

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.

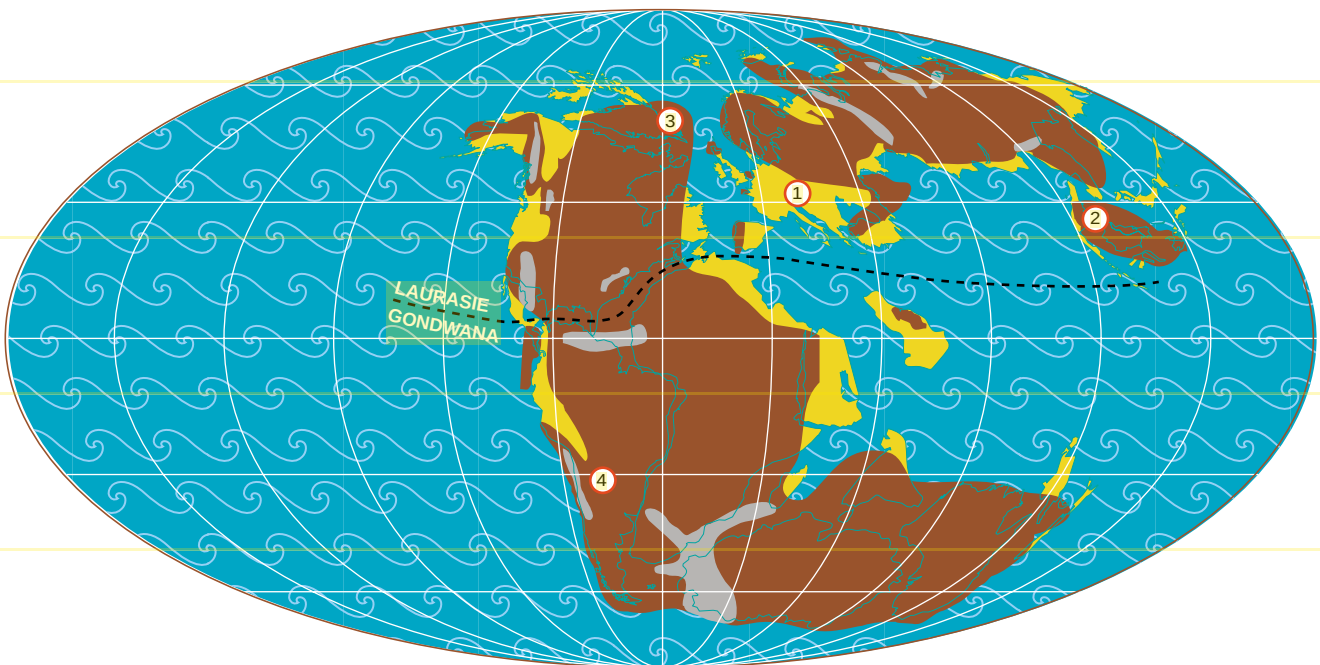
Le fait que les tortues du Trias possèdent un nombre d'éléments de carapace supérieur à celui des tortues modernes semble étayer l'hypothèse qu'au cours des âges, la carapace s'est formée par fusion de multiples ossifications indépendantes. La tendance au raccourcissement du squelette et la présence 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 Laurasie (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 ruchae* proviennent de la formation 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.

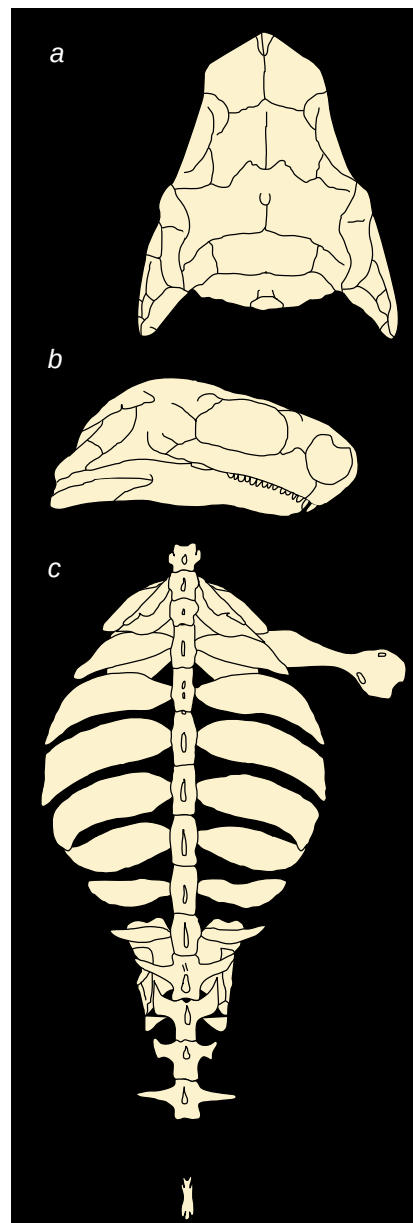
Les tortues argentines

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.