.* 2018), so that only a brief summary will be given here. During his distinguished career in palaeontology, at the “Centre national de la recherche scientifique”

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). Les articles du présent volume commémoratif reflètent l'éventail étendu des 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 tels un faucon crécerelle (Folie *et al.* 2019: fig. 1) ou un lion (Fig. 2). Ce fascicule de neuf articles (résumés ci-dessous) est la suite du premier fascicule dédié à Jean-Claude Rage, paru en 2019 lorsque la revue était encore publiée par Elsevier (Folie *et al.* 2019).

Baez (2021) révisé des spécimens de grenouilles du Crétacé inférieur (Barrémien) de la Péninsule Ibérique. L'un des spécimens, initialement rapporté à cf. *Eodiscoglossus*, est attribué à *Wealdenbatrachus* Fey, 1988, un genre déjà décrit dans le site contemporain d'Uña (Espagne). Un autre spécimen représente un nouveau taxon dont la position phylogénétique reste incertaine en raison de l'incomplétude des caractères disponibles. Ces taxons, de tailles, proportions corporelles et de modes de vie différents, suggèrent une certaine diversité dans les habitats des différentes localités fossilifères contemporaines et proches géographiquement.

Corral *et al.* (2021) décrivent la géologie du gisement maastrichtien de Quintanilla la Ojada (Région Basco-Cantabrique, Nord de l'Espagne), dont les sédiments correspondent à un environnement côtier, ainsi que les restes fossiles de vertébrés – à savoir des dents – qui y ont été découverts. L'assemblage, qui contient essentiellement des sélaciens et des actinoptérygiens mais aussi quelques squamates mosasauridés et un dinosaure hadrosauridé, est similaire à celui du gisement d'Albaina (Comté de Treviño), situé également dans la région Basco-Cantabrique et légèrement plus jeune. Les deux gisements sont caractérisés par un mélange de taxons des marges nord et sud de la Téthys méditerranéenne (Sud de l'Europe et Nord de l'Afrique).

Gheerbrant & Teodori (2021) décrivent un nouvel eutherien du Maastrichtien des Pyrénées du Nord (France) qui apporte de nouvelles données sur la faune mal connue de mammifères du Crétacé terminal d'Europe. L'espèce dédiée à Jean-Claude Rage, *Azilestes ragei* Gheerbrant & Teodori, 2021, est connue par une mâchoire inférieure endommagée qui montre des spécialisations inédites chez les euthériens

(CNRS), which he joined in 1968, Jean-Claude published several hundred papers, mainly in the field of palaeoherpetology, 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 drift 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 papers of the present memorial volume 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 such as a European kestrel (Folie *et al.* 2019: fig. 1) or a lion (Fig. 2). This special issue of nine papers (summarized below) is the continuation of a first issue dedicated to Jean-Claude Rage published in 2019 when this journal was still published by Elsevier (Folie *et al.* 2019).

Baez (2021) revises frog specimens from the Lower Cretaceous (Barremian) of the Iberian Peninsula. One of the specimens, previously described as cf. *Eodiscoglossus*, is now attributed to *Wealdenbatrachus* Fey, 1988, a genus already known from the contemporaneous site of Uña (Spain). Another specimen represents a new taxon whose phylogenetic position remains uncertain due to the incompleteness of the available evidence. Those taxon with different sizes, body proportions, and lifestyles, suggest a certain diversity among the habitats from the different contemporaneous and geographically close fossiliferous localities.

Corral *et al.* (2021) describe the geology of the Maastrichtian Quintanilla la Ojada section (Basque-Cantabrian Region, northern Spain), whose sediments were deposited in a coastal environment, as well as the fossil vertebrate remains – namely teeth – discovered there. The assemblage, that which mostly includes selachians and actinopterygians but also some mosasaurid squamates and a hadrosaurid dinosaur, is similar to that of the Albaina site (County of Treviño), also located in the Basque-Cantabrian region and slightly younger. The two sites are characterized by a mixture of taxa from the northern and southern margins of the Mediterranean Tethys (southern Europe and northern Africa).

Gheerbrant & Teodori (2021) describe a new eutherian from the Maastrichtian of Northern Pyrenees (France) that adds new data to the poorly known late Cretaceous mammal fauna from Europe. The species dedicated to Jean-Claude Rage, *Azilestes ragei* Gheerbrant & Teodori, 2021, is known from a damaged lower jaw that displays specializations previously unknown in stem eutherians, such as a remarkably reduced dental formula and incipient lophodont traits. Study indicates that *Azilestes* Gheerbrant & Teodori, 2021 documents a new clade of European zhelestid eutherians, possibly including *Valentinella* Tabuce, Vianey-Liaud & Garcia, 2004 from the

basaux telles qu'une formule dentaire réduite et des traits lophodontes précoces. L'étude indique qu'*Azilestes* Gheerbrant & Teodori, 2021 documente un nouveau clade européenne d'euthériens zhelestidés, comprenant peut-être aussi *Valentinella* Tabuce, Vianey-Liaud & Garcia, 2004 du Maastrichtien de Vitrolles (France) et singulièrement spécialisée dans un régime herbivore convergent avec celui des placentaires ongulés. *Azilestes* témoigne d'une diversité significative des euthériens européens du Crétacé malgré la pauvreté du registre fossile.

Georgalis *et al.* (2021) décrivent de nouveaux spécimens herpétologiques de Turquie, issus des localités oligocènes de Kavakdere et Kocayarma, dans le Sud-Est de l'Europe et Kargi 2, en Anatolie. Parmi les amphibiens, se trouvent des albanerpetontidés et des anoures pélobatidés. La présence d'albanerpetontidés dans le Sud-Est de l'Europe est attestée pour la première fois sur base de l'espèce *Albanerpeton cf. inexpectatum*. Des restes de tortues et de crocodyliens sont également présents mais demeurent indéterminés. Parmi les squamates, se trouvent des lacertidés, des scinciformates, des anguidés et des serpents « tropidophiidés ». Les scinciformates et les « tropidophiidés » représentent les plus anciennes occurrences de ces clades au nord-est de la Méditerranée. L'anguiné *Ophisaurus* Daudin, 1803 et le « tropidophiidé » *Platyspondylia* Rage, 1974 sont identifiés pour la première fois dans le Paléogène d'Europe de l'Est. À l'instar de ce qui a été proposé pour les mammifères, les auteurs suggèrent la présence d'une voie de dispersion sud entre l'Asie et l'Europe passant par la région des Balkans méridionaux et l'Anatolie.

Bardet *et al.* (2021) décrivent et figurent pour la première fois des restes de mosasauridés trouvés près de Jérusalem par un Père Missionnaire d'Afrique, et pour lesquels, sur la base de quelques vertèbres, Repélin créa en 1915 l'espèce *Liodon asiaticum* Repélin, 1915. Trois Mosasaurinae indéterminés différents sont identifiés et *Liodon asiaticum* est considéré comme un *nomen dubium*. L'étude micropaléontologique (nanofossiles calcaires, foraminifères planctoniques et palynomorphes) de la gangue associée indique un âge Campanien moyen (Zones à *Contusotruncana plummerae* (Gandolfi, 1955)/*Globotruncana rosetta* (Carsey, 1926) et CC18/UC14-15a), correspondant à la Formation Mishash, affleurant largement à l'Est de Jérusalem autour du Mont des Oliviers. Cette zone, proche de l'endroit où habitait et travaillait le Père Ruffier, correspond probablement au lieu de découverte des restes fossiles.

Smith & Habersetter (2021) redécrivent la morphologie, incluant les variations ontogénétiques, de "*Saniwa*" *feisti* Stritzke, 1983, en se basant sur la combinaison d'observations, de stéréoradiographie et de tomographie à rayons X sur l'holotype, le paratype ainsi que des spécimens inédits. Ce taxon, provenant de l'Eocène inférieur-moyen de Messel, en Allemagne, constitue l'un des squamates carnivores fossiles les plus complets jamais découverts. En tant que tel, il représente un taxon potentiellement clé pour réconcilier les hypothèses moléculaires et morphologiques. L'étude de ce taxon révèle une distribution unique des écailles et des caractéristiques ostéologiques particulières. Malgré l'absence de preuve d'une charnière intramandibulaire, les auteurs



Fig. 1. — Photo de Jean-Claude Rage prise lors des Journées Bernard Gèze dans le Quercy, France, en septembre 2005. / Picture of Jean-Claude Rage taken during the Bernard Gèze Days in Quercy, France, in September 2005.

Maastrichtian of Vitrolles (France), and which is remarkably specialized in a convergent herbivorous diet with ungulate placentals. This discovery highlights a significant diversity of European Cretaceous eutherians despite their poor fossil record.

Georgalis *et al.* (2021) describe new herpetological specimens from Turkey, from the localities Kavakdere and Kocayarma in southeastern Europe and Kargi 2 in Anatolia. Among the amphibians are albanerpetodontids and pelobatid anurans. The presence of albanerpetodontids in southeastern Europe is attested for the first time based on the species *Albanerpeton cf. inexpectatum*. Remains of turtles and crocodylians are also present but remain undetermined. Among the squamates are lacertids, scinciformatans, anguids and "tropidophiids". Scinciformatans and "tropidophiids" represent the oldest occurrences of these clades in the northeastern Mediterranean. The anguine *Ophisaurus* Daudin, 1803 and the "tropidophiid" *Platyspondylia* Rage, 1974 are identified for the first time in the Paleogene of Eastern Europe. The authors suggest the presence of a southern dispersal route between Asia and Europe through the southern Balkan region and Anatolia, as proposed for mammals.



FIG. 2. — Dessin d'un lion (*Panthera leo* (Linnaeus, 1758)) par Jean-Claude Rage (probablement années 1980)./Drawing of a lion (*Panthera leo* (Linnaeus, 1758)) by Jean-Claude Rage (probably from the 1980s).

suggèrent un certain potentiel de mouvement dans la mandibule entre les os dentaires et post-dentaires, conformément aux idées sur l'évolution d'une charnière intramandibulaire chez les Varanidae Gray, 1827, *Heloderma* Wiegmann, 1829, les serpents et les mosasauridés. Les auteurs transfèrent l'espèce *feisti* au nouveau genre *Paranecrosaurus* Smith & Habersetzer, 2021 et l'attribuent à la famille des Palaeo-*varanidae* Georgalis, 2017. L'analyse du contenu stomacal (qui révèle le deuxième spécimen connu du squamate *Cryptolacerta hassiaca* Müller, Hipsley, Head, Kardjilov, Hilger, Wuttke & Reisz, 2011), combinée avec l'analyse morphologique, reconstruit *P. feisti* (Stritzke, 1983) comme un puissant squamate varanoïde faunivore-carnivore avec un museau sensitif. Leur étude suggère que, si la phylogénie moléculaire des anguimorphes est correcte, de nombreuses caractéristiques partagées par les Helodermatidae Gray, 1837 et les Varanidae seraient apparues de manière convergente, partiellement en lien avec l'alimentation.

Sorbelli *et al.* (2021) s'intéressent à la faune de vertébrés ectothermes du gisement du Pléistocène inférieur (Villafranchien) de Pietrafitta (Italie centrale), dont le riche assemblage de mammifères et d'oiseaux a déjà été bien étudié. Sur la base de plus de 800 restes fossiles, ils ont pu identifier des téléostéens (*Barbus* sp., aff. *Squalius*, *Scardinius* cf. *erythrophthalmus*, *Tinca* sp.), ainsi que deux espèces d'anoures (*Latonia* sp. et *Pelophylax* sp.) et de tortues (*Emys* gr. *orbicularis* et *Testudo hermanni* Gmelin, 1789), qui sont en accord avec la reconstitution paléoenvironnementale proposée d'un milieu lacustre entouré d'une forêt humide. Les restes de serpents sont attribués à des Colubrines indet, *Natrix* sp. et au genre *Vipera s.l.* Au sein de l'herpétofaune, la présence de *Latonia* sp. et de *Vipera s.l.* dans le Pléistocène inférieur d'Italie centrale souligne l'importance de la péninsule italienne comme refuge pendant le refroidissement du Plio-Pléistocène.

Bardet *et al.* (2021) describe and figure for the first time mosasaurid remains found by a Missionaries of Africa Father near Jerusalem, and for which, on the basis of some vertebrae, Repelin created in 1915 the species *Liodon asiaticum* Répelin, 1915. Three different undetermined Mosasaurinae are identified and *Liodon asiaticum* is considered as a *nomen dubium*. The micropalaeontological study (calcareous nannofossils, planktonic foraminifers and palynomorphs) of the associated matrix indicates a middle Campanian age (*Contusotruncana plummerae* (Gandolfi, 1955)/*Globotruncana rosetta* (Carsey, 1926) and CC18/UC14-15a Zones), corresponding to the Mishash Formation, which outcrops widely to the east of Jerusalem around the Mount of Olives. This area, close to where Father Ruffier lived and worked, probably corresponds to the place of discovery of the fossil remains.

Smith & Habersetzer (2021) re-describe the morphology of "*Saniwa*" *feisti* Stritzke, 1983, including ontogenetic variation, based on the combination of observations, stereoradiography and high-resolution X-ray computed tomography of the holotype, the paratype, and previously unpublished specimens. This taxon, from the early-middle Eocene of Messel, Germany, is among the most complete fossil carnivorous squamates ever discovered. As such it represents a potentially key taxon for reconciling molecular and morphological evidence. This study reveals its unique scalation and notable osteological features. Despite the lack of evidence of an intramandibular hinge, the authors suggest some potential degree of movement in the lower jaw between the dentary and postdentary bones, which is congruent with ideas about the evolution of an intramandibular hinge in Varanidae Gray, 1827, *Heloderma* Wiegmann, 1829, snakes and mosasaurids. The authors transfer the species *feisti* to the new genus *Paranecrosaurus* Smith & Habersetzer, 2021 and place it in the family Palaeo-*varanidae* Georgalis, 2017. The analysis of gut content (that reveals the second known specimen of the squamate *Cryptolacerta hassiaca* Müller, Hipsley, Head, Kardjilov, Hilger, Wuttke & Reisz, 2011), combined with the morphological analysis, reconstructs *P. feisti* (Stritzke, 1983) as a powerful, faunivorous-carnivorous stem varanid with a sensitive snout. Their study suggests that, if the molecular phylogeny of anguimorphs is correct, many of the features shared by Helodermatidae Gray, 1837 and Varanidae must have arisen convergently, partly associated with diet.

Sorbelli *et al.* (2021) focus on the ectothermic vertebrate fauna of the Lower Pleistocene (Villafranchian) site of Pietrafitta (central Italy), whose rich assemblage of mammals and birds has already been well studied. On the basis of more than 800 fossil remains, they were able to identify teleosts (*Barbus* sp., aff. *Squalius*, *Scardinius* cf. *erythrophthalmus*, *Tinca* sp.) as well as two species of anurans (*Latonia* sp. and *Pelophylax* sp.), and turtles (*Emys* gr. *orbicularis* and *Testudo hermanni* Gmelin, 1789), which are in agreement with the proposed palaeoenvironmental reconstruction (lacustrine environment surrounded by a humid forest). The snake remains are attributed to Colubrines indet, *Natrix* sp. and to the genus *Vipera s.l.* Within the herpetofauna, the presence of *Latonia* sp. and *Vipera s.l.* in the Lower Pleistocene of central Italy

Jansen & Marjanović (2022) présentent une nouvelle hypothèse, soutenue par une analyse discriminante du squelette appendiculaire, selon laquelle le lépospondyle permien *Batropetes* Carroll & Gaskill, 1971 utilisait ses membres antérieurs pour creuser dans le sol meuble ou la litière végétale le recouvrant. Cette adaptation au fouissage de *Batropetes* pourrait expliquer que le membre antérieur de *Triadobatrachus* Kuhn, 1962 (le plus ancien lissamphibien connu, du Trias inférieur) pouvait résister aux forces d'atterrissage, sans pour autant permettre de sauter. En effet, selon l'hypothèse de l'origine des lissamphibiens à partir des lépospondyles, cette adaptation de *Batropetes* pourrait paradoxalement être l'étape initiale qui a permis l'adaptation au saut chez les anoures, qui avait à peine progressé chez *Triadobatrachus* Kuhn, 1962. À l'inverse, si les lissamphibiens sont des temnospondyles, il n'y aurait qu'une convergence entre *Batropetes* et *Triadobatrachus*.

Augé *et al.* (2022) révisent le plus ancien squamate varanidé, *Saniwa orsmaelensis* Dollo, 1923, provenant de l'Éocène inférieur du Nord-Ouest de l'Europe. Le matériel diagnostique était alors limité à des vertèbres, décrites assez brièvement et non figurées, à l'exception d'une vertèbre dorsale, désignée plus tard comme lectotype. De nouveaux spécimens de l'Éocène basal de Dormaal (Belgique) et Le Quesnoy (France), incluant des restes crâniens, sont ici décrits et illustrés. Ces fossiles permettent de nouvelles comparaisons avec l'espèce-type *Saniwa ensidens* Leidy, 1870, de l'Éocène moyen d'Amérique du Nord et de proposer une nouvelle diagnose de *S. orsmaelensis*. Son arrivée en Europe est probablement liée aux rapides changements environnementaux aux alentours du maximum thermique Paléocène Éocène (PETM). Le genre *Saniwa* Leidy, 1870 viendrait vraisemblablement d'Asie, bien qu'une origine africaine ne puisse être complètement exclue.

Ce second fascicule commémoratif de *Paléobiologie et paléobiogéographie des amphibiens et reptiles* vient s'ajouter au premier fascicule de 13 articles, ce qui porte à 22 le nombre total de contributions dédiés ici à la mémoire de notre collègue et ami Jean-Claude Rage. Cette production scientifique importante, réalisée par de nombreux contributeurs internationaux, démontre à quel point Jean-Claude a eu un effet fédérateur sur ses collègues et a contribué à relancer au niveau international l'intérêt pour les recherches en paléoherpétologie.

emphasises the importance of the Italian peninsula as a refuge during the Plio-Pleistocene cooling.

Jansen & Marjanović (2022) present a new hypothesis, supported by discriminant analysis of the appendicular skeleton, that the Permian lepospondylid *Batropetes* Carroll & Gaskill, 1971 used its forelimbs to burrow into the loose soil or the plant litter covering it. This burrowing adaptation of *Batropetes* could explain why the forelimb of *Triadobatrachus* Kuhn, 1962 (the earliest, Lower Triassic lissamphibian) could withstand landing forces, but not jump. Indeed, according to the hypothesis of the origin of lissamphibiens from lepospondyls, this adaptation of *Batropetes* could in fact be the initial step that allowed the adaptation to jumping in anurans, which had barely progressed in *Triadobatrachus*. Conversely, if lissamphibiens are temnospondyls, there would only be a convergence between *Batropetes* and *Triadobatrachus*.

Augé *et al.* (2022) revise the oldest varanid squamate, *Saniwa orsmaelensis* Dollo, 1923, from the early Eocene of northwest Europe. The diagnostic material was at that time limited to vertebrae with only preliminary description and no figure provided, except of one dorsal vertebra that was later designated as the lectotype. New specimens from the earliest Eocene of Dormaal (Belgium) and Le Quesnoy (France), including skull material, are described and illustrated here. These fossils allow further comparisons with the type species, *Saniwa ensidens* Leidy, 1870, from the early and middle Eocene of North America and to propose a new diagnosis for *S. orsmaelensis*. Its arrival in Europe is probably linked to rapid environmental changes around the Paleocene Eocene Thermal Maximum (PETM). The genus *Saniwa* Leidy, 1870 probably comes from Asia, but an African origin cannot be completely excluded.

This second memorial issue of *Palaeobiology and palaeobiogeography of amphibians and reptiles*, along with the first issue of 13 articles, brings to 22 the total number of contributions in this journal dedicated to the memory of our colleague and friend Jean-Claude Rage. This important scientific production, achieved by numerous international contributors, demonstrates how much Jean-Claude has had a federating effect on his colleagues and has contributed to reviving international interest in paleoherpetological research.

REFERENCES

- AUGÉ M. L., FOLIE A., SMITH R., PHÉLIZON A., †GIGASE P. & SMITH T. 2022. — Revision of the oldest varanid, *Saniwa orsmaelensis* Dollo, 1923, from the earliest Eocene of Northwest Europe. *Comptes Rendus Palevol* 21 (25): 511-529. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2022v21a25>
- BAEZ A. M. 2021. — Barremian anurans of the Iberian Peninsula: new insights into their taxonomic diversity. *Comptes Rendus Palevol* 20 (6): 75-90. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2021v20a6>
- BARDET N., DESMARES D., SÁNCHEZ-PELLICER R. & GARDIN S. 2021. — Rediscovery of "*Liodon*" *asiaticum* Répelin, 1915, a Mosasaurini (Squamata, Mosasauridae, Mosasaurinae) from the Upper Cretaceous of the vicinity of Jerusalem—Biostratigraphical insights from microfossils. *Comptes Rendus Palevol* 20 (20): 351-372. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2021v20a20>
- CORRAL J.-C., BERRETEAGA A., POYATO-ARIZA F. J., BARDET N., CAPPEITA H., FLOQUET M., ASTIBIA H., BADIOLA A. & PEREDA-SUBERBIOLA X. 2021. — Stratigraphy, age, and vertebrate palaeontology of the latest Cretaceous Quintanilla la Ojada locality (Basque-Cantabrian Region, northern Spain): a synthesis. *Comptes Rendus Palevol* 20 (7): 91-117. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2021v20a7>
- FOLIE A., BUFFETAUT E., BARDET N., HOUSSAYE A., GHEERBRANT E. & LAURIN M. 2019. — 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. *Comptes Rendus Palevol* 18 (7): 693-697. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2019.11.001>

- GEORGALIS G. L., ČERŇANSKÝ A. & MAYDA S. 2021. — Late Paleogene herpetofaunas from the crossroads between two continents—new amphibian and reptile remains from the Oligocene of southern Balkans and Anatolia. *Comptes Rendus Palevol* 20 (15): 253-257. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2021v20a15>
- GHEERBRANT E. & TEODORI D. 2021. — An enigmatic specialized new eutherian mammal from the Late Cretaceous of Western Europe (Northern Pyrenees). *Comptes Rendus Palevol* 20 (13): 207-223. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2021v20a13>
- JANSEN M. & MARJANOVIĆ D. 2022. — The scratch-digging lifestyle of the Permian “microsaur” *Batropetes* Carroll & Gaskill, 1971 as a model for the exaptive origin of jumping locomotion in frogs. *Comptes Rendus Palevol* 21 (23): 463-488. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2022v21a23>
- ROČEK Z., AUGÉ M. L. & GARDNER J. D. 2018. — In memoriam of Jean-Claude Rage. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 98: 523-525. <https://doi.org/10.1007/s12549-018-0347-y>
- SMITH K. T. & HABERSETZER J. 2021. — The anatomy, phylogenetic relationships, and autecology of the carnivorous lizard “*Saniwa feisti*” Stritzke, 1983 from the Eocene of Messel, Germany. *Comptes Rendus Palevol* 20 (23): 441-506. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2021v20a23>
- SORBELLI L., ANDREA V., SERGIO G., MARCO C., CARNEVALE G., EMMANUEL T. & DELFINO M. 2021. — The Early Pleistocene ectothermic vertebrates of Pietrafitta (Italy) and the last Western European occurrence of *Latonia* Meyer, 1843. *Comptes Rendus Palevol* 20 (26): 555-583. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2021v20a26>
- STEYER J. S. & BUFFETAUT E. 2012. — Dr. Jean-Claude RAGE—an appreciation. *Bulletin de la Société Géologique de France* 183 (6): 491-494. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.183.6.491>

Submitted on 19 February 2023;
accepted on 20 February 2023;
published on 6 April 2023.