

Les Amphibiens fossiles de Bourgogne (Temnospondyles et Lissamphibiens)

Georges GAND¹, Raphaël BOURILLOT², Benjamin BRIGAUD³, Jean-Sébastien STEYER⁴ & Jean-Baptiste PEYROUSE⁵.

Résumé

L'inventaire actuel des Amphibiens fossiles des collections bourguignonnes montre que les Temnospondyles (Branchiosaures, Eryopidés), Lépospondyles (Nectridiens, Aïstopodes) et Discosauridés du Carbonifère et du Permien sont bien représentés ; ainsi que leurs traces de pas. Par contre, les Lissamphibiens n'ont pas été rencontrés dans les séries du Mésozoïque et du Cénozoïque hormis plusieurs espèces modernes qui ont été récoltées à la faveur des recherches préhistoriques dans le Quaternaire (Pléistocène, Holocène, Actuel).

Mots-clés : Inventaire, Bourgogne, France, Temnospondyles, Lissamphibiens fossiles.

Abstract

The current inventory of Amphibians fossils of Burgundy collections shows that Temnospondyls (Branchiosaurs, Eryopids), Lepospondyls (Nectridians, Aïstopods) and Discosaurids from Carboniferous and Permian are well represented ; like their footprints. On the other hand, Lissamphibians were not met in the Mesozoic and Cenozoic series except several modern species which were collected during prehistoric researches in quaternary sediments (Pléistocène, Holocène, Actuel).

Key words : Inventory, Burgundy, France, Temnospondyls, Lissamphibians fossils.

¹ Université de Bourgogne, UMR CNRS 5561 Biogéosciences - 6 boulevard Gabriel - 21000 DIJON

Société d'Histoire Naturelle et des Amis du Muséum d'Autun - georgesb.gand@orange.fr

² Université de Bordeaux 3, Institut EGID - 1 allée F. Daguin - 33607 PESSAC CEDEX

³ Université de Paris Sud 11, UMR CNRS 8148 IDES - Bât. 504 - 91405 ORSAY CEDEX

⁴ Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR CNRS 5143 Paléobiodiversité, Département Histoire de la Terre
Case Postale 38 - 57 rue Cuvier - 75231 PARIS CEDEX 05 - steyer@mnhn.fr

⁵ Société d'Histoire Naturelle et des Amis du Muséum d'Autun - jbpeyrouse@wanadoo.fr

Introduction

Ce travail d'inventaire sur les Amphibiens fossiles de Bourgogne fait suite à celui qui a été réalisé par Benjamin BRIGAUD (2004) et par Raphaël BOURILLOT (2004), respectivement sur la « Faune et la Flore du Morvan, du Dévonien au Jurassique » et sur l' « Inventaire, Histoire et Evolution des Reptiles et des Amphibiens fossiles en Bourgogne ». Ces études qui se recoupent et se complètent ont été effectuées dans le cadre d'un rapport de licence à l'UFR (Unité de Formation et de Recherche) des Sciences de la Terre, de la Vie et de l'Environnement de l'Université de Bourgogne.

A la demande du Rédacteur en Chef, Daniel SIRUGUE, de la Revue Scientifique Bourgogne-Nature, qui envisagea de publier deux inventaires sur les Amphibiens et Reptiles actuels **et fossiles** de Bourgogne, Georges GAND compléta et adapta les données de Benjamin et Raphaël au sujet proposé, à partir de ses données personnelles, de recherches bibliographiques et de plusieurs visites au Muséum d'Histoire naturelle Jacques de La Comble d'Autun. Il en résulta une version qui a été revue par Jean-Claude RAGE concernant les Lissamphibiens.

Le texte actuel correspond donc à un inventaire des fossiles bourguignons concernant les Amphibiens de type moderne ou Lissamphibiens puis de leurs ancêtres les Stégocéphales bien représentés dans notre région dans les terrains du Carbonifère supérieur et de l'Autunien (Permien inférieur). Ils sont localisés sur la figure 1 et placés dans l'échelle stratigraphique globale (**figure 2**), inspirée de celle établie par la commission internationale de Stratigraphie (GRADSTEIN *et al.*, 2004).

Un des rôles du paléontologiste est aussi d'établir des liens de parentés entre les organismes du Passé. A partir d'une liste de caractères « dérivés », il propose ainsi une phylogénie entre les différents fossiles qui conduit à un arbre « généalogique » dit phylogénétique ou cladogramme. La méthode utilisée ou cladistique est explicitée et un cladogramme permet de visualiser l'évolution du clade Amphibien depuis son apparition au Dévonien



Figure 1. Localisation des sites à amphibiens fossiles en Bourgogne.

* Muséum d'Autun, 71400 Autun ; ** La Physiophile, 71300 Montceau-les-Mines

supérieur (385-359 millions d'années). L'apogée de ce groupe se situe au Carbonifère supérieur et au Permien inférieur (299-270 Ma), périodes durant lesquelles de lourds Temnospondyles (Stégocéphales) et modestes Léposondyles se diversifiaient beaucoup. Après les avoir situés dans leurs milieux de vie, marécageux et lacustres, illustrés par les tableaux de Mme PACAUD, leur origine et leur devenir après le Trias sont abordés. A partir de la fin du Trias (il y a environ 200 Ma), les Temnospondyles déclineront rapidement, formant quelques isolats jusqu'à la base du Crétacé inférieur (environ 140 Ma). Mais leurs descendants, les Lissamphibiens Anoures, étaient déjà en place depuis le Trias inférieur (251-245 Ma). Au cours du Mésozoïque et du Cénozoïque, leurs fossiles permettent de suivre l'apparition des différentes lignées. Toutes les espèces actuelles sont connues avant la fin du Miocène (5,3 Ma) et toutes les familles modernes, sauf les Hylidae, ont été rencontrées à partir de l'Eocène moyen (40 millions d'années).

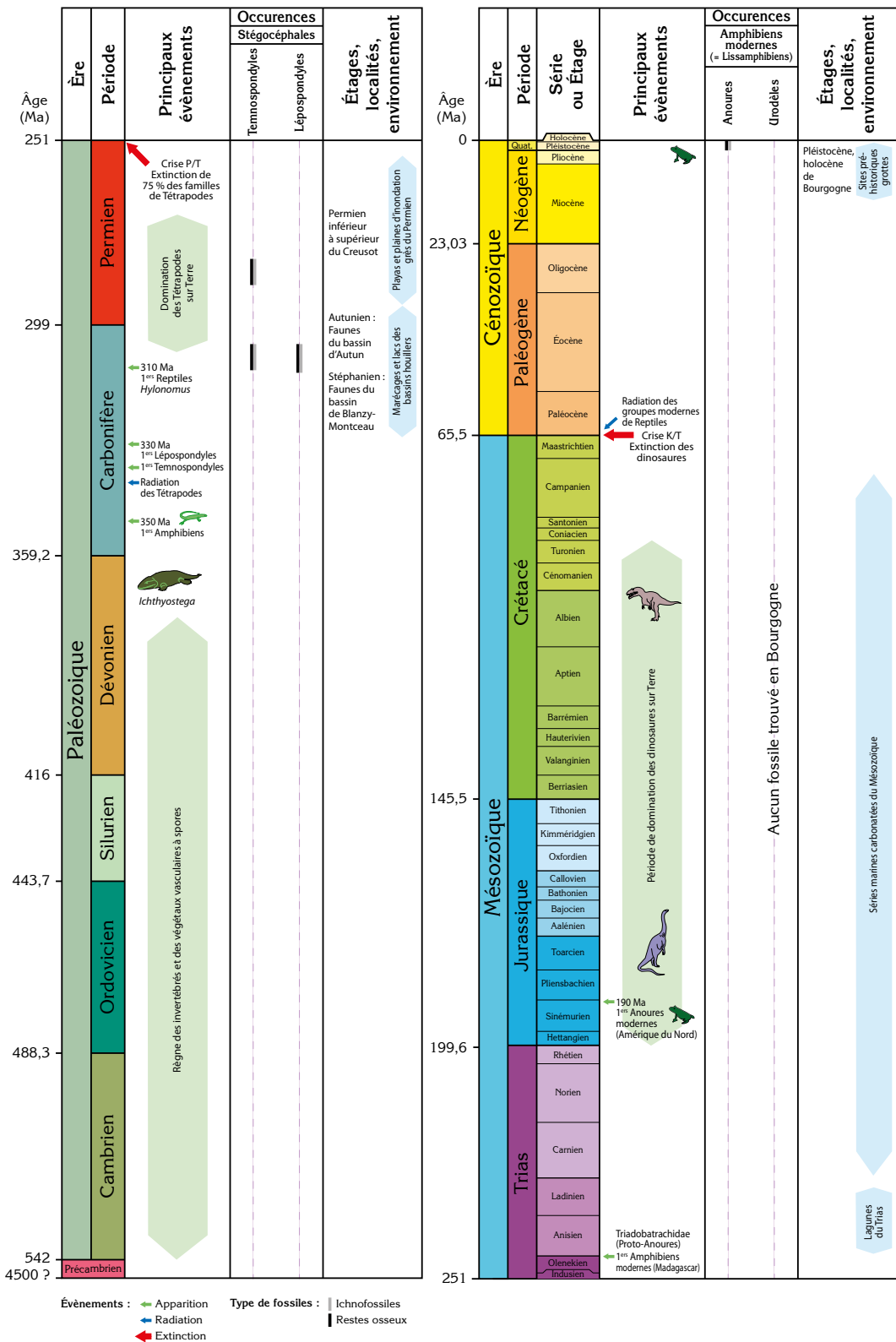


Figure 2. Répartition en Bourgogne des Lissamphibiens (Amphibiens modernes), des Temnospondyles et des Lépospondyles dans l'échelle géologique.

Notre sympathique Grenouille verte appelée « greuche » dans le patois bourguignon a donc des ancêtres plus anciens que ceux de *Homo sapiens*. Comme la grande majorité des autres espèces actuelles, la grenouille était donc sur la Terre avant lui. Il serait bon qu'il le réalise afin qu'il change ses actions prédatrices et destructrices au profit de démarches protectrices et conservatrices. Depuis ces dernières années, de gros efforts ont été faits par les naturalistes soutenus financièrement par l'Europe (FEDER), l'État (la DREAL), le Conseil régional, les Conseils généraux et les Agences de l'Eau pour protéger diverses espèces actuelles. Nous sommes donc sur la bonne voie et nous espérons que cet inventaire sur les Amphibiens de la Bourgogne qui retrace l'histoire d'un groupe animal dont les Hominidés sont issus via certains Reptiles, aidera encore plus à la protection de ces beaux mais fragiles animaux.

1. Les Amphibiens de type moderne ou Lissamphibiens

Ils sont connus en Europe, Afrique, Asie et en Amérique où ils sont généralement peu abondants. Cette relative rareté des restes osseux est, sans doute, à relier à leur faible taille et aussi à leur mode de vie continental qui favorise peu leur fossilisation. Cependant certains cas de conservation « en masse » ont été récemment mis en évidence dans le Jurassique de Chine où des centaines de spécimens de salamandres ont été découverts.

1. 1. Les Anoures du Mésozoïque (Trias-Crétacé) et du Cénozoïque (Paléocène-Holocène).

Dans le Monde

À l'échelle mondiale, l'émergence des Anoures remonte au **Trias inférieur** (figure 2). PIVETEAU (1937) a décrit « *Protobatrachus* » *massinoti* provenant de Madagascar qu'il rangea dans les Proanoura. Cette espèce est actuellement appelée *Triadobatrachus massinoti* (RAGE & ROČEK, 1989). C'est le représentant des Triadobatrachidae, famille qui fait partie des Salientia avec les Anoures (Anura).

Triadobatrachus massinoti était un animal d'une dizaine de centimètres de longueur, à queue courte, muni de membres postérieurs et antérieurs de longueur similaire. Ce qui en faisait plus un marcheur qu'un sauteur (figures 3 et 4). Les os crâniens et ceux du bassin possédaient des caractères qui sont présents chez les Anoures actuels. À ce fossile, il faut ajouter *Czatkobatrachus polonicus* du Trias inférieur de Pologne qui est un peu plus récent que le précédent. Comme il a été décrit à partir d'os isolés et fragmentaires, ses relations phylogénétiques ne sont pas connues.

Après une lacune fossilifère, d'environ 55 millions d'années, apparaissent dans le **Jurassique inférieur** les Anoures modernes (*EUANURA sensu* PIVETEAU, 1955). Ils sont connus dans le Pliensbachien d'Amérique du Nord et dans le Toarcien (ou Jurassique moyen) d'Amérique du Sud. Le plus ancien est *Prosalirus bitis* trouvé dans le Pliensbachien. C'est un animal capable de sauter (figure 5).

Il y a aussi des Anoures dans le **Jurassique moyen** d'Angleterre (et peut-être aussi dans celui du Kirghizistan), dans le **Jurassique supérieur** d'Espagne, des USA (PIVETEAU, 1955 ; CARROLL, 1988), du Portugal, d'Argentine et de Chine (communication écrite de J-C RAGE).

Dans les séries continentales du **Cénozoïque**, les Anoures existent dans le Paléocène. Et, à partir de l'Eocène, la présence de « formes euro-américaines » en Europe telles que les Discoglossidés, Pélobatidés, Pelodytidés et Ranidés sont mentionnées ; ces deux dernières familles étant toutefois inconnues dans l'Eocène inférieur (RAGE & SAINT-GIRONS, 1989 ; RAGE comm. écrite). Toutes ces données montrent que les Anoures étaient donc en pleine expansion et déjà bien diversifiés en Europe et en Amérique au début du Cénozoïque. La « grande coupure » survenue à la fin de l'Eocène, il y a 34 millions d'années, caractérisée par « une extinction apparemment brutale....d'une trentaine d'espèces sur quarante » de l'herpétofaune (RAGE & SAINT-GIRONS, 1989) affecte donc peu les Amphibiens.

En France, on a récolté des Bufonidés (*Bufo*), momifiés dans la Formation des Phosphorites du Quercy (**Eocène supérieur-Oligocène**), et des Pélobatidés dans l'**Oligocène supérieur** (*Pelobates*).

Au **Miocène** la faune est moderne. Les espèces actuelles de *Rana* sont connues en Amérique du Nord (CARROLL, 1988). En Europe, les Hylidae sont apparues ainsi que *Bufo bufo*, mais *Bufo viridis* « n'est sans doute pas présent » (RAGE & ROČEK, 2003). Une espèce

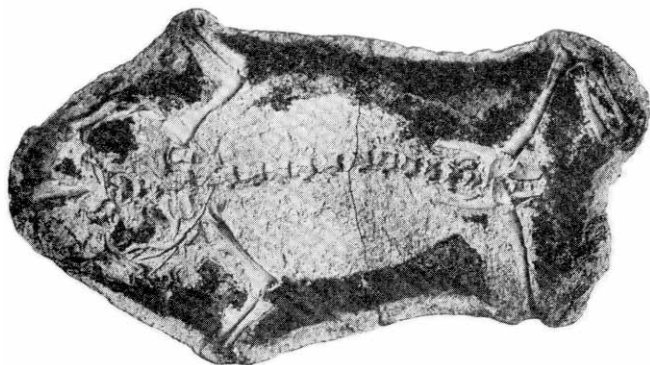


Figure 3. « *Protobatrachus* » *massinoti* Piveteau, vue ventrale, Trias inférieur de Madagascar, 10 cm de longueur ; d'après la fig. 102a in PIVETEAU (1955).

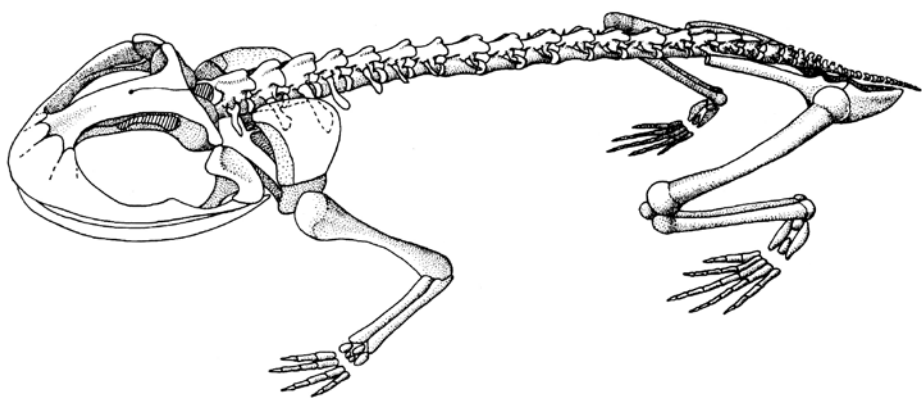


Figure 4. *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936) ; d'après RAGE & ROČEK (1989), légèrement modifié.

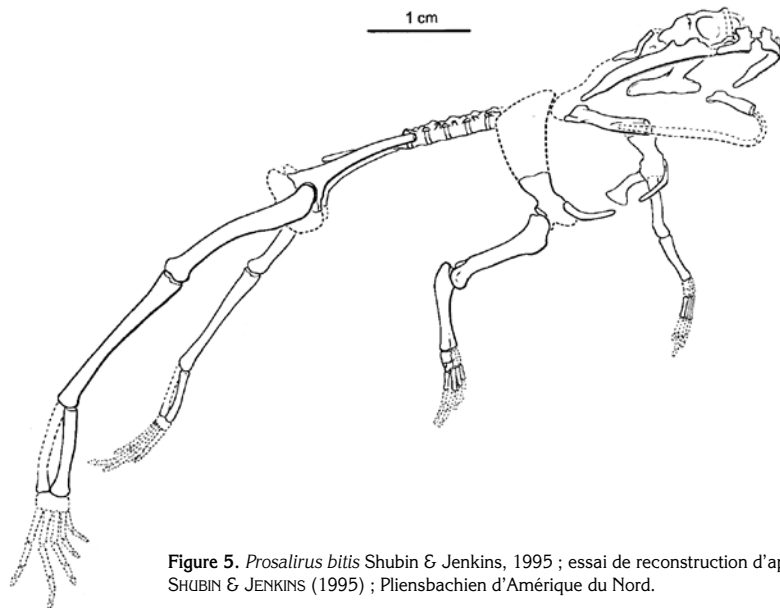


Figure 5. *Prosalirus bitis* Shubin & Jenkins, 1995 ; essai de reconstruction d'après SHUBIN & JENKINS (1995) ; Pléistocène d'Amérique du Nord.

proche de *Pelobates fuscus* y a été rencontrée (*P. cf. fuscus*) ainsi que deux autres *P. cf. cultripes*, *P. cf. syriacus* voisines des espèces actuelles. Les Discoglossidés *Discoglossus* et *Alytes* sont connus dans le **Miocène inférieur** français.

Au **Pliocène**, la faune est celle de la période précédente, limitée en France au sud du pays, mais elle s'appauvrit en raison du refroidissement climatique qui s'accroît au cours du Quaternaire par le développement des glaciations. Il en résultera une faune résiduelle qui se met en place au **Pléistocène moyen**. C'est elle qui perdure toujours aujourd'hui mais de plus en plus fragilisée par les actions humaines.

En Bourgogne

En Bourgogne, les plus anciens Anoures signalés sont datés de la fin du Cénozoïque, (Pléistocène et Holocène), plus précisément du Pléistocène inférieur. Le gisement **villafranchien** de Chagny (Saône-et-Loire) a en effet livré les restes de *Pelobates* sp., genre aujourd'hui absent en Bourgogne (VERGNAUD-GRAZZINI, 1970).

Près de Santenay (Côte-d'Or), la brèche ossifère d'une grotte, découverte dans les calcaires du Bathonien, contient une faune à *Dicerorhinus mercki* qui a été étudiée par CHALINE (1963). Elle comprend des restes de *Rana* sp. qui sont localisés dans la couche de limons rouges. L'âge de ce site préhistorique est « vraisemblablement » **Riss-Würm** (120 000 à 80 000 ans) mais possiblement aussi du **Riss** si la présence du Glouton était confirmée.

CHALINE (1962) a aussi mentionné *Rana* sp. dans la faune d'âge **Würmien** de la couche C de la grotte 1 du Bois de la Garenne, près de Giséy-sur-Ouche (Côte-d'Or) et CHALINE (1976) signale la présence de *Rana cf. esculenta* (= *Pelophylax cf. esculentus*) dans les couches 4 et 7 de l'aven des Valerots à Nuits-Saint-Georges qui correspondraient à deux stades du refroidissement **ménapien**.

Parmi la microfaune recueillie sur le site du Crot-du-Charnier, à Solutré, seul *Bufo viridis* a été retrouvé, et uniquement dans les niveaux gravettiens (28 300 ans Before Present) (JEANNET, 2002). Des Anoures figurent aussi dans la grotte magdalénienne du Crest de Viry (PEYROUSE & DESBROSSES, 2009). Mais la stratigraphie ayant été perturbée par des animaux fouisseurs, les auteurs soulignent que l'âge **Magdalénien** de ces restes n'est pas certain. Il pourrait-être plus vieux ou plus récent.

A quelques kilomètres au sud de Santenay, vers les années 1970, THÉVENOT (2005) a repris les fouilles du Camp néolithique de Chassey installé à l'extrémité d'une cuesta bajocienne surplombant le village de Chassey-le-Camp. Dans les niveaux 7 à 9 du **Chasséen** et le n°6 du **Néolithique moyen de Bourgogne**, BAILON (2005) a identifié 151 éléments osseux qu'il a attribués à des amphibiens dont 6 à *Bufo bufo* et 145 à *Rana temporaria*; ces derniers ayant été consommés par les chasséens. C'est en France, l'une des plus anciennes traces de consommation de grenouilles. Les couches fossilifères ont un âge compris entre 5660 ± 150 et 5120 ± 110 ans BP (Before Present).

A notre demande, BAILON (Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris), nous a obligeamment communiqué la liste des Lissamphibiens observés dans certains sites préhistoriques et historiques bourguignons. Elle est extraite de l'inventaire de CALLOU (2010). On y trouve successivement précisés : la classe ou le genre ou l'espèce découvert, la commune, le nom du site, la période chronologique, la référence bibliographique et le responsable de la faune au cours des fouilles. Les amphibiens suivants ont été ainsi mentionnés, leur localisation est visible sur la figure 1 :

Alytes sp., Beaumont, Crô aux Moines, **Néolithique**, PRESTREAU (2000) ; *Bufo bufo*, Marcilly-sur-Tille, Mont de Marcilly, **Chasséen** et **Michelsberg**, POULAIN (1984) ; *Bufo bufo* et *Rana*, Étaules, Châtelet, **Néolithique moyen bourguignon**, POULAIN (2003 a, b) ; *Bufo bufo* et *Rana*, Vitteaux, le Camp de Myard, **Néolithique moyen** et **Age du Fer**, POULAIN (2003 a, b) ; Amphibia, Flavigny-sur-Ozerain, Grand Caveau de Verpant, **Bronze**, CHALINE (1972) ; *Bufo*, Vincelles, **Bronze final**, POPLIN & BAILLOU (1969) ; *Alytes obstetricans* et *Rana esculenta*, Epervans, Vauvretin, **Bronze final III**, POULAIN-JOSIEN (1973a) ; *Bufo bufo*, Epervans, Vauvretin, **Bronze final III**, POULAIN-JOSIEN (1973a) ; *Bufo*, Larrey, Larrey, **Hallstatt** (environ 800-450 av. J-C), BEMILLI (2003) ; Amphibia, Saint-Julien-du-Sault, les Bouilins, **La Tène ancienne**, **moyenne**, **finale**, POYETON *et al.* (1999) ; Amphibia et *Bufo viridis*, Menestreau, Sanctuaire, Époque **gallo-romaine**, ARGANT *et al.* (2008) ; *Bufo* et *Rana*, Malay-le-Grand, Croix de Pâquis, fond de cabane et chenai B2, **Époque mérovingienne** (476-751 après J-C), PUTELAT (2001) ; Amphibia, Charité-sur-Loire, la Charité-sur-Loire, **Moyen Age central** (XI-XIII^e siècle et XVI-XVIII^e siècle), AUDOIN (1986).

1. 2. Les Urodèles du Mésozoïque et du Cénozoïque.

Les Urodèles regroupent les salamandres et les tritons. Ils sont actuellement absents dans les séries géologiques de Bourgogne. Ailleurs, en quelques endroits, ils ont été trouvés assez abondamment. Un célèbre gisement chinois le montre en effet puisque des centaines de salamandres bien préservées, montrant les branchies, les yeux et le contenu stomacal, ont été identifiées dans des niveaux lacustres recouverts de cendres volcaniques. Ces salamandres, de quelques millimètres à environ 20 cm de longueur, se nourrissaient de petites crevettes. L'âge de ce gisement est d'environ 165 millions d'années, donc Bathonien. Ce sont les plus vieilles salamandres connues à ce jour.

D'autres formes ont été trouvées dans le **Bathonien** d'Angleterre (*Marmorerpeton kermacki* et *M. freemani*). *Karaurus*, membre des Karauridae avec *Kokartus*, provient du **Jurassique supérieur** du Kazakhstan (CARROLL, 1988) et *Hylaeobatrachus croyii* Dollo a été trouvé dans le Wealdien (**Crétacé inférieur** de Belgique); ce dernier étant un Urodèle *incertae sedis* (figure 6).



Figure 6. *Hylaeobatrachus croyii* Dollo, 1884 ; Crétacé inférieur de Bernissart (Belgique) ; vue ventrale d'après la fig. 3 in DECHASEAUX (1955) ; longueur représentée : 22 cm.



Figure 7. *Andrias scheuchzeri* (Holl, 1831) ; Miocène d'Oeningen ; d'après la fig. 5 in DECHASEAUX (1955) ; longueur représentée : 25 cm.

Ces animaux deviennent ensuite assez fréquents dans le **Crétacé supérieur et le Paléocène** (base du Cénozoïque). Les Salamandridae sont connues dans le Campanien et le Maastrichtien, en France notamment. Les Prodeida sont mentionnés dans le Paléocène d'Amérique du Nord, dans le Miocène et le Pliocène d'Europe ; en France dans le Pliocène.

Andrias scheuchzeri est une espèce célèbre de Cryptobranchidae (figure 7). Trouvée dans le **Miocène** d'Allemagne et de la République tchèque, elle a été décrite d'abord comme *Homo diluvii testis* : « l'homme témoin du déluge » au sujet duquel SCHEUCHZER écrivait en 1726 : « une des reliques les plus rares que nous ayons de cette race maudite qui fut ensevelie sous les eaux » (DECHASEAUX, 1955). Cet Amphibien atteignait plus d'un mètre de longueur et devait être bien inoffensif comme la « salamandre géante » actuelle du Japon (*Andrias japonicus*) ou de Chine (*Andrias davidianus*) qui s'en rapproche beaucoup.

1. 3. Autres Lissamphibiens

A côté des Gymniophones, animaux serpentiformes apodes et essentiellement gondwaniens, n'ayant jamais pénétré en Europe, les Allocaudata ou Albanerpetondidae sont connus, en France, du **Jurassique moyen au Miocène moyen**. Ces animaux qui ressemblaient à de petites salamandres ont été trouvés, pour la première fois, dans le **Miocène** de la Grive (Isère) et furent attribués à des Urodèles.

2. Les Amphibiens anciens ou Temnospondyles (« Stégocéphales ») de Bourgogne.

Les Stégocéphales sont des animaux fossiles dont la « tête porte des plaques » osseuses. Ce nom rassemble tous les Amphibiens fossiles, excepté les Lissamphibiens présentés précédemment.

2. 1. Les Temnospondyles

Ce groupe rassemble des animaux dont les vertèbres sont composées de plusieurs éléments ; d'où le nom temnospondyle.

En Bourgogne, ils ont été récoltés depuis le XIX^e siècle, dans les anciens bassins marécageux et lacustres du Carbonifère supérieur (Stéphanien de Blanzay et de Montceau-les-Mines) et du Permien inférieur (Autunien d'Autun) (figures 1 et 2).

Les Branchiosaures

Les Branchiosaures sont représentés par de petits squelettes de quelques centimètres de longueur avec souvent les traces de branchies. En se basant sur leur structure vertébrale, ils furent longtemps rangés dans les Phyllospondyles, puis dans les Rachitomes par ROMER (1947), avant d'être considérés comme des Temnospondyles. On se reportera à GAUDRY (1875-1888), HEYLER (1957-1986), POPLIN & HEYLER (1994) et STEYER *et al.* (1998) pour obtenir de plus amples détails sur ces Amphibiens.

En Bourgogne, ils comprennent plusieurs espèces dont la nomenclature a d'ailleurs changé plusieurs fois depuis la description des premiers « *Protriton petrolei* » (GAUDRY, 1875), découverts dans l'Autunien du bassin d'Autun (figures 8 et 9). Ainsi, dans le Stéphanien de Montceau-les-Mines, CIVET (1983) a mentionné « *Microlerpeton* » (= *Micromelerpeton*) *credneri*, BULMAN & WHITTARD (1926) et BOY (1986) ont cité *Branchiosaurus petrolei* (= *Apateon pedestris*). La faune de l'Autunien d'Autun contient *Pelosaurus laticeps* (Credner, 1893) qui a été étudié par THÉVENIN (1910) et les autres taxons suivants : *Branchiosaurus petrolei* (GAUDRY, 1875) (figure 10), *B. amblystomus* (CREDNER, 1881) = *B. dracyiensis* (HEYLER, 1996) = « *Apateon* » *dracyiensis* (BOY, 1972) = *Apateon dracyiensis* pour WERNEBURG (2001) (figures 11 et 12).

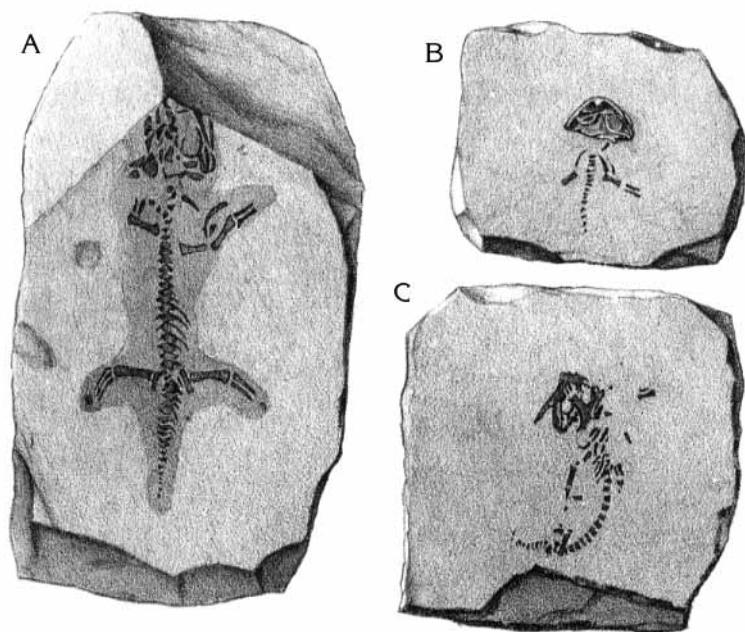


Figure 8. Quelques Branchiosaures représentés sur la pl. IX in GAUDRY (1888).

A = *Pleuronoura pellati* Gaudry, vue dorsale, Permien de Millery, Autun

B = *Protriton petrolei* Gaudry, montrant les « arcs claviculaires », Permien de Margenne, Autun

C = *Protriton petrolei*, Permien de Millery, Autun ; Longueur < 10 cm.

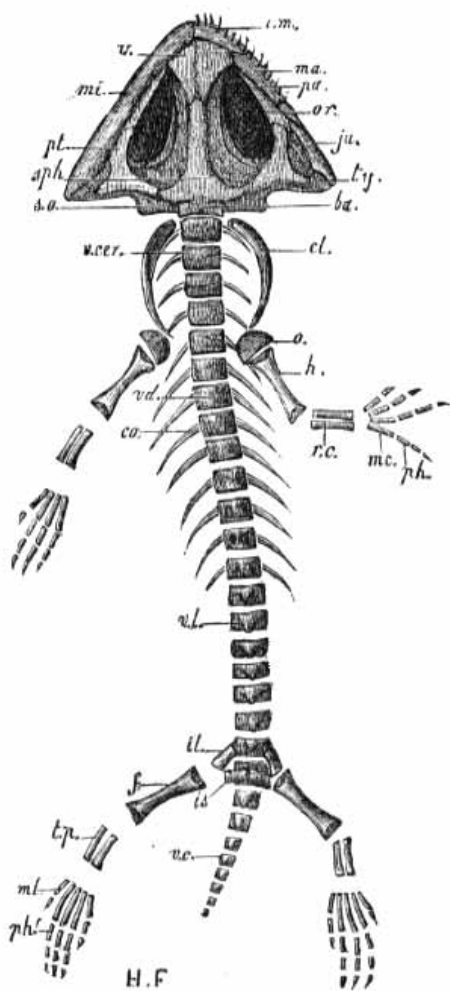


Figure 9. Premier « essai de restauration d'un squelette de *Protriton petrolei* », fig. 2 in GAUDRY (1888). Il n'y a qu'un des côtés de la mâchoire inférieure mi. pour laisser mieux voir la disposition des os de la tête : i.m. inter-maxillaire garni de dents ; ma. maxillaire ; v. vomere ; pa. palatin ; ju. jugal ; sph. sphénoïde ; pl. pléridoïde ; ba. basilaire. On aperçoit sur le second plan les orbites or., les tympaniques ty., et les sus-occipitaux s.o. ; v.ce. vertèbres cervicales ; v.d. vertèbres dorsales ; v.l. vertèbres lombaires ; v.c. vertèbres caudales ; co. côtes ; cl. clavicule ; o. omoplate ; h. humérus ; r.c. radius et cubitus ; mc. métacarpiens ; ph. phalanges ; il. iliaque ; is. ischion ; f. fémur ; t.p. tibia et péroné ; mt. métatarsiens ; ph'. phalanges des pattes de derrière. Longueur = 4 cm.



Figure 10. cf. *Branchiosaurus petrolei*, d'après une photo du Muséum d'Histoire Naturelle d'Autun ; Longueur = 4 cm.



Figure 11. *Apateon dracyiensis*, holotype, Formation de Muse, Bassin d'Autun. Photographie aimablement communiquée par le D^r WERBEBURG ; Longueur d'environ 4 cm.

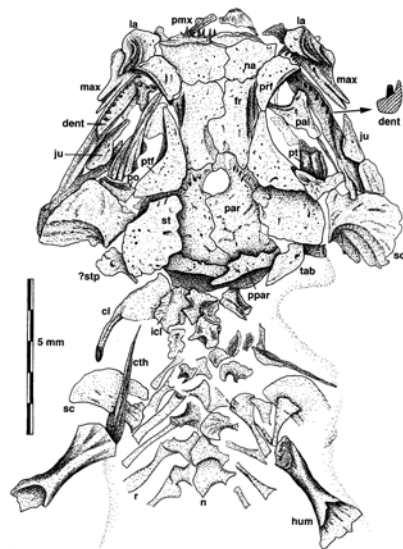


Figure 12. *Apateon dracyiensis*, holotype. Interprétation in WERBEBURG (2001). Avec l'aimable autorisation de l'auteur ; les abréviations correspondent aux noms des os précisés in WERBEBURG (2001).

Cette nomenclature changeante est, sans doute, assez déconcertante pour le lecteur. Mais, comme c'est général, son évolution est le reflet de découvertes ostéologiques nouvelles qui entraînent, peu à peu, un réajustement nomenclatural avec l'établissement de synonymies, mais elle peut aussi s'expliquer par des erreurs de détermination, l'étude de types incomplets et insuffisamment conservés ou bien encore, souligner des différences méthodologiques entre les auteurs.

Certains Branchiosaures se sont révélés être des larves de Temnospondyles de grande taille. Mais la plupart d'entre eux sont celles de jeunes adultes de petite taille comme *Micromelerpeton credneri*. Toutes les espèces précitées font partie des Dissorophioidea, groupe sans doute polyphylétique, mais dont les relations de parenté avec les lissamphibiens sont parfois suggérées par certains paléontologues.

Des études paléohistologiques des squelettes de ces Branchiosaures ont été réalisées ces dernières années par SANCHEZ *et al.* (2010a, b). Elles ont apportées des données nouvelles et très intéressantes sur l'âge et la croissance de ces Temnospondyles qui sont en relation avec les conditions environnementales.

Les « *Actinodon* » et *Onchiodon*

De plus grands Amphibiens, longtemps connus, en France, sous le seul nom d'« *Actinodon* » ont été aussi découverts dans le bassin d'Autun à la faveur de l'exploitation des schistes bitumineux qui s'est déroulée du XIX^e au milieu du XX^e siècle (GAUDRY, 1866-1888). Ces gros *Eryopidés* ou *Eryopsidés* au sens large, carnivores, atteignaient environ un mètre de longueur. Nous présentons les photos de quelques spécimens conservés au Musée d'Histoire Naturelle d'Autun (figures 13 à 16).

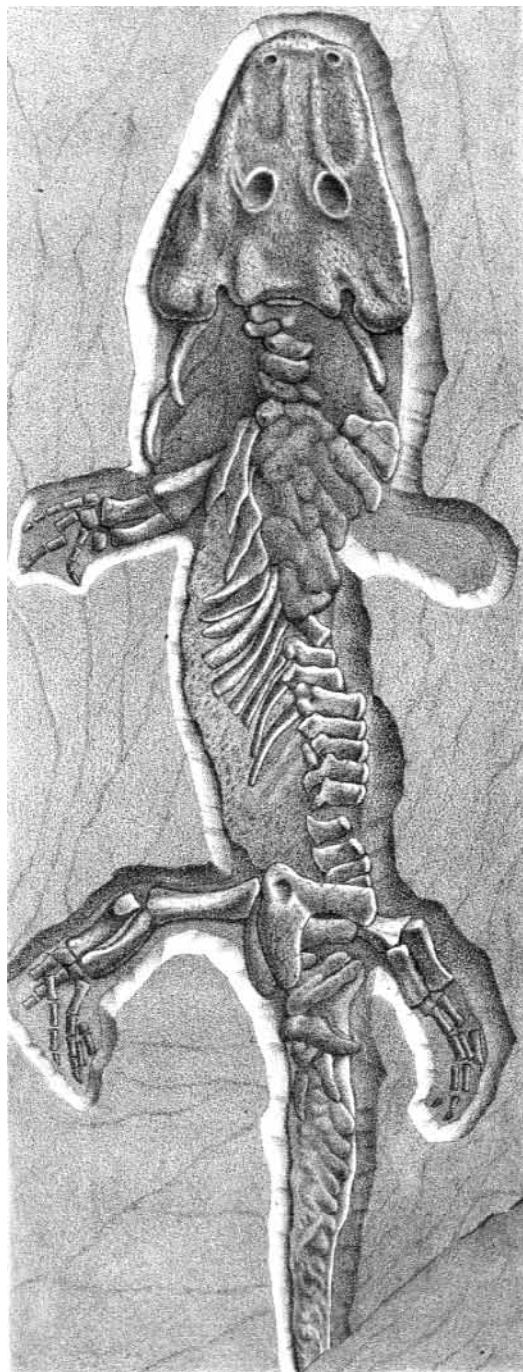


Figure 13. « *Actinodon* » *frossardi* Gaudry, 1866 ; site de Muse, d'après la photographie de la pl. II in GAUDRY (1888); longueur d'environ 60 cm.

Georges GOND



Figure 14. Crâne d'« *Actinodon* » montrant les os sculptés et les orbites, Autunien du bassin d'Autun, coll. MHNA, préparation du musée de Schleusingen (Thuringe) ; mire = 3 cm.

Georges GOND



Figure 15. Crâne d'« *Actinodon* » montrant les orbites et les traces des dents, Autunien du bassin d'Autun, coll. MHNA ; mire = 5 cm.

Georges GOND



Figure 16. Empreinte d'un Crâne « *Actinodon* » montrant les orbites et les traces des dents, Autunien du bassin d'Autun ; coll. MHNA ; mire = 4,5 cm.

Quelques uns de ces « *Actinodon* » ont été réétudiés après qu'ils aient été dégagés de leur gangue. L'holotype « *Actinodon* » *frossardi* (GAUDRY, 1866) du bassin d'Autun, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, a été ainsi attribué à *Onchiodon*, genre prioritaire sur « *Actinodon* » (WERNEBURG & STEYER, 1999; STEYER, 2001). En dehors de l'analyse des os crâniens, il n'est d'ailleurs pas certain que les autres « *Actinodon* » de l'Autunien d'Autun soient tous à rapporter à *Onchiodon frossardi*. La figure 17 illustre, à ce propos, un *Onchiodon* provenant de la Formation de Millery qui est différent de l'espèce précédente (WERNEBURG, 1997). De la même manière aussi, tous les « *Actinodon* » du bassin d'Autun ne sont sans doute pas des *Onchiodon*, tels les « *Actinodon* » de l'Autunien de Buxières dont un, longirostre (ou à museau allongé), a été identifié comme *Cheliderpeton* par STEYER (1996).

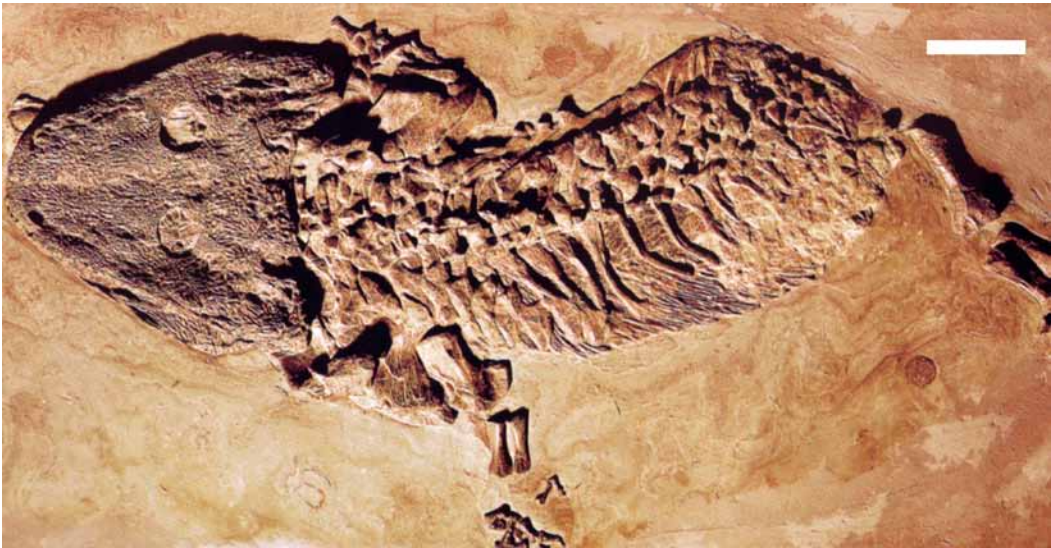


Figure 17. *Onchiodon* sp., Formation de Millery, Autunien du bassin d'Autun ; photographie aimablement communiquée par R. WERNEBURG ; mire = 5 cm.

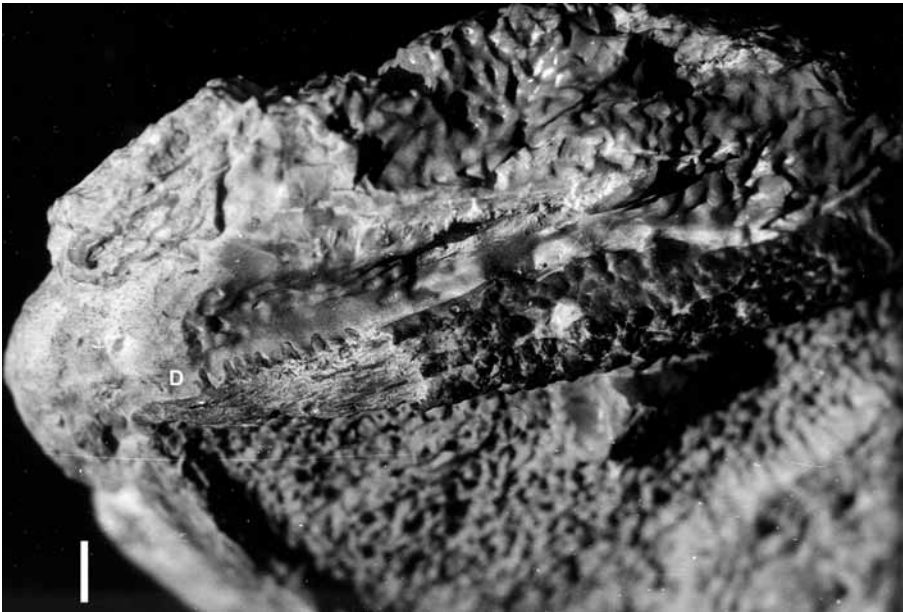


Figure 18. Crâne d'Eryopsidae en cours de dégagement ; vue oblique à partir du maxillaire inférieur à petites dents (= D) ; coll. GAND, provisoirement au musée de Schleusingen (Thuringe) ; Formation de Grandmont, Permien du bassin du Creusot-Blanzay ; mire = 1 cm.

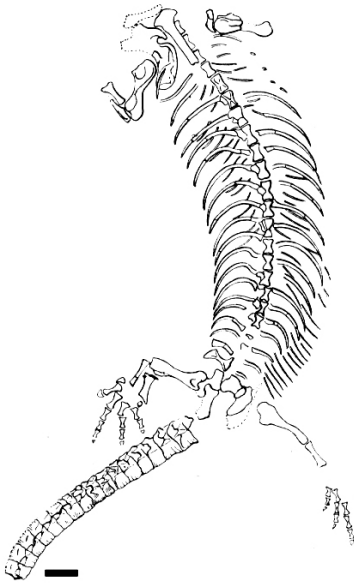


Figure 19. *Sauravus costei* Thévenin, 1906 ; Stéphanien de Montceau-les-Mines, Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (MHNP) ; mire = 1 cm.



Figure 20. *Sauravus spinosus* (CIVET, 1982) ; empreinte (à gauche) et contre empreinte (à droite) ; Stéphanien de Montceau-les-Mines, Musée de Montceau-les-Mines ; mire = 1 cm.



Figure 21. *Sauravus cambrayi* Thévenin, 1910 ; Autunien du bassin d'Autun, moulage du MHN d'Autun ; mire = 1 cm.

Une plaque d'argilite bitumineuse provenant du Stéphanien de Montceau-les-Mines contient aussi des os qui auraient pu appartenir à un Eryopidae du genre *Onchiodon* ou *Cheliderpeton* (POPLIN & HEYLER, 1994: 253).

Des indéterminés

Dans le bassin Permien de Blanzky-Le Creusot, quelques crânes d'Amphibiens, d'une dizaine de centimètres de longueur on été découverts par GAND en 1990, dans un niveau de stromatolites de la Formation de Grandmont (Groupe des Grès Rouges) (figure 18). Celle-ci est plus jeune que les Formations autuniennes du bassin d'Autun. Jusqu'ici, il n'a pas été possible d'attribuer ces fossiles à un genre connu. Ils sont donc toujours actuellement à l'étude par le Dr. Ralf WERNEBURG, conservateur du Muséum de Schleusingen en Thuringe (Allemagne).

Les autres Temnospondyles de France sont actuellement en cours de révision par le Dr. Jean-Sébastien STEYER.

2. 2. Les Lépospondyles du Paléozoïque supérieur (Carbonifère et Permien).

Les premiers Lépospondyles sont connus dans le Carbonifère inférieur (Viséen) d'Ecosse par de petits animaux qui vivaient dans des marécages ou des mares. En France, ils ont été découverts dans les bassins de Montceau-les-Mines et d'Autun (STEYER *et al.*, 1998). Ce sont des Nectridiens et des Aïstopodes qui ont été rangés dans la famille des Lepterpétondités (POPLIN & HEYLER, 1994).

Les Nectridiens

Les **Nectridiens** sont représentés par plusieurs espèces : *Sauravus costei* (THÉVENIN, 1906) et *S. spinosus* (CIVET, 1982) du bassin de Blanzky, Montceau-les-Mines (figures 19 et 20) ainsi que *Sauravus cambrayi* (THÉVENIN, 1910) trouvé dans l'Autunien d'Autun (figure 21). Toutes ces espèces correspondent à de petits organismes salamandriiformes à peau munie d'écailles et, dont la longueur dépasse la vingtaine de centimètres.

Un autre Nectridien, de la famille des Urocordylidae, provient du Houiller de Montceau-les-Mines. Il a été nommé *Sauroplessura longicaudata* (LANGIAUX *et al.*, 1974) puis *Montcellia longicaudata* par POPLIN & HEYLER (1994). Ce Lépospondyle, à très longue queue, atteint 35 centimètres de longueur (figure 22).



Georges GAND

Figure 22. *Montcellia longicaudata*, Stéphanien de Montceau-les-Mines, coll. SOTTY, MHNA, longueur 35 cm, T = tête, la flèche blanche indique le niveau des membres postérieurs très courts.

Les Aïstopodes

Un représentant des **Aïstopodes**, groupe caractérisé par un corps allongé, dépourvu de membres, a été d'abord décrit, en France, par THÉVENIN (1910). Ce fossile fut trouvé dans le Stéphanien ou l'Autunien de La Machine (Nièvre). D'autres spécimens attribuables à ce taxon ont été ensuite découverts, en 1979, dans le Stéphanien de Montceau-les-Mines (HEYLER, 1980 ; POPLIN & HEYLER, 1994), puis dans les collections du Musée d'Histoire Naturelle Jacques de La Comble d'Autun en 2005 (GERMAIN, 2008a, b). Ils semblent proches de *Phlegethontia longissima* (FRITSCH, 1883) de Bohême (République Tchèque) (STEYER *et al.*, 1998 ; GERMAIN, 2008 a, b).

Les Aïstopodes n'ont pas de queue aplatie verticalement et ne sont donc pas très bien adaptés à la nage. Pour cette raison, GREGORY *in* DECHASEAUX (1955) et GERMAIN (2008a, b) supposent qu'ils vivaient plutôt aux abords des mares et des « trous d'eau » bordant la lagune houillère.

Les Lépospondyles de France sont actuellement en cours de révision par Damien GERMAIN, Docteur du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

2. 3. Les Discosauriscidés (Seymouriamorphes)

Ils correspondent à de petits amphibiens souvent découverts dans les mêmes niveaux que les Branchiosaures. Avec leur crâne plus triangulaire et leur palais naturellement obturé, ils appartiennent au groupe des Seymouriamorphes. Ce dernier est très intéressant car il est relativement proche de la divergence entre les Lissamphibiens et les Amniotes (Reptiles, Oiseaux et Mammifères). Les Seymouriamorphes ont été autrefois placés comme groupe-frère des Reptiles, mais leur position serait en fait légèrement différente.

Les Discosauriscidés de Bourgogne sont voisins de ceux de l'Autunien du département de l'Allier (STEYER *et al.*, accepté) et de la République Tchèque (KLEMBARA, 1997; KLEMBARA & BARTIK, 2000; SANCHEZ *et al.*, 2008). Des séries de stades de croissance de ces espèces, préservées dans les couches fossilifères, nous renseignent sur le développement et le mode de vie, amphibie, aquatique et terrestre de ces petits amphibiens du Paléozoïque.

2. 4. Les traces de pas de Temnospondyles et de Lépospondyles

Dans le bassin stéphanien de Montceau-les-Mines, à la faveur de grandes carrières ouvertes dans la première couche de charbon du faisceau de Montceau, plusieurs paléontologues ont récolté un grand nombre de pistes et de traces de pas qui forment un ensemble caractéristique du Carbonifère supérieur. Il est actuellement le plus documenté d'Europe. Le matériel est conservé pour une partie, dans le Musée des fossiles de Montceau-les-Mines et, pour l'autre, dans le Muséum d'Histoire Naturelle d'Autun (collections SOTTY et GAND).

Ces ichnites ont été étudiées par COUREL *et al.* (1975), GAND (1975), LANGIAUX & SOTTY (1975-1977), LANGIAUX (1979-1984), GAND & SOTTY (1980). On retrouvera *in* GAND (1994) la liste de ces travaux. L'interprétation paléontologique des pistes a permis de suggérer que leurs auteurs étaient des Microsauriens (figures 23 et 24), des Temnospondyles (figures 25 et 26) et des Pélycosauriens. Tous ces animaux vécurent ensemble dans un paléoenvironnement fluvio-palustre de la bordure du bassin houiller. Les plus petits devaient atteindre 3 centimètres de longueur et les plus grands, près de 2 mètres !

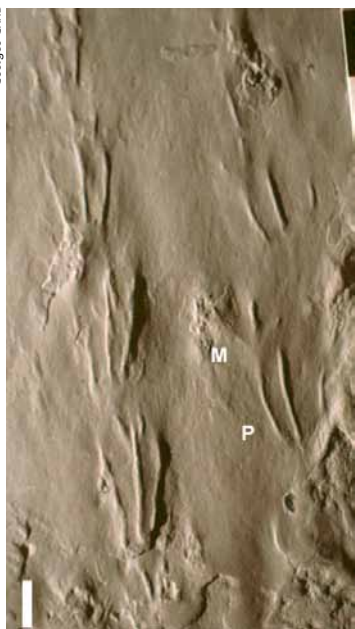


Figure 23. Piste *Salichnium tetradactylum* Langiaux, 1984 ; P = pied, M = main, Stéphanien de Montceau-les-Mines, Musée des fossiles de Montceau temporairement fermé ; mire = 1 cm.



Figure 24. Piste *Tenuipes alba* Langiaux & Sotty, 1975 ; P = pied, M = main, traces tétradactyles ne dépassant pas 4 mm de longueur, Stéphanien de Montceau-les-Mines, coll. SOTTY, MHNA.



Figure 25. Piste *Limnopis cutlerensis* Baird, 1965 ; P = pied pentadactyle, M = main tétradactyle, Stéphanien de Montceau-les-Mines, coll. SOTTY, MHNA ; unités de la mire = 1 cm.



Figure 26. Piste *Stephanopus levis* Gand, 1975 ; P = pied pentadactyle, M = main tétradactyle, Stéphanien de Montceau-les-Mines, coll. GAND, MHNA ; unités de la mire = 1 cm.

Dans le bassin permien d'Autun, vers 1983, PANSIOT récolta, pour la première fois, deux petites traces dans les déblais des schistes bitumineux des Télots et de Margennes issus de l'« Autunien supérieur » (figure 27). Dans ce Groupe, furent aussi ramassés de nombreux Branchiosaures, quelques « *Actinodon* » et le Reptile *Callibrachion gaudryi*. Ces ichnites ont été attribuées, avec doute, à des Branchiosauridés par HEYLER (1984) qui les a étudiées.



Figure 27. *Margennipes pansioti* Heyler, 1984; trace de pied pentadactyle, longueur 7 mm, Autunien d'Autun, coll. PANSIOT ; d'après fig. 4 in HEYLER (1984).

3. La phylogénie des Amphibiens.

3. 1. Comment établit-on les phylogénies ou relations de parenté entre les espèces zoologiques et fossiles ?

L'un des rôles du paléontologiste est de rechercher des fossiles, de les déterminer ou nommer, de les classer puis de les situer dans la phylogénie. Il les utilise aussi pour reconstituer les paléoenvironnements biologiques. Mais, par rapport aux zoologistes, le chercheur n'a, à sa disposition, que des traces de locomotion et au mieux, la momie de l'animal et fréquemment son squelette. Et, pour ce dernier cas, le plus souvent, il n'en recueille que des parties.

C'est donc principalement à partir des os que les auteurs du XIX^e et de la première moitié du XX^e siècle, ont défini des espèces. Les caractères de ces restes fossiles, comparés à ceux des espèces actuelles, ont d'abord permis de classer leurs auteurs dans les grands groupes zoologiques : classes des Amphibiens, Reptiles, Oiseaux etc... qui furent, peu à peu, subdivisées en ordres et en familles. Selon l'avancée des connaissances et l'appréciation des auteurs, furent aussi utilisés des groupes de rang supérieur (super) ou inférieur (sous ou infra). Ainsi, en intégrant les caractères partagés, peu à peu, furent suggérées des relations de parenté et établis des arbres phylogénétiques basés sur l'organisation de la colonne vertébrale et des os crâniens (dents comprises), en grande partie parce que ce sont les os qui résistent le plus à l'épreuve du temps.

L'établissement de ces phylogénies a connu, il y a une cinquantaine d'années, un début de renouvellement avec l'avènement du cladisme. La méthode, initiée par HENNING (*in* JANVIER *et al.*, 1980), est largement pratiquée par les paléontologistes actuels. Elle est basée sur la prise en compte des caractères dérivés (ou apomorphes) qui sont clairement différenciés des caractères archaïques (ou plésiomorphes). Après avoir été polarisés ou ordonnés, ils sont rangés dans un tableau d'espèces que l'on veut comparer. Ce dernier constitue une matrice « taxa-caractères » qui peut comporter plusieurs dizaines, voire plusieurs centaines d'espèces et de caractères. Le traitement des données se fait à l'aide de puissants logiciels. Il aboutit à un arbre le plus court possible, mettant en jeu un minimum de transformations de caractères dérivés. Pour cette raison, il est dit parcimonieux et, en définitive, cet arbre ou cladogramme exprime les relations de parenté entre les taxa comparés.

En se basant sur les données moléculaires (ADN mitochondrial, ARN ribosomique, etc.), on peut aussi obtenir un arbre établissant une phylogénie moléculaire. Dans la mesure du possible, c'est-à-dire lorsque la conservation des taxa le permet, ce résultat doit être comparé avec celui obtenu à partir des données anatomiques.

Pour que la classification soit strictement phylogénétique, elle ne doit contenir que des groupes monophylétiques ; chacun d'entre eux comprenant un seul ancêtre hypothétique et tous ses descendants.

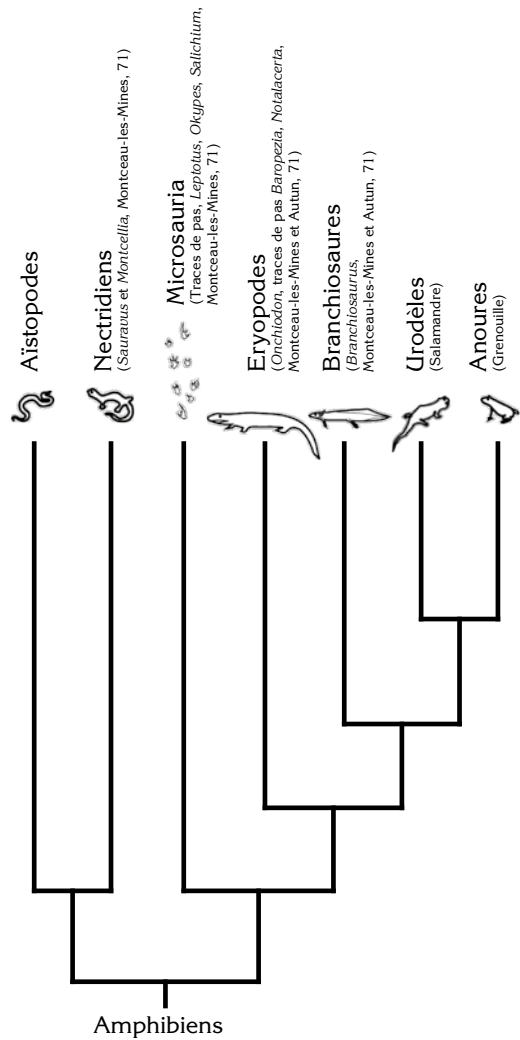


Figure 28. Cladogramme relatif aux Amphibiens in CAMPBELL & REECE 2004 partim.

3. 2. Résultats actuels

RAGE in « Origine et phylogénie des Amphibiens » fit le point de cette question en 1985. Et de rappeler alors, dans son travail, la teneur de « l'hypothèse du diphylétisme et ses variantes » qui s'est développée au cours de la première moitié du XX^e siècle. Elle fut défendue par plusieurs auteurs de l'école suédoise, (cités in RAGE, 1985) qui soutinrent la double filiation entre certains Poissons du Dévonien et les Amphibiens tétrapodes actuels. La filiation plus précise étant Dipneustes-Urodèles d'une part, et autres Crossoptérygiens-Anoures, d'autre part. Ce diphylétisme, mais sous une forme différente, fut aussi présenté par JARVIK entre 1942 et 1980 avec la dualité Crossoptérygien Porolépiformes-Urodèles et Crossoptérygiens-Ostéolépiformes-(Anoures + autres tétrapodes); les Dipneustes étant écartés de la phylogénie.

L'avènement des études cladistiques a permis de réfuter progressivement le diphylétisme au profit du monophylétisme. Et à l'heure actuelle, les interprétations sont les suivantes (RAGE, 1985 et comm. écrite). **Les Lissamphibiens, monophylétiques, s'enracinent dans les Stégocéphales de l'ère Paléozoïque et plus précisément, probablement dans les Temnospondyles Dissorophoidea bien représentés en Bourgogne.** Parmi les Lissamphibiens, RAGE (1985) suggérait que les Urodèles et les Anoures pouvaient être des groupes frères (figure 28).

Une autre alternative phylogénétique serait également possible : les Lissamphibiens, d'après certains auteurs, pourraient dériver des Lépospondyles et non des Temnospondyles. La solution à ce dilemme sera résolue lorsque les taxa du Paléozoïque seront mieux connus, aussi bien au niveau qualitatif que quantitatif, notamment leurs développements ontogénétiques respectifs.

4. Les Amphibiens bourguignons dans les paysages physiques et biologiques du Carbonifère supérieur (Stéphanien) et du Permien inférieur (Autunien)

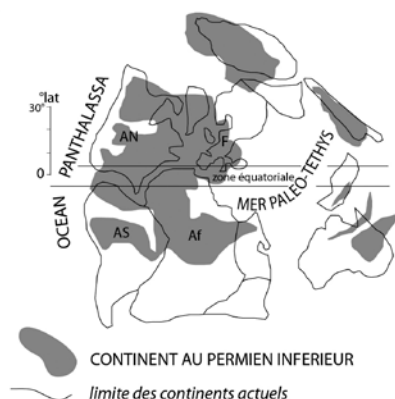


Figure 29. Paléogéographie de la Pangea au début du Permien inférieur (Autunien), d'après fig. 12 (modifiée) in WITZKE (1990), il y a environ 294 millions d'années ; AN = Amérique du Nord, AS = Amérique du Sud, Af = Afrique, F = France.

Les études géologiques (pétrographiques, paléontologiques, paléomagnétiques et tectoniques) ont montré que les blocs continentaux actuels étaient réunis en un vaste continent, appelé Pangea, jusqu'à la fin du Permien. Ses contours dessinés sur la figure 29 représentent sa géographie au début du Permien inférieur (Autunien); il y a environ 294 millions d'années (294 Ma). Depuis le Carbonifère supérieur (Stéphanien) daté de 300 Ma environ, le bloc franco-hispanique s'est déplacé vers le nord d'une dizaine de degrés de latitude, passant de la zone équatoriale (environ 5° N) à la zone tropicale méridionale (15° N).

4. 1. Au Carbonifère supérieur (Stéphanien)

Les caractéristiques des dépôts sédimentaires et des végétaux du **Stéphanien** suggèrent l'existence, à cette époque, d'**environnements marécageux intramontagneux** à flore luxuriante de Fougères (Filicinaées), Fougères à « graines » (Ptéridospermales), d'Equisetales, et de Lycopodiales (Lepidodendron, Sigillaire) dont les débris sont à l'origine de la formation du charbon (figure 30). Sur les bords du marécage houiller, la forêt houillère se développe sous un climat équatorial, chaud et humide. Elle abrite un grand nombre d'organismes : Insectes, Scorpions,

Araignées, Myriapodes, Mollusques..., et plusieurs espèces de vertébrés appartenant, pour la majorité d'entre elles, aux Poissons, aux Amphibiens et à quelques Reptiles ; tous animaux découverts dans divers bassins houillers et, tout particulièrement, dans celui de Montceau-les-Mines (POPLIN & HEYLER, 1994). La reconstitution de la figure 30 montre un de ces gros Eryopidés, carnivore, lourd et massif, atteignant 1 à 2 m de longueur. Ces Stégocéphales sont connus à Montceau-les-Mines, non seulement par leur squelette mais aussi par leurs traces de pas *Limnopus*. Outre ces Temnospondyles, dans cet environnement, on peut aussi imaginer de plus petits Amphibiens filiformes : les Lépospondyles comme *Montcellia longicaudata* qui est représenté sur la figure 31.



Figure 30. Un paysage de la forêt houillère au Carbonifère dans un environnement marécageux ; flore luxuriante avec des Fougères (Filicinées, Pteridospermales = F), des Equisetales (= E), des Lycopodiales : Lepidodendron et Sigillaire (= S) et des Cordaïtes (= C). De gros Eryopidés (= Er) carnivores, lourds et massifs, atteignant 1 à 2 m de longueur vivent dans ces milieux.

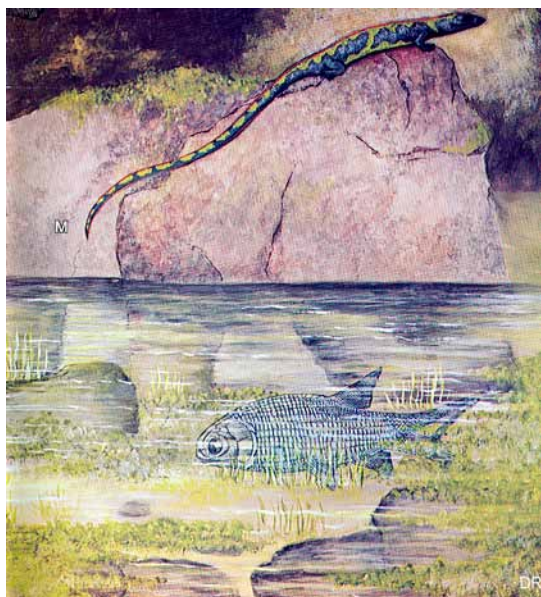


Figure 31. Partie du tableau représentant la vie en bordure du lac houiller (Stéphanien) de Montceau-les-Mines réalisé par Jocelyne PACAUD. Outre des Temnospondyles, dans cet environnement, on peut aussi imaginer de plus petits Amphibiens filiformes, bons nageurs : des Lépospondyles comme *Montcellia longicaudata* (= M); in PACAUD (1979).



Figure 32. Partie du tableau représentant « un paysage de l'Autunien d'Autun (France) il y a 260 millions d'années » par Jocelyne PACAUD.

4. 2. Au Permien inférieur

Durant le **Permien inférieur** (Autunien), le paysage du Carbonifère supérieur a quelque peu changé à la suite de la dérive continentale du bloc franco-hispanique vers le nord. Il en est résulté, progressivement, un changement climatique qui a provoqué des modifications au niveau de la flore. Avec un cachet encore stéphanien au début du Permien, celle-ci s'est lentement enrichie en espèces de conifères qui révèlent le développement d'une aridification relative et multi-phasée.

La reconstitution de la figure 32 illustre une partie de l'environnement lacustre du bassin d'Autun à l'Autunien. Les reliefs bordiers morvandiaux sont vigoureux et actifs avec des émissions volcaniques. La flore est encore adaptée aux conditions marécageuses car on y reconnaît, au premier plan, des essences courantes au Stéphanien comme *Sigillaria* (S), des Fougères (F) et des *Cordaïtes* (C). Mais sur la rive opposée, l'artiste a représenté des Coniférales *Lebachia* (L) qui traduisent le développement d'une aridité.

Comme au Stéphanien, durant l'Autunien, le milieu aquatique est peuplé par des invertébrés, des Poissons et des Amphibiens. Ces derniers sont représentés par des Temnospondyles et des Stégocéphales qui sont encore les tétrapodes dominants. Mais la relève biologique est en place avec les Reptiles. Encore discrets, au début du Permien, ils vont peu à peu coloniser tous les milieux et devenir dominants. Sur la figure 33, l'artiste en a représenté deux espèces : *Stereorachis dominans* (S) et *Callibrachion gaudryi* (C). Ce sont deux Pélycosaures qui voisinent avec les Temnospondyles *Onchiodon frossardi* (= O) et les petits *Branchiosaurus petrolei* (B).



Figure 33. Partie du tableau représentant la faune de l'Autunien d'Autun par Jocelyne PACAUD.

5. Origine des Temnospondyles et des Lépospondyles. Que devinrent-ils après le Permien inférieur ?

Comme on l'a vu, ces amphibiens fossiles sont bien représentés dans le Carbonifère supérieur et le Permien inférieur couvrant en Bourgogne une période d'une dizaine de millions d'années. Les Temnospondyles carnivores pouvant atteindre 1 à 2 mètres de longueur, vivaient alors dans les zones continentales marécageuses et palustres avec les Lépospondyles : petits animaux salamandriiformes discrets comme les Nectridiens parfois à très longue queue. Ils n'étaient pas tous quadrupèdes tels ces Aïstopodes dépourvus de membres. Les Discosauriscidés bien reconnaissables par leur tête triangulaire et ayant acquis des caractères reptiliens étaient aussi fréquents dans ces milieux aquatiques.

À la limite Carbonifère-Permien, les amphibiens sont déjà bien diversifiés. Ils sont issus de formes qui dérivent des Ichthyostégidés apparus au cours du Dévonien supérieur qui a duré 25 millions d'années (385-360 Ma) si on se réfère à l'échelle géologique de ICS (International Commission on Stratigraphy) de 2004 (figure 2). On connaît de mieux en mieux leur histoire grâce aux découvertes successives de leurs squelettes (BENTON, 2005). L'organisation de leurs autopodes avec l'apparition de doigts suggère que leurs ancêtres furent des Poissons et plus précisément les Crossptérygiens puisque ce sont les seuls de l'époque à avoir acquis des membres qui préfigurent ceux des amphibiens.

En Bourgogne, au-dessus de l'Autunien qui correspond à des couches sédimentaires riches en matières organiques, noires à grises, très fossilifères, succèdent verticalement des couches bariolées puis rouges (faciès saxoniens) dans le bassin de Blanzay-Le-Creusot dans lesquelles ont été seulement trouvées des Bois silicifiés, quelques végétaux peu déterminables et des traces de pas. L'âge de ces formations autuniennes et saxoniennes est difficile à établir. En se basant sur le cachet « autunien » des bois silicifiés, il est possible que les Formations des Grès Rouges, rapporté au « Saxonien » dans les légendes des cartes géologiques soient à inclure dans le Cisuralien ou Permien inférieur qui a duré environ 30 millions d'années (299-270 Ma) (GAND *et al.*, 1992a). C'est dans la partie supérieure de la série « saxonnienne » du bassin permien du Creusot que GAND a découvert des crânes d'amphibiens. Ceux-ci furent fossilisés dans des stromatolithes observés dans la Formation de Grandmont (GAND *et al.*, 1992b).

À l'échelle du Permien français, les Formations rouges ont fourni peu de restes de vertébrés mais, par contre, leurs traces de locomotion sont localement abondantes. Nous savons ainsi par leur étude que les Temnospondyles sont encore présents dans le Permien moyen ou Guadaloupien qui a duré 10 millions d'années (270, 6-260, 4 Ma). Ils y ont laissé des empreintes de pas *Limnopus* et *Batrachichnus* très caractéristiques (DEMATHIEU *et al.*, 1992 ; GAND, 1987) qui sont connues depuis le Carbonifère supérieur. Mais en raison du développement de la sécheresse qui réduisit les milieux aquatiques dans ces bassins devenus des *playas*, la faune amphibienne diminua au profit des Reptiles, leurs descendants, mieux adaptés aux nouvelles conditions climatiques.

Alors qu'il existe encore quelques lignées de Temnospondyles (Capitosauridae et Plagiosauridae) dans les Trias français (STEYER *et al.*, 1998), ceux-ci ne sont pas actuellement connus en Bourgogne. DEMATHIEU (1977) y a seulement décrit une piste *Paraophidichnium triassicum* qu'il attribue à des Aïstopodes. Ces animaux de petite taille auraient vécu de manière fort discrète dans des biotopes végétalisés des grandes lagunes bordant la partie orientale du Massif Central au Trias moyen.

Les dépôts marins du Jurassique et du Crétacé qui se sont succédés ensuite en Bourgogne ne furent pas propices, semblent-t-il, à la conservation des Temnospondyles qui, de toute manière n'étaient pas des animaux marins. Sans doute devinrent-ils de plus en plus rares après le Trias. De fait, par quelques fossiles trouvés en Asie et en Australie (BENTON, 2005), nous savons que ce groupe était encore présent à la base du Crétacé inférieur.

Dans un contexte global, nous l'avons vu, parallèlement à ce lent déclin au cours du Mésozoïque et Cénozoïque, les Lissamphibiens (Anoures et Urodèles) vont se diversifier. Mais en Bourgogne on ne les connaît que dans le sommet du Cénozoïque où ils ont été conservés dans des grottes du Paléolithique et dans quelques stations néolithiques. Ce sont des espèces toujours connues actuellement telles *Bufo bufo*, *Rana temporaria*

Remerciements

Etablir un inventaire géologique actualisé est toujours un exercice délicat dans la mesure où nous ne sommes jamais sûrs d'avoir pu consulter toutes les collections paléontologiques, surtout lorsqu'elles sont privées. La répartition stratigraphique d'un taxon dépend aussi des découvertes qui s'effectuent journalièrement. Pour palier ces difficultés nous avons consulté les conservateurs des musées d'Histoire Naturelle de Bourgogne et demandé à un spécialiste de relire la partie de notre manuscrit concernant les Lissamphibiens. Nous sommes aussi redevables à quelques collègues d'avoir facilité notre recherche bibliographique ou de nous avoir autorisé à reproduire quelques uns de leurs documents. Nous adressons donc nos chaleureux remerciements au/à :

- D^r RAGE Jean-Claude, Directeur de Recherches à l'UMR 5143 du CNRS : Paléobiodiversité et Paléoenvironnement (Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris), spécialiste des Lissamphibiens,
- Conservateur Dominique CHABARD (Muséum d'Histoire Naturelle Jacques de La Comble d'Autun) d'avoir mis à notre disposition les « stégocéphales » fossiles et les traces de pas découverts dans le Permien du bassin d'Autun et le Carbonifère de Montceau-les-Mines. Il a effectué aussi à notre demande plusieurs photographies.
- D^r BAILON Salvador, UMR 5143 du CNRS : Paléobiodiversité et Paléoenvironnement (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), spécialiste des Lissamphibiens, de nous avoir communiqué l'inventaire archéozoologique et archéobotanique de France réalisé dans le cadre de l'inventaire du Patrimoine Naturel.
- D^r GERMAIN Damien, UMR 7179 CNRS, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), spécialiste des Aïstopodes pour ses informations actuelles concernant ce groupe,
- D^r MONTUIRE Sophie, HEPE, Laboratoire des Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement (Université de Bourgogne), pour sa recherche bibliographique,
- Gilles et Jocelyne PACAUD (Autun) pour leur aimable autorisation de reproduire les tableaux réalisés par Jocelyne dont les originaux sont conservés au MHNA (DR in figures 31, 32, 33 de notre travail).

Bibliographie

- ARGANT A., BONNEAU M., JEANNET M., ARGANT T., WIETHOLD J., PROST M. & ARGANT J. 2008. De la diversité des contextes : les os animaux du sanctuaire de Ménestreau (Nièvre) et leur environnement. In LEPETZ S. & VAN ANDRINGA W. (ed.) *Archéologie du sacrifice animal en Gaule romaine. Rituels et pratiques alimentaires*. Éd. Monique Mergoil, Montagnac. *Archéologie des Plantes et des Animaux*, 2: 77-87.
- AUDOIN F. 1986. Ossements animaux du Moyen Age au monastère de la Charité-sur-Loire. *Publication de la Sorbonne*, Paris (inédit), 166 p.
- BAILON S. 1991. Amphibiens et Reptiles du Pliocène et du Quaternaire de France et d'Espagne : mise en place et évolutions des faunes. *Thèse de l'Univ. de Paris VII*, 449 p.
- BAILON S. 2005. Les amphibiens du Néolithique moyen du camp de Chassey : un nouvel exemple de la consommation de grenouilles dans le Néolithique français. In THEVENOT J.P. (dir.) *Le camp de Chassey. Les niveaux néolithiques du rempart de la « La Redoute »*. *Revue Archéol. de l'Est*, suppl. 22, 423-428.
- BAIRD D. 1965. Footprints from the Cutler Formation. *U. S. Geol. Surv. Prof. Paper*, 503 C, 47-50.
- BEMILLI C. 2003. Larrey (Bronze/Hallstatt). *Rapport d'étude* (inédit), 5 p.
- BENTON M.J. 2005. *Vertebrate Palaeontology*, third edition, Blackwell publishing: 453 p.
- BOY J.A. 1972. Die Branchiosaurier Amphibia des Saarpfälzischen Rotliegenden Perm, SW-Deutschland. *Abh. Hess. Landesamt. Bodenforsch.*, 100: 46-59.
- BOY J.A. 1986. Studien über die Branchiosauridae (Amphibia : Temnospondyli). 1. Neue und wenig bekannte Arten aus dem mitteleuropäischen Rotliegenden (? Oberstes Karbon bis unteres Perm). *Paläont. Z.* 60(1/2): 131-166.
- BOURILLOT R. 2004. Inventaire, Histoire et Evolution des Reptiles et des Amphibiens fossiles en Bourgogne. *Rapport de Stage, Univ. de Bourgogne, Sciences de la Terre*, inédit, 104 p.
- BRIGAUD B. 2004. Faune et Flore du Morvan du Dévonien au Jurassique. *Rapport de Stage, Univ. de Bourgogne, Sciences de la Terre*, inédit, 186 p.
- BULLMAN O.M.B. & WHITTARD W.F. 1926. On Branchiosaurus and allied genera (Amphibia). *Proc. Zool. Soc., London*: 533-579.
- CALLOU C. 2010. Inventaire archéozoologique et archéobotanique de France (Inventaire national du Patrimoine naturel), *Mus. nat.d'Hist. nat., Paris*.
- CAMPBELL N.A. & REECE J.B. 2004. *Biologie*, 2^e édit., De Boeck Université, Bruxelles, 1482 p.
- CARROLL R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Éd. W. H. Freeman & Company, New-York, 698 p.
- CHALINE J. 1962. La faune à Rhinocéros de merck en Côte-d'Or. *Bull. Sc. de Bourgogne XXI*: 123-133.
- CHALINE J. 1963. La brèche ossifère de Santenay. *Bull. Soc. d'hist. nat. Autun* 28: 16-19.
- CHALINE J. 1972. *Les rongeurs du pléistocène moyen et supérieur de France (systématique, biostratigraphie, paléoclimatologie)*. Éd CNRS, 2 vol., 410 p.
- CHALINE J. 1976. Les traces de deux phases périglaciaires dans le complexe de faune briellien ; le remplissage de l'aven des Valerots à Nuits-Saint-Georges. *Bull. de l'Asso. française pour l'étude du Quaternaire* 13: 3-4, 157-159.
- CIVET C. 1982. Etude d'un nouvel amphibien fossile du bassin houiller de Montceau-les-Mines : *Scincosaurus spinosus* nov.sp. *La Physiophile* 96: 81-87.
- CIVET C. 1983. Branchiosauridés du bassin houiller de Montceau-les-Mines. *La Physiophile* 99: 55-74.
- COUREL L., DEMATHIEU G. & HAUBOLD H. 1975. Découverte d'une piste d'amphibien dans le Carbonifère de Blanzay, Saône & Loire. *C. R. Ac. des Sc. Paris* 227: 1229-1232.

- CREDNER H. 1881. Über *Melanerpeton* FR aus dem aus dem Rothliegenden-Kalke von Nierderhäslich im Plauen'schen Grunde. *Ber Naturforsch. Gesellschaft*: 1-3.
- DECHASEAUX C. 1955. Urodela. In : PIVETEAU J. Traité de Paléontologie : Amphibiens, Reptiles, Oiseaux. Éd. Masson, Paris, V: 306-313.
- DEMATHIEU G. 1977. Des Microvertébrés dans le Trias Moyen du Lyonnais et du Mâconnais révélés par leurs empreintes ; signification paléoécologique. *Geobios* 10: 351-367.
- DEMATHIEU G., GAND G. & TOUTIN-MORIN N. 1992. La palichnofaune des bassins permien provençaux. *Geobios* 25(1): 19-54.
- FRITSCH A. 1883. *Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Performation Böhmens Prag*. 1: 182 p.
- GAND G. 1975. *Stephanopus* : un genre ichnologique nouveau du Carbonifère français Stéphanien B de Montceau-les-Mines. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 74: 30-31
- GAND G. 1987. Les traces de Vertébrés tétrapodes du Permien français Paléontologie, Stratigraphie, Paléoenvironnements. *Thèse de Doctorat d'État des Sciences Naturelles, Université de Bourgogne. Edit. Centre des Sciences de la Terre, Dijon*, 341 p., 85 fig., 105 tabl., 7 pl.
- GAND G. 1994. Les traces de vertébrés tétrapodes du Carbonifère supérieur et du Permien du bassin de Montceau-les-Mines (Massif Central-France). In POPLIN C. & HEYLER D. Quand le Massif Central était sous l'équateur. Éd. du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Mémoire de la Section des Sciences 12, Paris: 269-281.
- GAND G., COUREL L. & DEBRIETTE P. 1992a. Le bassin permien Blanzly-Le Creusot, Massif Central, France. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun* 139: 5-44.
- GAND G. & SOTTY D. 1980. Ichnologie : les traces de vertébrés tétrapodes du Stéphanien de Blanzly, Montceau-les-Mines. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun* 94: 77-92.
- GAND G., STAFF K., BROUTIN J. & DEBRIETTE P. 1992b. The importance of silicified woods, stromatolites and traces of conifers for the paleoecology and the stratigraphy in the lower Permian of the northeastern Blanzly - Le Creusot basin, Massif Central, France. *News. stratigr.* 28(1): 1-32.
- GAUDRY A. 1866a. Sur un reptile fossile trouvé par M. Frossard dans les schistes bitumineux de Muse près d'Autun (Saône-et-Loire). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 63(8): 340-341.
- GAUDRY A. 1866b. Sur le Reptile découvert par M. Frossard à la partie supérieure du terrain houiller de Muse près d'Autun (Saône-et-Loire). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 63(8): 341-344.
- GAUDRY A. 1867a. Mémoire sur le Reptile découvert par M. Frossard à Muse. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat.*, 40 p.
- GAUDRY A. 1867b. Sur le Reptile découvert par M. Ch. Frossard à Muse près d'Autun. *Bull. Soc. Géol. France* 2^e série, 24: 39-400.
- GAUDRY A. 1868. Sur l'*Actinodon* Frossardi de Muse, près d'Autun. *Bull. Soc. Géol. France* 2^e série, 25: 576-577.
- GAUDRY A. 1875. Sur la découverte de batracien proprement dits dans le terrain primaire. *Bull. Soc. Géol. France* 3^e série, 3: pl. 7 et 8.
- GAUDRY A. 1876. Les Reptiles des schistes bitumineux d'Autun. *Bull. Soc. Géol. France* 3^e série, 4: 720-723.
- GAUDRY A. 1879. Les Reptiles de l'époque permienne aux environs d'Autun. *Bull. Soc. Géol. France* 3^e série, 7: 62-77.
- GAUDRY A. 1883. *Les enchainements du monde animal dans les Temps géologiques. Fossiles primaires*. Librairie F. Savy, Paris: 318 p.
- GAUDRY A. 1885. Nouvelle note sur les Reptiles permien. *Bull. Soc. Géol. France* 3^e série, 13: 44-51.
- GAUDRY A. 1887. L'*Actinodon*. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat.* 10(2): 32 p.
- GAUDRY A. 1888. Les vertébrés fossiles des environs d'Autun. *Mém. de la Soc. Hist. Nat. Autun*: 1-90.
- GERMAIN D. 2008a. Anatomie des Lépospondyles et origine des Lissamphibiens. *Thèse de Doctorat, MNHN Paris*: 398 p.
- GERMAIN D. 2008b. A new phlegethontid specimen (Lepospondyli, Aistopoda) from the Late Carboniferous of Montceau-les-Mines (Saône-et-Loire, France). *Geodiversitas* 30(4): 669-680.
- GRADSTEIN F., OGG J., SMITH A. 2004. *A Geologic Time Scale*, Cambridge University Press, 589 p.
- HEYLER D. 1957. Révision des Branchiosaures de la région d'Autun. *Ann Paléont.* 63: 47-77.
- HEYLER D. 1969. *Vertébrés de l'Autunien de France*. Cahiers de Paléontologie, Éd. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 255 p.
- HEYLER D. 1980. Les vertébrés du Stéphanien de Montceau-les-Mines, Saône-et-Loire. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 94: 53-67.
- HEYLER D. 1984. *Margennipes pansioti*, n. g. n. sp. : Empreinte d'un vertébré tétrapode dans l'Autunien supérieur du bassin d'Autun. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun* 111: 27-36.
- HEYLER D. 1985. « Branchiosaures » du Stéphanien de Montceau-les-Mines. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun* 116: 115-140.
- HEYLER D. 1986. Vertébrés des bassins stéphanien et autunien du Massif Central Français ; paléogéographie et paléoenvironnements. *Annales Soc. géol. du Nord CVI*: 123-130.
- JANVIER P., TASSY P. & THOMAS H. 1980. Le cladisme. *La Recherche* 117: 1396-1406.
- JEANNET M. 2002. Microfaune et environnement au Crot du Charnier à Solutré. In COMBIER, J. & MONTET-WHITE, A. (ed.) Solutré 1968-1998. Mémoires de la Société Préhistorique Française, 30: 169-180.
- KLEMBARA J. 1997. The cranial anatomy of *Discosaurus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic). *Philosophical Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 352: 257-302.
- KLEMBARA J. & BARTIK I. 2000. The postcranial skeleton of *Discosaurus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 90: 287-316.
- LANGIAUX J. 1984. Flores et Faunes des formations supérieures du Stéphanien de Blanzly-Montceau Massif Central français. Stratigraphie et Paléoécologie. *Thèse de l'Université de Strasbourg, Inédit*, 270 p.
- LANGIAUX J., PARRIAT H. & SOTTY D. 1974. Faune fossile du bassin de Blanzly-Montceau. *La Physiophile* 80: 56-67.
- LANGIAUX J. & SOTTY D. 1975a. Ichnologie : pistes de tétrapodes fossiles dans le bassin houiller de Blanzly-Montceau. *La Physiophile* 82: 46-58.
- LANGIAUX J. & SOTTY D. 1975b. Ichnologie : pistes de tétrapodes fossiles dans le bassin houiller de Blanzly-Montceau. *La Physiophile* 83: 57-68.
- LANGIAUX J. & SOTTY D. 1976. Trois nouvelles pistes de Tétrapodes dans le Stéphanien de Blanzly-Montceau. *La Physiophile* 84: 46-54.
- PACAUD G. 1979. Inventaire de la collection Sotty. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun* 90: 1-36.
- PEYROUSE J.B. & DESBROSSES R. 2009. Les nouvelles collections préhistoriques des Musées d'Autun : un aperçu de la Préhistoire dans l'ouest de la Saône-et-Loire. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun* 198: 37-44.
- PIVETEAU J. 1937. Un Amphibien du Trias inférieur. Essai sur l'origine et l'évolution des Amphibiens Anoures. *Ann. Paléont.* 26: 135-177.
- PIVETEAU J. 1955. Anoura. In : PIVETEAU J. Traité de Paléontologie : Amphibiens, Reptiles, Oiseaux. Éd. Masson, Paris, V: 250-274.
- POPLIN F. & BAILLOUD G. 1969. Un site du Bronze final à Vincelles (Yonne). *Bull. de la Soc. Acad. du Boulonnais* 66(4): 119-122.
- POPLIN C. & HEYLER D. 1994. Quand le Massif Central était sous l'équateur. Éd. du Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Mémoire de la Section des Sciences 12, Paris. 289 p.
- POULAIN T. 1984. La domestication des animaux en France à l'époque Néolithique. In NOBIS, G. & SCHWABEDISEN, H. (ed.) *Die Anfänge des Neolithikums IX vom Orient bis Nordeuropa. Der Beginn der Haustierhaltung in der "Alten Welt"*. Böhlau, Köln.
- POULAIN T. 2003a. Annexe : Etude de la faune de Camp de Myard. In NICOLARDOT J.P. (ed.) L'habitat fortifié pré- et protohistorique en Côte-d'Or : Les camps de Myard à Vitteaux et du Châtelet d'Etaules dans le contexte archéologique régional (du v^e millénaire au iv^e siècle avant J.-C.). *Revue archéologique de l'Est, Dijon, Supplément* 19: 213-222.
- POULAIN T. 2003b. Annexe : Etude de la faune du Châtelet d'Etaules. In NICOLARDOT J.P. (ed.) L'habitat fortifié pré- et protohistorique en Côte-d'Or : Les camps de Myard à Vitteaux et du châtelet d'Etaules dans le contexte archéologique régional (du v^e millénaire au iv^e siècle avant J.-C.). *Revue archéologique de l'Est, Dijon, Supplément* 19: 223-234.

- POULAIN-JOSIEN T. 1973a. Vauvretin, comm. d'Epervans (Saône et Loire). Etude de la faune. *Revue Archéologique de l'Est et du Centre Est* 24(1): 98-113.
- POULAIN-JOSIEN T. 1973b. Etude de la faune. In THÉVENOT J.P. (ed.) Le village préhistorique d'Ouroux-sur-Saône. *Travaux du Centre de Recherche de Solutré* 1: 147-154.
- PRESTREAU M. 2000. Enceintes et Néolithique en Bourgogne septentrionale. Rapport de sondages archéologiques, SRA Bourgogne (inédit).
- POYETON A., ALLENET G., LEROYER C., AUXIETTE G., BARRAL P., BOUCHETTE A., EPIERRE G., LABEAUME R., PINUIT P. & TEGEL W. 1999. Etablissements ruraux du deuxième âge du Fer à Saint-Julien-du-Sault « Les Bouilins », Yonne. *Document Final de Synthèse*, AFAN-SRA Bourgogne, inédit.
- PUTELAT O. 2001. Le mobilier ostéologique des vallées de la Mardelle et de la Vanne (Yonne), du I^{er} au VIII^e siècle après J.-C. *Diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE)*, inédit, 294 p.
- RAGE J.C. 1985. Origine et phylogénie des Amphibiens. *Bull. Soc. Herp. Fr.* 34: 1-19.
- RAGE J.C. & ROČEK Z. 1989. Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936), an Anurian from the Early Triassic. *Palaeontographica Abt. A* 206(1-3): 1-16.
- RAGE J.C. & SAINT-GIRONS H. 1989. Données biogéographiques : mise en place de la faune et facteurs actuels de la répartition. In CASTANET J. & GUYÉTANT R. (coord.) Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France. Éd. Société Herpétologique de France: 29-32.
- RAGE J.C. & ROČEK Z. 2003. Evolution of anuran assemblages in the Tertiary and Quaternary of Europe in the context of palaeoclimate and palaeogeography. *Amphibia-Reptilia* 24: 133-167.
- ROMER A.S. 1947. Review of Labyrinthodontia. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard* 99(1): 1-368.
- SANCHEZ S., GERMAIN D., DE RICQUES A., ABOURACHID A., GOUSSARD F. & TAF-FOREAU P. 2010a. Limb-bone histology of temnospondyls : implications for understanding the diversification of palaeoecologies and patterns of locomotion of Permo-Triassic tetrapods. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 2076-2090.
- SANCHEZ S., STEYER J.S., RAINER R., SCHOCH R.R. & DE RICQUES A. 2010b. Palaeoecological and palaeoenvironmental influences revealed by long-bone palaeohistology : the example of the Permian branchiosaurid *Apateon*. *Geological Society, London, Special Publications* 339: 139-149.
- SHUBIN N.H. & JENKINS F.A. 1995. An early Jurassic jumping frog. *Nature* 377: 49-52.
- STEYER J.S. 1996. Une nouvelle espèce de *Cheliderpeton* (Amphibia, Temnospondyli) du Permien inférieur de Buxières-les-Mines (Allier, France). Position phylétique et relations ontogénie-phylogénie des Eryopoides. *Diplôme d'Etudes Approfondies*, Montpellier et Paris, 31 p., 12 pl., 14 fig.
- STEYER J.S. 2001. « Ontogénie et phylogénie des Stégocéphales temnospondyles et seymouriamorphes ; implications paléobiologiques et paléoenvironnementales ». *Thèse en Paléontologie*, Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris, 238 p.
- STEYER J.S., GAND G. & POUILLON J.M. 1998. Les Amphibiens du Paléozoïque et du Trias de France : historique et inventaire. *Bull. Soc. Hist. Nat. et des amis du Mus. Autun* 162: 23-42.
- STEYER J.S., SANCHEZ S., DEBRIETTE P.J., VALLI A. M.F., ESCUILLÉ F., POHL B., DECHAMBRE R.P., VACANT R., SPENCE C., DE PLOËG G. accepté. A new vertebrate Lagerstätte from the Lower Permian of France (France, Massif Central): palaeoenvironmental implications for the Bourbon-l'Archambault Basin. *Bull. Soc. géol. de France*.
- THÉVENIN A. 1906. Amphibiens et Reptiles du Terrain houiller de France. *Ann. Paléont.* 1: 145-163.
- THÉVENIN A. 1910. Les plus anciens quadrupèdes de France. *Ann. Pal. Vertébrés* 5: 64 p.
- THÉVENOT J.P. 2005. Le Camp de Chassey (Chassey-le-Camp, Saône-et-Loire). Les niveaux néolithiques du rempart de la « Redoute ». *Revue archéologique de l'Est*, 22^e supplément: 422-428.
- VERGNAUD-GRAZZINI C. 1970. Les amphibiens fossiles du gisement d'Arondeilli. *Palaeontographia Italica* 66: 47-65.
- WERNEBURG R. 1997. Der Eryopide *Onchiodon* (Amphibia) aus dem Rotliegendes des Beckens von Autun (Frankreich). *Freiberger Forschungschefte, Heft 4, Paläontologie, Stratigraphie, Fazies* C466: 167-181.
- WERNEBURG R. 2001. *Apateon dracyiensis*: eine frühe Pionierform der Branchiosaurier aus dem Europäischen Rotliegendes. Teil 1 : Morphologie. *Veröffentlichungen naturhistorisches Museum Schleusingen* 16: 17-36.
- WERNEBURG R. & STEYER J.S. 1999. Redescription of the holotype of *Actinodon frossardi* Gaudry, 1866 from the Lower Permian of France (Autun). *Geobios* 32(4): 599-607.
- WITZKE B. 1990. Palaeoclimatic constraints for Palaeolatitudes of Laurentia and Euamerica. In MCKERROW W.S. & SCOTSE C.R. (ed.) *Palaeozoic Paleogeography and Biogeography*, Geological Society Memoir 12: 57-73.