

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 rhabdochélidés, 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-

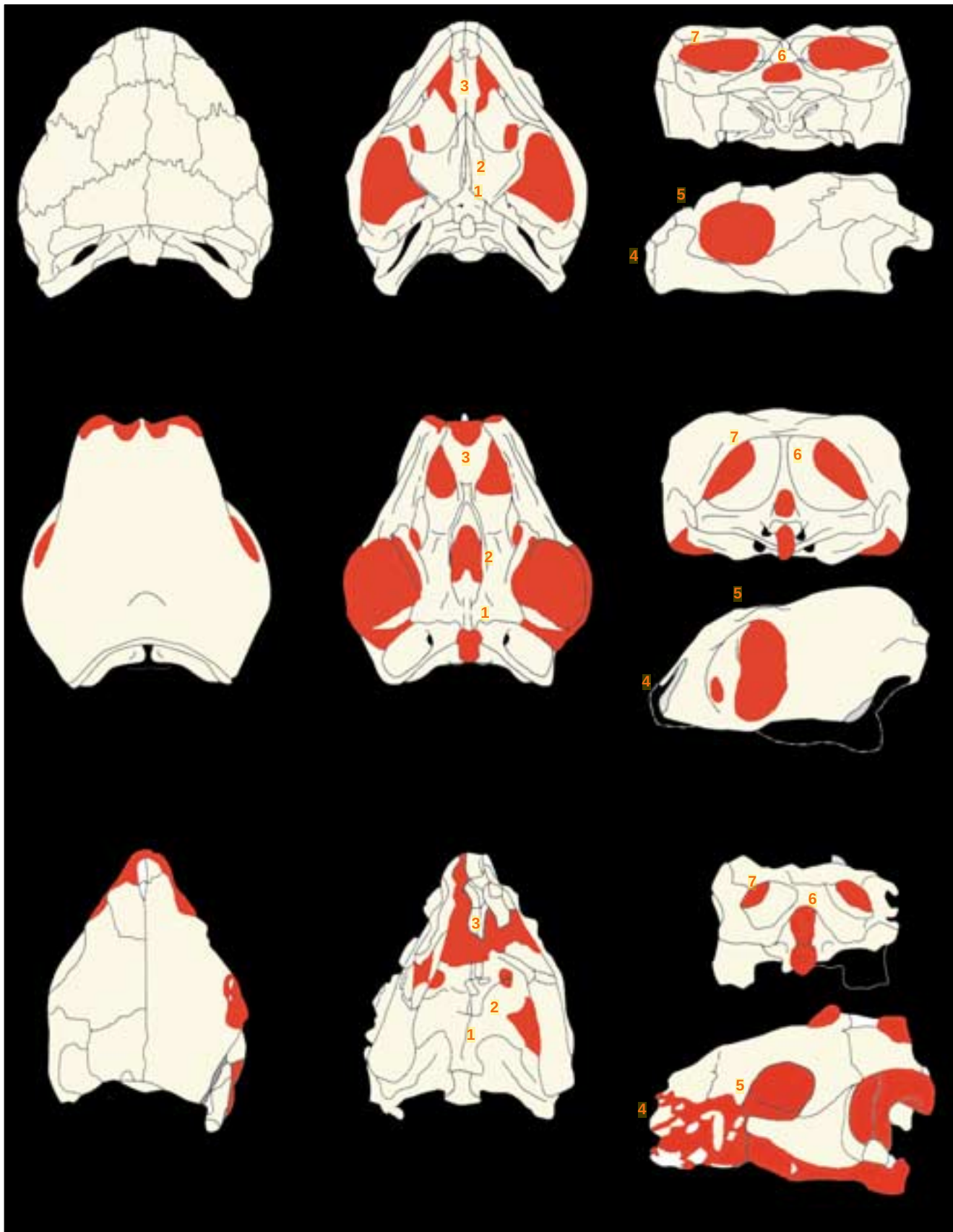
nus seulement un crâne et un fragment de carapace du Jurassique inférieur.

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'autopode 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 basiptérigoïde (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 plate-forme nasale (5), une large plate-forme 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.

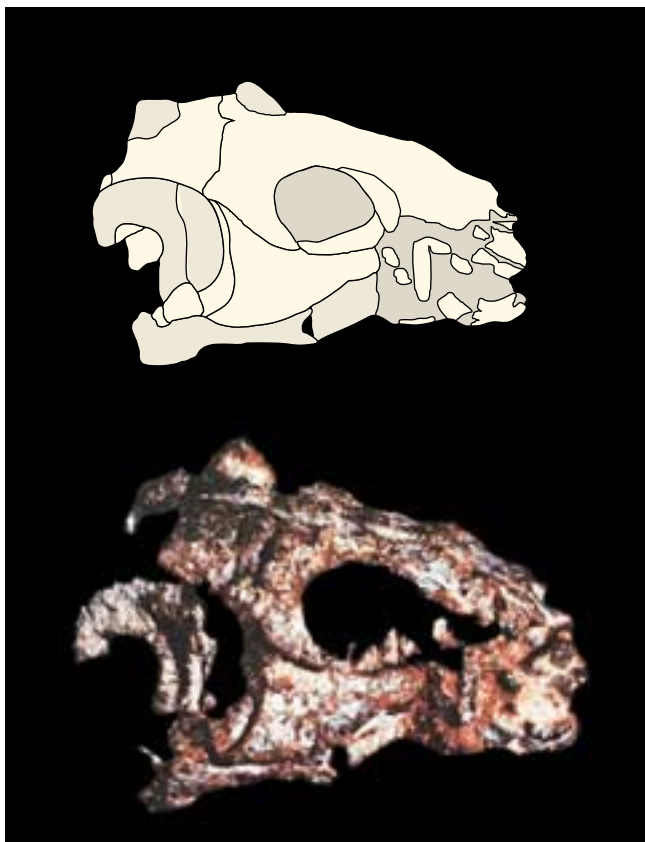
La séparation des deux groupes de tortues

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.

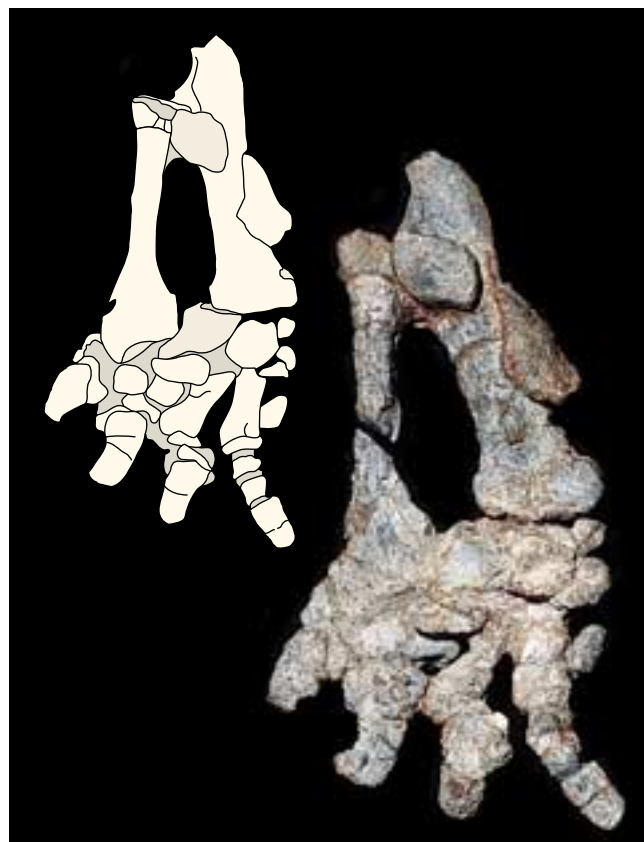
On peut déduire de la description

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 amphibies vivantes. Les spécialisations des pieds, la cambrure de la carapace et le paléoenvironnement indiquent que la tortue de Los Colorados vivait sur terre.