

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 Australochelyiidae, 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 rhaptochéliens, 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.

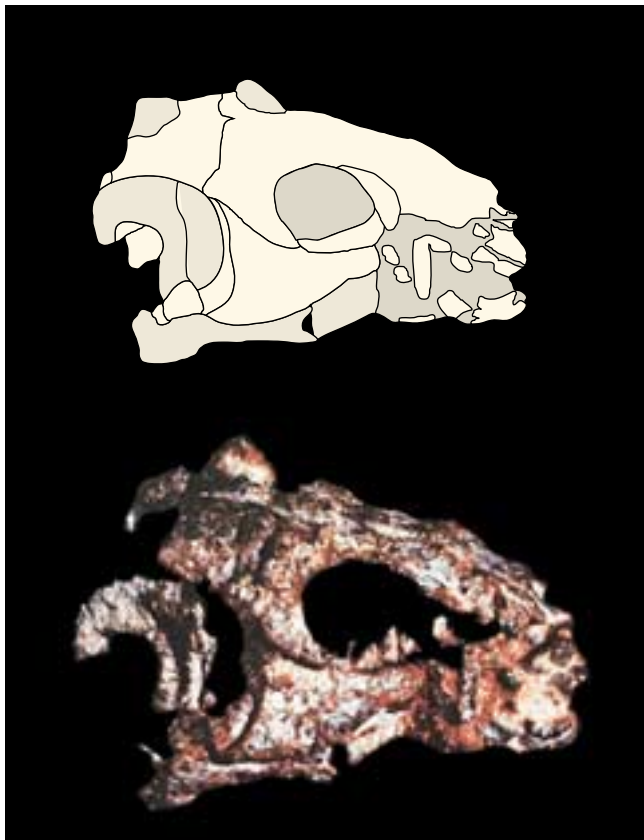
La séparation des deux groupes de tortues

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.

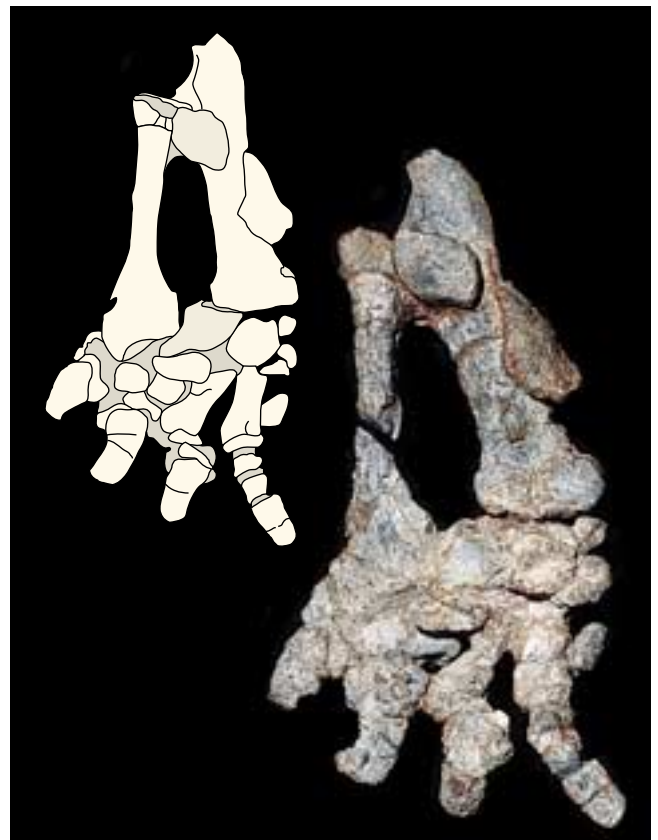
On peut déduire de la description

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 casichéliées 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 *Platycheilus* 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 quasichéliés, 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.

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.

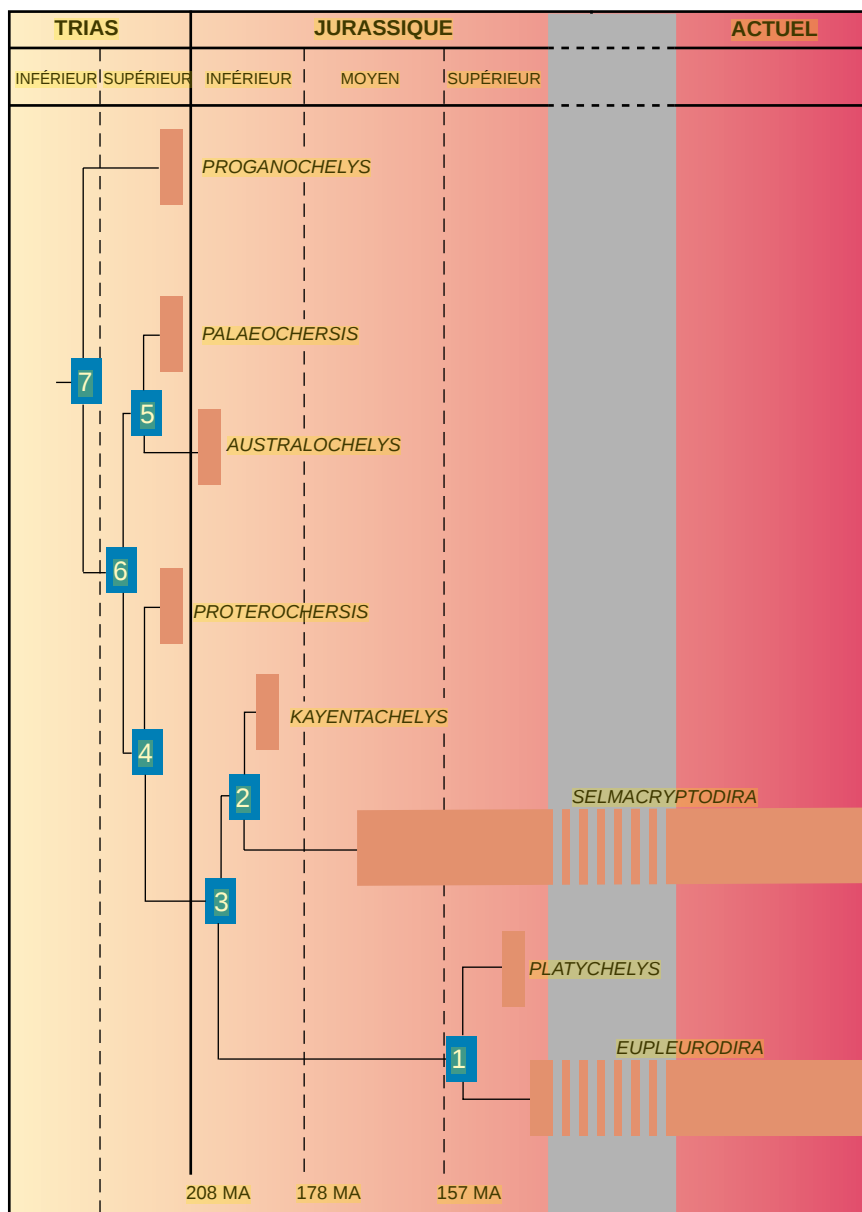
L'histoire des tortues enfin reconstituée

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.