

Les contraceptifs masculins de demain

La testostérone et les hormones masculines :

- Elles agissent sur l'hypothalamus en inhibant la production de la GnRH ; elles ont un délai d'action supérieur à deux mois ; elles nécessitent des injections hebdomadaires ;
- Une des difficultés sera la détermination de la dose minimale efficace chez tous les hommes traités. Les effets secondaires sont à évaluer.

Les progestatifs :

- Ils bloquent la synthèse de la LH et de la FSH ;
- Un progestatif, l'acétate de cyprotérone, combiné à un dérivé de la testostérone, bloque la spermatogenèse chez la totalité des hommes traités par cette association.

Les antagonistes et les agonistes de la GnRH :

- Les agonistes se lient aux récepteurs de la GnRH qui, stimulés en permanence, finissent par ne plus réagir. Ils ne sont pas des contraceptifs efficaces.
- Les antagonistes bloquent directement les récepteurs de la GnRH. Combinés à des hormones masculines, ils représentent des contraceptifs potentiellement efficaces.

Les méthodes non-hormonales :

- Les vaccins posent deux difficultés : les antigènes portés par les spermatozoïdes, qui seraient des agents vaccinaux, sont mal connus ; les réactions du système immunitaire, lesquelles conditionnent l'efficacité d'un vaccin, fluctuent d'une personne à l'autre.
- Inhibition de la spermatogenèse par augmentation de la température des testicules.

mobilité. Plusieurs études cliniques ont montré que l'hyperthermie testiculaire est un contraceptif masculin efficace. La réversibilité est obtenue en six à douze mois. Toutefois, chez la souris, la proportion de malformations embryonnaires après traitement hyperthermique du mâle est notablement plus élevée que chez les témoins. Enfin, on ignore encore les effets à long terme de l'hyperthermie sur la spermatogenèse.

La vasectomie

La vasectomie est un moyen contraceptif utilisé en Chine, aux États-Unis et en Grande-Bretagne. Chaque année, plus de 500 000 hommes choisissent cette méthode de contraception aux États-Unis. Elle est illégale en France. Elle consiste à lier, au cours d'une intervention chirurgicale, les canaux déférents ou à les couper de quelques centimètres. Le canal déférent est interrompu par la ligature ou par la résection. La stérilité est obtenue deux à trois semaines après l'opération. *A priori*, elle est peu réversible. Le rétablissement de continuité des canaux déférents restaure un spermogramme normal chez 60 pour cent des hommes opérés, mais seulement 40 pour cent d'entre eux sont féconds. On ignore pourquoi, mais après une vasectomie, des anticorps anti-spermatozoïdes apparaissent systématiquement. Ils seraient responsables de la faible fertilité des hommes chez qui l'on rétablit la continuité des canaux déférents. Le suivi de 10 500 hommes ayant subi une vasectomie a confirmé

l'innocuité de la méthode, même si quelques effets secondaires mineurs sont signalés : saignement local, inflammation ou infection au voisinage des ligatures, ou encore quelques douleurs.

On peut réaliser une vasectomie non chirurgicale en injectant sous la peau, dans les canaux déférents, une substance qui polymérise dans les canaux. Toutefois cette méthode est irréversible, et le polyuréthane injecté est potentiellement cancérogène. Avant toute vasectomie, on pourrait recueillir du sperme et le conserver à -196°C , dans l'azote liquide ; il retrouverait son pouvoir fécondant après décongélation. Une insémination artificielle, au moment de l'ovulation de la partenaire, aboutirait à un taux de fécondation élevé.

Enfin, n'oublions pas le tout premier contraceptif masculin (du moins historiquement) : le préservatif. Ses premières utilisations datent du IV^e siècle, et il semble être apparu en Inde. Les premiers préservatifs étaient constitués de vessie ou d'intestins de porc. Depuis quelques années, le préservatif est très utilisé, car il protège contre les maladies sexuellement transmissibles. Toutefois, son efficacité est inférieure à celle des contraceptifs féminins. Le contraceptif masculin idéal devrait être aussi efficace que les contraceptifs féminins et protéger contre les maladies sexuellement transmissibles.

D'autres techniques seront sans doute développées, telles que la modification de la maturation des spermatozoïdes et la réduction de leur mobilité dans les voies excrétrices des testicules,

mais aussi dans les voies génitales féminines. Pourtant, ces techniques ne verront pas le jour avant que la physiologie testiculaire et les interactions des testicules et des autres acteurs du système de la reproduction ne soient totalement élucidées.

La recherche en contraception masculine progresse plus lentement que la recherche en contraception féminine, car on sépare difficilement, dans les testicules, la production de spermatozoïdes de celle des hormones masculines. Chez la femme, la contraception fonctionne comme un mécanisme de tout ou rien : l'émission mensuelle de l'ovule est inhibée chez toutes les femmes traitées. En revanche, une même concentration d'hormones ne bloque que partiellement la production des millions de spermatozoïdes : une des difficultés est d'inhiber efficacement la spermatogenèse chez tous les hommes traités. Outre les difficultés biologiques, deux conditions seront nécessaires au développement de la contraception masculine : la femme devra faire confiance à son partenaire, lequel devra se sentir concerné par la planification du nombre de ses enfants. Quoi qu'il en soit, sans moyen contraceptif largement diffusé, la population mondiale dépassera six milliards de personnes en l'an 2 000.

Sophie CHRISTIN-MAÎTRE, praticien hospitalier-universitaire est endocrinologue à l'Hôpital Saint-Antoine, dans le service que dirige Philippe BOUCHARD.

B. JEGOU, C. PINEAU et A. DUPAIX, *La cellule de Sertoli : actualisation du concept de cellule nourricière*, in *Médecine Sciences*, n° 4, vol. 11, pp. 519-527, 1995.

S. CHRISTIN-MAÎTRE, J.-F. GUÉRIN et P. BOUCHARD, *La contraception masculine*, in *Médecine Sciences*, n° 4, vol. 11, pp. 579-590, 1995.

R.A. ANDERSON et al., *Comparison between Testosterone Oenanthate-induced Azoospermia and Oligozoospermia in Male Contraceptive Study*, in *Human Reproduction*, vol. 12, n° 8, pp. 1657-1662, 1997.

M.C. MERIGGIOLA et W.J. BREMNER, *Progestin-androgen Combination Regimens for Male Contraception*, in *J. Androl.*, vol. 18, n° 3, pp. 240-244, mai-juin 1997.

S. CHRISTIN-MAÎTRE, *Gonadotrophines et physiologie ovarienne*, in *Médecine thérapeutique*, vol. 4, hors série, pp. 29-33, 1998.

L'évolution des tortues

GUILLERMO ROUGIER • MARCELO DE LA FUENTE • ANDREA ARCUCCI

La récente découverte, en Argentine, d'étonnants spécimens fossiles précise l'origine des tortues et révèle une diversité écologique et systématique inattendue chez les Chéloniens.

Si la carapace des tortues rend ces animaux facilement identifiables, son origine reste l'un des mystères de la paléontologie des vertébrés. La tortue peut rétracter son cou et enfouir sa tête sous la carapace, et cela de deux façons possibles qui correspondent aux deux types de tortues actuelles. La découverte de tortues fossiles en Argentine a précisé la date de l'apparition de cette bifurcation.

Les tortues sont amniotes, comme les lézards, les crocodiles, les oiseaux les mammifères actuels et un grand nombre de formes fossiles. Chez les amniotes, l'embryon est recouvert d'une membrane, l'amnios, qui diminue fortement les pertes d'eau. Cette structure a permis aux amniotes de conquérir tous les environnements terrestres, puisque, à la différence des amphibiens, ils n'avaient pas l'obligation de retourner dans l'eau pour pondre.

Cette évolution a débuté au Carbonifère, qui commença il y a 322 millions d'années et dura 30 millions d'années. L'acquisition de l'amnios entraîna, durant la période suivante, le Permien (entre 290 et 245 millions d'années), une explosion de nouveaux groupes. Bien que l'on n'ait pas retrouvé de fossiles de tortues datant du Permien, toutes les lignées que l'on pense liées aux tortues sont issues de cette période.

Les déductions de Watson

Après la découverte récente de nouveaux fossiles en Argentine, les paléontologues ont réexaminé et précisé les hypothèses sur l'origine des tortues et leurs relations avec les principaux groupes d'amniotes.

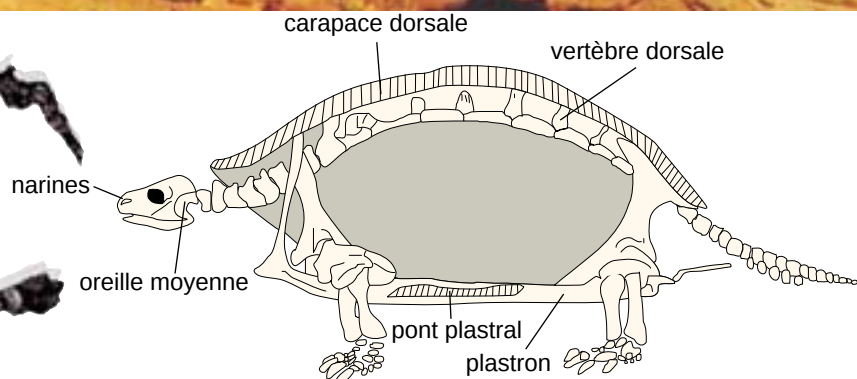
L'identification des ancêtres des tortues est une longue histoire. En 1914, D. Watson, paléontologue anglais, postula que *Eunotosaurus africanus*, un petit amniote d'Afrique du Sud qui vivait au Permien moyen, il y a environ 260 millions d'années, était un ancêtre des tortues. Selon Watson, la carapace des tortues résultait de l'élargissement et de l'épaississement des côtes

d'*Eunotosaurus*. Hélas pour la phylogénie, cette ébauche de carapace n'a pas les mêmes caractéristiques chez les tortues primitives du Trias, aussi l'hypothèse n'a pas semblé convaincante. De plus, ajoutaient les paléontologues, contrairement aux tortues actuelles et fossiles qui n'ont pas de dents mais une crête osseuse recouverte d'une couche cornée, *Eunotosaurus* a de véritables



Illustrations de Guillermo Rougier, Marcelo de la Fuente et Andrea Arcucci

1. LA FORMATION LOS COLORADOS présente de *grands affleurements*, de 100 kilomètres de long, 30 kilomètres de large et plusieurs centaines de mètres d'épaisseur (*a*). C'est dans le secteur supérieur (*b*) de cette formation que l'on a découvert des vertébrés fossiles du Trias (205-220 millions d'années), dont *Palaeochersis talampayensis*, la plus ancienne tortue fossile connue d'Amérique du Sud (*c*). Sur le squelette de la tortue, on distingue les narines externes allongées et le début d'une cavité de l'oreille moyenne. Dans le squelette, on observe les processus épiploastraux (clavicules), la ceinture scapulaire primitive, un court pont plastral et l'ischion soudé au plastron.



dents implantées dans les prémaxillaires et les maxillaires ; contrairement aux tortues, il ne possède pas une cuirasse de plaques osseuses ; enfin, les ceintures scapulaires (os de l'épaule) sont disposées au-dessus des côtes, comme chez la majorité des amniotes et non pas dessous, comme chez les tortues.

L'étude de spécimens anciens et nouveaux, dont un crâne complet d'*Eunotosaurus africanus*, poussèrent B. Cox en 1969, et A. Keyser et C. Gow en 1981, à considérer qu'*Eunotosaurus* était un élément d'un groupe d'amniotes primitifs, les captorhinidés, qui ressemblaient à des lézards, mais n'avaient pas de relation claire avec les tortues.

Comment était apparue la carapace ? Pas par épaissement des côtes et des épines neurales, comme le pensait Watson, mais par extension et fusion d'ossifications sur les vertèbres dorsales et les côtes, commencèrent à supputer les paléontologues.

En suivant cette hypothèse, ils ont apparenté divers groupes d'amniotes aux tortues. Après les avoir liés aux captorhinidés, Robert Reisz et Michel Laurin ont précisé un lien de parenté avec les procolophonidés, un sous-groupe des captorhinidés. Enfin, Michael Lee, en 1993, étudia à fond

les parentés entre les amniotes primitifs et identifia quatre groupes Pareiasaurida, *Sclerosaurus*, Procolophonidae et Nyctiphruretida qui, quand on remonte le temps, se distinguent de plus en plus du groupe des tortues. Ces quatre groupes ont principalement vécu au Permien : à l'exception du premier, nettement plus gros, ils étaient tous de taille petite ou moyenne, semblables aux lézards actuels.

Les paréiasauridés, ancêtres des tortues ?

Michael Lee prôna le regroupement des paréiasauridés et des Chéloniens sur la base de 16 caractéristiques communes. Quant à la carapace, elle résultait d'une fusion des plaques osseuses du dos et des flancs des paréiasauridés.

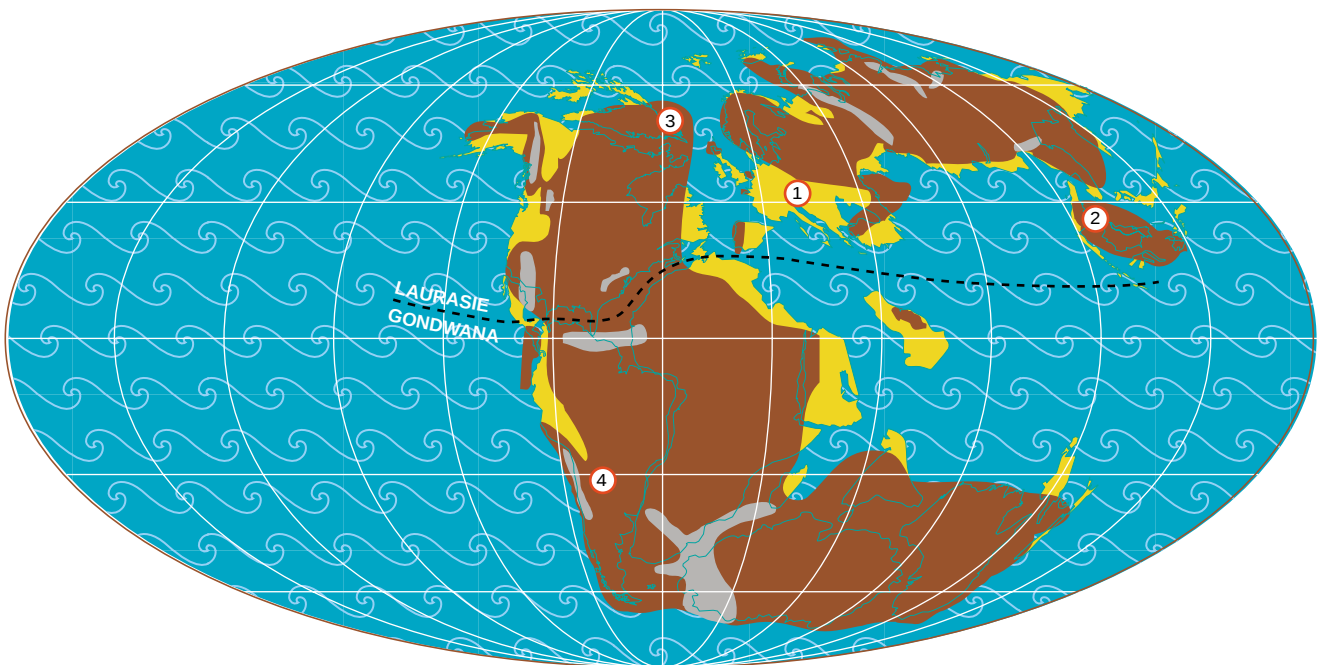
Le fait que les tortues du Trias possèdent un nombre d'éléments de carapace supérieur à celui des tortues modernes semble étayer l'hypothèse qu'au cours des âges, la carapace s'est formée par fusion de multiples ossifications indépendantes. La tendance au raccourcissement du squelette et la présence de seulement cinq vertèbres cervicales dans le cou des paréiasauridés confirment leur parenté étroite avec les tortues. Dans ce contexte, il semble que

les huit vertèbres cervicales et la disposition interne des ceintures des tortues actuelles résultent, chez les paréiasauridés, de l'incorporation de la première, deuxième et troisième vertèbres dorsales à leur cou par un déplacement vers l'arrière des os de l'épaule.

Dramatique absence : pas de tortues au Permien !

Le Norien est la période du Trias supérieur qui s'étend de 220 à 205 millions d'années. Comme les premières tortues fossiles connues datent de cette époque, 30 millions d'années au moins séparent les Chéloniens les plus anciens et les représentants des groupes qui leur sont apparentés. D'où l'incertitude : on n'a pas découvert de fossile montrant la transformation la plus draconienne de l'histoire des Chéloniens, l'apparition de la carapace.

On n'avait, avant la découverte argentine, retrouvé des restes de Chéloniens du Trias que dans trois régions, l'Allemagne, l'Asie du Sud-Est et le Groenland oriental. La dérive des continents explique cette disposition : au Norien, les emplacements des continents étaient radicalement différents de leurs emplacements actuels. Au Trias, un supercontinent, la Pangée, résultait de



2. CARTE PALÉOGÉOGRAPHIQUE où sont indiquées les lignes côtières de la fin du Trias, il y a 220 millions d'années. À l'époque, le supercontinent Pangée commençait à se séparer en Laurasia (Nord) et Gondwana (Sud). L'Amérique du Nord est encore liée au Gondwana. Les quatre régions où l'on a localisé des gisements fossilifères avec des tortues datant du Norien sont indiquées. Ainsi, on a retrouvé en

Allemagne six squelettes de *Proganochelys quenstedti* et une douzaine de carapaces de *Proterochersis robusta* (1). Des spécimens fort incomplets de *Proganochelys ruckae* proviennent de la formation de Huai Hin Lat, au Nord-Est de la Thaïlande (2). Les fossiles de *Proganochelys* sp. ont été découverts dans la formation Fleming Fjord, dans le Jameson Land, au Groenland oriental (3). Enfin, une quinzaine de *Palaeochersis talampayensis* ont été mis au jour dans la formation Los Colorados, en Argentine (4).

l'agrégation de tous les grands blocs continentaux ; les trois régions mentionnées se trouvaient dans la partie Nord du supercontinent. À la fin du Norien et au début du Jurassique, la Pangée se scinda, donnant la Laurasia au Nord et le Gondwana au Sud. Après cette scission, des faunes distinctes apparaissent dans chacune des masses continentales.

La première allusion aux tortues triasiques date de 1884. Edward Cope, paléontologue Nord-américain, désigna par ce terme un spécimen découvert à proximité de Tübingen en Allemagne. En 1887, le paléontologue allemand G. Baur baptisa le spécimen de Cope *Proganochelys quenstedti*. Au fil du temps, on découvrit dans les carrières allemandes de Trossingen-Aixheim et Halberstadt six autres spécimens de *Proganochelys quenstedti* datés du Trias supérieur.

À Halberstadt, l'une des tortues était dans des sédiments contenant divers spécimens de *Plateosaurus* (dinosaur prosauropode), de phytosaures (reptiles semblables aux crocodiles), d'amphibiens labyrinthodontes et de poissons. Ces sédiments correspondent à des environnements continentaux, mais proches de la mer. Au Norien, Halberstadt se trouvait effectivement à proximité de la côte.

À Murrhardt et Bentental bei Lorch, à l'Ouest de l'Allemagne, l'on découvrit une dizaine de carapaces d'une autre tortue triasique, légèrement plus ancienne que *Proganochelys*. En 1913, E. Fraas la baptisa *Proterochersis robusta*, et on la considéra comme la plus ancienne tortue pleurodire. Les tortues pleurodires, l'un des deux grands groupes de tortues actuelles, sont caractérisées par un cou qui se replie horizontalement pour faire rentrer la tête à l'intérieur de la carapace et par leur bassin fusionné avec la carapace. Chez l'autre groupe, les cryptodires, le cou se replie verticalement et le bassin n'est pas attaché à la carapace.

Toutefois, les quelques éléments connus des *Proterochersis* se limitent à la carapace et au bassin ; en l'absence des os du cou et du crâne, Fraas ne disposait pas, pas plus que nous ne disposons aujourd'hui, d'éléments suffisants pour relier *Proterochersis* de manière certaine aux pleurodires. Pendant près de 70 ans, les connaissances sur les premiers étapes de l'évolution des tortues se limitaient à ce qui pouvait être déduit des rares restes décou-

verts à la fin du siècle dernier et au début de ce siècle.

En 1982, France de Broin, du Muséum national d'histoire naturelle de Paris, fit part de la découverte de tortues triasiques en Thaïlande. Ces fossiles, fragments de carapaces trouvés dans les dépôts lacustres, servirent à définir une nouvelle espèce de *Proganochelys*, *Proganochelys ruchae*. Ces tortues proviennent d'affleurements situés dans trois localités distinctes du

Nord-Ouest de la Thaïlande, associées à une faune de vertébrés et d'invertébrés. En 1993, Farish Jenkins et ses collègues de l'Université Harvard mentionnèrent des restes fragmentaires de carapaces, attribués à une espèce indéterminée de *Proganochelys*, dans des affleurements continentaux, eux aussi du Trias supérieur du Groenland oriental. Cette faune comprend divers groupes présents dans les localités allemandes, tels que des dinosaures prosauropodes et aétosauriens (reptiles présentant une forte cuirasse de plaques), des ptérosaures, des mammifères et divers poissons, dont des requins.

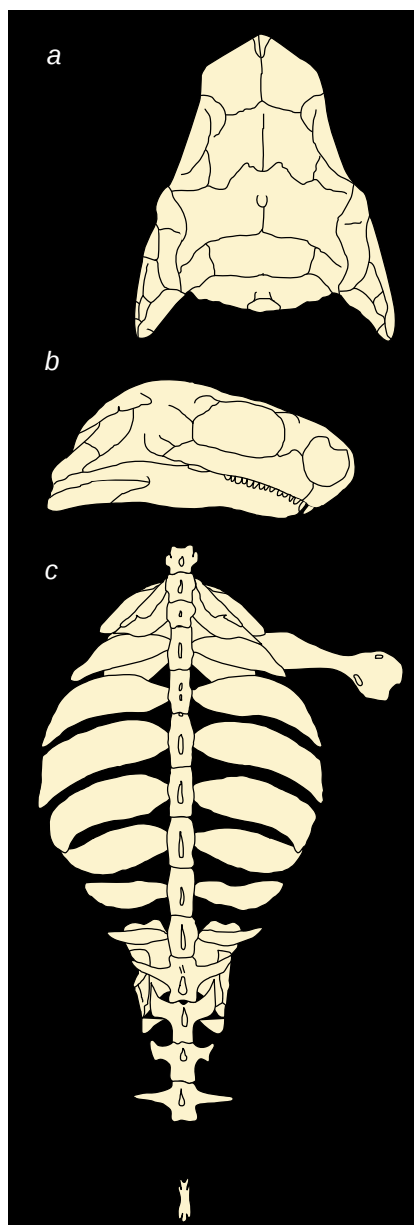
Les tortues argentine

Telle était la situation lorsque, entre 1992 et aujourd'hui, nous avons trouvé des fossiles apportant quelques lumières sur les tortues qui vivaient il y a plus de 200 millions d'années. Nous découvrîmes des spécimens exceptionnels d'une nouvelle espèce de tortue triasique provenant de la province de La Rioja, au Nord-Est de l'Argentine.

Cette découverte a plusieurs facettes. En premier lieu, l'abondance de spécimens et leur excellent état de conservation contrastent avec le maigre échantillonnage de Chéloniens triasiques connus ; en outre, il s'agit du premier gisement de tortues de cet âge situé dans la partie méridionale de la Pangée ; enfin, ces restes sont plus anciens de 60 millions d'années que la date généralement associée à l'apparition de tortues en Amérique du Sud.

Les prospections amenèrent la découverte de deux spécimens de tortues. L'un des squelettes récupérés lors de la première campagne, en 1992, est extrêmement bien conservé : l'on a retrouvé son crâne et ses mandibules, ainsi qu'une grande partie de la carapace et du squelette. Le rapprochement de ce spécimen avec d'autres, découverts par la suite, nous a incité à créer une nouvelle espèce appartenant à un nouveau genre : *Palaeochersis talampayensis*.

Le cadre majestueux des premiers chaînons de la précordillère andine sert de toile de fond au gisement de Chéloniens de La Rioja. Géologiquement, il fait partie du bassin de Ischigualasto-Villa Union, où s'est déposée une séquence sédimentaire qui s'étend de la fin du Trias inférieur à la fin du Trias



3. VUES DU CRÂNE (a-b) ET DU SQUELETTE (c) de *Eumotosaurus africanus*, petit amniote du Permien moyen d'Afrique du Sud (260 millions d'années). On a longtemps cru que c'était l'ancêtre des tortues, car ses côtes élargies couvraient presque complètement le tronc, formant un semblant de carapace. À la différence des tortues actuelles, il a des dents, dont les formes suggèrent un régime insectivore.

supérieur (240-205 millions d'années). Cette séquence triasique culmine avec la formation Los Colorados, dont les roches sont constituées de grès rougeâtres. Ces roches surmontent la formation Ischigualasto où l'on a trouvé les restes de *Eoraptor* et *Herrerasaurus*, parmi les plus anciens dinosaures.

La faune de Los Colorados est extrêmement variée ; on y a découvert des formes proches des premiers mammifères et archosaures (groupe qui comprend les crocodiles, les oiseaux, les dinosaures et les ptérosaures). Parmi les archosaures trouvés, citons des aétosauriens, des crocodiles primitifs, des thécodontes (ancêtres des dinosaures et des crocodiles) et des dinosaures prosauropodes. L'étude de ces vertébrés par José Bonaparte dans les années 1970, a établi qu'il s'agissait d'une association faunistique continentale, la partie haute de la formation datant du Norien. Pour parvenir à cette conclusion, on a comparé les taxons de Los Colorados avec ceux d'autres régions du monde ; la répartition de ces animaux dans les sédiments indiquent que la formation de Los Colorados date du Norien.

En septembre 1994, nous sommes retournés au gisement en compagnie de Gerardo Cladera, sédimentologue de l'Université de Buenos Aires. À notre grande surprise, dans les 140 derniers mètres d'épaisseur du gisement découvert deux ans auparavant, nous avons identifié deux niveaux fossilifères, situés à une centaine de mètres l'un de l'autre. Le niveau inférieur livra des restes d'un dinosaure prosauropode, ainsi que de nombreux restes isolés d'archosaures de moyenne et de grande taille. Dans le niveau fossilifère supérieur situé à 30 mètres du sommet de la formation, nous avons découvert au moins 15 squelettes articulés de *Palaeochersis*, à la base d'une strate argileuse, vestige d'une coulée de boue.

Les tortues étaient enfouies dans une coulée de boue

Les coulées de boues résultent de la mise en mouvement de sédiments par des pluies abondantes ou des tremblements de terre. Les tortues furent ensevelies et emprisonnées par une coulée ; un seul squelette, à la base de la coulée, était retourné. Les spécimens sont magnifiquement conservés.

Les roches des alentours sont en

majorité composées de grès, résultant de la compaction du sable des dunes. Entre ces dunes coulaient parfois des torrents, puis le cours de ces rivières temporaires étaient remplis par des dunes ou, de manière plus sporadique, par des coulées de boue, comme celle qui engloutit les tortues. Ces caractéristiques de la séquence rocheuse suggèrent que les organismes découverts vivaient dans une zone aride, ce qui correspond bien à la nature des reptiles et des mammifères de la formation Los Colorados et aux conditions climatiques arides du Trias supérieur.

Palaeochersis et Proganochelys

Proganochelys, la tortue allemande du Norien, présente un ensemble de caractères primitifs absents chez les casichélidés modernes (le groupe dont font partie les pleurodires et les cryptodires). Ces circonstances ont incité E. Gaffnet et L. Meeker, en 1983, à considérer *Proganochelys* comme un groupe frère des autres tortues. Chez *Proganochelys*, on reconnaît nombre de caractéristiques crâniennes primitives : articulation entre le palais et le basicrâne qui permet le mouvement des deux éléments ; narines externes séparées par une projection du prémaxillaire (chez les tortues actuelles, les fosses nasales sont séparées par des éléments cornés) ; dents sur le palais ; os qui se perdent ou fusionnent chez les groupes les plus avancés, comme les supratemporaux et les vomers. La partie inférieure de la carapace de *Proganochelys* a des caractéristiques primitives, telles que la persistance de projections épiplastrales et un processus entoplastral qui s'étend vers l'arrière (vestiges des clavicules et interclavicules).

Bien que chez *Palaeochersis*, la tortue argentine, subsistent bon nombre des traits primitifs présents chez *Proganochelys*, d'autres sont déjà plus évolués. Citons, par exemple, la fusion du palais avec la base du crâne, l'apparition d'une cavité auditive et la fusion du bassin avec la carapace. Il en ressort que *Palaeochersis* est une tortue plus évoluée que *Proganochelys*. Ainsi, *Palaeochersis* est le plus ancien des rhaptochélidés, nouvelle catégorie créée par E. Gaffney et J. Kitching en 1994 pour regrouper *Australochelys africanus* et les tortues casichélidées. *Australochelys* est la tortue africaine la plus ancienne, dont nous sont parve-

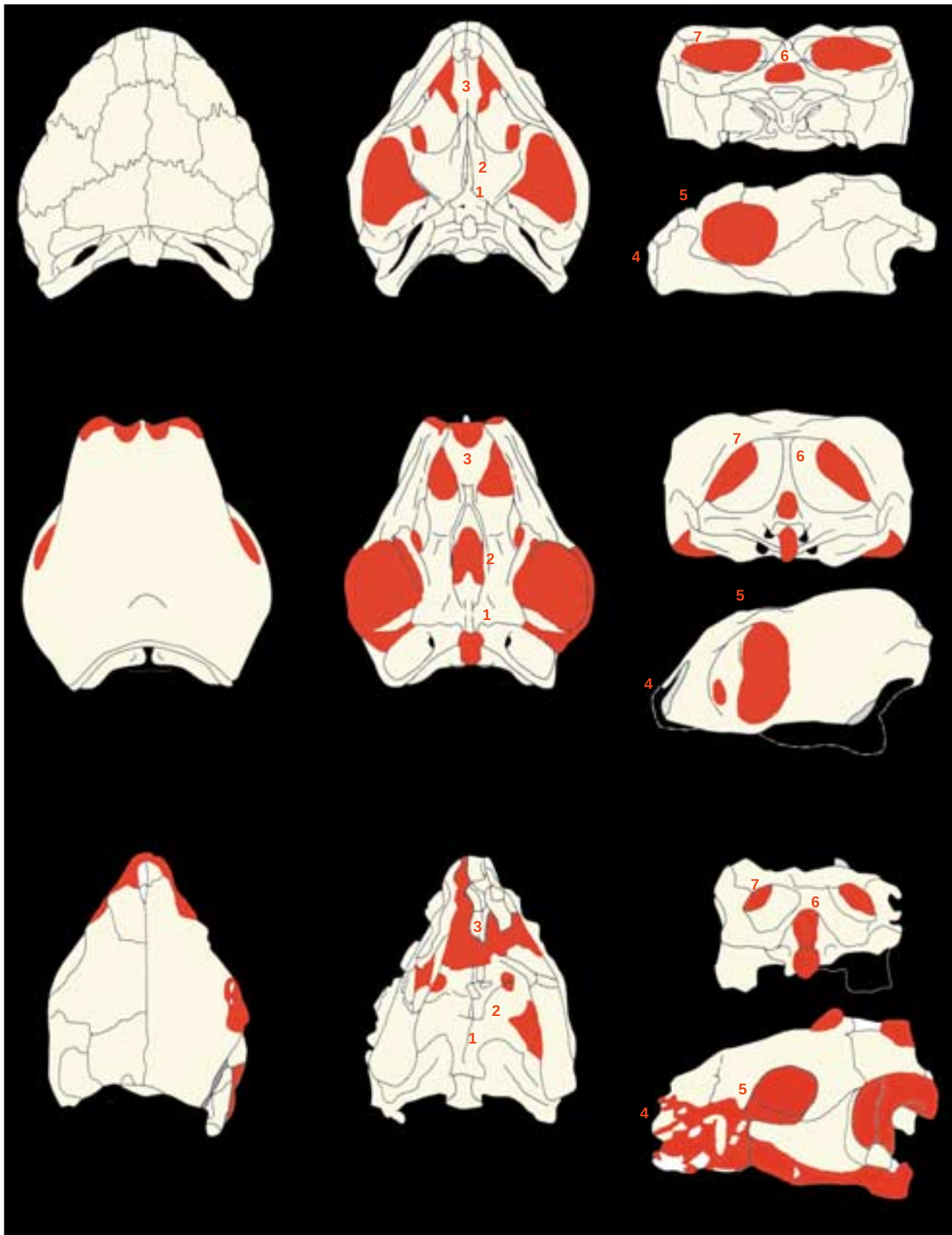
nus seulement un crâne et un fragment de carapace du Jurassique inférieur.

Australochelys, d'Afrique du Sud, et *Palaeochersis*, d'Argentine, sont regroupés au sein de la même famille, Australochelyidae, dans la mesure où ils partagent de nombreux traits dérivés communs : entre autres, des fosses nasales externes allongées, une plate-forme nasale, une plaque occipitale large avec des dépressions pour l'insertion de la musculature du cou et une fosse temporale partiellement refermée par un rebord du toit crânien.

La situation géographique des deux membres de la famille Australochelyidae, respectivement l'Afrique du Sud et l'Argentine, suggère qu'ils vivaient au Sud de la Pangée. Leur comparaison indique que la famille des Australochelyidae constitue le taxon frère de *Proterochersis* et des casichélidés. Cette position dans la séquence phylogénétique est intermédiaire entre *Proganochelys* et les autres tortues connues.

Palaeochersis et *Proganochelys* possèdent des vertèbres cervicales amphicoeles (corps cervicaux avec des faces articulaires concaves). Ils ne peuvent donc pas rentrer le cou à l'intérieur de la carapace. Cette tactique défensive, remarquable chez les tortues actuelles, s'effectue à présent, via la flexion du cou, dans un plan sagittal (Cryptodires) ou dans un plan latéral (Pleurodires). Chez *Palaeochersis*, en revanche, ce mécanisme est remplacé par une extension de la carapace qui couvre le cou. Chez *Proganochelys* le cou non rétracté est protégé par des ossifications dermiques en forme de pointes au-dessus des vertèbres cervicales. En résumé, au moins trois méthodes ont été utilisées pour protéger un cou vulnérable au cours de l'évolution du groupe : au moyen de pointes osseuses ou de la projection de la carapace chez les formes triasiques, par la flexion à l'intérieur de la carapace chez les groupes modernes.

D'autre part, *Palaeochersis* et *Proganochelys* partagent deux caractéristiques spécifiques : un hypo-ischion, ossification articulée au niveau du bassin dont sont dépourvus les autres tétrapodes, et la présence de seulement deux phalanges aux doigts de l'auto-pode antérieur (main) et postérieur (pied). Contrairement à *Proganochelys*, doté de cinq doigts comme la majorité des amniotes primitifs, la main et le pied de *Palaeochersis* ne possèdent



4. VUES DORSALES, ventrales, postérieures et latérales des crânes de (a) *Proganochelys quenstedti* (Trias supérieur allemand), (b) *Australochelys africanus* (Jurassique inférieur d'Afrique du Sud) et (c) *Palaeochersis talampayensis* (Trias supérieur argentin). Les crânes de *Palaeochersis* et d'*Australochelys* présentent des caractères plus évolués que *Proganochelys* et précisent la phylogénie des tortues :

la fusion du basiptéridoïde (1), la réduction des plaques dentaires à une seule rangée sur une crête (2), des vomers sans plaques dentaires (3), des fosses nasales externes allongées (4), une plateforme nasale (5), une large plateforme occipitale (6) et des fosses temporales partiellement refermées par les rebords du toit crânien (7). Les zones rouges indiquent la présence de sédiment ou une ouverture.

que quatre doigts. La réduction du nombre de doigts et de phalanges, ajoutée à la morphologie particulière des membres antérieurs et postérieurs, suggèrent que *Palaeochersis* se déplaçait, du moins partiellement, en milieu terrestre, tout comme, pensent E. Gaffney et J. Kitching *Australochelys*.

Une vingtaine de nouveautés évolutives justifient la création du groupe Rhaptochelydia, qui comprend la famille Australochelyidae, les tortues modernes et les groupes apparentés. La majorité de ces caractères sont en relation avec la consolidation et la modification du palais et le développement de l'oreille. D'autres résultent de modifications de la musculature de la partie postérieure du crâne et du cou. Des 20 caractères communs qui définissent les rhaptochélidés, seuls deux portent sur l'arrière du crâne : le crâne des tortues a subi de nombreuses transformations, tandis que le squelette postcrânien, et particulièrement la carapace, n'a pas changé autant. La

carapace des tortues a gardé sa structure de base depuis le Trias.

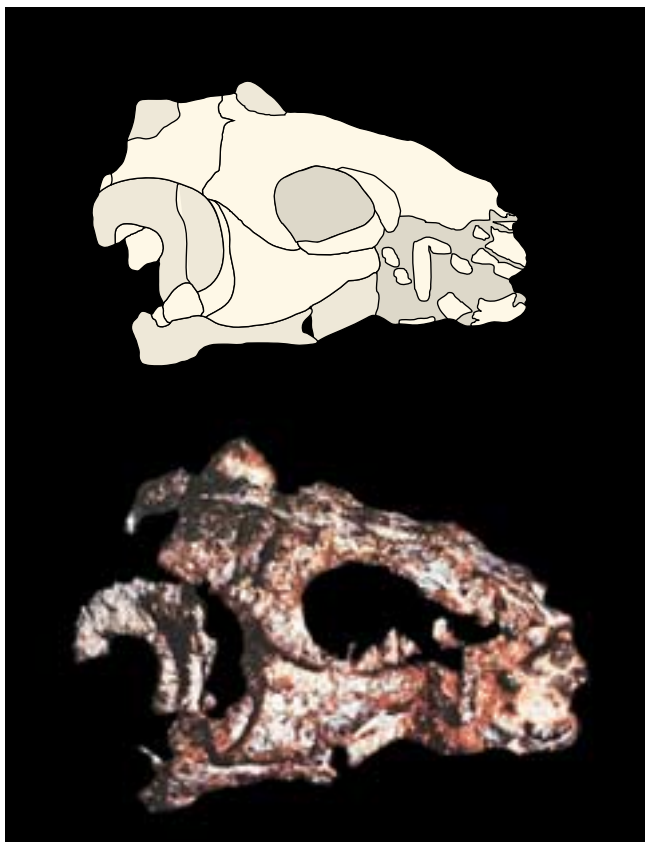
La séparation des deux groupes de tortues

Nous avons déjà mentionné que le bassin fusionné de *Proterochersis*, du Trias allemand, a été pris comme preuve de sa parenté avec les pleurodires. Toutefois, l'association d'un bassin fusionné avec la carapace et d'un crâne ne présentant pas les caractéristiques d'un pleurodire chez *Palaeochersis* nous amènent à exclure *Proterochersis* des pleurodires et à le considérer plus ancien que la séparation entre pleurodires et cryptodires. Dans un cadre plus général, notre hypothèse de relations des tortues primitives implique que la fusion pelvienne, considérée depuis toujours comme une caractéristique distinctive des pleurodires, constitue un trait primitif de la majorité des groupes de tortues, qui s'est par la suite perdu chez les cryptodires.

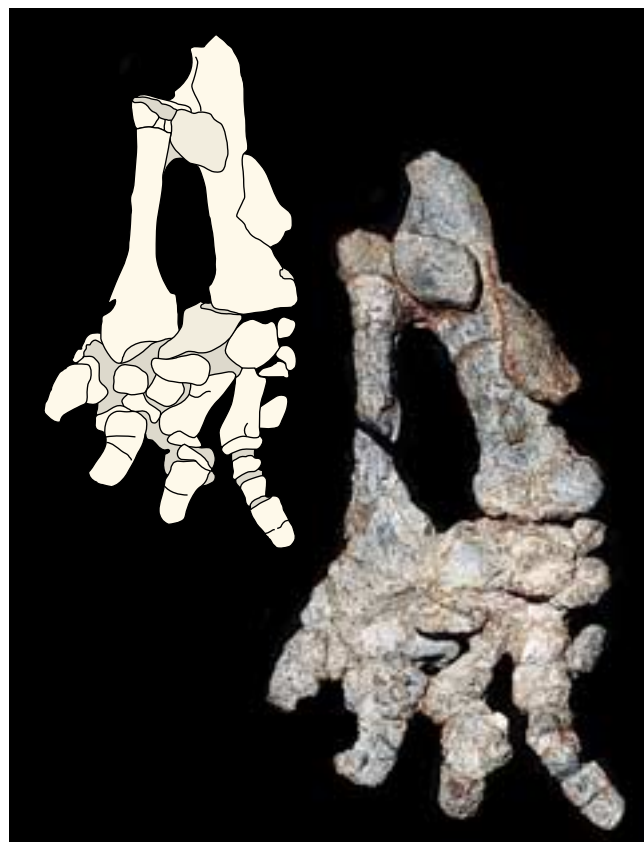
On peut déduire de la description

de *Proterochersis* que les tortues triasiques ne s'inscrivent dans aucun des groupes modernes, et donc que pleurodires et cryptodires (les deux groupes qui comprennent toutes les tortues vivantes) seraient apparus au Trias supérieur. Si les tortues casichélidées sont apparues à l'époque, leur apparition coïncide avec celle de la majorité des grands groupes d'animaux actuels, les anoues, les crocodiles ou les mammifères. Les spécimens les plus anciens de cryptodires sont ceux de *Kayentachelys* du Jurassique inférieur d'Arizona (185 millions d'années) et de pleurodires, ceux de *Platychelis* du Jurassique supérieur suisse, datant respectivement (156 millions d'années).

Les phylogénies des tortues sont fondées sur des caractères crâniens et, dans une moindre mesure, sur des caractères du squelette. Il n'est donc pas étonnant que les relations de parenté suggérées diffèrent de celles obtenues quand on se contente d'observer les traits postcrâniens. Il n'est pas facile d'harmoniser les deux critères, car nous



5. CRÂNE (a), AVANT-BRAS ET MAIN (b) de *Palaeochersis talampayensis*. Sur le crâne on reconnaît des traits primitifs tels que la persistance d'un supratemporal, disparu chez les tortues modernes, et le développement d'une cavité tympanique peu profonde, qui chez les quasichélidés, présente une forme d'embout caractéristique. La main de *Palaeochersis* ne dispose que de quatre doigts, comptant deux phalanges chacun. La réduction du nombre de phalanges



est présente chez des tortues terrestres de la sous-famille *Testudininae*, ainsi que le pélomédusidé aquatique *Pelomedusa* ; les tortues terrestres *Meiolaniidae* ont aussi perdu leur cinquième doigt. Cette morphologie suggère l'absence d'une membrane interdigitale chez *Palaeochersis*, présente chez les formes amphibiens vivantes. Les spécialisations des pieds, la cambrure de la carapace et le paléoenvironnement indiquent que la tortue de Los Colorados vivait sur terre.

ne possédons parfois que les crânes de certains fossiles, tandis que nous n'avons que des carapaces pour d'autres.

Si nous avions découvert uniquement le crâne de *Palaeochersis*, nous serions parvenu à la conclusion phylogénique proposée ici. Toutefois, si nous n'avions récupéré qu'une carapace de Los Colorados, nous aurions pensé que certains pleurodires primitifs étaient présents dans le Trias d'Argentine (*Palaeochersis*) de même qu'en Allemagne (*Proterochersis*). Le bassin fusionné de *Palaeochersis* l'aurait inévitablement apparenté aux pleurodires, alors que la conclusion est différente lorsque l'on considère à la fois les caractères crâniens et postcrâniens.

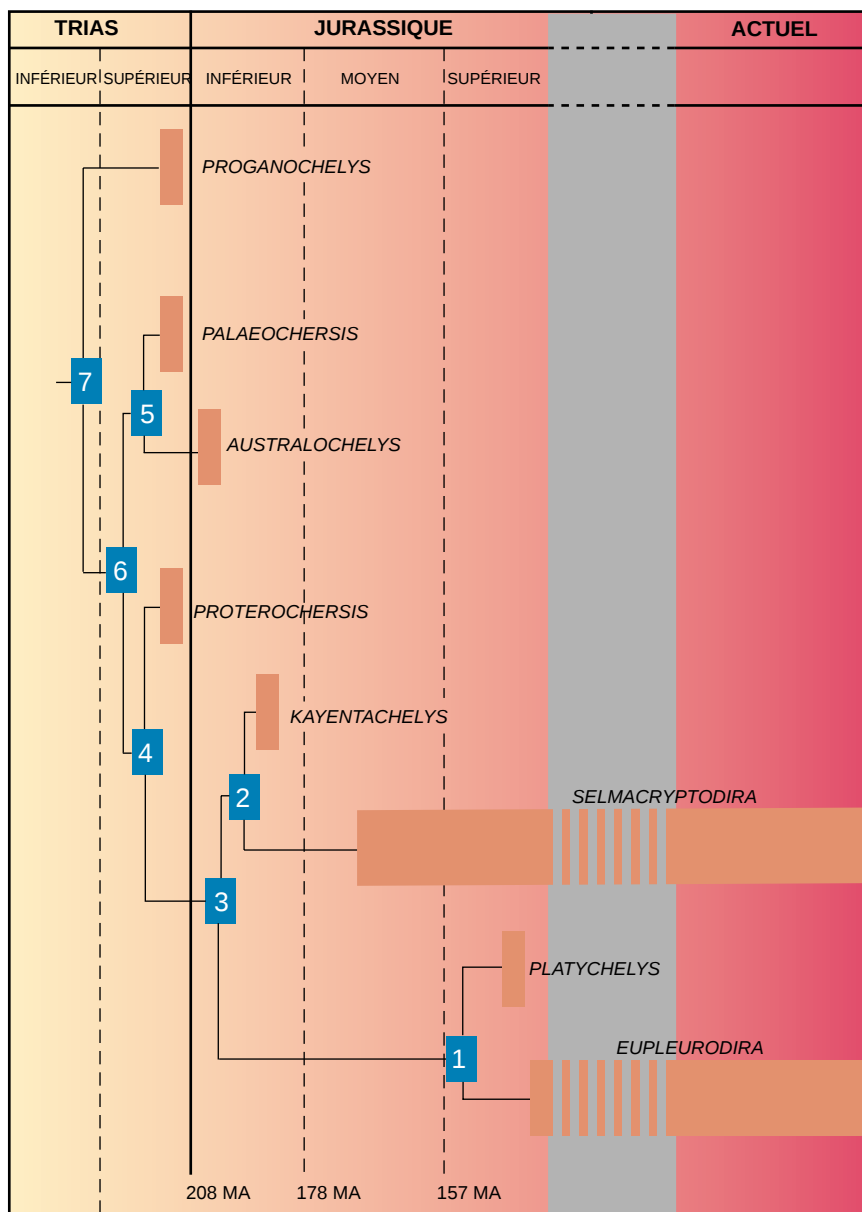
L'histoire des tortues enfin reconstituée

Nous constatons donc que, au cours de l'évolution des tortues, divers caractères sont successivement apparus, puis disparus. Par conséquent, la découverte de crânes et de squelettes associés est une condition indispensable pour élaborer des parentés entre les groupes de tortues.

Dès la fin du Trias, les tortues avaient montré des adaptations diverses dans des zones géographiques variées. Il existait trois groupes différents (*Proganochelys*, *Australochelyidae* et *Proterochersis*) qui couvraient les régions septentrionales et méridionales de la Pangée. Ce tableau du trio révèle une importante diversité écologique, avec des formes amphibies d'eau douce (*Proganochelys*) et des formes terrestres (*Proterochersis* et peut-être les *Australochelyidae*).

La faune du Trias semble très homogène, dans la mesure où des genres d'une même famille se retrouvent un peu partout. Sans remettre en cause cette affirmation, nous précisons que certaines familles sont mieux représentées dans la portion septentrionale de la Pangée triasique (tels les phytosaures) ou dans les continents du Sud (*Australochelyidae*). Cela suggère que, avant que ne se produise la scission du supercontinent Pangée, deux grandes sous-unités faunistiques s'étaient déjà différenciées.

Les caractéristiques principales des tortues se sont affirmées au Trias supérieur. Par comparaison avec les mammifères ou les dinosaures triasiques et les oiseaux, les modifications opérées depuis chez les Chéloniens



6. NOUVEL ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES TORTUES. Dès la fin du Trias, les tortues se sont diversifiées en au moins trois groupes habitant des régions septentrionales (*Proganochelys quenstedti*, *Proganochelys rucha*, *Proterochersis robusta*) et méridionales (*Palaeochersis talampayensis*) de la Pangée. Les *Australochelyidae* (*Australochelys* et *Palaeochersis*) constituent un groupe sans descendance intermédiaire dans la séquence phylogénétique entre *Proganochelys* et les autres tortues, qui n'ont pas laissé de descendants vivants. 1 = pleurodires ; 2 = cryptodires ; 3 = Casychelydia ; 4 = sans dénomination ; 5 = *Australochelyidae* ; 6 = *Rhaptochelydia* ; 7 = Testudines.

semblent constituer de légers ajustements d'un modèle ancien à l'efficacité prouvée. La diversité des groupes qui sont nés de ce plan commun, leur dispersion géographique et les divers environnements dans lesquels ils se trouvent prouvent leur faculté d'adaptation. De leur train de sénateur, les tortues ont sillonné une planète changeante pendant 200 millions d'années, alors que nombre de groupes, dont les dinosaures, ont disparu à jamais.

G. ROUGIER, Marcelo de la FUENTE et A. ARCUCCI sont spécialistes des tortues. G. ROUGIER est professeur à l'Université de Buenos Aires.

E.S. GAFFNEY et J.W. KITCHING, *The Most Ancient African Turtle*, in *Nature*, n° 369, pp. 55-58, 1994.

M.S.Y. LEE, *The Origin of the Turtle Body Plan*, in *Science*, vol. 261, pp. 1716-1720, 1993.

G.W. ROUGIER, et al, *Late Triassic Turtles from South America*, in *Science*, vol. 328, pp. 855-858, 1995.

