

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 états 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.

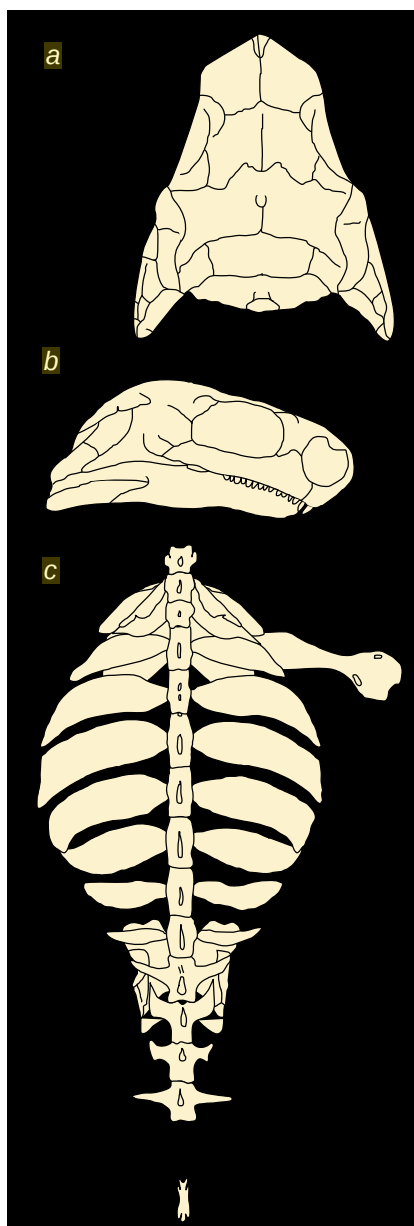
Les tortues argentines

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.

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'ils 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 épiplestrales 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 amphi-coeles (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