

PRÉSENCE DE PALAEOBATRACHIDAE
(ANURA) DANS DES
GISEMENTS TERTIAIRES FRANÇAIS
CARACTÉRISATION, DISTRIBUTION
ET AFFINITÉS DE LA FAMILLE

par

C. VERGNAUD-GRAZZINI et R. HOFFSTETTER

SOMMAIRE

	page
Résumé (allemand, anglais, français)	158
Introduction	159
Caractères ostéologiques de la famille des Palaeobatrachidae	161
Squelette céphalique	161
Squelette axial	163
Ceintures	164
Squelette des membres	164
Les Palaeobatrachidae de Cernay (Paléocène supérieur)	165
Les Palaeobatrachidae de Lagnac (Aquitainien supérieur)	166
Les Palaeobatrachidae de Sansan (Helvétien moyen)	169
Distribution géographique et stratigraphique des Palaeobatrachidae, Essai d'interprétation	170
Affinités des Palaeobatrachidae	173
Bibliographie	174
Planches	hors texte

Palaeovertebrata, Montpellier, 1972, 5: 157-177, 2 fig., 2 pl. h.t.

(Remis le 23 juillet 1971, publié le 15 mai 1972)

RÉSUMÉ

Die Palaeobatrachidae sind noch nie von Frankreich nachgewiesen worden. In diesem Beitrag wird die Entdeckung sehr bedeutender Ueberreste aus drei tertiären Lagerstätten von diesem Lande bekanntgemacht: Cernay (Oberpaläozän), Laugnac (Oberaquitan) und Sansan (Mittelhelvet). Neue Präzisionen über osteologische Merkmale, sowie geographische und stratigraphische Verbreitung dieser Familie sind herangebracht. Die Palaeobatrachidae stellen eine europäische vom Oberjura Kataloniens (Veröffentlichung von J. Seiffert im Druck) bis zum Plio-Pleistozän (vor-Mindel) Polens und Rumäniens bekannte Familie dar. Ihrer Lebensweise und gewissen osteologischen Merkmalen nach erinnern sie an die Pipidae, von denen sie sich doch durch wichtige Verschiedenheiten unterscheiden. Es wäre unvorsichtig, sie in die Pipoidea oder sogar in die Aglossa einzureihen. Es handelt sich vermutlich um eine selbständige, wesentlich holarktische Gruppe, die in Europa dieselbe Rolle gespielt hat, als die Pipidae südlich von der Tethys.

The Palaeobatrachidae until now have not been reported from France. The present note makes known the discovery of very significant remains in three Tertiary localities of France: Cernay (late Paleocene), Laugnac (late Aquitanian) and Sansan (middle Helvetian). The osteologic characters, as well as the geographic and stratigraphic distribution of the family are re-stated with added details. The Palaeobatrachidae are a European family known from the late Jurassic of Catalonia (publication in course by J. Seiffert) to the Plio-Pleistocene (pre-Mindel) of Poland and Rumania. By their way of life and certain osteologic characters they are similar to the Pipidae, but they are distinguished by profound differences. It would be rash to include them in the Pipoidea or even in the Aglossa. They are apparently an independant group, essentially holarctic, which held in Europe a role equivalent to that played by the Pipidae south of Tethys.

Les Palaeobatrachidae n'avaient pas encore été signalés en France. La présente note fait connaître la découverte de restes très significatifs dans trois gisements tertiaires français: Cernay (Paléocène sup.), Laugnac (Aquitainien sup.) et Sansan (Helvétien moyen). Les caractères ostéologiques, ainsi que la distribution géographique et stratigraphique de la famille sont rappelés et précisés. Les Palaeobatrachidae sont une famille européenne connue depuis le Jurassique supérieur de Catalogne (publication en cours de J. Seiffert) jusqu'au Plio-Pleistocène (pré-Mindel) de Pologne et de Roumanie. Par leur mode de vie et certains caractères ostéologiques, ils rappellent les Pipidae, mais ils s'en distinguent par de profondes différences. Il serait téméraire de les inclure dans les Pipoidea ou même dans les Aglosses. Il s'agit apparemment d'un groupe indépendant, essentiellement holartique, qui a tenu en Europe un rôle équivalent à celui joué par les Pipidae au Sud de la Tethys.

INTRODUCTION

La famille des Palaeobatrachidae Cope 1865 constitue un élément important de la faune batrachologique du Tertiaire européen. Elle est fondée sur le genre *Palaeobatrachus* TSCHUDI 1839, dont l'espèce type est *P. goldfussi* TSCHUDI 1839, synonyme de *Rana diluviana* GOLDFUSS 1831 (Oligocène supérieur d'Orsberg, Siebengebirge). Nos connaissances sur le groupe ont été enrichies au XIX^e siècle, grâce aux travaux de E. Rüppell (1845), C. Giebel (1850), H. von Meyer (1860), F.H. Troschel (1861), W. Peters (1877), V. Bieber (1880), et surtout W. Wolterstorff (1886-87). Le dernier auteur, dans une remarquable monographie qui constitue encore une source fondamentale d'information, reconnaît et décrit 15 espèces, toutes rattachées au genre *Palaeobatrachus*, et provenant de l'Oligocène et du Miocène inférieur d'Allemagne, de Bohême et du Vicentin.

Par la suite et jusqu'à une date récente, aucun apport notable n'est à signaler. Plus exactement, quelques fossiles fragmentaires ont été attribués sans aucune sécurité au genre *Palaeobatrachus*, notamment par M. Schlosser (1916) et par E. Stromer (1940). En revanche, d'authentiques Palaeobatrachidae ont été découverts et décrits, sans que les auteurs les aient reconnus comme tels (*Rana hauffiana* FRAAS 1909; *Pliobatrachus langhae* FEJÉRVÁRY 1917; formes de l'Eocène du Geiseltal, du Tongrien belge, du Paléocène de Cernay, etc.).

En fait, à la suite de B. Schaeffer (1949, p. 61) et surtout de M.K. Hecht (1963, p. 24 et 1962 in Hecht & Hoffstetter, p. 21-22), la validité de la famille et même celle du genre *Palaeobatrachus* ont été fortement contestées. Le dernier auteur (Hecht, 1963, p. 24), après avoir examiné l'ensemble du matériel attribué aux Palaeobatrachidae, concluait : « In general, this family has been used as a waste basket for difficult specimens and includes forms of several families ». Cependant, les patientes recherches poursuivies par Z. Špinar (1) depuis 1951 et nos propres observations aboutissent à une tout autre conclusion, à laquelle M. Hecht lui-même s'est finalement rallié. La famille des Palaeobatrachidae, illustrée selon les gisements par des spécimens complets, parfois conservés d'une façon extraordinaire mais souvent écrasés (ex. : fossiles des lignites et diatomites de Bohême et de Rhénanie), ou par des os isolés, mais intacts dans leurs trois dimensions (ex. : spécimens de Weisenau, de Hoogbutsel, de Laugnac, etc.), est parfaitement caractérisée. Contrairement à certaines assertions, toutes les pièces figurées par Wolterstorff appartiennent bien à des Palaeobatrachidae. L'ensemble est remarquablement homogène, de sorte qu'il est possible de dresser un tableau des caractères diagnostiques de la famille (voir plus loin).

(1) Nous exprimons ici tous nos remerciements à notre excellent collègue et ami le Prof. Z. Špinar, qui nous a aimablement montré ses magnifiques récoltes, qui nous a procuré une abondante documentation photographique sur les espèces de Bohême, et avec qui nous avons eu de fructueuses discussions.

D'autres problèmes demeurent, qui concernent d'une part la taxinomie (coupures spécifiques et génériques), la distribution géographique et stratigraphique de la famille, et aussi ses affinités. Jusqu'en 1969, les seuls taxons nommés qui aient été rapportés aux Palaeobatrachidae se limitaient au genre *Palaeobatrachus* et aux 15 espèces oligo-miocènes reconnues par Wolterstorff, c'est-à-dire, dans l'ordre de leurs dates de création : *P. diluvianus* (GOLDFUSS 1831), *P. grandipes* (GIEBEL 1850), *P. gigas* MEYER 1852, *P. gracilis* MEYER 1857, *P. bohemicus* MEYER 1860, *P. meyeri* TROSCHEL 1861, *P. vicentinus* (PETERS 1877), *P. laubei* BIEBER 1880, *P. fritschi* WOLTERSTORFF 1886, *P. luedekei* WOLTERSTORFF 1886, *P. intermedius* WOLTERSTORFF 1887, *P. fallax* WOLTERSTORFF 1887, *P. calcareus* WOLTERSTORFF 1887, *P. rarus* WOLTERSTORFF 1887 et *P. Ketzleri* WOLTERSTORFF 1887. Des synonymies existent, dont certaines ont déjà été établies par Z. Špinar (monog. sous presse, 1971). D'autres ne pourront être démontrées qu'après une révision de tout le matériel original. En outre, des récoltes et des observations récentes apportent d'importants éléments nouveaux, notamment sur les points suivants :

- Appartenance aux Palaeobatrachidae de « *Rana* » *hauffiana* FRAAS 1909, du Vindobonien supérieur de Randecker Maar (C. Vergnaud-Grazzini, inédit).
- Présence de Palaeobatrachidae dans l'Eocène du Geiseltal (Z. Špinar 1967 et observations de C. Vergnaud-Grazzini).
- Appartenance aux Palaeobatrachidae de *Pliobatrachus langhae* FEJÉRVÁRY 1917, du Plio-Pléistocène de Transylvanie et de Pologne (C. Vergnaud-Grazzini & M. Młynarski 1969).
- Révision des Palaeobatrachidae de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur de Bohême (Z. Špinar, diverses notes et monographie sous presse 1971).
- Présence de Palaeobatrachidae dans le Tongrien de Hoogbutsel et Hoeleden, en Belgique (Hecht, Hoffstetter & Vergnaud-Grazzini, à paraître).
- Présence dans le Jurassique supérieur du Montsech, Catalogne, d'un Anoure présentant des caractères de Palaeobatrachidae (matériel récolté par les collaborateurs de W. Kühne, observé par Z. Špinar, étudié par J. Seiffert : note sous presse).

Les Palaeobatrachidae n'avaient pas encore été signalés en France. La présente note a précisément pour objet la description de pièces fossiles, pour la plupart inédites, établissant la présence de représentants de cette famille dans des gisements français du Paléocène supérieur, de l'Aquitainien supérieur et de l'Helvétien moyen. Dans l'ensemble, il s'agit vraisemblablement d'espèces nouvelles, mais celles-ci ne pourront être nommées et définies qu'après la publication de l'importante monographie de Z. Špinar, qui doit fixer le *status* des espèces d'Europe centrale, mais dont le détail ne nous est pas encore connu. De même, si l'on décide de fragmenter le genre *Palaeobatrachus* (ce qui ne nous paraît pas s'imposer), il conviendra de le faire à partir de la connaissance précise de la totalité du matériel connu; en attendant, nous rattacherons provisoirement les formes du Tertiaire français au genre *Palaeobatrachus* s.l., tel qu'il était conçu par Wolterstorff.

CARACTÈRES OSTÉOLOGIQUES DE LA FAMILLE DES PALAEOBATRACHIDAE

Les caractères de définition des Palaeobatrachidae devraient pouvoir être mis en évidence à partir du spécimen type de « *Rana* » *diluviana* GOLDFUSS 1831, espèce sur laquelle est fondé le genre *Palaeobatrachus*. Il semble malheureusement que cette pièce n'existe plus dans les collections du Musée de Poppelsdorf (Bonn). L'illustration qu'en donne son auteur (1831, pl. XII, fig. 1) n'est guère utilisable pour une comparaison avec des os fossiles séparés; on peut y reconnaître toutefois un certain nombre de caractères qui ont permis par la suite de distinguer les Palaeobatrachidae des autres Anoures. Ce sont : présence d'un synsacrum comprenant deux vertèbres présacrées soudées à la vertèbre sacrée, et dont les processus transverses sont coalescents; autopode du membre antérieur très long, dont les doigts sont de longueurs à peu près égales; ilions robustes (mais le détail de leur anatomie n'est pas figuré); fronto-pariétaux fusionnés en un os impair, long (mais le contour de l'os est peu précis). Ces détails sont confirmés dans la diagnose originale donnée par Goldfuss (1831).

Le même spécimen fut ensuite figuré sous le nom de *Palaeobatrachus goldfussi* TSCHUDI par H. von Meyer (1860). Mais c'est à W. Wolterstorff (1886-1887) que l'on doit en fait une bonne illustration du genre *Palaeobatrachus*. Cet auteur déclare avoir examiné le spécimen type de *Palaeobatrachus diluvianus*; les caractères de Palaeobatrachidae qu'il y reconnaît lui permettent ensuite de réviser la plupart des formes de cette famille signalées antérieurement et d'en identifier de nouvelles dans les diverses collections, provenant des gisements allemands, bohémiens et vicentins. Ces études fondamentales de W. Wolterstorff, celles de Z. Špinar (1966) et de C. Vergnaud-Grazzini & M. Młynarski (1969), auxquelles s'ajoutent nos propres observations, nous permettent de donner ci-après une vue d'ensemble des caractéristiques ostéologiques des Palaeobatrachidae.

Squelette céphalique.

La plupart des éléments du squelette céphalique possèdent des caractéristiques propres à cette famille.

Le fronto-pariétal est un os impair, allongé, aminci en son centre; la face dorsale peut être ornée de crêtes. La face ventrale montre généralement l'empreinte de l'encéphale ainsi que le foramen pinéal; des cannelures donnent un aspect strié aux faces articulaires antérieure et postérieure. Comme le remarquait déjà Wolterstorff (op. cit.), le fronto-pariétal des Palaeobatrachidae rappelle celui de *Xenopus*.

Les os nasaux, à l'avant, ressemblent aussi à ceux de *Xenopus* (Špinar 1966), mais ils restent libres, alors qu'ils sont soudés chez le genre africain.

Le sphénethmoïde est impair et allongé. La cavité des lobes olfactifs (antrum pro lobo olfactorio de Bolkay) est très grande et présente une ouverture dorsale, recouverte par le fronto-pariétal.

Le parabasal, situé ventralement par rapport au sphénethmoïde, est un os étroit et allongé qui touche, en avant, les prémaxillaires. Il est dépourvu des processus latéraux que l'on trouve habituellement chez les autres Anoures, mais non chez *Xenopus*. Sa forme pourrait avoir une valeur taxinomique. On note qu'ici, il reste libre, alors que, chez *Xenopus*, il se soude au sphénethmoïde.

Le prootique et l'exoccipital sont fusionnés et constituent un otico-occipital. Les condyles occipitaux sont en position latéro-ventrale; chacun d'eux est surmonté par une crête généralement volumineuse. Les divers foramens qui s'ouvrent dans cette partie du crâne présentent une disposition propre aux Palaeobatrachidae (fig. 1) : chez la plupart des Anoures, à l'arrière de l'occipital, une paire de foramens débouchent dans la fosse condyloïde : ce sont les foramens périlymphatiques inférieur et supérieur; chez les Palaeobatrachidae, la paire est dissociée; seul le foramen périlymphatique inférieur débouche dans ladite fosse, à côté du foramen jugal; le supérieur s'ouvre plus en avant, sur la paroi mésiale de la capsule otique.

Les ptérygoïdes sont formés de trois branches inégales; l'antérieure ou branche maxillaire est la plus longue; la postérieure est courte. Un repli de l'os entre les branches postérieure et interne forme une gouttière qui devait abriter les conduits d'Eustache (Špinar 1966).

Les squamosaux comprendraient (selon Špinar, non contrôlé par nous) une partie proximale avec deux branches (ramus zygomaticus et ramus retrozygomaticus) et une partie externe s'articulant avec le quadratum; toujours selon le même auteur, ce dernier est arrondi et de petite taille.

Pour Wolterstorff (op. cit.) et pour Špinar (1966) les Palaeobatrachidae seraient dépourvus de vomers. Récemment, toutefois, le dernier auteur (comm. personnelle), déclare avoir observé des vomers chez *P. laubei* et, de notre côté, nous en avons observé sur la plupart des formes que nous avons pu examiner. Ces vomers portent des dents acérées.

Les maxillaires ont la lame linguale bien développée; le processus zygomatique n'existe pas; le processus frontal, qui supporte les os nasaux, est robuste. Chaque maxillaire porte 15 à 17 dents coniques et acérées.

Les prémaxillaires portent 5 à 8 dents et leur lame linguale est très saillante. Les processus nasaux ou épines prémaxillaires sont robustes.

La mandibule des Palaeobatrachidae est aisément reconnaissable à son processus coronoïde (relief d'insertion de l'adductor mandibulae, situé du côté lingual de l'angulaire) : celui-ci a la forme d'un tubercule, creusé, le plus souvent, d'une fossette de taille variable. Comme chez tous les Anoures, à l'exception des Pipidae, le sillon splénial s'élargit vers l'arrière en s'ouvrant vers l'extrémité spatulée.

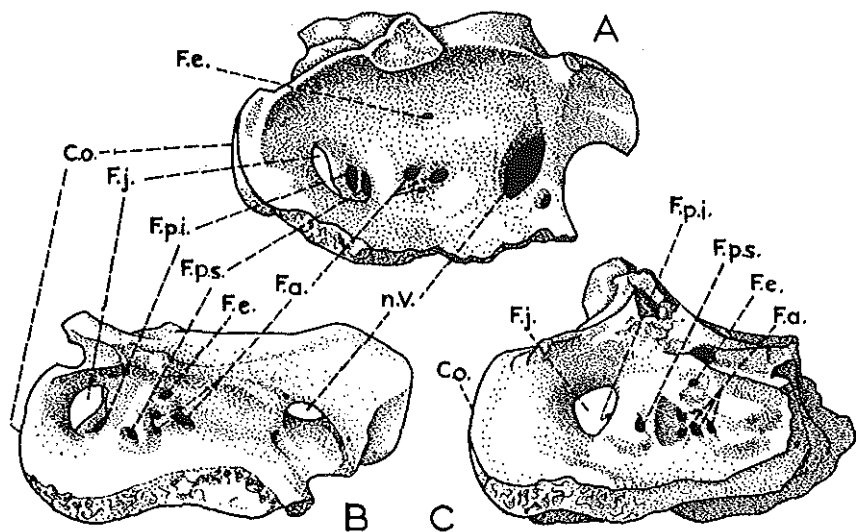


FIG. 1. — Otico-occipitaux gauches d'Anoures (vue interne)

A : *Bufo bufo* actuel $\times 6,4$; B : *Palaeobatrachus* de Hoogbutsel (Tongrien, Belgique) $\times 4,8$;
 C : *Palaeobatrachus* de Laugnac (Aquitaniens, Agenais) $\times 4$.

Co. : Condyle occipital; F.a. : Foramen acoustique; F.e. : Foramen endolymphatique;
 F.j. : Foramen jugulaire; F.p.i. : Foramen périlymphatique inférieur; F.p.s. : Foramen périlymphatique supérieur.

Les éléments cités ci-dessus sont ceux que l'on trouve le plus fréquemment lorsque le matériel se présente en pièces dissociées.

Squelette axial.

La colonne vertébrale est formée de neuf vertèbres procœles et d'un urostyle qui s'articule au sacrum par deux cotyles antérieurs.

Les vertèbres ont un centrum large et déprimé ventralement. Par leur aspect général, elles rappellent quelque peu celles des Bufonidae, mais le cotyle, étiré en demi-lune, ne peut être confondu avec celui de cette famille. L'arc neural se relève vers l'arrière pour former une épine neurale épaisse qui donne aux vertèbres un profil caractéristique. Les processus transverses des vertèbres présacrées se raccordent à l'arc neural en faisant avec le plan sagittal un angle aigu vers l'arrière ou bien un angle droit (nous n'avons jamais observé, chez les Palaeobatrachidae, des vertèbres à processus transverses dirigés vers l'avant). Ces processus sont généralement longs et peuvent fusionner entre eux dans leurs parties distales. Il semble que leurs extrémités restent la plupart du temps cartilagineuses et souples, même chez les adultes.

La colonne vertébrale des Palaeobatrachidae se caractérise par la fréquence des fusions vertébrales entre les vertèbres antérieures ($V_1 + V_2$ ou $V_1 + V_2 + V_3$) ainsi qu'entre les vertèbres de la région sacrée ($V_8 + V_9$, $V_7 + V_8 + V_9$,

ou, même, $V_6 + V_7 + V_8 + V_9$). Le nombre de vertèbres participant à la formation du synsacrum ne semble pas être un caractère spécifique ni dépendre de la taille de l'animal. Le synsacrum porte deux condyles postérieurs qui s'articulent avec les cotyles correspondants de l'urostyle.

L'urostyle présente dorsalement une formation osseuse en lame ou en toit (*lamina horizontalis* de Fejérváry); cette formation post-sacrée, dont on peut difficilement séparer la *pars tectiformis* (du même auteur), est fréquente chez les familles les moins évoluées (*Discoglossidae*, *Pipidae*, *Pelobatidae*) et caractérise le « paléourostyle » de Fejérváry. La crête coccygienne ou *spina urostyli* est peu marquée.

Ceintures.

La ceinture scapulaire est arcifère. La scapula est courte et non échancrée, ce qui la distingue de celle des *Discoglossidae*. La surface de l'os est lisse; à la partie antérieure, déprimée en demi-cercle et qui correspond à un amincissement de l'os, Špinar a donné le nom de *tenuitas cristaeformis*.

Le coracoïde des *Palaeobatrachidae* a une morphologie caractéristique. Son extrémité distale porte un éperon, le *processus rostralis*; entre cet éperon et la scapula devait se loger le *processus rostralis* de la clavicule.

La ceinture pelvienne illustre l'adaptation de cette famille à la vie aquatique: la symphyse inter-iliaque est large et robuste comme chez les *Pipidae* et chez le genre *Barbourula* (*Discoglossidé*) actuels, et résulte de la réunion de deux forts saillants formés par la face interne des deux ilions. L'ilion prend une part considérable à la formation de l'acetabulum; la crête iliaque est à peine marquée; le *tuber superius* est également peu accusé et peut être divisé en deux reliefs distincts: l'un correspondrait à l'insertion du *gluteus* et l'autre à celle de l'ensemble iliofémoral + iliofibulaire; ce caractère — tubercule indivis ou à deux reliefs — varie d'une espèce à l'autre et pourrait avoir une valeur taxinomique.

Squelette des membres.

Les pattes antérieures, pourvues de 4 doigts, se caractérisent par la grande longueur du métapode et de l'acropode. Ce caractère rappelle ce que l'on observe actuellement chez les *Pipidae* et pourrait résulter d'un mode de nutrition analogue, à moins que le rôle ne se limite à la nage. On peut également considérer comme une adaptation à la nage ou à un certain mode de nutrition la structure distale de l'humérus: les épicondyles radial et ulnaire sont à peu près symétriques; cette morphologie laisse supposer que les mouvements du radio-ulna se faisaient toujours dans le même plan, à la façon d'un battoir (pour amener la nourriture à la bouche ou pour maintenir l'équilibre dans l'eau, le rôle moteur étant dévolu aux pattes postérieures). La morphologie de cet os reste remarquablement constante chez tous les *Palaeobatrachidae*. Il n'y a pas de fosse cubitale ventrale. On observe une crête ventrale ainsi qu'une crête

adventive en position proximale; aucun des nombreux exemplaires étudiés ne montre de crêtes sexuelles secondaires.

Les pattes postérieures sont longues et robustes; elles ne présentent pas de traits morphologiques particuliers en dehors de leur robustesse. Métapode et acropode sont également très allongés et l'acropode se caractérise par sa formule phalangienne particulière : 2, 2, 3, 4, 4 (Spinar), différente de celle de la plupart des Anoures. Il y a un préhallux, formé de deux os.

LES PALAEOBATRACHIDAE DE CERNAY (PALÉOCÈNE SUPÉRIEUR)

Le matériel du Paléocène supérieur de Cernay, près Reims, provient de récoltes effectuées par D.E. Russell et par J. Braillon. Les Amphibiens ont déjà été décrits par M.K. Hecht (*in* Estes, Hecht & Hoffstetter 1967), qui avait reconnu la présence de représentants de deux familles d'Anoures : l'un, rapporté aux Discoglossidae, serait très proche du genre actuel *Barbourula*; l'autre appartiendrait à une famille indéterminée de Neobatrachia. Nous avons eu l'occasion d'examiner à nouveau ce matériel : les pièces identifiées comme des Neobatrachia s'accordent assez bien avec un Ranidé; quant aux éléments attribués aux Discoglossidae, nous les rapportons sans hésitation aux Palaeobatrachidae : la découverte dans le même gisement d'un synsacrum, que nous a obligeamment communiqué le Dr. J. Braillon, confirme cette détermination.

A. Synsacrum (pl. I, fig. 1 a-1 b).

Le synsacrum est formé par la fusion de deux vertèbres présacrées ($V_7 + V_8$) avec la vertèbre sacrée (V_9); il possède deux condyles postérieurs qui s'articulaient avec l'urostyle. Le cotyle antérieur est endommagé. La possession d'un synsacrum est un caractère constant chez les Palaeobatrachidae. La fusion intéresse à la fois les centra, les arcs neuraux et les processus transverses des vertèbres qui le composent; dans le cas présent, les processus transverses sont brisés. Néanmoins on peut reconnaître leurs bases qui se détachent séparément de l'arc neural; ces processus ne devaient donc fusionner que dans leurs parties distales et ménager des fenêtres élargies du côté mésial. Le mode de fusion des processus transverses des vertèbres composant le synsacrum varie à l'intérieur de la famille des Palaeobatrachidae, mais il n'est pas certain qu'il puisse servir à caractériser les différentes espèces. Cette fusion ne concerne que la partie distale des processus chez le fossile de Cernay et, aussi, chez *P. fritschi* figuré par Wolterstorff (1886, pl. II, fig. 4 et 8); corrélativement, les fenêtres « intervertébrales » sont grandes. Chez *Pliobatrachus langhae* et chez les *Palaeobatrachus* tongriens de Belgique, la fusion intéresse aussi la base des processus, et les fenêtres intervertébrales disparaissent le plus souvent

(Vergnaud-Grazzini & Mlynarski, 1969). Mais nous ne savons pas si ce caractère évolue, et comment, dans la famille des *Palaeobatrachidae*.

Le nombre des vertèbres présacrées fusionnées avec le sacrum ne semble pas constituer un critère spécifique, puisque nous avons vu par ailleurs qu'il peut varier de 1 à 3 pour une même espèce (cf. *Palaeobatrachus* belges : Hecht, Hoffstetter & Vergnaud-Grazzini, à paraître).

B. Iliion (Estes *et al.*, 1967, fig. 6 A-B; et ici pl. I, fig. 3a-3b).

Il s'agit de la partie proximale d'un ilion droit. On y reconnaît les caractères distinctifs des *Palaeobatrachidae*. La face externe montre un acetabulum large; le tuber superius, à peine proéminent à l'extrémité de l'aile iliaque, n'est pas divisé en deux reliefs distincts comme chez certains autres *Palaeobatrachus* (Vergnaud-Grazzini & Mlynarski, 1969, fig. 17); le tuber superius est également indivis chez *P. fritschi* WOLTERSTORFF. La pointe ischiatique est brisée, mais elle était sans doute bien développée au-dessus de l'acetabulum.

Sur la face interne, l'os portait un saillant qui devait former, avec son symétrique, une symphyse inter-iliaque robuste; cette disposition existe aussi chez *Barbourula* (Discoglossidé), ce qui explique la confusion qui a pu être faite dans un premier temps avec cette dernière famille (Hecht, *in* Estes *et al.* 1967; voir aussi, en ce qui concerne le matériel du Tongrien belge, Hecht & Hoffstetter 1962).

C. Humérus (Estes *et al.*, 1967, fig. 6 C-D; et ici pl. I, fig. 2).

La pièce fossile est une extrémité distale d'humérus gauche. Cet os présente toutes les caractéristiques des *Palaeobatrachidae* énumérées plus haut. On ne peut préjuger de ses proportions exactes : trapu comme chez *Pliobatrachus*, ou au contraire allongé comme chez *P. fritschi* et l'espèce du Tongrien belge ?

Il y avait donc à Cernay un *Palaeobatrachus* de très petite taille. Ses affinités spécifiques sont difficiles à préciser en raison du petit nombre de pièces fossiles. On note cependant quelques ressemblances avec les éléments homologues attribués à *P. fritschi* par Wolterstorff (1886-87). Mais il s'agit vraisemblablement d'une convergence morphologique, car ces formes appartiennent à des niveaux d'âges très différents (Paléocène supérieur à Cernay et Miocène inférieur à Kaltennordheim).

LES PALAEOBATRACHIDAE DE LAUGNAC (AQUITANIEN SUPÉRIEUR)

Le matériel de l'Aquitaniens supérieur de Laugnac (Agenais) provient des récoltes de L. de Bonis. Il comporte un grand Discoglossidé (cf. *Discoglossus*

giganteus WETTSTEIN-WESTERHEIMB), un Ranidé (*Rana* sp.) et un Paléobatrachidé de taille exceptionnellement forte. Les spécimens que nous rapportons à cette dernière famille sont des pièces craniennes (mandibules, fronto-pariétaux, sphénethmoïdes et otico-occipitaux), des vertèbres présacrées et un synsacrum, des urostyles (fragments antérieurs), des éléments de ceintures scapulaires et pelviennes (scapula, coracoïde, ilion) et des humérus.

A. Squelette céphalique.

1) ANGULAIRES (pl. II, fig. 7). — Les angulaires, généralement bien conservés, sont munis d'un processus coronoïde en forme de tubercule, mais dépourvu de fossette. Ils s'accordent bien avec le genre *Palaeobatrachus*, mais les affinités spécifiques ne peuvent être précisées à partir de cet élément du squelette.

2) FRONTO-PARIÉTAUX (pl. I, fig. 6a-6b). — Des fragments antérieurs et postérieurs de fronto-pariétaux ont pu être identifiés. Le fronto-pariétal est impair, allongé, aminci en son centre. Les bords de l'os forment un surplomb qui surélève le toit lui-même, lisse et plat. Sur la face interne est visible l'empreinte de l'encéphale; des cannelures ornent les faces articulaires antérieure et postérieure. Ces fronto-pariétaux robustes rappellent ceux de *Palaeobatrachus grandipes*; mais la face dorsale, par ses bords surélevés et surplombants, ne ressemble à aucun des fossiles que nous avons pu examiner jusqu'ici.

3) SPHÉNETHMOÏDE (pl. I, fig. 7a-7b). — Le gisement n'a livré que des fragments antérieurs de sphénethmoïde. Cet os impair est habituellement très allongé chez les *Palaeobatrachidae*. On peut reconnaître sur les fossiles le sillon ventral qui recevait le parabasal. La cavité qui logeait les lobes olfactifs est volumineuse et les parois sont très épaisses. Cette cavité, ouverte vers l'arrière, était recouverte dorsalement par le fronto-pariétal. Le septum basal semble relativement plus long que chez les formes examinées ailleurs (*Pliobatrachus langhae* et *Palaeobatrachus* sp. du Tongrien belge, Vergnaud-Grazzini & Młynarski 1969) et la cavité des lobes olfactifs est plus longue.

4) OTICO-OCCIPITAL (fig. 1C et pl. II, fig. 1a-1b). — Un fragment gauche d'otico-occipital a été rapporté au genre *Palaeobatrachus*. Une crête volumineuse surmonte le condyle occipital. On reconnaît, sur la face interne de l'os, les divers foramens dans la disposition propre aux *Palaeobatrachidae*, soit, de l'arrière vers l'avant, le foramen jugal avec le foramen périlymphatique inférieur; puis le foramen périlymphatique supérieur; le groupe des foramens des rameaux du nerf auditif (VIII) surmonté par le foramen endolymphatique; vers l'avant, enfin, on observe l'échancrure pour le ganglion prootique (nerf V). Le foramen périlymphatique supérieur est bien dissocié du foramen périlymphatique inférieur, et déplacé vers l'avant sur la face mésiale de la capsule otique.

B. Ceinture scapulaire.

Quatre fragments de scapula et un coracoïde se rapportent au genre *Palaeobatrachus*. La scapula (pl. II, fig. 3), courte et trapue, se reconnaît à l'absence d'échancrure interglénoïdale; la zone antérieure est déprimée: c'est la « tenuitas cristaeformis » de Špinar. Le seul coracoïde connu (pl. II, fig. 2) est mal conservé. On peut cependant reconnaître, antérieurement, du côté de la cavité glénoïde, la base de l'éperon ou processus rostralis, dispositif caractéristique des *Palaeobatrachidae*.

C. Ceinture pelvienne (pl. I, fig. 5).

Deux fragments d'ilion, un gauche et un droit, ont été rapportés, avec un peu d'hésitation, aux *Palaeobatrachidae*. Ces pièces, en très mauvais état, sont brisées au niveau de l'aile iliaque (*tuber superius*) et de la pointe ischiatique. Nous les rapportons aux *Palaeobatrachidae* en raison de la grande dimension de la face acétabulaire et de la présence, à la face interne de l'os, d'une partie saillante qui devait sans doute participer à la formation de la symphyse inter-iliaque.

D. Squelette axial.

Quatre vertèbres présacrées procœles, un *synsacrum* et deux fragments antérieurs d'urostyles appartiennent aux *Palaeobatrachidae*.

1) VERTÈBRES PRÉSACRÉES (pl. II, fig. 4a-4b, 5a-5b). — Le centrum est large, déprimé sur la face ventrale, et le cotyle est étiré transversalement en demi-lune. Les processus transverses, tous brisés, étaient dirigés vers l'arrière.

2) SYNSACRUM (pl. I, fig. 4a-4b). — Il résulte de la fusion de deux vertèbres présacrées avec la vertèbre sacrée. On reconnaît les deux condyles postérieurs qui s'articulaient avec l'urostyle. Les processus transverses des trois vertèbres fusionnées se détachent séparément de l'arc neural; on peut donc supposer que les processus ne fusionnaient que dans leurs parties distales et ménageaient des fenêtres intervertébrales.

3) UROSTYLES (pl. II, fig. 6). — Ils possèdent deux cotyles antérieurs très larges qui se rejoignent médialement, donnant l'illusion d'une surface articulaire unique, impaire; cette disposition semble accidentelle; nous l'avons également rencontrée chez certains individus parmi les *Palaeobatrachus* de Belgique.

Le Paléobatrachidé de Laugnac, robuste et de grande taille, diffère par un certain nombre de caractères morphologiques (fronto-pariétaux, sphénothoïdes, vertèbres) des formes connues et décrites par ailleurs. Il est probable qu'il s'agit ici d'une espèce inédite.

LES PALAEOBATRACHIDAE DE SANSAN (HELVÉTIEN MOYEN)

Le gisement helvétique de Sansan (Gers) a livré des restes de quatre familles d'Anoures : Discoglossidae (cf. *Discoglossus giganteus*), Ranidae (genre *Rana*), Pelobatidae (genre *Pelobates*) et Palaeobatrachidae. Le matériel fossile rapporté à ces derniers provient de récoltes anciennes (Lartet) et récentes (Hürzeler et Hoffstetter, Bergounioux et Crouzel). Il est constitué par des angulaires, des ilions et des humérus.

A. Angulaires (pl. II, fig. 11).

Ils ont le processus coronoïde en forme de tubercule; sur un spécimen seulement, ce dernier est creusé d'une fossette.

B. Ilions (pl. II, fig. 10).

Les ilions retrouvés à Sansan sont en mauvais état; la pointe ischiatique et l'acetabulum sont brisés. Mais on peut reconnaître le genre *Palaeobatrachus* à l'absence de crête iliaque, ainsi qu'à la forme peu proéminente et à l'aspect émoussé du tuber superius. On ne peut dire si ce tubercule était indivis, ou bien s'il présentait deux reliefs d'insertion distincts. La face interne est mal conservée, mais l'épaississement de l'os, au niveau de l'acetabulum, laisse supposer qu'il y avait un saillant interne, comme chez les formes décrites plus haut.

C. Humérus (pl. II, fig. 8, 9).

Les humérus sont les pièces les plus abondamment représentées dans le gisement (8 extrémités distales d'humérus gauches et 4 d'humérus droits). Leur taille varie du simple au double (comparer fig. 8 et 9, pl. II). Les pièces les plus petites pouvaient appartenir à des petits individus de la même espèce, ou bien à une espèce différente (2).

Les Palaeobatrachidae sont donc représentés à Sansan par des individus de taille petite à grande; mais les pièces fossiles retrouvées ne présentent pas

(2) Pasteur & Bons (1959) remarquent que, dans des élevages de *Pelobates*, certains têtards peuvent ne pas se métamorphoser en même temps que les autres, mais attendre la saison suivante et grossir en aquarium pour donner finalement des adultes exceptionnellement grands. Des variations importantes de taille peuvent donc s'observer dans une même population, sans qu'on puisse invoquer la coexistence de plusieurs espèces.

les caractères morphologiques permettant de reconnaître des affinités avec une espèce particulière.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE DES PALAEOBATRACHIDAE, ESSAI D'INTERPRÉTATION

D'après les données actuelles, les Palaeobatrachidae ne sont connus qu'en Europe. La succession des gisements productifs se présente comme suit (voir carte fig. 2) (3).

JURASSIQUE SUPÉRIEUR. — Les Anoures du Montsech (Catalogne espagnole) dont le premier témoin décrit est un spécimen mal conservé et d'affinités douteuses (*Montsechobatrachus*), comprennent aussi des Discoglossidae (*Eodiscoglossus* et formes inédites en cours d'étude par S. Wenz et C. Vergnaud-Grazzini) et un Paléobatrachidé, ou tout au moins une forme ancestrale (indication verbale de Z. Špinar et travail sous presse de J. Seiffert : non vu).

PALÉOCÈNE SUPÉRIEUR. — Cernay (Champagne) : une petite forme non nommée, décrite ci-dessus.

EOCÈNE MOYEN. — Geiseltal (R.D.A.) : *P. grandipes* (in Špinar 1966) et autres spécimens (observations de C. Vergnaud-Grazzini).

OLIGOCÈNE INFÉRIEUR. — Sieblos (Rhön) : loc. type de *P. gracilis*. — Hoogbutsel et Hoeleden (Belgique) : *Palaeobatrachus* sp. in Hecht, Hoffstetter & Vergnaud-Grazzini, à paraître.

OLIGOCÈNE MOYEN OU SUPÉRIEUR. — Ponte (loc. type de *P. vicentinus*) et Monte Viale (larves), dans le Vicentin.

OLIGOCÈNE SUPÉRIEUR. — Lignites de Rhénanie : Orsberg (loc. type de *P. diluvianus*, et peut-être de *P. grandipes*), Rott (loc. type de *P. gigas* et de *P. meyeri*), Stösschen et Burghrohl.

OLIGOCÈNE SUPÉRIEUR A MIOCÈNE INFÉRIEUR. — La plupart des gisements de Bohême N et de Saxe SE : Odeř; Zálesly; Verneřice; Markvartice = Markersdorf (loc. type de *P. bohemicus* et de *P. lueddeckei*); Āeska Kamenice = Altkamnitz; Veselířko = Freudenheim; Varnsdorf; Seifhennersdorf et Zittau.

MIOCÈNE INFÉRIEUR. — Bechlejovice (principal gisement de Z. Špinar, riche en *P. grandipes*), Suletice = Sulloditz (loc. type de *P. laubei*) et Jeniřuv Ujezd = Langois, en Bohême. — Kaltennordheim (loc. type de *P. fritschi* et

(3) La position géographique, l'âge géologique et les caractéristiques sédimentologiques de la plupart de ces gisements ont pu être précisés grâce à des informations aimablement communiquées par le Professeur H. Tobien (Mayence) et le Professeur Z. Špinar (Prague).



FIG. 2. — Répartition géographique et stratigraphique des Palaebatrachidac.

P. rarus) en R.D.A. — Weisenau (loc. type de *P. intermedius* et *P. fallax*), Haslach (loc. type de *P. wetzleri*) et Hochheim (loc. type de *P. calcareus*) en R.F.A. — Enfin Laugnac (*Palaeobatrachus* sp. nov., voir ci-dessus) en France.

VINDOBONIEN. — Schlosser (1916) a mentionné quelques os isolés de *Palaeobatrachus* dans le Miocène supérieur d'Adelschlag (marnes d'eau douce) et d'Attenfeld (remplissage de fentes), près Eichstätt; mais la seule pièce qu'il figure sous ce nom (Taf. I, fig. 1), un urostyle provenant d'Attenfeld, appartient clairement à un Discoglossidé; de sorte que la plus grande réserve s'impose pour les autres pièces mentionnées, qu'aucune description n'accompagne. De même l'humérus incomplet signalé par Stromer (1940, p. 57, Taf. III, fig. 11) sous le nom de aff. *Palaeobatrachus* sp., et provenant du Vindobonien des environs de Munich, n'est certainement pas un Paléobatrachidé. En revanche, les échantillons de « *Rana* » *hauffiana* FRAAS 1909, provenant des calcaires d'eau douce (Vindobonien supérieur) de Randecker Maar (Souabe), et conservés à l'Institut de Géologie et Paléontologie de Tübingen, sont d'authentiques Palaeobatrachidae (C. Vergnaud-Grazzini, inédit) et peuvent être nommés *Palaeobatrachus hauffianus* en attendant une révision. Enfin nous avons vu que les dépôts lacustres de Sansan (Gers), de l'Helvétien moyen, ont livré aussi des restes d'une ou deux espèces appartenant à la même famille.

PLIOCÈNE SUPÉRIEUR - PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR (PRÉ-MINDEL). — Le type de *Pliobatrachus langhae* provient des couches pré-Mindel de Betfia = Episcopia Bihorului = Püspökfürdő (localité anciennement hongroise, aujourd'hui roumaine) (4). La même espèce a été retrouvée par Młynarski dans les gisements polonais de Weże et Rebielice. Il s'agit encore d'un Paléobatrachidé (Vergnaud-Grazzini & Młynarski 1969).

On remarque que tous ces gîtes productifs appartiennent au type « stratifié », et correspondent à des dépôts de lacs ou de mares. En revanche, on n'a pas récolté de restes certains de la même famille dans les remplissages de fentes ou de grottes qui constituent les gisements du karst (5). Les Palaeobatrachidae avaient probablement une vie totalement aquatique et ne devaient pas quitter leur point d'eau; les spécimens conservés correspondraient à des animaux morts sur place. Ils n'auraient pu être la proie des rapaces et par conséquent être transportés loin de leur milieu d'origine, comme c'est le cas, précisément, pour de nombreux fossiles présents dans les remplissages de grottes ou de fentes, et pour lesquels il est souvent nécessaire d'invoquer un transport.

Certains gisements sont particulièrement riches en restes de Palaeobatrachidae. On a parfois tenté d'expliquer cette abondance par un assèchement périodique ou catastrophique des points d'eau ou des mares qui les hébergeaient, parfois aussi par des émissions de gaz volcaniques toxiques (Špinar).

(4) Une lettre du Dr. Kretzoi, de Budapest, nous précise que ce gisement est situé immédiatement à l'E du village de Betfia. Il est donc préférable de lui donner ce nom, plutôt que de suivre Kormos qui le désignait abusivement par celui de la ville voisine, Püspökfürdő (ou Episcopia Bihorului en roumain), distante de 4 à 5 km.

(5) En fait, le gisement d'Attenfeld, étudié par Schlosser (1916), correspond à un remplissage de fente; mais nous avons déjà dit que, parmi les quelques pièces rapportées par cet auteur à *Palaeobatrachus*, la seule contrôlable est un urostyle de Discoglossidé.

Ce n'est pas impossible. Mais dans la plupart des cas, il suffit d'imaginer des conditions favorables de conservation dans les boues lacustres, avec l'existence d'un milieu réducteur, pour comprendre comment un grand nombre d'individus ont pu être fossilisés.

Les Palaeobatrachidae apparaissent comme un rameau très ancien, qui s'est épanoui au Tertiaire, mais qui remonte sans doute au Jurassique. En fait nous ne possédons aucune information sur les représentants de la famille au Crétacé, ce qui peut s'expliquer simplement par l'absence de gisements adéquats. C'est sans doute aussi à cause de la rareté ou de la pauvreté des gîtes stratifiés continentaux que nous avons si peu d'informations sur les faunes du Paléocène (Cernay) et de l'Eocène (Geiseltal). En revanche, à l'Oligocène et au Miocène, nous avons la preuve que la famille occupait une grande partie de l'Europe : France, Belgique, Allemagne, Bohême, Nord de l'Italie. La dégradation générale du climat, qui a débuté au cours du Miocène, aurait ensuite provoqué un retrait de l'aire d'habitat vers l'Est. Les derniers représentants connus de la famille proviennent du Plio-Pléistocène (pré-Mindel) de Pologne et de Transylvanie; en revanche on n'en trouve plus dans les gisements occidentaux riches en Anoures, tels ceux de Libros en Espagne (Pontien), du Roussillon en France (Pliocène sup.), d'Arondelli en Italie (Villafranchien ancien).

En résumé, les Palaeobatrachidae sont une famille typiquement européenne, essentiellement aquatique et de climat chaud ou tempéré chaud. Leurs premiers représentants (ou formes ancestrales) sont attestés à la fin du Jurassique; les derniers sont d'âge plio-pléistocène. Leurs exigences écologiques strictes ont dû provoquer leur extinction au début des glaciations quaternaires. Les Palaeobatrachidae étaient trop bien adaptés à leur milieu (ce que semblent prouver la grande stabilité et l'absence d'évolution de tous leurs caractères ostéologiques, depuis le Paléocène et peut-être depuis le Jurassique, jusqu'au début du Pléistocène). Ils n'auraient donc pas pu survivre à un changement « catastrophique » du climat européen.

AFFINITÉS DES PALAEOBATRACHIDAE

Les Palaeobatrachidae présentent avec les Pipidae un bon nombre de caractères communs, dont la plupart ont déjà été relevés par Wolterstorff. On peut citer notamment l'architecture générale de la boîte crânienne, l'élongation des métacarpiens (plus longs que l'antibrachium) et des doigts, les épicondyles huméraux pratiquement symétriques, la scapula non échancrée, les ilions munis d'une forte symphyse inter-iliaque et se rejoignant en angle très obtus, etc.

Dès 1865, Cope rapprochait déjà les deux familles. Certains auteurs modernes, notamment Nevo (1968) et Hecht (1969) vont beaucoup plus loin et placent les Palaeobatrachidae dans la superfamille des Pipoidea et dans le sous-ordre des Aglossa.

En fait, les études de Wolterstorff et de Špinar, pour ne citer que les principales, et aussi nos propres observations montrent que les Palaeobatrachidae, comparés au Pipidae, accusent des ressemblances, mais aussi de profondes différences : vertèbres procœles, fusions des os craniens moins avancées, urostyle non soudé au sacrum, formule phalangienne distincte, morphologie particulière de la plupart des os, notamment ceux de la mandibule. Il est important de noter que Z. Špinar (comm. pers.) a observé, au niveau de la symphyse mandibulaire, un bouton cartilagineux mento-meckélien qui pourrait suggérer une attache linguale chez les Palaeobatrachidae : il est donc téméraire de les considérer comme des Aglosses. Certaines ressemblances avec les Pipidae ne sont peut-être qu'un héritage ancestral, conservé par deux rameaux très anciens. D'autres résultent probablement de convergences dues à un mode de vie analogue.

En fait, comme l'attestent les documents paléontologiques, les deux rameaux étaient déjà différenciés au milieu du Mésozoïque et leurs distributions géographiques respectives suggèrent des ascendances distinctes.

En effet les Pipidae, fossiles et actuels, ne sont connus que dans les aires situées au Sud de la Tethys. Il est vrai que, raisonnant sur la géographie actuelle, Nevo (1968, p. 304) envisage la possibilité d'une origine asiatique de cette famille, en s'appuyant sur la présence de fossiles du Crétacé inférieur au Negev (Israël). Mais il est clair qu'à cette époque, l'aire considérée appartenait au bloc africano-arabe, et était séparée de la Laurasia par une barrière marine. Une autre note apparemment discordante est apportée par *Eobatrachus*, du Jurassique supérieur du Wyoming, qui n'est connu que par une moitié distale d'humérus; sur cette faible base, Hecht & Estes (1960), Hecht (1963, p. 20-21), et à leur suite Špinar (1967a, p. 377) et Nevo (1968, p. 302), envisagent un rapprochement avec les Pipidae. En fait, l'argumentation de Hecht, essentiellement fondée sur la présence d'une fossa cubitus ventralis, n'est pas convaincante; en revanche la grande taille du condyle et l'inégalité des épicondyles ne permettent pas de considérer *Eobatrachus* comme un Pipidé ancestral.

Au contraire les Palaeobatrachidae (dont l'humérus, rappelons-le, n'a pas de fossa cubitus ventralis) ne sont connus qu'en Europe. Il se peut, évidemment, que de nouvelles trouvailles conduisent à élargir leur aire de distribution, mais tout porte à croire qu'il s'agit d'un groupe holarctique, qui a tenu, au moins en Europe, un rôle équivalent à celui joué par les Pipidae dans les continents austraux.

BIBLIOGRAPHIE

- BIEBER V., 1880. — Ueber zwei neue Batrachier der böhmischen Braunkohlenformation. *Sitz. Ber. K. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Cl., Abt. I*, 82 : 102-124, 3 Taf.
- BOLKAY S.J., 1919. — Elements of the comparative osteology of the tailless Batrachians. *Glasnik zem. muz. Bosni Herzeg., Sarajevo*, 31 : 277-356 (1-80), 74 fig.

- ECKER A. & WIEDERSHEIM R., 1888-1904. — Anatomie des Frosches, 2 Aufl. neu bearbeitet von E. Gaupp. 2 vol. Braunschweig (F. Vieweg).
- ESTES R., HECHT M. & HOFFSTETTER R., 1967. — Paleocene Amphibians from Cernay, France. *Amer. Mus. Novit.*, n° 2295 : 1-25, 7 fig.
- FEJÉRVÁRY G.J. de, 1917. — Anoures fossiles des couches préglaciaires de Püspök-füred en Hongrie. *Földtani Közlöny*, 47 : 1-38, 3 pl.
- FRAAS E., 1909. — *Rana Hauffiana* n. sp. aus den Dysodilschiefern des Randecker Maares. *Jahreshefte Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, 1909, III. *Orig.-Abh. und Mitt.* : 1-7, 1 fig.
- GIEBEL C., 1850. — Ueber eine neue Art von *Palaeophrynos* Tsch. aus dem Braunkohlengilde des Siebengebirges. *Jahresber. Naturwiss. Ver. in Halle*, 3 : 44-48, Taf. I.
- GOLDFUSS A., 1831. — *Rana diluviana* nobis, in Beiträge zur Kenntniss verschiedener Reptilien der Vorwelt. *Nova Acta Phys.-Medica Acad. Caes. Leop.-Carol.*, 15 (1) : 119-124, Tab. XII-XIII.
- HECHT M.K., 1963. — A reevaluation of the early history of the frogs, Part II. *Syst. Zool.*, 12 (1) : 20-35.
- HECHT M.K., 1969. — The living lower tetrapods: their interrelationships and phylogenetic position. *Ann. New York Acad. Sci.*, 167 (1) : 74-79.
- HECHT M.K. & ESTES R., 1960. — Fossil Amphibians from Quarry Nine. *Postilla*, 46 : 1-19, 3 pl.
- HECHT M.K. & HOFFSTETTER R., 1962. — Note préliminaire sur les Amphibiens et les Squamates du Landénien supérieur et du Tongrien de Belgique. *Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.*, 38 (39) : 1-30.
- KUHN O., 1938. — Anura. *Foss. Catal.* I. 84 : 1-23.
- KUHN O., 1960. — Amphibia, IV. Anuromorpha, *Foss. Catal.* I. 97 : 121-141.
- MEYER H. VON, 1860. — Frösche aus Tertiär-Gebilden Deutschland's. *Palaeontographica*, 7 (3) : 123-182, Taf. XVI-XXII.
- MLYNARSKI M., 1962. — Notes on the Amphibian and Reptilian fauna of the Polish Pliocene and early Pleistocene. *Act. Zool. Cracov.*, 7 (11) : 177-194, 1 pl.
- NEVO E., 1968. — Pipid frogs from the Early Cretaceous of Israel and Pipid Evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 136 (8) : 255-318, 18 fig., 11 pl.
- PASTEUR G. & BONS J., 1959. — Les Batraciens du Maroc. *Trav. Inst. scient. Chérief*, Sér. Zool., 17 : 1-237, 44 fig., 2 pl., 3 cartes.
- PETERS W., 1877. — Ueber zwei fossile Wirbelthiere, *Probatrachus vicetinus* und *Hemitrichas schisticola*, aus den Tertiärbildungen von Ponte bei Laverda im Vicentinischen. *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss.*, 1877 : 678-682, 1 Taf.
- PORTIS A., 1885. — Resti di Batraci fossili italiani. *Atti R. Accad. Sci. Torino*, 20 : 1173-1201, pl. XIII.
- RÜPPEL E., 1845. — Beschreibung des *Palaeobatrachus Goldfussii*. *Mus. Senckenberg Abh.*, III : 220-222, Taf. 15.
- SCHLOSSER M., 1916. — Amphibia. In Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstätter Gegend. *Abh. K. Bay. Acad. Wiss.*, mat.-phys. Kl., 28, (6) : 37, Taf. I, fig. 1.
- ŠPINAR Z.V., 1966. — Some further results of the study of Tertiary frogs in Czechoslovakia. *Casopis Min. Geol.*, 11, (4) : 431-439, 3 fig., pl. I-III.

- ŠPINAR Z.V., 1967. — Neue Kenntnisse über den stratigraphischen Bereich der Familie Palaeobatrachidae Cope, 1865. *Věst. Ústř. Ústav. Geol.*, 42, (3): 217-218, 1 fig.
- ŠPINAR Z.V., 1967a. — Familie Palaeobatrachidae Cope, 1865, ihre taxonomische Einreihung und Bedeutung für die Phylogenie der Frösche. *Ibid.*, 42, (5): 375-379, 1 fig.
- ŠPINAR Z.V., 1968. — The ancestors of our frogs. *Casopis Národ. Muz.*, 138, (3/4): 73-88, 4 fig., pl. I-III.
- ŠPINAR Z.V., (sous presse 1971). — Tertiary frogs from Central Europe. The Hague (W. Junk).
- STROMER E., 1940. — Die jungtertiäre Fauna des Flinzes und des Schweiss-Sandes von München. *Abh. Bayer. Akad. Wiss., mat. nat. Abt. (N.F.)*, 48: 1-102, 3 fig., 3 Taf.
- TROSCHEL F.H., 1861. — in DECHEN H. von, Geognostischer Führer in das Siebengebirge am Rhein. 1 vol. in-8°, viii + 431 p., 1 carte, Bonn (Henry & Cohen).
- TSCHUDI J.J., 1839. — Classification der Batrachier. *Mém. Soc. Sc. Nat. Neuchatel*, 2: 1-99, 6 pl.
- VERGNAUD-GRAZZINI C. & MEYNARSKI M., 1969. — Position systématique du genre *Pliobatrachus* Fejérváry 1917. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 268 (sér. D): 2399-2402.
- WOLTERSTORFF W., 1886-1887. — Ueber fossile Frösche insbesondere das Genus Palaeobatrachus. *Jahrb. Naturw. Ver. Magdeburg*, f. 1885: 1-82, Taf. I-VI (I. Theil), *Ibid.*, f. 1886: 3-81 (= 83-159), Taf. VII-XIII (II. Theil).
- WOLTERSTORFF W., 1929. — Ueber fossile Frösche aus der Papierkohle von Burgbrohl (Laacher See). *Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst.*, 49, (2): 918-932, fig. 1-4, Taf. 51-52.

PLANCHES (HORS-TEXTE)

PLANCHE I

Fig. 1 à 3 : *Palaeobatrachus* sp. Cernay (Paléocène supérieur) \times 6,6.

Fig. 1a-1b Synsacrum — Vues dorsale et ventrale.

Fig. 2 Humérus gauche — Vue ventrale.

Fig. 3a-3b Ilion gauche — Faces externe et interne.

Fig. 4 à 8 : *Palaeobatrachus* sp. Lagnac (Aquitanien supérieur) \times 3,3

Fig. 4a-4b Synsacrum — Vues dorsale et ventrale.

Fig. 5 Ilion droit — Vue externe.

Fig. 6a-6b Fronto-pariétal, fragment postérieur
— Vues dorsale et ventrale.

Fig. 7a-7b Sphénethmoïde — Vues dorsale et ventrale.

Fig. 8 Humérus droit — Vue ventrale.

PLANCHE II

Fig. 1 à 7 : *Palaeobatrachus* sp. Lagnac (Aquitanien supérieur) \times 3,3

Fig. 1a-1b Otico-occipital, fragment gauche
— Vues interne et postérieure.

Fig. 2 Coracoïde gauche — Vue ventrale.

Fig. 3 Scapula droite — Vue ventrale.

Fig. 4a-4b Vertèbre présacrée — Vues dorsale et antérieure.

Fig. 5a-5b Vertèbre présacrée — Vues postérieure et antérieure.

Fig. 6 Urostyle — Vue antérieure.

Fig. 7 Angulaire droit — Vue dorsale.

Fig. 8 à 11 : *Palaeobatrachus* sp. Sansan (Helvétien moyen) \times 3,3

Fig. 8 Humérus gauche (grande taille) — Vue ventrale.

Fig. 9 Humérus gauche (petite taille) — Vue ventrale.

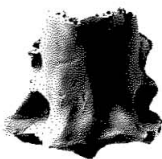
Fig. 10 Ilion gauche — Vue externe.

Fig. 11 Angulaire gauche — Vue dorsale.

PL 1



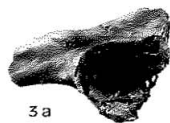
1a



1b



2



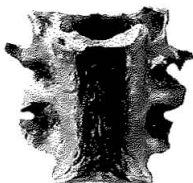
3a



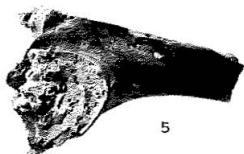
3b



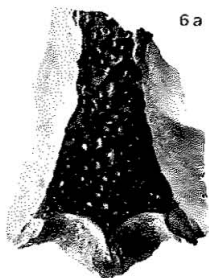
4a



4b



5



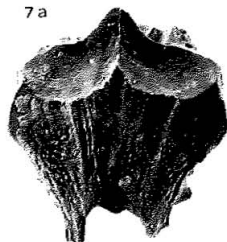
6a



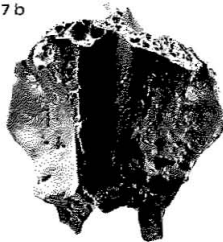
6b



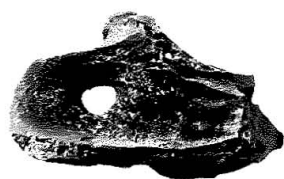
8



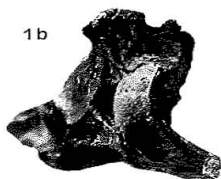
7a



7b



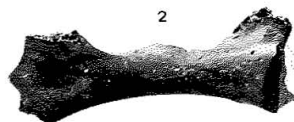
1a



1b



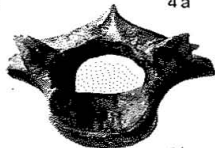
4a



2



3



4b



5a



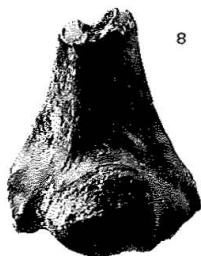
5b



6



7



8



9



10



11