

**Muséum National d'Histoire Naturelle**  
**Département Histoire de la Terre**  
**USM 0203 – UMR 8569 CNRS**  
**Paléontologie**



**THÈSE**

pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE**

*Discipline : Paléontologie*

par Sophie HERVET

**Le groupe « *Palaeochelys sensu lato – Mauremys* » dans le contexte  
systématique des Testudinoidea aquatiques du Tertiaire d'Europe  
occidentale. Apports à la biostratigraphie et à la paléobiogéographie.**

**Tome 1 : Texte**

Soutenue le 1<sup>er</sup> Juillet 2003

Directeur de Thèse :  
Mme France de Lapparent de Broin

**JURY**

Mme Monique Vianey-Liaud  
M. Zbynek Rocek  
M. Philippe Taquet  
M. Roger Bour  
Mme France de Lapparent de Broin

Rapporteur  
Rapporteur  
Examineur  
Examineur  
Examineur

# SOMMAIRE

<b>Introduction</b>	<b>p.1</b>
<b>Chapitre 1 : Cadre systématique et phylogénétique</b>	<b>p.5</b>
<b>1.1 Cadre phylogénétique : les Testudinoidea au sein des Polycryptodira</b>	<b>p.7</b>
1.1.1 Présentation des différentes hypothèses de relation des Testudinoidea au sein des Polycryptodira	p.7
1.1.2 L'origine des Testudinoidea	p.9
1.1.2.1 Présentation des « Lindholmemydidae » Chkikvadze, 1970	p.9
1.1.2.2 Les taxons inclus dans les « Lindholmemydidae »	p.9
1.1.2.3 Synapomorphies des « Lindholmemydidae » et des Testudinoidea	p.10
1.1.2.4 Quelques problèmes concernant les « Lindholmemydidae »	p.13
1.1.2.5 Taxons pouvant être considérés comme plésions des Testudinoidea ( <i>sensu</i> Gaffney & Meylan, 1988) ou comme Testudinoidea primitifs	p.14
1.1.3 Critique des synapomorphies de la super-famille des Testudinoidea données par Gaffney & Meylan 1988 (=nœud A14)	p.14
<b>1.2 Cadre nomenclatural au sein des Testudinoidea</b>	<b>p.16</b>
<b>1.3 Cadre phylogénétique au sein des Testudinoidea</b>	<b>p.18</b>
1.3.1 Les travaux précurseurs	p.18
1.3.1.1 Loveridge & Williams 1957	p.18
1.3.1.2 L'analyse des caractères crâniens : McDowell (1964)	p.19
1.3.1.3 L'analyse des procédés de fermeture de la carapace des actuels : Bramble (1974)	p.21
1.3.2 Les analyses moléculaires	p.22
1.3.3 L'analyse cladistique des Batagurinae : Hirayama (1985)	p.24
1.3.4 Les analyses cladistiques récentes	p.27
1.3.4.1 Gaffney & Meylan (1988) et discussion des caractères	p.27
1.3.4.1.1. Synapomorphies des Emydidae (nœud F1 de Gaffney & Meylan, 1988) (= Emydinae de McDowell (1964) et Hirayama (1985))	p.27
1.3.4.1.2. Synapomorphies des Bataguridae (nœud G1 de Gaffney & Meylan, 1988)	p.29
1.3.4.1.3. Synapomorphies du nœud G2 (Gaffney & Meylan, 1988) (= Batagurinae + Geoemydinae) (=Testudinidae)	p.30
1.3.4.1.4. Synapomorphies des Batagurinae (nœud G3 de Gaffney & Meylan, 1988)	p.30
1.3.4.1.5. Synapomorphies du nœud G13 (Gaffney & Meylan, 1988) (=Geoemydinae) (= les Bataguridae sans palais secondaire de Hirayama (1985) et les Testudinidae)	p.31
1.3.4.1.6. Les Testudinidae (Testudininei ( <i>sensu</i> Bour & Dubois, 1986), nœud H1 de Gaffney & Meylan, 1988)	p.31
1.3.4.1.7. Le genre <i>Mauremys</i>	p.32
1.3.4.1.8. Synapomorphies au nœud G14 de Gaffney & Meylan (1988) = Geoemydinei ( <i>sensu</i> Bour & Dubois, 1986) moins <i>Mauremys</i>	p.32
1.3.4.2 Les analyses morphologiques et moléculaires combinées	p.32
1.3.4.3 Yasukawa et al. (2001) et discussion des caractères	p.33

1.3.5. La place du genre <i>Mauremys</i> et les espèces actuelles du genre	p.36
1.3.5.1. Nomenclature	p.36
1.3.5.2. Relations phylogénétiques au sein du genre <i>Mauremys</i>	p.37
1.3.6. Conclusion sur les relations phylogénétiques au sein des Testudinoidea ( <i>sensu</i> Gaffney & Meylan, 1988), position des formes étudiées au départ de l'analyse	p.38

## **Chapitre 2 : Systématique** **p.43**

<b>2.1. Les caractères de base des Testudinidae</b>	<b>p.46</b>
<b>2.2. Les « Ptychogasteridae » De Stefano, 1903</b>	<b>p.49</b>
2.2.1 Caractères du groupe	p.49
2.2.2. Etude des formes du groupe des « Ptychogasteridae » de l'Eocène inférieur et moyen	p.50
2.2.3. Discussion : hypothèses phylogénétiques proposées au sein des « Ptychogasteridae »	p.61
<b>2.3. Groupe des « Palaeochelys s. l. – Mauremys »</b>	<b>p.63</b>
2.3.1. Discussion sur les caractères à la base du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> »	p.63
2.3.2. Etude des formes du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> »	p.65
2.3.2.1. Le taxon de base du groupe	p.65
2.3.2.2. Le nœud P2	p.71
2.3.2.3. Le nœud P3	p.107
2.3.2.4. Le nœud P4	p.144
2.3.2.5. Le nœud P5	p.161
2.3.2.6. Le nœud <i>Mauremys</i>	p.166
2.3.2.6.1. Le nœud M2	p.170
2.3.2.6.2. Le nœud M3	p.176
2.3.2.6.3. Le nœud M4	p.178
2.3.2.6.4. Le nœud M5 : les formes actuelles du bassin méditerranéen du genre <i>Mauremys</i>	p.181
2.3.3. Forme du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » non incluse dans l'analyse cladistique	p.182
<b>2.4. Quelques gisements français ayant livré des restes de Testudinidae aquatiques indéterminés du groupe « Palaeochelys s. l.- Mauremys » ou du groupe des « Ptychogasteridae »</b>	<b>p.185</b>
<b>2.5. Etat des connaissances des Testudinidae d'eau douce fossiles eurasiens non étudiés dans ce travail</b>	<b>p.187</b>

## **Chapitre 3 : Analyse cladistique** **p.191**

<b>3.1 Choix des extra-groupes</b>	<b>p.193</b>
<b>3.2. Généralités sur les caractères</b>	<b>p.193</b>
3.2.1. Caractères non codés	p.194
3.2.2. Variations morphologiques	p.194
3.2.2.1. Ontogenèse	p.194
3.2.2.2. Tératologie	p.194
3.2.2.3. Variations intraspécifique et interspécifique de la formule plastrale	p.195
3.2.2.4. Autres variations des écailles	p.195
3.2.2.5. Le dimorphisme sexuel	p.195
3.2.2.6. Conclusion sur les différents points abordés ci-dessus	p.199

3.2.3.	Note sur les diagrammes présentés	p.199
3.2.4.	Les taxons non codés	p.200
<b>3.3.</b>	<b>Les caractères anatomiques</b>	<b>p.201</b>
3.3.1.	Définition des caractères	p.201
3.3.2.	Matrice de caractères	p.238
<b>3.4.</b>	<b>Résultats</b>	<b>p.239</b>
3.4.1.	Première analyse	p.239
3.4.1.1.	Traitement des caractères, topologie et analyse des caractères aux nœuds	p.239
3.4.1.2.	Conclusion sur cette première analyse	p.267
3.4.2.	Deuxième analyse	p.268
3.4.2.1.	Traitement des caractères, topologie et analyse des caractères aux nœuds	p.268
3.4.2.2.	Conclusion de la deuxième analyse	p.283
3.4.3.	Conclusion et hypothèse de travail	p.283
3.4.4.	Discussion sur quelques caractères	p.287
3.4.4.1.	Le caractère 21 : la V5 par rapport à la Pygale	p.287
3.4.4.2.	Les caractères du bourrelet gulaire (29, 30 et 31)	p.288
3.4.4.3.	Les hyoplastrons : caractères 44, 46, 47 et 49	p.290

## **Chapitre 4 : Paléobiogéographie et biostratigraphie** **p.293**

<b>4.1.</b>	<b>L'origine des faunes éocènes de Testudinidae aquatiques en Amérique et en Europe, hypothèse de dispersion</b>	<b>p.295</b>
4.1.1.	Etats des connaissances sur les Testudinidae aquatiques en Amérique	p.295
4.1.2.	Les Testudinidae européens et américains, hypothèse de dispersion et paléogéographie	p.296
<b>4.2.</b>	<b>Répartition des faunes de chéloniens en France et en Europe au Tertiaire</b>	<b>p.298</b>
4.2.1.	Introduction	p.298
4.2.2.	Catalogue des gisements français du Tertiaire ayant livrés des restes de chéloniens	p.299
4.2.3.	Présentation des tableaux synthétiques de répartition stratigraphique des chéloniens en France au Tertiaire	p.340
4.2.4.	Présentation des tableaux de répartition stratigraphique et cartes de répartition géographique des formes du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> »	p.341
4.2.5.	Analyse des documents : implications biostratigraphiques, paléogéographiques et paléoenvironnementales	p.342
4.2.5.1.	Le Paléocène et L'Eocène	p.342
4.2.5.1.1.	Le Paléocène	p.342
4.2.5.1.2.	L'Eocène inférieur	p.342
4.2.5.1.3.	L'Eocène moyen	p.347
4.2.5.1.4.	L'Eocène supérieur	p.353
4.2.5.2.	L'Oligocène	p.356
4.2.5.3.	Le Miocène et le Pliocène	p.361
4.2.5.3.1.	Le Miocène inférieur et moyen	p.361
4.2.5.3.2.	Le Miocène supérieur et le Pliocène	p.366
<b>4.3</b>	<b>Conclusion</b>	<b>p.374</b>

## **Conclusion générale et perspectives de travail** **p. 377**

## **Bibliographie** **p. 385**

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1.1</b> : Cladogramme des chéloniens : figure 5.1 de Gaffney & Meylan (1988).	p.8
<b>Figure 1.2</b> : Consensus strict (simplifié) obtenu par Gaffney et <i>al.</i> (1991).	p.9
<b>Figure 1.3</b> : Cladogramme simplifié des Testudinoidea d'après Gaffney & Meylan (1988).	p.17
<b>Figure 1.4</b> : Cladogramme simplifié des Testudinoidea d'après Hirayama (1985).	p.18
<b>Figure 1.5</b> : Relations phylogénétiques des Testudinoidea d'après la systématique de Bour & Dubois, 1986.	p.18
<b>Figure 1.6</b> : Relations phylogénétiques des Bataguridae ( <i>sensu</i> McDowell, 1964) et des Emydidae d'après Sites et <i>al.</i> (1984).	p.24
<b>Figure 1.7</b> : Cladogramme des Batagurinae « à palais secondaire » (figure 2 de Hirayama, 1985).	p.25
<b>Figure 1.8</b> : Cladogramme des Batagurinae « sans palais secondaire » (= Geoemydinei <i>sensu</i> Bour & Dubois, 1986) (figure 3 de Hirayama, 1985).	p.25
<b>Figure 1.9</b> : Cladogramme des Bataguridae (noeud G1) de Gaffney & Meylan (1988).	p.29
<b>Figure 1.10</b> : Relations phylogénétiques entre les Testudinoidea, <i>Lindholmemyx</i> et <i>Mongolemys</i> (consensus de 3 arbres les plus parcimonieux basés sur les données morphologiques et moléculaires) d'après la figure 5d de Shaffer et <i>al.</i> , 1997.	p.33
<b>Figure 1.11</b> : Cladogramme simplifié des Geoemydinei ( <i>sensu</i> Bour & Dubois, 1986) d'après la Figure 3 de Yasukawa et <i>al.</i> (2001)	p.34
<b>Figure 1.12</b> : relations phylogénétiques proposées par Hirayama (1985) au sein du genre <i>Mauremys</i> .	p.37
<b>Figure 1.13</b> : Dendrogrammes de la figure 3 de Honda et <i>al.</i> (2000a) : (a) Neighbour-joining, (b) : maximum de vraisemblance, (c) : maximum de parcimonie.	p.38
<b>Figure 2.1</b> : Hypothèses phylogénétiques proposées au sein des « Ptychogasteridae ».	p.61
<b>Figure 2.2</b> : Hypothèse phylogénétique (non informatisée) du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » d'Europe occidentale.	p.64
<b>Figure 3.1</b> : Illustration des états du caractère 5.	p.204
<b>Figure 3.2</b> : Illustration des états du caractère 7.	p.206
<b>Figure 3.3</b> : Illustration des états du caractère 8.	p.206
<b>Figure 3.4</b> : Illustration des états du caractère 10.	p.208
<b>Figure 3.5</b> : Illustration des états du caractère 12.	p.210
<b>Figure 3.6</b> : Illustration des états du caractère 18.	p.213
<b>Figure 3.7</b> : Illustration des états du caractère 20.	p.214
<b>Figure 3.8</b> : Illustration des états du caractère 21.	p.215
<b>Figure 3.9</b> : Illustration des états du caractère 22.	p.216
<b>Figure 3.10</b> : Illustration des états du caractère 24.	p.217
<b>Figure 3.11</b> : Illustration des états du caractère 25.	p.218
<b>Figure 3.12</b> : Illustration des états du caractère 26.	p.219
<b>Figure 3.13</b> : Illustration des états du caractère 32.	p.222
<b>Figure 3.14</b> : Illustration des états du caractère 34.	p.223
<b>Figure 3.15</b> : Illustration des états du caractère 35.	p.224
<b>Figure 3.16</b> : Illustration des états du caractère 37.	p.224
<b>Figure 3.17</b> : Illustration des états du caractère 43.	p.230
<b>Figure 3.18</b> : Illustration des états du caractère 44.	p.230

<b>Figure 3.19</b> : Illustration des états du caractère 46.	p.232
<b>Figure 3.20</b> : Illustration des états du caractère 48.	p.234
<b>Figure 3.21</b> : Illustration des états du caractère 49.	p.235
<b>Figure 3.22</b> : Illustration des états du caractère 52.	p.237
<b>Figure 3.23</b> : Arbre de consensus strict obtenu à l'issue de la première analyse cladistique.	p.240
<b>Figure 3.24</b> : Arbre de consensus strict obtenu à l'issue de la première analyse cladistique. Distribution des caractères optimisée avec Acctran.	p.241
<b>Figure 3.25</b> : Arbre de consensus strict obtenu à l'issue de la première analyse cladistique. Distribution des caractères optimisée avec Deltran.	p.242
<b>Figure 3.26</b> : Arbre de consensus strict obtenu à l'issue de la deuxième analyse cladistique.	p.269
<b>Figure 3.27</b> : Arbre de consensus strict obtenu à l'issue de la deuxième analyse cladistique. Distribution des caractères optimisée avec Acctran.	p.270
<b>Figure 3.28</b> : Arbre de consensus strict obtenu à l'issue de la deuxième analyse cladistique. Distribution des caractères optimisée avec Deltran.	p.271
<b>Figure 3.29</b> : Hypothèse phylogénétique (non informatisée) du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » d'Europe occidentale.	p.286
<b>Figure 3.30</b> : <i>Batagur baska</i> (Bataguridae <i>sensu</i> Bour & Dubois, 1986).	p.289
<b>Figure 3.31</b> : <i>Orlitia borneoensis</i> (Bataguridae <i>sensu</i> Bour & Dubois, 1986).	p.289
<b>Figure 3.32</b> : Testudininei indéterminé.	p.289

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Tableau 1.1</b> : Tableau récapitulatif des différentes nomenclatures au sein des Testudinoidea ( <i>sensu</i> Gaffney & Meylan, 1988).	p.17
<b>Tableau 2.1</b> : Puits et stratigraphie de la formation du Geiseltal.	p.103
<b>Tableau 2.2</b> : Liste des spécimens rapportés à <i>Promalacoclemmys laharpi</i> en collection au MGL.	p.157-158
<b>Tableau 2.3</b> : Différences notées sur la carapace entre <i>Palaeomauremys mlynarski</i> , <i>Palaeomauremys « tuberculata »</i> et <i>Mauremys massiliensis</i> .	p.165
<b>Tableau 3.1</b> : Dimorphisme sexuel de certains Emydidae et Bataguridae ( <i>sensu</i> Gaffney & Meylan, 1988).	<b>p.198</b>
<b>Tableau 3.2</b> : Nombre de pas, C.I. et R.I. obtenus en fonction des caractères.	p.243
<b>Tableau 3.3</b> : Distribution des caractères aux nœuds de l'arbre de consensus strict.	p.244
<b>Tableau 3.4</b> : Nombre de pas, C.I. et R.I. obtenus en fonction des caractères.	p.268
<b>Tableau 3.5</b> : Distribution des caractères aux nœuds de l'arbre de consensus strict.	p.272
<b>Tableau 4.1</b> : Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens fossiles continentaux (sauf <i>Taphrosphys</i> ) au Paléocène et à l'Eocène inférieur.	p.345
<b>Tableau 4.2</b> : Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles au Lutétien (Eocène moyen, MP 11 à 13).	p.348
<b>Tableau 4.3</b> : Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles au Bartonien (Eocène moyen, MP 14 à 16).	p.350

<b>Tableau 4.4</b> : Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles à l'Eocène supérieur (MP 17 à 20).	p.354
<b>Tableau 4.5</b> : Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles à l'Oligocène inférieur (MP 21 à 24).	p.358
<b>Tableau 4.6</b> : Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles à l'Oligocène supérieur (MP 25 à 30).	p.359
<b>Tableau 4.7</b> : Répartition stratigraphique des gisements français d'âge imprécis de l'Oligocène - début du Miocène selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles.	p.360
<b>Tableau 4.8</b> : Répartition stratigraphique des gisements français du début du Miocène de la zone MN 1 et de la zone MN 2 pour les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles.	p.362
<b>Tableau 4.9</b> : Répartition stratigraphique des gisements français du Miocène, de la zone MN 3 à la zone MN 5 pour les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles.	p.363
<b>Tableau 4.10</b> : Répartition stratigraphique des gisements français du Miocène, de la zone MN 6 à la zone MN 7+8 pour les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles.	p.365
<b>Tableau 4.11</b> : Répartition stratigraphique des gisements français du Miocène supérieur (MN 9 à MN 13) pour les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles.	p.367
<b>Tableau 4.12</b> : Répartition stratigraphique des gisements français du Pliocène (MN 14 à MN 16) pour les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles.	p.368
<b>Tableau 4.13</b> : Répartition stratigraphique des différents groupes ou genres de Chéloniens continentaux fossiles du Tertiaire français.	p.370
<b>Tableau 4.14</b> : Répartition stratigraphique et phylogénie des représentants du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » en France, Italie, Espagne, Grande-Bretagne, Suisse, Allemagne, Autriche.	p.371
<b>Tableau 4.15</b> : Répartition stratigraphique par espèces des représentants du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » en France, Italie, Espagne, Grande-Bretagne, Suisse, Allemagne, Autriche, Roumanie.	p.372
<b>Tableau 4.16</b> : Répartition stratigraphique des représentants du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » en France.	p.373

## LISTE DES CARTES

<b>Carte 4.1</b> : Carte des départements de France ; les départements clairs représentent ceux ayant livrés des chéloniens fossiles au Tertiaire.	p.344
<b>Carte 4.2</b> : Carte des départements français ayant livrés des chéloniens fossiles au Paléocène et à l'Eocène inférieur.	p.344
<b>Carte 4.3</b> : Carte de répartition géographique des formes déterminées du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » et du groupe des « <i>Ptychogasteridae</i> » à l'Eocène inférieur en Europe occidentale.	p.346
<b>Carte 4.4</b> : Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles au Lutétien (Eocène moyen).	p.349
<b>Carte 4.5</b> : Carte de répartition géographique des formes déterminées du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » et du groupe des « <i>Ptychogasteridae</i> » au Lutétien (Eocène moyen) en Europe occidentale.	p.349
<b>Carte 4.6</b> : Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles au Bartonien (Eocène moyen).	p.351
<b>Carte 4.7</b> : Carte de répartition géographique des formes du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » au Bartonien (Eocène moyen) en Europe occidentale.	p.351
<b>Carte 4.8</b> : Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles à l'Eocène supérieur.	p.355
<b>Carte 4.9</b> : Carte de répartition géographique des formes du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » à l'Eocène supérieur en Europe occidentale.	p.355
<b>Carte 4.10</b> : Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles à l'Oligocène.	p.357
<b>Carte 4.11</b> : Carte de répartition géographique des formes déterminées du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » à l'Oligocène en Europe occidentale.	p.357
<b>Carte 4.12</b> : Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles à au Miocène inférieur et moyen.	p.364
<b>Carte 4.13</b> : Carte de répartition géographique des formes déterminées du groupe « <i>Palaeochelys</i> s. l. – <i>Mauremys</i> » au Miocène inférieur et moyen en Europe occidentale.	p.365
<b>Carte 4.14</b> : Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles au Miocène supérieur.	p.367
<b>Carte 4.15</b> : Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles au Pliocène.	p.368
<b>Carte 4.16</b> : Carte de répartition géographique du genre <i>Mauremys</i> au Miocène supérieur et au Pliocène en Europe occidentale.	p.369



## LISTE DES GRAPHIQUES

<b>Graphique 3.1</b> : Larg V1/Long V1 en fonction des taxons.	p.205
<b>Graphique 3.2</b> : Largeur du sillon V2- V3 par rapport à la largeur de la nucale selon les taxons.	p.207
<b>Graphique 3.3</b> : Largeur de la Vertébrale 3 par rapport à la largeur du sillon C2-3 selon les taxons.	p.209
<b>Graphique 3.4</b> : Largeur de la Vertébrale 5 par rapport à la largeur de la Vertébrale 4, selon les taxons.	p.210
<b>Graphique 3.5</b> : Longueur de la cervicale par rapport à la longueur de la nucale, selon les taxons.	p.211
<b>Graphique 3.6</b> : Longueur du bourrelet latéral épiplestral par rapport à la largeur des gulaires, selon les taxons.	p.221
<b>Graphique 3.7</b> : Longueur médiale des deux Gulaires par rapport à la somme de leurs largeurs selon les taxons.	p.223
<b>Graphique 3.8</b> : Longueur médiale des Abdominales par rapport à la longueur médiale des Fémorales, selon les taxons.	p.225
<b>Graphique 3.9</b> : Longueur médiale des Humérales par rapport à la longueur médiale des Pectorales, selon les taxons.	p.226
<b>Graphique 3.10</b> : Longueur médiale des Gulaires par rapport à la longueur médiale des Humérales, selon les taxons.	p.227
<b>Graphique 3.11</b> : Longueur médiale des Humérales par rapport à la longueur médiale de l'entoplastron, selon les taxons.	p.228
<b>Graphique 3.12</b> : Longueur médiale des Gulaires par rapport à la longueur du lobe antérieur prise au fond de l'encoche axillaire, selon les taxons.	p.229
<b>Graphique 3.13</b> : Longueur de la symphyse épiplestrale par rapport à la largeur du lobe à la suture épi-hyoplastrale, selon les taxons.	p.231
<b>Graphique 3.14</b> : Longueur des Hyoplastrons à la symphyse par rapport à la largeur du lobe antérieur à la base, selon les taxons.	p.233
<b>Graphique 3.15</b> : Longueur du pont par rapport à la maximale du plastron, selon les taxons.	p.236

# INTRODUCTION

## Présentation, problématique et objectif de cette étude

Au tout début de l'Eocène en Europe occidentale, une nouvelle faune de Tortues apparaît, en parallèle à une faune déjà établie depuis le Mésozoïque. Cette nouvelle faune est constituée de nouveaux Pleurodires (Podocnemididae), des Carettochelyidae et des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) d'eau douce. La présence des Testudinoidea terrestres (Testudininei *sensu* Bour & Dubois, 1986) en Europe est plus tardive (limite MP 9 - MP 10). Les Testudinoidea d'eau douce, originaires d'Asie, vont rapidement se retrouver isolées de l'est de l'Europe, de l'Asie et de l'Amérique pendant tout l'Eocène conduisant à une faune endémique propre à l'Europe occidentale (Lapparent de Broin, 2001).

Depuis bientôt deux cents ans, c'est à dire depuis les premières découvertes de Testudinoidea dulçaquicoles européens fossiles (avec notamment Faujas-Saint-Fond en 1803 ; Cuvier en 1810 et Owen & Bell en 1849), de nouvelles découvertes de ces fossiles ne cessent d'augmenter. Parmi ces formes du Tertiaire de l'Europe occidentale, il est possible de distinguer plusieurs groupes. Premièrement, deux groupes établis depuis le début de l'Eocène en Europe. Ce sont, d'une part, le groupe des «Ptychogasteridae» (défini dans ce travail, en ajoutant la description de deux formes de «Ptychogasteridae» basales inédites) avec les genres *Geiselemys* Khosatzky & Mlynarski, 1966 ; *Ptychogaster* Pomel 1847 et *Temnoclemmys* Bergounioux, 1957, bien caractérisés avec un fort bourrelet gulaire et le développement d'une charnière chez les deux derniers taxons. D'autre part, un groupe caractérisé par un faible bourrelet gulaire, c'est le groupe des «*Palaeochelys sensu lato*. – *Mauremys*» défini dans ce travail. Deuxièmement, des formes probablement immigrantes, venues d'Asie ou d'Europe orientale, dont la présence est postérieure à la limite Eocène–Oligocène tel le genre *Clemmydopsis* Boda, 1927 (voir Lapparent de Broin, 2000a).

Par la ressemblance morphologique de leurs carapaces, les formes du groupe des «*Palaeochelys s. l.* – *Mauremys*» ont souvent été comparées et rapprochées à des genres exclusivement actuels tels que *Chrysemys*, *Ocadia*, *Emys*, *Geoemyda*, *Clemmys*... (pour les genres actuels voir Wermuth & Mertens, 1961 et 1977 ; voir aussi Lapparent de Broin, 2001). Le premier à faire une réelle distinction entre les formes fossiles et actuelles est Meyer qui en 1847 décrit la première espèce du genre *Palaeochelys* (*P. bussenensis*) sur un spécimen provenant du pied de la colline de Bussen (près d'Ulm dans le Bade-Württemberg en Allemagne). Depuis les découvertes et les descriptions de nouvelles formes proches du genre *Palaeochelys* se succèdent (Bergounioux, Portis, Pictet & Humbert, Staesche...), cependant ces formes sont toujours rapportées à des genres actuels et les descriptions et les diagnoses restent insuffisantes.

Le point de départ de ce travail est d'une part la présence de nombreux spécimens rapportés à ces formes (peu ou pas étudiées) en collection au MNHN ainsi que dans de nombreuses institutions européennes et en collections privées. D'autre part, la nécessité et l'urgence de redéfinir ces formes trop longtemps délaissées afin d'établir une systématique actualisée, de proposer des hypothèses phylogénétiques entre ces différentes formes et enfin d'avoir un aperçu de leur répartition paléobiogéographique et paléobiostratigraphique.

## Plan de la thèse

Dans un premier temps, je m'intéresserai au cadre systématique et phylogénétique des Testudinoidea en me basant sur les hypothèses déjà formulées (chapitre 1). J'aborderai les différents problèmes rencontrés, notamment ceux concernant l'origine des Testudinoidea ainsi que ceux concernant les phylogénies proposées au sein des Testudinoidea d'eau douce qui sont basées principalement sur des caractères crâniens des formes actuelles (Hirayama, 1985 ; Gaffney & Meylan, 1988 ; Yasukawa et al., 2001). Le problème est qu'au sein du groupe des « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » étudié ici, peu de crânes sont conservés : quelques crânes provenant des gisements de Messel et du Geiseltal sont disponibles ainsi qu'un crâne du gypse de Montmartre figuré par Cuvier (1824), mais ces spécimens sont en mauvais état ; ils ne seront donc pas étudiés dans ce travail. Par contre, les restes de dossières et de plastron sont abondants dans de nombreux gisements.

En fonction de cette analyse des hypothèses phylogénétiques et des critiques émises, j'établirai un postulat de travail en définissant le groupe des « Ptychogasteridae » et des « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » à partir de leurs carapaces.

Puis une étude systématique sera faite (chapitre 2), avec la description de nouvelles formes et de nouvelles diagnoses seront proposées pour les formes auparavant mal définies. Cette étude systématique sera établie à l'aide d'une étude cladistique effectuée avec le programme Hennig86. L'analyse cladistique est proposée au chapitre 3 ainsi que la définition des caractères anatomiques utilisés. Les extra-groupes utilisés pour cette étude sont *Platysternon megacephalum* (Gray, 1831) et *Elkemys australis* (Yeh, 1974) illustrés aux planches 3 à 5. Cette analyse cladistique n'a pas pour but de résoudre la phylogénie des Testudinoidea aquatiques fossiles et actuels, ni de tester la monophylie du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ». Elle a pour but premier de polariser des caractères morphologiques du groupe des « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » afin d'établir des diagnoses adaptées à la phylogénie, permettant de séparer clairement et précisément les différentes formes. Dans cette analyse cladistique, l'accent a été mis sur les caractères de la carapace des formes du groupe des « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » et les caractères crâniens n'ont pas été exploités.

Pour bien faire, il aurait fallu intégrer toutes les formes fossiles et actuelles dans le monde pour voir si la phylogénie obtenue sur les carapaces reflète la phylogénie actuelle établie sur l'ensemble des caractères morphologiques (externes et osseux) chez les seuls actuels. Cela n'a pas été possible par manque de temps et par manque de matériel mais ce travail serait intéressant de faire dans un travail futur.

D'autre part, les taxons asiatiques du genre *Mauremys* Gray, 1869 n'ont pas été inclus pour différentes raisons : premièrement par manque de matériel comparatif, deuxièmement à cause de l'ambiguïté qui existe actuellement sur la monophylie de ce genre (voir § 1.3.5) et de la possibilité d'évolution sur place en Asie dès l'Eocène en parallèle avec les formes européennes (voir chapitre 4). Enfin, le matériel fossile de Testudinoidea aquatiques de Roumanie et d'autres pays d'Europe centrale et orientale n'a pas été revu, mais une liste de ces formes et une discussion forme par forme sont proposées au § 2.5.

Une première analyse cladistique est proposée avec une discussion des résultats au § 3.4.1. Puis au § 3.4.2, une deuxième analyse est établie avec l'intégration d'une nouvelle forme de Testudinoidea aquatique. Là encore, les résultats seront discutés et un « *focus* » sera fait sur certains caractères (§ 3.4.4). Enfin une hypothèse alternative (non informatisée) de relations phylogénétiques sera proposée (§ 3.4.3). Cette alternative sera basée sur les résultats de la deuxième analyse. Elle servira de référence pour l'établissement des diagnoses et des caractères aux différents nœuds.

Puis en dernier lieu, un catalogue des gisements français tertiaires ayant livré des Chéloniens sera proposé (chapitre 4) et les implications paléobiogéographiques et biostratigraphiques qui en découlent seront présentées avec un intérêt particulier pour les formes étudiées dans ce travail. Ce catalogue a été établi à partir du travail de Broin (1977) en y ajoutant les nouveaux gisements découverts ainsi qu'une mise à jour des gisements à partir des niveaux repères de mammifères du Paléogène et du Néogène (MP et MN).

## Abréviations et terminologie utilisées

Concernant la terminologie utilisée, nous nous référons au travail de Broin (1977) avec les abréviations suivantes :

- Dossière (ou carapace dorsale) :
- Plaques : Nu (nucale) ; Ne (neurales) suivi du numéro de position de la plaque (exemple : Ne1, première neurale) ; Per (périphérique) suivi du numéro de position de la plaque (exemple : Per1, première périphérique) ; PL (pleurale) suivi du numéro de position de la plaque (exemple : PL1, première pleurale ; SP1 (première suprapygale) ; SP2 (deuxième suprapygale) ; Py (pygale).
- Ecailles : Cer (cervicale) ; V (vertébrale) suivi du numéro de position de l'écaille (exemple : V1, première vertébrale) ; C (costale) suivi du numéro de position de l'écaille (exemple : C1, première costale) ; M (marginale) suivi du numéro de position de l'écaille (exemple : M1, première marginale).
- Plastron :
- Plaques : Epi (épiplastron) ; Ento (entoplastron) ; Hyo (hyoplastron) ; Hypo (hypoplastron) ; Xiphi (xiphoplastron).
- Ecailles : Gu (gulaire) ; Hum (humérale) ; Pec (pectorale) ; Abd (abdominale) ; Fem (fémorale) ; An (anale) ; Axil (axillaire) ; Ing (inguinale).

Le reste de la terminologie utilisée est illustré aux Planches 1 et 2.

### Liste des institutions (\* : institutions visitées)

BMNH \* : British Museum of Natural History – Londres (Angleterre).

BSP \* : Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie – Munich (Allemagne).

GMH \* : Geiseltalmuseum, Geologisch-Paläontologischen Institut Der Martin-Luther-Universität -Halle (Allemagne).

HLD \* : Hessisches Landesmuseum – Darmstadt (Allemagne).

IGPG : Institut de Géologie du Musée de Padoue (Italie).

IRSNB \* : Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique – Bruxelles (Belgique).

LNK \* : Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe – Karlsruhe (Allemagne).

MCZ \* : Museum of Comparative Zoology, Department of Vertebrate Zoology, Harvard University – Cambridge, Massachusetts (Etats-Unis).

MHNM \* : Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille – Marseille (France).

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle – Paris (France).

MNSD \* : Museum für Naturkunde der Stadt Dortmund – Dortmund (Allemagne).

MGL : Musée de Géologie de Lausanne – Lausanne (Suisse).

SMF \* : Senckenberg Museum - Frankfort (Allemagne).

SMNS \* : Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart – Stuttgart (Allemagne).

UCB-L1 \* : Université Claude Bernard, Lyon I – Lyon (France).

UM2-STL \* : Université Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc – Montpellier (France).

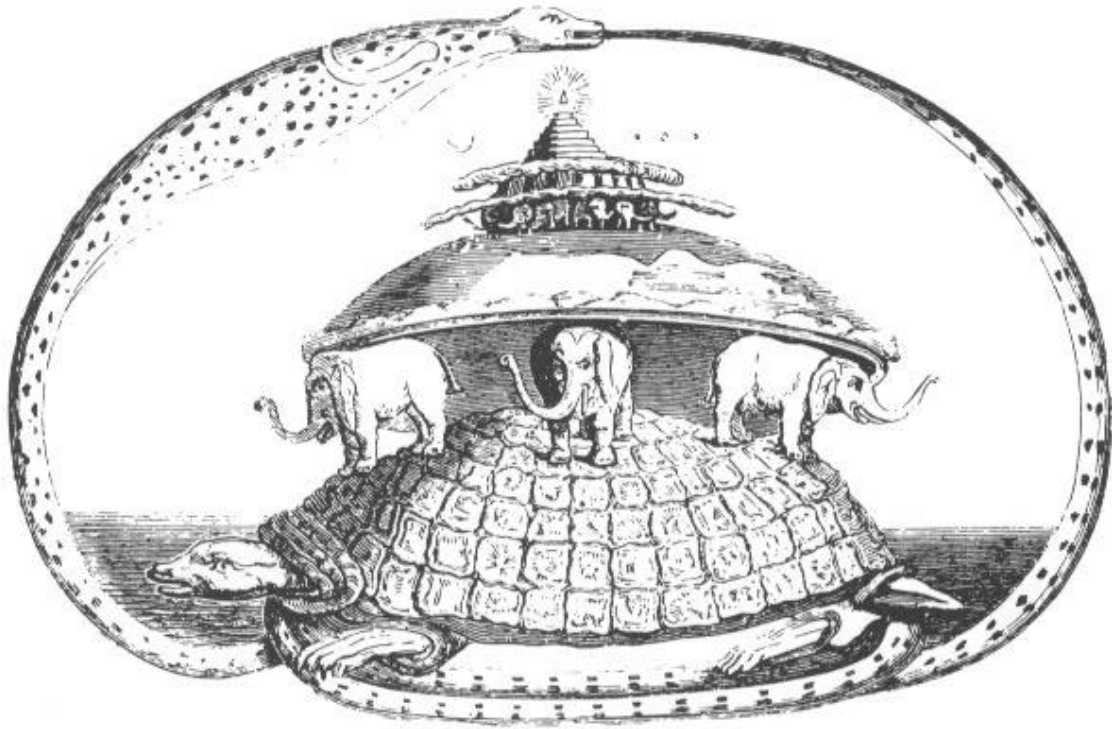
UP-AM1 \* : Université de Provence, Aix-Marseille I, Faculté des Sciences St Charles – Marseille (France).

UPS-T3 : Université Paul Sabatier, Toulouse III – Toulouse (France).

**RAPPEL :**

**Le Code International de Nomenclature Zoologique (I.C.Z.N.) stipule dans l'article 9, alinéa 11, qu'une thèse ne constitue pas une publication. Les noms scientifiques nouveaux donnés dans ce travail, mais aussi tout acte nomenclatural susceptible d'affecter la nomenclature ne sont donc pas disponibles. La diffusion du présent ouvrage doit donc rester confidentielle en attendant que ce travail soit publié (les deux nouveaux taxons de Saint-Papoul sont soumis aux *Comptes Rendus Palevol*, le travail du chapitre 3 est soumis à *Dumerilia*).**

# Chapitre 1 : Cadre systématique et phylogénétique





## 1.1. Cadre phylogénétique : les Testudinoidea au sein des Polycryptodira

**Avant propos :** dans ce chapitre, le terme Testudinoidea est utilisé au sens de Gaffney & Meylan (1988).

### 1.1.1. Présentation des différentes hypothèses de relation des Testudinoidea au sein des Polycryptodira

Les Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) forment un groupe de tortues cryptodires dont la monophylie est largement acceptée (Gaffney & Meylan, 1988 ; Gaffney *et al.*, 1991 ; Shaffer *et al.*, 1997) mais dont les synapomorphies sont critiquables (voir § 1.1.3). Les Testudinoidea avec les Chelydridae (+ *Platysternon* pour Gaffney & Meylan, 1988), les Chelonioida, les Trionychoidea *s.l.* forment le clade des Polycryptodira (nœud A11 de Gaffney & Meylan, 1988). La place des Testudinoidea au sein de ces Polycryptodira varie encore actuellement :

○ **Les Trionychoidea groupe-frère des Testudinoidea, les deux taxons formant le clade des Chelomacryptodira** (voir figure 1.1) : Gaffney & Meylan (1988) ; Gaffney *et al.* (1991, arbre le plus court Fig. 1) ; Gaffney (1996) ; Hirayama & Chitoku (1996) ; Shaffer *et al.* (1997, figure 5b) ; Hirayama *et al.* (2000) ; Meylan *et al.* (2000, fig. 6A).

Le clade des Chelomacryptodira est actuellement supporté par trois caractères :

- Emargination temporale : Gaffney & Meylan (1988, synapomorphie au nœud A13) ; Gaffney *et al.* (1991, caractère 27) ; Gaffney (1996, caractère 19) ; Shaffer *et al.* (1997, caractère 27) ; Gaffney *et al.* (1998, caractère 19). L'émargination temporale correspond à un post-orbitaire réduit, une perte (en général) du contact squamosal/post-orbitaire et un contact réduit entre le pariétal et le post-orbitaire (Gaffney & Meylan, 1988). Souvent cette émargination est définie par seulement la perte du contact squamosal/post-orbitaire (Shaffer *et al.*, 1997 ; Gaffney *et al.*, 1998).
  - ⇒ Cette émargination temporale se trouve aussi chez *Sinemys* (Shaffer *et al.*, 1997 ; Gaffney *et al.*, 1998).
  - ⇒ Tous les Chelomacryptodira ne présentent pas cette perte du contact squamosal/post-orbitaire (Gaffney & Meylan, 1988 ; voir aussi discussion sur nœud G2, § 1.3.4.1.3). Cette perte pourrait se réaliser par parallélisme à des degrés divers de séparation des deux os et pourrait être un caractère de grade (L'apparent de Broin, com. pers.).
  - ⇒ Le caractère de la perte du contact post-orbitaire/squamosal a été utilisé par Gaffney & Meylan (1988, nœud G2, indiquant son homoplasie avec le cas des Chelomacryptodira) et par Hirayama (1985) comme synapomorphie des Bataguridae moins *Echmatemys* Hay, 1906 (voir § 1.3.4.1).
- Attache osseuse entre la dossière et le plastron : Gaffney (1996, caractère 35). Cet état est codé comme primitif par Gaffney (1996), pour lui il s'agit d'une réversion au nœud des Chelomacryptodira. Cet état est codé comme primitif aussi pour Meylan et Gaffney (1989, caractère 29) ; Gaffney *et al.* (1998, caractère 35) ; Schaffer *et al.* (1997, caractère 57).



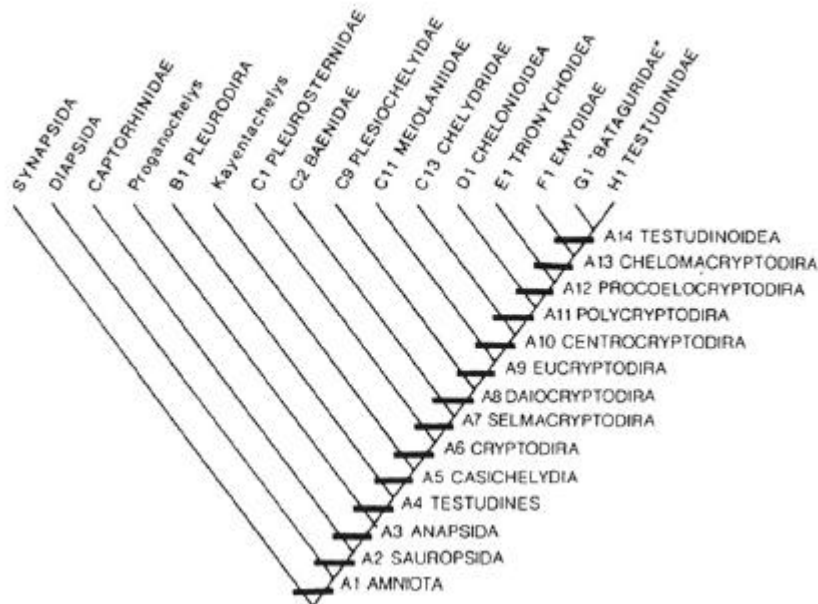
⇒ Pour Lapparent de Broin et al (1996) ; Lapparent de Broin et Murelaga (1999, caractère 2) et Lapparent de Broin (en préparation), le lien ligamentaire est primitif mais la suturation intervient de façon très homoplasique et très tôt dans l’histoire des chéloniens : la suture est partielle chez *Proganochelys* Baur, 1887 où les processus plastraux antérieurs sont liés par ligaments (Lapparent de Broin, com. pers.). La suture dépend du stade de croissance et de ce fait elle devient néoténique chez les formes où elle est présente à l’état adulte.

⇒ Pour Gaffney & Meylan (1988) ; Brinkman & Peng (1993a), l’attache ligamentaire pourrait être une condition primitive pour les Polycryptodira.

- Epiplastrons larges : Gaffney (1996, caractère 39). Pour Gaffney (1996) il s’agit d’une réversion au nœud des Chelomacryptodira. Pour cet auteur, les épiplastrons larges sont primitifs, visibles chez *Proganochelys* et *Kayentachelys* Gaffney et al., 1987.

⇒ La forme large des épiplastrons de *Proganochelys* n’a rien à voir avec la forme de *Kayentachelys* qui peut être considérée comme homologue de celle de certains Trionychoidea et Testudinoidea. Il n’y a pas de raison de considérer cet état comme réversif mais comme homoplasique. L’état primitif est la présence d’épiplastrons étroits à bord antérieur moyennement larges, qui s’élargissent par homoplasie.

- **Irrésolution entre les différents taxons au sein des Polycryptodira :** L’arbre le plus court issu du travail de Gaffney et al. (1991) donne les Trionychoidea comme groupe-frère des Testudinoidea mais le consensus strict obtenu donne une irrésolution au niveau des Polycryptodira (figure 1.2). De plus pour Shaffer et al. (1997), le clade des Trionychoidea pourrait être polyphylétique. Pour Lapparent de Broin (2000a), il existe une irrésolution entre les Chelydridae, *Platysternon*, les Chelonoidea, les Trionychoidea et les Testudinoidea.



**Figure 1.1** : cladogramme des chéloniens : figure 5.1 de Gaffney & Meylan (1988).

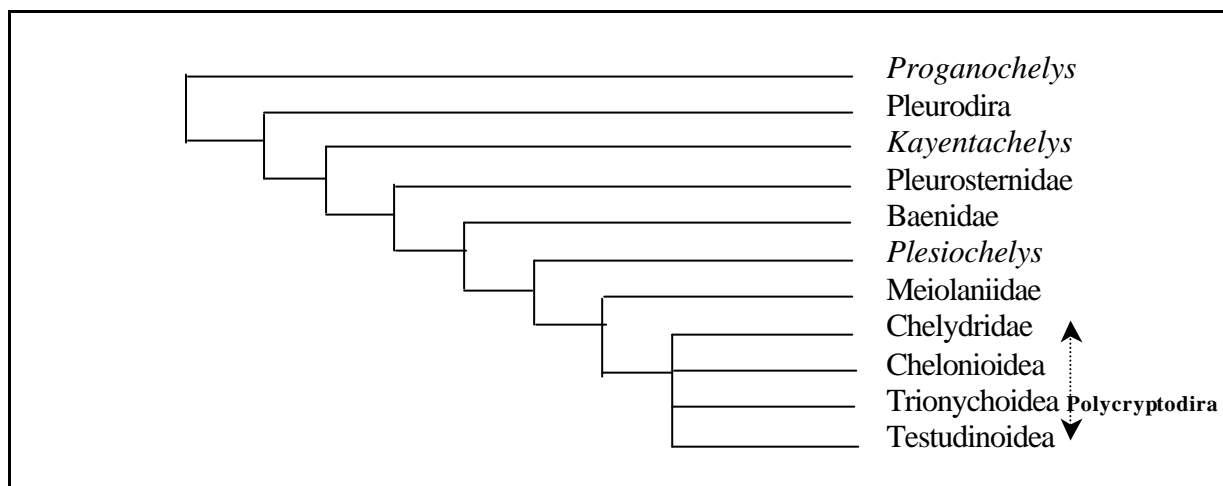


Figure 1.2 : Consensus strict (simplifié) obtenu par Gaffney et *al.* (1991).

## 1.1.2. L'origine des Testudinoidea

### 1.1.2.1. Présentation des « Lindholmemydidae » Chkhikvadze, 1970c

Les « Lindholmemydidae » Chkhikvadze, 1970c regroupent des formes de cryptodires dulçaquicoles trouvés dans le Crétacé et le Paléocène asiatique. Longtemps rapportés aux Dermatemydidae *s. l.* (Bohlin, 1953 ; Khosatzky & Mlynarskii, 1971 ; Mlynarski et Narmandach, 1972 ; Yeh, 1974 ; Nessov et Khosatzky, 1980), ils ont aussi été considérés comme des formes proches des Plesiochelyidae, ensuite comme des Chelydridae (voir l'historique des attributions dans Danilov, 1998 ; Sukhanov, 2000). Ils sont aujourd'hui considérés comme le groupe-frère des Testudinoidea *s. s.* (Danilov, 1998 ; Danilov, 2001). Cependant, les « Lindholmemydidae » n'ont aucune synapomorphie propre et sont considérés comme groupe polyphylétique ou bien un grade primitif au sein des Testudinoidea (Danilov, 1998 ; Sukhanov *et al.*, 1999 ; Danilov & Sukhanov, 2001 ; Danilov, 2001).

D'après Hirayama *et al.* (2000), les premiers Lindholmemydidae remontraient au Berriasien (Crétacé) du Japon.

### 1.1.2.2. Les taxons inclus dans les « Lindholmemydidae »

Suivant les auteurs, sont placés dans la famille des « Lindholmemydidae » (groupe polyphylétique) plusieurs ou tous les taxons ci-dessous (d'après Danilov, 1999 ; Sukhanov *et al.*, 1999 ; Sukhanov, 2000 ; Danilov *et al.*, 2002) :

- **Lindholmemys** Riabinin, 1935 avec deux espèces : *Lindholmemys elegans* Riabinin, 1935 du Cénomaniens d'Ouzbékistan (Kysyl-Koum), décrite seulement sur la carapace. Selon Riabinin (1935) cette espèce réunit des caractères de Dermatemydidae et Testudinidae d'eau douce. *Lindholmemys gravis* Nessov & Khosatzky, 1980 du Turonien-Santonien du Kazakhstan (Yalovach) a été décrit sur des éléments isolés de carapace.
- **Paragravemys** avec une seule espèce *Paragravemys erratica* Sukhanov, Danilov & Narmandakh, 1999 : (Cénomaniens-Turonien, Mongolie) dont le plastron seul (et incomplet) est connu.
- **Khodzhakulemys** Danilov, 1999 basé sur le type de *Mongolemys occidentalis* Nessov, 1984 du Crétacé moyen (Ouzbékistan) est très fragmentaire.

- *Tsaotanemys* Bohlin, 1953 (Crétacé : Aptien à Santonien, Gansu, Chine) avec quatre espèces (Bohlin, 1953) : *T. rugosus*, *T. compressus*, *T. parvulus*, *T. undulatus*. Le genre a été mis en synonymie avec *Mongolemys* par Chkhikvadze (1976, 1987), genre valide d'après Sukhanov (2000) mais basé sur du matériel insuffisant pour donner une diagnose.
- *Mongolemys* Khosatzky & Mlynarskii, 1971 avec les espèces : *Mongolemys elegans* Khosatzky & Mlynarskii, 1971 (Maastrichtien, Upper Nemegt Beds, Nemegt Basin, Gobi, Mongolie) dont le crâne et d'autres parties post-crâniennes sont connus, « *Mongolemys* » *reshetovi* Sukhanov & Narmandakh, 1976 (Fin du Paléocène, Mongolie) très fragmentaire, « *Mongolemys* » *trufanensis* Yeh, 1974 du Crétacé supérieur (Turfan Basin, Xianjiang) et du Paléocène (Shanshan, Xinjiang) de Chine, c'est un Dermatemydidae pour Yeh (1974), « *Mongolemys* » *tatarinovi* Sukhanov & Narmandakh, 1976 (Fin du Paléocène, Mongolie) pourrait être placé dans un nouveau genre d'après Sukhanov (2000).
- *Gravemys barsboldi* (Sukhanov & Narmandakh, 1974) (Maastrichtien, Mongolie) initialement attribué à *Mongolemys* (voir Sukhanov, 2000).
- *Hongilemys nomen nudum in* Sukhanov (2000) (Crétacé supérieur, Mongolie) avec deux espèces : *H. martinsoni* (*Lindholmemydium martinsoni* de Shuvalov & Chkhikvadze, 1975 et de Danilov & Sukhanov, 2001), *H. kurzanovi nomen nudum in* Sukhanov (2000) (Sukhanov & Narmandakh, sous presse in Sukhanov, 2000) (Santonien, Mongolie) (voir Sukhanov (2000)).
- *Amuremys* (Danilov et al., 2002) avec l'espèce-type *Amuremys planicostata* (= *Mongolemys planicostatus* (Riabinin, 1930)) (Crétacé supérieur, Amur, Chine).

### 1.1.2.3. Synapomorphies des « Lindholmemydidae » et des Testudinoidea

Les « Lindholmemydidae » et les Testudinoidea partagent trois synapomorphies selon Danilov (1998):

- Leurs processus (axillaires et inguinaux) sont plus ou moins bien développés et sont en contact avec les plaques pleurales (synapomorphie des Testudinoidea, Hirayama, 1985 ; nœud A14 de Gaffney et Meylan, 1988). Le processus axillaire seul qui atteint les pleurales est aussi une synapomorphie des Dermatemydidae (réduit à *Baptemys* et *Dermatemys*, voir Gaffney & Meylan, 1988 ; Meylan et Gaffney, 1989). Les processus atteignant les pleurales se retrouvent aussi chez certains pleurosternidés, baénidés et plésiochélyidés (voir Gaffney & Meylan, 1988, nœud A10 ; Shaffer et al. 1997 ; Lapparent de Broin et al., 1996) ainsi que chez les pleurodires (Lapparent de Broin et Murelaga, 1999) (voir aussi § 1.1.3). C'est notamment sur ce caractère que se joue l'ambiguïté de l'appartenance des « Lindholmemydidae » au Dermatemydidae. L'étude du degré de développement des processus plastraux chez les « Lindholmemydidae » (forme, largeur, degré d'extension sur les pleurales, position des périphériques impliquées, butée des processus sur les pleurales, soulèvement des pleurales médialement au processus, forme des premières et dernières périphériques du pont...) ainsi que sur les autres groupes présentant des processus plastraux développés pourrait apporter des éléments évolutifs et pourrait préciser la place des « Lindholmemydidae ». Pour Danilov (1999) et Sukhanov (2000) *Lindholmemydium* et *Hongilemys* ont des processus axillaire très forts (la largeur est de 2/3 de celle de la première pleurale) puis *Gravemys*, *Khodzhakulemys* et « *Mongolemys* » *tatarinovi* ont des processus moins forts (1/2) ensuite les processus les moins développés se retrouvent chez *Mongolemys* avec 1/3 de la largeur de la première pleurale.

□ La première côte thoracique est réduite. Ce caractère partagé par les «Lindholmemydidae» et les Testudinoidea selon Danilov (1998 et 1999), est une synapomorphie des Polycryptodira au nœud A11 de Gaffney & Meylan (1988) (caractère 25 de Shaffer et *al.*, 1997 ; caractère 49 de Rougier et *al.*, 1995). Danilov (1999) considère que c'est une synapomorphie par rapport à la condition des Polycryptodira primitifs (où la première côte thoracique est réduite en longueur mais peu en largeur). La réduction de la première côte apparaît aussi chez les pleurodires mais de façon différente (Gaffney et Meylan, 1988 ; Lapparent de Broin et *al.*, 1996 ; Lapparent de Broin et Murelaga, 1999). Au sein des Polycryptodira, la réduction de la première côte s'est probablement produite plusieurs fois indépendamment (Lapparent de Broin et *al.*, 1996) avec des processus différents et des états multiples : il faudrait étudier la réduction en largeur, en longueur, la position par rapport à la deuxième côte...Danilov (1999) a séparé deux groupes au sein des «Lindholmemydidae» : d'une part *Mongolemys* et *Khodzhakulemys* avec une première côte thoracique (environ 40 % de la largeur de la première pleurale) et d'autre part *Lindholmemyd*, *Hongilemys* et *Gravemyd* avec une côte très réduite (25 %). Ce caractère, très mal défini, est en fait très ambigu.

□ La lame iliaque est courbe selon Danilov (1998) et Danilov (2001), mais celui-ci ne précise pas sur quel(s) taxon(s). Le caractère de la forme de la lame iliaque, courbée vers l'extérieur, présentant une double origine pour le muscle *ilio-tibialis*, est considéré comme une synapomorphie des Testudinoidea (voir Hirayama, 1985 ; nœud A14 de Gaffney & Meylan, 1988...). Au sein des Testudinoidea, cette lame iliaque est plus inclinée antéro-latéralement chez les Bataguridae (voir § 1.3.4.3).

#### 1.1.2.4. Quelques problèmes concernant les «Lindholmemydidae»

Avant-propos : certains des caractères discutés ci-dessous sont extraits de deux publications (Danilov, 1998 et Sukhanov, 2000) où les auteurs ne précisent pas sur quel(s) taxon(s) de «Lindholmemydidae» sont basées leurs descriptions morphologiques.

Certains «Lindholmemydidae» présentent d'autres caractères qui sont ambigus par rapport aux relations phylogénétiques proposées actuellement avec les Testudinoidea. La liste des caractères ci-dessous n'est pas exhaustive, elle permet simplement de pointer quelques caractères ambigus qu'il serait intéressant d'approfondir ; d'autres caractères morphologiques sont cités dans Sukhanov (2000).

➤ La présence d'une série complète d'inframarginales (Danilov et Sukhanov, 2001 Sukhanov et *al.*, 1999) est un caractère plésiomorphe. La perte des inframarginales (à l'exception des axillaires et des inguinales) est la principale synapomorphie des Testudinoidea (Hirayama, 1985, nœud A14 de Gaffney et Meylan, 1988 ; caractère 101 de Shaffer et *al.*, 1997). La présence de plus de deux écailles inframarginales de chaque côté du plastron est commune aux taxons cryptodires basaux. Chez les Trionychoidea, il peut y avoir aussi une réduction des inframarginales (Gaffney & Meylan, 1988). Il s'agit d'une convergence avec les Testudinoidea. Cependant, il ne s'agit pas toujours de la même condition car chez certains Trionychoidea, il y a un remplacement de l'écaillage par une peau (même problème pour la «perte» des intergulaires). La présence d'une série complète d'inframarginales pourrait représenter un grade primitif au sein des Testudinoidea.

➤ Chez les Testudinoidea, il y a une réduction du prootique. Chez *Mongolemys* sp. (Sukhanov, 2000, fig. 17.30), le prootique est encore bien large à l'avant. Cette réduction du

prootique et sa forme peuvent aussi intervenir dans la taille du foramen stapéδιο-temporal. Cette réduction se produit par parallélisme dans plusieurs clades à l'intérieur des Trionychoidea et des Testudinoidea.

➤ La région postéro-latérale du crâne, incluant la région otique est primitivement courte chez *Mongolemys* sp. (Sukhanov, 2000, fig. 17.30) alors que cette région est longue chez les Testudinoidea. L'allongement se produit parallèlement à l'intérieur des Testudinoidea et à l'intérieur des Trionychoidea (Lapparent de Broin, com. pers. ; voir les différentes figures *in* Gaffney, 1979 ; Meylan & Gaffney, 1989).

➤ Les «Lindholmemydidae» présentent des vertèbres caudales antérieures procoèles, suivies d'une vertèbre biconvexe (amphicoèle) puis de vertèbres opisthocèles (Hirayama et al., 2000 ; Danilov, 1998 et 2001). Cette structure a été considérée comme une synapomorphie des Chelydroidea (= Chelydridae + *Platysternon*, nœud C13 de Gaffney & Meylan, 1988). Brinkman & Peng (1993a) et Peng & Brinkman (1993) ont montré que cette structure existait aussi chez *Ordosemys* et *Xinjianchelys*, que celle-ci pouvait être considérée comme primitive pour les Polycryptodira. Cette structure est contradictoire avec un rapprochement des «Lindholmemydidae» avec les Testudinoidea et même avec les Procoelocryptodira car la procoelie apparaît au nœud A13 (Procoelocryptodira, Gaffney et Meylan, 1988, parallélisme avec les pleurodires) et a probablement été acquise en parallèle entre les Testudinoidea, les Trionychoidea et les Chelonioidea (Lapparent de Broin, com. pers. ; voir aussi Lapparent de Broin, 2000a). Shaffer et al. (1997) ignorant probablement la structure des caudales n'ont pas codé le caractère 37 pour *Lindholmemydidae* et *Mongolemys*.

➤ La 8<sup>ème</sup> vertèbre cervicale est biconvexe chez les «Lindholmemydidae» (taxon non précisé *in* Danilov, 1998, probablement *Mongolemys* ; *Mongolemys elegans* *in* Hirayama et al., 2000, fig. 10). C'est une des synapomorphies des Testudinoidea proposée au nœud A14 par Gaffney & Meylan (1988). Cette 8<sup>ème</sup> vertèbre biconvexe se retrouve aussi chez *Platysternon*, chez les Carettochelyidae avec notamment *Carettochelys* (voir Lapparent de Broin, 2000a) et chez les pleurodires (Chelidae) (voir notamment le travail de Williams, 1950). A juste titre, ce caractère est considéré comme homoplasique par Gaffney & Meylan (1988). D'autre part, notons que ce caractère de la 8<sup>ème</sup> vertèbre cervicale biconvexe n'est pas valable chez tous les Testudinoidea (voir Williams, 1950).

➤ Une double articulation de la 5<sup>ème</sup> et de la 6<sup>ème</sup> vertèbres cervicales est présente chez les «Lindholmemydidae» (taxon non précisé *in* Danilov, 1998 ; probablement *Mongolemys*). Cette double articulation a d'abord été considérée comme une synapomorphie des Emydidae (Hirayama, 1985 ; nœud F1 de Gaffney & Meylan, 1988), mais cette articulation n'est pas présente chez tous les Emydidae (voir Williams, 1950). D'autre part, elle apparaît assez souvent chez les Bataguridae et les Testudinidae. Gaffney & Meylan (1988) propose que ce caractère soit une synapomorphie des Testudinoidea. Dans ce cas, ceux qui ne présentent pas la double articulation seraient réversifs. Il s'agit plus probablement d'une homoplasie.

➤ La forme de l'artère stapéدية : la petite artère stapéدية (par rapport à l'artère palatine) est une synapomorphie des Trionychoidea (nœud E1 de Gaffney & Meylan, 1988). Cependant ce caractère est difficile à distinguer sur les formes fossiles : le foramen stapéδιο-temporal étroit implique bien une réduction de l'artère stapéدية mais parfois cette artère peut être petite au sein d'un foramen encore non réduit (Meylan & Gaffney, 1989 ; Lapparent de Broin, com. pers.). Chez *Mongolemys* sp. (Sukhanov, 2000, fig. 17.30), le foramen n'est pas

très étroit, pas plus que chez certains Testudinoidea (très variable) mais plus étroit que chez les Chelydridae (voir les figures de Gaffney, 1979 et Meylan & Gaffney, 1989).

- La synapomorphie des Chelomacryptodira (Trionychidea + Testudinoidea, nœud A13 de Gaffney & Meylan, 1988) est la perte de contact entre le squamosal et le post-orbitaire. Cependant ce contact existe encore partiellement chez *Ocadia*, *Deirochelys*, *Emys* et *Pseudemys* (Gaffney & Meylan, 1988). Cette perte de contact se réalise donc en parallèle au sein des Chelomacryptodira (voir § 1.1.1 et § 1.3.4.1). *Mongolemys* sp. (Sukhanov, 2000, fig. 17.30) possède encore un large contact entre le squamosal et le post-orbitaire, le quadratojugal étant encore en position inférieure.
- Selon Danilov (2001) le foramen basisphénoïdal des «Lindholmemydidae» (*Mongolemys a priori*) est de type primitif, tel que l'on peut observer au niveau du grade des Macrobaenidés, mais aussi chez Adocus (voir Meylan et Gaffney, 1989).
- La forme générale de la dossière des «Lindholmemydidae» est très «adocienne» avec un repli des écailles marginales très court à l'avant et à l'arrière et plus long latéralement.

La place des «Lindholmemydidae» n'est pas encore bien définie : bien qu'une majorité des auteurs les considèrent comme des Testudinoidea primitifs ou groupe-frère des Testudinoidea (Danilov, 1998 ; Sukhanov et al., 1999 ; Hirayama et al., 2000 ; Sukhanov, 2000 ; Danilov, 2001) d'autres les rapprochent à juste titre des Dermatemydidae (ou des Trionchoidea dans un sens plus général) (Bohlin, 1953 ; Khosatzky & Mlynarskii, 1971 ; Mlynarski et Narmandach, 1972 ; Yeh, 1974 ; Nessov et Khosatzky, 1980).

Ce groupe représente probablement un assemblage polyphylétique de taxons. La place de ces taxons et leurs relations ne seront pas étudiées dans ce travail.

### 1.1.2.5. Taxons pouvant être considérés comme plésions des Testudinoidea (sensu Gaffney & Meylan, 1988) ou comme Testudinoidea primitifs

Trois genres sont actuellement considérés comme des Testudinoidea primitifs (car certains présentent une série complète d'inframarginales) :

*Elkemys australis* (Yeh, 1974) (Planches 3 et 4) du début du Paléocène (Shanghuan ?) de Chine (partie inférieure de la Lofochai Formation, Nanxiong Basin, Guangdong Province, Shanghu Formation ?)

Ce taxon fut d'abord considéré comme un représentant du genre *Mongolemys* (par Yeh, 1974) et classé comme un représentant primitif des Dermatemydidae (Yeh, 1974). Chkhikvadze (1976) le rapporta au nouveau genre *Elkemys*. Chkhikvadze (1987) considère que ce genre appartient aux formes ancestrales des Geoemydinae et qu'il n'est pas à rapporter aux «Lindholmemydidae». Yeh (1994) ne prend pas en compte l'opinion de Chkhikvadze et considère le genre *Mongolemys* toujours valable pour l'espèce *M. australis* et classe celle-ci dans les Dermatemydidae.

*Elkemys* présente une série complète d'inframarginales. Il est actuellement considéré comme un Testudinoidea primitif (Sukhanov, 2000). C'est alors le groupe-frère du clade des Testudinoidea de Hirayama (1985) et de Gaffney & Meylan (1988) (Godinot & Lapparent de Broin, sous presse).

*Hokouchelys chenshuensis* Yeh, 1974 : Paléocène supérieur ou Eocène inférieur de Chine (partie supérieure de la Lofochai Formation, Nanxiong Basin, Guangdong Province, = Nongshan Formation ? voir Wuang et *al.*, 1998).

Considéré comme un Emydidae par Yeh (1974, 1979) par l'absence d'inframarginales, Chkhikvadze (1976) a mis ce genre en synonymie avec *Grayemys*. Selon Yeh (1994), du nouveau matériel permet d'attester la présence d'inframarginales et de placer *Hokouchelys* dans les Dermatemydidae. S'il s'agit bien d'un Testudinoidea, il est possible que *Hokouchelys* ait des relations avec certaines formes de Testudinoidea aquatiques d'Europe (Godinot & Lapparent de Broin, sous presse) et pourquoi pas d'Amérique.

*Anhuichelys siaoshihensis* Yeh, 1979 du Paléocène inférieur de Chine (Partie inférieure de la Wanghudun Formation, Qianshan Basin ?, Huaining, Anhui, voir Yeh, 1994 ; Chen, 1983 et Wuang et *al.*, 1998) et *Anhuichelys tsienshanensis* Yeh, 1979 du Paléocène moyen de Chine (Doumu Formation, Qianshan Basin, Anhui, voir Yeh, 1994 et Wuang et *al.*, 1998).

Les formes du genre *Anhuichelys* sont très apomorphiques : *Anhuichelys siaoshihensis* (espèce-type du genre) présente une double charnière, des gulaire très resserrées, un plastron large et arrondi et est plésiomorphe par sa très large nucale. *Anhuichelys tsienshanensis* ne semble pas présenter de charnière mais son plastron est large et sa nucale est déjà étreécie. Il serait intéressant de voir le bourrelet gulaire et d'étudier plus précisément ces formes pour situer leurs relations.

*Anhuichelys xinzhouensis* Chen, 1983 du Paléocène de Chine (« Dhongu Group », Xinzhou Basin, Hubei, voir Yeh, 1994 et Wuang et *al.*, 1998). Ce taxon présente une nucale large avec une échancrure et un allongement des périphériques 1 formant une grande échancrure de la dossière antérieurement, une forte alternance de pleurales courtes et longues. Par ces caractères, il est difficile de rapprocher *Anhuichelys xinzhouensis* des premiers Testudinoidea.

D'après Yeh (1979) et Chen (1983), ces trois taxons ne présentent plus la série complète d'inframarginales.

### 1.1.3. Critique des synapomorphies de la super-famille des Testudinoidea données par Gaffney & Meylan 1988 (=nœud A14)

La monophylie des Testudinoidea est supportée par quatre apomorphies, selon Gaffney et Meylan (1988). Ces synapomorphies sont :

- Pas d'écailles inframarginales (sauf les écailles axillaires et inguinales) (Wermuth & Mertens, 1961 ; Hirayama, 1985 ; Gaffney et *al.*, 1991).
- ⇒ Cette perte a lieu aussi très tôt chez certains pleurodires (*Proterochersis* en est pourvu parfois ; voir aussi la matrice de Schaffer et *al.*, 1997).
- ⇒ Cette synapomorphie est bonne si les « Lindholmemydidae » et *Elkemys* ne sont pas inclus au sein des Testudinoidea, mais il n'est pas exclu que les inframarginales aient été perdues plusieurs fois.
- Processus axillaires et inguinaux bien développés, atteignant les plaques pleurales (voir aussi Gaffney et *al.*, 1991).

- ⇒ Cette synapomorphie est correcte si les «Lindholmemydidae» et *Elkemys* sont inclus au sein des Testudinoidea, mais elle est ambiguë car homoplasique (voir § 1.1.2.3).
  - ⇒ Hirayama (1985, caractère C, fig. 1) ne formule pas cette synapomorphie de la même façon. Pour lui, ce sont les hypoplastrons (sous-entendu les processus inguinaux) qui atteignent les plaques pleurales. Hirayama (1985) exclu de ce fait les processus axillaires dont le développement sous les pleurales est homoplasique.
  - ⇒ Les processus atteignant les pleurales se retrouvent aussi d'autres groupes (voir § 1.1.2.3). Chez *Plesiochelys* par exemple, les processus sont fortement divergents vers le haut. Les processus axillaires sont dirigés très antérieurement et ils atteignent la Per1 postéro-latéralement et la PL1 ; ils sont situés antérieurement aux deux premières côtes thoraciques et au renflement médian de la PL1. Les processus inguinaux sont dirigés postérieurement, ils sont très larges mais les périphériques sont très allongées à ce niveau. Chez *Plesiochelys*, le contact des processus larges avec les pleurales est donc comparativement plus court que chez une forme à périphériques non allongées.
  - ⇒ Chez les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) et les Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986), lorsque les processus atteignent les pleurales, ceux-ci ne sont jamais inclinés comme chez *Plesiochelys*. Par contre, les processus axillaires peuvent être assez antérieurs au renflement médian et être en contact avec la Per1 chez certaines formes d'Emydidae et de Testudininei à processus réduits. Dans ce cas, les processus sont très fins, réduits et ils n'atteignent plus les pleurales.
  - ⇒ Il est donc nécessaire de bien préciser la façon dont ce fait le contact des processus avec la dossière.
- Vertèbre cervicale 8 biconvexe (voir § 1.1.2.4)
  - ⇒ Cette vertèbre biconvexe apparaît aussi chez *Platysternon* et chez *Carettochelys* (non homologue car double joint à l'arrière, Lapparent de Broin, com. pers.) (voir aussi Williams, 1950, Gaffney & Meylan, 1988). Ce caractère est considéré comme homoplasique par Gaffney et Meylan (1988) mais il relie pourtant *Platysternon* aux Testudinoidea pour Hirayama (1985).
  - ⇒ Cette synapomorphie est bonne si les «Lindholmemydidae» sont inclus au sein des Testudinoidea car d'après Danilov (1998) et Hirayama et al. (2000, fig. 10), les «Lindholmemydidae» possèdent une vertèbre cervicale 8 biconvexe (mais quel(s) taxons(s) au sein de ceux-ci ?). Ce caractère n'est pas connu chez *Elkemys australis* où seule la carapace est préservée.
- La lame iliaque (le rebord dorsal de l'ilion) est courbée latéralement et elle présente une double origine du muscle *ilio-tibialis* (voir Zug, 1971, caractère C, fig. 1 de Hirayama, 1985).
  - ⇒ Caractère non étudié sur les formes fossiles (pelvis non préservé).
  - ⇒ Caractère ambigu (voir aussi § 1.1.2.3), il faudrait ajouter une précision: chez les Testudinoidea, l'ilion est court et il est allongé à ses deux extrémités. En effet, ce caractère de la lame iliaque peut être vu dans d'autres groupes : certains Kinosternidae présentent une lame iliaque légèrement courbée (entre le processus thélial et l'extrémité postérieure de la lame iliaque, voir Fig. 21 A, *Staurotypus*, in Meylan, 1987) mais l'ilion n'est pas allongé à ses deux extrémités et il est nettement plus long que chez les Testudinoidea. Selon Zug (1971), l'allongement des deux extrémités de l'ilion n'apparaît que chez les Testudinidés et les Chélydridés. Pour Meylan (1987) cet allongement est commun (primitif ?) à toutes les tortues sauf les Trionychidae et Kinosternidae.



- ⇒ Il est important de préciser la forme de l'ilion car certains Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) présentent un processus sur la face antérieure de l'ilion (*Cistoclemmys*, Fig. 1 c et d *in* Yasukawa et al., 2001) qui pourrait être l'équivalent du processus thélial de l'ilion que l'on retrouve chez les Trionychoidea (synapomorphie au nœud E1 de Gaffney et Meylan, 1988).

## 1.2. Cadre nomenclatural au sein des Testudinoidea

Pendant longtemps, les Testudinoidea sont restés mal définis (voir notamment le travail de Gaffney, 1984) : les Platysternidae ont été inclus au sein des Testudinoidea (Platysterninae *in* Williams, 1950 ; Loveridge et Williams, 1957) ainsi que les Chelydridae (Gaffney, 1975) ou encore les Chelydridae, les Dermatemydidae, les Platysternidae et les Kinosternidae (Wermuth & Mertens, 1961). Actuellement, les Platysternidae sont soit proches des Testudinoidea (Hirayama, 1985), soit inclus dans les Chelydridae (Gaffney & Meylan, 1988 ; Shaffer et al., 1997), soit en position irrésolue avec les Chelydridae et les Testudinoidea (Lapparent de Broin, 2000a et com. pers. ).

La systématique actuelle des Testudinoidea est basée sur une très grande majorité de genres actuels. Au sein des Testudinoidea sont reconnus (voir McDowell, 1964 ; Hirayama, 1985 ; Iverson, 1992) :

- Les Emydidae (Testudinoidea dulçaquicoles sans processus batagurin) qui se trouvent dans le Nouveau Monde sauf le genre paléarctique *Emys*. Le genre *Emys* pose problème car sa présence tardive à partir du Miocène supérieur d'Ukraine implique un passage de forme d'Emydidae américain très tôt (et au plus tard à l'Eocène) par le détroit de Behring alors qu'aucun jalon n'existe entre l'Asie et l'Ukraine entre l'Eocène et le Miocène supérieur (Hervet, 2000 ; Lapparent de Broin, 2001). Les autres formes fossiles d'Emydidae proviennent du Tertiaire Nord-américain (Hay, 1908). Ce groupe est monophylétique (Gaffney & Meylan, 1988).
- Les Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (Testudinoidea dulçaquicoles à processus batagurin et dits à palais secondaire) sont uniquement asiatiques. Ce groupe est monophylétique d'après Hirayama (1985) et Gaffney & Meylan (1988).
- Les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (Testudinoidea dulçaquicoles à processus batagurin et dits sans palais secondaire) sont paraphylétiques et sont situés dans l'Ancien Monde (Asie, Afrique du Nord, Arabie, Europe) sauf le genre *Rhinoclemmys* qui est américain (Iverson, 1992 ; Lapparent de Broin, 2001).
- Les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (Testudinoidea terrestres) qui sont ubiquistes (sauf l'Australie). Ce groupe est considéré comme monophylétique (Gaffney & Meylan, 1988).

Actuellement, il existe plusieurs nomenclatures et systématiques concernant les Testudinoidea (Hirayama, 1985 ; Bour & Dubois, 1986), la plus usitée étant celle de Gaffney & Meylan (1988) (voir tableau 1.1 et figure 1.3). Ces problèmes de nomenclature sont essentiellement dus à la paraphylie des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986).

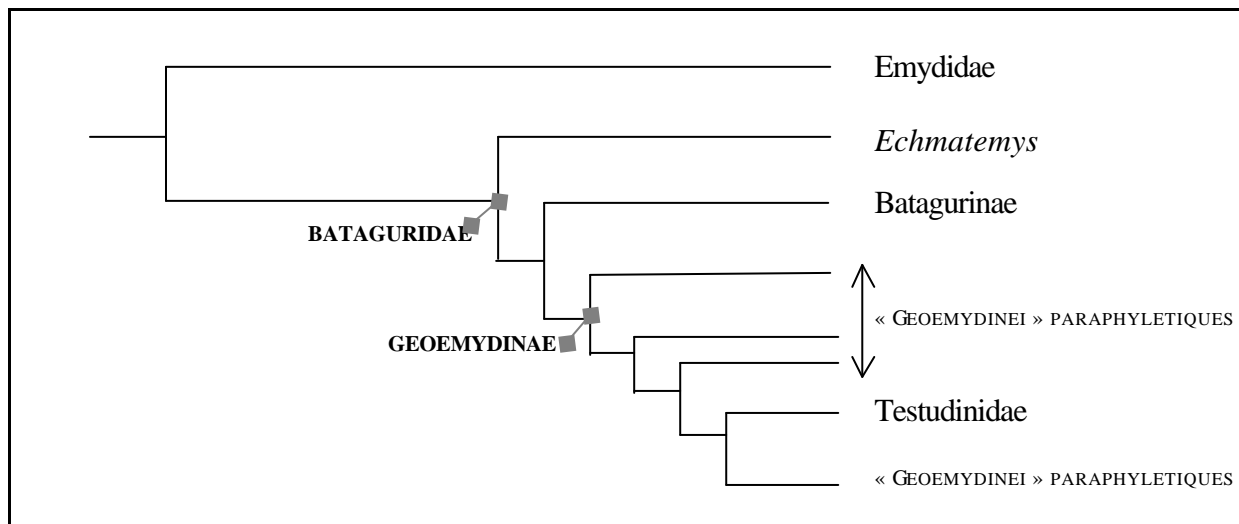
Une liste des genres actuels de Testudinoidea dulçaquicole est fournie en Annexe 1.

Trois hypothèses de relations phylogénétiques au sein des Testudinoidea sont actuellement proposées (voir figures 1.3 , 1.4 et 1.5) : Gaffney & Meylan (1988), Hirayama (1985), Bour & Dubois (1986). Cependant, ces hypothèses sont proposées sur la base des taxons actuels, un seul taxon fossile est inclus : *Echmatemys* qui est polyphylétique.

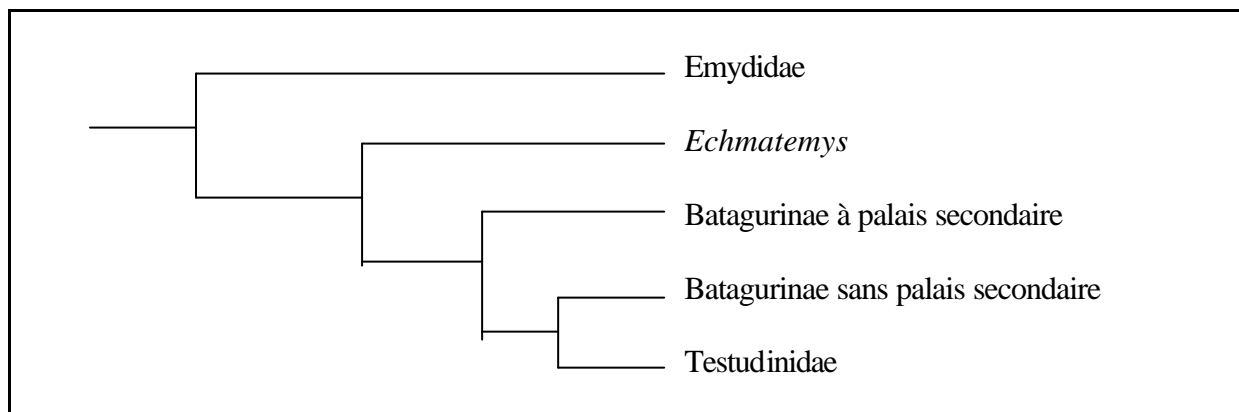
Par commodité, nous adopterons ici une nomenclature issue de celles de Bour & Dubois (1986), comme celle utilisée par Lapparent de Broin (2001), adaptée à la phylogénie, en respectant la paraphylie des Geoemydinei.

	Nomenclature de Bour & Dubois, 1986	Nomenclature de Hirayama, 1985	Nomenclature de Gaffney & Meylan, 1988
Formes terrestres	Testudininei	Testudinidae	Testudinidae
Formes aquatiques	Emydoidae	Emydinae	Emydidae
	Geoemydinei	Batagurinae à palais simple	Pas de nom car groupe paraphylétique, correspond aux Geoemydinae sans les Testudinidae
	Testudininae	Pas de nom	Geoemydinae
	Testudinidae	Pas de nom	Nœud G2
	Batagurinae	Batagurinae à palais secondaire	Batagurinae
	Testudinoidae	Pas de nom	Bataguridae

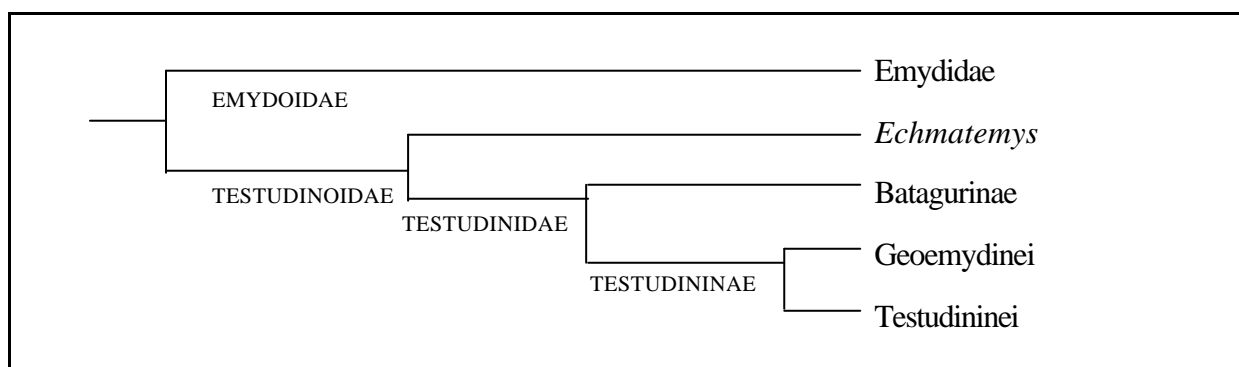
**Tableau 1.1** : Tableau récapitulatif des différentes nomenclatures au sein des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988).



**Figure 1.3** : Cladogramme simplifié des Testudinoidea d'après Gaffney & Meylan (1988).



**Figure 1.4:** Cladogramme simplifié des Testudinoidea d'après Hirayama (1985).



**Figure 1.5 :** Relations phylogénétiques des Testudinoidea d'après la systématique de Bour & Dubois (1986).

## 1.3. Cadre phylogénétique au sein des Testudinoidea

### 1.3.1. Les travaux précurseurs

#### 1.3.1.1. Loveridge & Williams 1957

Dans leur travail sur les cryptodires africains, Loveridge et Williams (1957) se sont intéressés aux relations de parenté au sein des Emydinae actuels, au sens le plus large. Comme dans le travail de Williams (1950), ils considèrent que la famille des Testudinidae (= Testudinoidea *sensu* Gaffney & Meylan, 1988) est composée de trois sous-familles : les Platysterninae, les Testudininae et les Emydinae. Les Emydinae (*sensu* Loveridge et Williams, 1957) représentent donc les Emydinae (*sensu* McDowell, 1964) et les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964 = Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) + Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986)). Les caractéristiques de la carapace pour la sous-famille des Emydinae sont d'après Loveridge et Williams (1957, p. 183) : carapace peu bombée ; la partie libre des côtes est typiquement bien développée, parfois assez allongée ; les neurales sont primitivement hexagonales, à petits côtés antérieurs, parfois à petits côtés postérieurs, rarement octogonales, elles ne sont jamais vestigiales ; sur la série d'inframarginales, seules les axillaires et les inguinales sont généralement présentes.

A l'origine des Emydinae (*sensu* Loveridge et Williams, 1957), Loveridge et Williams postulent une forme ancestrale inconnue "émydinienne" probablement asiatique ("proto-

emydine”). Cette forme posséderait les caractères trouvés dans les familles primitives et serait définie par : une carapace avec décoration, un crâne avec une arcade temporale forte, des contreforts axillaires et inguinaux modérés, un maxillaire avec une surface triturante plutôt large mais pas de palais secondaire, un carré qui n’enferme pas le *stapes*, l’entoplastron est antérieur au sillon huméro-pectoral, des crêtes triturantes maxillaires modérées, trois carènes sur une carapace plutôt plate.

Pour Loveridge et Williams(1957), les tortues terrestres (Testudininae) proviendraient de cet ancêtre « émydinien » ainsi que deux lignées d’Emydinae (*sensu* Loveridge et Williams, 1957) : une lignée unicarénée et une tricarénée.

- **La lignée unicarénée** : c’est une lignée qui n’a jamais eu de carapace tricarénée et qui conduit à *Pseudemys* donnant trois groupes : *Chrysemys*, *Malayemys* et *Graptemys*, *Deirochelys* et *Emydoidea*.
- **La lignée tricarénée** : cette lignée est primitivement tricarénée et asiatique, elle se divise en plusieurs autres lignées :
  - Une première lignée qui est entièrement asiatique avec un palais secondaire et une forte crête maxillaire. Tout ce groupe possède des contreforts puissants (sauf *Morenia*) et des traces de carènes latérales (sauf *Callagur*). Ce groupe comprend deux autres lignées : une donnant *Malayemys* puis *Geoclemmys* et puis *Chinemys*. Une deuxième donne *Callagur*, *Kachuga*, *Hardella* (donnant *Batagur*) et *Morenia*.
  - Une deuxième lignée relativement primitive avec *Orlitia* et *Siebenrockellia*.
  - Une troisième lignée comprend des Emydinae (*sensu* McDowell, 1964) et des Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964). Ces dernières ont une carapace fortement tricarénée et des contreforts réduits. Cette lignée commence avec *Ocadia* donnant deux lignées : premièrement *Annamemys* qui a un développement secondaire des contreforts et deuxièmement *Clemmys* qui donne elle-même trois lignées : *Emys* ; *Notochelys* ; *Geoemyda* (qui incluait en 1957 le genre *Pyxidea*) donne aussi 3 lignées : 1 : *Hieremys*, 2 : *Terrapene* et 3 : *Cyclemys* donnant *Cuora*.

### 1.3.1.2. L’analyse des caractères crâniens : McDowell (1964)

Le travail de McDowell (1964) porte sur les caractères crâniens des Testudinidae aquatiques (*sensu* McDowell, 1964) actuels : les Emydidae et les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964 = Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) + Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986)). C’est le premier à faire une réelle distinction entre ces deux groupes et à réserver le genre *Clemmys* aux seuls Emydidae. Ce genre était auparavant utilisé aussi bien pour les Emydidae que les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964), notamment en synonyme du genre *Mauremys*. Le crâne de *Mauremys mutica* (Cantor, 1842) (reproduction de la figure 245 de Gaffney, 1979) est illustré aux figures E, F et G de la planche 4 de ce travail.

Les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964) est un groupe paraphylétique car il n’inclut pas les formes terrestres que McDowell considère comme issues de ce groupes. Parmi les 15 caractères proposés et observés par McDowell (1964), la séparation entre Batagurinae et Emydidae est principalement basée sur 4 caractères :

(1)- sur la mâchoire inférieure des Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964), l’angulaire est complètement ou presque complètement (chez *Hardella*) séparé du cartilage de Meckel par un rebord du pré-articulaire alors qu’il forme le plancher du canal du cartilage de Meckel chez les Emydidae.

⇒ Voir discussion § 1.3.4.1.

(2)- chez les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964), le basioccipital présente une forte tubérosité latérale formant le plancher de la cavité du *recessus scalae tympani* : c'est le **processus batagurin**. Chez les Emydidae, ce processus n'existe pas. D'après McDowell, la présence du processus batagurin est primitive.

⇒ Voir discussion § 1.3.4.1.

(3)- il y a une simple articulation entre les 5<sup>ème</sup> et 6<sup>ème</sup> vertèbres cervicales chez les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964) alors qu'elle est double chez les Emydidae.

⇒ Voir discussion § 1.3.4.1.

(4)- les écailles supracaudales s'étendent en avant sur les suprapygaes chez les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964) c'est à dire que la vertébrale 5 n'atteint pas la pygale alors chez les Emydidae la vertébrale 5 atteint la suture suprapygale-pygale.

⇒ Ce qui n'est pas vrai si l'on inclut les formes fossiles comme *Ptychogaster* ou des formes du complexe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » (Lapparent de Broin, 2001 ; ce travail).

Sur la base de toutes ses observations McDowell propose une diagnose des Batagurinae (Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) + Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986)) qui est : Testudinidae (*sensu* McDowell, 1964) avec :

- pores à musc axillaires ou inguinaux ou les deux (voir discussion au paragraphe de Hirayama, 1985, plus bas)
- au moins deux doigts sur chaque membre avec trois phalanges
- caractère (1) (rebord du préarticulaire)
- caractère (2) (processus batagurin)
- le basioccipital est en contact avec le sac paracapsulaire
- l'extrémité postérieure du ptérygoïde est en contact avec la tubérosité du basioccipital
- caractère (3) (simple articulation entre les cervicales 5 et 6)
- caractère (4) (V5 qui n'atteint pas la pygale)

De même pour les Emydidae :

- pores à musc axillaires ou inguinaux ou les deux sauf chez *Terrapene*
- au moins deux doigts sur chaque membre avec trois phalanges
- caractère (1) (pas de rebord du préarticulaire)
- caractère (2) (pas de processus batagurin)
- le basioccipital étroit, sans contact avec le sac paracapsulaire
- le ptérygoïde n'est pas en contact avec le basioccipital mais peut atteindre l'exoccipital
- caractère (3) (double articulation entre les cervicales 5 et 6)
- caractère (4) (V5 sur la pygale)

Pour McDowell (1964), les Batagurinae apparaissent plus spécialisés et plus variés que les Emydidae, cependant les caractères (1), (2) et (3) de celui-ci montrent que cette sous-famille est plus primitive que les Emydidae. Selon lui, les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) dérivent d'un ancêtre batagurin.

Pour McDowell (1964) la forme du ptérygoïde est en général un bon caractère pour séparer les Emydidae des Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964). Il est primitivement long chez les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964) et il est secondairement court (et lié à la perte du processus batagurin) chez les Emydidae. Cependant certains Emydidae présentent des ptérygoïdes longs : *Graptemys*, *Malaclemys* et *Trachemys*. Pour McDowell, les ptérygoïdes longs de *Graptemys*, *Malaclemys* et *Trachemys* sont réversifs.

Selon McDowell (1964), les caractères de son travail : n°5 (formes de la bordure antérieure du processus inférieur du pariétal et de l'extrémité antérieure de l'épiptérygoïde),

n°6 (l'angulaire), n°7 (la forme du hiatus post-lagenaire), n°8 (état de la peau recouvrant l'extrémité inférieure du jugal) et n°9 (forme du squamosal) sont caractéristiques de certains Batagurinae mais pas de tout le groupe, cela serait le résultat d'une évolution au sein même des Batagurinae, les genres *Hardella*, *Morenia* et *Geoclemmys* étant les plus primitifs.

McDowell a formé quatre complexes au sein des Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964) :

**Complexe *Geoemyda*** : *Cyclemys* Bell 1834 ; *Pyxidea* Gray 1863 ; *Cuora* Gray 1855 ; *Geoemyda* Gray 1834 ; *Notochelys* Gray 1863 ; *Annamemys* Bourret 1939 ; *Heosemys* Stejneger 1902 ; *Rhinoclemmys* Fitzinger 1835 ; *Melanochelys* Gray 1869 ; *Mauremys* Gray 1869 et *Sacalia* Gray 1870.

**Complexe *Hardella*** : *Hardella* Gray 1870 ; *Morenia* Gray 1870 ; *Geoclemmys* Gray 1855

**Complexe *Batagur*** : *Kachuga* Gray 1855 ; *Batagur* Gray 1855 ; *Callagur* Gray 1870 ; *Hieremys* Smith 1916 ; *Ocadia* Gray 1870 ; *Malayemys* Lindholm 1931 ; *Chinemys* Smith 1931

**Complexe *Orlitia*** : *Orlitia* Gray 1873 ; *Siebenrockellia* Lindholm 1929

*Cistoclemmys* Gray 1863 n'était pas reconnu par McDowell en 1964, elle est rattachée au complexe *Geoemyda* (Ernst & Barbour, 1989).

McDowell (1964) a formé 3 complexes chez les Emydidae :

**Complexe *Chrysemys*** : *Chrysemys* Gray 1844 ; *Malaclemys* Gray 1844

**Complexe *Deirochelys*** : *Deirochelys* Agassiz 1857 ; *Emydoidea* Gray 1870

**Complexe *Emys*** : *Clemmys* Ritgen 1828 ; *Emys* Duméril 1806 ; *Terrapene* Merrem 1820

Les genres *Graptemys* Agassiz 1857 ; *Pseudemys* Gray 1855 ; *Trachemys* Agassiz 1857 étaient considérés comme des sous-genres.

### 1.3.1.3. L'analyse des procédés de fermeture de la carapace des actuels : Bramble (1974)

Au sein des Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964), Bramble (1974) a trouvé que toutes les tortues-boîtes (*Cyclemys*, *Pyxidea*, *Cuora*) partageaient le même système commun de fermeture de la carapace (sauf *Notochelys*) : un ménisque fibro-cartilagineux qui sert de « coussin » entre la scapula et la carapace, permettant à la scapula de se déplacer en arrière et une articulation ilio-carapace unique chez les tortues. Dans ces genres l'acromion et le coracoïde sont attachés à la dossière.

De même au sein des Emydidae, les tortues-boîtes (*Emys*, *Emydoidea*, *Terrapene*) partagent un même système de fermeture de la carapace, lequel est plus complexe que celui des Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964) d'après Bramble (1974). Cependant entre ces trois genres, la scapula n'est pas la même : chez *Emys* il y a une suprascapula. Chez *Emydoidea* et chez *Terrapene*, il y a une suprascapula et une épiscapula (voir Bramble, 1974). L'extrémité distale de la scapula (avec suprascapula ou épiscapula) est attachée ligamentairement à la première côte thoracique. L'acromion est attaché par des ligaments à l'entoplastron, mais le coracoïde n'est pas attaché. La présence d'os supplémentaires sur la scapula permet de fléchir ce système pour rétracter le lobe antérieur. De même, l'articulation du lobe postérieur avec la ceinture pelvienne est différente de chez les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964) et les Emydidae possèdent une liaison musculaire spéciale entre le cou et le plastron (Bramble, 1974).

Pour Bramble (1974) le système de fermeture du plastron chez les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964) est plus simple que chez les Emydidae qui sont hautement spécialisés, *Emys* étant plus primitif dans le mécanisme et *Terrapene*, le plus évolué, et *Emydoidea* étant

l'intermédiaire. Pour Bramble, ces trois derniers genres forment le Groupe *Emys* qui est probablement dérivé d'une forme primitive proche de *Clemmys* (« *Clemmys*-like ancestor ») qui a un plastron non mobile. Le groupe *Emys* + *Clemmys* forment le complexe *Clemmys* de Bramble.

D'après Bramble (1974), chez les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964), *Cyclemys* est le plus primitif et *Cuora* le plus dérivé par sa capacité à refermer sa carapace par les deux lobes du plastron. L'arrangement (*Cyclemys*, *Pyxidea*, *Cuora*) forme le groupe *Cyclemys* de Bramble qui selon lui est probablement dérivé d'une forme primitive d'*Heosemys* (« *Heosemys*-like ancestor ») qui a un plastron non mobile. Le groupe *Cyclemys* + *Heosemys* forment le complexe *Heosemys*. Selon Bramble (1974) la mobilité hyo-hypoplastrale présente chez les adultes du genre *Notochelys* (dont il n'a pu déterminer le mécanisme exact de fermeture par le lobe antérieur) serait apparue à part, à partir d'une forme d'Emydidae asiatique avec un plastron mobile.

Bramble (1974), McDowell (1964) et Loveridge & Williams (1957) sont d'accord sur le fait qu'il existe une évolution indépendante du plastron mobile chez plusieurs genres d'Emydidae (pour Bramble, la fermeture de la carapace n'est apparue que deux fois chez les Emydidae) et qu'il n'existe aucune relation entre *Emydoidea* et *Emys* ou *Terrapene*.

### 1.3.2. Les analyses moléculaires

Le travail de **Chen et al. (1980)** est une analyse phénétique sur l'albumine de plasma de 16 espèces de tortues qui est comparée à une fixation qualitative de microcompléments. Dans ce travail les Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964) ne sont pas séparées des Emydidae cependant l'antisérum *Clemmys* permet de distinguer les « Emydidae » de l'Ancien Monde de ceux du Nouveau Monde. De plus, le genre *Terrapene* se sépare clairement des autres genres d'Emydidae (*s. l.*) étudiés. Sur le phénogramme de Chen et al. (1980), la divergence des Emydidae (*s. l.*) par rapport aux autres groupes a lieu durant l'Oligocène et les Testudinidae se séparent des Emydidae durant le Miocène. Ces résultats ne sont pas bons car il existe des Emydidae (*sensu* Chen et al., 1980) depuis le Paléocène et des Testudinidae depuis l'Eocène inférieur (voir Lapparent de Broin, 2001).

**Bickham (1975), Bickham & Baker (1976)** puis **Bickham & Carr (1983)** et **Carr et Bickham (1983)** ont travaillé sur le caryotype de plusieurs espèces de cryptodires. Leurs résultats successifs montrent que les Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) et les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) ont un caryotype  $2n=52$  sauf quelques espèces : *Mauremys leprosa* (variable entre  $2n=50$  et  $2n=52$ ), *Melanochelys trijuga*, *Cyclemys dentata* (variable), *Cuora amboinensis*, *Ocadia sinensis* (variable), *Malayemys subtrijuga* (variable), *Orlitia borneoensis* et *Siebenrockellia crassicolis* (le seul Batagurinae qui a des chromosomes sexuels). Pour les Emydidae, il y a une réduction du nombre de chromosomes, le caryotype est  $2n=50$ , sauf pour quelques sous-espèces où le caryotype est variable entre  $2n=48$ ,  $2n=50$  et  $2n=52$ . Cette réduction du nombre de chromosomes serait une perte chez les Emydidae, indiquant un caractère dérivé par rapport aux Batagurinae avec un caryotype  $2n=52$  primitif (Bickham, 1975 ; Bickham & Baker, 1976). La réduction présente chez *Ocadia* et *Siebenrockellia* serait aussi un caractère apomorphe au sein des Bataguridae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) et *Rhinoclemmys* serait la forme la plus dérivée (Bickham & Baker, 1976 ; Bickham & Carr, 1983). Les Batagurinae actuels (*sensu* McDowell, 1964), les Emydidae et les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) seraient issus d'une forme batagurine

ancestrale (Bickham, 1975 ; Bickham & Baker, 1976). Notons que les Chelydridae ont aussi  $2n=50$ .

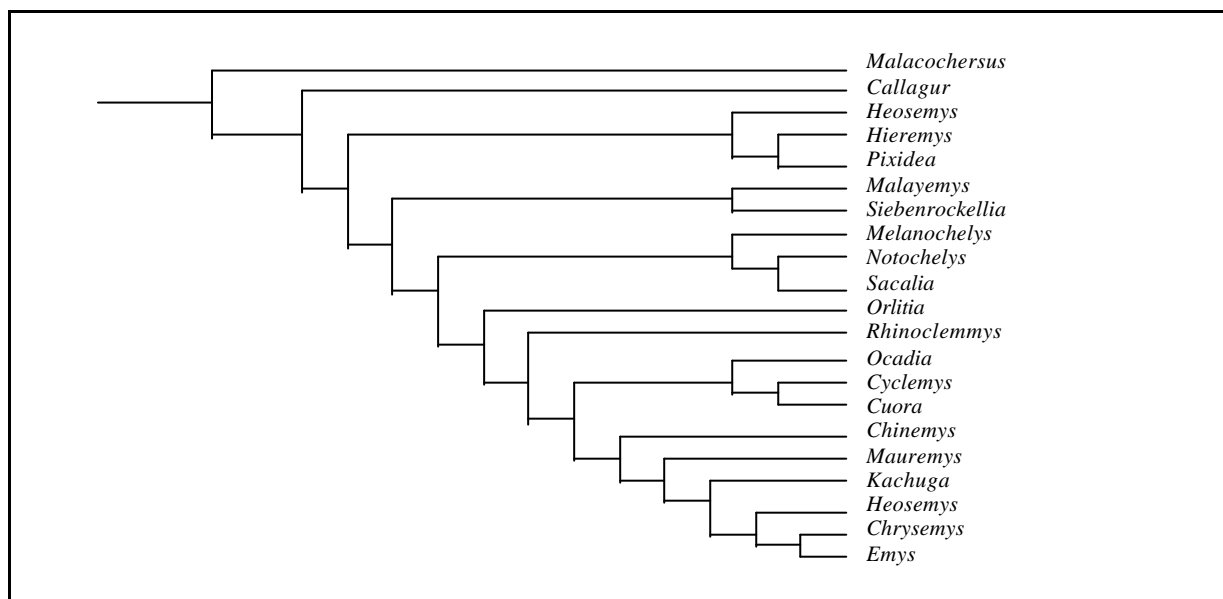
Le travail de **Sites et al. (1984)** porte sur des analyses moléculaires (90 électromorphes de 14 loci de gènes) pour 22 espèces de Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) + Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (soit 17 genres) et deux espèces d'Emydidae (figure 1.6). Les analyses cladistique et phénétique séparent bien les deux Emydidae du reste du groupe. Ce travail remet en cause les complexes de McDowell.

Selon les analyses cladistiques et phénétiques de Sites et al. (1984) :

- l'ensemble des Bataguridae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) est paraphylétique.
- *Heosemys spinosa* et *Kachuga smithi* sont très proches l'une de l'autre et de *Chrysemys scripta*
- Les positions du genre *Notochelys* et du genre *Malayemys* sont toujours incertaines
- *Rhinoclemmys* (le seul Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) du Nouveau Monde) a un caryotype dérivé unique et est complètement distinct des autres Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) + Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) .
- Le complexe *Geoemyda* ne tient pas : *Rhinoclemmys* est exclu. Par contre les analyses montrent l'existence d'un clade parcimonieux pour *Melanochelys-Mauremys-Chinemys*. *Chinemys* est phénétiquement très proche de *Mauremys*. Les deux espèces de *Chinemys* sont cladistiquement proches mais il existe beaucoup de convergence avec les genres *Mauremys* et *Melanochelys*, ce clade n'est donc pas très solide.
- Le complexe *Batagur* ne tient pas : pour Sites et al. (1984), McDowell n'a pas examiné toutes les espèces de *Kachuga* et son matériel montrait d'énormes divergences morphologiques. Le complexe *Batagur* étant trop variable, le clade *Kachuga-Callagur* est une solution alternative pour Sites et al. (1984)
- Le complexe *Orlitia* est correct : il forme un clade parcimonieux entre *Orlitia* et *Siebenrockellia* qui est corroboré par l'analyse phénétique. Cependant les relations de ce complexe avec le reste des Batagurinae (*sensu* McDowell, 1964) sont incertaines.
- Le complexe *Heosemys* : L'hypothèse de Bramble (1974) de rattacher *Geoemyda flavomarginata* à *Cuora* est supportée par Sites et al. (1984) car les trois espèces du genre *Cuora* (dont l'ancienne *Geoemyda flavomarginata*) sont cladistiquement et phénétiques proches. De même le rattachement de l'espèce *Geoemyda mouhotii* au genre *Pyxidea* est correct. A part le genre *Cuora*, les restes des relations au sein de ce complexe sont incertaines : cladistiquement, Sites et al. ne trouvent aucune affinité entre *Pixidea* et *Cyclemys* ou *Cuora* mais phénétiquement ces genres sont proches. Par contre, il existe une affinité phylogénétique entre *Heosemys* et *Pixidea*.
- Sites et al. (1984) ne peuvent se prononcer sur l'arrangement de Bramble avec le Groupe *Cyclemys* et son origine (dérivé d'une forme primitive de *Heosemys*).
- Il n'est pas certain que le Batagurinae (Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) + Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986)) soient un groupe monophylétique. La diagnose de ce groupe n'est fondée que sur des caractères primitifs.
- Les Emydidae sont monophylétiques.
- La distinction entre les deux groupes avec et sans palais secondaire de Hirayama (1985) ne tient pas (voir § 1.3.3).

**Lamb & Lydeard (1994)** ont présenté une phylogénie moléculaire du genre *Gopherus*. Dans leurs résultats, il apparaît que les Emydidae sont monophylétiques alors que les Bataguridae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) et les Testudininei sont paraphylétiques. Tous les taxons sont des taxons actuels.



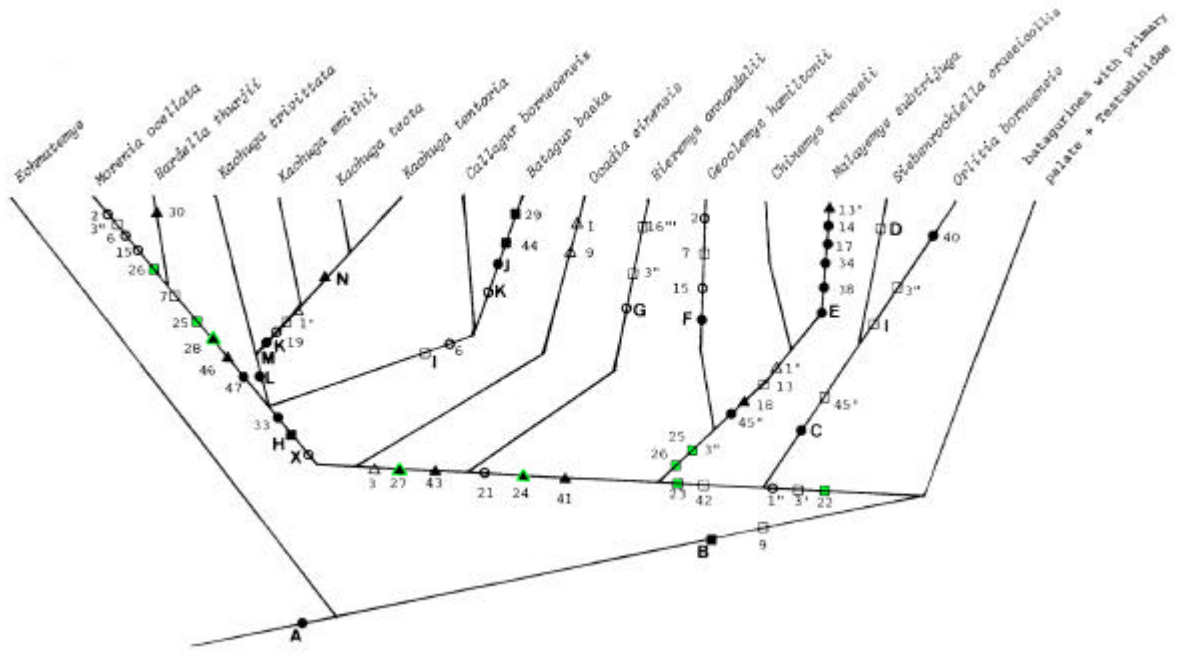


**Figure 1.6 :** Relations phylogénétiques des Bataguridae (*sensu* McDowell, 1964) et des Emydidae d'après Sites et *al.* (1984).

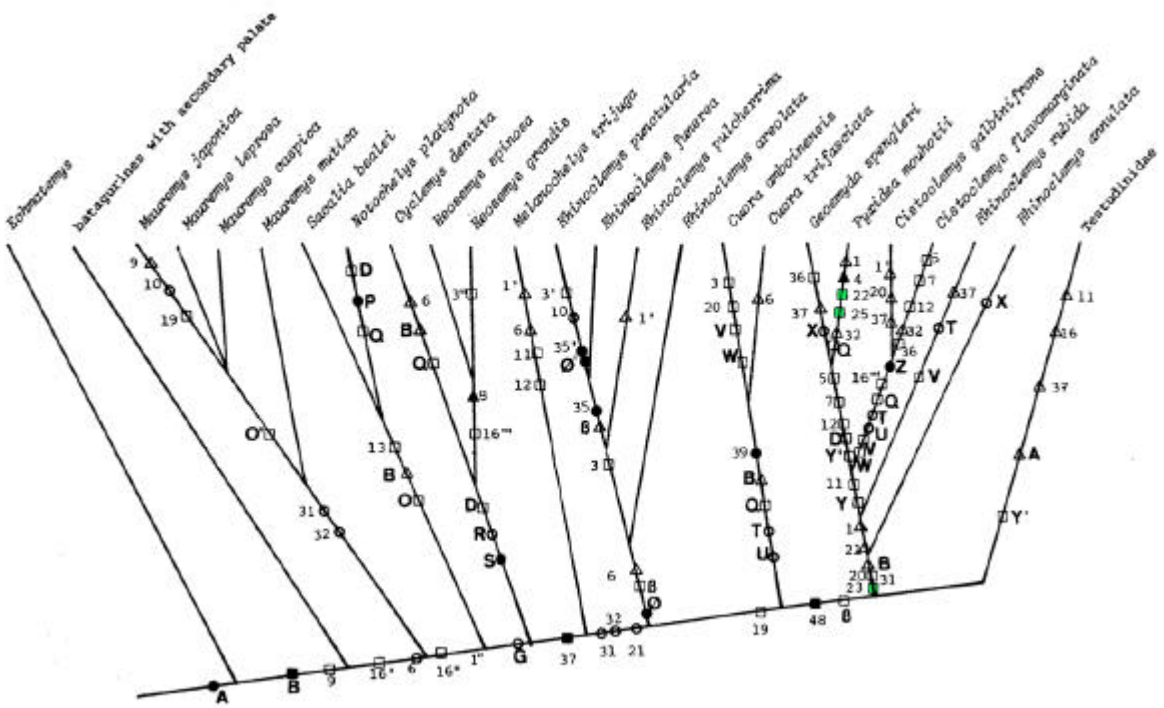
### 1.3.3. L'analyse cladistique des Batagurinae : Hirayama (1985)

Avant-propos : De nombreux caractères de Hirayama (1985) ont été repris par Gaffney & Meylan (1988) et seront discutés dans le paragraphe consacré à la phylogénie des Testudinoidea de Gaffney & Meylan (1988).

L'analyse cladistique d'Hirayama porte sur les Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) et les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) actuels (= Batagurinae *sensu* Hirayama, 1985 et *sensu* McDowell, 1964). Il situe les Emydidae comme les groupe-frère des Testudinidae + *Echmatemys* (seul fossile) et a choisi *Platysternon* et les chélydridés comme extragroupes. Pour Hirayama (1985), *Echmatemys* Hay, 1906 est un groupe polyphylétique (Lapparent de Broin, 2001 ; observations personnelles à l'AMNH et au MCZ) de formes mal définies du Paléogène nord-américain (voir Hay, 1908, voir aussi § 4.1).



**Figure 1.7 :** Cladogramme des Batagurinae « à palais secondaire » (figure 2 de Hirayama, 1985 ; pour les légendes, voir Hirayama, 1985 ; caractères du palais secondaire : 22, 23, 24, 25, 26, 27 et 28).



**Figure 1.8 :** Cladogramme des Batagurinae « sans palais secondaire » (= Geomydinei *sensu* Bour & Dubois, 1986) (figure 3 de Hirayama, 1985 ; pour les légendes, voir Hirayama, caractères du palais secondaire : 22, 23 et 25).

Les deux arbres issus du travail de Hirayama (1985) sont reportées aux figures 1.7 et 1.8 de ce travail.

Les principaux résultats sont :

- Les Emydidae sont séparés des Testudinidae + *Echmatemys* par quatre caractères : la perte du contact ptérygoïde-basioccipital (caractère de McDowell, 1964) ; double articulation entre la 5<sup>ème</sup> et la 6<sup>ème</sup> cervicale (caractère de McDowell, 1964) ; réduction du nombre de chromosomes à 50 (caractère de Bickham, 1975 ; Bickham & Baker, 1976) ; épityrogoïde allongé (caractère de McDowell, 1964).
- **Le palais secondaire** : Hirayama (1985) fait la distinction entre les Bataguridae à palais secondaire (Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986), =Batagurinae à surface triturante large) et les Bataguridae sans palais secondaire (Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986), =Batagurinae à surface triturante étroite). Le palais secondaire est une extension postérieure des prémaxillaires et des maxillaires qui participent alors à la surface triturante, repoussant les foramens prépalatins en arrière, ceux-ci n'étant plus visibles ventralement ainsi que les choanes.  
 Pour Hirayama, le palais secondaire est apparu plusieurs fois en parallèle dans plusieurs groupes de cryptodires et n'est pas un caractère primitif comme le suggérait McDowell (1964). Le palais secondaire serait une synapomorphie des Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986).  
 ⇒ En effet, ce caractère est bien dérivé et homoplasique car de nombreuses tortues actuelles ont un palais secondaire : par exemple *Dermatemys mawii* (Dermatemydidae, cf. Gaffney, 1979, fig. 172) ainsi que tous les Cheloniidae *s. s.* sauf *Toxochelys* et *Eochelone* (voir Parham & Fastovsky, 1997 ; voir aussi les figures de Gaffney, 1979) et les pleurodires *Stereogenys* et *Schweboemys*.  
 ⇒ Il apparaît que le palais secondaire en tant que tel ne caractérise pas le groupe des Batagurinae « à palais secondaire ». Le palais secondaire se développe suivants plusieurs étapes (caractères 22, 23, 24, 25, 26, 27 et 28 de Hirayama) dont certaines sont homoplasiques au sein des membres du groupe. D'autre part, certaines de ces étapes se retrouvent chez les Batagurinae « sans palais secondaire ». Enfin, le palais secondaire et la position du vomer et des palatins sont des structures complexes apparues plusieurs fois au sein de différents groupes de chéloniens et probablement au sein des Batagurinae « à palais secondaire » (voir Lapparent de Broin, 2001). Par exemple, les caractères 25 et 26 (participation du vomer et des palatins dans la surface triturante supérieure) sont visibles chez *Erquelinnesia gosseleti* (cf. Gaffney, 1979, fig. 195) ou *Lepidochelys kempfi* (cf. Gaffney, 1979, fig. 210) qui présentent un palais secondaire. En revanche, chez certaines formes de Batagurinae « à palais secondaire » le vomer est exclu du palais secondaire : *Batagur baska* et *Calagur borneoensis* (cf. Gaffney, 1979, fig. 225 et 226). Dans ces deux derniers genres, seules les extrémités latérales des palatins participent au palais secondaire.
- Les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) sont apparemment un groupe monophylétique. Cependant, Hirayama ne situe pas clairement la position des Testudininei par rapport aux autres Testudinoidea : ils partagent beaucoup de caractères dérivés avec les Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986), et spécialement avec les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) .
- Les Geoemydinae sont paraphylétiques.
- Les complexes de McDowell (1964) ne sont pas valables (sauf le complexe *Orlitia*) aux vues de son analyse cladistique.

- ⇒ Cependant, implicitement Hirayama considère le complexe *Geoemyda* correct car il place dans les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) tous les genres du complexe *Geoemyda* de McDowell (1964).
- Les complexes *Hardella* et *Batagur* sont relativement stables.
  - Le genre *Rhinoclemmys* n'est pas monophylétique.
  - La mobilité du plastron s'est acquise indépendamment plusieurs fois sein des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (ainsi que chez les Emydidae)
  - Les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) sont plus terrestres que les Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) qui sont très aquatiques et herbivores.
  - Les genres *Orlitia* et *Siebenrockellia* ne possèdent pas de palais secondaire et sont exclus des Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) , pourtant, selon Hirayama, ils en sont très proches et font parties du même clade.

### 1.3.4. Les analyses cladistiques récentes

#### 1.3.4.1. Gaffney & Meylan (1988) et discussion des caractères

Gaffney & Meylan (1988) ont proposé une phylogénie des Tortues, la plupart des caractères utilisés pour les Testudinoidea sont des caractères de McDowell (1964) et de Hirayama (1985). Le cladogramme des Bataguridae présenté par Gaffney & Meylan (Fig. 5.12, 1988) est presque le même que celui de Hirayama (1985). La seule différence est que les Testudinidae qui étaient en position terminale chez Hirayama (1985), comme groupe-frère des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986), sont situés au milieu de ceux-ci chez Gaffney et Meylan (1988).

##### 1.3.4.1.1. Synapomorphies des Emydidae (nœud F1 de Gaffney & Meylan, 1988) (= Emydinae de McDowell (1964) et Hirayama (1985)) :

- Pas de processus batagurin et pas de contact ptérygoïde-basioccipital.
  - ⇒ Les deux caractères ont été confondus en un seul (qui est celui de la perte du contact) alors qu'ils doivent être pris séparément (voir discussion sur le travail de McDowell, 1964 au § 1.3.1.2).
  - ⇒ D'un côté, la présence ou l'absence d'un processus batagurin est difficile à observer sur les formes actuelles ainsi que sur les formes fossiles. Même en désarticulant le crâne, le processus batagurin n'est pas toujours bien marqué chez les Bataguridae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) (exemple chez *Mauremys leprosa*).
  - ⇒ De l'autre, certains Emydidae présentent un contact ptérygoïde-basioccipital (voir discussion sur le travail de McDowell, 1964 au § 1.3.1.2). Ce contact chez les Emydidae serait bien une réversion pour Gaffney & Meylan, 1988.
  - ⇒ Hirayama (1985, caractère F, Fig. 1) a seulement utilisé le caractère perte du contact ptérygoïde-basioccipital, il ne parle pas du processus batagurin. Hirayama (1985) a probablement considéré que cette structure n'était pas valable.
  - ⇒ Contrairement à McDowell (1964), la présence d'un processus batagurin n'est pas utilisée comme synapomorphie des Bataguridae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) ou comme synapomorphie au nœud G2 par Gaffney et Meylan (1988).
  - ⇒ Gaffney & Meylan (1988) proposent cette synapomorphie au nœud F1 mais ne parlent pas de l'état du processus batagurin et du ptérygoïde dans les autres clades. Implicitement, cela veut dire que le processus batagurin et le contact ptérygoïde-basioccipital sont des structures primitives présentes antérieurement au clade des

Testudinoidea : effectivement, la plupart des cryptodires modernes ont un ptérygoïde qui touche le basioccipital (Gaffney, 1979). Chez les primitifs, l'allongement du ptérygoïde en contact avec le basioccipital est présent chez certains baénidés (*Chistosternon*, Fig. 154 in Gaffney, 1979 ; *Eubaena*, Fig. 156 ; *Palatobaena*, Fig. 160) mais la condition n'est pas la même que chez les Testudinoidea. Chez les baénidés, la position du canal carotidien interne est encore très primitive : en position, très antérieure, entre le basisphénoïde et les ptérygoïdes (voir Gaffney, 1979).

- Glandes à musc : absent ou seulement une glande.  
⇒ Caractère rarement contrôlable sur les formes fossiles. La définition devrait être : réduction des glandes à musc (homoplasie avec les Testudininei).
- $2n=50$  (Bickham & Carr, 1983) (caractère F, Fig. 1 in Hirayama, 1985).  
⇒ Caractère valable seulement pour les formes actuelles. Certains Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) présentent ce caractère (caractère C de l'analyse cladistique de Hirayama, 1985).  
⇒ Caractère ambigu.
- L'angulaire atteint généralement le cartilage de Meckel (voir détails dans le paragraphe sur McDowell, 1964).  
⇒ Caractère soumis à la variabilité : exemple chez *Terrapene* et *Clemmys* (voir Milstead, 1969), donc ambigu.
- Double articulation entre la 5<sup>ème</sup> et la 6<sup>ème</sup> vertèbre cervicale (caractère F, Fig. 1 in Hirayama, 1985).  
⇒ Le caractère primitif est bien la simple articulation. Pour Gaffney & Meylan (1988) ce caractère pourrait être une synapomorphie au sein des Testudinoidea, ce qui n'est pas acceptable : la double articulation est variable et peut se rencontrer chez certains Testudinoidea terrestres, elle n'est pas présente chez tous les Emydidae (Lapparent de Broin, 2001 ; Williams, 1950). Milstead (1969) note que *Cuora* présente un double joint entre les cervicales 5 et 6 alors que certains *Terrapene* présentent un double joint très faible.  
⇒ Cette double articulation est présente chez les « Lindholmemydidae » (taxon non précisé in Danilov, 1998) soulignant son caractère homoplasique (voir aussi § 1.1.2.4).
- Selon Hirayama (caractère F, Fig. 1 in Hirayama, 1985), il existe une autre synapomorphie des Emydidae, qui n'a pas été reprise par Gaffney & Meylan (1988) : l'épiptérygoïde allongé.  
⇒ Caractère non vérifié, pourrait être valable ?

Gaffney & Meylan (1988) séparent les Emydidae en deux groupe-frères :

- Les Emydinae (*Terrapene*, *Emydoidea*, *Emys* et *Clemmys*) : le palatin est exclu des surfaces triturantes, le foramen palatin postérieur est plus grand que le foramen orbito-nasal.
- Les Deirochelyinae (*Graptemys*, *Malayemys*, *Chrysemys*, *Deirochelys*, *Trachemys* et *Pseudemys*) : le sillon huméro-pectoral ne traverse pas l'entoplastron, existence d'un dimorphisme sexuel avec la femelle plus grande, pas de glande à musc, contact palatin-jugal, épipubis non ossifiés, foramen carotico-pharyngéal réduit ou absent.

### 2.3.4.1.2. Synapomorphies des Bataguridae (nœud G1 de Gaffney & Meylan, 1988)

*Echmatemys* groupe-frère des Batagurinae et des Geoemydinae (qui inclue les Testudinidae au milieu du clade) (figure 1.9) :

- La seule synapomorphie pour ce groupe est celle émise par Hirayama (caractère D, Fig. 1, caractère A de l'analyse cladistique, 1985) : la présence de pores à musc (axillaires et inguinaux) au sein des périphériques ou entre les périphériques et les contreforts plastraux. Les glandes à musc (Glandes de Rathke) sont présentes et plus ou moins nombreuses chez *Proganochelys*, chez les pleurodires et plusieurs familles de cryptodires. Chez les cryptodires, on les retrouve chez les Chelonioidea, Chelydridea, *Platysternon*, Trionychoidea, *Kayentachelys* et chez certains Testudinoidea (Weldon & Gaffney, 1998). Ces glandes à musc sont soit au niveau de la peau et des contreforts plastraux, soit incluses dans la carapaces, passant grâce à des pores entre les plaques du pont ou au niveau des processus plastraux. L'état de ces pores à musc situés au sein des périphériques serait **plutôt la condition primitive pour tous les Testudinoidea**. La perte de ces pores chez la plupart des Emydidae et chez les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) est une apomorphie due à leur habitat terrestre (Hirayama, 1985 ; Weldon & Gaffney, 1998). Ces pores à musc peuvent être variables en position (au sein des périphériques ou à la jonction des périphériques et des processus plastraux) et en taille (parfois petits et difficiles à observer) (obs. pers.). Chez les formes à jonction processus-dossière lâche et ligamentaire (*Rhinoclemmys punctularia*) ces processus sont difficiles à observer aussi.

Comme Hirayama (1985), Gaffney & Meylan (1988) considèrent *Echmatemys* comme un Batagurinae primitif.

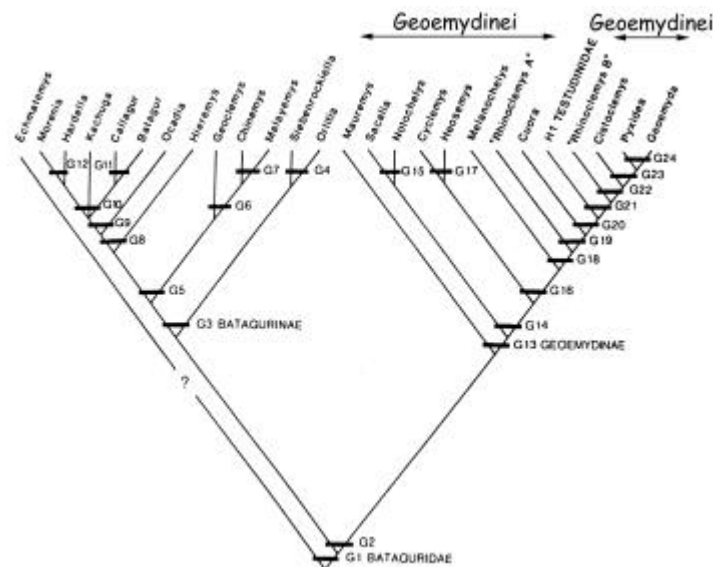


Figure 1.9 : Cladogramme des Bataguridae (nœud G1) de Gaffney & Meylan (1988).

### 1.3.4.1.3. Synapomorphies du nœud G2 (Gaffney & Meylan, 1988) (= Batagurinae + Geoemydinae) (=Testudinidae).

Le groupe est séparé d'*Echmatemys* par deux synapomorphies :

- la 6<sup>ème</sup> marginale qui atteint souvent la 3<sup>ème</sup> costale (caractère E, Fig. 1 et caractère B de l'analyse cladistique de Hirayama, 1985)
  - ⇒ En accord avec Gaffney et Meylan (1988) et Lapparent de Broin (2001) ce caractère est homoplasique et n'est pas valable pour toutes les formes incluses dans le groupe G2 et n'est pas valable avec l'étude des formes fossiles.
  - ⇒ De plus, ce caractère est variable au niveau intra-spécifique (obs. pers.).
- L'absence de contact post-orbitaire/squamosal (caractère E, Fig. 1 et caractère 9 de l'analyse cladistique de Hirayama, 1985) :
  - ⇒ Pas valable chez toutes les formes (voir Gaffney & Meylan, 1988 : contact chez *Ocadia* et *Mauremys japonica*), caractère homoplasique, présent chez certains Emydidae (*Terrapene* et *Malaclemys*) et non vérifiable sur les formes fossiles (Lapparent de Broin, 2001).
  - ⇒ Présent chez *Sinemys* (Shaffer et al., 1997 ; Gaffney et al., 1998).
  - ⇒ Caractère utilisé pour le clade des Chelomacryptodira (=Trionychoidea + Testudinoidea) par de nombreux auteurs (voir discussion § 1.1.1)

### 1.3.4.1.4. Synapomorphies des Batagurinae (nœud G3 de Gaffney & Meylan, 1988)

Les Batagurinae de Gaffney & Meylan (1988) rassemblent les mêmes genres que les Bataguridae à palais secondaire de Hirayama (1985). Ce nœud est faiblement supporté par trois synapomorphies du crâne qui sont fortement homoplasiques selon Gaffney & Meylan (1988) :

- La fissura ethmoidalis qui est large et ovale (caractère 1'' de Hirayama, 1985). Pour Gaffney & Meylan (1988) ce caractère est homoplasique et il s'agit d'une apomorphie des Batagurinae (nœud G3) que l'on retrouve aussi au nœud G14 (au sein des Geoemydinae).
- Les frontaux qui sont parfois exclus du bord orbitaire par les préfrontaux (caractère 3' de Hirayama, 1985).
  - ⇒ Pas valable chez tous les Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (Gaffney & Meylan, 1988) et présent chez certains Emydidae (*Emys orbicularis*, cf. 234 in Gaffney, 1979) et chez certains Chelydridae (*Chelydra*, *Macrolemys* et *Protochelydra*) et chez *Platysternon* (voir les figures 217, 219, 221, 223 in Gaffney, 1979).
- Le foramen palatin postérieur est petit, exclu du ptérygoïde (caractère 22 de Hirayama, 1985).
  - ⇒ Selon Gaffney et Meylan (1988) ce caractère est aussi présent chez certains Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (*Cuora* et *Pyxidea* seulement) et chez certains Deirochelyinae. Cette réduction et cette exclusion interviennent aussi chez

certaines Kinosternidae (*Claudius*, fig. 165 et *Kinosternon*, fig. 166 in Gaffney, 1979), chez d'autres Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (*Geoemyda spengleri*, obs. pers.). Chez certains Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986), le foramen n'est pas particulièrement réduit (*Siebenrockellia crassicolis*, obs. pers. et fig. 251 in Gaffney, 1979).

#### **1.3.4.1.5. Synapomorphies du nœud G13 (Gaffney & Meylan, 1988) (=Geoemydinae) (= les Bataguridae sans palais secondaire de Hirayama (1985) et les Testudinidae).**

Le nœud G13 est supporté car deux caractères crâniens :

- Le quadratojugal est au moins séparé du jugal, il peut aussi être séparé du squamosal ou même il peut avoir disparu (voir caractère 16' de Hirayama, 1985).
  - ⇒ Pour Gaffney & Meylan (1988) ce caractère est assez consistant car un seul Batagurinae montre une absence de quadratojugal (*Hieremys*). Parmi les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986), certains présentent pourtant un contact quadratojugal-jugal: *Mauremys mutica* (Fig. 245 in Gaffney, 1979); *Mauremys leprosa* (obs. pers. et Fig. 4 in McDowell, 1964), *Rhinoclemmys annulata* (Fig. 250 in Gaffney, 1979). Et certains Emydidae présentent une absence de contact (par perte du quadratojugal) : *Terrapene ornata* (fig. 252 in Gaffney, 1979).
  - ⇒ On ne peut pas définir ce caractère par absence/présence. Il faut distinguer les différentes étapes de l'échancrure jugale et en dernier lieu l'absence de contact quadratojugal-jugal par perte du quadratojugal. Voir le caractère 9 de McDowell (1964) où celui-ci détaille l'arrangement de la partie jugale selon les trois taxons étudiés dans son analyse.
  - ⇒ Gaffney & Meylan (1988) notent l'inconsistance du caractère contact quadratojugal-jugal présent chez les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) qui pour eux sont inclus dans les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986)..
- La présence fréquente (plus de 40 % des taxons) de l'ouverture maxillaire, qui est en fait la subdivision du foramen nervi trigemini (Gaffney & Meylan, 1988) (caractère 6 de Hirayama, 1985).
  - ⇒ Pour Gaffney & Meylan (1988), ce caractère est ambigu et ils le placent comme synapomorphie du nœud G13 (Geoemydinae) avec beaucoup de doute car on retrouve cette synapomorphie au nœud des Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (nœud H1). Caractère ambigu aussi pour Yasukawa et *al.* (2001).

#### **1.3.4.1.6. Les Testudinidae (Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986), nœud H1 de Gaffney & Meylan, 1988)**

Les Testudinidae (Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) sont considérés comme un groupe monophylétique. Ce clade est supporté par neuf synapomorphies dont la perte des glandes à musc axillaires et inguinales. Il faudrait y ajouter le problème du contact quadratojugal-jugal exposé ci-dessus.



### 1.3.4.1.7. Le genre *Mauremys*

Le genre *Mauremys* est séparé du reste des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (nœud G14 de Gaffney & Meylan, 1988) par deux synapomorphies (selon Hirayama, 1985) :

- Absence de contact maxillaire-vomer (caractère 31 de Hirayama, 1985).
- Les foramens prépalatins sont au sein des prémaxillaires, exclus du vomer (caractère 32 de Hirayama, 1985).

Ces deux caractères sont dérivés et acquis plusieurs fois au sein des Bataguridae et présents aussi chez les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (Hirayama, 1985).

### 1.3.4.1.8. Synapomorphies au nœud G14 de Gaffney & Meylan (1988) = Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) moins *Mauremys*

- Quadratojugal séparé du squamosal (caractère 16'' de Hirayama, 1985).  
⇒ Il y a tendance à la séparation des deux os aussi au sein des Batagurinae (*Batagur*, *Callagur* et *Chinemys*, cf. Fig. 225, 226 et 227 in Gaffney, 1979).
- La fissura ethmoidalis qui est large et ovale (voir nœud G3, § 1.3.4.1.4).

## 1.3.4.2 Les analyses morphologiques et moléculaires combinées

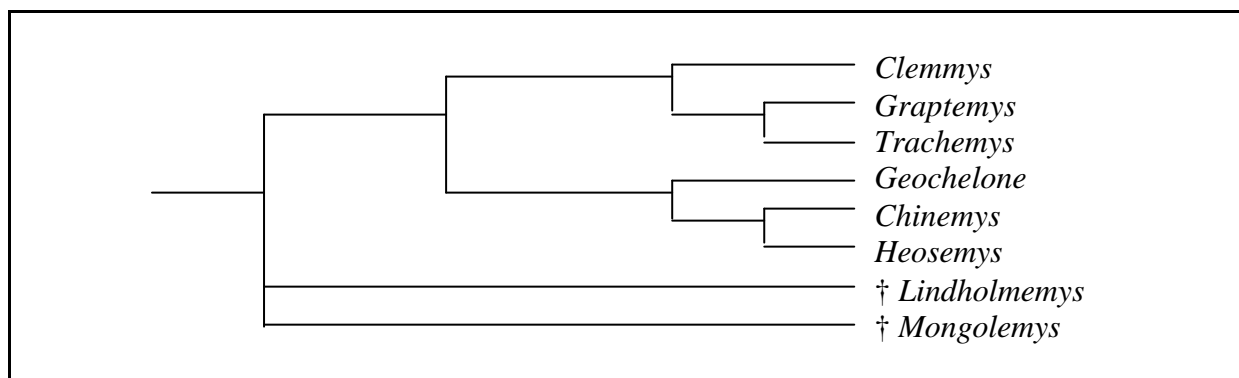
En 1997, Shaffer, Meylan & McKnight présentent plusieurs analyses cladistiques : deux à partir d'analyses moléculaires (cytochrome b et 12s rDNA) et une sur 115 caractères morphologiques (dont 39 sont tirées de Gaffney et *al.* (1991) ; 68 de Gaffney & Meylan (1988) et 6 de Gaffney (1996)). Ces analyses sont effectuées sur seulement 23 taxons actuels (*Clemmys*, *Graptemys* et *Trachemys* comme représentants des Emydidae, *Geochelone* pour les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) sans préciser l'espèce pour ce genre paraphylétique (Lapparent de Broin, 2000b, 2001 et 2002), *Chinemys* pour les Batagurinae et *Heosemys* pour les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986)) et sept formes fossiles (notamment *Lindholmemydidae* et *Mongolemys*). Concernant les «Lindholmemydidae», il serait intéressant de connaître quelles espèces ont été prises pour le codage des caractères. D'un autre côté, les taxons utilisés pour les Emydidae sont très proches les uns des autres et les trois taxons ne sont peut être pas nécessaires, il aurait été préférable de diversifier les taxons utilisés pour les Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986), Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) et Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986).

L'analyse cladistique avec les caractères morphologiques seuls (avec ou sans les formes fossiles) donne une irrésolution au niveau des Testudinidae (Shaffer et *al.*, 1997, fig. 4d et 5b).

Toutes les analyses cladistiques (sauf le 12s rDNA seul) donnent plus ou moins la même topologie que l'analyse faite à partir du travail de Gaffney & Meylan (1988) en utilisant *Proganochelys* comme out-group (voir figure 1 in Shaffer et *al.*, 1997). Ces résultats présentent les Testudinoidea comme un groupe monophylétique. Les Emydidae étant groupe-frère des Testudinidae (*sensu* Bour & Dubois, 1986). Il a soit une irrésolution entre Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986), Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) et Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986), soit les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) sont groupe-frère des Batagurinae (*sensu* Bour & Dubois, 1986) + Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986).

En incluant les formes fossiles dans l'analyse combinée des données moléculaires et morphologiques, *Lindholmemydidae* et *Mongolemys* apparaissent avec une irrésolution comme

groupes-frères des Testudinoidea (voir figure 1.10). L'analyse morphologique seule donne encore une irrésolution au sein des Testudinidae (*sensu* Bour & Dubois, 1986).



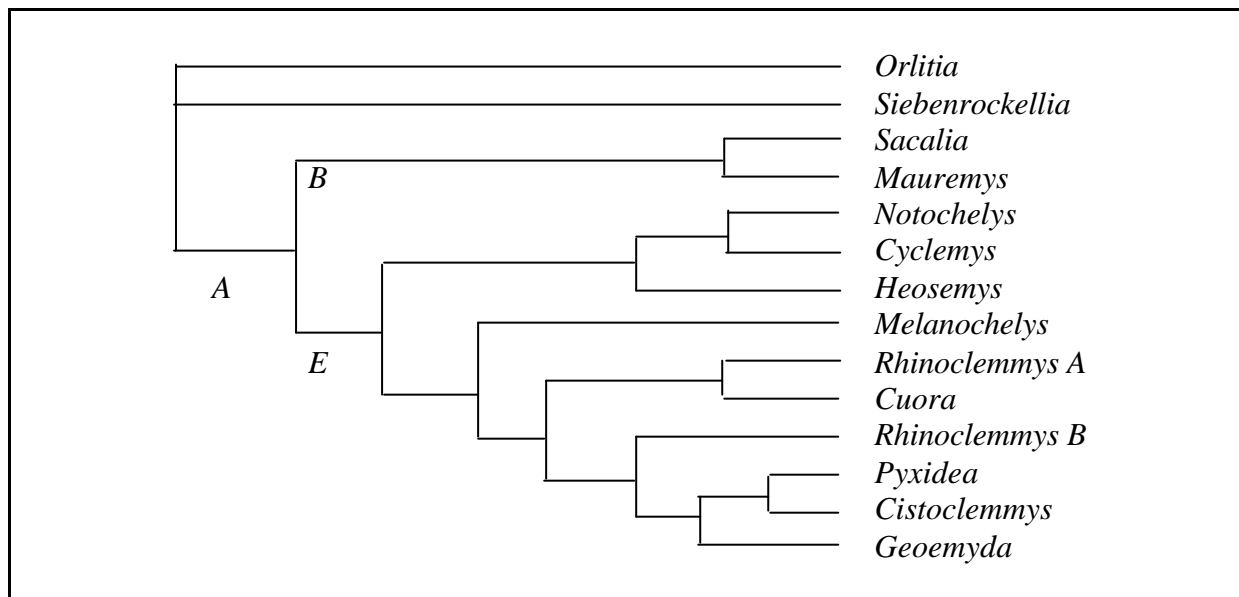
**Figure 1.10** : Relations phylogénétiques entre les Testudinoidea, *Lindholmemyx* et *Mongolemymx* (consensus de 3 arbres les plus parcimonieux basés sur les données morphologiques et moléculaires) d'après la figure 5d de Shaffer et *al.*, 1997.

### 1.3.4.3. Yasukawa et *al.* (2001) et discussion des caractères

L'étude de Yasukawa et *al.* (2001) est une analyse cladistique des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) actuels avec 35 caractères morphologiques. Les états de ces 35 caractères sont mieux étudiés et diversifiés (notamment pour le palais secondaire) par rapport aux analyses antérieures mais sont tirés de ces analyses (Hirayama, 1985 ; Gaffney & Meylan, 1988). On peut toutefois émettre plusieurs critiques sur ce travail :

- Pas de fossile étudié.
- Peu de caractères avec peu d'états diversifiés portant sur la carapace (10 caractères), il aurait fallu traiter les contreforts, la première côte thoracique, la largeur des écailles vertébrales...
- Pas de caractère portant sur la position des ptérygoïdes par rapport au basioccipital.
- Les extragroupes sont *Orlitia* et *Siebenrockellia* (= complexe *Orlitia*) qui ne sont pas tout à fait typiques des Batagurinae (ils n'ont pas de palais secondaire d'après Hirayama, 1985), il aurait fallu prendre un représentant du complexe *Batagur* de McDowell (1964) et diversifier encore plus les caractères du palais (vomer, prémaxillaires, surfaces triturantes...).
- Le caractère de la charnière plastrale n'est pas assez diversifié, surtout si l'on introduit les fossiles (*Ptychogaster* par exemple).
- Ni les Emydidae, ni les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) ont été intégrés dans cette analyse.

Le cladogramme de Yasukawa et *al.* (2001) est proche de celui de Hirayama (1985) et Gaffney & Meylan (1988). Notons le changement de topologie pour *Notochelys* (qui n'est plus relié à *Sacalia*) et pour *Cistoclemmys* (qui est groupe-frère de *Pyxidea*) (figure 1.11).



**Figure 1.11** : Cladogramme simplifié des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) d'après la Figure 3 de Yasukawa et *al.* (2001)

La monophylie des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) (nœud A, voir figure 1.11) est supportée par trois caractères :

- le frontal atteint généralement le bord orbitaire (caractère 1, état 0)
    - ⇒ pas valable chez tous les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986). Présent aussi au sein du complexe *Orlitia*. C'est en fait la condition primitive.
  - Foramens palatins postérieurs larges, de forme ovale ou elliptique (caractère 12, état 0)
    - ⇒ Selon Yasukawa et *al.* (2001), il n'est pas possible de savoir si les foramens larges sont primitif car ce caractère serait variable au sein des Testudinoidea et est présent chez *Mongolemys*.
    - ⇒ La réduction des foramens se réalise par parallélisme ou convergence chez les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) et au sein du complexe *Orlitia*. Et tous les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) n'ont pas cette réduction des foramens (*Cistoclemmys-Pyxidea-Geoemyda*).
    - ⇒ Les foramens larges sont la condition primitive malgré l'opinion de Yasukawa et *al.* (2001).
  - Contrefort axillaire connecté à la dossière au niveau de la suture des pleurales et des périphériques (caractère 28, état 2)
    - ⇒ Non valable car cet état de caractère correspond à la morphologie du processus axillaire lors de la présence d'une charnière hyo-hyoplastrale ou d'une certaine mobilité du lobe antérieur (*Cuora*, *Cistoclemmys*). Cet état est très dérivé par rapport à la condition primitive des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) avec les processus bien fixés aux pleurales. De plus il s'agit d'une homoplasie que l'on retrouve chez les Emydidae avec les tortues-boîtes.
- ⇒ **La monophylie des Geoemydinei n'est basée sur aucune synapomorphie** : parmi les trois caractères proposés, deux sont des caractères plésiomorphes et un caractère est hautement dérivé, homoplasique et ne correspond pas à l'ensemble des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986).

- ⇒ **Monophylie des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) très faiblement supportée d'après les auteurs. En fait, elle ne l'est pas du tout.**
- Le groupe *Mauremys* (nœud B) est basal et primitif, il se détache des autres Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) par une seule synapomorphie (peau lisse sur la partie postérieure du crâne).
    - ⇒ Pas applicable sur les fossiles et se produit apparemment chez *Geoemyda silvatica* et *Pyxidea* (Yasukawa et al., 2001).
  - Le genre *Mauremys* est séparé de *Sacalia* par deux caractères non constants : les maxillaires qui contactent parfois le vomer (caractère 14, état 1) : homoplasique ; les foramens prépalatins qui s'ouvrent parfois au sein des prémaxillaires (caractère 15, état 1) : homoplasique.
    - ⇒ Pas d'apomorphie pour le genre *Mauremys*.
  - Le groupe *Geoemyda* (nœud E) est supporté par trois synapomorphies :
    - Absence de contact quadratojugal-squamosal (caractère 7, état 1)
      - ⇒ Homoplasique, se réalise aussi au sein des Batagurinae (voir discussion au nœud G14 de Gaffney & Meylan (1988)).
    - Absence de contact quadratojugal-jugal (caractère 8, état 1)
      - ⇒ Pourrait être valable à ce nœud (contrairement au nœud G13 de Gaffney & Meylan (1988), voir discussion plus haut). Caractère pas toujours valable car *Rhinoclemmys annulata* présente un contact et homoplasique par la façon dont il est exprimé car certains Emydidae présentent une absence de contact (par perte du quadratojugal).
      - ⇒ Les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) possèdent ce contact, il faudrait étudier l'état de ce caractère sur les formes fossiles de Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) .
      - ⇒ Pour plus de solidité à ce nœud il faudrait lier ces deux caractères qui sont, comme le soulignent Yasukawa et al. (2001), intimement liés par la réduction du quadratojugal. Le quadratojugal se réduit de façon variable (réduction, perte...), il faudrait redéfinir les modes de réduction de celui-ci.
    - Neurales antérieures à petits côtés postérieurs (caractère 25, état 1)
      - ⇒ Pas valable chez *Notochelys* (caractère mal analysé ?).
  - Le genre *Rhinoclemmys* est polyphylétique (confirmation de Hirayama, 1985).
  - Possible synapomorphie des Bataguridae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) : d'après Yasukawa et al. (2001), la présence de conduits à musc bien développés, atteignant la chambre pulmonaire est un caractère qui soutient la monophylie des Bataguridae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988). Ces conduits à musc ne seraient pas aussi développés que dans les autres familles présentant des pores à musc.
    - ⇒ D'un autre côté chez les formes primitives de cryptodires, la chambre pulmonaire n'est pas aussi développée que chez les Testudinoidea car les contreforts plastraux ne sont pas encore développés sous les plaques pleurales (Lapparent de Broin, ; com. pers. et voir *Kayentachelys*, Gaffney et al., 1987).
    - ⇒ Il faudrait connaître l'état et la place des pores à musc chez les « Lindholmemydidae ».
    - ⇒ On ne sait pas si Yasukawa et al. (2001) incluent *Echmatemys* au sein des Bataguridae.

- ⇒ Caractère à vérifier sur les fossiles, mais pratiquement rarement observable à cause de la fossilisation. Cependant, présence chez *Echmatemys* (Hirayama, 1985) et chez les formes primitives des «Ptychogasteridae» et du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» définies dans ce travail.
- ⇒ C'est la condition primitive (voir la discussion au § 1.3.6).

- Autre synapomorphie possible des Bataguridae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) : la lame iliaque qui est antérieurement inclinée, dirigée vers l'extérieur (contrairement aux Emydidae où cette lame iliaque n'est pas inclinée, de direction antéro-postérieure).
- ⇒ Apparemment un bon caractère cohérent qui est aussi présent chez les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986). Par contre on ne connaît pas l'état chez *Echmatemys* (*Echmatemys* inclus ou non dans les Bataguridae *sensu* Yasukawa et al. (2001) ?).
- ⇒ Caractère à vérifier sur les fossiles. Malheureusement le pelvis est rarement conservé.

### 1.3.5. La place du genre *Mauremys* et les espèces actuelles du genre

#### 1.3.5.1. Nomenclature

Les espèces actuellement incluses dans le genre *Mauremys* sont (voir Wermuth & Mertens, 1961, 1977 ; Pritchard & McCord, 1991 ; McCord, 1997 et Iverson, 1992) :

Les espèces occidentales (étudiées dans ce travail) :

- *Mauremys leprosa* (Schweigger, 1812) : France, Espagne, Portugal et Afrique du Nord.
- *Mauremys caspica* (Gmelin, 1774) : Bulgarie, Yougoslavie, Grèce, Turquie, Syrie, Israël, Irak, Iran, Arabie Saoudite, Géorgie, Azerbaïdjan, Turkménistan et la partie à l'extrême sud-est de la Russie (voir la carte de Iverson, 1992, p. 140).

Les espèces orientales :

- *Mauremys iversoni* Pritchard & McCord, 1991 : Chine. D'après les données moléculaires, cette espèce est un hybride de *Cuora trifasciata* et de *Mauremys mutica* (Wink et al., 2001 ; Parham et al., 2001).
- *Mauremys japonica* (Temminck & Schlegel, 1835) : Japon. Cette espèce présente un entoplastron allongé, une dossière dentelée, une nucale encochée avec des périphériques allongées vers l'avant, un repli court de la cervicale, des processus axillaires atteignant un peu moins d'un tiers des PL1.
- *Mauremys mutica* (Cantor, 1842) : Chine, Iles de Taiwan et Hainan, Vietnam et îles Ryukyu (Japon). Cette espèce présente un plastron étroit avec des encoches élargies, les bords latéraux du plastron sont peu arrondis, un entoplastron allongé, des gulaires atteignant peu l'entoplastron, les gulaires sont plus courtes que les humérales, le bord antérieur du plastron est rectiligne, V1 passant à l'intérieur des coins latéraux de la nucale, Nucale et premières périphériques allongées vers l'avant, pas de contact V1 avec M2, assez bonne correspondance pleuro-périphérique (petits décalages), pointes anale larges, vertébrales étroites par rapport aux costales, sillons intervertébraux étroits par rapport à la nucale, une carène médiane très marquée.
- *Mauremys pritchardi* McCord, 1997 : Chine. D'après les données moléculaires, cette espèce est un hybride de *Chinemys reevesii* et de *Mauremys mutica* (Wink et al., 2001).

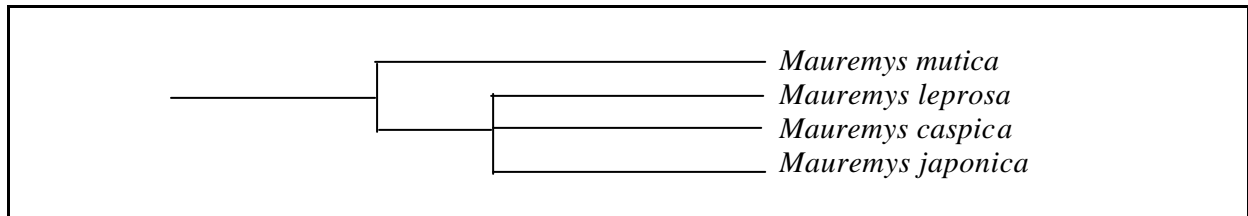
### 1.3.5.2. Relations phylogénétiques au sein du genre *Mauremys*

Les relations phylogénétiques au sein du genre *Mauremys* d'après Hirayama (1985) sont illustrées à la figure 1.12.

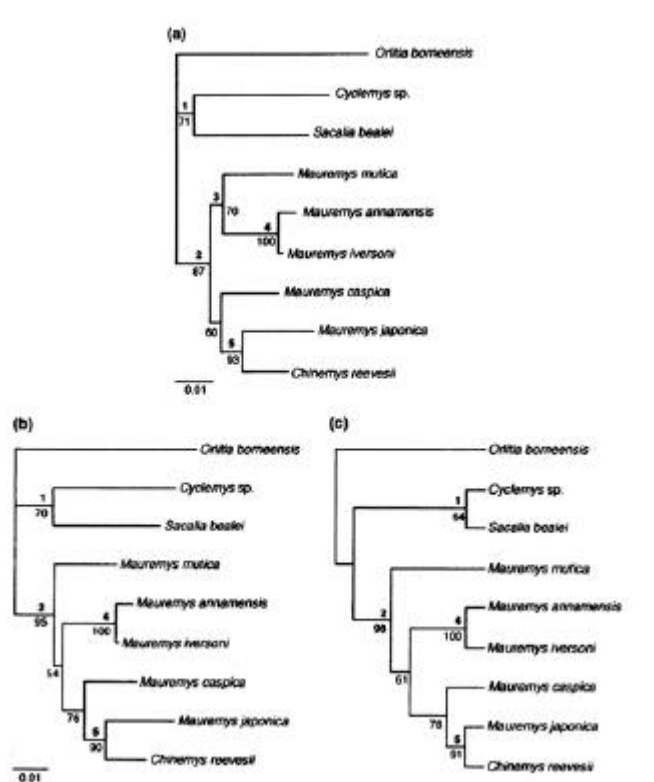
Pour Hirayama (1985) et Yasukawa et *al.* (2001), le genre *Mauremys* est le genre le plus primitif des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986). D'après ces deux auteurs, les représentants du genre *Mauremys* partages deux synapomorphies (qui sont homoplasiques et qui peuvent être présents dans d'autres genres de Testudinoidea, voir Hirayama, 1985) : pas de contact maxillo-vomer (ou parfois pour Yasukawa et *al.*, 2001), foramen prépalatin inclus dans les prémaxillaires et exclus du vomer (ou parfois inclus dans les prémaxillaires pour Yasukawa et *al.*, 2001). Pour Yasukawa et *al.* (2001), *Sacalia* et *Mauremys* sont liés par une synapomorphie : peau lisse sur la partie postérieure du crâne.

Pour Honda et *al.* (2002a), d'après leur analyse et les résultats de Hirayama (1985) et Yasukawa et *al.* (2001), les synapomorphies du genre *Mauremys* sont en fait des symplesiomorphies et certains caractères partagés entre les Batagurinae (comme le palais secondaire) sont en fait des convergences. D'autre part, d'après les analyses moléculaires de Honda et *al.* (2002a et b) :

- La monophylie du genre *Mauremys* n'est pas supportée (voir figure 1.13).
- *Mauremys japonica* montre de grandes affinités avec *Chinemys reevesii* qui est un Batagurinae (figure 1.13).
- Le genre *Mauremys* serait donc paraphylétique.
- Remise en cause de la monophylie des Batagurinae et celle des Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986). Honda et *al.* (2002b) ne reconnaissent plus que les Emydidae, groupe-frère des Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986), eux même groupe-frère des Bataguridae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988).



**Figure 1.12** : Relations phylogénétiques proposées par Hirayama (1985) au sein du genre *Mauremys*.



**Figure 1.13** : Dendrogrammes de la figure 3 de Honda et *al.* (2000a) : (a) Neighbour-joining, (b) : maximum de vraisemblance, (c) : maximum de parcimonie (pour les légendes voir Honda et *al.*, 2000a).

### 1.3.6. Conclusion sur les relations phylogénétiques au sein des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988), position des formes étudiées au départ de l'analyse

Concernant les formes actuelles de Testudinoidea, il est clair que les synapomorphies proposées aux nœuds du cladogramme de Gaffney & Meylan (1988) sont encore insuffisantes et les caractères du processus batagurin, du prolongement du ptérygoïde et du palais secondaire sont ambigus, mal définis et les deux derniers sont homoplasiques.

D'autre part, les phylogénies actuellement proposées sont établies sur des formes actuelles et en grande majorité sur du matériel crânien. Les espèces actuelles sont généralement définies sur des caractères de couleur d'écailles ou de peau et de rapport d'écailles. Il existe donc un réel problème pour définir les formes fossiles de Testudinoidea : les crânes sont rarement préservés, les carapaces ne sont pas entièrement préservées et elles sont déformées (les proportions d'écailles ou de plaques utilisées sur les formes actuelles ne sont donc pas applicables sur les formes fossiles). Pour Lapparent de Broin (2001), les formes de Testudinoidea d'eau douce fossiles du Tertiaire européen sont à inclure dans la sous-famille des Geoemydinei en l'absence de matériel crâniens. De plus du matériel crânien inédit de *Ptychogaster emydoïdes* de la formation de Saint-Gérard-Le-Puy montre un ptérygoïde long, atteignant le basioccipital et la présence d'un processus batagurin recouvrant ventralement le processus *interfenestralis* de l'opisthotique (Lapparent de Broin, 2001). Son épitérygoïde n'est pas prolongé et est bifide comme chez *Mauremys* (voir McDowell, 1964,

fig. 3). De plus, ces différents fragments crâniens montrent une absence de palais secondaire, avec une surface triturante courte, des choanes et des foramens palatins bien visibles.

Cependant trois points clés sont à prendre en considération sur la phylogénie des Testudinoidea :

- Il est très probable que les Emydidae sont issus d'un des taxons du genre polyphylétique *Echmatemys* (voir § 4.1). Dans ce cas, la phylogénie actuellement proposée par Gaffney & Meylan (1988) ne tient plus, ne reconnaissant plus l'arrangement respectif des différents groupes inclus dans les Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988), bien que la monophylie des Testudininei d'une part et des Emydidae d'autre part ne soit pas remise en question au sein de l'ensemble.
- Les phylogénies proposées ne prennent pas en compte les taxons fossiles (sauf *Echmatemys*) notamment les formes eurasiatiques de Testudinoidea et leurs groupes-frères possibles (*Elkemys* par exemple).
- Il n'est pas possible de retenir la synapomorphie concernant la carapace des Bataguridae (nœud G1 de Gaffney & Meylan, 1988, incluant *Echmatemys*) suivante : présence de pores à musc (axillaires et inguinaux) bien développés, atteignant la chambre pulmonaire et se situant au sein des périphériques ou entre les périphériques et les contreforts plastraux (d'après Gaffney & Meylan, 1988 ; Hirayama, 1985 et Yasukawa *et al.*, 2001). En fait, il s'agit de la condition primitive. Ce caractère est perdu totalement chez les Testudininei et partiellement chez les Emydidae.

Aucune des analyses proposées et discutées dans ce chapitre n'est concluante sur les relations des Testudinoidea aquatiques entre-eux. Tant qu'aucun fossile n'aura été inclus dans ces analyses et tant que les caractères de la carapace n'auront pas été mieux analysés, ces analyses ne sont pas à prendre en compte.

Si, d'une part, je n'accepte pas la phylogénie et l'organisation des différents groupes proposés par les auteurs précédents au sein des Testudinoidea ; je ne reconnait plus que les Testudinoidea aquatiques (ou d'eau douce) incluant les Testudinoidea terrestres (Testudininei, groupe monophylétique issu d'une branche des Testudinoidea d'eau douce, groupe non étudié dans ce travail) et les Emydidae (groupe monophylétique, non étudié dans ce travail). Si, d'autre part, je considère *Elkemys australis* et *Hokouchelys chenshuensis* (et éventuellement *Anhuichelys*) comme plésions des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) (ici dans l'analyse cladistique du chapitre 2, seul *Elkemys* est considéré comme extra-groupe). La nomenclature adoptée dans ce travail est alors :

**Ordre Chelonii Brongniart, 1800**  
**Infra-Ordre Cryptodira Cope, 1868**

**Super-Famille Testudinoidea Batsch, 1788**

Par rapport aux Chelydridae et à *Platysternon*, cette super-famille est caractérisée par

**l'association de tous les caractères apomorphes** (pouvant être homoplasiques) suivants :

- La série neurale régulière (à partir du schéma hexagonal à petits cotés antérieurs après la Ne1, possibilité de neurales à nombre variable de côtés mais à alternance régulière).
- La réduction des épiplastrons à l'arrière avec des sutures épi-hyoplastrales dirigées latéralement ou antérieurement.



- L'union osseuse de la dossière et du plastron et la présence de processus axillaires et inguinaux sous les pleurales avec un plastron présentant un décrochement entre le bord inférieur des périphériques et le plastron.
- Une réduction de l'entoplastron ventralement et une réduction du prolongement dorsal interclaviculaire.

Caractères apomorphes (et également homoplasiques avec d'autres groupes de chéloniens) pouvant être présents au nœud des Testudinoidea (car non connu chez *Elkemys australis* (Yeh, 1974) et *Hokouchelys chenshuensis* Yeh, 1974, mais présents chez les Testudinidae) :

- La première côte thoracique très réduite et sortant de la seconde (réduction en largeur et en longueur) ;
- La vertèbre cervicale 8 biconvexe ;
- L'ilion court, allongé à ses deux extrémités, courbé latéralement et présentant une double origine du muscle *ilio-tibialis*.

### Plésions possibles

*Elkemys australis* (Yeh, 1974), *Hokouchelys chenshuensis* Yeh, 1974 et éventuellement *Anhuichelys* Yeh, 1979.

Primitifs dans l'ensemble par rapport aux Testudinidae par la présence d'une série complète d'inframarginales ; il faut noter que *Elkemys australis* (Yeh, 1974) et *Hokouchelys chenshuensis* Yeh, 1974 ont leurs apomorphies propres.

Caractères apomorphes chez *Elkemys australis* (Yeh, 1974) : gulaire sur l'entoplastron ; pectorales avancées sur les hyoplastrons ; léger étranglement au sillon fémoro-anal, léger étranglement au sillon gularo-huméral ; plastron à bords latéraux arrondis.

Caractères apomorphes chez *Hokouchelys chenshuensis* Yeh, 1974 : pectorales avancées sur les hyoplastrons ; léger étranglement au sillon fémoro-anal ; plastron à bords latéraux légèrement arrondis.

Malheureusement l'état du bourrelet gulaire n'est pas connu chez ces deux taxons.

Chez *Anhuichelys*, l'absence d'inframarginales n'est pas définitivement attestée. Les espèces du genre sont également apomorphiques comme par exemple *Anhuichelys siaoshihensis* avec la présence de deux charnières (voir 1.1.2.5).

### Famille Testudinidae Batsch, 1788

Cette famille est caractérisée par l'**association des caractères apomorphes suivants (pouvant être homoplasiques par rapport aux autres groupes de chéloniens)** :

- La réduction de la nucale par rapport à la nucale primitive d'*Elkemys* (très large à bord antérieur très large).
- La perte de la série complète d'inframarginales.

Cette famille regroupe les Testudinidae aquatiques (paraphylétiques), les Testudinidae terrestres (Testudininei *sensu* Bour & Dubois, 1986 ; groupe monophylétique issu d'une branche des Testudinidae aquatiques) et les Emydidae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988 ; groupe monophylétique issu d'une branche des Testudinidae aquatiques).

En revanche, à part les deux groupes monophylétiques vus précédemment (Testudininei et Emydidae), il est possible d'isoler deux groupes ou complexes parmi les Testudinidae aquatiques fossiles d'Europe. Ces deux groupes présentent des pores à musc au sein des périphériques du pont (ou entre les périphériques et les contreforts) qui atteignent la chambre pulmonaire (caractère plésiomorphe).

Ce sont :

- Le groupe monophylétique des «Ptychogasteridae » (De Stefano, 1903, p. 92) est défini par les caractères apomorphes suivants : un fort et long bourrelet gulaire présentant latéralement deux petites pointes « ptychogastériennes » (épaississement du bourrelet gulaire sur toute sa longueur, circonscrit à la partie latérale du bourrelet gulaire, médial au repli du sillon gularo-huméral, qui se termine à l'avant en forme de petite pointe en relief, plus ou moins marquée, les deux petites pointes peuvent être parallèles ou convergentes). Dès le départ, à l'Eocène inférieur, ce groupe présente : un resserrement gularo-huméral ; un resserrement fémoro-anal ; un étranglement de l'encoche anale avec des pointes anales saillantes ; un développement bien marqué du repli interne des écailles du plastron ; une nucale légèrement allongée vers l'avant ; une nucale présentant un léger bourrelet interne ; un plastron élargi à bords latéraux arrondis ; une cervicale et des premières marginales assez bien développées sur la face dorsale de la dossière ; la V5 légèrement sur la SP2 ; les gulaires chevauchant l'entoplastron ; SP2 hexagonale et bien individualisée ; SP1 peu trapézoïdale et étranglée postérieurement ; les deux sillons huméro-pectoraux très rectilignes formant une concavité vers l'arrière. Une majorité de ces apomorphies seront présentes plus tardivement dans le groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » défini plus loin. Le groupe des «Ptychogasteridae » est issu d'une forme asiatique (voir § 2.2.3 et § 4.1) et regroupe les formes telles que *Ptychogaster*, *Geislemys*, *Merovemys* n. g. et «*Geoemyda* » *saxonica*. Ce groupe est probablement le groupe-frère d'une partie des taxons du genre polyphylétique *Echmatemys*.
- le groupe des «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » est caractérisé par la persistance de caractères plésiomorphes par rapport au groupe des «Ptychogasteridae » : absence de pointes « ptychogastériennes » et présence d'un bourrelet gulaire encore très court à court ; développement du repli des écailles sur la face interne du plastron faible à modéré ; plastron peu à pas élargi avec des encoches inguinales et axillaires larges à légèrement étranglées ; encoche anale large et moins profonde ; nucale plus large et peu allongée (l'étranglement et l'allongement de la nucale est plus tardif dans le groupe des «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ») ; court recouvrement de la cervicale et des marginales sur la nucale et globalement sur le pourtour de la dossière (primitif, l'allongement des écailles est plus tardif dans le groupe des «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ») ; non-différenciation neurale autour du schéma des neurales hexagonales avec quelques irrégularités possibles ; symphyse épiplastrale courte ; gulaires très larges. Ce groupe est d'origine asiatique et s'est épanoui en Europe dès la base du Tertiaire.

La position des différents groupes de Gaffney & Meylan (1988) (Emydidae, Bataguridae et Testudinidae de Gaffney & Meylan, 1988) ainsi que leurs relations, ne sont pas étudiées dans ce travail. Mais d'ores et déjà, le problème des relations entre ces différents groupes est posé.





# Chapitre 2 : Systématique





Les descriptions faites dans ce chapitre sont toutes élaborées sur le même modèle en séparant les caractères morphologiques les uns des autres pour plus de lisibilité mais aussi pour pouvoir comparer plus facilement les taxons et trouver rapidement les différents points morphologiques. Soit :

- Forme de la dossière
- Encoche antérieure
- Carènes
- Nucale
- Cervicale
- Série neurale
- SP1
- SP2
- Pygale
- Pleurales
- Marginales et périphériques
- Correspondance pleuro-périphérique
- Vertébrales
- Forme et taille de la V1
- Position de la V5
- Correspondance costale-marginale
- Contreforts
- Plastron
- Lobe antérieur
- Entoplastron et hyoplastrons
- Gulaires
- Humérales
- Bourrelets gulaires
- Ecailles axillaires et inguinales
- Pores à musc
- Lobe postérieur
- Encoche anale
- Repli dorsal des fémorales et des anales

## 2.1. Les caractères de base des Testudinidae

Les caractères des taxons du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» discutés dans ce chapitre sont ceux utilisés dans l'analyse cladistique du chapitre 3 en utilisant *Platysternon megacephalum* (Gray, 1831) (Platysternidae, Planche 5) et *Elkemyis australis* (Yeh, 1974) (Testudinoidea, Planches 3 et 4) comme extra-groupes. Les diagnoses et les caractères aux différents nœuds du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» sont établis d'après l'hypothèse alternative (non informatisée) de relations phylogénétiques proposée au chapitre 3 (§ 3.4.3) et qui est également reproduite à la figure 2.2 de ce chapitre. C'est cette hypothèse qui servira de référentiel pour toutes les discussions.

Les caractères discutés pour le groupe des «Ptychogasteridae» n'ont pas été intégrés dans une analyse cladistique informatisée. Cependant, grâce à l'étude du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*», il est possible de polariser certains caractères pour les «Ptychogasteridae».

Il est important de noter que les formes du groupe des «Ptychogasteridae» présentent très tôt dans le temps et dans leur évolution des apomorphies qui ne seront présentes (par homoplasie) que beaucoup plus tard dans le groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*». A cause de cela, bien que *Palaeoemys* soit inclus au sein des «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*», il n'est pas exclu que ce taxon soit le groupe-frère des «Ptychogasteridae» d'une part et des autres taxons du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» d'autre part. *Palaeoemys* est très primitif et le groupe des «Ptychogasteridae» peut être issu d'une forme diversifiée après *Palaeoemys*.

D'après les résultats de l'analyse cladistique et l'observation *a posteriori* du matériel, il est possible d'établir un «morphotype ancestral» avec les états primitifs des caractères du complexe «*Palaeochelys* s.l.-*Mauremys*» par rapport à ses extra-groupes (voir les résultats des analyses cladistiques et l'hypothèse proposée au chapitre 3, § 3.4.3). Ces caractères étaient également plésiomorphes pour le groupe des «Ptychogasteridae» et plus généralement pour les Testudinidae :

- Plastron court par rapport à la dossière, 28(0) ;
- Dossière sans allongement des périphériques antérieures et sans encoche, 4(0) ;
- Nucale légèrement allongée, moyennement large, à bord antérieur large, 22(1) ;
- Cervicale courte sur la nucale, 12(0)
- Repli interne de la cervicale très court, 13(0) ; repli ventral des M1 très court 14(0) ; bourrelet interne de la nucale très peu développé ; 14(0) ;
- M1 courtes sur la nucale (non inclus dans l'analyse cladistique) et marginales courtes sur les périphériques à l'avant, 18(0) et s'allongeant au niveau du pont et éventuellement à l'arrière, 17(0) ;
- V1 plus étroite que la nucale, 5(0) ; étroite par rapport à sa longueur, 6(0) et en lyre, 8(0) ;
- V1 sans large contact avec la M1, 7(0) ; il est même possible de décomposer ce caractère car le sillon V1-C1 qui s'insère le plus médialement sur la M1 est plus primitif que le sillon qui s'insère le plus latéralement sur la M1 ou la M2 ;
- Série vertébrale étroite par rapport à la nucale, 9(0) et par rapport aux costales, 10(0) ;
- V5 au niveau de la suture SP2-pygale, 21(0) ;
- Bonne correspondance des pleurales et des périphériques, 16(0) ;
- Pas de contact C3-M6, 19(0) ;
- Pas de contact V5-M10, 20(0) ;

- Série neurale régulière à Ne1 quadrangulaire et Ne2 à Ne8 hexagonales à petits côtés antérieurs, 23(1) ;
- SP1 trapézoïdale, à base très large, 24(0) ;
- SP2 mal individualisée par rapport à la SP1 et par rapport aux périphériques, légèrement hexagonale, les bords latéraux postérieurs et le bord postérieur ne sont pas bien individualisés l'un par rapport à l'autre, 25(1) ;
- Pygale plutôt longue, 26(0) ;
- Plastron à bords latéraux assez rectilignes, à lobe antérieur peu quadrangulaire à peu trapézoïdal [27(0)], sans resserrement au niveau des gulaire [36(0)], ni au niveau du sillon fémoro-anal (non codé), pas d'élargissement à la suture épi-hyoplastrale ni à la suture hypoxiphiplastrale (non codé) ;
- Bord antérieur du lobe antérieur rectiligne [37(0)], non saillant ;
- Encoches axillaires et inguinales très larges [3(0)] associées avec un plastron de forme étroite, non élargie ;
- Écailles axillaires et inguinales présentes (non codé), plutôt grandes.
- Pont long par rapport à la longueur du plastron [50(1)] ; le pont s'étend de la Per3 à la Per7 (non inclus dans l'analyse cladistique car toutes les formes étudiées dans ce chapitre présente cet état).
- Entoplastron rhomboïde [43(1)], plutôt petit à moyen dans le lobe ;
- Gulaire très larges, courtes pour leur largeur [33(0)], courtes par rapport au lobe antérieur [42(0)] et par rapport aux humérales [40(0)], formant un angle très large [34(1)], à sillons assez rectilignes [35(0)], sans contact (ou juste contact) avec l'entoplastron [32(1)] ;
- Epiplastrons légèrement allongés à la symphyse épiplastrale [45(1)], peu élargis postérieurement (non inclus dans l'analyse cladistique), les sutures épi-hyoplastrales sont dirigées latéralement ou un peu vers l'avant (la réduction des branches épiplastrales est légère) [44(1)] ;
- Sillon huméro-pectoral fortement postérieur à l'entoplastron [49(0)], de forme concave vers l'arrière [48(1)], humérales longues par rapport à la longueur de l'entoplastron [41(0)] et plus longues que les pectorales [39(0)] ;
- Hyoplastrons étroits aux encoches axillaires et longs médialement [47(1)], la partie postérieure de l'entoplastron se situe bien en avant des encoches axillaires [46(1)] ;
- Fémorales longues par rapport aux abdominales [38(0)] ;
- Bourrelet gulaire et repli dorsal des gulaire très peu développé [29(1)]. Le repli des gulaire est inexistant à la symphyse, il est un peu plus développé aux coins des épiplastrons se limitant à un simple et fin repli d'écailles. Le sillon dorsal gularo-huméral (jonction dorsale gularo-humérale) est dirigé postérieurement mais il se situe sur le rebord latéral des épiplastrons. Ce sillon dorsal est peu visible, il se situe très postérieurement par rapport à sa position ventrale. Pas d'allongement des bourrelets latéraux [30(0)] et du repli gulaire à la symphyse [31(0)] ;
- Repli dorsal des écailles sur la face interne du plastron très fin, peu visible [51(0)] ;
- Encoche anale large, peu profonde [52(0)] ;
- Processus plastraux puissants, encochés ou non, touchant un tiers à la moitié des PL1 et PL5/6 [1(1) et 2(1)].

L'état des processus plastraux de *Palaeoemys* est proche de l'état de ceux de *Merovemys* n. g. et de *Hummelemys* n. g. Il s'agit probablement de la condition primitive des processus au nœud des Testudinoidea. Les processus plastraux de *Palaeoemys* sont larges, légèrement encochés. Les processus axillaires touchent environ un tiers de la PL1 et il y a un léger bourrelet médialement à l'insertion de ce processus. Ce bourrelet est peu renflé et s'étend jusqu'aux côtes. Les processus inguinaux sont plus forts, probablement légèrement



encochés, ils touchent un tiers à la moitié des PL5/6 mais il n'y a pas de bourrelet médialement à l'insertion de ces processus.

Si l'on considère que les trois carènes faibles sont issues des trois bombements de base, alors la présence de trois carènes est l'état de base pour les Testudinoidea. La polarité concernant les états des carènes (absence, présence d'une ou de trois carènes) est encore ambiguë.

Si l'on compare les représentant les plus primitifs des « Ptychogasteridae » (*Hummelemys* n. g. et *Merovemys* n. g.) et du complexe « *Palaeochelys* s.l. - *Mauremys* » (*Palaeoemys*), certains caractères apomorphes (et homoplasiques) sont présents chez les « Ptychogasteridae » alors que *Palaeoemys* reste très plésiomorphe à la même époque :

- La nucale est déjà légèrement allongée chez *Hummelemys* n. g. (apomorphe), plus courte chez *Palaeoemys*.
- Les premières périphériques sont allongées chez *Hummelemys* n. g. et *Merovemys* n. g. (apomorphe), courtes chez *Palaeoemys*.
- Le repli ventral des M1 et M2 est long chez *Hummelemys* n. g. et *Merovemys* n. g. (apomorphe), plus court chez *Palaeoemys*.
- La nucale présente une concavité bien marquée sur la face interne, avec le développement de deux bourrelets transversaux légers chez *Hummelemys* n. g., plus fort chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), pas chez *Palaeoemys*.
- La SP1 est étrécie chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), large chez *Palaeoemys*.
- La SP2 est hexagonale, bien individualisée par rapport aux autres plaques chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), mal individualisée chez *Palaeoemys*.
- La SP2 est étrécie chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), large chez *Palaeoemys*.
- La V5 est sur la SP2 chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), sur la suture chez *Palaeoemys*.
- Développement d'un long bourrelet gulaire chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), presque pas de bourrelet gulaire chez *Palaeoemys*.
- La symphyse épiplastrale est longue chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g., encore courte chez *Palaeoemys* (mais plus longue que la condition primitive).
- Le repli dorsal des écailles du plastron bien développé chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), à peine visible chez *Palaeoemys*.
- Le plastron est élargi, à bords latéraux plus ou moins arrondis chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), il est étroit, à bords rectilignes chez *Palaeoemys*.
- L'entoplastron est moyen à grand dans le lobe chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), petit à moyen chez *Palaeoemys*.
- Médialement et latéralement le sillon huméro-pectoral est avancé sur les hyoplastrons chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), plus en arrière chez *Palaeoemys*.
- Présence d'un resserrement fémoro-anal chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), pas chez *Palaeoemys*.
- L'encoche anale est étrécie chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), large chez *Palaeoemys*.
- Les pointes anales sont assez saillantes chez *Hummelemys* n. g. et chez *Merovemys* n. g. (apomorphe), émoussées chez *Palaeoemys*.

## 2.2. Les « Ptychogasteridae » De Stefano, 1903

### 2.2.1. Caractères du groupe

Le groupe monophylétique des « Ptychogasteridae » (De Stefano, 1903, p. 92) est défini par les caractères apomorphes et plésiomorphes suivants par rapport aux caractères de base définis au § 2.1 :

- l'autapomorphie suivante : un fort et long bourrelet gulaire présentant latéralement deux petites pointes « ptychogastériennes » (épaississement du bourrelet gulaire sur toute sa longueur, circonscrit à la partie latérale du bourrelet gulaire, médial à la jonction dorsale gularo-humérale, qui se termine à l'avant en forme de petite pointe en relief, plus ou moins marquée, les deux petites pointes peuvent être parallèles ou convergentes).
- les apomorphies suivantes : un resserrement gularo-huméral ; un resserrement fémoro-anal ; un étranglement de l'encoche anale avec des pointes anales saillantes ; un développement bien marqué du repli interne des écailles du plastron ; une nucale légèrement allongée vers l'avant ; une nucale présentant un léger bourrelet interne ; un plastron élargi à bords latéraux arrondis ; une cervicale et des premières marginales assez bien développées sur la face dorsale de la dossière ; la V5 légèrement sur la SP2 ; les gulaire chevauchant l'entoplastron ; SP2 hexagonale et bien individualisée ; SP1 peu trapézoïdale et étranglée postérieurement ; les deux sillons huméro-pectoraux très rectilignes formant une concavité vers l'arrière.
- les plésiomorphies suivantes : V1 en lyre ; V1 plus étroite que la nucale ; vertébrales étroites par rapport aux costales ; cervicale quadrangulaire avec repli interne court ; sillon huméro-pectoral bien en arrière de l'entoplastron, la série neurale régulière (Ne2 à 8 hexagonales à petits côtés antérieurs).

Les processus plastraux à la base des « Ptychogasteridae » sont larges, légèrement encochés médialement et verticalement : les processus axillaires touchent environ un tiers à la moitié de la PL1 avec un léger bourrelet médialement à l'insertion de ce processus, peu renflé, qui s'étend jusqu'aux côtes ; les processus inguinaux sont plus forts, touchant la moitié des PL5/6, avec un léger bourrelet médialement à l'insertion de ces processus, qui n'atteint pas la côte. Les processus inguinaux sont très proches de ceux présents chez *Palaeoemys*, ils sont un peu plus développés (apomorphe).

L'état du bourrelet gulaire présent chez *Hummelemys* n. g. est ici considéré comme l'état de base pour les « Ptychogasteridae » : il est large et court pour sa largeur, un peu plus court médialement que latéralement.

## 2.2.2. Etude des formes du groupe des « Ptychogasteridae » de l'Eocène inférieur et moyen

### *Hummelemys* n. g.

**Etymologie** : genre dédié à K. Hummel qui a décrit la majorité des taxons de tortues de la formation du Geiseltal.

**Espèce-type** : *Hummelemys ambigua* n. sp.

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues** : Formation du Geiseltal (Halle, Saale, Allemagne), Lutétien, formation Untere Mittelkohle (MP 12) et Obere Mittelkohle (MP 13) (voir Haubold & Hellmund, 1998). Présence possible au Lutétien de Jumencourt (Aisne, MP 13) et de Guitrancourt (Yvelines, MP 13). Voir la carte 4.5 du chapitre 4.

**Diagnose du genre** : voir celle de l'espèce-type.

### *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp.

**Etymologie** : *ambigua* de *ambiguus* (latin : ambigu, douteux) car cette forme m'a posé problème pendant mon doctorat.

**Localité-type** : Formation du Geiseltal (Halle, Saale, Allemagne)

**Horizon** : Lutétien, formation Untere Mittelkohle (MP 12) et Obere Mittelkohle (MP 13) (voir Haubold & Hellmund, 1998 ; voir le tableau 2.1, p. 103 de ce travail).

**Matériel-type** : **Holotype et deux paratypes.**

**Holotype** : GM-MLU 10537 (Nw VI, formation Untere Mittelkohle, MP 12), plastron visible sur les deux faces (Pl. 6, fig. D et E).

**Paratypes** : les deux paratypes proviennent de la formation Obere Mittelkohle, MP 13.

□ GM-MLU XXXV-221-1963 : dossière visible sur les deux faces (Pl. 6, fig. A, B et C).

□ GM-MLU XXXVI-45-1962 : carapace (Pl. 7, fig. A, B, C et D).

#### **Diagnose du genre et de l'espèce confondus :**

Testudinidae basal du groupe des « Ptychogasteridae » et définit par les caractères apomorphes suivants au sein des « Ptychogasteridae » : sillon huméro-pectoral légèrement postérieur à l'entoplastron ou chevauchant la suture ento-hyoplastrale ; sillon huméro-pectoral formant une très légère concavité vers l'arrière ou rectiligne ; légère encoche antérieure de la dossière ; encoche anale plus réduite que l'état primitif des « Ptychogasteridae » à pointe anales convergentes médialement ; resserrement anal bien marqué ; présence d'une carène médiane à partir de la Ne4 environ (polarité non connue). *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. se distingue de *Merovemys ploegi* n. g. n. sp. et de *Geiselemys ptychogastroides* (Hummel, 1935) par les plésiomorphies suivantes au sein des « Ptychogasteridae » : nucale large ; repli des écailles moins important sur la face interne du plastron ; gulaire large ; bourrelet gulaire large et court pour sa largeur ; plastron moins arrondi, plus étroit, couvrant moins les encoches axillaires et inguinales. *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. se distingue de *Merovemys ploegi* n. g. n. sp. par les caractères apomorphes par rapport à celui-ci : le sillon huméro-pectoral est plus avancé sur les hyoplastrons, les hyoplastrons sont plus courts médialement ; les gulaire chevauchent plus l'entoplastron ; la SP1 est plus étrécie postérieurement.

**Description de l'espèce :**

Forme de la dossière : La dossière, bien ossifiée, est de forme quadrangulaire-ovale à l'avant, son contour est non dentelé. Le disque pleural, postérieurement étrenci, est cordiforme. Les plaques sont bien ossifiées, sans fontanelles à leurs limites (forme adulte).

Encoche antérieure : légère encoche antérieure de la dossière formée par une légère encoche de la nucale et un allongement des Per1.

Carènes : La dossière porte une carène continue bien marquée, étroite à sommet plutôt arrondi allant de la Ne4 à la SP2.

Nucale : La nucale est légèrement étrencie, à bord antérieur large. Elle est légèrement allongée vers l'avant. Les M1 sont latéralement longues, recouvrant un peu plus de la moitié de la longueur du coté latéral antérieur de la nucale. La face interne de la nucale présente un repli des premières marginales assez long et un bourrelet postérieur au repli ventral des M1 assez bien marqué.

Cervicale : la cervicale est de forme quadrangulaire, plutôt longue, couvrant environ 35 % de la longueur de la nucale. Le repli ventral de la cervicale est très court et large.

Série neurale : La série neurale est régulière à petits cotés antérieurs avec une Ne1 quadrangulaire.

SP1 : La SP1 est de forme quadrangulaire, étrencie à la base.

SP2 : La SP2 est hexagonale, non allongée (ou très faiblement) à l'arrière.

Pygale : la pygale est à peu près aussi longue que large.

Pleurales : Il n'y a pas ou peu d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : Les périphériques postérieures au pont sont longues, plus longues que les antérieures. Les périphériques antérieures et du pont sont franchement plus longues que les écailles marginales ; postérieurement, les marginales restent courtes par rapport aux périphériques mais couvrent plus celles-ci. Le bord antérieur des Per11 est incliné médialement vers l'arrière.

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des périphériques et des pleurales est assez bonne avec un léger décalage. Correspondance PL1-2 avec Per3-4.

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont étroites par rapport aux costales. La V5 est la plus large, V2, V3 et V4 étant presque de même largeur. Sur le spécimen GM-MLU XXXV-221-1963, la V4 est réduite en longueur : le sillon V4-5 se trouve latéralement sur la suture PL7-8 (comme chez *Merovemyx ploegi* n. g. n. sp.) et la V5 présente un étranglement de sa partie antérieure. Cette morphologie n'est pas présente sur le spécimen GM-MLU XXXVI-45-1962.

Forme et taille de la V1 : La V1 est en forme de lyre, moins large que la nucale antérieurement mais elle est assez large au niveau de l'arrondi postérieur. Les bords latéraux s'insèrent au milieu de la M1, sur la nucale. La V1 est moins large que la V5 mais elle est aussi large ou un peu plus large que les autres vertébrales.

Position de la V5 : Le sillon de la V5 avec les M12 se trouve sur la partie postérieure de SP2, légèrement en avant de la suture SP2-pygale.

Correspondance costale-marginale : non connue pour C1-2, C2-3 sur le début de la M7, C3-4 avec le début de la M9 et C4-V5 avec M10-11.

Contreforts : Le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts axillaires s'insèrent dans la PL1 et les inguinaux dans la Pl5/6. Les contreforts axillaires sont puissants, probablement encochés. Ils s'étendent sur environ un tiers à la moitié de la largeur des PL1. Il y a un léger bourrelet de la pleurale, médialement à cette insertion qui rejoint la côte thoracique qui est renflée et longue. Les contreforts inguinaux sont puissants et s'insèrent

dans environ la moitié des P15/6, il n'y a pas ou peu un de renflement des pleurales médialement à cette insertion.

**Plastron :** Le lobe antérieur est aussi large que le lobe postérieur. Le plastron est de forme légèrement élargie au niveau des lobes, à bords latéraux légèrement arrondis. Il est très fermement lié à la dossière par les contreforts axillaires et inguinaux. Les échancrures axillaires et inguinales sont larges.

**Lobe antérieur :** Le lobe antérieur est légèrement trapézoïdal, un peu élargi vers l'arrière. Les coins épiplastraux sont saillants. Le sillon gularo-huméral est juste derrière les coins épiplastraux. Les épiplastrons sont longs médialement et larges postérieurement.

**Entoplastron et hyoplastrons :** L'entoplastron est de forme losangique, de taille moyenne par rapport au lobe. Les hyoplastrons sont longs dans la partie médiane, le bord postérieur de l'entoplastron est situé un peu en avant des encoches axillaires. Les sutures épiphyoplastrales sont dirigées latéralement, légèrement vers l'avant.

**Gulaires :** Les gulaires sont très larges, à sillons plus ou moins arrondis vers l'extérieur. Elles mordent le début de l'entoplastron.

**Humérales :** Le sillon huméro-pectoral passe légèrement en arrière de l'entoplastron (GM-MLU 10537) ou sur la suture postérieure de l'entoplastron (GM-MLU XXXVI-45-1962), il est plutôt rectiligne, avec une légère concavité vers l'arrière. Médialement, ce sillon est légèrement en avant des encoches axillaires.

**Bourrelets gulaires :** le bourrelet gulaire est court et large, présentant latéralement deux petites pointes « ptychogastéridiennes » (épaississement du bourrelet gulaire sur toute sa longueur, circonscrit à la partie latérale du bourrelet gulaire, médial à la jonction dorsale gularo-humérale, qui se termine à l'avant en forme de petite pointe en relief, plus ou moins marquée, les deux petites pointes peuvent être parallèles ou convergentes). Médialement le bourrelet est un peu plus court que latéralement. Le repli dorsal des humérales et des pectorales sur le lobe antérieur est bien développé.

**Écailles axillaires et inguinales et pores à musc :** ils n'ont pu être contrôlés du fait de la mauvaise préservation des périphériques du pont. Seule la présence de l'écaille axillaire a été vérifiée sur le spécimen GM-MLU XXXVI-45-1962.

**Lobe postérieur :** Le lobe postérieur est élargi aux encoches et à la suture hypoxiphilastrale. Il est resserré au niveau du sillon fémoro-anal. Les bords latéraux du lobe postérieur sont légèrement arrondis. Les anales sont grandes : elles occupent plus de la moitié des xiphilastrons.

**Encoche anale :** L'encoche anale est étroite et moyennement profonde. Les pointes anales sont arrondies et convergentes vers le milieu. Les bords latéraux de l'encoche anale sont convexes vers l'extérieur.

**Repli dorsal des fémorales et des anales :** Sur la face interne, le repli dorsal des fémorales et des anales est bien développé.

### Discussion :

Par la présence d'un bourrelet gulaire bien développé avec la présence de pointes « ptychogastéridiennes », *Hummelemys* n. g. partage un ancêtre commun asiatique avec une partie (ou la totalité ?) des formes nord-américaines placées dans le genre *Echmatemys*.

*Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. se distingue des formes les plus anciennes du genre polyphylétique *Echmatemys* par le moindre développement de son bourrelet gulaire, par ses gulaires plus larges et par le moindre développement du repli dorsal des écailles du plastron caractères plésiomorphes).

*Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. est plus primitive que *Merovemys ploegi* n. g. n. sp. par :

- le bourrelet gulaire plus large et plus court,

- les gulaire plus larges,
- le plastron moins arrondi, plus étroit ;
- la nucale plus large antérieurement ;
- le repli ventral de la cervicale plus court ;
- le bord postérieur de la V5 moins avancé sur la SP2 ;
- la SP2 courte ou moins allongée postérieurement ;
- le repli des écailles moins développé sur la face interne du plastron ;
- des marginales globalement plus courtes sur les périphériques.

Cependant *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. présente des caractères dérivés par rapport à *Merovemys ploegi* n. g. n. sp. (ces caractères peuvent être présents par homoplasie chez d'autres taxons du groupe des « Ptychogasteridae » ou du groupe des « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ») :

- le sillon huméro-pectoral est plus avancé sur les hyoplastrons par rapport à l'entoplastron (avancée des pectorales présente jusque sur l'entoplastron chez *Geiselemys ptychogastroides* (Hummel, 1935), «*Geoemyda*» *saxonica* Hummel, 1935 et *Ptychogaster*) ;
- des hyoplastrons plus courts médialement ;
- des gulaire chevauchant plus l'entoplastron ;
- une SP1 plus étreécie postérieurement.

Si l'on considère que l'avancée des pectorales est homoplasique, se produisant plusieurs fois au sein des « Ptychogasteridae » : par son bourrelet gulaire court, sa nucale large antérieurement et la forme de son plastron encore peu arrondi *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. est le groupe-frère des autres « Ptychogasteridae » (*Merovemys* n. g. + *Geiselemys* + *Geoemyda saxonica* + *Ptychogaster*). D'autre part, il est possible que *Clemmydopsis* ait des relations avec *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. (voir chapitre 4).

Par la morphologie générale de son plastron *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. est proche de la forme indéterminée de l'Eocène inférieur de l'île Ellesmere (Estes & Hutchison, 1980). Cependant celle-ci présente une V5 sur la pygale et une absence de carène sur la dossière.

### *cf. Hummelemys sp.*

**Jumencourt** (Aisne) ; MP 13 (Duprat, 1997) ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur.

Un fragment de xiphiplastron (MNHN CGR 100, 1855 Cat. 20) montre un repli dorsal des fémorales et des anales bien développé, un resserrement des anales bien marqué et une encoche anale étroite à bords latéraux arrondis comme sur le matériel-type de *Hummelemys* n. g. Cependant, le repli dorsal des fémorales est un peu plus développé. Un fragment d'hyoplastron (MNHN CGR 99, 1855 Cat. 20) montre un sillon huméro-pectoral légèrement sur l'entoplastron mais la partie latérale portant le repli dorsal des humérales n'est pas conservé et une détermination n'est pas possible pour ce fragment.

**Guitrancourt** (Yvelines) ; MP 13 ; Eocène moyen (Lapparent de Broin et al., 1993); Lutétien supérieur (Lapparent de Broin et al., 1993).

Le matériel figuré par Lapparent de Broin et al. (1993, fig. 24 et 25) a été déterminé comme *Palaeochelys* s. l. sp. Ce matériel est constitué d'une SP2 montrant les M12 empiétant légèrement sur celle-ci (comme chez *Hummelemys* n. g.) et d'un fragment de xiphiplastron montrant un resserrement fémoro-anal bien marqué et un repli interne des écailles du plastron bien développé. Par ces caractères, ce matériel est très proche de *Hummelemys* n. g.

## ***Merovemys n. g.***

1999 *Palaeochelys* - Nel et al., p. 70-71.

**Etymologie** : de Mérovée (allusion à l'anecdote de Clovis et du Vase de Soissons, la tortue provenant des lignites du Soissonnais et Mérovée donnant son nom à la dynastie des Mérovingiens dont Clovis fait partie) et de *emys*.

**Espèce-type** : *Merovemys ploegi* n. sp.

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues** : Argiles à Lignites du Soissonnais : Yprésien inférieur (MP 7) de Le Quesnoy ; Yprésien de Mutigny (Marne) [MP 8+9 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97), MP 8 pour Escarguel (1999)]. Présence possible dans d'autres localités de l'Yprésien de la région d'Épernay (Marne, collection Lemoine, MP 8+9 + MP10) et dans les Sables à Unios et Térédines (MP 10) de Mancy (Marne). (voir carte 4.3 chapitre 4).

**Diagnose du genre** : voir celle de l'espèce-type.

## ***Merovemys ploegi n. g. n. sp.***

1999 *Palaeochelys* sp. - Nel et al., p. 70-71.

**Etymologie** : espèce dédiée à Gaël De Ploëg, découvreur du gisement de Le Quesnoy.

**Localité-type** : Le Quesnoy, près de Houdancourt (Creil, Oise) (Nel et al., 1999).

**Horizon** : Eocène inférieur, Yprésien inférieur, MP 7, Argiles à Lignites du Soissonnais.

**Matériel-type** : **Holotype et 341 Paratypes.**

**Holotype** : QNY-681 (fig. J1 et J2, Pl. 8) : épiplastron gauche.

**Paratypes** :

**15 épiplastrons droits** : QNY-637 (fig. FF1 et FF2, Pl. 8), QNY1-685 (fig. U1 et U2, Pl. 8), QNY1-686 (fig. T1 et T2, Pl. 8), QNY1-687 (fig. R1 et R2, Pl. 8), QNY1-688 (fig. Y1 et Y2, Pl. 8), QNY-689 (fig. CC1 et CC2, Pl. 8), QNY-690 (fig. X1 et X2, Pl. 8), QNY-691 (fig. BB1 et BB2, Pl. 8), QNY-692 (fig. V1 et V2, Pl. 8), QNY-693 (fig. Z1 et Z2, Pl. 8), QNY-694 (fig. W1 et W2, Pl. 8), QNY-695 (fig. EE1 et EE2, Pl. 8), QNY-696 (fig. DD1 et DD2, Pl. 8), QNY-697 (fig. AA1 et AA2, Pl. 8), QNY-877 (fig. S1 et S2, Pl. 8).

**16 épiplastrons gauches** : QNY-636 (fig. Q1 et Q2, Pl. 8), QNY1-679 (fig. M1 et M2, Pl. 8), QNY-680 (fig. N1 et N2, Pl. 8), QNY-682 (fig. P1 et P2, Pl. 8), QNY-683 (fig. O1 et O2, Pl. 8), QNY-684 (fig. B1 et B2, Pl. 8), QNY1-703 (fig. F1 et F2, Pl. 8), QNY1-704 (fig. K1 et K2, Pl. 8), QNY-705 (fig. H1 et H2, Pl. 8), QNY-706 (fig. A1 et A2, Pl. 8), QNY-707 (fig. D1 et D2, Pl. 8), QNY-708 (fig. G1 et G2, Pl. 8), QNY-709 (fig. C1 et C2, Pl. 8), QNY-710 (fig. E1 et E2, Pl. 8), QNY-711 (fig. I1 et I2, Pl. 8), QNY-712 (fig. L1 et L2, Pl. 8).

**9 entoplastrons** : QNY-651 (fig. F1 et F2, Pl. 9), QNY1-698 (fig. D1 et D2, Pl. 9), QNY-699 (fig. A1 et A2, Pl. 9), QNY-700 (fig. H1 et H2, Pl. 9), QNY-701 (fig. C1 et C2, Pl. 9), QNY-702 (fig. I1 et I2, Pl. 9), QNY-878 (fig. B1 et B2, Pl. 9), QNY-879 (fig. E1 et E2, Pl. 9), QNY-880 (fig. G1 et G2, Pl. 9).

**3 hyoplastrons droits ou fragments** : QNY-647 (fig. O1 et O2, Pl. 9) , QNY-735 (fig. M1 et M2, Pl. 9), QNY-736 (fig. N1 et N2, Pl. 9).

**3 hyoplastrons gauches ou fragments** : QNY-737 (fig. K1 et K2, Pl. 9), QNY-738 (fig. L1 et L2, Pl. 9), QNY-648 (fig. J1 et J2, Pl. 9).

**3 hypoplastrons droits ou fragments** : QNY-649 (fig. B, Pl. 10), QNY-739 (fig. A1 et A2, Pl. 10), QNY-740 (fig. E1 et E2, Pl. 10).

**3 hypoplastrons gauches ou fragments** : QNY-742 (fig. C, Pl. 10), QNY-741 (fig. D1 et D2, Pl. 10), QNY-650 (fig. F1 et F2, Pl. 10).

**12 fragments d'hypoplastrons** : QNY-881 à QNY-892.

**4 xiphiplastrons droits** : QNY-652 (fig. G1 et G2, Pl. 10), QNY-732 (fig. I1 et I2, Pl. 10), QNY-733 (fig. H1 et H2, Pl. 10), QNY-734 (fig. J1 et J2, Pl. 10).

**4 xiphiplastrons gauches** : QNY-653 (fig. L1 et L2, Pl. 10), QNY-729 (fig. M1 et M2, Pl. 10), QNY-730 (fig. N1 et N2, Pl. 10), QNY-731 (fig. K1 et K2, Pl. 10).

**9 fragments de nicales ou nucales** : QNY-893 à QNY-897, QNY-655 (fig. C1 et C2, Pl. 11), QNY-713 (fig. D1 et D2, Pl. 11), QNY-714 (fig. B1 et B2, Pl. 11), QNY-715 (fig. A1 et A2, Pl. 11).

**4 neurales 1** : QNY-898 (fig. E2, Pl. 11), QNY-911 (fig. E1, Pl. 11), QNY-917 (fig. E3, Pl. 11), QNY-918 (fig. E4, Pl. 11).

**4 neurales 2** : QNY-766 (fig. F1, Pl. 11), QNY-767 (fig. F4, Pl. 11), QNY-768 (fig. F2, Pl. 11), QNY-927 (fig. F3, Pl. 11).

**6 neurales 3** : QNY-743 (fig. G2, Pl. 11), QNY-744 (fig. G6, Pl. 11), QNY-745 (fig. G5, Pl. 11), QNY-746 (fig. G4, Pl. 11), QNY-747 (fig. G1, Pl. 11), QNY-748 (fig. G3, Pl. 11).

**5 neurales 4** : QNY-656 (fig. H4, Pl. 11), QNY-876 (fig. H3, Pl. 11), QNY-920 (fig. H5, Pl. 11), QNY-921 (fig. H1, Pl. 11), QNY-923 (fig. H2, Pl. 11).

**6 neurales 5** : QNY-749 (fig. I1, Pl. 11), QNY-751 (fig. I6, Pl. 11), QNY-752 (fig. I5, Pl. 11), QNY-754 (fig. I3, Pl. 11), QNY-755 (fig. I4, Pl. 11), QNY-756 (fig. I2, Pl. 11).

**2 neurales 6** : QNY-758 (fig. J1, Pl. 11), QNY-759 (fig. J2, Pl. 11).

**3 neurales 7** : QNY-760 (fig. K3, Pl. 11), QNY-761 (fig. K2, Pl. 11), QNY-762 (fig. K1, Pl. 11).

**7 neurales 8** : QNY-638 (fig. L4, Pl. 11) : QNY-769 (fig. L2, Pl. 11) : QNY-770 (fig. L1, Pl. 11) : QNY-771 (fig. L7, Pl. 11) : QNY-772 (fig. L6, Pl. 11) : QNY-773 (fig. L5, Pl. 11) : QNY-774 (fig. L3, Pl. 11).

**50 neurales diverses** : QNY-634, QNY-635, QNY-654, QNY-750, QNY-753, QNY-757, QNY-763, QNY-764, QNY-765, QNY-875, QNY-899 à QNY-910, QNY-912 à QNY-916, QNY-919, QNY-922, QNY-924 à QNY-926, QNY-928 à QNY-945.

**7 SP1** : QNY-678 (fig. M6, Pl. 11), QNY-723 (fig. M4, Pl. 11), QNY-724 (fig. M5, Pl. 11), QNY-725 (fig. M2, Pl. 11), QNY-726 (fig. M3, Pl. 11), QNY-727 (fig. M1, Pl. 11), QNY-728 (fig. M7, Pl. 11).

**1 SP2** : QNY-675 (fig. N, Pl. 11).

**8 pygales ou fragments** : QNY-676, QNY-716 (fig. A1, Pl. 12), QNY-717, QNY-718 (fig. A3, Pl. 12), QNY-719, QNY-720 (fig. A4, Pl. 12), QNY-721 (fig. A2, Pl. 12), QNY-722.

**25 fragments de pleurales 1** : QNY-659, QNY-800 : gauche (fig. C1 et C2, Pl. 13), QNY-801, QNY-802 : gauche (fig. B1 et B2, Pl. 13), QNY-803 à QNY-806, QNY-807 : gauche (fig. E1 et E2, Pl. 13), QNY-808, QNY-809 : gauche (fig. A1 et A2, Pl. 13), QNY-810 à QNY-818, QNY-819 : droite (fig. D1 et D2, Pl. 13), QNY-820, QNY-821.

**6 fragments de pleurale 2** : QNY-822 (fig. F2, Pl. 13), QNY-823, QNY-824, QNY-825 (fig. F1, Pl. 13), QNY-826, QNY-827.

**7 fragments de pleurale 3** : QNY-642 (fig. G1, Pl. 13), QNY-794, QNY-795 (fig. G2, Pl. 13), QNY-796, QNY-797, QNY-798, QNY-799.

**7 fragments de pleurale 4** : 3 gauches, QNY-641 (fig. H1, Pl. 13), QNY-831 (fig. H5, Pl. 13), QNY-833 (fig. H3, Pl. 13) ; et 4 droites, QNY-828 (fig. H6, Pl. 13), QNY-829 (fig. H4, Pl. 13), QNY-830 (fig. H2, Pl. 13), QNY-832 (fig. H7, Pl. 13).



**10 fragments de pleurale 5 :** QNY-775 à QNY-784 et une **pleurale 5 droite :** QNY-663 (fig. A1, A2, A3 et A4, Pl. 14).

**9 fragments de pleurale 6 :** QNY1-785 à QNY-793 dont QNY1-790 : gauche (fig. I, Pl. 13).

**1 fragment de pleurale 7 droite :** QNY-643 (fig. J, Pl. 13).

**3 fragments de pleurale 8 droites** QNY-657 (fig. K1, Pl. 13), QNY-993 (fig. K3, Pl. 13) et gauche QNY-992 (fig. K2, Pl. 13).

**5 périphériques 1 :** 4 droites, QNY-674 (fig. B3, Pl. 12), QNY-834 (fig. B4, Pl. 12), QNY1-835 (fig. B2, Pl. 12), QNY-836 (fig. B5, Pl. 12) et 1 gauche QNY1-837 (fig. B1, Pl. 12).

**4 périphériques 2 droites :** QNY-662 (fig. C3, Pl. 12), QNY1-838 (fig. C8, Pl. 12), QNY1-839 (fig. C7, Pl. 12), QNY-842 (fig. C5, Pl. 12).

**4 périphériques 2 gauches :** QNY-840 (fig. C4, Pl. 12), QNY-841 (fig. C2, Pl. 12), QNY-843 (fig. C1, Pl. 12), QNY1-844 (fig. C3, Pl. 12).

**17 périphériques 3 ou fragments :** QNY-666, QNY-668 : gauche (fig. E2, Pl. 12), QNY1-845 : gauche (fig. E3 et E4, Pl. 12), QNY1-846 à QNY-852, QNY-853 : droite (fig. E1, Pl. 12), QNY2-946 à QNY-951.

**5 fragments de périphériques indéterminées du pont :** QNY2-952 (fig. D2, Pl. 12), QNY-953 (fig. D3, Pl. 12), QNY-954 (fig. D5, Pl. 12), QNY-955 (fig. D1, Pl. 12), QNY-956 (fig. D6, Pl. 12), QNY-957 (fig. D4, Pl. 12).

**19 périphériques 7 :** QNY-665 : droite (fig. F5, F6 et F7, Pl. 12), QNY-667, QNY-854 à QNY1-857, QNY-858 : droite (fig. F2, Pl. 12), QNY-859, QNY1-860 : gauche (fig. F1, Pl. 12), QNY-861 : gauche (fig. F3, Pl. 12), QNY-862, QNY-863, QNY-864 : gauche (fig. F14, Pl. 12), QNY1-958 à QNY-963.

**5 périphériques 8 :** QNY-664 (fig. G2, Pl. 12), QNY1-865 (fig. G1, Pl. 12), QNY1-866 (fig. G3, Pl. 12), QNY-867 (fig. G4, Pl. 12), QNY-868 (fig. G5, Pl. 12).

**5 périphériques 9 :** QNY-661 (fig. H3, Pl. 12), QNY1-869 (fig. H1, Pl. 12), QNY1-870 (fig. H5, Pl. 12), QNY-871 (fig. H4, Pl. 12), QNY-872 (fig. H2, Pl. 12).

**2 périphériques 10 :** QNY-874 (fig. I1, Pl. 12), QNY-873 (fig. I2, Pl. 12).

**30 périphériques 11 :** QNY-658, QNY-660, QNY1-964 : droite (fig. J1, Pl. 12), QNY2-965 : droite (fig. J3, Pl. 12), QNY2-966 à QNY-972 : droites, QNY-973 : droite (fig. J2, Pl. 12), QNY-974, QNY1-975, QNY2-976 : gauche (fig. J4, Pl. 12), QNY2-977 à QNY-983 : gauches, QNY-984 : gauche (fig. J6, Pl. 12), QNY-985 à QNY-987 : gauches, QNY-988 : gauche (fig. J5, Pl. 12), QNY-989 à QNY-991 : gauches.

**Autre matériel :** **Mutigny** (Marne), MP 8+9 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ou MP 8 pour Escarguel (1999).

Il s'agit d'un fragment d'hyoplastron gauche d'un jeune individu, MNHN 1961-05 (Pl. 14, fig. F et G). Ce fragment montre un fort repli des écaille humérales et un sillon huméro-pectoral médialement situé très postérieurement à l'entoplastron.

**Diagnose du genre et de l'espèce confondus :**

Testudinidae, groupe des « Ptychogasteridae », défini par les caractères apomorphes suivants au sein des « Ptychogasteridae » : le sillon postérieur de la V5 est bien avancé sur la SP2 ; nucale et Per1 et 2 légèrement allongées vers l'avant ; nucale étreécie antérieurement avec un bourrelet interne développé ; cervicale trapézoïdale avec une convexité postérieure, longue sur la nucale (28 à 35 % de la longueur de celle-ci) ; repli interne de cervicale et des M1 allongé ; SP2 allongée postérieurement ; repli des écailles très développé sur la face interne du plastron ; bourrelet gulaire légèrement étreéci et allongé, presque aussi long médialement que latéralement. Ce taxon présente aussi des caractères dont la polarité n'est pas connue : présence de trois carènes discontinues fortement marquées ; V4 courte n'atteignant pas la PL8 (sillon V5-5 situé sur la suture PL7-8).

*Merovemys ploegi* n. g. n. sp. se distingue de *Geiselemys ptychogastroides* (Hummel, 1935) par les caractères plésiomorphes suivants : une moindre différenciation des neurales 2 à 8 ; un bourrelet gulaire plus large et moins long pour sa largeur ; un sillon huméro-pectoral ne coupant pas l'entoplastron, bien postérieur à celui-ci. *Merovemys ploegi* n. g. n. sp. se distingue de *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. par son sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyoplastrons (plésiomorphe) et par les caractères apomorphes suivants : son plastron plus arrondi et plus large, son bourrelet gulaire est plus long et moins large.

**Description de l'espèce** (voir les Planches 8, 9, 10, 11, 12, 13 et 14, fig. A et D ; reconstruction proposée Planche 14, fig. H, I et J) :

Forme de la dossière : La dossière, bien ossifiée, est de forme quadrangulaire-ovale à l'avant, son contour est non dentelé. Le disque pleural, postérieurement étreéci, est cordiforme. Les plaques sont bien ossifiées, sans fontanelles à leurs limites (forme adulte).

Encoche antérieure : pas d'encoche antérieure de la dossière.

Carènes : La dossière porte trois fortes carènes discontinues : une médiane allant de la partie postérieure de la Ne1 à la partie antérieure de la SP2 ; deux latérales allant de la partie postérieure de la PL1 au début de la PL8 situées latéralement aux sillons vertébrales-costales. Les carènes montrent des discontinuités au niveau des sillons intercostaux pour les carènes latérales et intervertébraux pour la carène médiane : à l'avant des V2, 3, 4 et 5 et des C2, 3 et 4, la carène est étreécie latéralement, formant un bourrelet à sommet arrondi à anguleux. Ce bourrelet est plus ou moins étroit (variation individuelle). Au niveau des sillons C/C ou V/V, il n'y a pas de changement dans la hauteur de la carène entre la partie située à l'avant d'une costale (ou d'une vertébrale) et la partie située à l'arrière. Il existe juste une légère dépression au niveau des sillons C/C et V/V. Au milieu des V2, 3, 4 et 5 et des C2, 3 et 4, l'étreicissement de la carène s'amenuise plus ou moins et les carènes deviennent plus tectiformes, avec un sommet arrondi à anguleux. Sur la SP1, la carène médiane devient très fine. Les sillons intervertébraux et intercostaux montrent une petite convexité vers l'avant à chaque discontinuité des carènes. Les carènes sont plus ou moins marquées (variation individuelle), l'étreicissement de la carène n'étant pas toujours bien marqué.

Nucale : La nucale est étreécie, à bord antérieur de largeur moyenne. Elle est bien allongée vers l'avant. Les M1 sont latéralement longues, recouvrant un peu plus de la moitié de la longueur du coté latéral antérieur de la nucale. La face interne de la nucale présente un repli des premières marginales bien marqué et un bourrelet postérieur au repli ventral des M1 bien marqué aussi.

Cervicale : la cervicale présente une forte convexité vers l'avant de son bord postérieur. Elle est de forme trapézoïdale et couvre environ 28 à 35 % de la longueur de la nucale. Le repli ventral de la cervicale est bien développé et long.

Série neurale : La série neurale est régulière à petits cotés antérieurs avec une Ne1 quadrangulaire. Cependant, il est possible de noter une légère tendance à la présence d'une Ne4 octogonale (et donc une Ne5 quadrangulaire) (quelques Ne4 octogonales ont été trouvées ainsi que quelques PL4 sans petit côté médial) (Pl. 11, fig. H3 et H4 ; Pl. 13, fig. H2 et H4).

SP1 : La SP1 est de forme trapézoïdale, aussi large à plus large que longue (Pl. 11, fig. M1 à M7).

SP2 : La SP2 n'est pas entièrement conservée, elle est hexagonale (Pl. 11, fig. N).

Pygale : Les pygales montre une variabilité individuelle (probablement dimorphisme sexuel) : certaines sont plus larges que longues (Pl. 12, fig. A3), d'autres sont aussi larges que longues (Pl. 12, fig. A2). Certaines sont très courbée latéralement, d'autres sont resserrées postérieurement (Pl. 12, fig. A4).

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : Les périphériques postérieures au pont sont longues, plus longues que les antérieures. Les périphériques antérieures sont franchement plus longues que les écailles marginales ; au niveau des périphériques du pont et postérieures, les marginales restent plus courtes que les périphériques mais sont allongées. Les M11 sont presque aussi longues que les Per11. Le bord antérieur des Per11 est fortement incliné médialement vers l'arrière.

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des périphériques et des pleurales est assez bonne avec un léger décalage. D'autre part, la suture P11-2 s'insère sur la partie antérieure de la Per4.

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont étroites par rapport aux costales. La V5 est la plus large, V2 et 3 étant presque de même largeur. La V4 est réduite en largeur et en longueur : le sillon V4-5 se trouve latéralement sur la suture PL7-8 et la partie postérieure de la V4 est plus large que la partie antérieure de la V5 : il y a une sorte de petit étranglement au niveau du sillon antérieur de la V5.

Forme et taille de la V1 : La V1 est forme de lyre, moins large que la nucale. Les bords latéraux s'insèrent au milieu de la M1, sur la nucale.

Position de la V5 : Le sillon de la V5 avec les M12 se trouve sur la SP2, bien en avant de la suture SP2-pygale.

Correspondance costale-marginale : non connue pour C1-2 et C2-3. C3-4 avec le début de la M9 ; la V5 rejoint la M11 (juste postérieurement au sillon M10-11).

Contreforts : Le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts axillaires s'insèrent dans la PL1 et les inguinaux dans la P15/6. Les contreforts axillaires sont puissants, probablement encochés. Ils s'étendent sur environ un tiers à la moitié de la largeur des PL1. Il y a un léger bourrelet de la pleurale, médialement à cette insertion qui rejoint la côte thoracique, laquelle est renflée et longue. Les contreforts inguinaux sont puissants et s'insèrent dans la moitié des P15/6, il y a un léger bourrelet médialement à cette insertion, ce bourrelet est étroit (Pl. 14, fig. A1 à A4).

Plastron : Le lobe antérieur est aussi large que le lobe postérieur. Le plastron est probablement long par rapport à la dossière : l'avant et l'arrière atteignant les périphériques. Le plastron est large, à lobe antérieur et postérieur arrondis. Il est très fermement lié à la dossière par les contreforts axillaires et inguinaux. Les échancrures axillaires et inguinales sont assez larges. Deux crêtes latérales à l'avant et deux à l'arrière, entre les deux encoches, limitent les parties latérales du pont.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est trapézoïdal, bien élargi vers l'arrière, avec un resserrement au niveau du sillon gularo-huméral plus ou moins marqué. Les coins épiplestraux sont saillants. Le sillon gularo-huméral est juste derrière les coins épiplestraux. Les épiplestrons sont longs médialement et larges postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme losangique, de taille moyenne par rapport au lobe, large. Les hyoplastrons sont longs dans la partie médiane, le bord postérieur de l'entoplastron est situé très en avant des encoches axillaires. Les sutures épi-hyoplastrales sont dirigées latéralement, légèrement vers l'avant.

Gulaires : Les gulaires sont larges, à sillons plus ou moins arrondis vers l'extérieur. Elles mordent sur le début de l'entoplastron.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral passe largement en arrière l'entoplastron, il est rectiligne, formant un V ouvert et s'avancant fortement latéralement : les extrémités latérales de ce sillon sont bien en avant de l'encoche axillaire. Médialement, ce sillon est légèrement en avant des encoches axillaires.

Bourrelets gulaires : le bourrelet gulaire est long, présentant latéralement deux petites pointes « ptychogastéridiennes » (épaississement du bourrelet gulaire sur toute sa longueur, circonscrit à la partie latérale du bourrelet gulaire, médial à la jonction dorsale gularo-humérale, qui se termine à l'avant en forme de petite pointe en relief, plus ou moins marquée, les deux petites pointes peuvent être parallèles ou convergentes). Le repli dorsal des humérales et des pectorales sur le lobe antérieur est très large.

Ecailles axillaires et inguinales : L'écaille axillaire est située bien en avant sur le contrefort axillaire, sur la partie latéro-antérieure de l'hyoplastron, elle déborde largement sur la Per3, légèrement sur la Per4. L'écaille inguinale est plus grande, elle est située sur la partie latérale et postérieure des hypoplastrons et déborde sur les Per6 et 7. Les marginales ne débordent pas sur les hypoplastrons ou les hypoplastrons.

Pores à musc : les pores à musc sont grands à réduits, ils traversent les Per3 et les Per7 pour rejoindre la chambre pulmonaire, au niveau des sillons axillaire/marginale et inguinale/marginale.

Lobe postérieur : Le lobe postérieur est large au encoches et à la suture hypoxiphilastrale. Il est resserré au niveau du sillon fémoro-anal. Les bords latéraux du lobe postérieur sont arrondis. Les anales sont grandes : elles occupent plus de la moitié des xiphilastrons.

Encoche anale : L'encoche anale est étroite et profonde. Les pointes anales sont très saillantes. Les bords latéraux de l'encoche anale sont rectilignes à légèrement convexes vers l'extérieur.

Repli dorsal des fémorales et des anales : Sur la face interne, le repli dorsal des fémorales et des anales est large même au niveau de l'encoche anale.

## Discussion :

Parmi les formes les plus anciennes du genre polyphylétique *Echmatemys*, *Merovemys ploegi* n. g. n. sp. se distingue de :

- *Echmatemys lativertebralis* (Cope, 1875) de l'Eocène inférieur (Wasatch du Nouveau-Mexique, Etats-Unis, voir Hay, 1908) par les caractères plésiomorphes suivants : un allongement de la symphyse épipilastrale moins important ; un sillon huméro-pectoral plus en arrière ; des gulaires plus larges ; un resserrement gulaire absent ; la présence de trois fortes carènes discontinues ; un bourrelet épipilastral moins allongé.
- *Echmatemys euthneta* (Cope, 1873) de l'Eocène inférieur (Bridger, Green River, Etats-Unis, voir Hay, 1908) par les caractères plésiomorphes suivants : la V1 plus étroite que la nucale et en lyre ; un allongement de la symphyse épipilastrale moins important ; un sillon huméro-pectoral plus en arrière ; des gulaires plus larges ; un resserrement gulaire moins important et par des gulaires atteignant l'entoplastron (apomorphe).

*Merovemys ploegi* n. g. n. sp. se distingue de *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. par les caractères apomorphes suivants :

- le bourrelet gulaire moins large et plus long.
- les gulaire moins larges.
- le plastron plus arrondi et plus large.
- la nucale étreécie antérieurement.
- le repli ventral de la cervicale plus long.
- le bord postérieur de la V5 plus avancé sur la SP2.
- la SP2 plus allongée postérieurement.
- le repli des écailles plus développé sur la face interne du plastron.
- des marginales globalement plus longues sur les périphériques.

*Merovemys ploegi* n. g. n. sp. est plus primitif que *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. par les caractères suivants :

- le sillon huméro-pectoral est plus en arrière sur les hyoplastrons par rapport à l'entoplastron.
- les hyoplastrons sont plus longs médialement.
- les gulaire chevauchent moins l'entoplastron.
- la SP1 est moins étreécie postérieurement.

*Merovemys ploegi* n. g. n. sp. est plus primitif que *Geiselemys ptychogastroides* (Hummel, 1935) de l'Eocène du Geiseltal par les caractères suivants :

- la nucale et les Per1 et 2 relativement moins allongées.
- la moindre différenciation des neurales 2 à 8 qui sont hexagonales à petits côtés antérieurs, la Ne4 pouvant être quadrangulaire.
- le repli des écailles moins important sur la face interne du plastron.
- le bourrelet gulaire plus large et moins long pour sa largeur.
- l'encoche anale plus large à pointes anales plus aiguës.
- le sillon huméro-pectoral ne coupant pas l'entoplastron, bien postérieur à celui-ci, en forme de V ouvert.
- un lobe postérieur moins large et moins arrondi.

Par sa moindre différenciation neurale, *Merovemys ploegi* n. g. n. sp. est plus primitif que *Geiselemys*, *Ptychogaster* et *Geoemyda saxonica*. Il pourrait être le groupe frère du clade *Geiselemys* + (*Ptychogaster-Temnoclemmys*) et du clade *Geoemyda saxonica* d'autre part.

### **cf. *Merovemys* sp.**

Plusieurs fragments de divers gisements de l'Eocène du Bassin Parisien peuvent être attribué à *Merovemys* sp. Ces fragments étaient auparavant rapportés à *Palaeochelys* sp. (Broin, 1977). Depuis la découverte du gisement de Le Quesnoy et de sa forme de « *Ptychogasteridae* », il est maintenant possible d'attribuer correctement certains fragments.

**Région d'Epernay** (Marne) ; collection Lemoine ; MP 8+9 + MP 10; Eocène inférieur ; Yprésien.

Les fragments MNHN AL9123 (fragment de xiphiplastron gauche) et MNHN AL 9205 (hypoplastron gauche), figurés par Broin (1977, Pl. XVII, fig. 6, 7 et fig. 5), montrent un très fort repli dorsal des écailles fémorales. L'hypoplastron est assez étroit, avec un fort

processus inguinal. Le xiphiplastron montre un bord latéral peu arrondi et une encoche anale probablement profonde et assez large. Par ces caractères, ces fragments sont très proches de la morphologie de *Merovemys* n. g. par rapport à celle de *Geislemys*.

**Mancy** (Marne) ; MP 10 (Leduc, 1996 ; BiochroM'97) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien ; Sable à Unios et Térédines.

Des fragments d'hypoplastrons MNHN MA 15310, MNHN MA9267, MNHN MA 9268 et les fragments de xiphiplastrons MNHN MA 15311 et MNHN MA 15308 sont, comme le matériel précédent, assez étroits et montrent un repli dorsal des écailles fémorales fortement développé de type *Merovemys* n. g.

### 2.2.3. Discussion : hypothèses phylogénétiques proposées au sein des « Ptychogasteridae »

La figure suivante (figure 2.1) expose les hypothèses phylogénétiques proposées avec la découverte des deux nouveaux taxons. Les propositions alternatives sont en pointillés.

Les caractères aux nœuds sont :

A : élargissement du plastron, élargissement du repli dorsal des écailles du plastron, réduction des gulaire, réduction en largeur du bourrelet gulaire et allongement de celui-ci, allongement de la nucale, allongement du repli interne de la cervicale.

B : différenciation neurale, élargissement du plastron, élargissement du repli dorsal des écailles du plastron, réduction des gulaire, réduction en largeur du bourrelet gulaire et allongement de celui-ci, allongement de la nucale (certains de ces caractères peuvent être acquis homoplasiquement aux nœuds C et chez *Geoemyda saxonica*).

C : différenciation neurale de type neurales hexagonales à petits côtés antérieurs avec des neurales octogonales.

D : développement d'une charnière plastron-dossière.

E : différenciation neurale de type neurales hexagonales à petits cotés postérieurs.

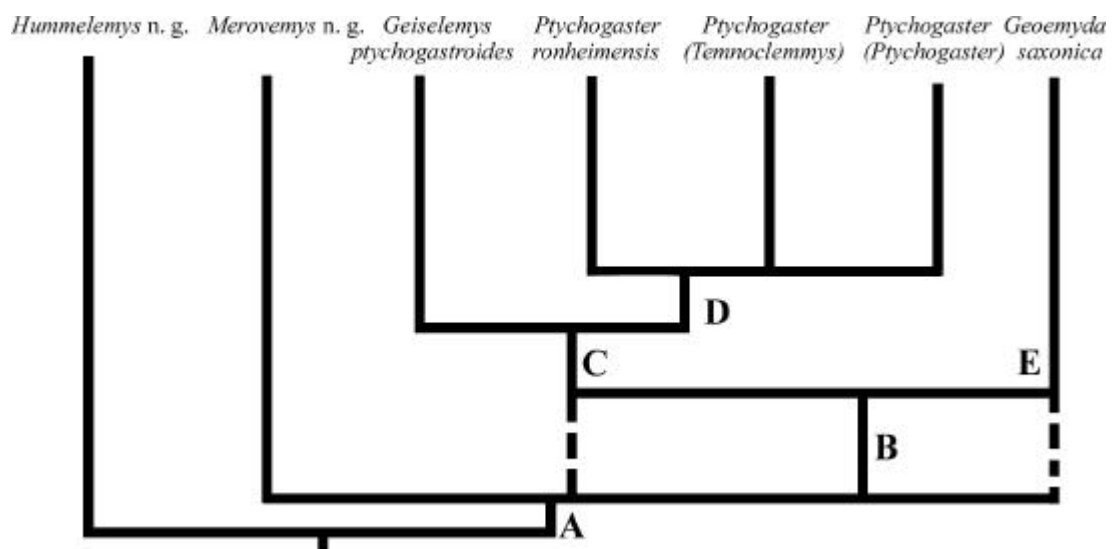


Figure 2.1 : hypothèses phylogénétiques proposées au sein des « Ptychogasteridae » (légende : voir texte ci-dessus).

La place exacte des différents genres du groupe des «Ptychogasteridae» (et notamment de *Ptychogaster (Ptychogaster)* et *Ptychogaster (Temnoclemmys)*) ainsi que leurs évolutions et leurs relations avec *Clemmydopsis* ne pourront être établis qu'à partir d'une analyse cladistique. En revanche, la place basale de *Hummelemys* n. g. et *Merovemys* n. g. ne fait aucun doute.

Ce groupe a du se développer en Europe occidentale en parallèle avec les faunes nord-américaines (dont tout ou partie d'*Echmatemys*) à partir d'un ancêtre asiatique commun plus ancien que l'Eocène (voir notamment le chapitre 4). Il n'y a pas d'espèces communes en Amérique du Nord et en Europe occidentale à partir de l'Eocène.

## 2.3. Groupe des « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* »

### 2.3.1. Discussion sur les caractères à la base du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* »

Comme ce qui a été vu en début de ce chapitre les diagnoses et les caractères au différents nœuds du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » sont établis d'après l'hypothèse alternative (non informatisée) de relations phylogénétiques proposée au chapitre 3 et reproduite à la figure 2.2 (page suivante). C'est cette hypothèse qui servira de référentiel pour toutes les discussions.

Il est nécessaire de garder en tête que les formes du groupe des «Ptychogasteridae» présentent très tôt dans le temps et dans leur évolution des apomorphies qui seront présentes (par homoplasie) beaucoup plus tard dans le temps dans le groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*». A cause de cela, bien que *Palaeoemys* soit inclus au sein des «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*», il n'est pas exclu que ce taxon soit le groupe-frère des «Ptychogasteridae» d'une part et des autres taxons du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» d'autre part. *Palaeoemys* est très primitif et le groupe des «Ptychogasteridae» peut être issu d'une forme diversifiée après *Palaeoemys*. Dans ce travail, je ne prends en compte que les formes à faible bourrelet gulaire au départ, diversifiés en Europe occidentale, à une période où cette région géographique est considérée comme isolée.

Les caractères de base du groupe ou complexe «*Palaeochelys* s.l.-*Mauremys*» sont ceux mentionnés au début de ce chapitre.

Il existe une ambiguïté sur l'état primitif du bourrelet gulaire pour les Testudinidae et particulièrement pour le groupe des «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*», car l'état bourrelet gulaire n'est pas connu chez *Elkemyis australis*. Il est probable que le faible bourrelet gulaire de *Palaeoemys* soit le bourrelet primitif car un bourrelet homologue est visible chez *Hokouchelys* (voir les illustrations de Yeh, 1974).



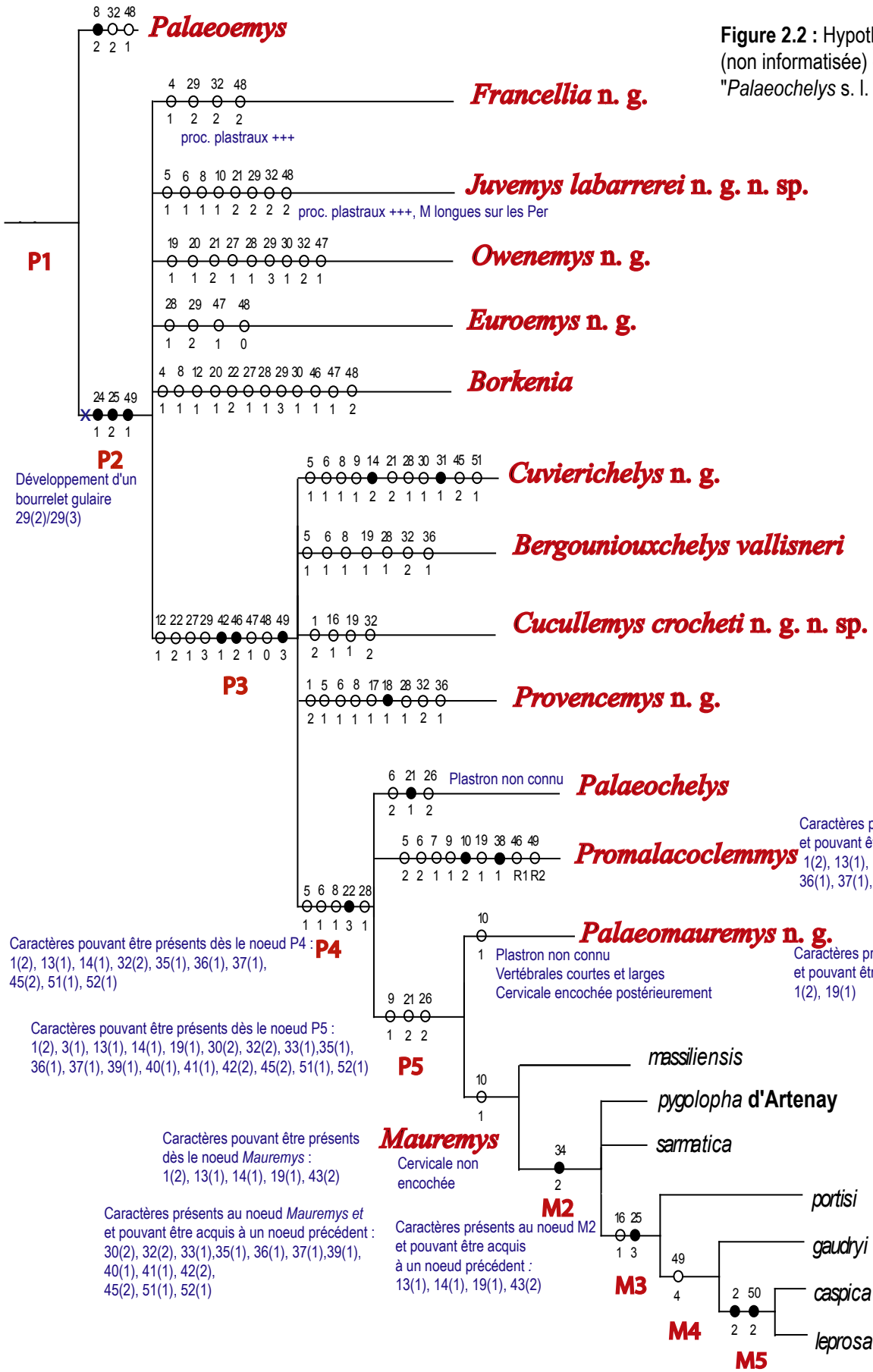


Figure 2.2 : Hypothèse phylogénétique (non informatisée) du groupe "Palaeochelys s. l. - Mauremys"

Caractères présents chez *Promalacoclemmys* et pouvant être acquis à un noeud précédent : 1(2), 13(1), 14(1), 32(2), 35(1), 36(1), 37(1), 51(1)

Caractères présents chez *Palaeomauremys* et pouvant être acquis à un noeud précédent : 1(2), 19(1)

P2 Développement d'un bourrelet gulaire 29(2)/29(3)

Caractères pouvant être présents dès le noeud P4 : 1(2), 13(1), 14(1), 19(1), 30(2), 32(2), 33(1), 35(1), 36(1), 37(1), 45(2), 51(1), 52(1)

Caractères pouvant être présents dès le noeud P5 : 1(2), 3(1), 13(1), 14(1), 19(1), 30(2), 32(2), 33(1), 35(1), 36(1), 37(1), 39(1), 40(1), 41(1), 42(2), 45(2), 51(1), 52(1)

Caractères pouvant être présents dès le noeud *Mauremys* : 1(2), 13(1), 14(1), 19(1), 43(2)

Caractères présents au noeud *Mauremys* et pouvant être acquis à un noeud précédent : 30(2), 32(2), 33(1), 35(1), 36(1), 37(1), 39(1), 40(1), 41(1), 42(2), 45(2), 51(1), 52(1)

Caractères présents au noeud M2 et pouvant être acquis à un noeud précédent : 13(1), 14(1), 19(1), 43(2)

## 2.3.2. Etude des formes du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* »

### 2.3.2.1. Le taxon de base du groupe

#### ***Palaeoemys* Schleich, 1994a**

1994a *Palaeoemys* n. g. – Schleich, p. 82-87.

**Espèce-type** : *P. hessiaca* Schleich, 1994a : 82.

**Autre espèce attribuée au genre** : *P. occitana* n. sp.

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues** : Eocène inférieur (Limite MP9 - MP 10) de Saint-Papoul (Aude, France) et de Monthelon (Marne, Sables à Unios et Térédines, France, MP 10), Eocène moyen (MP11 à MP 13) de Borken (Allemagne) (voir cartes 4.3 et 4.5 au chapitre 4).

**Diagnose originale** : voir celle de l'espèce-type *in* Schleich, 1994a.

#### **Diagnose émendée du genre :**

Testudinidae basal du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ». La seule autapomorphie est la forme de la VI qui est à bords latéraux bien arrondis, convergents vers l'avant. *Palaeoemys* présente une dossière de forme ovale à quadrangulaire-ovale, de taille moyenne à grande (25 à 40 cm) à disque pleural peu cordiforme à l'arrière, sans encoche antérieure (sur *P. occitana* n. sp.). *Palaeoemys* se distingue des autres formes du groupe « *Palaeochelys* s.l. – *Mauremys* » par son bourrelet gulaire très peu développé (état de développement le plus primitif au sein du groupe), son sillon huméro-pectoral très concave et très en arrière de l'entoplastron (plus en arrière que chez *Owenemys* n. g.), un bloc suprapygales-pygale très primitif, le rapport Long Hyo/ Larg LA est supérieur à 65%, le rapport Long Hyo/Larg Epi-Hyo entre 78% et 97%. Ce genre partage une homoplasie avec d'autres formes des complexes « *Palaeochelys* s.l. – *Mauremys* » et « *Ptychogasteridae* » : les gulaire mordent sur l'entoplastron.

#### **Discussion :**

L'état des processus plastraux de *Palaeoemys* est proche de l'état de ceux de *Merovemys* n. g. et de *Hummelemys* n. g. Il s'agit probablement de la condition primitive des processus au nœud des Testudinoidea. Les processus plastraux sont larges, légèrement encochés. Les processus axillaires touchent environ un tiers de la PL1 et il y a un léger bourrelet médialement à l'insertion de ce processus. Ce bourrelet est peu renflé et s'étend jusqu'aux côtes. Les processus inguinaux sont plus forts, probablement légèrement encochés, ils touchent un tiers à la moitié des PL5/6 mais il n'y a pas de bourrelet médialement à l'insertion de ces processus.

La forme de la dossière plutôt ovale, légèrement quadrangulaire à l'avant est dérivée par rapport à des formes comme *Chelydra*. Cette forme de dossière est probablement la forme primitive du complexe « *Palaeochelys* s.l. – *Mauremys* ».

La présence d'écaillés axillaires et inguinales et de pores à musc antérieurs et postérieurs (au sein des périphériques ou entre les périphériques et le plastron) chez *Palaeoemys* est la condition primitive au sein des Testudinidae.

Chez *Palaeoemys*, la cervicale varie spécifiquement de courte à allongée sur la nucale ; l'allongement de la cervicale étant apomorphe.

### ***Palaeoemys hessiaca* Schleich, 1994a**

1994a *Palaeoemys* n. g. *hessiaca* n. sp. – Schleich, p. 82-87 ; Pl. I ; Pl. II, fig. 1 ; text-fig. 1 & 2.

**Localité-type :** Borken (Hessen, Allemagne).

**Horizon :** Eocène moyen (Schleich, 1994a), Lutétien, MP11 à MP 13 environ.

**Matériel-type :** Holotype n°1992/1 en collection au Musée de la ville de Borken mais en dépôt au Musée d'histoire Naturelle de la ville de Kassel (Allemagne) : un fragment de dossière et un plastron (Pl. 15, fig. A, B et C ; Pl. 16, fig. A, B et C ; reconstitution Pl. 16, fig. D et E).

**Diagnose originale de l'espèce-type :** voir Schleich (1994a, p. 82).

#### **Diagnose éméndée de l'espèce :**

Espèce du genre *Palaeoemys*, se distingue de *P. occitana* n. sp. par sa plus grande taille (40 cm) ; par ses processus inguinaux plus faibles atteignant un tiers des PL5/6 ; par ses sillons inter-vertébraux plus étroits par rapports aux costales (Larg V2-3/Larg C2 = 30%) et par rapport à la nucale (Larg V2-3/Larg Nu = 45%) ; par sa vertébrale 3 plus longue que large (Larg/Long = 80%) et par les plésiomorphies suivantes au sein du genre : sa cervicale est plus large que longue (Long/Larg environ 220%), empiétant peu sur la nucale (Long Cer/Long Nu environ 10%).

**Description :** voir Schleich, 1994a.

#### **Description complémentaire :**

Forme de la dossière : La dossière, bien ossifiée, est de grande taille (40 cm), de forme ovale. Le disque pleural est modérément cordiforme.

Encoche antérieure : la partie antérieure de la dossière étant manquante, il n'est pas possible de connaître sa forme à l'avant.

Carènes : La dossière porte une carène postérieure sur la Ne8, la SP1 et la SP2 : elle est à sommet arrondi et plutôt large

Nucale (Pl. 15, fig. A et B) : large, à bord antérieur large. Les M1 sont latéralement longues, recouvrant un peu plus de la moitié de la longueur du côté latéral antérieur de la nucale. La face interne de la nucale présente un très faible repli ventral de la cervicale et des premières marginales.

Cervicale : courte et large (deux caractères primitifs) contrairement au dessin de Schleich (1994a, text-fig. 1).

Série neurale : Ne2 à 8 hexagonales à petits côtés latéro-antérieurs.

SP1, SP2, pygale : Le bloc SP1-SP2-pygale est très primitif avec une large SP1 trapézoïdale et une SP2 encore mal différenciée, large, peu hexagonale. La pygale n'est pas conservée mais d'après les sutures de la SP2 et la longueur des périphériques postérieures, la pygale est plutôt étroite et longue, aussi large que longue à légèrement plus longue que large.

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : Les périphériques sont plus ou moins de même longueur que les écailles marginales correspondantes (sauf Per1 et probablement Per2) mais globalement le sillon des marginales reste légèrement en dessous de la suture des périphériques en vue latérale.

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance pleuro-périphériques est bonne.

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont très étroites par rapport aux costales et leurs sillons sont légèrement sinueux. Elles sont plus longues que larges (sauf la V5). La V5 est la vertébrale la plus large, les autres vertébrales sont sub-égales (la V4 est légèrement plus large que les trois premières). Antérieurement, les bords latéraux de la V5 sont peu divergents, comme resserrés, puis ils s'élargissent postérieurement.

Forme et taille de la V1 (Pl. 15, fig. A et B) : La V1, plus étroite que la nucale est arrondie, ses bords latéraux s'insèrent au milieu de la M1, sur la nucale.

Position de la V5 : d'après les fragments de Per11 et la SP2, latéralement, le sillon de la V5 avec les M12 se trouve au niveau de la suture SP2-pygale, juste postérieur à celle-ci de quelques millimètres. Par contre, il n'est pas possible de connaître la position médiane de la V5 par rapport à la pygale.

Correspondance costale-marginale : le sillon C1-2 s'insère sur le premier tiers de la M5, sur la Per4 postérieurement ; le sillon C2-3 est en contact avec M7 antérieurement, sur la partie postérieure de la Per7. La SP2 étant très large, le contact du sillon C4-V5 se fait avec la M11 au niveau du point de rencontre des sutures Per10-11 et SP2-PL8.

Contreforts : Les contreforts axillaires ne sont pas préservés, cependant d'après le fragment de PL1 et les marginales du pont, les contreforts étaient modérément puissants, atteignant environ un tiers de la largeur de la PL1. Médialement à ces contreforts, les bourrelets osseux sont bien développés et épais jusqu'à la côte 2 de la P11. De même, les contreforts inguinaux s'insèrent entre le tiers et la moitié de la largeur des PL5 et 6. Cependant, il n'existe aucun renflement osseux sur les pleurales médialement à cette insertion.

Les parties libres (médianes) des côtes sont longues.

Plastron (Pl. 16, fig. B et C) : Le plastron est court par rapport à la dossière : à l'arrière, les pointes anales n'atteignent pas la partie interne du rebord de la dossière, de même à l'avant avec le bord antérieur. Il est très étroit, de forme quadrangulaire. Les échancrures axillaires et inguinales sont très larges. Les deux lobes sont à peu près de même largeur.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est peu trapézoïdal, plutôt quadrangulaire, peu élargi vers l'arrière, sans resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Le bord antérieur est rectiligne, ainsi que les bords latéraux du lobe. Les coins épiplastraux sont émoussés. Le sillon gularo-huméral s'infléchit déjà légèrement sur l'extrémité latérale de la face ventrale du lobe pour rejoindre la face dorsale. Les épiplastrons sont courts médialement et étroits postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est rhomboïde, moyen dans le lobe ; les sutures épi-hyoplastrales sont dirigées latéralement. Les hyoplastrons sont longs dans la partie médiane, le bord postérieur de l'entoplastron est situé très en avant des encoches axillaires.

Gulaires : Les gulaires sont larges et à angle très ouvert, à sillons assez rectilignes. Le sillon gularo-huméral est à peine sur l'entoplastron.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral passe très largement en arrière de l'entoplastron, il est concave et légèrement arrondi, s'avancant légèrement latéralement avec une petites sinuosités vers l'avant : les extrémités latérales de ce sillon sont légèrement en

avant de l'encoche axillaire. Médialement, ce sillon est juste postérieur aux encoches axillaires.

**Bourrelet gulaire** (Pl. 16, fig. A) : Le bourrelet gulaire n'est pas développé, il se limite à un simple repli des écailles gulaires aux niveau des deux coins épiplostaux. Par contre, la zone d'insertion de la peau et des différents tissus conjonctifs est très longue sur le bord antérieur du lobe et cette zone est bien marquée par de petites aspérités osseuses. Le repli dorsal des humérales et des pectorales n'est pratiquement pas visible tellement il est fin, celui des fémorales et des anales est un peu plus développé.

**Écailles axillaires et inguinales** : L'écaille axillaire est plutôt large et courte et déborde sur la partie latéro-antérieure de l'hyoplastron (le reste n'est pas connu). L'écaille inguinale est large et longue, elle occupe une partie latérale des hypoplastrons et déborde légèrement sur les Per6 et 7. Les marginales débordent à peine sur les hypoplastrons et les hypoplastrons.

**Pores à musc** : Des pores à musc sont présents au niveau des Per3 et 7, respectivement à l'avant des écailles axillaires et à l'arrière des écailles inguinales. Ils sont au niveau de la jonction de ces écailles avec les marginales et avec l'insertion des tissus de la peau sur la dossière.

**Lobe postérieur** : Le lobe postérieur est plutôt quadrangulaire (primitif) et il est très convexe (individu mâle). Le sillon abdomino-fémoral rejoint latéralement l'encoche inguinale. La partie médiane de ce sillon est situé bien antérieurement à l'encoche inguinale. Le lobe postérieur n'est pas resserré au niveau des anales. Les bords latéraux du lobe postérieur sont légèrement arrondis. Les anales sont grandes : elles occupent plus de la moitié des xiphiplastrons.

**Encoche anale** : L'encoche anale est large et profonde et les pointes anales sont un peu émoussées.

## *Palaeoemys occitana* n. sp.

**Étymologie** : nom dérivé de Occitanie, région linguistique située au sud de la France.

**Localité-type** : Saint-Papoul (Aude, France).

**Horizon** : Limite MP 9 – MP 10 (Labarrère, com. pers.) ou MP 10 (Marandat, 1987) ; Eocène inférieur, Cuisien (Tong, 1998).

**Matériel-type** : Un holotype et sept paratypes.

**Holotype** : MNHN SPP 18 : dossière et plastron et connexion (Pl. 17, fig. C et D; Pl. 18 fig. C ; Pl. 19, fig. D, E et F ; reconstitution Pl. 18, fig. D).

**Paratypes** :

- MNHN SPP 19 : dossière (très fragmentaire) et plastron en connexion (Pl. 17, fig. A et B ; Pl. 18, fig. A et B ; Pl. 19, fig. A, B et C) ;
- MNHN SPP 2 : hyoplastron gauche (Pl. 18, fig. E et F) ;
- MNHN SPP 9 : nucale ;
- MNHN SPP 10 : nucale (Pl. 19 ; fig. I, J et K) ;
- MNHN SPP 11 : nucale (Pl. 19 ; fig. G et H) ;
- MHNH SPP14 : fragment de nucale, Per1 à 2 droites, fragment de Per3 droite, fragment de PL1 droite (Pl. 20 ; fig. A, B et C) ;
- MNHN SPP 20 : hyoplastron gauche (coll. Landréat).

**Diagnose de l'espèce :**

Espèce du genre *Palaeoemys*, se distingue de *P. hessiaca* par sa plus petite taille (20 à 25 cm) ; par les sillons inter-vertébraux un peu plus larges par rapports aux costales (Larg V2-3/Larg C2 = 46%) et un peu plus larges par rapport à la nucale (Larg V2-3/Larg Nu = 58%) ; par la vertébrale 3 aussi large que longue ; par les processus inguinaux plus forts, atteignant la moitié des PL5/6 et par les caractères suivants, apomorphes au sein du genre : la cervicale plus étroite, aussi longue que large (Long/Larg entre 85% et 116%) et plus longue sur la nucale (Long Cer/Long Nu de 35% à 39%).

**Description de l'holotype MNHN SPP 18** (Pl. 17, fig. C et D; Pl. 18, fig. C ; Pl 19, fig. D, E et F ; reconstitution Pl. 18, fig. D) :

Parties conservées : Nucale, Ne1 à 5 ; PL1 à 5 gauches et droites, fragments des Per1 à 7 droites, hyoplastron droit, épiplastron droit et fragment du gauche, entoplastron, fragments de l'hypoplastron droit.

Forme de la dossière : La dossière était probablement de forme ovale à quadrangulaire ovale.

Encoche antérieure : non connue. Les nucales présentent une légère encoche antérieure.

Carènes : Absence de carène latérale. Il est impossible de statuer sur la présence d'une carène médiane.

Nucale : large. Les M1 sont latéralement longues, recouvrant un peu plus de la moitié de la longueur du coté latéral antérieur de la nucale. La face interne de la nucale présente un très faible repli ventral de la cervicale et des premières marginales.

Cervicale : longue et large (l'allongement de la cervicale est dérivé).

Série neurale : Ne1 quadrangulaire, Ne2 à 5 hexagonales à petits côtés latéro-antérieurs.

SP1, SP2, pygale : Le bloc SP1-SP2-pygale n'est pas connu.

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : La Per1 est plus longue que les M1 et M2. Les autres marginales sont a priori aussi longues que les périphériques ou un peu plus courtes.

Correspondance pleuro-périphérique : Il y a correspondance des périphériques et des pleurales pour les parties connues.

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont étroites par rapport aux costales et leurs sillons sont légèrement sinueux. Les V1 à 3 sont aussi larges que longues à légèrement plus longues que larges. Elles sont à peu près de même largeur.

Forme et taille de la V1 : La V1, plus étroite que la nucale est arrondie, ses bords latéraux s'insèrent au milieu de la M1, sur la nucale.

Position de la V5 : non connue.

Correspondance costale-marginale : non connue.

Contreforts : Les contreforts axillaires sont modérément larges et atteignent la moitié de la PL1, la partie médiane des PL1 est mal conservée pour étudier la présence d'un bourrelet osseux médian aux contreforts. Les contreforts inguinaux sont larges, probablement légèrement encochés et ils s'insèrent à la moitié de la largeur des PL5 et 6. Médialement aux contreforts, il existe un bourrelet osseux épais mais qui ne va pas jusqu'à la partie libre des côtes.

Les parties libres (médianes) des côtes sont longues.

Plastron : les hypoplastrons et les xiphiplastrons ne sont pas connus sur l'holotype. Les échancrures axillaires sont larges.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est peu trapézoïdal, plutôt quadrangulaire, peu élargi vers l'arrière, sans resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Le bord antérieur est rectiligne, ainsi que les bords latéraux du lobe. Les coins épiplostraux sont émoussés, légèrement relevés. Le sillon gularo-huméral s'infléchit déjà légèrement sur l'extrémité latérale de la face ventrale du lobe pour rejoindre la face dorsale. Les épiplostrons sont courts médialement et étroits postérieurement.

Entoplostron et hyoplostrons : L'entoplostron est de forme losangique, moyen à petit dans le lobe. Les hyoplostrons sont longs dans la partie médiane, le bord postérieur de l'entoplostron est situé très en avant des encoches axillaires. Les sutures épi-hyoplostrales sont dirigées latéralement, peu vers l'avant.

Gulaires : Les gulaires sont larges et à angle très ouvert, à sillons assez rectilignes. Le sillon gularo-huméral est à peine sur l'entoplostron.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral passe très largement en arrière de l'entoplostron, sa forme n'est pas nette mais il s'avance légèrement latéralement : les extrémités latérales de ce sillon sont légèrement en avant de l'encoche axillaire. Médialement, ce sillon est au niveau des encoches axillaires.

Bourrelets gulaires : Le bourrelet gulaire n'est pas développé, il se limite à un simple repli des écailles gulaires aux niveau des deux coins épiplostraux. Par contre, la zone d'insertion des différents tissus conjonctifs et de la peau est très longue sur le bord antérieur du lobe et cette zone est bien marquée par de petites aspérités osseuses. Le repli dorsal des humérales n'est pratiquement pas visible tellement il est fin.

Écailles axillaires et inguinales, pores à musc, lobe postérieur, encoche anale : non connus.

### **Description des paratypes :**

La dossière et le plostron MNHN SPP 19 sont très fragmentaires, ils sont conformes à l'holotype. Le lobe postérieur est étroit (à peu près de même largeur que le lobe antérieur), le repli dorsal des fémorales est très fin.

Les hyoplostrons MNHN SPP 2 et MNHN SPP 20 sont longs et étroits, l'entoplostron est bien en avant des encoches axillaires, le sillon huméro-pectoral est très concave, bien postérieur à l'entoplostron.

Les nucales MNHN SPP 9, MNHN SPP 10 et MNHN SPP 11 sont fragmentaires et conformes à l'holotype avec une longue cervicale, un très faible repli ventral de la cervicale et des M1.

Le fragment MHNH SPP14 montre aussi un faible repli des écailles sur la face interne de la nucale, une cervicale longue. L'étude des nucales et ce dernier fragments suggère la présence d'une très faible encoche de la nucale et pas d'allongement des périphériques antérieures.

## ***Palaeoemys* sp.**

**Monthelon** (Marne) ; Eocène inférieur ; Sable à Unios et Térédines, MP 10 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97).

Matériel : un hyoplostron droit (MNHN MT 17369, coll. Landréat, Pl. 20, fig. D) et un hyoplostron gauche (MNHN MT 17368, coll. Landréat, Pl. 20, fig. E).

### 2.3.2.2. Le nœud P2

A partir du nœud P2, les formes du complexe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » partagent quatre synapomorphies (voir figure 2.2 et chapitre 4) :

- SP1 trapézoïdale, à base large ou à base étreécie (SP1 plus quadrangulaire, plus étreécie que chez *Palaeoemys*) [24(1)].
- SP2 bien individualisée, hexagonale, à bords latéraux et postérieurs rectilignes et sub-égaux en longueur [25(2)].
- La position médiane du sillon huméro-pectoral par rapport à l'entoplastron est plus avancée que chez *Palaeoemys* mais est toujours au moins bien postérieure à l'entoplastron [49(1)]. Les états 49(1) et 49(2) sont présents chez les formes du nœud P2. Il est possible de considérer l'état 49(1) comme étant présent au nœud P2 et la présence de l'état 49(2) chez certaines espèces de ce nœud peut être considérée comme une apomorphie au sein des différents genres de ce nœud (notons que l'avancée du sillon huméro-pectoral sur les hyoplastrons est très homoplasique).
- le développement de deux bourrelets épiplastraux latéraux et d'un repli dorsal des gulaires à la symphyse sans pointe « ptychogastérienne ».

Ces apomorphies sont homoplasiques à une échelle plus grande si l'on regarde ce qui se passe chez les « *Ptychogasteridae* ».



## *Francellia* n. g.

**Étymologie :** *Francellia*, en l'honneur de France de Lapparent de Broin.

**Espèce type :** *Francellia salouagmirae* n. g. n. sp.

**Autre espèce attribuée au genre :** *Ocadia messeliana* (*pro parte*) Staesche, 1928 = *Francellia messeliana* (Staesche, 1928).

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues :** Eocène inférieur (MP 7) de Rians (France) ; Eocène moyen (MP11) de Messel (Allemagne). Possible présence à La Livinière 1-Ancely (Hérault ; Eocène moyen ; MP 13) (voir cartes 4.3 et 4.5 du chapitre 4).

### **Diagnose du genre :**

Testudinidae du groupe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » situé à la base du nœud P2. Dossière de forme étroite, quadrangulaire-ovale à l'avant, à disque pleural cordiforme à l'arrière, de taille petite à moyenne (10 à 20 cm) ; une à trois carènes bien marquées sur la dossière ; plastron court par rapport à la dossière ; marginales plus courtes que les périphériques mais pouvant être longues au niveau du pont ; Long Hyo/ Larg LA entre 57 et 63 % et Long Hyo/Larg suture Epi-hyo = 78 %.

Apomorphies : bourrelet gulaire et repli des gulaire légèrement développés ; encoche antérieure de la dossière plus ou moins forte, formée par l'allongement modéré des Per1 et parfois des Per2 ; gulaire mordant sur l'entoplastron ; développement des processus plastraux, plus puissants que *Palaeoemys*, non encochés et larges, atteignant la moitié des PL1 et PL5/6 (moins puissants que chez *Juvenis* n. g.) ; sillon huméro-pectoral rectiligne.

Se distingue de *Palaeoemys*, de *Borkenia* et de *Juvenis* n. g. par la V1 en lyre (plésiomorphe) ; de *Owenemys* n. g. par la forme plésiomorphe de son plastron et le moindre développement de son bourrelet gulaire ; de *Euroemys* n. g. et de *Cucullemys* n. g. par des processus plus puissants (apomorphe) et la forme de la dossière plus étroite.

**Autres caractères :** Nucale légèrement allongée, à bord antérieur assez large, portant une cervicale courte. V1 plus étroite que la nucale en forme de lyre. Série vertébrale étroite par rapport à la nucale et par rapport aux costales. La V5 est postérieurement au niveau de la suture pygale-SP2 (juste avant ou juste après). Bonne correspondance des périphériques et des pleurales, M1 courtes à moyennes sur la nucale. Repli ventral des M1 et de la cervicale court. Pygale plutôt longue et légèrement plus large que longue. Le plastron est étroit et court par rapport à la dossière à bords rectilignes, à lobes antérieur et postérieur quadrangulaires. Encoches axillaires et inguinales larges. Pas de resserrement ou faible resserrement au sillon gularo-huméral et au niveau du sillon fémoro-anal. Gulaire courtes, à angle très ouvert, à sillons assez rectilignes, mordant sur l'entoplastron. Humérales plus longues que les Pectorales. Sillon huméro-pectoral médialement au niveau des encoches axillaires, bien en arrière de l'entoplastron, de forme rectiligne. Long Hyo/Larg LA inférieur à 55%. Entoplastron petit à moyen dans le lobe, bien en avant des encoches axillaires. Encoche anale large, assez profonde à pointes légèrement saillantes.

### **Discussion :**

*Francellia* partage avec les autres taxons de la base du nœud P2 des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- la présence d'une encoche antérieure de la dossière plus ou moins forte [4(1)]. Elle est formée par l'allongement modéré des Per1 et parfois Per2 (au niveau de la Per1 ou au

- niveau de la suture Per-2) et avec une légère encoche antérieure de la nucale. Homoplasie avec *Borkenia*.
- Bourrelet gulaire et repli des gulaire légèrement développés, de type 2 [29(2)]. Le repli des gulaire est légèrement développé à la symphyse ainsi qu'aux coins des épiplastons. Le repli dorsal du sillon gularo-huméral est visible, légèrement développé, il est de direction oblique à longitudinal. Homoplasie avec *Juvenemys* n. g. et *Euroemys* n. g. mais pas tout à fait le même bourrelet gulaire que *Euroemys* n. g.
  - les gulaire mordent sur le début de l'entoplastron [32(2)], homoplasie avec *Palaeoemys*, *Juvenemys* n. g., *Owenemys* n. g. et les formes du nœud P3 (sauf *Cuvierichelys* n. g.).
  - le sillon huméro-pectoral rectiligne à légèrement sinueux [48(2)], homoplasie avec *Borkenia* et *Juvenemys* n. g.
  - le développement des processus plastraux (non codé dans l'analyse cladistique) qui sont plus puissants que *Palaeoemys*, non encochés et larges, atteignant la moitié des PL1 et PL5/6. Ils sont moins puissants que chez *Juvenemys* n. sp.

Par sa V1 étroite, *Francellia* n. g. se distingue des formes à V1 plus large que la nucale. Parmi les formes des nœuds P2 et P3 à V1 plus étroite que la nucale :

- *Francellia* n. g. se distingue de *Palaeoemys* par les caractères suivants :
  - apomorphies : processus plus puissants, encoche de la dossière et allongement des Per1, développement des bourrelets gulaire, SP1 étrécie et SP2 bien hexagonale, sillon huméro-pectoral plus avancé sur les hyoplastrons, léger élargissement à la suture hypo-xiphiplastrale.
  - plésiomorphie : V1 en lyre.
- *Francellia* n. g. se distingue de *Borkenia* par les caractères suivants :
  - apomorphies : processus plus puissants, gulaire chevauchant l'entoplastron, une forme de dossière plus étroite.
  - plésiomorphie : V1 en lyre, plastron plus étroit à encoches plus larges et à bords latéraux plus rectilignes, lobe antérieur plus quadrangulaire, le plus faible développement des bourrelets gulaire, sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyoplastrons, nucale plus large antérieurement, plastron plus petit par rapport à la dossière.
- *Francellia* n. g. se distingue de *Owenemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : processus plus puissants, sillon huméro-pectoral rectiligne, encoche de la dossière et allongement des Per1, une forme de dossière plus étroite.
  - plésiomorphies : plastron plus étroit à encoches plus larges et à bords latéraux plus rectilignes, lobe antérieur plus quadrangulaire, plus faible développement des bourrelets gulaire, plastron plus petit par rapport à la dossière, sillon V5-M12 au niveau de la suture SP2-pygale.
- *Francellia* n. g. se distingue de *Euroemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : une forme de dossière plus étroite, encoche de la dossière et allongement des Per1, gulaire chevauchant l'entoplastron.
  - plésiomorphies : plastron plus étroit à encoches plus larges, processus plus puissants, plastron plus petit par rapport à la dossière, sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyoplastrons.
- *Francellia* n. g. se distingue de *Cucullemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : processus plus puissants, une forme de dossière plus étroite, encoche de la dossière et allongement des Per1, disque pleural plus cordiforme à l'arrière et plus allongé.

- plésiomorphies : plastron plus étroit, sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyoplastrons, sillon V5-M12 au niveau de la suture SP2-pygale, lobe antérieur plus quadrangulaire.

*Francellia* n. g. est très proche de *Juvenys* n. g. par la forme de son plastron, la position et la forme du sillon huméro-pectoral, la forme du bourrelet gulaire et la présence de carènes bien marquées. Il diffère de *Juvenys* n. g. par les caractères plésiomorphes suivants : V1 en lyre et plus étroite que la nucale, vertébrales plus étroites par rapport à leur longueur et processus plastraux moins développés.

### ***Francellia salouagmirae* n. g. n. sp.**

**Etymologie :** espèce dédiée à Saloua Gmira qui a préliminairement étudié ce matériel lors de son DEA.

**Localité-type :** Rians (Var, France).

**Horizon :** MP 7 (Leduc, 1996 ; BiochroM'97), MP 8 pour Escarguel (1999) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Sables bleutés de Rians.

**Matériel-type :** Holotype MNHN RI 451 : une dossière et un plastron en connexion (Pl. 21, fig. A et B ; Pl. 22, fig. A, B C et D ; Pl. 23, Fig. A, B, C, D et E ; reconstitution Pl. 23, fig. F).

#### **Diagnose de l'espèce :**

Espèce du genre *Francellia*, se distingue de *F. messeliana* par : le sillon V5-M12 à cheval sur la suture SP2-pygale ; la forme plus étroite de la dossière ; la carène médiane discontinue à sommet arrondi plus étroit ; la présence de deux carènes latérales bien marquées ; une dossière avec un allongement antérieur bien marqué à la suture Per1-2 ; la V4 non élargie (Larg V5/Larg V4 = 155%) ; le sillon V4-5 très étroit ; des vertébrales plus longues que larges ; des marginales plus courtes par rapport aux périphériques ; une coïncidence du sillon C2-3 avec le sillon M6-7 ; une coïncidence du sillon C3-4 avec le sillon M8-9 ; une coïncidence du sillon C3-4 avec le sillon M10-11 ; le rapport Long/Larg des gulaire plus grand : 43 % ; le rapport Long Gu/Long Pec plus grand : 67 % ; les hypoplastrons sont plus longs et/ou plus étroits (plésiomorphie) : Long Hypo/Larg LP = 87 % ; le sillon huméro-pectoral médialement un peu plus reculé (plésiomorphie).

#### **Description de l'holotype MNHN RI 451 :**

**Forme de la dossière :** La dossière, bien ossifiée, est de forme ovale et étroite (longueur : 16,8 cm ; largeur : 10,2 cm), peu bombée, son contour est non dentelé. Le disque pleural, postérieurement étréci, est modérément cordiforme. Les plaques sont bien ossifiées, sans fontanelles à leurs limites (forme adulte).

**Encoche antérieure :** L'avant de la dossière est de forme quadrangulaire, avec le bord avant assez rectiligne à cause de la présence d'un allongement marqué des périphériques vers l'avant au niveau de la suture Per1-2.

**Carènes :** La dossière porte trois carènes : une médiane légèrement discontinue allant de la Ne3 au début de la SP2 et deux latérales continues allant de la PL1 au début de la PL6. La carène médiane n'est pas interrompue au niveau des sillons intervertébraux mais elle est plus faible à ce niveau. Par contre, elle est plus forte au milieu de la longueur des vertébrales (soit au niveau de la Ne2, Ne4, Ne6 et SP1). Cette carène est étroite et à sommet arrondi. Les deux carènes latérales sont aussi à sommets arrondis mais elles sont plus larges et plus atténuées, elles se situent environ à 1,8 cm latéralement à la ligne médiane de la dossière.

Nucale : La nucale, non conservée, est assez large (caractère primitif), à bord antérieur large. Les M1 sont latéralement longues, recouvrant un peu plus de la moitié de la longueur du côté latéral antérieur de la nucale. La face interne de la nucale présente un repli des premières marginales peu marqué et court.

Cervicale : non conservée.

Série neurale : La Ne1 et la Ne2 ne sont pas conservées. Les Ne3 à 7 sont de forme régulière, hexagonales à petits côtés antérieurs. La Ne8 est aussi hexagonale avec les côtés latéro-antérieurs aussi grands que les latéro-postérieurs.

SP1 : La SP1, de forme trapézoïdale, est aussi large que longue.

SP2 : La SP2 n'est pas entièrement conservée, elle est hexagonale et plus longue que la SP1.

Pygale : La pygale est plus large que longue, et plus courte que les suprapygaes.

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : Les périphériques antérieures au pont sont un peu plus courtes que les postérieures au pont, la suture Per1-2 est longue, plus longue que la suture Per1-nucale. Les périphériques sont franchement plus longues que les écailles marginales correspondantes sauf pour les M12.

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des périphériques et des pleurales est assez bonne avec quelques petites irrégularités : PL1-2 s'insère sur la partie antérieure de la Per4 (juste après la suture Per3-4) ; PL2-3 sur Per5 antérieurement à gauche (juste après la suture Per4-5) et sur Per4-5 à droite ; PL3-4 sur Per5-6 ; PL4-5 sur Per6 postérieurement (juste avant la suture Per6-7) ; PL5-6 sur Per7-8 ; PL6-7 sur Per8-9 ; PL7-8 sur Per9-10 ; PL8-SP2 sur Per11 antérieurement (juste après la suture Per10-11).

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont étroites par rapport aux costales et leurs sillons sont peu sinueux. La V5 est la plus large, V2, 3 et 4 étant presque de même largeur. Ces dernières sont à peine plus longues que larges. La V5, plus large que longue, débordé à peine sur la pygale en son milieu. La partie postérieure de la V4 est plus large que la partie antérieure de la V5 : il y a une sorte de petit élargissement au niveau du sillon postérieur de la V4 ou d'étrécissement au niveau du sillon antérieur de la V5. L'insertion de la V5 dans la V4 est située très antérieurement sur la PL8, à la limite avec la PL7 et la Ne8.

Forme et taille de la V1 : La V1 est légèrement en forme de lyre, moins large que la nucale. Les bords latéraux s'insèrent au milieu de la M1, sur la nucale.

Position de la V5 : Le sillon de la V5 avec les M12 se trouve au niveau de la suture SP2-Pygale : médialement ce sillon est sur la pygale (juste postérieurement à la suture), latéralement les M12 chevauchent légèrement la SP2 (dans sa partie latéro-postérieure).

Correspondance costale-marginale : C1-2 s'insère sur le premier tiers de la M5, sur la Per4 postérieurement ; C2-3 avec M7 antérieurement, sur la partie postérieure de la Per7 ; C3-4 avec le sillon M8-9 sur le milieu de la Per8. En vue latérale, la V5 rejoint le sillon M10-11 sur la Per10 bien en dessous de la suture périphérique-pleurale.

Contreforts : Le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts axillaires s'insèrent dans la PL1 et les inguinaux dans la 5 et la 6. Les contreforts sont très puissants, très larges, peu ou pas encochés. Leurs sutures s'étendent sur la moitié de la largeur des pleurales environ. L'état des bourrelets médians n'est pas connu. D'après les fragments de PL1, le bourrelet médian était présent sur celle-ci mais son intensité n'est pas connue.

Plastron : Le lobe antérieur est un peu plus large que le lobe postérieur (Larg LA/Larg LP = 1,11). Le lobe postérieur est un peu plus long que large (Larg LP/Long LP = 96 %). Le plastron est court par rapport à la dossière : les pointes anales n'atteignent pas la partie interne du rebord le dossière, sa position par rapport à l'avant de la dossière n'est pas connue. Le plastron est très étroit, de forme quadrangulaire (primitif). Il est très fermement lié à la

dossière par les contreforts axillaires et inguinaux. Les échancrures axillaires et inguinales sont larges, et plus particulièrement les inguinales. Deux crêtes latérales à l'avant et deux à l'arrière, entre les deux encoches, limitent les parties latérales du pont. Ces deux parties latérales du pont sont en pente et font l'union entre la dossière et le plastron. Les lobes antérieurs et postérieurs du pont sont graciles, étroits et longs.

**Lobe antérieur :** Le lobe antérieur est peu trapézoïdal, plutôt quadrangulaire, peu élargi vers l'arrière, sans resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Le bord antérieur est rectiligne, ainsi que les bords latéraux du lobe. Les coins épiplestraux sont bien marqués, saillants, à peine recourbés dorsalement. Le sillon gularo-huméral est juste derrière les coins épiplestraux (4mm, la largeur des gulaires est à peine supérieure à la largeur du rebord antérieur). Les épiplestrons sont courts médialement et étroits postérieurement.

**Entoplastron et hyoplastrons :** L'entoplastron est de forme losangique, de taille moyenne par rapport au lobe. Les hyoplastrons sont longs dans la partie médiane, le bord postérieur de l'entoplastron est situé très en avant des encoches axillaires. Les sutures épiplestrales sont dirigées latéralement, peu vers l'avant.

**Gulaires :** Les gulaires sont larges, à sillons rectilignes. Elles mordent sur l'entoplastron (environ 1/5<sup>ème</sup> de l'entoplastron).

**Humérales :** Le sillon huméro-pectoral passe largement sous l'entoplastron, il est rectiligne, s'avancant légèrement latéralement : les extrémités latérales de ce sillon sont bien en avant de l'encoche axillaire. Médialement, ce sillon est légèrement en avant des encoches axillaires.

**Bourrelet gulaire (Pl. 23, fig. B) :** Le bourrelet gulaire dorsal est très court, légèrement concave et non surélevé. Ce bourrelet est renflé latéralement, médialement au sillon gularo-huméral, formant deux petits bourrelets latéraux émoussés et peu développés en épaisseur. Ces bourrelets latéraux sont plus longs que la jonction dorsale gularo-humérale. Le repli dorsal des humérales et des pectorales sur le lobe antérieur est très fin, et s'affine en allant vers l'encoche axillaire.

**Écailles axillaires et inguinales :** L'écaille axillaire est plutôt petite : elle va du sillon M3-4 à l'extrémité antérieure de la M5. Elle est située sur le contrefort axillaire et sur la partie latéro-antérieure de l'hyoplastron, elle déborde latéralement sur les Per3 et 4. L'écaille inguinale est grande, elle va de la partie postérieure de la M6 au sillon M7-8. Elle occupe une partie latérale des hypoplastrons et déborde sur les Per6 et 7. Les marginales ne débordent pas sur les hyoplastrons ou les hypoplastrons : les M6 et une partie des M5 atteignent la suture périphériques-plastron. Le sillon pectoro-abdominal est situé en avant de la suture hyo-hypoplestrale. Ce sillon est relativement rectiligne mais latéralement il forme une petite convexité assez aiguë pour rejoindre la partie postérieure de la M5 sur la suture hyoplastron-Per5.

**Pores à musc :** Il n'est pas possible de connaître l'état des pores à musc.

**Lobe postérieur :** Le lobe postérieur est plutôt quadrangulaire (primitif). A la jonction pont-lobe postérieur se trouve le sillon abdomino-fémoral qui rejoint latéralement l'encoche inguinale. La partie antérieure de ce sillon est juste en avant l'encoche inguinale. Le lobe postérieur est légèrement resserré au niveau des anales. Les bords latéraux du lobe postérieur sont légèrement arrondis. Les anales sont grandes : elles occupent plus de la moitié des xiphoplastrons.

**Encoche anale :** L'encoche anale est large et profonde et les pointes anales sont assez pointues.

**Repli dorsal des fémorales et des anales (Pl. 23, fig. D) :** Sur la face interne, le repli des écailles est bien développé, un peu plus large au niveau des fémorales et fin au niveau de l'encoche anale.

## *Francellia messeliana* (Staesche, 1928)

1928 *Ocadia messeliana* n. sp. (*pro parte*) - Staesche, p. 8-16, Pl. I, fig. 1 & 2.

**Localité-type** : Messel (près de Darmstadt, Allemagne).

**Horizon** : MP 11 (Leduc, 1996 ; BiochroM'97), base du Lutétien, Eocène inférieur.

**Matériel type** : Holotype HLD-Me-1444 (fig. *in* Staesche, 1928, fig. 1 & 2), dossière et plastron en connexion (Pl. 24, fig. A, B et C; Pl. 25, fig. A et B; reconstitution Pl. 24, fig. D et E). L'holotype a été revu mais malheureusement depuis la description de Staesche (1928), par soucis de préservation, ce spécimen a été inclus dans un bloc de plâtre de sorte que le plastron n'est plus visible.

**Diagnose originale et description** : voir Staesche (1928) : p. 8 à 16.

**Autre matériel de la localité-type rapporté à l'espèce** : SMF-Me-2607 : dossière (Pl. 25, fig. C et D), SMF-Me-2776 : fragment de dossière et de plastron (Pl. 26, fig. A), SMF-Me-1221 : plastron (Pl. 26, fig. C), HLD-Me-7960 : dossière (Pl. 26, fig. B), HLD-Me-15011 : dossière et fragment de plastron (Pl. 26, fig. D), HLD-Me-10477 : dossière et plastron (le plastron est inclus dans la résine époxy) (Pl. 25, fig. E et F), IRSNB-121 : dossière.

### **Diagnose émondée de l'espèce :**

Espèce du genre *Francellia*, se distingue de *Francellia salouagmirae* n. g. n. sp. par le sillon V5-M12 qui ne dépassent pas à l'avant la suture-pygale ; la forme relativement plus large de la dossière ; la carène médiane continue à sommet arrondi plus large (plus tectiforme) ; l'absence fréquente de carène latérale (deux légères carènes latérales peuvent être présentes chez *F. messeliana*) ; une dossière plus ovale à l'avant (pas ou peu d'allongement à la suture Per1-2) ; un élargissement fréquent de la V4 par rapport aux autres vertébrales et par rapport au sillon C3-4 (Larg V5/Larg V4 = 120 % à 106 %) ; des vertébrales un peu plus courtes et plus larges ; des marginales plus longues par rapport aux périphériques ; la position plus en arrière du sillon C2-3 par rapport à la M7 ; la position plus en arrière du sillon C3-4 par rapport à la M9 et l'absence de contact C3-4 avec le sillon M8-9 ; la position plus en arrière du sillon C4-V5 par rapport à la M11 et l'absence du contact C4-V4 avec le sillon M10-11 ; le rapport Long/Larg des gulaires plus petit : entre 30 et 31 % ; le rapport Long Gu/Long Pec plus petit : entre 35 et 40 % ; des hypoplastrons plus larges et/ou plus courts : Long Hypo/Larg LP entre 72 et 75 % (apomorphie) ; le sillon huméro-pectoral médialement un peu plus avancé (apomorphie).

**Autre matériel-type exclu du taxon** : Staesche (1928) a rapporté à l'espèce *messeliana* le fragment de dossière (Ne3 à 6 et fragments de pleurales) et de plastron HLD-Me-1452. Ce fragment correspond à un individu de grande taille, sans carène médiane au niveau des Ne3 à 6. De ces deux faits, ce spécimen pourrait être rapporté à *Euroemys kehleri*.

**? *Francellia* sp.**

**La Livinière 1-Ancely** (La Livinière, Hérault) ; Eocène moyen ; Lutétien ; niveau de la série des grès d'Aigne ; ancienne collection ; MP 13 (Labarrère, com. pers.) :

- UCB-L1 92836 : un plastron (figuré *in* Broin, 1977, fig. 74) et la dossière (Pl. 27, fig. A, B, C et D). Ce fragment présente une V1 a priori plus étroite que la nucale et en lyre, les vertébrales sont longues et étroites, le sillon huméro-pectoral est postérieur à l'entoplastron, de forme rectiligne.
- UCB-L1 92179 : un fragment de dossière.

***Juvmys* n. g.**

**Etymologie** : de *Juvenis* (latin : jeune) et de *emys* (grec : tortue d'eau douce).

**Espèce type** : *Juvmys labarrerei* n. g. n. sp.

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues** : Eocène inférieur (Limite MP9 – MP 10 ou MP 10) de Saint-Papoul (Aude), Eocène moyen (MP 13) de Pépieux-Cesseras (base des grès d'Aigne, Aude et Hérault) et de Eygalayes (MP 13 ?) (Drôme). Possible présence dans l'Eocène moyen de Messel (MP11, Allemagne) (voir cartes 4.3 et 4.5 du chapitre 4).

**Diagnose du genre** : voir celle de l'espèce-type.

***Juvmys labarrerei* n. g. n. sp.**

**Etymologie** : espèce dédiée à Henri-Pierre Labarrère.

**Localité-type** : Saint-Papoul (Aude, France), Carrière Guiraud.

**Horizon** : Limite MP 9 – MP 10 pour Labarrère (pers. com.) ou MP 10 (Marandat, 1987) ; Eocène inférieur, Cuisien (Tong, 1998).

**Matériel-type** : Holotype et trois paratypes.

**Holotype** : MNHN SPP 17 : une dossière et un plastron en connexion (Pl. 28, fig. A, B, C, D et E).

**Paratypes** :

- MNHN SPP 16 (coll. Moreau) : fragment postérieur de la dossière (Ne6 à 8, SP1, fragments des pleurales 5 à 8 gauches, 7 et 8 droites, fragments des périphériques 6 à 11 gauches) (Pl. 29, fig. D et E).
- MNHN SPP 3 : périphériques 10 et 11 droites (Pl. 31, fig. A et B).
- MNHN SPP 26 : fragment de pleurales 5 et 6 gauches montrant l'insertion du pilier inguinal (Pl. 29, fig. F et G).

**Matériel d'autres localités** :

- **MNHN EGY 10** (Pl. 27, fig. E et F) : un fragment de dossière et le plastron d'un juvénile (figuré *in* Broin, 1977, fig. 75 a & b ; Pl. XX, fig. 1 & 2) provenant du gisement d'**Eygalayes** (Drôme) et daté de l'Eocène moyen ; Lutétien supérieur (MP 13 ?) (Montenat, 1968 ; Broin, 1977). Long Hyo/Larg LA = 62 %.
- **MNHN 1891-8 EBA 192** : fragment antérieur de dossière et de plastron (Pl. 29, fig. A, B et C ; Pl. 30, fig. D et E) provenant de la base des Grès d'Aigne (Eocène moyen,

Lutétien, MP 13) à la limite des commune de **Pépieux** (Aude) et de **Cesseras** (Hérault).  
Long Hypo/Larg LP = 83%, Long Hyo/Larg LA = 54 %.

**Diagnose du genre et de l'espèce confondus :**

Testudinidae du groupe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » situé à la base du nœud P2. Dossière de forme large, quadrangulaire-ovale, sans encoche antérieure de la dossière, à disque pleural cordiforme à l'arrière, de taille petite à moyenne (10 à 14 cm) ; présence de trois carènes bien marquées sur la dossière.

Apomorphies : marginales moyennes à longues sur les périphériques pouvant atteindre la suture pleuro-périphérique ; V1 large par rapport à sa longueur, aux coins de la nucale ou la dépasse légèrement, les bords latéraux sont plus ou moins rectilignes ; vertébrales légèrement élargies par rapport aux costales ; vertébrales 2 à 4 aussi larges que longues ; contact V1 sur M1-2 ; V5 postérieurement en avant de la suture pygale-SP2 ; sillon huméro-pectoral rectiligne ; bourrelet gulaire et repli dorsal des gulaire légèrement développés (repli dorsal des gulaire légèrement développé à la symphyse ainsi qu'aux coins des épiplastrons ; la jonction dorsale gularo-humérale est visible, légèrement développée, elle est de direction oblique à longitudinal) ; gulaire mordant sur l'avant de l'entoplastron ; contreforts très puissants, non encochés et larges, atteignant les trois quarts de la largeur de la PL1 et des PL5/6.

*Juvenys* n. g. se distingue de *Palaeoemys*, *Francellia* n. g., *Owenemys* n. g., *Euroemys* n. g. et *Cucullemys* n. g. par sa V1 aussi large à plus large que la nucale et à bords latéraux assez rectilignes. *Juvenys* n. g. se distingue des formes à V1 large et de *Borkenia* par ses contreforts très puissants.

Les caractères de la diagnose sont visibles sur l'holotype sauf ceux du lobe antérieur seulement connus sur les spécimens MNHN EGY 10 et MNHN 1891-8 EBA 192 provenant de localités différentes de la localité-type : Eygalayes et Pépieux-Cesseras. Ceux-ci comportent également les caractères présents chez l'holotype.

**Autres caractères :** Nucale légèrement allongée, à bord antérieur assez large, portant une cervicale de longueur moyenne. La pygale n'est pas entièrement préservée, elle est a priori plutôt courte, plus large que longue. Repli ventral des M1 et de la cervicale court. rectilignes un peu arrondis, à lobes antérieur un peu trapézoïdal. Encoches axillaires et inguinales larges. Pas de resserrement au sillon gularo-huméral et faible resserrement au niveau du sillon fémoro-anal. Gulaire courtes, à angle très ouvert, à sillons assez rectilignes, mordant sur l'entoplastron. Humérales à peu près de même longueur que les Pectorales, pouvant être légèrement plus courtes. Hyoplastrons longs et étroits dans l'encoche. Epiplastrons peu allongés à la symphyse, sutures épi-hyoplastrales dirigées à peine vers l'avant. Entoplastron petit à moyen dans le lobe, bien en avant des encoches axillaires. Repli des écailles sur la face interne du plastron visible, légèrement développé. Ce taxon présente une persistance à l'état adulte d'un caractère juvénile (néoténie) alors que les plaques épaisses montrent un âge avancé : la suture des plaques périphériques et des pleurales n'est pas complète. Présence d'écailles axillaires et inguinales et de pores à musc au niveau de la suture per7-contrefort.

**Description de l'holotype MNHN SPP17 :**

Forme de la dossière : La dossière est de forme ovale et légèrement large (longueur : 13 cm ; largeur : 8,95 cm), peu bombée, son contour est non dentelé. Le disque pleural, postérieurement étreint, est cordiforme. La suture n'est pas complète entre les périphériques et les pleurales bien qu'il s'agisse d'une forme adulte. L'avant de la dossière est de forme quadrangulaire sans encoche antérieure de la dossière.



Carènes : La dossière porte trois carènes : une médiane continue allant de la Ne1 jusqu'à la SP2 et deux latérales continues allant de la PL1 à la PL8. La carène médiane est légèrement interrompue au niveau des sillons intervertébraux mais cette carène est mal préservée. Cette carène est large à l'avant à sommet bien arrondi, à l'arrière elle est plus étroite et à sommet légèrement pointu. Les deux carènes latérales sont aussi à sommets arrondis mais elles sont plus larges, elles se situent latéralement aux sillons vertébrales-costales.

Nucale : La nucale, mal conservée, est assez large, à bord antérieur large. Les M1 sont latéralement longues, atteignant presque la PL1. La face interne de la nucale présente un repli des premières marginales peu marqué et court.

Cervicale : peu conservée, elle représente environ 25 % de la longueur de la nucale.

Série neurale : les neurales sont toutes conservées mais leurs formes sont difficiles à définir. La Ne1 est quadrangulaire, les autres sont a priori de forme régulière, hexagonales à petits côtés antérieurs.

SP1 : La SP1, de forme trapézoïdale, est plus longue que large.

SP2 : La SP2 n'est pas conservée.

Pygale : La pygale n'est pas entièrement conservée, elle est a priori courte, plus large que longue.

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : Les périphériques antérieures au pont sont un peu plus courtes que les postérieures au pont. Les périphériques sont à peine plus longues que les écailles marginales correspondantes sauf pour les M12.

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des périphériques et des pleurales est bonne.

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont légèrement élargies, la largeur de la V3 représente 81% de la largeur du sillon C2-3. Les vertébrales sont un peu plus larges que longues. V1, V2 et V3 sont presque même largeur, les autres vertébrales sont mal conservées. Le sillon V4-V5 est très étroit, à peine plus large que la SP1.

Forme et taille de la V1 : La V1 est à bords latéraux rectilignes à un peu arrondis, un peu plus large que la nucale. Les bords latéraux s'insèrent sur le sillon M1-2, sur la Per1 juste antérieurement à la suture de la PL1.

Position de la V5 : Le sillon de la V5 avec les M12 se trouve sur la SP2, en avant de la suture SP2-pygale. Le sillon interM12 atteint la SP2.

Correspondance costale-marginale : non connue.

Contreforts : Le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts s'insèrent sur environ les  $\frac{3}{4}$  des PL1 et PL5/6, quasiment jusqu'au côtes. Les contreforts sont très puissants, très larges, presque pas encochés. Les piliers s'insèrent très profondément sur les pleurales, il n'y a pas de bourrelet médian à l'insertion.

Plastron : les deux lobes ne sont pas préservés. Les échancrures axillaires et inguinales sont larges. L'écaille axillaire si elle est présente est plutôt petite. L'écaille inguinale est grande. Elle occupe une partie latérale des hypoplastrons et déborde sur les Per6 et 7. La limite des marginales se situe au niveau des suture périphériques-plastron.

Pores à musc : A priori, présence d'un pore à musc sous l'écaille inguinale droite au niveau de la limite contrefort-Per7.

### **Description du spécimen MNHN 1891-8 EBA 192 :**

L'avant de la dossière est de forme quadrangulaire, sans encoche antérieure. L'arrière de la dossière n'est pas préservé.

Carènes : La dossière porte trois carènes : une médiane légèrement discontinue commençant à la Ne1 et deux latérales continues commençant à la PL1. La carène médiane est légèrement interrompue au niveau des sillons intervertébraux, elle est large à sommet bien arrondi. Les deux carènes latérales sont aussi à sommets arrondis mais elles sont moins larges, elles se situent latéralement aux sillons vertébrales-costales.

Nucale : La nucale, est assez large, à bord antérieur large. Les M1 n'atteignent pas les PL1. La face interne de la nucale présente un repli des premières marginales peu marqué et court.

Cervicale : peu conservée, elle est plutôt courte et large.

Série neurale : les neurales 2 à 3 sont hexagonales à petits côtés antérieurs.

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : Les périphériques antérieures sont un peu plus longues que les écailles marginales correspondantes.

Vertébrales et costales : La V2 est à peu près aussi large que longue.

Forme et taille de la V1 : La V1 est à bords latéraux rectilignes à un peu arrondis, aussi large que la nucale. Les bords latéraux s'insèrent sur le sillon M1-2, sur la Per1.

Contreforts : Le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts axillaires sont puissants.

Plastron et lobe antérieur : Les échancrures axillaires sont larges. Le lobe antérieur est mal préservé, il est de forme quadrangulaire légèrement élargi à la base à trapézoïdal. Les bords latéraux sont assez rectilignes. Le bord antérieur est rectiligne. Les épiplastrons sont courts médialement et assez étroits postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme légèrement losangique, de taille moyenne par rapport au lobe. Les hyoplastrons sont longs dans la partie médiane, le bord postérieur de l'entoplastron est situé en avant des encoches axillaires. Les sutures épiphyoplastrales sont dirigées latéralement, peu vers l'avant.

Gulaires : Les gulaires sont larges, à sillons rectilignes. Elles mordent sur l'avant l'entoplastron.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral passe bien en arrière de l'entoplastron, il est légèrement concave à rectiligne.

Bourrelet gulaire : Le bourrelet gulaire dorsal est très court, mal préservé mais on peut observer qu'il est renflé latéralement, médialement au sillon gularo-huméral, formant deux petits bourrelets latéraux émoussés et peu développés en épaisseur. Le repli dorsal des humérales et des pectorales sur le lobe antérieur est fin.

### **Description succincte du spécimen MNHN EGY 10**

Ce spécimen présente trois carènes continues. La carène médiane est fortement marquée (car individu juvénile). Les vertébrales sont larges, comme dans les deux spécimens précédents. Le sillon huméro-pectoral est un peu plus avancé sur les hyoplastrons que sur le spécimen MNHN 1891-8 EBA 192 : il est juste postérieur à l'entoplastron. Le lobe postérieur est à bords latéraux légèrement arrondis, le resserrement anal est léger, l'encoche anale est large, les pointes anales sont légèrement saillantes. Le repli dorsal des écailles du plastron est fin.

**Discussion :**

*Juvenemys* n. g. partage avec les autres taxons de la base des nœuds P2 et P3 des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- V1 aux coins de la nucale ou la dépasse légèrement, homoplasie avec le nœud P3 [5(1)].
- V1 large par rapport à sa longueur, homoplasie avec le nœud P3 [6(1)].
- V1 à bords latéraux plus ou moins rectilignes, homoplasie avec le nœud P3 et *Borkenia* [8(1)].
- Vertébrales régulièrement élargies par rapport aux costales [10(1)], homoplasie avec *Mauremys* et *Palaeomauremys* n. g.
- V5 bien sur la SP2 [21(2)]. Homoplasie avec *Owenemys* n. g., *Borkenia germanica*, *Palaeomauremys* n. g. et *Mauremys*.
- Bourrelet gulaire et repli des gulaire légèrement développés [29(2)]. Le repli des gulaire est légèrement développé à la symphyse ainsi qu'aux coins des épipastrons. Le repli dorsal du sillon gularo-huméral est visible, légèrement développé, il est de direction oblique à longitudinal. Homoplasie avec *Francellia* n. g. et *Euroemys* n. g. mais pas tout à fait le même bourrelet gulaire que *Euroemys* n. g.
- les gulaire mordent sur le début de l'entoplastron [32(2)], fortement homoplasique.
- Sillon huméro-pectoral rectiligne à légèrement sinueux [48(2)], homoplasie avec *Borkenia* et *Francellia* n. g.

*Juvenemys* n. g. se distingue de *Palaeoemys* par les caractères apomorphes suivants : V1 aussi large à plus large que la nucale, V1 à bord rectilignes, processus plus puissants, vertébrales plus larges par rapport aux costales, développement de bourrelets gulaire, SP1 étreécie, SP2 bien hexagonale, sillon huméro-pectoral plus avancé sur les hyopastrons, élargissement global du plastron, à lobe antérieur plus trapézoïdal.

*Juvenemys* n. g. se distingue des formes à V1 large par ses contreforts très puissant et par les caractères plésiomorphes suivants : gulaire très larges, hyopastrons longs et étroits avec l'entoplastron bien en avant des encoches axillaires, sillon huméro-pectoral bien en arrière de l'entoplastron et rectiligne, plastron moins élargis avec le lobe antérieur moins trapézoïdal.

Parmi les formes des nœuds P2 et P3 à V1 étroite :

- *Juvenemys* n. g. se distingue de *Borkenia* par les caractères suivants :
  - apomorphies : V1 aussi large à plus large que la nucale, processus plus puissants, vertébrales plus larges par rapport aux costales, les gulaire chevauchant l'entoplastron.
  - plésiomorphies : plus faible développement de bourrelets gulaire, plastron plus étroit à encoches plus larges et à bords latéraux plus rectilignes, sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyopastrons, nucale plus large antérieurement, lobe antérieur plus quadrangulaire.
- *Juvenemys* n. g. se distingue de *Owenemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : V1 aussi large à plus large que la nucale, processus plus puissants, vertébrales plus larges par rapport aux costales.
  - plésiomorphies : plus faible développement de bourrelets gulaire, plastron plus étroit à encoches plus larges et à bords latéraux plus rectilignes, sillon huméro-pectoral plus rectiligne, nucale plus large antérieurement, lobe antérieur plus quadrangulaire.
- *Juvenemys* n. g. se distingue de *Euroemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : V1 aussi large à plus large que la nucale, processus plus puissants, vertébrales plus larges par rapport aux costales, gulaire chevauchant l'entoplastron.
  - plésiomorphie : sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyopastrons.

- *Juvenmys* n. g. se distingue de *Cucullemys* n. g. par les caractères suivants :
- apomorphies : V1 aussi large à plus large que la nucale, processus plus puissants, vertébrales plus larges par rapport aux costales.
  - plésiomorphies : plus faible développement de bourrelets gulaires, plastron plus étroit, sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyoplastrons, lobe antérieur plus quadrangulaire.

*Juvenmys* n. g. est proche de *Francellia* n. g. par la forme de son plastron, la position et la forme du sillon huméro-pectoral, la forme du bourrelet gulaire et la présence de carènes bien marquées. Il diffère de *Francellia* n. g. par sa V1 aussi large à plus large que la nucale (apomorphe) à bords latéraux plutôt rectilignes (apomorphe), ces processus plus puissants (apomorphe), ses vertébrales plus larges par rapport aux costales (apomorphe).

### ? *Juvenmys* sp.

D'autres fragments de la localité-type pourraient être rapportés à *Juvenmys* n. g. :

- MNHN SPP1 : hyoplastron droit (Pl. 31, fig. E et F).
- MNHN SPP 5 : pleurale paire gauche, légèrement carénée.
- MNHN SPP 6 : neurale carénée.
- MNHN SPP 7 : neurale carénée.
- MNHN SPP 12 : fragment d'hypoplastron gauche.
- MNHN SPP 13 : hypoplastron droit.
- MNHN SPP 21 (coll. Landréat) : hyoplastron droit (Pl. 31, fig. G).
- MNHN SPP 22 (coll. Landréat) : hypoplastron gauche présentant un très fort processus inguinal (Pl. 31, fig. H).
- MNHN SPP 23 (coll. Landréat) : hypoplastron droit.
- MNHN SPP 24 (coll. Landréat) : hyoplastron droit (Pl. 31, fig. I).
- MNHN SPP 25 (coll. Landréat) : pleurale impaire droite, légèrement carénée.
- MNHN SPP 4 : xiphoplastron gauche (Pl. 31, fig. C et D).

Parmi le matériel de l'Eocène moyen de **Messel** (MP11, Allemagne) deux spécimens pourraient être attribués à *Juvenmys* n. g. :

- BMNH R10869 (Pl. 30, fig. B et C) : un moulage de dossière présentant une V1 un peu plus large que la nucale, trois carènes, des marginales longues et des vertébrales élargies.
- HLD Me 7448 (Pl. 30, fig. A) : une dossière d'un juvénile présentant aussi une V1 aussi large que la nucale, des marginales longues, trois carènes et des vertébrales élargies.

## *Owenemys* n. g.

- 1842 *Emys* – Owen, p. 161-163.  
 1849 *Emys* – Owen & Bell, p. 67-70, p.73-74.  
 1854 *Emys* – Morris, p. 348-349.  
 1889 *Chrysemys* – Lydekker, p. 118-119.  
 1890 *Chrysemys* – Woodward & Sherborn, p. 216-217.  
 1890 *Emys* – Woodward & Sherborn, p. 228.  
 1933a *Testudo* – Bergounioux, p. 508-520.  
 1977 *Palaeochelys* – Broin, p. 236.  
 1980 *Chrysemys* – Moody – p. 24.  
 1995 *Chrysemys* – Benton & Spencer – p. 276-279.

**Etymologie :** *Owenemys*, en l'honneur de Richard Owen.

**Espèce type :** *Testudo corroyi* Bergounioux, 1933a = *Owenemys corroyi* (Bergounioux, 1933a).

**Autre espèce attribuée au genre :** *Emys testudiniformis* Owen, 1842 = *Owenemys testudiniformis* (Owen, 1842).

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues :** Eocène inférieur (MP 7) de Palette (France) ; Eocène inférieur (London Clay, MP 8+9) de l'île de Sheppey et de Harwich (Grande-Bretagne) ; Eocène inférieur de la région d'Épernay (collection Lemoine ; MP 8+9 + MP 10), dans les Sables à Unios et Térédines de la région d'Épernay (MP 10, localité inconnue) et dans les Sables des Glennes à Prémontré (MP 10) (voir carte 4.3 au chapitre 4). Présence possible dans les Sables à Unios et Térédines de Grauves (MP 10).

### **Diagnose du genre :**

Testudinidae du complexe «*Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » situé à la base du nœud P2. Dossière de forme large, sans encoche antérieure, quadrangulaire-ovale, à disque pleural peu cordiforme à l'arrière, d'assez grande taille (25 à 30 cm) ; une à trois carènes pouvant être situées postérieurement sur la dossière.

Apomorphies : V5 postérieurement en avant de la suture pygale-SP2, sur la SP2 ; hyoplastrons élargis : Long Hyo/ Larg LA entre 49 et 57 % ; contact C3-M6 ; contact V5-M10 ; lobe antérieur bien trapézoïdal, plastron à bords latéraux arrondis ; bourrelet gulaire bien développé latéralement, un peu allongé ; sillon huméro-pectoral avancé mais restant postérieur à l'entoplastron, plastron long par rapport à la dossière, gulaire mordant sur le début de l'entoplastron.

Se distingue de *Palaeoemys*, de *Borkenia* et de *Juvenemys* n. g. par la V1 en lyre (plésiomorphe) ; de *Francellia* n. g. par la forme plus large de son plastron et le plus fort développement de son bourrelet gulaire (apomorphe) ; de *Euroemys* n. g. par le plus fort développement de son bourrelet gulaire (apomorphe) et de *Cucullemys* n. g. par la forme du plastron plus arrondie et le sillon huméro-pectoral bien en arrière de l'entoplastron (plésiomorphe).

**Autres caractères :** Pas de resserrement ou faible resserrement au sillon gularo-huméral et au niveau du sillon fémoro-anal. Sillon huméro-pectoral médialement légèrement en avant des encoches axillaires, bien en arrière de l'entoplastron, de forme assez concave. Entoplastron bien en avant des encoches axillaires. Repli des écailles sur la face interne du plastron bien développé. L'état des processus axillaires et inguinaux est probablement proche de l'état de *Palaeoemys*. Epiplastrons peu allongés à la symphyse, sutures épi-hyoplastrales dirigées latéralement à légèrement vers l'avant. Encoche anale large à légèrement étreécie, légèrement profonde, à pointes anales émoussées à anguleuses. L'état du bourrelet médian inguinal n'est pas connu. Présence d'écailles axillaires et inguinales.

### Discussion :

*Owenemys* n. g. partage avec les autres taxons du complexe «*Palaeochelys s.l.-Mauremys*» des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- Contact C3-M6 [19(1)], très homoplasique.
- Contact entre la V5 et la M10 [20(1)], très homoplasique.
- V5 sur SP2 [21(2)], homoplasie avec *Juvenemys* n. g., *Borkenia germanica*, *Cuvierichelys* n. g., *Provencemys laurenti* et le nœud P5.
- Lobe antérieur bien trapézoïdal, homoplasie avec les formes du nœud P3 et *Borkenia* [27(1)].
- plastron long par rapport à la dossière [28(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Euroemys* n. g. et les formes à partir du nœud P3 sauf *Cucullemys crochetei* n. g. n. sp.
- Bourrelet gulaire de type 3, homoplasie avec *Borkenia* et le nœud P3 [29(3)]. Bourrelet gulaire et repli des gulaire bien développés, le repli est plus ou moins long à la symphyse mais toujours bien développé et long latéralement. Présence de deux petits épaissements latéraux médiaux à la jonction dorsale gularo-humérale, plus ou moins développés, ces épaissements ne sont pas bien circonscrits, s'atténuant doucement postérieurement et médialement.
- repli moyen des bourrelets latéraux gulaire par rapport à la largeur des gulaire [30(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Cuvierichelys* n. g. et *Promalacoclemmys protogaea*.
- les gulaire mordent sur le début de l'entoplastron [32(2)], homoplasie avec *Palaeoemys*, *Owenemys* n. g., *Juvenemys* n. g., *Francellia* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g., *Cucullemys crochetei* n. g. n. sp., *Provencemys* n. g., *Promalacoclemmys* et *Mauremys*.
- hyoplastrons courts et/ou lobe élargi, homoplasie avec les formes du nœud P3, *Euroemys* n. g. et *Borkenia* [47(1)].

*Owenemys* n. g. se distingue des formes du nœud P3 par sa V1 plus étroite que la nucale (plésiomorphe). Parmi les formes des nœuds P2 et P3 à V1 plus étroite que la nucale :

*Owenemys* n. g. se distingue de :

- *Owenemys* n. g. se distingue de *Palaeoemys* par les caractères suivants :
  - apomorphies : présence d'un fort bourrelet sur la PL1 médialement à l'insertion du processus axillaire, le développement des bourrelets gulaire, SP1 étreécie, SP2 bien hexagonale, sillon huméro-pectoral plus avancé sur les hyoplastrons, plastron élargi à encoches plus étreicies.
  - plésiomorphie : V1 en lyre.
- *Owenemys* n. g. se distingue de *Borkenia* par les caractères suivants :
  - apomorphie : gulaire chevauchant l'entoplastron

- plésiomorphies : V1 en lyre, l'entoplastron plus en avant des encoches axillaires, sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyoplastrons et de forme plus concave, nucale plus large antérieurement.
- *Owenemys* n. g. se distingue de *Juvenemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : plus fort développement des bourrelets gulaires, plastron plus large à bords latéraux plus arrondis, lobe antérieur plus trapézoïdal.
  - plésiomorphies : V1 moins large que la nucale, processus moins puissants, vertébrales moins larges par rapport aux costales, sillon huméro-pectoral plus concave.
- *Owenemys* n. g. se distingue de *Francellia* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : plus fort développement des bourrelets gulaires, plastron plus large à encoches plus réduites et à bords latéraux plus arrondis, lobe antérieur plus trapézoïdal, le sillon V5-M12 bien sur la SP2.
  - plésiomorphies : processus moins puissants, sillon huméro-pectoral plus concave.
- *Owenemys* n. g. se distingue de *Euroemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : plus fort développement des bourrelets gulaires, lobe antérieur plus trapézoïdal, gulaires chevauchant l'entoplastron.
  - plésiomorphies : sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyoplastrons de forme plus concave.
- *Owenemys* n. g. se distingue de *Cucullemys* n. g. par les processus plus puissants et le plastron long par rapport à la dossière (apomorphes) ; le sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyoplastrons (plésiomorphe).

### *Owenemys testudiniformis* (Owen, 1842)

- 1842 *Emys testudiniformis* - Owen, p. 161-163.  
 1849 *Emys bicarinata* – Bell in Owen & Bell, p. 73-74, Pl. 15 & 16.  
 1849 *Emys testudiniformis* – Owen & Bell, p. 67-70, Pl. XXIV, Fig. 6.  
 1854 *Emys bicarinatus* – Morris, p. 348.  
 1854 *Emys testudiniformis* – Morris, p. 349.  
 1889 *Chrysemys testudiniformis* - Lydekker, p. 118-119, fig. 26.  
 1889 *Chrysemys bicarinata*- Lydekker, p.119.  
 1890 *Chrysemys bicarinata* – Woodward & Sherborn, p. 216.  
 1890 *Chrysemys testudiniformis* – Woodward & Sherborn, p. 216-217.  
 1890 *Emys testudiniformis* – Woodward & Sherborn, p. 228.  
 1980 *Chrysemys bicarinata* – Moody – p. 24.  
 1980 *Chrysemys testudiniformis* – Moody – p. 24.  
 1995 *Chrysemys bicarinata* – Benton & Spencer – p. 276-279, fig. 9.4 E.  
 1995 *Chrysemys testudiniformis* – Benton & Spencer – p. 276-279.

**Localité-type** : Warden Point, Ile de Sheppey, Kent, Grande-Bretagne (Benton & Spencer, 1995).

**Horizon** : London Clay, division D-E (Hooker et al., 1980), Eocène inférieur, MP 8+9 (Leduc, 1996).

**Matériel-type** : Holotype BMNH 39767 (coll. Bowerbank) : dossière et plastron en connexion, incomplets (Pl. 32, fig. A, B, C et D; reconstitution proposée Pl. 33, fig. E). Ce spécimen a été figuré par Owen en 1849 (Pl. XXIV, fig. 6) puis par Lydekker en 1889 (fig. 26).

**Autre matériel de la localité type :**

**BMNH 39450** (coll. Bowerbank, « *Emys bicarinata* » de Owen, 1849) : une dossière et un plastron en connexion, incomplets (Pl. 32, fig. E et F), figurés in Owen & Bell (1849, Pl. XXV & XXVI).

**Autre matériel :**

**BMNH R4102** (coll. Bull) : une dossière et un plastron en connexion (Pl. 33, fig. A, B, C et D), presque complets de Harwich (Essex, Grande-Bretagne) provenant du London Clay (niveau A) (Hooker et al., 1980), Eocène inférieur, MP 8+9 (Leduc, 1996).

**Diagnose originale de l'espèce :** pas de diagnose dans l'article de Owen (1842).

**Diagnose émondée grâce à l'étude du matériel complémentaire :**

Espèce du genre *Owenemys* n. g. ; se distingue de *Owenemys corroyi* par : un lobe postérieur plus étroit : Long Hypo/Larg LP = 72 % et Long Hypo/Larg Xiphi entre 71 et 75 % (probable plésiomorphie) ; une cervicale beaucoup plus large, plus large que longue (Long/Larg = 187 %, plésiomorphie) ; la coïncidence du sillon C3-4 avec le sillon M8-9 ; la formule plastrale : Fem>Abd>Pec>Hum>An>Gu.

**Description de l'holotype :** voir Owen (1842, p. 161 à 163) et Owen & Bell (1849, p. 67 à 70).

**Description du spécimen BMNH 39450 :** voir Owen & Bell (1849, p. 73 à 74).

**Description du spécimen BMNH R4102 (coll. Bull) de Harwich (Pl. 33, fig. A, B, C et D):**

Forme de la dossière : Dossière quadrangulaire ovale à disque pleural est modérément cordiforme, large.

Encoche antérieure : l'avant de la dossière est mal préservé mais on peut voir que la nucale est légèrement encochée et que les périphériques ne dépassent pas l'avant de la nucale. Les Per1 sont allongées au milieu et médialement.

Carènes : La dossière porte trois carènes : une médiane postérieure continue de la Ne6 à la SP2, tectiforme et large, à sommet arrondi et deux latérales discontinues, peu marquées, larges, situées à chaque sommet des costales.

Nucale : large, à bord antérieur légèrement étrenci. Les M1 sont longues, occupant plus de la moitié de la longueur des bords latéraux antérieurs de la nucale. Le repli ventral des M1 est bien développé.

Cervicale : large et plutôt courte par rapport à la nucale (20 % de la longueur de la nucale) avec un léger rentrant de la V1 sur son bord postérieur. Elle est presque deux fois plus large que longue. Le repli ventral de la cervicale est court.

Série neurale : La Ne1 est quadrangulaire, les N2 à 8 sont hexagonales à petits côtés antérieurs.

SP1 : la SP1 est trapézoïdale à base large, plus large que longue.

SP2 : la SP2 est hexagonale, large, elle porte le sillon postérieur de la V5, antérieurement à la suture SP2-pygale

Pygale : La pygale n'est pas entièrement conservée, elle est longue et modérément large. Elle est a priori plus large que longue.

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : Les périphériques postérieures sont un peu plus longues que les antérieures. La limite des marginales est située dans le dernier tiers des périphériques ,



sauf au niveau du pont (Per4 à 6) où les marginales de rapprochent de la suture pleuro-périphérique.

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des périphériques et des pleurales est assez bonne : PL1-2 est sur la partie antérieure de la Per4 ; PL2-3 sur la partie antérieure de la Per5 ; PL3-4 avec Per5-6 ; PL4-5 avec Per6-7 ; PL5-6 avec Per7-8 ; PL6-7 avec Per8-9 ; PL7-8 plus ou moins sur Per9-10 (sutures peu visibles) et PL8-SP2 plus ou moins au niveau de la suture Per10-11 (sutures peu visibles d'un côté, l'autre côté manque).

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont étroites par rapport à la dossière et aux costales. La V1 est à peine plus large que les V2 à 4 mais plus étroite que la V5. V2 à V4 sont plus longues que larges.

Forme et taille de la V1 : La V1 est plus étroite que la nucale, en forme de lyre légère.

Position de la V5 : le sillon V5-M12 est sur la SP2.

Correspondance costale-marginale : Le sillon C1-2 est en contact avec la partie antérieure de la M5, au niveau de la suture Per4-5 ; C2-3 avec M6-7 sur la Per6 ; C3-4 avec la partie antérieure de la M9 (juste après M8-9) sur la Per8 ; C4-V5 avec M10-11, sur la Per10, proche de la suture des Per10-11 et SP2-PL8.

Contreforts : Le pont s'étend des Per3 à 7. Les contreforts axillaires ne sont pas visibles, mais assez puissants, a priori encochés. Les contreforts inguinaux sont larges et puissants (encochés ?), ils touchent les PL5 et 6 entre le tiers et la moitié de leur largeur.

Plastron : Le lobe antérieur est un peu plus large que le lobe postérieur (Larg LA/Larg LP = 1.06). Le plastron est long par rapport à la dossière : les pointes anales atteignent la partie interne du rebord de la dossière, de même à l'avant avec le lobe antérieur. Les échancrures inguinales sont larges, les axillaires plus étroites.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est trapézoïdal, élargi vers l'arrière, sans resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Le bord antérieur (partiellement fracturé) est rectiligne, les bords latéraux sont un peu arrondis. Les coins épiplastraux (partiellement fracturés) sont un peu émoussés. Les épiplastrons sont courts médialement et élargis postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme losangique, grand dans le lobe, il est traversé dans son extrémité antérieure par les gulaires. Les hyoplastrons sont longs dans la partie médiane, le bord postérieur de l'entoplastron est situé en avant des encoches axillaires. Les sutures épi-hyoplastrales sont dirigées légèrement vers l'avant.

Gulaires : Les gulaires sont larges et forment un angle large. Elles mordent légèrement l'entoplastron.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral passe en arrière de l'entoplastron, il est concave et légèrement arrondi, s'avancant légèrement latéralement : les extrémités latérales de ce sillon sont en avant de l'encoche axillaire. Médialement, ce sillon au niveau des encoches axillaires. Présence de deux petites carènes latérales aux encoches axillaires.

Bourrelets gulaires : Le bourrelet gulaire n'est pas conservé, mais d'après la fracturation du bord antérieur, on peut voir que le lobe antérieur est épais au niveau du repli des gulaires, et qu'il existait probablement un bourrelet gulaire bien développé (comme *Owenemys corroyi* et contrairement à *Palaeoemys*). Le repli des écailles plastrales n'est pas connu.

Écailles axillaires et inguinales : L'écaille axillaire réduite située très en avant sur le processus axillaire et sur la Per3 (?). L'écaille inguinale est modérément large et longue, elle occupe une partie latérale des hypoplastrons et déborde sur les Per6 et 7. Le sillon des marginales correspond plus ou moins à la suture plastron-dossière.

Pores à musc : la préservation du matériel n'a pas permis d'observer les pores à musc.

Lobe postérieur : Le lobe postérieur est plutôt quadrangulaire à bords convergents vers l'arrière, légèrement élargi aux encoches. Il reste cependant étroit par rapport à la dossière et

par rapport au lobe antérieur. La partie médiane du sillon abdomino-fémoral est située au niveau de l'encoche inguinale. Le lobe postérieur n'est pas resserré au niveau des anales. Les bords latéraux du lobe postérieur sont rectilignes à légèrement arrondis. Les anales sont très courtes par rapport aux xiphiplastrons (moins de la moitié de leur longueur).

Encoche anale : L'encoche anale (mal préservée) est large.

Repli dorsal des fémorales et des anales : non connu.

### ***Owenemys corroyi* (Bergounioux, 1933a)**

1933a *Testudo corroyi* - Bergounioux, p. 508-520, Fig. 1 et 2, Pl. I et II.

1977 *Palaeochelys corroyi* - Broin, p. 236 ; Pl. XX fig. 4.

**Localité-type** : Palette (Aix-en-Provence, Bouches-du-Rhône).

**Horizon** : MP 7 ; Eocène inférieur (Godinot et *al.*, 1987) ; Yprésien inférieur. Le gisement s'intercale entre le sommet des Calcaires de Langesse et la base des Calcaires de Montaiguet (Escarguel, 1999).

**Matériel-type** : Holotype UP-AM1 (matériel non retrouvé), dossière et plastron (Pl. 34, fig. C) en connexion, dossière figurée par Bergounioux (1933a, Fig. 2 et Pl. II) et par Broin (1977 ; Pl. XX fig. 4), plastron figuré par Bergounioux (1933a, Fig. 1 et Pl. I).

**Autre matériel de la localité-type :**

Lors des fouilles de M. Godinot (EPHE, MNHN) en 1979 et 1997 à Palette, du nouveau matériel a été mis à jour, permettant de compléter les informations manquantes sur l'holotype.

Soit :

- MNHN PLT 1: dossière et plastron en connexion (Pl. 34, fig. A et B; Pl. 35, fig. A, B, E, F et G).
- MNHN PLT 2: les hyoplastrons droit et gauche associés et un fragment d'entoplastron: le sillon huméro-pectoral est bien en arrière de l'entoplastron, de forme légèrement concave, présence d'une écaille axillaire, les marginales ne débordent pas sur les hyoplastrons.
- MNHN PLT 3: une PL1 gauche avec les traces de la V1 en lyre, plus étroite que le nucale (Pl. 35, fig. C). Sur la face interne (Pl. 35, fig. D), la V1 montre le bourrelet médian à l'insertion du processus axillaire. Ce bourrelet rejoint la côte thoracique 2. Ce bourrelet est très allongé, élargi et surélevé.
- MNHN PLT 4: un hyoplastron gauche avec le sillon huméro-pectoral bien en arrière de l'entoplastron.
- MNHN PLT 5: une pleurale gauche paire.
- MNHN PLT 6: une pleurale 8 gauche et un fragment de xiphiplastron.

**Diagnose originale et description** : voir Bergounioux (1933a, p. 508-520)

**Diagnose émondée grâce à l'étude du matériel complémentaire :**

Espèce du genre *Owenemys* n. g. se distingue de *Owenemys testudiniformis* par : un lobe postérieur large (probable apomorphie) : Long Hypo/Larg LP = 61 % et Long Hypo/Larg Xiphi = 85 % ; une cervicale plus étroite (apomorphie), aussi large que longue (Long/Larg entre 87% et 112%) ; absence de contact de la C4 avec la M8 ; la formule plastrale : Abd>Fem>Hum>Pec>An>Gu

**Description de du spécimen MNHN PLT 1** (Pl. 34, fig. A et B; Pl. 35, fig. A, B, E, F et G) :

Forme de la dossière : La dossière, bien ossifiée, de grande taille (une trentaine de cm), est de forme quadrangulaire-ovale et large. Le contour de la dossière est légèrement dentelé postérieurement à chaque sillon de marginales. Le disque pleural est modérément cordiforme, large.

Encoche antérieure : la nucale est légèrement encochée. Les Per1 sont allongées au milieu et médialement. Leur partie médiane dépasse juste la nucale.

Carènes : La dossière porte une carène postérieure qui commence à la Ne7. Elle est tectiforme, large, à sommet légèrement arrondi. Il y a deux carènes latérales et postérieures, peu marquées, larges, à sommets légèrement arrondis.

Nucale : large, à bord antérieur large. Les M1 sont longues, occupant plus de la moitié de la longueur des bords latéraux antérieurs de la nucale. Le repli ventral des M1 est bien développé, court.

Cervicale : La cervicale est plus étroite que sur l'hotype. Elle courte par rapport à la nucale (17 % de la longueur de la nucale). Long/Larg =1,12. Le repli ventral de la cervicale est court.

Série neurale : régulière. La Ne1 est quadrangulaire, les N2 à 8 sont hexagonales à petits côtés antérieurs.

SP1, SP2, Pygale : Les SP1, SP2 et pygale ne sont pas connues.

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : Les périphériques antérieures au pont sont de même longueur que les postérieures. A l'avant, elles sont plus longues que les marginales correspondantes. A partir du pont le sillon des marginales se rapproche de la suture des périphériques mais reste en dessous en vue latérale. La correspondance des périphériques et des pleurales est assez complète mais il manque la partie arrière de la dossière.

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des périphériques et des pleurales est assez bonne pour les parties connues.

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont plus étroites que les costales et leurs sillons sont sinueux. La V5 n'est pas complète. La V4 est plus large que longue ; V1, V2 et V3 sont un peu plus longues que larges. La V1, V2 et V3 (sub-égales en largeur) sont plus étroites que V4.

Forme et taille de la V1 La V1, est en forme de lyre, moins large que la nucale.

Position de la V5 : La V5 n'atteint pas la pygale, du moins les bords latéraux de la pygale.

Correspondance costale-marginale : C1-2 s'insère sur le début de la M5, sur la partie postérieure de la Per4 ; C2-3 avec M6-7 ou M7 antérieurement (non visible), sur la Per6 ; C3-4 avec la partie postérieure de la M9, sur la Per8. Seule une partie d'un sillon de la V5 est visible sur la PL8 et la Per10 : la V5 rejoint la M11 antérieurement, sur la Per10 ou sur la suture Per10-PL8.

Contreforts : Le pont s'étend des Per3 à 7. Les contreforts sont partiellement préservés, ils sont larges, probablement légèrement encochés.

Plastron : Le lobe antérieur est de même largeur que le lobe postérieur (Larg LA/Larg LP = 0,98). Le plastron est long par rapport à la dossière. Les échancrures inguinales sont larges, les axillaires plus étroites.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est trapézoïdal, élargi vers l'arrière, sans resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Le bord antérieur est rectiligne, les bords latéraux sont un peu arrondis. Les coins épiplestraux sont un peu émoussés. Les épiplestrons sont courts médialement et élargis postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme losangique, grand dans le lobe, il est traversé dans son extrémité antérieure par les gulaies. Les hyoplastrons sont longs dans la partie médiane, le bord postérieur de l'entoplastron est situé en avant des encoches axillaires. Les sutures épi-hyoplastrales sont à peine dirigées vers l'avant.

Gulaies : Les gulaies sont larges et forment un angle large. Elles recouvrent l'entoplastron sur 15 % de sa longueur environ.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral passe en arrière de l'entoplastron, il est très postérieur à celui-ci. Il est concave et légèrement arrondi, s'avancant latéralement : les extrémités latérales de ce sillon sont en avant de l'encoche axillaire. Médialement, ce sillon au niveau des encoches axillaires.

Bourrelet gulaire (Pl. 35, fig. F et G) : Le bourrelet gulaire est bien développé : latéralement il y a deux bourrelets épais, assez longs, émoussés et larges. Le repli gulaire dorsal est court médialement et bien visible. Le repli dorsal des écailles humérales est étroit mais bien prononcé.

Écailles axillaires et inguinales : L'écaille axillaire n'est pas visible sur le processus axillaire (non préservé) mais elle déborde nettement sur la Per3. L'écaille inguinale est modérément large et longue, elle occupe une partie latérale des hypoplastrons et déborde sur les Per6 et 7. Le sillon des marginales correspond plus ou moins à la suture plastron-dossière.

Pores à musc : la préservation du matériel n'a pas permis d'observer les pores à musc.

Lobe postérieur : Le lobe postérieur est élargi aux encoches. La partie médiane de du sillon abdomino-fémoral est situé au niveau de l'encoche inguinale. Le lobe postérieur est légèrement resserré au niveau des anales. Les bords latéraux du lobe postérieur sont légèrement arrondis. Les anales sont assez longues par rapport aux xiphoplastrons (un peu plus de la moitié de leur longueur).

Encoche anale : L'encoche anale est large, un peu profonde. Les pointes anales sont légèrement émoussées.

Repli dorsal des fémorales et des anales : le repli dorsal des fémorales est bien développé, large, surtout antérieurement. Celui des anales est plus fin.

## *Owenemys* sp.

**Prémontré (Aisne)** ; MP 10 (Duprat, 1997) ; Yprésien ; Cuisien terminal (Dégremont et *al.*, 1985 ; Augé et *al.*, 1997) ; Sables de Glennés (Escarguel, 1999).

MNHN PMT 110 (coll. SLP) : un épiplastron droit (Pl. 34, fig. G et H).

**Région d'Epernay (Marne)**, collection Lemoine ; MP 8+9 + MP 10 ; Eocène inférieur ; Yprésien.

Les épiplastrons MNHN AL 9141 (figuré dans Broin, 1977, Pl. XVIII, Fig. 5 &6), MNHN AL 9140 (figuré dans Broin, 1977, Pl. XVIII, Fig. 11 &12) et MNHN SUT 15309 (spécimen provenant des Sables à Unios et Térédines, MP 10 ; Pl. 34, fig. D et E) montrent un bord antérieur et un bord latéral rectiligne, des gulaies larges à peine sur le début de l'entoplastron, des bourrelets gulaies identiques à ceux de *O. corroyi*.

Entoplastron MNHN AL 9126 (Pl. 34, fig. F) : assez grand, chevauché par le sillon gularo-huméral antérieurement.

## ? *Owenemys* sp.

**Grauves** (Marne) ; MP 10 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien ; Sable à Unios et Térédines *sensu stricto* (Escarguel, 1999).

Un fragment de xiphiplastron gauche GR 9201, figuré par Broin (1977, Pl. XVII, Fig. 10) montre un repli de l'écaille fémorale antérieurement bien développé et large mais postérieurement, près du sillon fémoro-anal, ce repli est réduit, plus fin. Cette morphologie du repli des écailles est comparable à celle de *Owenemys* sp.

## *Euroemys* n. g.

1928 *Ocadia* – Staesche, p. 17-22.

**Étymologie** : *Euro* (de *Europa*, latin: Europe) et *emys* (grec : tortue d'eau douce).

**Espèce type** : *Ocadia kehleri* Staesche, 1928 = *Euroemys kehleri* (Staesche, 1928).

**Autre espèce attribuée au genre** : *Euroemys vidalenci* n. sp.

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues** : Eocène moyen (Grès d'Aigne, MP 13) de la région de Pépieux (Aude, France) et de Messel (MP11, Allemagne). Présence possible dans les Sable à Unios et Térédines de l'Eocène inférieur (MP 10) de Monthelon, Cuis et Grauves (Marne) et dans l'Yprésien de la région d'Epernay (collection Lemoine, MP 8+9 + MP 10) (voir carte 4.3 et 4.5 du chapitre 4).

### Diagnose du genre :

Testudinidae du groupe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » situé à la base du nœud P2. Dossière de forme quadrangulaire-ovale, à disque pleural peu cordiforme à l'arrière, de taille moyenne (25 à 30 cm) avec parfois une très légère encoche antérieure de la dossière (au niveau de la nucale et entre les Per1) et présentant une carène médiane postérieure.

Apomorphies : les deux bourrelets latéraux gulaires et le repli des gulaires à la symphyse sont légèrement développés et sont à sommet légèrement arrondi à aplati ; plastron long par rapport à la dossière, à bords rectilignes à légèrement arrondis, à lobes antérieur et postérieur quadrangulaires à trapézoïdaux ; entoplastron moyen à grand dans le lobe, légèrement en avant des encoches axillaires ; sillon huméro-pectoral assez sinueux, plus ou moins avancé sur les hyoplastrons (spécifique), médialement en avant des encoches axillaires ; hyoplastrons courts (Long Hyo/Larg LA entre 43 et 57 %). Autre caractère : V5 sur la pygale.

Se distingue de *Palaeoemys* par le développement d'un bourrelet gulaire (apomorphe); de *Borkenia* et de *Owenemys* n. g. par le moindre développement des bourrelets gulaires latéraux (plésiomorphe) ; de *Francellia* n. g., de *Juvenemys* n. g. et de *Cucullemys* n. g. par le sillon gularo-huméral moins avancé sur l'entoplastron (plésiomorphe).

**Autres caractères** : Présence d'écailles axillaires et inguinales et de pores à musc au niveau des Per3 et des Per7, sous les écailles axillaires et inguinales (plésiomorphe).

**Discussion :**

*Euroemys* n. g. partage avec les autres taxons du complexe «*Palaeochelys s.l.-Mauremys*» des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- plastron long par rapport à la dossière [28(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Owenemys* n. g. et les formes du nœud P3 sauf *Cucullemys crocheti* n. g. n. sp.
- Bourrelet gulaire de type 2 [29(2)], Homoplasie avec *Juvenemys* n. g. et *Francellia* n. g. dans l'intensité du développement du bourrelet gulaire.
- Long Hyo/Larg LA inférieur à 55% [47(1)], homoplasie avec les formes du nœud P3, *Owenemys* n. g. et *Borkenia* ;
- Sillon huméro-pectoral assez sinueux [48(0)], homoplasie avec *Elkemys australis* et les formes du nœud P3.

*Euroemys* n. g. présente un plastron de forme intermédiaire entre *Palaeoemys* et les taxons du nœud P2 et P3 : les lobes sont à bords peu arrondis, quadrangulaire légèrement élargi aux encoches. De plus, chez l'espèce *E. kehreri*, le dimorphisme sexuel est très prononcé : les mâles ont un plastron plutôt quadrangulaire à larges encoches et à bords latéraux peu arrondis ; les femelles ont un plastron beaucoup plus élargi, trapézoïdal, à bords latéraux arrondis et à encoches réduites. Le dimorphisme sexuel n'est pas connu chez *E. vidalenci* n. g. n. sp. (un seul spécimen).

*Euroemys* n. g. se distingue des formes à V1 large du nœud P3 par sa V1 plus étroite que la nucale (plésiomorphe). Parmi les formes à V1 étroite des nœuds P2 et P3 :

- *Euroemys* n. g. se distingue de *Francellia* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : par son plastron un peu plus large à encoches un peu plus réduites, son plastron plus grand par rapport à la dossière, son entoplastron plus reculé par rapport au encoches axillaires, le sillon huméro-pectoral plus en avant sur les hyoplastrons.
  - plésiomorphies : processus moins puissants, gulaire ne chevauchant pas ou rarement l'entoplastron.
- *Euroemys* n. g. se distingue de *Juvenemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphie : entoplastron plus reculé par rapport au encoches axillaires.
  - plésiomorphies : V1 moins large que la nucale, V1 en lyre, processus moins puissants, gulaire ne chevauchant pas ou rarement l'entoplastron, vertébrales plus étroites par rapport aux costales.
- *Euroemys* n. g. se distingue de *Palaeoemys* par les caractères suivants :
  - apomorphies : entoplastron plus reculé par rapport au encoches axillaires, bourrelet gulaire plus développé, SP1 étreécie, SP2 bien hexagonale, sillon huméro-pectoral plus avancé sur les hyoplastrons, plastron élargi à encoches plus étreécies.
  - plésiomorphie : V1 en lyre.
- *Euroemys* n. g. se distingue de *Owenemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphie : sillon huméro-pectoral un peu plus en avant sur les hyoplastrons.
  - plésiomorphies : gulaire ne chevauchant pas (ou rarement) l'entoplastron, plastron moins élargi, lobe antérieur parfois plus quadrangulaire, bourrelet gulaire moins développé.
- *Euroemys* n. g. se distingue de *Borkenia* par les plésiomorphies suivantes : V1 en lyre, sa nucale plus large antérieurement, bourrelet gulaire moins développé, le plastron moins élargi à bords latéraux moins arrondis et à encoches moins réduites.

## ***Euroemys kehreri* (Staesche, 1928)**

1928 *Ocadia kehreri* n. sp. (*pro parte*) – Staesche, p. 17-22 ; Pl. II (*non* Pl. III, fig. 1 & 3).

**Localité-type :** Messel (près de Darmstadt, Allemagne).

**Horizon :** MP 11 (Leduc, 1996 ; BiochroM'97), base du Lutétien, Eocène inférieur.

**Matériel-type :** Holotype SMF-Me-R109 (*pro parte*), un fragment de plastron ( figuré *in* Staesche, 1928, Pl. II) (Pl. 36, fig. A, B, C et D). Staesche (1928) désigne ce fragment comme type de l'espèce dans la légende de la Pl. II.

**Autre matériel-type exclu du taxon :** Les quatre fragments de dossière utilisés par Staesche (dont deux sont figurés *in* Staesche, 1928, Pl. III, fig. 1 & 3, SMF-Me-R109, *pro parte*) sont en très mauvais états. Etant donné la présence de plusieurs taxons de Testudinidae aquatiques (*Francellia messeliana*, un « Ptychogasteridae » indéterminé) et la présence du pleurodire *Neochelys* à Messel, l'attribution de ces fragments à un taxon n'est pas possible, seul le plastron est informatif (comme le souligne Staesche, 1928, p. 18 : « *Alles ist derartig zerstückelt, daß für die Bestimmung nichts damit anzufangen ist, und wir dafür auf das Plastron angewiesen sind.* »).

**Autre matériel de la localité-type :**

- 15 carapaces ou fragments de carapaces :
  - SMF-Me-1340 (Pl. 37, fig. A, B, C et D) ; SMF-Me-1564 (Pl. 39, fig. A, B et C) ; SMF-Me-1679 ; SMF-Me-1782 (Pl. 38, fig. A, B, C et D) ; SMF-Me-1797 ; SMF-Me-1807 (Pl. 36, fig. F) ; SMF-Me-2100 ; SMF-Me-2761 ; SMF-Me-2767 ; SMF-Me-3002 ;
  - HLD-Me-15033 ; HLD-Me-15562 ; HLD-Me-14749 (Pl. 37, fig. E) ; HLD-Be-157 (dossière en partie reconstruite) ;
  - IRSBN-26802.
- 16 dossières ou fragments :
  - LNK-Me-sans numéro (Pl. 40, fig. A et B) ;
  - SMF-Me-172 ; SMF-Me-202 ; SMF-Me-717a ; SMF-Me-1457 ; SMF-Me-1458a ; SMF-Me-2764 ;
  - HLD-Me-148 (Pl. 38, fig. F) ; HLD-Me-7229 ; HLD-Me-8051 ; HLD-Be-139 (Pl. 38, fig. E) ; HLD-Be-142 (Pl. 39, fig. F) ;
  - IRSNB-117 (Pl. 40, fig. C) ; IRSNB-289 (Pl. 36, fig. E) ; IRSNB-1-535 (Pl. 36, fig. G) ;
  - MNSD 580/77B18 (Fig. *in* Groessens-Van Dyck, 1978, fig. 2).
- Deux plastrons : SMF-Me-1557a ; HLD-Me-8877 (Pl. 39, fig. E).

**Diagnose originale et description :** voir Staesche (1928), p. 17 à 23.

**Diagnose émondée après révision du matériel type et avec l'étude du nouveau matériel :**

Espèce du genre *Euroemys* n. g. qui se distingue de *Euroemys vidalenci* n. g. n. sp. par : un entoplastron beaucoup plus grand dans le lobe antérieur et donc des hyoplastrons plus courts médialement et un sillon huméro-pectoral qui est généralement au niveau de la suture ento-hyoplastrale (un peu avant ou un peu après). Cette position du sillon huméro-pectoral peut être due aussi à l'avancée des pectorales sur le plastron (apomorphie). D'autre part, les vertébrales un peu plus larges par rapport aux costales et par rapport à leurs longueurs (apomorphie), les épiplastrons sont un peu moins larges à la suture épi-hyoplastrale (plésiomorphie).

**Description de l'espèce à partir des spécimens ci-dessus :**

La présence de nombreux spécimens permet d'apprécier la variabilité intra-spécifique ainsi que le dimorphisme sexuel.

Forme de la dossière : La dossière, bien ossifiée, est de grande taille, de forme quadrangulaire-ovale.

Encoche antérieure : Il y a une légère encoche antérieure de la dossière : formée par les périphériques légèrement allongées vers l'avant et la nucale légèrement encochée. Les Per1 sont longues vers leur milieu et médialement, la suture Per1-2 ne dépasse pas la partie antérieure de la nucale.

Carènes : La dossière porte généralement une carène postérieure qui est variable en intensité et en longueur (probablement due au dimorphisme sexuel). Elle est généralement tectiforme et fine. Des bombements légers latéraux peuvent être présents au niveau des C3 et 4.

Nucale : large, à bord antérieur large.

Cervicale : moyennement large et plutôt courte.

Série neurale : régulière, les neurales 2 à 8 sont hexagonales à petits côtés antérieurs, cependant les irrégularités sont fréquentes : 1 cas sur 26 Ne3 observée avec une Ne3 heptagonale, 3/23 avec une Ne4 heptagonale, 1/23 avec une Ne4 pentagonale, 3/21 avec une Ne5 pentagonale, 1/21 avec une Ne6 octogonale et 1/17 avec une Ne7 quadrangulaire.

SP1 : La SP1 est trapézoïdale étreécie à quadrangulaire.

SP2 : La SP2 est hexagonale.

Pygale : la pygale est longue.

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : A l'avant, les périphériques sont bien plus longues que les marginales correspondantes. A partir de la Per5, les marginales sont plus longues, atteignant ou pas la suture pleuro-périphérique. Les périphériques postérieures sont plus longues que les antérieures.

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des périphériques et des pleurales est bonne avec parfois de petits décalages.

Vertébrales : Les V1 à 4 sont plus étroites que les costales et leurs sillons sont sinueux. Les V1 à V3 sont légèrement plus longues que larges à aussi longues que larges. La V4 est légèrement plus large que longue. La V5 est franchement plus large que longue. Les V1 à 4 sont plus ou moins égales en largeur, la V5 est la plus large.

Forme et taille de la V1 : La V1 est en forme de lyre, moins large à aussi large que la nucale.

Position de la V5 : La V5 chevauche la pygale, le sillon est soit au niveau de la suture SP2-pygale ou plus fréquemment bien postérieur à cette suture.



Correspondance costale-marginale : V1-C1 sur le milieu de la M1, sur la nucale, proche de la suture Nu-Per1 ou sur cette suture ; C1-2 sur le début de la M5, sur le quart médian-postérieur de la Per4 ; C2-3 vers le milieu de la M7 sur la moitié postérieure de la Per6 ; C3-4 sur la moitié antérieure de la M9, au niveau de la moitié postérieure de la Per8 ; C4-V5 avec le sillon M10-11 ou sur la partie latérale de la M11 (juste médialement au sillon M10-11), sur la Per10.

Contreforts : Les contreforts axillaires sont puissant, encochés et moyennement larges. L'extension des contreforts et la présence d'un bourrelet pleural n'ont pas pu être étudiés mais les contreforts atteignent au moins le tiers de la largeur des PL1. Les contreforts inguinaux sont puissants et encochés aussi, ils atteignent le milieu des PL5 et 6. La présence ou l'absence d'un bourrelet n'a pas pu être vérifié.

Plastron : Les deux lobes sont à peut près égaux en largeur. Le plastron est moyennement long à l'avant par rapport à la dossière : le bord antérieur du plastron est situé entre la suture postérieure des premières périphériques et le bord antérieur de la dossière. Cette longueur de plastron varie avec le sexe : les mâles ont un plastron plus court à l'arrière. Les échancrures inguinales et axillaires varient aussi avec le sexe : elles sont larges chez les mâles et plus étroites chez les femelles. Les lobes antérieur et postérieur varient aussi selon le sexe : plastron presque quadrangulaire à bords rectilignes pour les mâles, plastron plutôt trapézoïdal à bords arrondis et à lobe postérieur élargi pour les femelles.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est trapézoïdal (femelle) à presque quadrangulaire, trapézoïdal étroit (mâle). Il est plus ou moins élargi vers l'arrière (dimorphisme), sans resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Le bord antérieur est rectiligne, les bords latéraux sont légèrement arrondis à arrondis. Les coins épiplastraux sont un peu émoussés. Les épiplastrons sont courts médialement et plus ou moins élargis postérieurement (dimorphisme).

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme losangique, très grand dans le lobe. Les hyoplastrons sont courts médialement du fait qu'il y a un grand entoplastron ; le bord postérieur de l'entoplastron est situé au niveau des encoches axillaires. Les sutures épiphyoplastrales sont à peine dirigées vers l'avant.

Gulaires : elles sont larges et forment un angle large. Elles atteignent plus ou moins l'entoplastron (variabilité) : juste en avant de la suture, sur la suture ou juste après la suture épiphyoplastrale.

Humérales : Du fait qu'il y a un grand entoplastron, le sillon huméro-pectoral traverse généralement l'entoplastron. Là encore, il y a une grande variabilité : le sillon peut être juste postérieur à l'entoplastron, au niveau de la suture ento-hyoplastrale ou sur l'entoplastron. Le sillon huméro-pectoral n'est pas ou peu concave, il ne s'avance quasiment pas latéralement. Les extrémités latérales et la partie médiane de ce sillon sont en avant de l'encoche axillaire.

Bourrelet gulaire (Pl. 36, fig. A et C; Pl. 39, fig. C) : Les bourrelets latéraux gulaires sont bien développés, courts à sommet arrondi ou aplati. Le repli médial est bien court, bien visible. Le repli dorsal des écailles humérales est étroit mais bien prononcé.

Écailles axillaires et inguinales : L'écaille axillaire est située en avant des hyoplastrons, sur les processus, elle est assez longue. L'écaille inguinale est longue et modérément large, elle occupe une partie latérale des hypoplastrons et déborde largement sur les Per6 et 7. Les marginales sont plus ou moins correspondantes avec la suture plastron-dossière.

Pores à musc : la présence de pores à musc a été notés dans les Per3 et les Per7, respectivement sous l'écaille axillaire et sous l'écaille inguinale.

Lobe postérieur : Le lobe postérieur est variable : court et étroit à bords peu arrondis pour les mâles, long et large, à bords bien arrondis pour les femelles. Il est plus ou moins resserré au sillon fémoro-anal selon le sexe : très resserré pour les femelles. La partie médiane

du sillon abdomino-fémoral est située en avant de l'encoche inguinale. Les anales sont courtes (mâles) à plus longues (femelles) par rapport aux xiphiplastrons.

Encoche anale : large et peu profonde. Les pointes anales sont émoussées à angles proches de 90°.

Repli dorsal des fémorales et des anales : Le repli dorsal des fémorales bien développé, pas très large, celui des anales est plus fin.

Notons la présence fréquente d'une treizième périphérique (d'un côté de la dossière ou des deux côtés) et d'une treizième marginale dans cette espèce. Ce type d'aberration est fréquent chez les chéloniens.

### ***Euroemys vidalenci* n. g. n. sp.**

**Étymologie** : espèce dédiée à Dominique Vidalenc qui a découvert le spécimen.

**Localité-type** : Trotte-Cos, près du ruisseau Landrogoul, près de la localité de Pépieux (Aude, France).

**Horizon** : Eocène moyen, Lutétien, Grès d'Aigne, MP 12-13 (Labarrère, com. pers.).

**Matériel-type** : Holotype MNHN EBA 510, un plastron en connexion avec une dossière incomplète (nucale, Ne1 à 7, fragment de la Ne8, Per1 à 7 droites, PL1 à 5 gauches, fragment de PL6 droite, fragments des PL1 à 8 gauches, fragment de SP1 ?) (Pl. 40, fig. D; Pl. 41, fig. A, B, C et D ; reconstruction proposée, Pl. 40, fig. E et F).

#### **Diagnose de l'espèce :**

Espèce du *Euroemys* n. g. qui se distingue de *Euroemys kehreri* par un entoplastron plus petit sans le lobe antérieur et donc les hyoplastrons plus longs médialement et le sillon huméro-pectoral est en position plus en arrière par rapport à l'entoplastron, sans contact avec celui-ci (plésiomorphie). Se distingue aussi par un lobe antérieur un peu plus large à la suture épi-hyoplastrale (apomorphie) et les vertébrales un peu plus étroites par rapport aux costales et par rapport à leurs longueurs (plésiomorphie).

**Description de l'holotype MNHN EBA 510** (Pl. 40, fig. D ; Pl. 41, fig. A, B, C et D ; reconstruction proposée, Pl. 40, fig. E et F) :

Forme de la dossière : La dossière, bien ossifiée, de grande taille (une trentaine de cm), est de forme quadrangulaire-ovale. L'arrière du disque pleural n'est pas conservé.

Encoche antérieure : Il n'y a pas d'encoche antérieure de la dossière : ni au niveau des périphériques, ni au niveau de la nucale. Les Per1 et 2 sont longues au niveau de la suture Per1-2 mais l'avant de cette suture ne dépasse pas la partie antérieure de la nucale.

Carènes : La dossière porte une carène postérieure qui commence à la Ne7. Elle est large, à sommet un peu arrondi.

Nucale : large, à bord antérieur large. Les M1 sont courtes, leur longueur est légèrement inférieure à la moitié de celle des bords latéraux antérieurs de la nucale. Le repli ventral des M1 est fin, court.

Cervicale : La cervicale est courte (18 % de la longueur de la nucale), légèrement trapézoïdale, Long/Larg = 1,29. Le repli ventral de la cervicale est court.

Série neurale : La série neurale est irrégulière autour du schéma à neurales hexagonales à petits côtés antérieurs : la Ne5 est heptagonale, la Ne6 est pentagonale.

SP1, SP2, Pygale : Les SP1, SP2 et pygale ne sont pas connues, seul un fragment isolé de plaque (SP1 ?) porte la carène.

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : A l'avant, les périphériques sont bien plus longues que les marginales correspondantes. A partir de la Per5, il y a plus ou moins coïncidence des marginales et des périphériques (périphériques postérieures à la Per7 non connues).

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des périphériques et des pleurales est bonne mais il manque la partie arrière de la dossière.

Vertébrales et costales : Les V1 à 4 sont plus étroites que les costales et leurs sillons sont sinueux, elles sont plus longues que larges (sauf V4, aussi longue que large ?) et sub-égales en largeur.

Forme et taille de la V1 : La V1, est en forme de lyre, moins large que la nucale.

Position de la V5 : non connue.

Correspondance costale-marginale : C1-2 s'insère sur le début de la M5, sur la partie postérieure de la Per4, proche de la suture Per4-5-PL2-3; C2-3 vers le milieu de la M6 sur la Per6 postérieurement, proche de la suture Per6-7-PL4-5.

Contreforts : le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts axillaires sont puissants, encochés et moyennement larges, atteignant la moitié de la largeur de la PL1. Médialement à l'insertion de ce pilier, il y a un léger bourrelet pleural allant jusqu'à la partie libre de la côte 2. Les contreforts inguinaux sont puissants aussi car ils atteignent le milieu des PL5 et 6 mais ils ne sont pas très larges, ils sont encochés. Il y a, a priori, peu ou pas de bourrelet pleural médialement à l'insertion de ces contreforts.

Plastron : Le lobe antérieur est un peu moins large que le lobe postérieur (Larg LA/Larg LP = 1,05). A l'avant, le plastron est long par rapport à la dossière (arrière de la dossière non connu). Les échancrures inguinales et axillaires sont larges.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est trapézoïdal, élargi vers l'arrière, sans resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Le bord antérieur est rectiligne, les bords latéraux sont légèrement arrondis. Les coins épiplastraux sont un peu émoussés. Les épiplastrons sont courts médialement et élargis postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme losangique, moyennement grand dans le lobe, il n'est pas traversé par les sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Les hyoplastrons sont longs dans la partie médiane, le bord postérieur de l'entoplastron est situé en avant des encoches axillaires. Les sutures épi-hyoplastrales sont à peine dirigées vers l'avant.

Gulaires : Les gulaires sont larges et forment un angle large. Elles sont courtes et n'atteignent pas l'entoplastron.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral est postérieur à l'entoplastron. Il est peu concave, s'avancant peu latéralement : les extrémités latérales de ce sillon sont bien en avant de l'encoche axillaire. Médialement, ce sillon est aussi en avant des encoches axillaires.

Bourrelets gulaires : bien développés, épais, courts, à sommets bien arrondis et émoussés. Le repli médial est bien développé en longueur, bien visible. Le repli dorsal des écailles humérales est étroit mais bien prononcé, à l'avant il est à sommet légèrement arrondis.

Écailles axillaires et inguinales : L'écaille axillaire est réduite, en avant des hyoplastrons. L'écaille inguinale est modérément large et longue, elle occupe une partie latérale des hypoplastrons et débordé sur les Per6 et 7. Les marginales débordent légèrement sur le plastron.

Pores à musc : la préservation du matériel n'a pas permis d'observer les pores à musc.

Lobe postérieur Le lobe postérieur est à bords un peu arrondis, resserré au sillon fémoro-anal. La partie médiane de du sillon abdomino-fémoral est situé en avant de l'encoche inguinale. Les anales sont courtes par rapport aux xiphoplastrons (la moitié ou moins).

Encoche anale : l'encoche anale est large et peu profonde. Les pointes anales sont à angle très ouvert, bien émoussées.

Repli dorsal des fémorales et des anales : le repli dorsal des fémorales est large, bien développé, celui des anales est plus fin.

**? *Euroemys* sp.**

**Monthelon** (Marne) ; Eocène inférieur ; Sable à Unios et Térédines, MP 10 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97).

- un entoplastron assez grand ne montrant aucune trace de sillon (MNHN MT 17367, coll. Landréat ; Pl. 40, fig. J)
- un hyoplastron gauche robuste (MNHN MT 17366, coll. Landréat ; Pl. 40, fig. I) montrant la place d'un grand entoplastron situé postérieurement au niveau des encoche axillaires, avec le sillon huméro-pectoral traversant légèrement la partie postérieure de l'entoplastron.

**Cuis** (Marne) ; Eocène inférieur ; Sable à Unios et Térédines, MP 10, (Leduc, 1996 ; Biochrom'97).

MNHN CUI 17330 (coll. Lescaillon) : hyoplastron gauche montrant la place d'un grand entoplastron situé postérieurement au niveau des encoche axillaires, avec le sillon huméro-pectoral traversant la suture ento-hyoplastrale (Pl. 40, fig. H).

**Grauves** (Marne) ; Eocène inférieur ; Sable à Unios et Térédines, MP 10, (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) :

MNHN GR 9287 : fragment d'hyoplastron gauche montrant le sillon huméro-pectoral traversant la suture ento-hyoplastrale (Pl. 40, fig. G).

MNHN GR 9297 : une pygale portant la trace de la V5 (figuré par Broin, 1977, Pl. XVII, fig. 12).

**Région d'Épernay** ; collection Lemoine ; Eocène inférieur ; Yprésien ; MP 8+9 + MP 10.

MNHN AL 9142 : un hyoplastron gauche (figuré par Broin, 1977, Pl. XVII, Fig. 11).

**Autres fragments de la région d'Épernay** : les fragments de nucale AL 9120 (figuré par Broin, 1977, Pl. XVII, Fig. 17), GR 9200 (figuré par Broin, 1977, Pl. XVII, Fig. 16) et MA 15306, de grande taille, montrant une V1 en lyre. Il est difficile de distinguer s'ils appartiennent aux genres *Euroemys* n. g. ou *Owenemys* n. g.

## ***Borkenia* Schleich, 1994a**

- 1927 *Clemmys* . – Barnes, p10-14.  
1935 *Ocadia* ? - Hummel, p. 469-470.  
1977 *Chrysemys* – Mlynarski, p. 101-102.  
1994a *Borkenia* n. g. – Schleich, p. 87-90.

**Espèce-type** : *B. oschkinisi* Schleich, 1994a.

**Autre espèce attribuée au genre** : *Ocadia* ? *germanica* Hummel, 1935 = *Borkenia germanica* (Hummel, 1935) n. comb.

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues** : Eocène moyen (MP 11 à MP 13) de Borken (Hessen, Allemagne), Eocène moyen (MP11) de Messel (Allemagne), Eocène moyen (MP 12 à MP13/14) du Geiseltal (Halle, Saale, Allemagne) (voir cartes 4.5 du chapitre 4).

**Diagnose originale** : voir celle de l'espèce-type *in* Schleich (1994a).

### **Diagnose émondée du genre :**

Testudinidae du groupe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » situé à la base du nœud P2. Dossière de forme quadrangulaire-ovale, élargie, à disque pleural un peu cordiforme à l'arrière, de taille moyenne (une vingtaine de cm) et présentant une carène médiane.

Apomorphies : légère encoche antérieure de la dossière (au niveau de la nucale et entre les Per1); V1 à bords latéraux plus ou moins rectilignes ; cervicale plutôt longue par rapport à la nucale ; contact V5-M10 ; nucale longue, moyennement large à un peu étrécie, à bord antérieur un peu étréci, lobe antérieur franchement trapézoïdal ; bourrelets latéraux gulaires bien développés et un peu allongés ; hyoplastrons courts et extrémité postérieure de l'entoplastron légèrement en avant des encoches axillaires ; lobes antérieur et postérieur élargis, à bords latéraux bien arrondis ; plastron long par rapport à la dossière ; sutures épiphyoplastrales légèrement dirigées vers l'avant ; sillons huméro-pectoraux rectilignes, en arrière de l'entoplastron ou légèrement sur celui-ci (caractère spécifique).

Se distingue de *Palaeoemys*, de *Juvenemys* n. g., *Euroemys* n. g. et de *Francellia* n. g. par le plus fort développement des bourrelets latéraux gulaires. Se distingue de *Cucullemys* n. g. et de *Owenemys* n. g. par la V1 à bords rectilignes.

**Autres caractères** : Bourrelets latéraux gulaires bien développés, épaissis, plutôt longs, le repli dorsal est court à la symphyse. Marginales plus courtes à aussi longues que les périphériques. Gulaires, courtes, à angle très ouvert, en avant de l'entoplastron au juste contact avec l'entoplastron. Humérales plus courtes à aussi longues que les Pectorales. Entoplastron moyen à grand dans le lobe, légèrement en avant des encoches axillaires. Encoche anale large, peu profonde à pointes légèrement anguleuses. V1 étroite par rapport à sa longueur, sans contact avec la M2. Contact C3-M6 non connu, contact V5-M10 seulement connu sur *B. germanica*. Série neurale régulière à Ne1 quadrangulaire et Ne2 à Ne8 hexagonales à petits côtés antérieurs pouvant avoir quelques irrégularités neurales pour les neurales 4 à 6. Pygale plutôt longue. Plastron sans resserrement au niveau des gulaires. Bord antérieur du lobe antérieur rectiligne. Pont long par rapport à la longueur du plastron. Présence des écailles axillaires et inguinales. L'état des processus plastraux et des bourrelets est comparable à ceux de *Palaeoemys*. Le repli des écailles sur la face interne du plastron est

bien développé, légèrement élargi. Epiplastrons peu à un peu plus allongés à la symphyse. L'encoche anale est large, peu profonde, à pointes anales légèrement anguleuses. Présence d'écailles axillaires et inguinales et de pores à musc au niveau de la suture Per7-hyoplastron (l'avant est non connu).

**Discussion :**

*Borkenia* partage avec les autres taxons du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- Présence d'une encoche antérieure de la dossière [4(1)], homoplasie avec *Francellia* n. g.
- La V1 est à bords latéraux plus ou moins rectilignes [8(1)], homoplasie avec les nœuds P3 et *Juvenemys* n. g.
- Cervicale plutôt longue par rapport à la nucale [12(1)], homoplasie avec le nœud P3 et avec *Palaeoemys occitana* n. sp.
- Contact V5-M10 [20(1)], très homoplasique.
- Nucale longue, moyennement large à un peu étrécie, à bord antérieur un peu plus étréci qu'à l'état 1 [22(2)], homoplasie avec le nœud P3.
- Lobe antérieur franchement trapézoïdal [27(1)], homoplasie avec les formes du nœud P3 et *Owenemys* n. g.
- Plastron long par rapport à la dossière [28(1)], homoplasie avec *Owenemys* n. g., *Euroemys* n. g. et les formes à partir du nœud P3 sauf *Cucullemys crocheti* n. g. n. sp.
- Bourrelet gulaire de type 3 [29(3)], homoplasie avec *Owenemys* n. g. et le nœud P3.
- Bourrelets latéraux des gulaire moyens par rapport à la largeur des gulaire [30(1)], homoplasie avec *Owenemys* n. g., *Cuvierichelys* n. g. et *Promalacoclemmys protogaea*.
- Hyoplastrons plus courts et l'extrémité postérieure de l'entoplastron est légèrement en avant des encoches axillaires en vue ventrale [46(1)], homoplasie avec *Promalacoclemmys* mais en fait il ne s'agit pas de la même condition.
- Hyoplastrons courts et lobe élargi [47(1)], homoplasie avec les formes du nœud P3, *Owenemys* n. g. et *Euroemys* n. g.
- Le sillon huméro-pectoral rectiligne à légèrement sinueux [48(2)], homoplasie avec *Francellia* n. g. et *Juvenemys* n. g.

*Borkenia* diffère de toutes les autres formes à V1 plus étroite que la nucale par sa V1 à bords latéraux rectilignes et par la position du sillon huméro-pectoral qui est au niveau de la suture ento-hyoplastrale.

*Borkenia* se distingue des formes à V1 large par sa V1 plus étroite que la nucale (plésiomorphe). Parmi les formes à V1 plus étroite que la nucale des nœuds P2 et P3 :

- *Borkenia* se distingue de *Owenemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : V1 à bord rectilignes, l'entoplastron plus en arrière des encoches axillaires, le sillon huméro-pectoral plus en avant sur les hyoplastrons et de forme plus rectilignes, nucale plus étrécie.
  - plésiomorphie : gulaire ne chevauchant pas l'entoplastron.
- *Borkenia* se distingue de *Francellia* n. g. n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : V1 à bord rectilignes, plastron plus large à encoches réduites et à bords latéraux arrondis, lobe antérieur plus trapézoïdal, plus fort développement des bourrelets gulaire, le sillon huméro-pectoral plus en avant sur les hyoplastrons, nucale étrécie, plastron plus grand par rapport à la dossière, hyoplastrons plus courts.
  - plésiomorphies : gulaire ne chevauchant pas l'entoplastron, processus moins puissants.

- *Borkenia* se distingue de *Euroemys* n. g. par les caractères apomorphes suivants : V1 à bords rectilignes, nucale étrécie, bourrelet gulaire plus développé, plastron plus élargi à bords latéraux plus arrondis et à encoches plus réduites.
- *Borkenia* se distingue de *Juvenemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : le plus fort développement des bourrelets gulaires, forme plus large de son plastron à encoches plus réduites et à bords latéraux plus arrondis, lobe antérieur plus trapézoïdal, le sillon huméro-pectoral plus en avant sur les hyoplastrons, nucale étrécie.
  - plésiomorphies : V1 moins large que la nucale ces processus moins puissants, vertébrales plus étroites par rapport aux costales, gulaires ne chevauchant pas l'entoplastron
- *Borkenia* se distingue de *Cucullemys* n. g. par les caractères suivants :
  - apomorphies : V1 à bords rectilignes, plastron plus grand par rapport à la dossière, présence d'une encoche de la dossière.
  - plésiomorphies : gulaires ne chevauchant pas l'entoplastron, sillon huméro-pectoral moins avancé sur l'entoplastron.

### ***Borkenia oschkinisi* Schleich, 1994a**

1994a *Borkenia oschkinisi* – Schleich, p. 87-90 ; Pl. II, fig. 2 ; Pl. III, fig. 1 ; text-fig. 3 & 4.

**Localité-type** : Borken (Hessen, Allemagne).

**Horizon** : Eocène moyen (Schleich, 1994a), Lutétien, MP11 à MP 13 environ.

**Matériel-type** : Holotype n°1992/2 (Pl. 42, fig. B, C, D et E) en collection au Musée de la ville de Borken mais en dépôt au Musée d'histoire Naturelle de la ville de Kassel (Allemagne). Un fragment de dossière et un plastron en connexion.

**Autre matériel de la localité type** : n°1992/3 (Pl. 42, fig. A et B) en collection au Musée de la ville de Borken mais en dépôt au Musée d'histoire Naturelle de la ville de Kassel (Allemagne). Un fragment de dossière.

**Diagnose originale de l'espèce-type** : voir Schleich, 1994a, p. 87.

#### **Diagnose de l'espèce, émondée après examen du matériel-type :**

Espèce du genre *Borkenia*, se distingue de *Borkenia germanica* par : le plastron plus large, à bords plus arrondis (apomorphie) ; la forme de la dossière plus ronde ; le sillon huméro-pectoral plus en avant sur les hyoplastrons (apomorphie), en contact avec la suture ento-hyoplastrale ; la carène médiane peu surélevée, à sommet aplati, large ; l'entoplastron plus grand dans le lobe et la symphyse épiplastrale plus longue.

**Description** : voir Schleich, 1994a.

***Borkenia germanica* (Hummel, 1935) n. comb.**

- 1927 *Clemmys* species indet. – Barnes, p10-14, text-fig. 1, 2, 3.  
 1935 *Ocadia ? germanica* – Hummel, p. 469-470, text-fig. 16 à 22.  
 1977 *Chrysemys germanica* – Mlynarski, p. 101-102, text-fig. 2.  
 1993 *Ocadia messeliana* – Karl, p. 100, Pl. III.

**Localité-type :** Formation du Geiseltal (Halle, Saale, Allemagne).

**Horizon :** Lutétien, formation Obere Mittelkohle, MP 13 (voir Haubold & Hellmund, 1998).

La formation du Geiseltal est séparée en plusieurs couches allant de la zone MP 11 (Unterkohle) à la zone MP 14 (Oberkohle). Selon les puits et les couches dont ils sont issus, les fossiles peuvent être datés (voir Franzen & Haubold, 1987 ; Haubold, 1989 ; Haubold & Hellmund, 1997 ; Biochrom'97 ; Haubold & Hellmund, 1998 ; voir le tableau 2.1 ci-dessous). Pour les chéloniens, la plupart du matériel examiné au Geiseltalmuseum ne comportait aucune indication sur le puits de provenance. Lorsque la provenance géologique est connue, celle-ci sera indiquée avec le numéro de collection :

- puits CeII et Ce III : base de la couche OK (« Oberkohle » = couche supérieure du charbon) correspondant à la transition des zones MP 13 et MP 14.
- puits VII : sommet de la couche Oberkohle Hauptmittel correspondant à la transition des zones MP 13 et MP 14
- puits Leo I, Ce IV et XXXVIII : couche oMK (« Obere Mittelkohle » = partie supérieure de la couche moyenne du charbon) correspondant à la zone MP 13.
- puits XXII, VI et XVIII : couche MK (« Untere Mittelkohle » = partie inférieure de la couche moyenne de charbon) correspondant à la zone MP 12.

Zone MP	Séquence du Geiseltal	Puits
MP 13/14	<i>Untere Oberkohle</i>	Ce II CeIII
	<i>Oberkhole Hauptmittel</i>	VII ?
MP 13	<i>Obere Mittelkohle</i>	LeoI CeIV VII ?
MP 12	<i>Untere Mittelkohle</i>	XVIII VI

**Tableau 2.1 :** Puits et stratigraphie de la formation du Geiseltal. D'après Haubold & Krumbiegel, 1984 ; Haubold, 1989 ; Haubold & Hellmund, 1997 ; 1998. Le puits Nw VII est situé dans le *Oberkhole Hauptmittel* pour Haubold & Hellmund (1997 ; 1998) alors qu'il est situé au sommet du *Obere Mittelkohle* pour Haubold (1989).

**Matériel-type :** Holotype GM-MLU, n°Leo-100 (LeoI/6977) (Pl. 43, fig. D, E, F et G) figuré par Hummel, 1935 ; text-fig. 16) et 24 paratypes. Hummel (1935, p. 469) signale qu'il a utilisé 24 fragments (dont les numéros ne sont pas précisés) et l'holotype pour établir sa description. Ces 24 fragments sont donc des paratypes (I.C.Z.N., Art. 72.4.5). Parmi ces paratypes, 7 pièces ont été figurées. Il s'agit des spécimens :

- GM-MLU, n°Leo-127 (LeoI/6978) (figuré par Hummel, 1935 ; text-fig. 17) (Pl. 44, fig. A, B, C et D).
- GM-MLU, n°Leo-37 (LeoI/6092) (figuré par Hummel, 1935 ; text-fig 18). Spécimen non retrouvé.
- GM-MLU, n°Ce-1297 (CeII/6846) (figuré par Hummel, 1935 ; text-fig 19) (Pl. 44, fig. E, F, G et H).
- GM-MLU, n°Ce-XVI (CeIV/6997) (figuré par Hummel, 1935 ; text-fig. 20).



- GM-MLU, n°Leo-XXI (LeoI/6974) (figuré par Hummel, 1935 ; text-fig. 21) (Pl. 44, fig. J).
- GM-MLU, n°Leo-73 (LeoI/6973) (figuré par Hummel, 1935 ; text-fig. 22) (Pl. 44, fig. I).

Les autres paratypes devraient se trouver parmi le matériel découvert avant l'année de publication de l'article de Hummel, soit 1935. Malheureusement, parmi le matériel vu en collection au Geiseltalmuseum, de nombreux spécimens n'ont pas d'indication sur l'année de la découverte.

D'autre part, de nombreux spécimens sont en très mauvais état et ne sont pas déterminables (présence d'au moins cinq formes de Testudinidae dans ce gisement). Il est probable que Hummel avait inclus dans son matériel-type des fragments d'autres taxons.

Parmi le matériel, deux spécimens auraient pu servir à l'étude de Hummel :

- GM-MLU, puits Ce-1931, n° 7002, un fragment de plastron.
- GM-MLU, n° H109 : un fragment de dossière et de plastron. Pas d'indication de date.

**Autre matériel attribué à *Borkenia germanica* découvert après 1935 :**

- GM-MLU, n° VII-86-1950 : une dossière et un plastron (Pl. 45, fig. A, B, C et D). La dossière a été figuré par Karl (1993, Pl. III) et celui-ci a attribué ce spécimen à *Ocadia messeliana*.
- GM-MLU, n° VI-14-338-1937 : un fragment de dossière et de plastron.
- GM-MLU, n° VII-14-1951-10795 : un fragment de dossière et de plastron.
- GM-MLU, n° VII-223-1951-10867 : une dossière et un plastron (Pl. 43, fig. A, B et C).
- GM-MLU, n° H/76-1949 : un lobe antérieur de plastron (Pl. 45, fig. E et F).

**Diagnose originale de l'espèce :** voir Hummel, 1935, p. 469. Voir la reconstitution de la carapace proposée (Pl. 43, fig. H et I).

**Diagnose émondée, avec l'étude du nouveau matériel :**

Espèce du genre *Borkenia*, se distingue de *Borkenia ochkinisi* par : le plastron plus étroit (plésiomorphie) ; la forme de la dossière plus étroite ; le sillon huméro-pectoral plus en arrière sur les hyoplastrons, légèrement postérieur à la suture ento-hyoplastrale (plésiomorphie) ; la carène médiane bien marquée, surélevée, étroite, continue, resserrée à sommet arrondi ; l'entoplastron plus petit dans le lobe ; la symphyse épiplastrale plus courte.

**Description de l'espèce :** voir Hummel (1935).

## *Borkenia aff. oschkinisi* Schleich, 1994a

Parmi le matériel de **Messel** (près de Darmstadt, Allemagne)[MP 11 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97), base du Lutétien, Eocène inférieur], trois spécimens ont attiré mon attention :

- SMNS 54849 : carapace en vue ventrale (Pl. 46, fig. E et F).
- LNK-395 : carapace en vue ventrale (Pl. 46, fig. A et B).
- IRSBN IG28502 : dossière et plastron en connexion (Pl. 47, fig. A, B, C et D).

**Description des spécimens de Messel** (reconstitution proposée Pl. 46, fig. C et D) :

Forme de la dossière : La dossière, bien ossifiée, est de taille moyenne (11 à 18 cm), de forme quadrangulaire-ovale. Le disque pleural est modérément cordiforme.

Encoche antérieure : Il y a une légère encoche antérieure de la dossière : formée par les périphériques légèrement allongées vers l'avant et la nucale légèrement encochée. Les Per1 sont longues vers leur milieu et médialement, la suture Per1-2 ne dépasse pas la partie antérieure de la nucale.

Carènes : La dossière porte une carène médiane allant de la fin de la Ne1 à la SP2. Cette carène est peu surélevée, peu marquée, large, à sommet aplati à peu tectiforme.

Nucale : large, à bord antérieur légèrement étreint. Les M1 sont longues, atteignant plus de la moitié de la longueur des bords latéraux antérieurs de la nucale. Le repli ventral des M1 sur la face interne de la nucale est bien développé.

Cervicale : large et longue, de forme trapézoïdale. Le repli ventral n'est pas visible.

Série neurale : Les neurales sont mal conservées, elles présentent quelques petites irrégularités autour du schéma des neurales hexagonales à petits côtés latéro-antérieurs comme chez *B. germanica* et *B. oschkinisi*.

SP1 : la SP1 est trapézoïdale à base large, mal conservée.

SP2 : La SP2 est hexagonale, mal conservée.

Pygale : la pygale est longue, modérément large.

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : Les marginales sont longues par rapport aux périphériques et les sillons des marginales et des costales se situent dans le dernier tiers des périphériques

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance pleuro-périphériques est bonne.

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont plus étroites que les costales, elles sont à peu près aussi larges que longues. La V5 est la vertébrale la plus large, les autres vertébrales sont sub-égales. Le sillon C3-4 est situé très postérieurement sur la PL6, médialement ce sillon est au niveau de la suture PL6-7 et s'avance latéralement.

Forme et taille de la V1 : La V1 est moins large que la nucale, à bords latéraux légèrement sinueux.

Position de la V5 : La V5 chevauche la pygale.

Correspondance costale-marginale : La correspondance des marginales et des costales n'est pas connue, le spécimen IRSBN sans numéro ayant une 13<sup>ème</sup> paire de périphériques surnuméraires (et donc de marginales aussi), la correspondance de la V5 avec les marginales n'est pas connue non plus.

Contreforts : Les contreforts axillaires et inguinaux sont puissants. L'extension des contreforts, l'encoche et la présence d'un bourrelet n'ont pas pu être étudiés. Les contreforts atteignent la moitié de la largeur des PL1 et des PL5 et 6.

Plastron : Les deux lobes sont à peu près de même largeur, le lobe antérieur pouvant être un peu plus large. Les plastrons sont longs par rapport à la dossière : le bord antérieur du plastron atteint presque le bord antérieur de la dossière. Les échancrures inguinales et axillaires sont moyennement larges.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est large de forme trapézoïdale à bords latéraux arrondis, sans resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Le bord antérieur est rectiligne. Les coins épiplastraux sont bien marqués, non émoussés. Les épiplastrons sont courts médialement et larges postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est losangique, petit ; les sutures épiphyoplastrales sont à peine dirigées vers l'avant. Les hyoplastrons sont écourtés mais encore longs car l'entoplastron est situé juste en avant des encoches axillaires.

Gulaires : Les gulaires sont à angle très ouvert, à sillons assez rectilignes. L'observation des trois spécimens permet d'évaluer la variation intra-spécifique notamment au niveau des écailles gulaires et humérales. En effet, le sillons gularo-huméral est soit à peine en avant de l'entoplastron (quelques millimètres) soit juste en contact avec l'entoplastron. Pour le sillon huméro-pectoral, celui-ci est de même en contact ou non avec l'entoplastron.

Humérales : le sillon huméro-pectoral est au niveau de la suture ento-hyoplastrale, en contact ou à quelques millimètres postérieurement à l'entoplastron. Le sillon est rectiligne, en forme de V très ouvert, concave. Médialement, ce sillon est juste en avant du fond des encoches axillaires.

Bourrelets gulaires : Les bourrelets latéraux gulaires sont bien développés, formant latéralement deux convexités épaisses émoussées, à replis longs. Médialement le repli est court.

Écailles axillaires et inguinales : L'écaille axillaire est courte, bien située sur le début des contreforts, débordant peu sur les hyoplastrons et sur les périphériques. L'écaille inguinale est réduite aussi en largeur et en longueur, un peu plus longue de l'axillaire, située bien sur les côtés des hypoplastrons, débordant légèrement sur les Per7. Les sillons des marginales correspondent avec les sutures du plastron avec la dossière.

Pores à musc : la préservation du matériel n'a pas permis d'observer les pores à musc.

Lobe postérieur : le lobe postérieur est large, à bords latéraux arrondis avec un resserrement fémoro-anal. Les xiphoplastrons sont larges. La partie médiane du sillon abdomino-fémoral est situé au niveau des encoches inguinales. Les anales occupent au moins la moitié des xiphoplastrons.

Encoche anale : large mais étreinte et peu profonde. Les pointes anales sont un peu émoussées à angles droits à larges.

Repli dorsal des fémorales et des anales : non observé.

### **Discussion :**

A la différence des spécimens de Messel, *B. germanica* présente une V5 qui n'atteint quasiment pas la pygale (sur la SP2 ou sur la suture SP2-pygale). En revanche, les épiplastrons des spécimens de Messel sont courts à la différence de ceux de *B. oschkinisi*. Malheureusement, l'état de la V5 n'est pas connu chez *B. oschkinisi*. La connaissance de l'état de cette V5 permettrait d'affiner la position du matériel de Messel par rapport au deux taxons déjà attribués au genre *Borkenia*. Il pourrait s'agir une nouvelle espèce mais pour le moment le matériel de *B. oschkinisi* ainsi que celui de Messel reste insuffisamment connu.

### 2.3.2.3. Le nœud P3

Les formes du nœud P3 sont caractérisées par l'association de trois synapomorphies et de six homoplasies pouvant être indépendamment acquises au nœud précédent (voir hypothèse alternative de la figure 2.2 et voir chapitre 3) :

#### Synapomorphies :

- un allongement des gulaires par rapport au lobe antérieur [42(1)], Long Gu/Long LA entre 30 et 45 %.
- un raccourcissement des hyoplastrons, avec la partie postérieure de l'entoplastron au niveau des encoches [46(2)].
- des sillons huméro-pectoraux plus ou moins bien avancés sur les hyoplastrons et sur l'entoplastron (sur l'entoplastron ou sur la suture ou encore juste postérieurs à la suture) [49(3)].

#### Homoplasies :

- un allongement de la cervicale sur la nucale [12(1)] : Larg Cer/Larg Nu globalement supérieur à 25 %, homoplasie avec *Borkenia* et avec *Palaeoemys occitana* n. sp.
- un allongement et un étranglement de la nucale et de son bord antérieur [22(2)], homoplasie avec *Borkenia*.
- un lobe antérieur toujours bien trapézoïdal [27(1)]; homoplasie avec *Borkenia* et *Owenemys* n. g.
- des bourrelets gulaires et un repli des gulaires toujours bien développés de type 3 [29(3)] ; homoplasie avec *Owenemys* n. g. et *Borkenia*.
- un élargissement du lobe antérieur dans les encoches et un raccourcissement des hyoplastrons médialement [47(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Owenemys* n. g. et *Euroemys* n. g.
- un sillon huméro-pectoral sinueux [48(0)], homoplasie avec *Euroemys* n. g. et *Elkemyis australis*.

## *Cuvierichelys* n. g.

### **Synonymie :**

- 1831 *Emys* - Gray, p. 33.  
1849 *Emys* – Owen in Owen & Bell, p. 76.  
1854 *Emys* – Morris, p. 348.  
1859 *Emys* - Gervais, p. 439.  
1876 *Emys* – Seeley, p. 445-450.  
1889 *Ocadia* – Lydekker, p. 110-115.  
1890 *Emys* – Woodward & Sherborn, p. 228.  
1890 *Ocadia* – Woodward & Sherborn, p. 253.  
1905 *Emys* – De Stefano, p.41.  
1905 *Ocadia* – De Stefano, p.42-47.  
1906 *Chrysemys* – Depéret, p. 25-26.  
1921a *Ocadia* - Botez, p. 80-83.  
1921b *Ocadia* - Botez, p. 112.  
1938 *Chrysemys* – Bergounioux, p. 257-271.  
1958 *Chrysemys* - Bergounioux, p.148-154.  
1977 *Palaeochelys* – Broin, p. 237.  
1991 *Palaeochelys* – Jiménez-Fuentes & Martín de Jesús, p. 101-102.  
1991 « *Chrysemys* »– Jiménez-Fuentes & Martín de Jesús, p. 102.  
1997 « *Palaeochelys* » - Gómez-Alba Ruiz, p. 120-121.

**Etymologie :** en l'honneur de Georges Cuvier pour ses découvertes dans Gypse de Montmartre.

**Espèce-type :** *Emys parisiensis* Gray, 1831 = *Cuvierichelys parisiensis* (Gray, 1831).

### **Autres espèces attribuée au genre :**

*Emys crassus* Owen, 1849 = *Cuvierichelys* « *crassa* » (Owen, 1849).

*Chrysemys iberica* Bergounioux, 1958 = *Cuvierichelys iberica* (Bergounioux 1958).

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues :** Eocène supérieur à Oligocène inférieur, Hordle Cliff (Grande-Bretagne, Headon Beds inférieurs, MP 17), Roche-Ragot (France, MP18), Paris et ses environs (Gypse et Marnes supragypseuses, MP 19 à 21 ?), Yarmouth (Grande-Bretagne, Hamstead Beds, MP 20-21), Tarrega (Espagne, MP 23) (voir cartes 4.7 et 4.9 au chapitre 4).

**Diagnose du genre :**

Testudinidae du groupe «*Palaeochelys s.l.-Mauremys* » situé au nœud P3. Dossière de forme ovale légèrement quadrangulaire à l'avant, de grande taille (30 cm environ), disque pleural modérément cordiforme à l'arrière.

Autapomorphies : repli ventral des M1 est bien développé, plutôt assez long sur la face interne de la nucale avec la présence d'un bourrelet transversal fort sur la face interne de la nucale ; présence d'un allongement fort du repli des gulaires entre les deux bourrelets latéraux.

Apomorphies : V1 dépassant latéralement la nucale, large pour sa longueur ; à bords latéraux plutôt rectilignes à légèrement arrondis ; vertébrales élargies par rapport à la nucale ; V5 sur la SP2 ; allongement des épiplastrons à la symphyse ; fort repli dorsal des écailles humérales et fémorales ; lobe antérieur à bords latéraux arrondis ; lobe postérieur légèrement élargi ; encoche anale légèrement étreinte, profonde ; sillon C4-V5 en contact avec le sillon M10-11 ou très proche de ce sillon sur la M11. Autre caractère (plésiomorphe) : gulaires ne mordant pas (ou très peu) l'entoplastron.

**Discussion :**

Liste des autapomorphies :

- Repli ventral des M1 bien développé et présence d'un bourrelet transversal fort sur la face interne de la nucale [14(2)].
- Présence d'un allongement fort du repli des gulaires entre les deux bourrelets latéraux [31(1)].

*Cuvierichelys* n. g. partage avec les autres taxons du complexe «*Palaeochelys s.l.-Mauremys* » des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- V1 aux coins de la nucale ou la dépassant latéralement [5(1)], homoplasie avec *Juvenys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g., *Provencemys* n. g. et le nœud P4.
- V1 large pour sa longueur [6(1)], homoplasie avec *Juvenys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g., *Provencemys* n. g. et le nœud P4.
- V1 à bords latéraux plutôt rectilignes à légèrement arrondis [8(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Juvenys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g., *Provencemys* n. g. et le nœud P4.
- Vertébrales élargies par rapport à la nucale [9(1)], homoplasie avec le nœud P5 et *Promalacoclemmys*.
- V5 sur la SP2 [21(2)], homoplasie avec le nœud P5, *Owenemys* n. g., *Juvenys* n. g., *Provencemys* n. g. *laurenti*, *Borkenia germanica* et le nœud P5.
- plastron long par rapport à la dossière [28(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Euroemys* n. g., *Owenemys* n. g. et les formes à partir du nœud P3 sauf *Cucullemys crochetai* n. g. n. sp.
- Repli moyen des bourrelets latéraux des gulaires [30(1)] par rapport à la largeur des gulaires, homoplasie avec *Owenemys* n. g., *Borkenia* et *Promalacoclemmys protogaea*.
- Allongement des épiplastrons à la symphyse [45(2)], homoplasie avec *Mauremys* et *Promalacoclemmys protogaea*.
- Fort repli dorsal des écailles humérales et fémorales [51(1)], homoplasie avec *Mauremys* et *Promalacoclemmys protogaea*.

*Cuvierichelys* n. g. se distingue des autres formes du nœud P3 (*Provencemys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g. et *Cucullemys* n. g.) par les caractères apomorphes suivants : plastron à bords latéraux plus arrondis, bourrelet gulaire plus allongé à la symphyse ; allongement des

épiplastrons à la symphyse et par la plésiomorphie suivante : gulaire ne chevauchant pas ou peu l'entoplastron.

### ***Cuvierichelys* groupe *parisiensis***

Il s'agit ici des formes du genre *Cuvierichelys* n. g. du Bassin anglo-français à bourrelet gulaire plus court en opposition à la forme ibère à bourrelet gulaire plus long et à repli dorsal des écailles plus développés sur le plastron.

### ***Cuvierichelys parisiensis* (Gray, 1831)**

- 1803 « petite tortue d'espèce inconnue » - Faujas-de-Saint-Fond, p. 108-109, PL. XXXIX, Fig. 3.  
 1810 « Emides » - Cuvier, p. 119-121 (*pro parte*), Pl. IV, Fig. 3, 5, 6, 15, 18, 20 (*non* Fig. 4, 19)  
 1822 « Emides », « Emydes » - Cuvier, p. 332-335 (*pro parte*), Pl. LXXVI, Fig. 3, 5, 6, 15, 18, 20 (*non* Fig. 4, 19) ; Pl. LXXVII, Fig. 1, 2 et 6.  
 1824 « Emydes » - Cuvier, p. 227.  
 1831 *Emys parisiensis* - Gray, p. 33.  
 1849 ? : *Emys crassus* – Owen in Owen & Bell, p. 76, Pl. XXVII.  
 1854 ? : *Emys crassus* – Morris, p. 348.  
 1859 *Emys parisiensis* - Gervais, p. 439.  
 1876 ? : *Emys hordwellensis* – Seeley, p. 445-450 ; text-fig. 1 & 2.  
 1876 ? : *Emys crassus* – Seeley, p. 450.  
 1889 ? : *Ocadia crassa* – Lydekker, p. 110-115, text-fig. 24.  
 1890 ? : *Emys crassus* – Woodward & Sherborn, p. 228.  
 1890 ? : *Ocadia crassa* – Woodward & Sherborn, p. 253.  
 1905 *Emys parisiensis* – De Stefano, p.41.  
 1905 *Ocadia parisiensis* – De Stefano, p.42, p. 47.  
 1921a *Ocadia parisiensis* - Botez, p. 80-83, Pl. IV, Fig. 1-5.  
 1921a *Ocadia* sp. - Botez, p. 84, Pl. IV, Fig. 6.  
 1921b *Ocadia parisiensis* - Botez, p. 112.  
 1977 *Palaeochelys parisiensis* – Broin, p. 237, fig. 77, Pl. XX, fig. 3, Pl. XXI, fig. 5.  
 1980 ? : *Ocadia crassa* – Moody, p. 24.  
 1995 ? : *Ocadia crassa* – Berton & Spencer, p. 287, fig. 9.7B.

**Localité-type** : Montmartre (Paris).

**Horizon** : MP 19 (BiochroM'97) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Gypse de Paris-Montmartre ; Haute Masse du Gypse ?

#### **Historique des découvertes des tortues des Carrières à plâtre de Paris**

Différentes « carrières à plâtre » des environs de Paris ont été exploitées pendant plus d'un siècle et peuvent être regroupées sous l'appellation « Plâtrières de Paris et des environs » des anciens auteurs. Les différents bancs de gypse ainsi que les marnes d'entre deux masses et les marnes supragypseuses ont été exploitées selon les carrières, mais la Haute Masse du gypse (dernier banc) était principalement exploitée pour sa qualité. Les différentes carrières connues sont celles de Montmartre, Noisy-le-Sec, Romainville, Montreuil, Corneilles, Bagnolet, Sannois, Pantin, Saint-Ouen, Argenteuil, Montrouge, Vitry-sur-Seine, Villejuif,

Ménilmontant, Châtillon, Près-Saint-Gervais, Charonne...La carrière de Montmartre étant la plus célèbre par les travaux de Cuvier sur les ossements fossiles du gypse.

Des restes divers de vertébrés et « d'Emydes » ont été découverts dans ces carrières, à partir du niveau des Calcaires de Saint-Ouen (MP 16, qui peuvent contenir des bancs de gypse) jusqu'au Marnes à huîtres (MP 22 ?) (voir Mégnien, 1980 ; Pomerol & Feugueur, 1986). Meunier (1875) signale de « grandes carapaces » dans les couches de travertins du Calcaire de Saint-Ouen (MP 16) « traversées lors des travaux du boulevard Malesherbes à l'intérieur même de Paris » ; des plastrons « d'Emides » dans les « grandes carrières de Sannois ». Lemoine (1911) signale de la tortue dans la deuxième masse du gypse à Argenteuil et à Villejuif, ainsi que dans les marnes bleues de Villejuif. Soyer & Cailleux (1960) indiquent de l'« Emys » dans la deuxième masse du gypse à Vitry-sur-Seine, dans les marnes blanches de Paris et de la Banlieue Est. De nombreux fragments ont été trouvés notamment au Près-Saint-Gervais, à Châtillon (Coll. Univ. Paris VI) et à « Grand-Charonne » dans « un bloc de pierre à plâtre » (Faujas-Saint-Fond, 1803, p. 108-109, Pl. XXXIX, fig. 3).

En 1831, Gray a créé l'espèce « *Emys* » *parisiensis* en se référant aux travaux de Cuvier de 1822 et 1824 sur les Emydes des plâtrières de Paris. Ce n'est que dans l'édition de 1824 des « Ossements fossiles » que Cuvier utilise ce terme « tortue d'eau douce des plâtrières de Paris » en faisant référence à l'édition de 1822 où les fragments de « tortue d'eau douce ou Emides » sont décrits et figurés (p. 332-335, Pl. LXXVI, Fig. 3, 5, 6, 15, 18, 19, 20 ; Pl. LXXVII, Fig. 1, 2 et 6). En fait, ni Gray (1831) ni Cuvier lui-même (1822 et 1824) ne font référence au travail de Cuvier en 1810 qui présente une planche (Pl. IV) avec les mêmes figures que celle publiée sous le numéro LXXVI en 1822. Dans ce travail de 1810, le texte sur les tortues d'eau douce est pratiquement le même que celui de 1822. La seule différence est qu'en 1810, Cuvier n'avait pas tout le matériel et il s'arrête au fémur de la figure 20 (fragment n°5 p. 334 de 1822). Toutefois, Cuvier (1822) fait référence au travail de Faujas-de-Saint-Fond de 1803 qui est le premier à avoir figuré un fragment de tortue d'eau douce (« Ecusson d'une petite tortue d'espèce inconnue ») des carrières à plâtre des environs de Paris (p. 108-109, Pl. XXXIX, fig. 3) bien que ce dernier pensait qu'il s'agissait d'une tortue marine.

Le matériel type figuré par Cuvier (1822) était originalement constitué de onze spécimens (Pl. LXXVI, Fig. 3, 4, 5, 6, 15, 18, 19, 20 ; Pl. LXXVII, Fig. 1, 2 et 6; voir la reproduction de ces planches dans ce travail, Pl. 48 et 49). Gray (1831) n'a pas désigné d'holotype, les spécimens figurés par Cuvier sont des syntypes. Cependant, un de ces fragments (plaque périphérique du pont, Pl. LXXVI, Fig. 4) est attribuable à un *Cheirogaster* sp. Un autre fragment (MNHN 8250 fig. in Cuvier, 1824, Pl. LXXVI, fig. 19 ; voir De Stefano, 1902, p. 62, n°19) n'est pas un fragment d'os de chélonien (Oiseaux ?). Cela réduit le nombre à neuf syntypes (dont un n'a pas été retrouvé).

**Matériel type : Neuf syntypes** (voir la reproduction des planches LXXVI et LXXVII de Cuvier dans ce travail aux planches 48 et 49) :

- **MNHN 8258 GY1** : suprapygaie 1 (fig. in Cuvier, 1822, Pl. LXXVI, fig. 3; voir aussi De Stefano, 1902, p. 60, 11°).
- **MNHN 8243** : fragment proximal de pleurale paire droite (fig. in Cuvier, 1822, Pl. LXXVI, fig. 5 ; voir aussi De Stefano, 1902, p. 60, 8°)
- **MNHN 8242** : fragment proximal de pleurale paire droite (fig. in Cuvier, 1822, Pl. LXXVI, fig. 6 ; voir aussi De Stefano, 1902, p. 60, 8°).Spécimen non retrouvé.
- **MNHN 8249** : fragment d'hypoplastron et de xiphiplastron gauches d'un individu de grande taille (fig. in Cuvier, 1822, Pl. LXXVI, fig. 15 ; voir De Stefano, 1902, p. 59-60, 6°) (Pl. 50, fig. F et G).
- **MNHN 8259** : nucale et Per1 droite (fig. in Cuvier, 1822, Pl. LXXVI, fig. 18 ; voir De Stefano, 1902, p. 60, 10°) (Pl. 51, fig. G et H).



- **MNHN 8238** : un fémur (fig. *in* Cuvier, 1822, Pl. LXXVI, fig. 20).
- **MNHN 8236 GY7** : crâne (fig. *in* Cuvier, 1822, Pl. LXXVII, Fig. 1 ; voir De Stefano, 1902, p. 58-59, n°1). Ce crâne (avec quelques restes de vertèbres cervicales) a été dégagé mais l'état de celui-ci ne permet pas une étude comparative utile actuellement.
- **MNHN 8262 GY2** : fragment de bassin (fig. *in* Cuvier, 1822, Pl. LXXVII, fig. 2 ; même spécimen que De Stefano, 1902, p. 62-63, 20° ?).
- **MNHN 8239** : fémur gauche (fig. *in* Cuvier, 1822, Pl. LXXVII, fig. 6 ; voir aussi De Stefano, 1902, p. 61, 15°).

**Autre matériel de Montmartre :**

- **MNHN GY 10** (ancienne collection de la Sorbonne) : partie postérieure d'une dossière (fig. *in* Botez, 1921a, Pl. IV, Fig.4) (Pl. 51, fig. A et B).
- **MNHN 8404** (coll. Gillet de Laumont) : deux périphériques gauches 10 et 11 (voir De Stefano, 1902, p. 66).
- **MNHN 1876-338** (coll. Brongniart) : deux fragments indéterminés.
- **MNHN 1865-70** (Don Abbé Moigno) : fragment de plastron.
- **MNHN 8240 et 8241 ?** : deux fragments de pleurales impaires, séparés, inclus dans le gypse.
- **MNHN 8245** : fragment d'hyoplastrons droit et gauche.
- Neuf spécimens étudiés par **de Stefano en 1902**, en collection au MNHN mais sans numéro :
  - Un fragment de dossière (trois fragments de pleurales), en face interne, inclus dans un bloc de gypse, avec l'étiquette « *Tre frammento di piastra costali posteriori (leto destro) di Emys Parigina Cuv.* » (correspond au fragment n°13 de De Stefano, 1902, p. 61 ?).
  - Un fragment de plastron (hyoplastron ou hypoplastron ?) noté « Tortue de Montmartre ».
  - Un fragment d'hypoplastron droit, visible par les deux faces, noté sur la face externe « Os inférieur de plastron d'Emyde » et avec l'étiquette « *Porzione di ipoplastrone identica alla sp. Di Rom.* » (=Romainville) (correspond au fragment n°16 de De Stefano, 1902, p. 61-62 ?).
  - Un fragment d'hypoplastron droit avec le sillon abdomino-pectoral, inclus dans le gypse avec l'étiquette « *pezzo di piastrone (ipoplastrone) frammenti di piastra pettorali e addominali* » (correspond au fragment n°4 de De Stefano, 1902, p. 59 ?).
  - Un fragment d'hypoplastron gauche inclus dans le gypse, visible seulement par la face externe, noté « Os du plastron d'une Emyde » avec l'étiquette « Os du plastron – *Porzione (...) posteriore del piastrone (p. femorale)* » (correspond au fragment n°18 de De Stefano, 1902, p. 62 ?).
  - Un fragment d'hypoplastron, visible sur les deux faces, noté « Partie d'os de plastron d'Emyde » avec l'étiquette « *Porzione di ipoplastrone da attribuirsi alla specie da una identificata (fragmento di piastra pettorale)* » (correspond au fragment n°18 de De Stefano, 1902, p. 62 ?).
  - Un fragment de périphérique du pont (?) inclus dans le gypse avec la mention « Emyde » (spécimen étudié par De Stefano ?).
  - Un fragment d'hypoplastron gauche visible par les deux faces, noté sur la face externe « Portion d'un os inférieur du plastron d'une Emyde » et avec l'étiquette « *Porzione (destra) di ipoplastrone da attribuirsi alla sp. alla quale spetta il piastrone da me descritto* » (correspond au fragment n°17 de De Stefano, 1902, p. 62 ?).

- Un fragment distal de pleurale paire inclus dans le gypse avec l'étiquette « *Porzioni laterali marginali dello scudo dorsale di una individui di Emys parigina (?)* » (correspond au fragment n°7 de De Stefano, 1902, p. 60 ?).

**Autre matériel du Gypse :**

- **MNHN 1951-1** (coll. Munier-Chalmas par M. Berville, ancienne coll. De la Faculté des Sciences de Paris, Laboratoire de Géologie) : divers fragments. Sannois (Val-d'Oise) ; *MP 19 ?* ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Carrière de gypse dans la Butte d'Orgemont (Lapparent de Broin, com. pers.).
- **MNHN 1873-432 GY9** (coll. Vasseur) : un lobe antérieur de plastron bien conservé, visible sur les deux faces (fig. De Stefano, 1902, Fig. III ; Broin, 1977, Fig. 77 c et d) (Pl. 52, fig. C, D et E). **Localité et Horizon** : Noisy-le-Sec (Seine-Saint-Denis), *MP 19* ou *MP 21* (Escarguel et al., 1997) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Gypse de Paris.
- **MNHN 1901-32 GY11** : plastron visible sur les deux faces et fragment de dossière (fig. in De Stefano, 1902, Fig. I & II ; Broin, 1977, Fig. 77 a et b ; Pl. XX fig. 3 ; Pl. XXI, fig. 5) (Pl. 50, fig. E ; Pl. 51, fig. F ; Pl. 52, fig. A, B et F). **Localité et Horizon** : Romainville (Seine-Saint-Denis), *MP 19* ou *MP 21* (Escarguel et al., 1997) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Gypse de Paris.
- **MNHN 1885-21** : une neurale paire (Per2 ?) (fig. in Stefano, 1902, fig. X et XI) et une périphérique droite (fig. in Stefano, 1902, fig. XII). Montreuil (Seine-Saint-Denis), *MP 19* ou *MP 21* (Escarguel et al., 1997) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Gypse de Paris.

**Autre matériel provenant des Marnes supragypseuses :**

- **MNHN 1881-33 GY14** (coll. Toulouse) : dossière incomplète (Pl. 51, fig. C, D et E).
- **MNHN GY12** (ancienne collection de la Sorbonne) : petite dossière (fig. in Botez 1921a, Pl. IV, Fig.2) correspondant à un jeune adulte (Pl. 50, fig. H et I).
- **UP-AM1** : un hypoplastron droit de Romainville.

**Matériel figuré non retrouvé :**

- Une nucale (et un fragment de périphérique 1 gauche) figurée par Faujas-Saint-Fond (1803, Fig. 3). Gypse de Paris, carrière du Grand-Charonne.
- **Matériel de Romainville étudié par Botez (1921a)** (Pl. 50, fig. A, B, C et D).

**Diagnose originale** : pas de diagnose in Gray (1831).

**Diagnose :**

Espèce du genre *Cuvierichelys* n. g. se distinguant de *Cuvierichelys* n. g. *iberica* par un sillon huméro-pectoral chevauchant légèrement l'entoplastron (apomorphie) et par les caractères plésiomorphes suivants : gulaires plus larges par rapport au lobe antérieur ; bourrelet gulaire plus court pour sa largeur ; moindre repli des écailles sur le plastron ; lobe antérieur moins arrondi antérieurement et latéralement ; absence de trois carènes ; absence de contact V5-M10 ; V1 plus étroite par rapport à la nucale ; V5 plus longue sur la SP2.

**Description du matériel le plus diagnostique :**

**Matériel en collection au MNHN :**

**MNHN 8259** (Pl. 51, fig. G et H) : nucale et Per1 droite (fig. in Cuvier, 1822, Pl. LXXVI, Fig. 18 ; voir De Stefano, 1902, p. 60, 10°). La V1 est un peu plus large que la nucale, elle s'insère sur la M1 (avant le sillon M1-2) au niveau de la Per1 (proche de la suture

avec la nucale). La cervicale n'est pas entièrement préservée, elle est longue, probablement aussi large que longue. La M2 est plus courte que la Per1. Sur la face interne de la nucale et de la Per1, le repli ventral de la cervicale est court, celui de la M1 s'allonge en allant sur le côté. Ce repli de la M1 (et de la M2) est long par rapport à la Per1, à la nucale (plus de la moitié de la longueur du côté latéro-antérieur) et au repli ventral de la cervicale. Présence d'un bourrelet transversal bien marqué de chaque côté de la nucale, postérieurement au repli ventral des M1.

**MNHN GY10** (ancienne collection de la Sorbonne) (Pl. 51, fig. A et B) : partie postérieure d'une dossière (fig. *in* Botez, 1921a, Pl. IV, Fig. 4). Description originale : voir Botez (1921a, p. 80-83). Dossière lisse, à Ne 7 et Ne8 hexagonales à petits côtés antérieurs. La SP1 est un peu plus longue que la SP2. La pygale est plus large que longue, elle est traversée antérieurement par le sillon V5-M12. Le sillon V4-5 rejoint le sillon M10-11. Les M10, M11 et M12 sont plus courtes que les plaques périphériques correspondantes. Bonne correspondance pleuro-périphérique.

**MNHN 8404** (coll. Gillet de Laumont) : deux périphériques gauches 10 et 11 (voir De Stefano, 1902, p. 66). Description originale : voir De Stefano (1902, p. 66). La face externe de ces périphériques permet d'observer plusieurs points : d'après la position et la forme du sillon M12-V5 sur la Per11, la V5 n'atteint pas la pygale, elle est située juste au-dessus de la suture SP2-Pygale ; le sillon C4-V5 atteint le début de la M11, juste après le sillon M10-11, sur la Per10 ; Il y a presque correspondance entre les Per9, 10 et 11 avec les pleurales ; les M12 (partie distale), M11 et M10 sont plus courtes que les périphériques correspondantes.

**MNHN 1873-432 GY9** (coll. Vasseur ) (Pl. 52, fig. C, D et E) : un lobe antérieur de plastron bien conservé, visible sur les deux faces (fig. De Stefano, 1902, Fig. III ; Broin, 1977, Fig. 77 c et d) de Noisy-le-Sec. Description originale : voir De Stefano (1902, p. 50-52). Pas de carène latérale au niveau du pont. Lobe antérieur large de forme très arrondie sans resserrement au niveau des sillons gularo-huméral. Lobe légèrement relevé verticalement à partir de la partie postérieure de l'entoplastron. Bord antérieur du lobe rectiligne. Les bords latéraux sont arrondis vers l'extérieur. Pointes épipastrales peu marquées, peu anguleuses. Sillon gularo-huméral derrière les pointes gulaires. Bourrelet gulaire dorsal long à la symphyse et latéralement. Bourrelets latéraux émoussés et marqués, longs. De chaque côté des gulaires, au niveau du repli dorsal des humérales, présence d'une concavité transverse partant du début du sillon gularo-huméral (début du repli) jusqu'au bord latéral de l'épiplastron. Cette concavité est une variation individuelle observée chez *Mauremys leprosa*. Repli dorsal des humérales et des pectorales bien développé. Entoplastron de forme rhomboïdale, large. Pointe postérieure des gulaires à la suture épi-entoplastrale. Gulaires légèrement convexes vers la symphyse. Sillon huméro-pectoral sur l'entoplastron, juste au-dessus de la suture ento-hyoplastrale.

**MNHN 1901-32 GY11** (Pl. 50, fig. E ; Pl. 51, fig. F ; Pl. 52, fig. A, B et F) : plastron visible sur les deux faces et fragment de dossière (fig. *in* De Stefano, 1902, Fig. I & II ; Broin, 1977, Fig. 77 a et b ; Pl. XX Fig. 3 ; Pl. XXI, Fig. 5) de Romainville. Description : voir De Stefano (1902, p. 43-48). Le lobe antérieur est tout à fait concordant avec le spécimen MNHN 1873-432 GY9. Gulaires sur l'entoplastron (quelques millimètres après la suture) ainsi que les humérales. Axillaires placées loin de l'encoche axillaire, très antérieurement sur les contreforts. Elles débordent sur les Per3 et Per4 et touchent les M3 et M4. Les marginales débordent sur le plastron. L'écaille inguinale, comme l'axillaire, est située très en, retraits sur le contrefort inguinal. Lobe postérieur large et long, presque aussi long que le pont.

Resserrement anal prononcé. Repli dorsal des fémorales large, bien développé. Encoche anale large et profonde. La dossière est lisse, à série neurale régulière. La V5 atteint la pygale mais seulement sur la partie latérale du bord antérieure de celle-ci. En effet, médialement, sur la SP2 et la pygale, la V5 forme une convexité vers l'avant pour remonter sur la Sp2 au niveau du point de jonction des sillons inter-M12 et V5-M12. La V5 rejoint latéralement la M11 au niveau de la Per10 (juste antérieurement à la suture Per10-11). Léger décalage de la correspondance pleuro-périphérique à l'arrière. Contact C3-4 avec la M8 sur la Per8.

**MNHN 1881-33 GY14** (coll. Toulouse) (Pl. 51, fig. C, D et E) : grosse dossière incomplète avec moule interne et quelques fragments de plastron ainsi qu'une boîte contenant des fragments de pleurales dont l'étiquette indique qu'ils ont été trouvés à «1,90 m à 1,50 m au-dessous de la marne à chaux hydraulique et sur la pierre à plâtre». Ces fragments de pleurales proviennent probablement de la dossière ou ont été trouvés à proximité de celle-ci. Contrairement à ce qui est notée sur l'étiquette accompagnant la dossière (Romainville, Gypse de Paris), cette dossière est conservée dans un bloc de marnes blanches supragypseuses (voir De Stefano, p.56) de Romainville. V1 aussi large que la nucale. V2 aussi large à plus étroite que les C2 et C3. Les processus sont bien développés : l'axillaire s'insère sur la PL1, la côte thoracique 2 est renflée sur toute sa longueur (Pl. 51, fig. E) ; l'inguinal est sur la PL5 et la PL6, la côte thoracique 6 est renflée sur les 2/3 de sa longueur. L'entoplastron est large, il est coupé antérieurement par le sillon gularo-huméral et postérieurement par le sillon huméro-pectoral. Repli des huméral bien développé sur la face interne. Présence d'une écaille inguinale et la M6 déborde sur le plastron.

**MNHN GY12** (ancienne collection de la Sorbonne) (Pl. 50, fig. H et I) : petite dossière (fig. *in* Botez 1921a, Pl. IV, Fig. 2) correspondant à un jeune adulte, Pantin-Romainville. Description originale : voir Botez (1921a, p. 80-81). Sur la planche originale de Botez (1921a, Pl. IV, Fig.2), la nucale est présente. Ce fragment manque actuellement sur le spécimen. Dossière lisse, à série neurale régulière (sauf irrégularité au niveau de la Ne5, 6 et 7). V1 à peine plus large que la nucale, elle rejoint la partie postérieure distale des M1 sur la Per1 (proche de la suture Per1-PL1-Nu). Les V1 à 4 sont sub-égales en largeur, plus larges que longues (caractère juvénile) et un peu plus étroites que les costales correspondantes. C1-2 sur M4-5. Il s'agit sans doute d'un individu encore jeune et le sillon marginales-costales se trouve probablement au niveau des sutures pleuro-périphériques.

### Matériel non localisé (non en collection au MNHN)

- La nucale (et un fragment de périphérique 1 gauche) figurée par Faujas-Saint-Fond (1803, Fig. 3) n'a pas été localisé (non préservé ?). Cette nucale ne présente pas de trace de la vertébrale 1 sur la nucale.
- **Le matériel de Romainville étudié par Botez (1921a)** n'a pas été localisé (anciennes collections de la Sorbonne ?) (niveau stratigraphique imprécis : gypse ou marnes) :
  - un plastron figuré *in* Botez (1921a, Pl. IV, fig. 1) par la face ventrale (Pl. 50, fig. A) : lobe antérieur arrondi et large ; lobe postérieur large, peu resserré au niveau des anales ; les gulaires ne sont pas discernables sur la planche ; le sillon huméro-pectoral coupe l'entoplastron ; présence d'une écaille inguinale (l'axillaire n'est pas visible).
  - un fragment de dossière avec la nucale (Botez, 1921a, Pl. IV, fig. 3a) (Pl. 50, fig. C) : la cervicale est nettement plus large que longue, la V1 est aussi large à plus large que la nucale.
  - un fragment de dossière avec la pygale (Botez, 1921a, Pl. IV, fig. 3b) (Pl. 50, fig. B) : la V5 n'atteint pas la pygale.

- partie antérieure de dossière (Botez, 1921a, Pl. IV, fig. 5) (Pl. 50, fig. D) : la cervicale est à peine plus large que longue ; la V1 est plus large que la nucale ; la V1 s'insère sur la partie distale des M1, sur la Per1 (partie proximale postérieure) ; les M1, 2 et 3 sont plus courtes que les périphériques correspondantes.
- fragment de dossière d'un juvénile ou d'un jeune adulte que Botez (1921a, Pl. IV, fig. 6) considère appartenir à une espèce de petite taille : la cervicale est plus large que longue ; la V1 est à peine supérieure à la largeur de la nucale ; la V1 rejoint la M1 (juste avant le sillon M1-2) sur la Per1 ; les marginales sont presque aussi longues que les périphériques correspondantes (caractère juvénile).

**Caractères de l'espèce (à partir des spécimens énumérés ci-dessus) :**

Forme de la dossière : La dossière, de forme quadrangulaire-ovale, est de grande taille (30 cm environ). Son contour est régulier et non dentelé. Le disque pleural est modérément cordiforme.

Encoche antérieure : très faible encoche pour un seul spécimen (Pl. 50, fig. C) sur trois connus.

Carènes : La dossière est lisse, sans carène.

Nucale : La nucale est à bord antérieur étreéci. Les M1 sont longues, recouvrant plus de la moitié de la longueur des bords latéraux antérieurs de la nucale. Sur la face interne de la nucale, le repli ventral de la cervicale est assez court, celui des M1 est long. Le long de l'extrémité postérieure de ce repli ventral des M1, il existe deux petits bourrelets osseux, de chaque côté de la nucale formant une convexité bien marquée sur la face interne de la nucale (visible sur MNHN 8259, Pl. 51, fig. G et MNHN 1901-32 GY11, Pl. 51, fig. F).

Cervicale : L'écaille cervicale est plus ou moins large, toujours plus large que longue, de forme trapézoïdale. Elle est longue sur la nucale, recouvrant environ 30% de la longueur de la nucale.

Série neurale : La série neurale est régulière : la Ne1 quadrangulaire et les autres hexagonales à petits côtés antérieur (une seule variation individuelle de la série neurale est notée sur le spécimen MNHN GY12, Pl. 50, fig. H et I).

SP1 : La SP1 est trapézoïdale, à base étreécie (MNHN 8258 GY1, MNHN GY10, Pl. 51, fig. A et B).

SP2 : La SP2 est moins large que la V5. La SP2 est hexagonale, bien individualisée (MNHN GY10, Pl. 51, fig. A et B).

Pygale : La pygale est plus large que longue (MNHN GY10, Pl. 51, fig. A et B).

Pleurales : Il n'y a pas d'alternance de plaques pleurales courtes et longues médialement.

Marginales et périphériques : Les périphériques sont longues, probablement plus longues à l'arrière qu'à l'avant. Elles sont plus longues que les marginales correspondantes, sauf peut-être au niveau du pont et sauf chez les individus encore jeunes (MNHN GY12, Pl. 50, fig. H et I ; spécimen de Botez, Pl. 50, fig. B).

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des sutures des périphériques et des pleurales est mal documentée. A l'arrière, la correspondance est plutôt mauvaise avec des petits décalages entre les pleurales et les périphériques.

Vertébrales : Les vertébrales (peu conservées) sont légèrement élargies, moins larges que les costales. Elles sont à peu près aussi longues que larges. Les sillons intervertébraux sont larges par rapport à la nucale : Larg V2-3 / Larg Nu est supérieur à 75 %. La V1 est aussi large ou légèrement plus large que les V2, V3 et V4. La V5 est la vertébrale la plus large.

Forme et taille de la V1 : La V1 est à bords latéraux rectilignes à légèrement arrondis vers l'extérieur, son extrémité antérieure est élargie. Elle est aussi large à un peu plus large que la nucale : les sillons latéraux sont soit au niveau de point de jonction des sutures de la

nucule, de la Per1 et de la PL1, soit légèrement latéraux à ce point. Les bords latéraux de la V1 atteignent la partie latérale de la M1, proche du sillon M1-2 (3 cas visibles et un hypothétique). Cette insertion se fait sur la Per1, proche du point Nu-Per1-PL1.

Position de la V5 : La région postérieure de la V5 est variable : la V5 déborde complètement sur la pygale, juste sous la suture (MNHN GY10, Pl. 51, fig. A et B) ou la V5 ne déborde pas sur la pygale et est située postérieurement sur la SP2 (juste avant la suture SP2-pygale) (fragment de Botez ; Pl. 50, fig. B et MNHN 8404) ou encore la V5 est située médialement sur la SP2, puis latéralement elle forme deux concavités pour déborder sur la pygale (MNHN GY11 : ce spécimen présente probablement une pathologie au niveau des écailles car de nombreux sillons des écailles sont anormalement sinueux). Globalement, le sillon de la V5 se situe juste en avant de la suture SP2-pygale, sur la SP2 et présente une forte variation intra-spécifique.

Correspondance costale-marginale : C1-2 en contact avec M4-5 dans un seul cas visible (MNHN GY12). Aucun fragment ne permet de connaître la position du sillon C2-3. Le sillon C3-4 est en contact avec la M9 dans un seul cas visible (MNHN GY11). La V5 rejoint le sillon M10-11 (1 cas sur 3) ou la M11 très antérieurement (proche du sillon M10-11, 2 cas sur 3).

Contreforts : Le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts axillaires s'insèrent dans la PL1 et les inguinaux dans la PL5 et/ou PL6. Les contreforts sont puissants et encochés et touchent environ la moitié de la largeur des pleurales. Les côtes thoraciques qui reçoivent les contreforts sont bien renflées sur toute la longueur pour la côte 2 et sur les 2/3 de la longueur pour la côte 6.

Plastron : Le plastron est long à l'avant, atteignant le repli des marginales. A l'arrière, il atteint la SP2. Les échancrures axillaires et inguinales sont étroites. Il n'y a pas de carène latérale au niveau du pont, entre les deux encoches. Les lobes antérieurs et postérieurs du pont sont larges, de même largeur.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est large de forme trapézoïdal à bords latéraux arrondis, sans resserrement (ou léger) au niveau des sillons gularo-huméral. Le lobe est légèrement relevé verticalement à partir de la partie postérieure de l'entoplastron. Le resserrement huméro-pectoral est situé latéralement en avant de l'encoche axillaire (très en avant sur le spécimen de Botez, Pl. 50, fig. A). Le bord antérieur du lobe est rectiligne, pouvant être légèrement arrondi. Les coins épiplastraux sont émoussés. Les épiplastrons sont longs à la symphyse et sont élargis postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme rhomboïdale, large, grand dans le lobe. Les hyoplastrons sont très courts médialement. Les sutures épi-hyoplastrales sont dirigées vers l'avant.

Gulaires : Les gulaires forment un angle proche de 90°. Elles s'arrêtent au niveau de la suture épi-entoplastrale : soit sur la suture (un cas sur trois), soit juste après cette suture, sur l'entoplastron (deux cas sur trois). Les gulaires sont rectilignes ou légèrement convexes vers la symphyse.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral traverse l'entoplastron (juste en avant de la suture médiane ento-hyoplastrale) ou sur cette suture. Médialement ce sillon est un peu en avant des encoches. De chaque côté, le sillon huméro-pectoral présente une légère convexité vers l'avant, et les extrémités latérales sont au même niveau (ou un peu en avant) que la partie médiane.

Bourrelets gulaires (Pl. 50, fig. C et E) : Le bourrelet gulaire dorsal est long médialement et latéralement, légèrement en relief, épaissi. Ce bourrelet est renflé latéralement, formant les deux bourrelets latéraux émoussés et marqués. Ces bourrelets latéraux sont longs. Il peut exister de chaque côté des gulaires, au niveau du repli dorsal des humérales, une concavité qui est transverse par rapport à l'axe antéro-postérieur (variation

individuelle). Cette concavité part du début du sillon gularo-huméral (début du repli) jusqu'au bord latéral de l'épiplastron. Le repli dorsal des humérales sur le lobe antérieur est large, bien développé ; celui des pectorales est aussi bien développé et s'affine jusque dans l'encoche axillaire.

**Écailles axillaires et inguinales :** Les écailles axillaires sont placées loin de l'encoche axillaire, très antérieurement sur les contreforts et débordent sur les Per3 et Per4 (MNHN 1901-32 GY 11), elles touchent les M3 et M4. L'écaille inguinale, comme l'axillaire, est située très en retrait sur le contrefort inguinal. Les marginales débordent sur le plastron, le sillon abdomino-pectoral est en contact avec les sillons M5-6.

**Pores à musc :** la présence de pores à musc n'a pas pu être contrôlée.

**Lobe postérieur :** Le lobe postérieur est long et large aux encoches mais il est effilé postérieurement. Les bords latéraux du lobe postérieur sont légèrement arrondis, légèrement resserrés aux anales. Les anales occupent au moins les deux tiers des xiphiplastrons (MNHN 1901-32 GY 11). Le sillon abdomino-fémoral rejoint latéralement l'encoche inguinale. Il se situe à la jonction pont-lobe postérieur.

**Encoche anale :** L'encoche anale est large mais étreécie, profonde. Les pointes anales sont assez saillantes.

**Repli dorsal des fémorales et des anales :** Sur la face interne, le repli dorsal des fémorales est large, bien développé. Celui des anales est plus fin, quasiment inexistant entre les pointes anales. La concavité qui existe médialement au repli des écailles (et qui correspond à l'insertion des tissus dermiques sur le plastron) est large.

### *Cuvierichelys* « *crassa* » (Owen, 1849)

1849 *Emys crassus* – Owen in Owen & Bell, p. 76, Pl. XXVII.

1854 *Emys crassus* – Morris, p. 348.

1876 *Emys hordwellensis* – Seeley, p. 445-450 ; text-fig. 1 & 2.

1876 *Emys crassus* – Seeley, p. 450.

1889 *Ocadia crassa* – Lydekker, p. 110-115, text-fig. 24.

1890 *Emys crassus* – Woodward & Sherborn, p. 228.

1890 *Ocadia crassa* – Woodward & Sherborn, p. 253.

1980 *Ocadia crassa* – Moody, p. 24.

1995 *Ocadia crassa* – Berton & Spencer, p. 287, fig. 9.7B.

**Localité-type :** Hordle Cliff (= Hordwell des anciens auteurs), Hampshire, Grande-Bretagne.

**Horizon :** Totland Bay Member de la formation Headon Hill (= Headon Beds inférieurs ; Benton & Spencer, 1995), Eocène supérieur, Priabonien, MP 17 (Leduc, 1996).

**Matériel type :** Owen (1849) a décrit deux fragments de plastron sans désigner de spécimen-type. Le matériel type est donc constitué de deux syntypes. Le premier spécimen est ici désigné comme lectotype si l'espèce est retenue :

- un hyoplastron droit (BMNH 30410a, coll. Hastings, Fig. in Owen, 1849, Pl. XXVII, fig. 1 & 1') (Pl. 53, fig. A et B) ;
- un hypoplastron gauche (non retrouvé, fig. in Owen, 1849, Pl. XXVII, fig. 2, 2' & 3).

Remarque : La planche XXVII originale d'Owen (1849) est inversée ainsi que les légendes (voir Lydekker, 1889, p. 112).

**Diagnose originale :** pas de diagnose dans Owen & Bell (1849).

**Diagnose :** espèce à confirmer, se distinguerait éventuellement de *C. parisiensis* par une légère carène, des xiphiplastrons un peu plus larges et une écaille axillaire plus près de l'encoche axillaire.

**Description des syntypes (éventuellement lectotype et paralectotype) :**

- **BMNH 30410a** (Pl. 53, fig. A et B) : l'hyoplastron droit est grand et épais (longueur médiale : 7,1 cm, largeur du lobe antérieur : 15 cm environ). Il montre le sillon huméro-pectoral situé médialement juste en arrière de l'entoplastron et latéralement juste au-dessus de l'encoche axillaire. Le sillon pectoro-abdominal est situé assez haut médialement par rapport à la suture hyo-hyoplastrale. Il y a une écaille axillaire au commencement du contrefort axillaire. Le contrefort axillaire est bien développé et puissant. Le sillon des marginales déborde sur l'hyoplastron.
- **Hypoplastron gauche** (non retrouvé, fig. *in* Owen, 1849, Pl. XXVII, fig. 2, 2' & 3) : Cet hypoplastron provient vraisemblablement du même individu que l'hyoplastron ci-dessus (les largeurs à la suture hyo-hyoplastrale correspondent). Il mesure environ 11 cm de long. Il présente une écaille inguinale au niveau du commencement du contrefort et le sillon des marginales qui débordent sur l'hyoplastron. Le contrefort inguinal est autant développé que le contrefort axillaire.

**Autre matériel du Hordwell :**

- Le matériel de Seeley (1876) n'a pas été étudié sur pièces mais d'après les figures (reproduction des figures originales à la planche 54, fig. D et E de ce travail), la dossière est légèrement encochée ; la VI est aussi large que la nucale, la cervicale est très large, le sillon gularo-huméral ainsi que le sillon huméro-pectoral sont aux sutures de l'entoplastron.
- BMNH 30410e (Pl. 53, fig. C et D) : hyoplastron droit (voir Lydekker, 1889, p. 113) avec sillon huméro-pectoral coupant légèrement l'entoplastron, présence de l'écaille axillaire ; BMNH R1544 : un hyoplastron droit, mêmes caractéristiques que le fragment précédent ; BMNH R1580 : un fragment d'hypoplastron gauche (voir Lydekker, 1889, p. 113), sillon huméro-pectoral coupant légèrement l'entoplastron.
- BMNH 30410f (Pl. 53, fig. E et F) : hypoplastron gauche (voir Lydekker, 1889, p. 113), BMNH R1578 et R1578a : deux fragments d'hypoplastrons droits (voir Lydekker, 1889, p. 113), BMNH R1581 : un fragment d'hypoplastron droit (voir Lydekker, 1889, p. 113). Ces fragments présentent un large repli de l'écaille fémorale.
- BMNH R1561 (Pl. 54, fig. A, B et C) : lobe postérieur de plastron (hypoplastron et fragment de xiphiplastron gauche), un entoplastron et un fragment de dossière (neurales 4 à 6 et pleurales 4 à 6 gauches) associés (voir Lydekker, 1889, p. 111). L'hypoplastron est conforme à celui du matériel type. La partie postérieure des hypoplastrons ainsi que le fragment de xiphiplastron présentent un large repli dorsal des écailles fémorales. Les neurales 4 à 6 sont hexagonales à petits cotés antérieurs. Il n'y a pas de trace de carène sur le fragment de dossière. L'entoplastron est un peu plus large que long, il est traversé par le sillon huméro-pectoral sur sa partie postérieure (environ 1/6<sup>ème</sup> de la longueur de l'entoplastron). Les piliers inguinaux s'insèrent dans les PL5/6 sur environ la moitié de leur largeur.
- BMNH R1575 et R1576 : deux entoplastrons (voir Lydekker, 1889, p. 112). Ces deux entoplastrons sont traversés par le sillon huméro-pectoral leur partie postérieure (environ 1/7<sup>ème</sup> de la longueur).
- BMNH R1579 (Pl. 54, fig. G et H) : xiphiplastrons (droit et gauche associés, voir Lydekker, 1889, p. 113). Ces xiphiplastrons concordent avec le fragment de plastron BMNH R1561. Le repli dorsal des fémorales est large, le repli dorsal des anales est plus



fin que celui des fémorales. L'encoche anale est large et peu profonde. Le resserrement fémoro-anal est bien marqué, les anales occupent un peu plus de la moitié de la longueur des xiphiplastrons.

- BMNH R1573 (épiplastron droit ; Pl. 53, fig. K et L), R1574 (épiplastron gauche ; Pl. 53, fig. I et J) (voir Lydekker, 1889, p. 112) et BMNH 38102 (Pl. 53, fig. G et H). Le spécimen BMNH 38102 est un épiplastron droit (Fig. in Owen, 1849, Pl. XXIV, Fig. 5 "posterior margin plate"). Ce spécimen est figuré par Owen (1849) sous l'entête *Emys testudiniformis* ; cependant dans le texte, Owen (p. 76) le cite comme appartenant au genre *Emys* et provenant de l'île de Wight. Lydekker (1889, p. 112), cite ce fragment comme *Ocadia crassa* et, selon lui, provient du Hordwell. L'étiquette accompagnant le spécimen indique Hordwell.

Ces épiplastrons concordent bien avec les hyoplastrons (notamment le matériel type) et les entoplastrons précédents : la pointe des gulaire n'atteint pas l'entoplastron ou atteint seulement la suture, le repli dorsal des humérales sont larges. Les pointes gulaire ne sont pas saillantes. Sur la face interne du plastron, le repli médial des gulaire est long. Le repli médial des gulaire est peu ou pas surélevé. Les bourrelets gulaire sont peu saillants en hauteur et en avant, formant plutôt deux bosses émoussées. Sur le spécimen BMNH 38102, il existe de chaque côté des gulaire, au niveau du repli dorsal des humérales, une concavité qui est transverse par rapport à l'axe antéro-postérieur. Cette concavité part du début du sillon gularo-huméral (début du repli) jusqu'au bord latéral de l'épiplastron. Cette concavité peut être une variation individuelle, ce qui a été observé chez *Cuvierichelys parisiensis*.

- BMNH 32349x (Pl. 54, fig. F) : fragment postérieur de dossière (voir Lydekker, 1889, p. 111) montrant la V5 sur la SP2 ; la présence d'une faible carène médiane postérieure, sur la SP1 et de début de la SP2 ; l'insertion des piliers inguinaux sur la moitié des PL5 et 6.

### Discussion :

Le matériel de *Cuvierichelys* «*crassa*» est très fragmentaire. Sur le matériel disponible, peu de différences ont été notées par rapport à *Cuvierichelys parisiensis* : présence d'une légère carène postérieure (a priori pas de carène chez *C. parisiensis*, cette légère carène peut être variable intra-spécifiquement), des xiphiplastrons un peu plus larges pour leur longueur par rapport à *C. parisiensis* (possible dimorphisme sexuel). Ces différences peuvent donc faire partie de la variabilité intra-spécifique qui est a priori assez grande chez *C. parisiensis*, d'après le matériel étudié.

Il est possible que *C. « crassa »* soit synonyme de *C. parisiensis*, cependant en l'absence de matériel plus complet (dossière et plastron) de *C. « crassa »* et de *C. parisiensis* (dossière), il n'est pas possible de prendre position.

D'autre part, dans le gisement du Hordwell, deux autres taxons sont également présents :

- un plastron complet et un fragment de dossière (BMNH 32349, figuré par Lydekker, 1889, text-fig. 24 comme *Ocadia crassa*) est à rattacher au groupe des «Ptychogasteridae» par son long bourrelet gulaire, la présence de pointes sur le bourrelet gulaire et le large repli des écailles sur le plastron.
- la présence de *Landreatchelys oweni* (taxon étudié plus loin dans ce travail) dont le matériel est en pièces isolées rend les déterminations difficiles

***Cuvierichelys* sp. groupe *parisiensis******Cuvierichelys* sp. groupe *parisiensis* de la Roche-Ragot (Milly-le-Meugon, Maine-et-Loire, France)**

Ce matériel provient de l'Eocène supérieur (MP18 ; Ginsburg, com. pers.). Il s'agit d'une dossière et d'un plastron associé (MNHN RCR 1) (Pl. 55, fig. A à J).

**Description du matériel :** Dossière de grande taille (30 à 35 cm environ).

Nucale légèrement encochée avec un bourrelet interne bien marqué (Pl. 55, fig. C). Les périphériques ne pas suffisamment conservées pour connaître la forme antérieure de la dossière. Carène médiane postérieure sur la SP1 et la SP2, peu marquée, tectiforme. M1 longues, recouvrant la moitié de la longueur des bords latéraux antérieurs de la nucale.

Cervicale plus longue que large, de forme légèrement trapézoïdale, recouvrant 30% de la longueur de la nucale.

Série neurale régulière, neurales hexagonales à petits côtés antérieurs. SP1 quadrangulaire, peu trapézoïdale, à base bien étreécie. La SP2 n'est pas entièrement conservée, la pygale n'est pas conservée. Il n'y a une petite alternance de plaques pleurales légèrement plus courtes latéralement et d'autres plus longues.

Les périphériques sont plus longues que les marginales correspondantes pour les parties connues (jusqu'à Per8). La correspondance des sutures des périphériques et des pleurales est bonne jusqu'au Per8, après elle n'est pas connue.

Vertébrales moins larges que les costales. La V1 est à bords latéraux légèrement arrondis vers l'extérieur. Elle est aussi large que la nucale : les sillons latéraux passent latéralement (de 0,5 à 0,7 cm environ) au point des sutures Per1-Nu-PL1 et atteignent le sillon M1-2, sur la Per1.

Correspondance V1-C1 avec M1-2 ; le sillon C1-2 est en contact avec le sillon M4-5 ou le tout début de la M5 ; le sillon C2-3 est en contact avec le début de la M7 au niveau de la suture PL4-Per6 ; le sillon C3-4 est en contact avec le début de la M9, sur la partie postéro-médiane de la Per8 ; C4-V5 non connu.

Le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts axillaires et inguinaux sont puissants et encochés, leur extension n'est pas connue. La partie libre des côtes est longue.

Les échancrures axillaires et inguinales sont larges mais étreicies. Il y a deux petites carènes latérales antérieure, au niveau des encoches axillaires. Les lobes antérieurs et postérieurs du pont sont larges, de même largeur, le lobe postérieur légèrement plus étroit (Larg LA/Larg LP = 1,08).

Le lobe antérieur est large, de forme trapézoïdale, à bords latéraux bien arrondis, sans resserrement au niveau des sillons gularo-huméral. Il y a un léger resserrement huméro-pectoral, situé latéralement en avant de l'encoche axillaire. Chaque bord antérieur des épiplestrons est légèrement arrondi. Les bords latéraux du lobe sont arrondis vers l'extérieur. Les coins épiplestraux sont émoussés. Les épiplestrons sont longs à la symphyse et sont élargis postérieurement. L'entoplestron est de forme rhomboïdale, large, grand dans le lobe. Les hyoplestrons sont très courts médialement. Les sutures épi-hyoplestrales sont dirigées vers l'avant. Les gulaires forment un angle proche de 90°. Elles s'arrêtent juste postérieurement à la suture épi-entoplestrale, sur le début de l'entoplestron. Le sillon huméro-pectoral passe sur la suture ento-hyoplestrale. Médialement et latéralement, ce sillon est un peu en avant des encoches. Ce sillon est sinueux ; latéralement, il n'y a pas d'avancée.

Le bourrelet gulaire dorsal est long médialement et à peine en relief. Ce bourrelet est renflé latéralement, formant les deux bourrelets latéraux longs, émoussés et marqués. Le repli dorsal des humérales sur le lobe antérieur est large.

L'état des écailles axillaires n'est pas connu. Les écailles inguinales sont présentes mais mal préservées. Elles sont éloignées des écailles fémorales. La présence de pores à musc n'a pas pu être contrôlée.

Le lobe postérieur est long et large aux encoches. Il est élargi à la suture hypoxiphiplastrale et étreécie au sillon fémoro-anal. Les bords latéraux du lobe postérieur sont arrondis. Les anales occupent entre la moitié et les deux tiers des xiphiplastrons.

L'encoche anale est large et profonde et les pointes anales sont assez saillantes. Le repli dorsal des fémorales est large, bien développé (Pl. 55, fig. E).

**Discussion :** Le spécimen de la Roche-Ragot est très proche de *C. parisiensis* et de *C. « crassa »*. A la vue de l'ambiguïté qui existe concernant l'espèce *Cuvierichelys « crassa »*, je préfère laisser le spécimen de la Roche-Ragot en nomenclature ouverte, tout en le rapprochant du groupe *parisiensis*.

### ***Cuvierichelys* n. g. sp. groupe *parisiensis* de Yarmouth (Ile de Wight, Grande-Bretagne)**

Le spécimen **BMNH R5268** (Coll. Wood) (Pl. 56, fig. A à F) provient des «Hamstead Beds» de la "Boulnor Formation" de la limite Eocène-Oligocène, situés dans la zone MP20-21 (Leduc, 1996 ; Daley & Balson, 1999). Ce spécimen est constitué d'un plastron presque complet et d'un fragment de dossière (nucale , Ne1 et 2, Per1 droite, Per1 à 3 gauches, PL1 gauche, PL1 et 2 droites).

**Description succincte :** Dossière et nucale légèrement encochées. M1 longues, recouvrant la moitié de la longueur des bords latéraux antérieurs de la nucale. Cervicale mal conservée, a priori aussi longue que large, recouvrant 25% de la nucale. La V1 est à bords latéraux légèrement arrondis vers l'extérieur, plus large que la nucale, atteignant le sillon M1-2. Les contreforts axillaires atteignent environ la moitié de la PL1. Médialement au processus, présence d'un bourrelet long et légèrement renflé qui s'atténue proximale et s'avance pour rejoindre la côte thoracique. Epiplastrons longs à la symphyse et long bourrelet gulaire. Gulaires n'atteignant pas l'entoplastron. Sillons huméro-pectoraux chevauchant postérieurement l'entoplastron et présentant deux petites convexités latérales.

**Discussion :** Tout comme le spécimen précédent, le spécimen de Yarmouth est très proche de *C. parisiensis* et de *C. « crassa »*. A la vue de l'ambiguïté qui existe concernant l'espèce *Cuvierichelys « crassa »*, je préfère laisser ce spécimen en nomenclature ouverte, tout en le rapprochant du groupe *parisiensis*.

## *Cuvierichelys* groupe *iberica*

### *Cuvierichelys iberica* (Bergounioux 1958)

- 1906 *Chrysemys lachati* – Depéret, p. 25-26, text-fig. 7.  
 1938 *Chrysemys lachati* – Bergounioux, p. 257-264, text-fig 1 & 2.  
 1938 *Chrysemys astrei* - Bergounioux, p.264-271, Fig. 3 et 4.  
 1958 *Chrysemys iberica* n. sp. - Bergounioux, p. 143-148, Pl. XXVI, Pl. XXVII, text-fig. 5 & 6.  
 1958 *Chrysemys astrei* - Bergounioux, p.148-151, Fig. 7.  
 1958 *Chrysemys elegans* – Bergounioux, p ; 151-154, Pl. XXVIII, text-fig. 8.  
 1991 *Palaeochelys iberica* – Jiménez-Fuentes & Martín de Jesús, p. 101-102.  
 1991 « *Chrysemys elegans* »– Jiménez-Fuentes & Martín de Jesús, p. 102.  
 1997 « *Palaeochelys* » *iberica* - Gómez-Alba Ruiz, p. 120-121, Pl. 14 & 15.

**Localité :** carrière Fàbregues, El Talladell, Lerida, Tarrega (Espagne) (voir Gómez-Alba Ruiz, 1997).

**Horizon :** MP 23, Oligocène, Stampien (Biochrom'97).

**Matériel-type :** Holotype n° 4180 (Pl. 57, fig. A et B) du Musée de Géologie de Barcelone (Espagne) : une carapace (dossière et plastron) figurée par Depéret (1906, fig. 7) et Bergounioux (1938, fig. 1 & 2; 1958, Pl. XXVI, Pl. XXVII, text-fig. 5 & 6) et par Gómez-Alba Ruiz (1997, Pl. 14 & 15).

**Autre matériel de la localité type :** de nombreux fragments sont en collection au du Musée de Géologie de Barcelone (voir Gómez-Alba Ruiz, 1997) et au Seminario Conciliar de Barcelone. Parmi ceux-ci, les spécimens suivants ont été étudiés d'après photographies :

- Un plastron avec quelques restes de dossière décrit et figuré par Bergounioux (1938, « *Chrysemys astrei* », Fig. 3 & 4), spécimen non retrouvé par France de Lapparent de Broin au Seminario Conciliar de Barcelone.
- Type de « *Chrysemys elegans* » de Bergounioux (1958, Fig. 8 et Pl. XXVIII) : plastron en face interne et fragment de dossière (Pl. 57, fig. E et F) en collection au Seminario Conciliar de Barcelone : la pygale est légèrement plus large que longue ; bonne correspondance des périphériques et des pleurales ; contact V5-M10, marginales plus courtes que les périphériques ; bourrelet gulaire très développé et long, sillon huméro-pectoral au niveau de la suture ento-hyoplastrale ; plastron à bords latéraux bien arrondis, bord antérieur arrondi ; repli des écailles bien développé et large sur la face interne du plastron.
- Partie postérieure d'une dossière en vue interne (Pl. 57, fig. C) en collection au Musée de Géologie de Barcelone : disque pleural cordiforme, les processus inguinaux s'insèrent sur le tiers à la moitié des PL5/6, absence de bourrelet médialement à l'insertion de ces processus.
- Plastron (dont il manque les xiphiplastrons) (Pl. 57, fig. D) en face ventrale en collection au Seminario Conciliar de Barcelone : les gulaire n'atteignent pas l'entoplastron, le sillon huméro-pectoral se situe à la suture ento-hyoplastrale, lobes larges à bords arrondis, symphyse épiplastrale longue.

- Un plastron dont il manque la partie avant droite, en face ventrale, en collection au Seminario Conciliar de Barcelone. Lobes antérieur et postérieurs larges.
- Un fragment postérieur de dossière en collection au Seminario Conciliar de Barcelone : SP1, SP2, pygale, Per10 et 11 droites, Per8 à 11 gauches, PL8 gauche, PL6 à 8 gauches. La partie postérieure de la V5 est sur la SP2 ; la pygale est longue, légèrement plus large que longue ; bonne correspondance des périphériques et des pleurales ; contact V5-M10 ( ?).
- Une dossière et des fragments de plastron en très mauvais état interne en collection au Musée de Géologie de Barcelone.

**Diagnose originale** : voir Bergounioux, 1958, p. 148.

**Diagnose émondée de l'espèce :**

Espèce du genre *Cuvierichelys* n. g. se distingue de *Cuvierichelys parisiensis* par les caractères apomorphes suivants : gulaire plus étroites par rapport au lobe antérieur, bourrelet gulaire plus long pour sa largeur, repli des écailles sur le plastron plus fort, lobe antérieur plus arrondi antérieurement et latéralement, contact V5-M10, V1 plus large par rapport à la nucale, atteignant les M2, V5 plus courte sur la SP2 ; par un sillon huméro-pectoral n'atteignant pas l'entoplastron (juste postérieur ou sur la suture, caractère plésiomorphe) ; par la présence de trois carènes très peu marquées (caractère non polarisé).

**Description** : voir Bergounioux (1958).

## *Bergouniouchelys* n. g.

**Synonymie :**

1953a *Anthracochelys* n. g. – Bergounioux, p. 203. *Nomen nudum*.

1953a *Cyclochelys* n. g. – Bergounioux, p. 203. *Nomen nudum*.

1953b *Anthracochelys* n. g. – Bergounioux, p. 90. *Nomen nudum*.

1953b *Cyclochelys* – Bergounioux, p. 90. *Nomen nudum*.

1954 *Paralichelys* - Bergounioux p. 72-85 [*non* Bergounioux, 1935].

**Etymologie :** en l'honneur de Frédéric-Marie Bergounioux.

**Espèce-type :** *Paralichelys vallisnerii* Bergounioux, 1954 = *Bergouniouchelys vallisnerii* (Bergounioux, 1954).

**Diagnose du genre :** voir celle de l'espèce-type.

**Extension géographique et stratigraphique connue :** Sannoisien (Oligocène inférieur), MP 22 ?, Monteviale (Italie) (voir carte 4.11 au chapitre 4).

## *Bergouniouchelys vallisnerii* (Bergounioux, 1954)

1954 *Paralichelys vallisnerii* - Bergounioux, p. 72-77, text-fig. 29 & 30 ; Pl. XV, fig. 1 & 2.

1953a *Cyclochelys perexpansa* – Bergounioux, p. 203. *Nomen nudum*.

1953a *Cyclochelys complanata* – Bergounioux, p. 203. *Nomen nudum*.

1953a *Anthracochelys vallisnerii* – Bergounioux, p. 203. *Nomen nudum*.

1953b *Anthracochelys vallisnerii* – Bergounioux, p. 90. *Nomen nudum*.

1953b *Cyclochelys perexpansa* – Bergounioux, p. 90. *Nomen nudum*.

1953b *Cyclochelys complanata* – Bergounioux, p. 90. *Nomen nudum*.

1954 *Paralichelys complanata*- Bergounioux, p. 77-85, text-fig. 31 à 33 ; Pl. XVI, fig. 1 & 2 ; Pl. XVII, fig. 1.

En 1953 (a et b), Bergounioux crée trois nouvelles espèces sur le matériel de Testudinidae d'eau douce de Monteviale sans désigner de matériel, sans faire de description et sans les figurer. *Anthracochelys vallisnerii*, *Cyclochelys perexpansa* et *Cyclochelys complanata* sont donc des *nomina nuda*. En 1954, les espèces *vallisnerii* et *complanata* sont validées, cependant le genre *Paralichelys* (espèce-type *Paralichelys carinata*, Bergounioux, 1935) est un synonyme junior de *Mauremys* Gray, 1869. L'espèce *carinata* est elle-même synonyme junior de *Mauremys gaudryi* (Depéret, 1885). Broin (1977) a choisi *vallisnerii* comme espèce-type. Il aurait été possible de reprendre le nom de genre *Anthracochelys* mais la solution de créer un nouveau genre lui a été préférée afin d'éviter toute confusion. Ce nouveau genre est dédié à F. M. Bergounioux en reconnaissance de son travail.

**Localité :** Monteviale (Italie).

**Horizon :** Sannoisien, Lignites de Monteviale, Oligocène inférieur, MP 21/(MP 22) in Kotsakis et al. (1997)

**Matériel type :** Institut de Géologie du Musée de Padoue (Italie).

**Holotype :** IGPG Monteviale n°1 plastron (fig. in Bergounioux, 1954, Pl. XV, fig. 2 , text-fig. 29) dont les xiphiplastrons ont disparus (Pl. 58, fig. A et B).

**Paratype** : IGPG Monteviale n°2 : dossière (fig. in Bergounioux, 1954, Pl. XV, fig. 1; text-fig. 30; fig. In Broin, 1977, fig. 79a) (Pl. 59, fig. E et F).

**Autre matériel de la localité-type :**

- IGPG Monteviale n°3 : syntype de *Paralichelys complanata*, dossière (fig. in Bergounioux, 1954, Pl. XVI, fig. 1, text-fig. 32) et plastron (fig. in Bergounioux, 1954, Pl. XVI, fig. 2, text-fig. 31 ; fig. in Broin, 1977, fig. 79b) (Pl. 59, fig. A, B, C et D).
- IGPG Monteviale n°4 : syntype de *Paralichelys complanata*, dossière (fig. in Bergounioux, 1954, Pl. XVII, fig. 1) et plastron (fig. in Bergounioux, 1954, text-fig. 33) (Pl. 58, fig. E, F, G et H).
- IGPG Monteviale étiquette 1921 : un plastron et des fragments de dossière en face ventrale (Pl. 58, fig. C et D).
- IGPG Monteviale V2351 : une dossière en très mauvais état.
- IGPG Monteviale V2350 : une empreinte de dossière.

Le matériel n'a pas été vu mais l'étude a été faite à partir des photographies prises par France de Lapparent de Broin lors de sa visite Institut de Géologie du Musée de Padoue (Italie).

**Diagnose de l'espèce et du genre confondus :**

Testudinidae du groupe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » situé à la base du nœud P3. Dossière de forme quadrangulaire-ovale, élargie, à disque pleural très peu cordiforme à l'arrière, de taille moyenne à grande (25 à 30 cm) sans carène.

Apomorphies : très légère encoche antérieure au niveau de la nucale ; V1 aux coins de la nucale ou la dépassant latéralement, large pour sa longueur et à bords latéraux plutôt rectilignes à légèrement arrondis ; contact C3-M6 ; gulaire mordant sur l'entoplastron ; V1 parfois en contact avec le sillon M1-2 ; plastron long par rapport à la dossière ; resserrement gulaire-huméral et anal légèrement marqués.

Autres caractères : V5 sur la pygale, V1 et V5 nettement plus larges que les autres vertébrales ; vertébrales 2 et 3 caractérisées par un étranglement bien marqué situé postérieurement au sillon C1-2 et C2 ; plastron à bords rectilignes à peine arrondis ; symphyse épipleurale peu allongée ; épiplestrons peu élargis postérieurement (rapport Long symphyse épipleurale/Larg Epi-Hyo entre 0,14 et 0,15) à sutures postérieures légèrement dirigées vers l'avant ; anales longues sur les xiphiplastrons (75% à 79%).

*Bergouniouxchelys* n. g. se distingue de *Cucullemys* n. g. par une V1 non en lyre, de *Provencemys* n. g. par une V1 plus élargie comparativement aux autres vertébrales (Larg V1/Larg V2 entre 1,56 et 1,66) et de *Cuvierichelys* n. g. par un bourrelet gulaire moins allongé à la symphyse.

**Description du matériel-type et des autres spécimens** : voir Bergounioux (1954, p. 72-77).

**Discussion :**

*Bergouniouxchelys* n. g. partage avec les autres taxons du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- V1 aux coins de la nucale ou la dépassant latéralement [5(1)], homoplasie avec *Juvenemys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cuvierichelys* n. g. et le nœud P4.
- V1 large pour sa longueur [6(1)], homoplasie avec *Juvenemys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cuvierichelys* n. g. et le nœud P4.
- V1 à bords latéraux plutôt rectilignes à légèrement arrondis [8(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Juvenemys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cuvierichelys* n. g. et le nœud P4.

- Contact C3-M6 [19(1)], très homoplasique.
- Plastron long par rapport à la dossière [28(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Euroemys* n. g., *Owenemys* n. g. et les formes du nœud P3 sauf *Cucullemys crocheti* n. g. n. sp. ;
- Gulaires sur l'entoplastron [32(2)], homoplasie avec *Palaeoemys*, *Francellia* n. g., *Juvenemys* n. g., *Owenemys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cucullemys* n. g. et le nœud P4.
- Resserrement au niveau gularo-huméral léger à fort (variation) [36(1)], homoplasie avec *Elkemys australis*, *Provencemys* n. g. et le nœud P4.

*Bergouniouxchelys* n. g. se distingue des formes à V1 étroite par sa V1 aux coins de la nucale ou plus large. Ce taxon se distingue aussi des formes du nœud P4 par une nucale encore large. Parmi les formes de la base du nœud P3, *Bergouniouxchelys* n. g. se distingue de :

- *Provencemys* n. g. par un plastron à bords latéraux moins arrondis (bords latéraux des épipلاstrons, des hypopلاstrons et des xiphiplastrons plus rectilignes), par des marginales moins longues sur les périphériques, un rapport Larg Ento/Long symphyse épipلاstrale plus grand (supérieur à 3), une vertébrale 1 plus élargie comparativement aux autres vertébrales (Larg V1/Larg V2 entre 1,56 et 1,66), des hypopلاstrons moins élargis à la suture hypo-xiphiplastrale, des anales plus longues comparativement aux autres écailles.
- *Cucullemys* n. g. par une V5 sur la pygale, par un entoplastron plus petit dans le lobe, par les caractères apomorphes suivants : V1 plus large que la nucale et non en lyre, plastron plus long par rapport à la dossière, plastron un peu plus élargi aux encoches ; et par les caractères plésiomorphes suivants : pectorales moins avancées sur l'entoplastron, correspondance pleuro-périphérique plus complète.
- *Cuvierichelys* n. g. par la forme de la dossière quadrangulaire-ovale à l'avant, par des gulaires chevauchant l'entoplastron (apomorphe) et par les plésiomorphies suivantes : plastron à bords latéraux moins arrondis, bourrelet gulaire moins allongé à la symphyse, absence d'allongement à la symphyse épipلاstrale.



## *Cucullemys n. g.*

**Etymologie :** nom dérivé de Saint-Jean-de-Cuculles, commune du gisement de Molières dans lequel a été découverte l'espèce-type.

**Espèce-type :** *Cucullemys crocheti* n. g. n. sp.

**Diagnose du genre :** voir celle de l'espèce-type.

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues :** Oligocène (MP 25) de Molières (Hérault). Présence possible à Fontienne (Alpes-de-Haute-Provence), Oligocène (MP 24 ?). (voir carte 4.11 au chapitre 4).

## *Cucullemys crocheti n. g. n. sp.*

**Etymologie :** Espèce dédiée à J.Y. Crochet (UM2-STL) qui a découvert le spécimen.

**Localité :** Molières (Saint-Jean-de-Cuculles, Hérault)

**Horizon :** MP 25 (Crochet, 1984) ; fin de l'Oligocène moyen.

**Matériel type :** Holotype UM2-STL MOL1 constitué d'une dossière et un plastron (Pl. 60, fig. A, B, C et D ; une reconstitution est proposée Pl. 61, fig. A et B d'après Lapparent de Broin *in* Crochet & Welcomme, 1988).

### **Diagnose de l'espèce et du genre confondus :**

Testudinidae du groupe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » situé à la base du nœud P3 . Dossière de forme ovale, légèrement quadrangulaire à l'avant, à disque pleural cordiforme à l'arrière, de taille moyenne à grande (28 cm environ).

Autapomorphie : la V5 est de forme particulière à l'arrière formant une forte convexité sur la SP2. Apomorphies : processus axillaires réduits atteignant environ un tiers des PL1 ; mauvaise correspondance pleuro-périphérique à l'arrière ; contact C3-M6 ; gulaire sur l'entoplastron.

Autres caractères : V1 plus étroite que la nucale et a priori en lyre ; la V2 est caractérisées par un étranglement situé postérieurement au sillon C1-2 ; marginales toujours plus courtes que les périphériques (sauf M12) ; lobe antérieur plus large aux encoches que le lobe postérieur (Long Hypo/Larg LP=0,8) ; encoches larges ; entoplastron grand dans le lobe ; plastron court par rapport à la dossière, n'atteignant pas le repli des marginales à l'avant et les périphériques à l'arrière.

*Cucullemys* n. g. se distingue de *Provencemys* n. g., de *Bergouniouxchelys* n. g. et de *Cuvierichelys* n. g. par sa V1 en lyre et son plastron petit par rapport à la dossière (plésiomorphes).

**Autres caractères :** V5 nettement plus large que les autres vertébrales. V1 sans contact avec le sillon M1-2. Série vertébrale étroite par rapport aux costales, étroite à légèrement élargie par rapport à la nucale. La pygale est longue dans la dossière. Présence des pores à musc inconnue. Contreforts axillaires encochés et réduits, atteignant un tiers de la PL1 ; présence d'un léger bourrelet osseux médialement à ce processus, atteignant la côte thoracique 2, médialement à l'insertion du processus. Contreforts inguinaux encochés et réduits, atteignant un tiers à la moitié des PL5/6 ; absence de bourrelet médialement à l'insertion du processus. Le plastron est à bords rectilignes, à lobes antérieur bien trapézoïdal et postérieur peu élargis aux encoches. La symphyse épiplastrale est peu allongée, les épiplastrons sont peu élargis

postérieurement. Les bords latéraux des épiplestrons sont rectilignes, les sutures épiplestrales sont légèrement dirigées vers l'avant (Long symphyse/Larg Epi-Hyo = 0,16). Gulaires de longueur moyenne par rapport au lobe antérieur (Long Gu/Long LA = 0,39), à angle très ouvert (Long/Larg Gu = 0,33), chevauchant l'entoplestron (17%). Humérales un peu plus courtes que les Pectorales. Sillons huméro-pectoraux au niveau des encoches axillaires, sinueux, chevauchant l'entoplestron (21%). La partie postérieure de l'entoplestron est au niveau des encoches axillaires (Long Hyo/Larg LA = 0,37). Les anales sont allongées sur les xiphoplestrons (71%). Presque pas de resserrement au sillon fémoro-anal. Encoche anale large, peu profonde à pointes anguleuses. Formule plastrale : Gu<Hum<An<Pec<Fem<Abd. Présence d'écailles axillaires et inguinales.

**Description de l'holotype UM2-STL MOL1** (Pl. 60, fig. A, B, C et D ; reconstitution proposée Pl. 61, fig. A et B) :

Parties conservées : PL1 à 8 gauches (plus ou moins fragmentaires), PL8 droite, Per1 à 9 gauches (plus ou moins fragmentaires), Per11 droite, fragment de SP2, fragment de la Ne6, épiplestron gauche, fragment d'épiplestron droit, entoplestron, hyoplestron gauche, hypoplestron gauche, hypoplestron droit (fragment), xiphoplestrons.

Forme de la dossière : La dossière est de forme ovale, légèrement quadrangulaire à l'avant, à disque pleural cordiforme à l'arrière, peu bombée, de taille moyenne à grande (28 cm environ). Son contour est régulier et non dentelé. La nucale et la partie antéro-médiane de la Per1 n'étant pas conservés, il n'est pas possible de savoir si la dossière présente une encoche antérieure.

Carènes : La dossière ne présente pas de carène latérale. La Ne6 étant la seule neurale conservée et qui ne présente pas de carène, il n'est pas possible de savoir si la dossière présente une carène postérieure.

Série neurale : D'après les fragments proximaux des pleurales, la série neurale est régulière : la Ne1 quadrangulaire et les autres hexagonales à petits côtés antérieurs.

Pleurales : Les neurales sont assez régulières en longueur.

Marginales et périphériques : Les périphériques sont plus longues à l'arrière qu'à l'avant et sont plus longues que les marginales.

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des sutures des périphériques et des pleurales est bonne jusqu'à la partie postérieure de la PL5, après il n'y a plus correspondance (PL6-7, PL7-8 et PL8-SP2).

Vertébrales et costales : La nucale n'étant pas conservée, les sillons intervertébraux V2-3, V3-4 et V4-5 sont a priori étroits par rapport à la nucale, le sillon V1-2 est un peu plus large. Les vertébrales sont moins larges que les costales. La V5 est plus large que les autres vertébrales.

Forme et taille de la V1 : La V1 est en forme de lyre, ne recouvrant pas les bords latéraux de la nucale, à bords antérieur probablement plus étroit que la nucale.

Position de la V5 : d'après les parties conservées, les M12 ont une forte convexité médiale et chevauchent la SP2 : la V5 a priori n'atteint pas la pygale.

Correspondance costale-marginale : La V1 atteint la M1 sur la nucale. C1-2 est en contact avec le bord proximal antérieur de la M5. C2-3 est probablement en contact avec le bord proximal antérieur de la M7, juste postérieurement au sillon M6-7. C3-4 est en contact avec le bord proximal antérieur de la M9. C4-V5 est en contact avec la M11 (vers le milieu).

Contreforts : Le pont s'étend de la Per3 à la Per7, pouvant toucher la Per8. Les contreforts axillaires sont encochés et réduits, atteignant à peu près un tiers de la PL1 ; présence d'un léger bourrelet médian à ce processus et qui atteint la côte thoracique 2. Les contreforts inguinaux sont aussi encochés et réduits, atteignant un tiers à la moitié des PL5/6 ; absence de bourrelet médialement à l'insertion du processus.

Forme du plastron : Le plastron est fermement lié à la dossière par les contreforts axillaires et inguinaux. Les échancrures axillaires et inguinales sont larges. Il n'y a pas de carène latérale au niveau du pont, entre les deux encoches. Le lobe antérieur est trapézoïdal à base large, à bords latéraux assez rectilignes. Le lobe postérieur est plus quadrangulaire, peu élargi aux encoches, à bords latéraux à peine arrondis. Le lobe antérieur est plus large que le postérieur dans les encoches. La présence de pores à musc n'a pas pu être notée.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur présente un très faible resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et pas de resserrement huméro-pectoral. Le sillon huméro-pectoral est médialement et latéralement situé au niveau des encoches. Le bord antérieur et les bords latéraux du lobe sont assez rectilignes. Les pointes épiplastrales sont légèrement saillantes. Les épiplastrons sont courts à légèrement allongé médialement et peu élargis postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme rhomboïdale, grand dans le lobe. Les hyoplastrons sont courts dans la partie médiane car l'entoplastron est grand et le bord postérieur de l'entoplastron est situé au niveau des encoches axillaires, selon sa longueur. Les sutures épi-hyoplastrales sont dirigées un peu vers l'avant.

Gulaires : Les gulaires sont larges, à sillons rectilignes, légèrement convexe vers l'intérieur. Elles mordent sur le début de l'entoplastron.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral passe sur l'entoplastron.

Bourellets gulaires : Bourellets latéraux gulaires bien développés, un peu épaissis, de longueur moyenne, le repli est court à la symphyse.

Écailles axillaires et inguinales : L'écaille axillaire est petite, située très latéralement et antérieurement sur le processus axillaire. L'écaille inguinale est grande, elle occupe une partie latérale des hypoplastrons et déborde sur les périphériques. Les marginales débordent légèrement sur les hyoplastrons et les hypoplastrons.

Encoche anale : L'encoche anale est large et profonde et les pointes anales sont légèrement anguleuses.

Repli dorsal des fémorales et des anales : Le repli dorsal des humérales sur le lobe antérieur est plus développé que celui des écailles du lobe postérieur. Ils sont bien développés mais assez fins.

### Discussion :

*Cucullemys crocheti* n. g. n. sp. partage avec les autres taxons du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- Processus axillaires réduits [1(2)], homoplasie avec *Provencemys* n. g. et le nœud P4.
- Mauvaise correspondance pleuro-périphérique à l'arrière [16(1)], homoplasie avec *Provencemys laurenti* et certaines espèces du genre *Mauremys*.
- Contact C3-M6 [19(1)], très homoplasique.
- Gulaires sur l'entoplastron [32(2)], homoplasie avec *Palaeoemys*, *Francellia* n. g., *Juvenemys* n. g., *Owenemys* n. g., *Provencemys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g. et le nœud P4.

Parmi les taxons du nœud P3, *Cucullemys* n. g. se distingue de :

- *Provencemys* n. g. par un plastron réduit en largeur et en longueur, à bords latéraux moins arrondis (bords latéraux des épiplastrons, des hypoplastrons et des xiphiplastrons plus rectilignes), par un entoplastron très grand, une vertébrale 1 étroite par rapport à la nucale et en lyre (deux plésiomorphies), des hypoplastrons moins élargis à la suture hypo-xiphiplastrale, des marginales plus courtes sur les périphériques.
- *Bergouniouxchelys* n. g. par un plastron plus court par rapport à la dossière, un entoplastron grand dans le lobe et des pectorales plus avancées sur l'entoplastron (apomorphe), des encoches plus larges et un plastron plus étroit aux encoches

(plésiomorphe), une V5 sur la SP2, une mauvaise correspondance pleuro-périphérique à l'arrière (plésiomorphe), par une V1 plus étroite que la nucale et en lyre (deux plésiomorphies).

- *Cuvierichelys* n. g. par des gulaire atteignant l'entoplastron (apomorphies) et par les plésiomorphies suivantes : plastron à bords latéraux moins arrondis, bourrelet gulaire moins allongé à la symphyse, absence d'allongement des épipastrons à la symphyse.

## ? *Cucullemys* sp.

Matériel de **Fontienne** (Alpes-de-Haute-Provence) ; *MP 24?* ; Oligocène inférieur ; Calcaire de Vachères ? La provenance stratigraphique n'est pas certaine.

Matériel : Musée d'Apt, un fragment postérieur de dossière et un fragment de plastron (Pl. 61, fig. C, D E et F).

**Description :** Les parties préservées sont la Ne6, la Ne7, la Ne8, la SP1, la SP2, la pygale, les périphériques 9 à 11 droites et gauches ; les pleurales 6 à 8 droites et gauches, fragment des pleurales 3 et 4 gauches, moule interne des pleurales 1 à 5 gauches (fragment), les xiphipastrons, fragments des hypopastrons et un fragment de l'hypoplastron gauche. Le contour postérieur de la dossière est régulier et non dentelé. Le disque pleural est modérément cordiforme. Il n'y a pas de carène.

Grâce au moule interne d'une partie de la dossière et des fragments de pleurales, il est possible de reconstituer la série neurale. La série neurale est régulière : les Ne2 à Ne8 sont hexagonales à petits côtés antérieurs. La SP1 peu trapézoïdale, est plus longue que large. La SP2 est étroite et longue : sa largeur est inférieure à deux fois sa longueur. Elle est moins large que la V5 et porte une partie des sillons V5-M12 et inter-M12. La pygale est plus large que longue, elle porte seulement une partie du sillon inter-M12.

Les pleurales ne montrent pas d'alternance entre plaques longues et courtes médialement. Les périphériques arrières sont longues et sont plus longues que les marginales correspondantes. La correspondance des sutures des périphériques n'est pas bonne à l'arrière (non connue au niveau du pont et à l'avant).

Seules les vertébrales et les marginales postérieures sont conservées. La V4 est plus étroite que la C3, la C4 et le sillon C3-4. La V4 est probablement à peine plus large que longue. La V5, plus large que longue, n'atteint pas la pygale. Elle rejoint le sillon M10-11 sur la Per10. La partie postérieure de la V5 est tronquée par de longues M12 : en partant du sillon M11-12 et en allant vers la partie proximale de la SP2, la V5 remonte sur la SP2 avec une petite convexité de chaque côté du sillon inter-M12. La partie proximale des M12 est plus longue que sa partie distale et que les autres marginales postérieures. Le sillon C3-4 est en contact avec le bord proximal antérieur de la M9 (juste après le sillon M8-9) sur la Per8. En vue latérale, les marginales sont bien en dessous des périphériques correspondantes sauf au niveau des M12.

Le lobe antérieur n'est presque pas préservé. Le sillon huméro-pectoral passe sur l'arrière de l'entoplastron. Les contreforts ne sont pas préservés. La symphyse médiane du plastron ainsi que les sillons médians ne sont pas réguliers. L'écaille inguinale est présente, elle est probablement large, proche du sillon abdomino-fémoral. Le lobe postérieur est légèrement resserré au niveau des anales. Les bords latéraux du lobe postérieur sont peu arrondis. Les anales occupent au moins la moitié des xiphipastrons. L'encoche anale est large et peu profonde.

## *Provencemys* n. g.

**Synonymie :**

1873 *Platyemys* – Sauvage, p. 371-375.

1934 *Clemmys* - Bergounioux, p.15-17.

1977 *Palaeochelys* – Broin, p. 237.

**Etymologie :** nom dérivé de Provence (région du Sud de la France).

**Espèce-type :** *Platyemys lachati* Sauvage, 1873 = *Provencemys lachati* (Sauvage, 1873).

**Autre espèce attribuée au genre :** *Clemmys laurenti* Bergounioux, 1934 = *Provencemys laurenti* (Bergounioux, 1934).

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues :** Oligocène de Volx-Bois d'Asson (Villeneuve, Alpes-de-Haute-Provence, MP 25 ?), de Manosque (Alpes-de-Haute-Provence, MP 25 ?), de Marseille (Bouches-du-Rhône, MP 26), de Cournon (Cournon-d'Auvergne, Puy-de-Dôme, MP 28/29) et de Itardies (Caylus, Tarn-et-Garonne ; MP 23) (voir carte 4.11, chapitre 4).

**Diagnose du genre :**

Testudinidae du groupe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » situé à au nœud P3. Dossière de forme quadrangulaire-ovale à l'avant, à disque pleural peu cordiforme à l'arrière, de taille petite à moyenne (12 à 25 cm environ) avec ou sans carène postérieure.

Autapomorphies : marginales longues sur les périphériques atteignant généralement la suture pleuro-périphérique. Apomorphies : M1 atteignant généralement la PL1 ; processus axillaires réduits atteignant environ un tiers des PL1 ; V1 aux coins de la nucale ou la dépassant latéralement, large pour sa longueur, à bords latéraux plutôt rectilignes à légèrement arrondis, gulaires mordant sur l'entoplastron, resserrement léger à fort au niveau gularo-huméral, sillon huméro-pectoral légèrement en arrière de l'entoplastron ou sur la suture postérieure de celui-ci (caractère spécifique).

*Provencemys* n. g. se distingue de *Cucullemys* n. g. par un plastron plus long par rapport à la dossière ; de *Bergouniouxchelys* n. g. par un plastron à bords latéraux plus arrondis et par des marginales plus longues sur les périphériques ; de *Cuvierichelys* n. g. par une absence d'allongement des épiplastrons à la symphyse.

**Autres caractères :** Bourrelets latéraux gulaires bien développés, un peu épaissis, de longueur moyenne, le repli est court à la symphyse. Nucale allongé vers l'avant, moyennement large, à bord antérieur un peu étreint. V5 nettement plus large que les autres vertébrales, pouvant être de même largeur que la V1. V1 pouvant être en contact avec le sillon M1-2. Série vertébrale étroite par rapport aux costales, étroite à légèrement élargie par rapport à la nucale. Pygale longue dans la dossière. Correspondance des périphériques et des pleurales plus ou moins bonne. Marginales aussi longues que les périphériques (parfois légèrement plus courtes ou plus longues, variation). Présence d'écailles axillaires et inguinales, et de pores à musc. Contreforts axillaires encochés et réduits, atteignant un tiers de la PL1 ; présence d'un léger bourrelet jusqu'à la côte thoracique, médialement à l'insertion du processus. Contreforts inguinaux encochés et réduits, atteignant un tiers des PL5/6 ; absence de bourrelet médialement à l'insertion du processus. Le plastron est à bords légèrement arrondis, à lobes antérieur bien trapézoïdal et postérieur élargis aux encoches. Le lobe antérieur aussi large à légèrement plus large aux encoches que le lobe postérieur. Les encoches sont moyennes à larges. La symphyse épiplastrale est peu allongée, les épiplastrons sont élargis postérieurement. Les bords latéraux des épiplastrons sont arrondis, les sutures épi-

hyoplastrales sont légèrement dirigées vers l'avant. Gulaires de longueur moyenne par rapport au lobe antérieur, à angle très ouvert, chevauchant l'entoplastron. Sillons huméro-pectoraux au niveau des encoches axillaires ou légèrement en avant, sinueux, situés sur la partie postérieure de l'entoplastron ou juste après celui-ci. Entoplastron petit à moyen dans le lobe, la partie postérieure est au niveau des encoches axillaires ou juste en avant. Les anales sont longues sur les xiphiplastrons, elles sont plus courtes que les Humérales et/ou les Pectorales. Léger resserrement au sillon fémoro-anal. Encoche anale large, légèrement profonde à pointes anguleuses.

### Discussion :

*Provencemys* n. g. partage avec les autres taxons du complexe «*Palaeochelys s.l.-Mauremys*» des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- Processus axillaires réduits [1(2)], homoplasie avec *Cucullemys* n. g. et le nœud P3.
- V1 aux coins de la nucale ou la dépassant latéralement [5(1)], homoplasie avec *Juvenys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g., *Cuvierichelys* n. g. et le nœud P4.
- V1 large pour sa longueur [6(1)], homoplasie avec *Juvenys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g., *Cuvierichelys* n. g. et le nœud P4.
- V1 à bords latéraux plutôt rectilignes à légèrement arrondis [8(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Juvenys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g., *Cuvierichelys* n. g. et le nœud P4.
- plastron long par rapport à la dossière [28(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Euroemys* n. g., *Owenemys* n. g. et les formes à partir du nœud P3 sauf *Cucullemys crocheti* n. g. n. sp.
- Gulaires sur l'entoplastron [32(2)], homoplasie avec *Palaeoemys*, *Francellia* n. g., *Juvenys* n. g., *Owenemys* n. g., *Cucullemys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g. et le nœud P4.
- Resserrement au niveau gularo-huméral léger à fort (variation) [36(1)], homoplasie avec *Elkemys australis*, *Bergouniouxchelys* n. g. et le nœud P4.

L'allongement des marginales sur les périphériques atteignant la suture pleuro-périphérique [17(1) et 18(1)] présent chez *Provencemys* n. g. est présent aussi généralement chez *Juvenys labarrerei* n. g. n. sp. (et 18(1) homoplasique avec *Promalacoclemmys protogaea* et *Mauremys gaudryi*). Cependant, ces caractères n'ont pas été codés dans l'analyse cladistique pour *Juvenys labarrerei* n. g. n. sp. En effet, bien que les marginales soient longues chez ce dernier, elles ne sont pas toujours aussi longues que les périphériques comme chez *Provencemys* n. g. L'allongement des marginales est homoplasique (fréquent dans de nombreux groupes de chéloniens).

Autres homoplasies possibles (car état non connu chez *P. lachati*) :

- Mauvaise correspondance pleuro-périphérique à l'arrière [16(1)], homoplasie avec *Cucullemys crocheti* n. g. n. sp. et certaines espèces du genre *Mauremys*.
- Contact C3-M6 [19(1)], très homoplasique.

Parmi les formes du nœud P3, *Provencemys* n. g. se distingue de :

- *Cucullemys* n. g. par un plastron plus long par rapport à la dossière et plus large aux encoches, à bords latéraux plus arrondis, par un entoplastron moins grand, une vertébrale 1 large par rapport à la nucale et à bords plus ou moins rectilignes (deux caractères apomorphes), des hypoplastrons plus élargis à la suture hypo-xiphiplastrale, des marginales plus longues sur les périphériques.
- *Bergouniouxchelys* n. g. par un plastron à bords latéraux plus arrondis (apomorphe), par des marginales plus longues sur les périphériques, une vertébrale 1 moins élargie

comparativement aux autres vertébrales, des hypoplastrons plus élargis à la suture hypoxiphiplastrale, des anales plus courtes comparativement aux autres écailles.

- *Cuvierichelys* n. g. par des gulaires atteignant l'entoplastron (apomorphe) et par les plésiomorphies suivantes : plastron à bords latéraux moins arrondis, bourrelet gulaire moins allongé à la symphyse, absence d'allongement des épiplastrons à la symphyse.

### ***Provencemys lachati* (Sauvage, 1873)**

1873 *Platyemys lachati* – Sauvage, p. 371-375, Pl. VIII.

1897 *Platyemys lachati* – Roman, p. 340.

1934 *Clemmys manuascensis* - Bergounioux, p.15-17, Fig. 4 , Pl. III.

1915 *Platyemys lachati* – De Stefano, p. 73.

1977 *Palaeochelys lachati* – Broin, p. 237, fig. 82b.

1977 *Palaeochelys manuascensis* – Broin, p. 237, fig. 82a ; Pl. XVIII, Fig. 3.

**Remarque :** *Chrysemys lachati* de Depéret (1906, p.25-26, Fig. 7) et de Bergounioux (1938, p. 259-263) de l'Oligocène de Tarrega (Espagne) est à rapporter à *Cuvierichelys iberica* (Bergounioux, 1958). *Broilia manuascensis* Bergounioux (1936b) est à rapporter au genre *Chelydropsis* (Broin, 1977).

**Localité-type :** Volx-Bois d'Asson (Villeneuve, Alpes-de-Haute-Provence) et non Bois d'Assot (*in* Sauvage, 1873 & Broin, 1977)

**Horizon :** MP 25 ? ; base de l'Oligocène supérieur (Gaudant, 1978 ; Ducreux et *al.*, 1985 ; Lévêque, 1992) ; Chattien ; Grès et Marnes de Bois d'Asson.

**Matériel-type :** Holotype MNHN 1873-356F, coll. Ecole des Mines, une dossière presque complète, en vue externe figurée par Sauvage (1873, Pl. VIII) et Broin (1977, Fig. 82b). Le plastron, accolé à cette dossière, a été dégagé ultérieurement par France de Lapparent de Broin (Pl. 62, fig. A, B, C et D).

**Autre matériel de la localité-type :** deux spécimens appartenant à une collection privée ont pu être étudiés **VOLX1** (dossière accolée au plastron dont il manque le lobe postérieur ; Pl. 62, fig. E, F, G et H) et **VOLX2** (dossière incomplète et un fragment du lobe antérieur du plastron ; Pl. 63, fig. E et F).

**Autre matériel :** **MHNM 1982-827**, «*Clemmys manuascensis* » de Bergounioux (1934). Il s'agit d'un plastron visible par les deux faces (Pl. 63, fig. A, B, C et D), la face interne a été figurée par Bergounioux (1934, Fig. 4, Pl. III) et par Broin (1977, Fig. 82a) ; la face externe a été dégagé par France de Lapparent et figuré *in* Broin (1977, Pl. XVIII, fig.3). Ce spécimen provient de Manosque, probablement près de la Mine de Gaude (Alpes-de-Haute-Provence) [MP 25 ? ; base de l'Oligocène supérieur (Gaudant, 1978 ; Ducreux et *al.*, 1985 ; Lévêque, 1992) ; Chattien ; Grès et Marnes de Bois d'Asson].

#### **Diagnose émendée de l'espèce :**

Espèce du genre *Provencemys* n. g. Se distingue de *Provencemys laurenti* par un entoplastron plus petit dans le lobe, un sillon huméro-pectoral qui n'est pas en contact avec l'entoplastron (ou juste contact avec la suture ento-hyoplastrale, plésiomorphie), la V5 qui atteint la pygale, la présence d'une légère carène postérieure, de vertébrales plus étroites par rapport à la nucale (plésiomorphe) et par rapport à leur longueur, une cervicale très étroite.

**Description de l'holotype MNHN 1873-326 Coll. Ecole des Mines** (Pl. 62, fig. A, B, C et D).

Dossière : voir description originale de Sauvage (1873, p. 371-373).

Plastron : Le plastron est très fermement lié à la dossière par les contreforts axillaires et inguinaux. Il est long par rapport à la dossière atteignant le repli des marginales à l'avant et à l'arrière. Les échancrures axillaires et inguinales sont moyennes. Il n'y a pas de carène latérale au niveau du pont, entre les deux encoches. Les lobes antérieurs et postérieurs du pont sont assez larges de forme trapézoïdale, à bords latéraux arrondis. Le pont est plus long que les deux lobes, le lobe antérieur est plus court que le lobe postérieur (dans l'encoche). La présence de pores à musc n'a pas pu être notée.

Contreforts : l'insertion des contreforts axillaires et inguinaux n'est pas visible.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est trapézoïdal, large et court, avec un léger resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Le bord antérieur du lobe est rectiligne. Les bords latéraux sont assez arrondis vers l'extérieur. Les coins épiplastraux sont légèrement marqués, peu saillants. Le sillon gularo-huméral est juste derrière les pointes épiplastrales. Les épiplastrons sont un peu allongés médialement et élargis postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme rhomboïdale, de longueur et de largeur petites à moyennes dans le lobe. Les hyoplastrons sont courts médialement et le bord postérieur de l'entoplastron est situé à peine en avant des encoches axillaires. Les sutures épiphyoplastrales sont légèrement dirigées vers l'avant.

Gulaires : elles sont moyennement larges et forment un angle large. Les gulaires mordent sur l'entoplastron de quelques millimètres.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral passe juste en arrière de la suture de l'entoplastron et des hyoplastrons. Latéralement, ce sillon est légèrement dirigé antérieurement puis forme une petite convexité pour rejoindre l'encoche axillaire. Sur le rebord du lobe antérieur, ce sillon est situé bien antérieurement à l'encoche axillaire.

Bourrelets gulaires : Le bourrelet gulaire dorsal n'est pas visible médialement mais une partie de l'empreinte est conservée dans les lignites : il est peu épais et un peu développé en longueur. Les bourrelets latéraux sont aussi bien développés en longueur mais peu renflés, peu épais.

Écailles axillaires et inguinales, Pont : L'écaille axillaire est difficile à observer : elle est peu être réduite ou absente. L'écaille inguinale, peu conservée, n'est pas très longue et est bien séparée de l'écaille fémorale : elle n'occupe pas toute l'encoche inguinale. Les extrémités latérales du plastron étant conservées, les marginales ne débordent pas sur les hyoplastrons ou les hypoplastrons. La suture hypo-hyoplastrale correspond à peu près avec la suture Per5-6.

Lobe postérieur : Le lobe postérieur est à bords latéraux arrondis, il est élargi au niveau de la suture hypo-xiphoplastrale. Il est resserré au sillon fémoro-anal. Les anales occupent plus de la moitié des xiphoplastrons.

Encoche anale : large et profonde et les pointes anales sont légèrement saillantes.

**Description du spécimen MHNM 1982-827** (Pl. 63, fig. A, B, C et D) : «*Clemmys manuscensis*» de Bergounioux (1934). Le plastron est conforme à celui de l'holotype et permet de compléter les données manquantes. Quelques différences existent tout de même : le sillon huméro-pectoral a le même dessin que l'holotype mais il est situé plus postérieurement par rapport à l'entoplastron (variation individuelle) et les anales occupent les trois quarts des xiphoplastrons (variation individuelle et/ou dimorphisme sexuel). Les renseignements complémentaires sont : la présence d'une écaille axillaire réduite, située très latéralement, sur le processus axillaire ; le repli médial des gulaires est peu développé ; les bourrelets latéraux



sont fins, peu surélevés ; le repli dorsal des humérales est fin et s'affine vers l'encoche axillaire ; les contreforts sont puissants ; le repli dorsal des fémorales est développé, plutôt fin ; celui des anales est encore plus fin, la concavité qui existe médialement au repli des écailles (et qui correspond à l'insertion des tissus dermiques sur le plastron) est large, aussi large que le repli des écailles.

**Description de l'espèce (basée sur les quatre spécimens) :**

Forme de la dossière : La dossière, de forme quadrangulaire-ovale, est de grande taille (25 cm environ). Elle est peu bombée et ne présente pas ou peu d'encoche antérieure. Son contour est régulier et non dentelé. Le disque pleural est modérément cordiforme.

Carènes : L'holotype porte une légère carène postérieure. Sur les autres spécimens, la région postérieure de la dossière n'est pas préservée (pas de carène sur la Ne7 de VOLX2, ni sur la Ne8 de VOLX1).

Nucale : La nucale est assez large, à bord antérieur étrenci et légèrement allongée vers l'avant. Les M1 sont latéralement longues, atteignant la suture PL1-Per1. La face interne de la nucale présente un repli des premières marginales peu marqué et de longueur moyenne.

Cervicale : L'écaille cervicale est très fine et longue (Longueur/Largeur entre 16 et 33 %, Longueur de la cervicale / Longueur de la nucale de 29 à 39 %), le repli n'est pas conservé.

Série neurale : La série neurale est régulière : la Ne1 quadrangulaire et les autres hexagonales à petits côtés antérieurs et généralement allongées pour les Ne1 à Ne4. Aucune variation individuelle n'est notée sur la série neurale.

SP1, SP2, Pygale : La SP1, la SP2 et la pygale ne sont préservées que sur l'holotype : La SP1 est un peu plus large que longue, étrencie à l'arrière ; la SP2 est hexagonale, moins large que la V5 et ne porte aucune trace de sillon. La pygale est longue par rapport à la dossière, elle est un peu plus large que longue. La pygale porte les sillons V5-M12 dans sa partie antérieure et le sillon inter-M12 dans sa partie postérieure.

Pleurales : Les neurales étant régulières, les pleurales ont un petit coté postérieur sur leur bord médial et leurs longueurs sont homogènes sauf sur le spécimen VOLX1 où il y a une alternance de plaques un peu plus courtes et longues distalement.

Marginales et périphériques : Les périphériques sont un peu plus longues à l'arrière qu'à l'avant (sur l'holotype) et sont de même longueur que les marginales, sauf parfois à l'avant (Per1, 2 et 3) ou elles peuvent être un peu plus longues que les marginales (variation).

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des sutures des périphériques et des pleurales est mal documentée par le peu de restes de périphériques sur les spécimens VOLX1 et VOLX2 et par le décalage des périphériques par rapport aux pleurales sur le spécimen-type. Cependant, on peu voir que la correspondance pleuro-périphérique est bonne.

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont étroites, moins larges que les costales. Les V2, 3 et 4 sont à peu près aussi larges que longues. Les bords latéraux des vertébrales sont assez courbes vers l'intérieur, formant des angles légèrement ouverts entre chaque costale. En largeur  $V5 > V1 > V2 \sim V3 \sim V4$ .

Forme et taille de la V1 : La V1 est à bords latéraux légèrement concave vers l'extérieur, son extrémité antérieure est élargie, égale (2 cas sur 3) ou légèrement plus large (quelques millimètres, 1 cas sur 3) que la nucale.

Position de la V5 : La V5, plus large que longue, atteint la pygale.

Correspondance costale-marginale : Les bords latéraux de la V1 atteignent la partie latérale de la M1 au niveau de la suture Nu-Per1-PL1 (spécimen-type et VOLX2) ou sur la suture Per1-PL1 (VOLX1). C1-2 est en contact avec le bord proximal de la M5 plus ou moins antérieurement dans les 2 cas visibles ; il se produit sur la suture Per4-Per5-PL2 (holotype) ou

sur la suture Per4-PL2 (VOLX1). C2-3 est probablement en contact avec la M7 au niveau de la suture Per6-PL4 (spécimen-type). C3-4 est en contact avec le bord proximal antérieur de la M9 dans les 2 cas visibles et se fait soit sur la suture Per8-Per9-PL6 (holotype), soit sur la suture Per8-PL6 (VOLX2). Seul l'holotype permet d'observer l'insertion de la V5 sur les marginales et cette partie est mal conservée. La V5 rejoint probablement le sillon M10-11 ou la M11 au niveau de la suture Per10-PL8.

Contreforts : Le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts axillaires s'insèrent dans la PL1 et les inguinaux dans la PL5 et/ou PL6. Les contreforts sont bien développés mais leur longueur exacte n'est pas visible, ni d'ailleurs le bourrelet médian.

Forme du plastron : Le plastron est fermement lié à la dossière par les contreforts axillaires et inguinaux. Les échancrures axillaires et inguinales sont moyennes. Il n'y a pas de carène latérale au niveau du pont, entre les deux encoches. Les lobes antérieurs et postérieurs du pont sont assez larges. Le pont est plus long que les deux lobes, le lobe antérieur est plus court que le lobe postérieur (dans l'encoche). La présence de pores à musc n'a pas pu être notée.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est trapézoïdal, large et court, avec un resserrement au niveau des sillons gularo-huméral plus ou moins marqué (peu marqué sur MHNM 1982-827, très marqué sur VOLX1). Le resserrement huméro-pectoral est peu marqué et ce sillon est situé latéralement au-dessus de l'encoche axillaire. Le bord antérieur du lobe est assez rectiligne, pouvant être légèrement convexe. Les bords latéraux sont légèrement arrondis vers l'extérieur. Les pointes épiplastrales sont plus ou moins marquées, peu arrondies, anguleuses et légèrement saillantes. Le sillon gularo-huméral est juste derrière les pointes gulaires. Les épiplastrons sont courts à légèrement allongé médialement et larges postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme rhomboïdale, plus ou moins petit dans le lobe. Les hyoplastrons sont plus ou moins courts dans la partie médiane, variant avec la longueur de l'entoplastron. Le bord postérieur de l'entoplastron est donc situé légèrement en avant ou au niveau des encoches axillaires, selon sa longueur. Les sutures épiphyoplastrales sont dirigées un peu vers l'avant.

Gulaires : Les gulaires sont larges, à sillons plus ou moins rectilignes, pouvant être légèrement convexe vers l'intérieur. Elles mordent sur le début de l'entoplastron de quelques millimètres.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral passe en arrière de l'entoplastron dans les 3 cas visibles. Il peut être juste en arrière de la suture ento-hyoplastrale (spécimen-type) ou franchement derrière l'entoplastron (VOLX1 et MHNM 1982-827), selon la longueur de celui-ci.

Bourrelets gulaires : Le bourrelet gulaire dorsal est court, peu surélevé. Ce bourrelet est peu renflé latéralement, formant les deux petits bourrelets latéraux assez courts, plus ou moins marqués (peu marqués sur le spécimen-type, assez marqués sur MHNM 192-827).

Ecailles axillaires et inguinales : La suture hypo-hyoplastrale correspond avec la partie postérieure de la Per5 dans deux cas. L'écaille axillaire est réduite (trois cas visibles), située très latéralement sur le processus axillaire. L'écaille inguinale est présente dans les trois cas visibles, elle touche la M7 et la M8. Elle n'est pas très longue, occupe une partie latérale des hypoplastrons et déborde peu sur les périphériques. Les marginales ne débordent pas sur les hypoplastrons ou les hypoplastrons et n'atteignent pas la suture périphériques-plastron.

Pores à musc : Il n'est pas possible de connaître l'état des pores à musc.

Lobe postérieur : Le lobe postérieur est à bords latéraux arrondis, il est élargi au niveau de la suture hypo-xiphoplastrale. Le sillon abdomino-fémoral rejoint latéralement l'encoche inguinale et se situe à la jonction pont-lobe postérieur (spécimen-type) ou bien un peu en avant (MHNM 1982-827). Le lobe postérieur est resserré au niveau des anales : assez

marqué sur le spécimen-type, peu marqué sur le spécimen MHNM 1982-827. Les anales occupent au moins les deux tiers des xiphiplastrons (deux cas visibles, dimorphisme sexuel ?).

Encoche anale : L'encoche anale est large et profonde et les pointes anales sont légèrement saillantes.

Repli dorsal des fémorales et des anales : Le repli dorsal des humérales sur le lobe antérieur est peu développé, celui des pectorales s'affine jusque dans l'encoche axillaire. Le repli des écailles du lobe postérieur est développé, assez fin, un peu élargi au niveau des fémorales, plus fin au niveau des anales. La concavité qui existe médialement au repli des écailles (et qui correspond à l'insertion des tissus dermiques sur le plastron) est large, aussi large que le repli des écailles (MHNM 1982-827).

### *Provencemys laurenti* (Bergounioux, 1934)

1934 *Clemmys laurenti* - Bergounioux, p. 3-15, Fig. 1, 2 et 3 ; Pl. I et II.

1936a *Clemmys* sp. (cf. *laurenti*) – Bergounioux, p. 12.

1936a *Clemmys laurenti* – Bergounioux, p. 12-13.

1977 *Palaeochelys laurenti* – Broin, p. 237, fig. 76 & 81 ; Pl. XVIII, fig. 1 & 4 ; Pl. XVII, fig. 2 & 2bis.

**Localité-type :** Marseille, Saint-Henry ou Saint-Henri ou Séon-Saint-Henry (Marseille, Bouches-du-Rhône)

**Horizon :** MP 26 (Leduc, 1996 ; BiochroM'97) ; Oligocène supérieur ; Chattien ; Argiles rouges (*in* Bergounioux, 1934).

**Matériel-type :** Le matériel original de description de Bergounioux (1934) se compose de 3 spécimens. La diagnose donnée par Bergounioux (1934) est elle-même basée sur ces 3 spécimens et un autre spécimen provenant de la Faculté des Sciences de Marseille (UP-AM1): p. 8 «La diagnose qui va être donnée est en général prise sur la pièce n°3, mais au besoin elle sera complétée par les autres et par une forme que M. le Professeur Corroy a bien voulu me permettre d'étudier à son laboratoire de la Faculté des Sciences ». Ces 4 spécimens forment les 4 syntypes, mais parmi ceux-ci seuls deux ont pu être reconnus. Les deux autres syntypes n'ont pu être reconnus parmi les trois autres spécimens en collection au MHNM. Parmi-eux, un lectotype a été désigné par Broin (1977, Fig. 81).

**Matériel-type :**

- **Lectotype MHNM 1982-826** (Don A.F. Marion) (Pl. 64, fig. E et F) : moule interne d'une dossière et moule interne du plastron (avec le lobe postérieur conservé), figuré *in* Bergounioux (1934, Fig. 1 et 3, Pl. I et II, spécimen c), figuré *in* Broin (1977, Fig. 81a et b).
- **Paralectotype UP-AM1** (spécimen non retrouvé) de Marseille Saint-Henri (Pl. 64, fig. G, H, I) : une dossière et un plastron accolés figuré par Broin (1977, fig. 76 & Pl. XVIII, fig. 1).

#### **Les gisements de Marseille**

Il y a deux gisements à chéloniens à Marseille : Saint-Henri et Saint-André. Ces deux gisements correspondent à deux quartiers mitoyens au Nord de Marseille, connus le siècle dernier pour l'exploitation des argiles et des nombreuses briqueteries qui s'y installèrent. Ces gisements correspondent à l'Oligocène supérieur : les argiles grises basales de Saint-Henri deviennent rouges au sommet, à Saint André (Guiou, 1969). En raison de cette proximité, les deux gisements ne sont pas toujours discernables l'un de l'autre.

**Autres matériel de la série stratigraphique :**

- **MHNM 1982-825** (E6168 - Don Couturier) Carrière Fenouil, Tour Darmati Sittervis : dossier incomplète (Pl. 65, fig. A et B).
- **MHNM 6878** (Don Stéphan), non retrouvée : une dossier et un plastron (Pl. 65, fig. C, D, E et F)
- **MHNM 1982-828** (Don A.F. Marion) : une dossier incomplète et un plastron en très mauvais état.
- **MHNM 2003 Rf 1** : fragment de dossier (Pl. 67, fig. A et B).
- **MHNM 2003 Rf 2** : plastron (Pl. 66, fig. A et B).
- **MHNM 2003 Rf 3** : fragment postérieur de dossier (Per7 à 10 droites, PL6 à 8 droites) (Pl. 66, fig. D).
- **MHNM 2003 Rf 4** : fragment latéral de dossier (fragments des PL2 à 4 et Per4 à 6) (Pl. 66, fig. C).
- **UCB-L1 92832** : une dossier sans la bordure périphérique et un plastron très mal conservé (Pl. 64, fig. C et D).
- **UCB-L1 92450** : un plastron (épiplastron fig. *in* Broin, 1977, pl. XVIII, fig.4) et un fragment de dossier (moule interne) (Pl. 65, fig. G, H et I).
- **UCB-L1 92834** (=473) : une dossier incomplète et un plastron en très mauvais état (Pl. 64, fig. A et B).
- **UCB-L1 92833** (=480) : une dossier et un plastron en très mauvais état.

**Autre matériel complémentaire :**

- Matériel de **Cournon** (Cournon-d'Auvergne, Puy-de-Dôme, MP 28/29) figuré par Broin (1977, Pl. XVII, fig. 2 & 2bis) : MNHN (coll. Croizet 8411) COR 1 (fragment de plastron et de dossier) et COR 2 (nucale) (Pl. 67, fig. C, D et E).
- Matériel de **Itardies** (Caylus, Tarn-et-Garonne) ; MP 23 (Biochrom'97) ; Oligocène inférieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy. Fragments d'un individu juvénile : UM2-STL ITD 1215 (hypoplastron droit ; Pl. 67, fig. F et G), UM2-STL ITD 1216 (lobe antérieur de plastron ; Pl. 67, fig. H et I).

**Diagnose émondée de l'espèce :**

Espèce du genre *Provencemys* n. g. Se distingue de *Provencemys lachati* par un entoplastron plus grand dans le lobe ; un sillon huméro-pectoral qui chevauche l'entoplastron (apomorphie) ; le sillon postérieur de la V5 qui n'atteint pas la pygale, situé sur la SP2 ; l'absence de carène ; de vertébrales plus larges par rapport à la nucale (apomorphe) et par rapport à leur longueur, une cervicale plus large.

**Description succincte du matériel-type :**

**Lectotype MHNM 1982-826** (Don A.F. Marion) (Pl. 64, fig. E et F) : voir la description originale de Bergounioux (1934). Notons que la correspondance pleuro-périphérique est assez bonne (sauf partie postérieure) ; que la série neurale est régulière (sauf variation Ne7 et Ne8) ; que les marginales sont un peu plus courtes que les périphériques ; que le sillon C1-2 s'insère sur la M4 vers son milieu. Les pleurales sont de longueurs homogènes sauf au niveau de la PL5 et PL6 : la PL5 est plus courte que les autres et la PL6 est un peu plus longue. L'encoche anale est large, profonde et sa partie antérieure est convexe. Les pointes anales sont légèrement arrondies, le resserrement des anales est bien marqué. Le pont va de la Per3 à la Per7. Les écailles inguinales sont grandes et débordent largement sur les hypoplastrons et les périphériques.

**Paralectotype UP-AM1** (spécimen non retrouvé) (Pl. 64, fig. G, H, I) : La dossière mesure environ 15,5 cm de long sur presque 12 cm de large. Elle ne porte pas de carène. La série neurale est régulière (une petite variation individuelle avec la Ne2 heptagonale et la Ne3 pentagonale). La dossière présente une anomalie au niveau des Ne8, SP1 et SP2 : la Ne8 est longue, probablement fusionnée avec une partie de la SP1, la SP2 est probablement fusionnée avec une autre partie de la SP1 formant un bloc trapézoïdal. La pygale n'est pas entièrement conservée mais le sillon V5-M12 était probablement situé sur la suture SP2-pygale. Les pleurales sont régulières et homogènes dans leurs longueurs. Les périphériques antérieures au pont sont aussi longues que les postérieures. Les Per1 et 2 sont un peu plus longues que les écailles marginales, pour les autres, elles sont de même longueur. La correspondance des périphériques et des pleurales n'est pas complète à l'arrière avec un léger décalage à partie de la suture PL6-7. Les vertébrales sont un peu plus étroites par rapport aux costales et leurs sillons sont peu sinueux. La V1 est de même largeur que la nucale. Les bords latéraux s'insèrent au niveau du sillon M1-2, sur la Per1. En largeur  $V5 > V1 > V2 \sim V3 \sim V4$ . Les V2 à 4 sont à peine plus longues que larges. La V5 rejoint la M11, juste postérieurement au sillon M10-11, sur la suture Per10-PL8. C1-2 s'insère sur le premier tiers de la M5, sur la suture Per4-PL2 ; C2-3 correspond avec M6-7, sur Per6-PL4 ; C3-4 correspond avec M8-9 à gauche et juste postérieurement à ce sillon à droite, sur Per8-PL6.

**MNHN (coll. Croizet 8411) COR 1** (fragment de plastron et de dossière) et **COR 2** (nucale) (Pl. 67, fig. C, D et E) : Le dégagement à l'acide a permis de dégager le plastron qui est presque complet et des fragments de la dossière (PL1 droite, SP2, Ne1, neurale indéterminée, deux périphériques indéterminées, Per7 gauche, fragment proximal de PL7 droite, PL4 droite, PL3 et PL4 gauches, PL6 gauche, une pleurale paire gauche, deux pleurales indéterminées (paire et impaire), divers petits fragments de pleurales).

Le plastron est bien conforme à ceux décrits ci-dessus : la forme du lobe antérieur et le repli des écailles sur la face interne sont identiques ; les bords latéraux sont légèrement arrondis et les coins épiplostaux sont légèrement marqués ; le sillon gularo-huméral est sur la suture de l'entoplastron, de même pour le sillon huméro-pectoral. Les contreforts axillaires et inguinaux sont puissants. Il est difficile d'observer la présence d'écaille inguinales et axillaires. Par contre, il existe un pore à musc sur la Per7 gauche, au niveau de la suture Per7-contrefort inguinal. La nucale présente une cervicale plus large que longue. Les pleurales sont à petits côtés postérieurs. La PL1 montre le sillon V1-C1 qui dépasse le coin de la nucale : la V1 est un peu plus large que la nucale. La SP2 montre le sillon de la V5 juste au-dessus de sa suture avec la pygale.

**Description de l'espèce** (à partir des spécimens MHNM 1982-826, UP-AM1, MHNM 1982-825, MHNM 6878, MHNM 1982-828, MHNM 2003 Rf 1, MHNM 2003 Rf 2, MHNM 2003 Rf 3, MHNM 2003 Rf 4, UCB-L1 92832, UCB-L1 92450, UCB-L1 92834, UCB-L1 92833, MNHN (coll. Croizet 8411) COR 1 et COR 2).

#### **Dossière**

Forme de la dossière : La dossière peut être de forme allant de quadrangulaire-ovale à ovale, jusqu'à une forme un peu plus arrondie, pouvant atteindre 25 cm environ. Son contour est régulier et non dentelé. Elle ne présente a priori pas d'encoche antérieure. Le disque pleural est modérément cordiforme.

Carènes : La dossière ne porte pas de carène, a priori.

Nucale : La nucale est assez large, à bord antérieur étreint et légèrement allongée vers l'avant. Les M1 sont latéralement longues, atteignant plus ou, moins la suture PL1-Per1. La face interne de la nucale n'est pas observable.

Cervicale : la cervicale est plus large que longue.

Série neurale : La série neurale est régulière : la Ne1 quadrangulaire et les autres hexagonales à petits côtés antérieurs et généralement légèrement allongées. Sur 7 spécimens présentant une série neurale complète, de nombreux individus présentent des variations de cette série (et des suprapygaes) ainsi que des neurales surnuméraires :

- MHNM 1982-826 : la Ne3 est très longue ; la Ne7 est heptagonale ; la Ne8 est pentagonale, allongée ; la SP1 est réduite en longueur.
- UP-AM1 : la Ne2 est heptagonale ; la Ne3 pentagonale ; la Ne8, la SP1 et la SP2 présentent une anomalie.
- MHNM 1982-825 : série neurale normale mais une Ne8 surnuméraire entre la Ne8 et la SP1.
- MHNM 6878 : série neurale normale mais une Ne8 surnuméraire entre la Ne8 et la SP1.
- UCB-L1 92450 : série neurale normale.
- UCB-L1 92834 : série neurale normale mais Ne8 allongée.
- MHNM 2003 Rf 1 : la série neurale est régulière mais la Ne8 est quadrangulaire, très courte et il y a une Ne8 surnuméraire, hexagonale à petits côtés antérieurs.

SP1, SP2, Pygale : A cause de l'irrégularité des neurales et des neurales surnuméraires, la SP1 est de forme variable, généralement écourtée mais elle peut être aussi très longue (UP-AM1). La SP2, peu conservée, est hexagonale, moins large que la V5. Il y a seulement 4 spécimens où l'on peut distinguer soit une partie de la pygale, soit la partie postérieure de la SP2. Sur 3 de ceux-ci, la V5 n'atteint pas la pygale (UCB-L1 92834, MHNM 1982-825, MNHN COR1). Sur le dernier individu, la V5 s'arrête (?) à la suture SP2-pygale (UP-AM1). Dans les trois premiers cas, la SP2 porte le sillon V5-M12 et l'extrémité antérieure du sillon inter-M12.

Pleurales : les pleurales ont un petit côté postérieur sur leur bord médial et leurs longueurs sont homogènes.

Marginales et périphériques : Les périphériques sont aussi longues à l'avant qu'à l'arrière et sont en général de même longueur que les marginales (variation).

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des sutures des périphériques et des pleurales est bonne jusqu'à la partie postérieure de la PL5, après il n'y a plus correspondance (PL6-7, PL7-8 et PL8-SP2).

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont moins larges que les costales. Elles sont variables en largeur et en longueur : elles sont peuvent être un peu plus larges que longues, aussi larges que longues ou plus longues que larges. Les bords latéraux des vertébrales sont plus ou moins courbes vers l'intérieur, formant des angles plus ou moins ouverts entre chaque costale. En largeur  $V5 > V1 > V2 \sim V3 \sim V4$ . Les sillons intervertébraux sont un peu élargis par rapport à la nucale.

Forme et taille de la V1 : La V1 est à bords latéraux rectilignes à légèrement concave, son extrémité antérieure est élargie, égale (1 cas sur 8) ou légèrement plus large (7 cas sur 8) que la nucale. Sur le seul spécimen où la Per1 est conservée (UP-AM1), les bords latéraux de la V1 atteignent le sillon M1-2 sur la Per1. Un autre spécimen (UCB-L1 92834) montre que la V1 rejoint la partie médiale de la M2, juste postérieurement à la suture Per1-PL1. Sur les 5 autres spécimens où une partie des bords latéraux de la nucale sont préservés, la V1 atteint soit le sillon M1-2, soit la partie proximale de la M2 et toujours sur la Per1.

Position de la V5 : La V5, plus large que longue, n'atteint la pygale. Elle rejoint l'extrémité antérieure de la M11 (postérieurement au sillon M10-11). En vue latérale, le point de jonction de la V5 et des M11 se situe au niveau de la suture Per10-PL8 (MHNM 1982-825), ou juste au-dessus de cette suture sur la PL8 (UP-AM1), ou encore juste en dessous sur la Per10 (MHNM 6878).

Correspondance costale-marginale : Le sillon C1-2 est en contact avec le bord proximal de la M5 antérieurement dans les 4 cas visibles. Ce contact C1-2 avec les marginales

se produit à chaque fois sur la suture Per4-PL8. Le sillon C2-3 est en contact avec le sillon M6-7 dans les 3 cas sur 4. Dans le quatrième cas (MHNM 1982-828) ce contact se fait sur la partie antérieure de la M7. Ce contact se fait à chaque fois sur la suture Per6-PL4. Le sillon C3-4 est en contact avec le bord proximal antérieur de la M9 dans les 2 cas visibles. Ce contact se fait soit sur la suture Per8-9-PL6, soit sur la suture Per8-PL6.

Contreforts : Le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts axillaires sont encochés, ils s'insèrent sur un tiers de la PL1 et il y a un léger bourrelet médian (peu épaissi et court) qui rejoint la côte thoracique. Les processus inguinaux sont réduits et encochés, ils s'insèrent sur les PL5/6 sur environ un tiers de leur largeur. Il y a peu de bourrelet médialement à ce processus.

Forme du plastron : Le plastron est très fermement lié à la dossière par les contreforts axillaires et inguinaux. Les échancrures axillaires et inguinales sont moyennes à larges. Il n'y a pas de carène latérale au niveau du pont, entre les deux encoches. Les lobes antérieurs et postérieurs du pont sont élargis. Le pont est plus long que les deux lobes, le lobe antérieur est plus court que le lobe postérieur (dans l'encoche). La présence de pores à musc n'a pas pu être notée.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est trapézoïdal, large et court, avec ou sans un léger resserrement au niveau des sillons gularo-huméral et huméro-pectoral. Le bord antérieur du lobe est assez rectiligne, pouvant être légèrement concave. Les bords latéraux sont assez arrondis vers l'extérieur. Les pointes (ou coins) épiplestrales sont peu marquées, arrondies mais peuvent être légèrement saillantes (MHNM 1982-828). Le bord externe du sillon gularo-huméral est juste en arrière des pointes gulaires. Les épiplestrons sont courts à légèrement allongés médialement et larges postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme rhomboïdale, moyen à grand dans le lobe. Les hyoplastrons sont courts dans la partie médiane. Le bord postérieur de l'entoplastron est situé au niveau des encoches axillaires. Les sutures épi-hyoplastrales sont dirigées légèrement vers l'avant.

Gulaires : Les gulaires sont larges, à sillons plus ou moins rectilignes. Elles vont jusqu'à la suture épi-entoplastrale (UCB-L1 94450, MNHN COR1) ou bien mordent légèrement sur l'entoplastron (UP-AM1 et peut être MHNM 6878).

Humérales : Le sillon huméro-pectoral passe sur la partie postérieure de l'entoplastron ou sur la suture ento-hyoplastrale.

Bourrelets gulaires : Le bourrelet gulaire dorsal est court, peu surélevé. Ce bourrelet est renflé latéralement, médialement au sillon gularo-huméral, formant deux petits bourrelets latéraux émoussés.

Écailles axillaires et inguinales : L'écaille axillaire est réduite, elle touche la M3 et la M4 et elle est située antérieurement sur le commencement du contrefort axillaire. L'écaille inguinale est grande, elle touche la M7 et la M8 et parfois la M6 également. Elle occupe une partie latérale des hypoplastrons et déborde peu sur les Per6 et 7. Les marginales débordent ou non sur les hyoplastrons ou les hypoplastrons (variable).

Pores à musc : Il n'est pas possible de connaître l'état des pores à musc.

Lobe postérieur : Le lobe postérieur est resserré au niveau des anales. Les bords latéraux du lobe postérieur sont plus ou moins arrondis. Les anales occupent environ la moitié des xiphoplastrons.

Encoche anale : L'encoche anale est large et peu profonde et les pointes anales sont un peu saillantes.

Repli dorsal des fémorales et des anales : le repli des écailles est bien développé, un peu élargi au niveau des fémorales, plus fin au niveau des anales et des pointes.

***Provencemys cf. laurenti***

Un plastron provenant de **Pichovet** (Vachères, Alpes-de-Haute-Provence) [MP 23 ? ; Oligocène inférieur (Ducreux et *al.*, 1985 ; Lévêque, 1992) ; Rupélien ; Calcaire de Campagne-Cavalon] a été étudié en collection privée (Pl. 66, fig. E et F).

Les lobes antérieur et postérieur sont de même largeur mais le lobe postérieur est plutôt gracile. Il y a des pores à musc assez gros, au niveau des Per7, dans les écailles inguinales. Le lobe antérieur n'est pas entièrement conservé. Postérieurement, les bords latéraux sont assez arrondis vers l'extérieur. L'entoplastron est de forme rhomboïdale. Les gulaires mordent sur le début de l'entoplastron. Le sillon huméro-pectoral passe sur l'entoplastron dans sa partie postérieure. L'écaille axillaire n'est pas conservée mais il reste la trace d'un sillon sur la Per4 droite, en regard du sillon M4-5. L'écaille inguinale débord sur les Per6 et Per7 et les hypoplastrons ; elle touche la M7 et la M8 et va jusqu'au sillon M6-7. Elle est bien séparée de l'écaille fémorale. Sous cette écaille, sur la Per7, il y a un assez gros pore à musc. Les extrémités latérales du plastron étant conservées, les marginales ne débordent pas sur les hypoplastrons ou les hypoplastrons et n'atteignent pas la suture périphériques-plastron. Le lobe postérieur est resserré au niveau des anales. Les bords latéraux du lobe postérieur sont légèrement arrondis. Les anales occupent plus de la moitié des xiphiplastrons. L'encoche anale est large et profonde et les pointes anales sont un peu saillantes.

**? *Provencemys* sp.**

Le matériel rapporté à «*Palaeochelys* aff. *laurenti*» par Darga et *al.* (1999) (un xiphiplastron et un hypoplastron) de **l'Oligocène supérieur de Bavière** (Mont Hochberg, Allemagne) pourrait être rapporté à *Provencemys* n. g.



### 2.3.2.4. Le nœud P4

**Synapomorphie au nœud P4 :** la nucale est légèrement étreécie, bien allongée vers l'avant, à bord antérieur étreécie ([22(3)], nucale plus étreécie et plus allongée qu'à l'état 2).

Les formes du nœud P4 partagent avec d'autres taxons du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* (voir hypothèse alternative à la figure 2.2 et le chapitre 3) :

- V1 aux coins de la nucale ou la dépassant latéralement [5(1)], homoplasie avec *Juvenmys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cuvierichelys* n. g. et *Bergouniouxchelys* n. g.
- V1 large pour sa longueur [6(1)], homoplasie avec *Juvenmys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cuvierichelys* n. g. et *Bergouniouxchelys* n. g. ;
- V1 à bords latéraux plutôt rectilignes à légèrement arrondis [8(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Juvenmys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cuvierichelys* n. g. et *Bergouniouxchelys* n. g.
- Plastron long par rapport à la dossière [28(1)], homoplasie avec *Borkenia*, *Euroemys* n. g., *Owenemys* n. g. et les formes du nœud P3 sauf *Cucullemys crocheti* n. g. n. sp.

Certains états apomorphes peuvent être déjà acquis à ce nœud de façon synapomorphique mais il existe une ambiguïté concernant ceux-ci car les plastrons de certains taxons de la base du nœud P4 ne sont pas connus. D'autre part, certaines apomorphies peuvent être homoplasiques avec des taxons des nœuds précédents :

- Processus axillaires étreécis touchant un tiers de la PL1 [1(2)], homoplasie avec *Cucullemys* n. g. et *Provencemys* n. g.
- Repli ventral de la cervicale long [13(1)].
- Repli ventral des M1 bien développé avec un bourrelet transversal moyen [14(1)].
- Gulaires sur l'entoplastron [32(2)], homoplasie avec *Palaeoemys*, *Francellia* n. g., *Juvenmys* n. g., *Owenemys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cucullemys* n. g. et *Bergouniouxchelys* n. g.
- Sillons gularo-huméraux resserrés vers l'intérieur [35(1)].
- Resserrement au niveau gularo-huméral léger à fort (variation) [36(1)], homoplasie avec *Elkemys australis*, *Provencemys* n. g. et *Bergouniouxchelys* n. g.
- Bord antérieur du plastron formant deux arrondis saillants entre les gulaires [37(1)].
- Epiplastrons longs à la symphyse [45(2)], homoplasie avec *Cuvierichelys* n. g.
- Repli dorsal des écailles du plastron large [51(1)], homoplasie avec *Cuvierichelys* n. g.

## Historique des découvertes des tortues fossiles du genre *Palaeochelys* et du genre *Ocadia* des terrains tertiaires d'Allemagne

H. von Meyer décrit la première espèce du genre *Palaeochelys* en 1847 (*P. bussenensis*) sur une dossière de tortue provenant du pied de la colline de Bussen (près d'Ulm dans le Bade-Württemberg en Allemagne) dans la formation de la molasse d'eau douce supérieure (cf. Hervet et Lapparent de Broin, 2000).

Meyer (1851 et 1852), puis Reinach (1900) ont étudiés les spécimens provenant du gisement de Haslach bei Ulm (Miocène inférieur, MN2b) rapportés au genre *Palaeochelys*, *Emys* (*Clemmys*) puis *Ocadia*. Reinach (1900) fait une révision du genre *Ocadia* avec de nouveaux spécimens de ce gisement et avec des spécimens dont il pense que ce sont ceux que Meyer a décrit en 1851 et en 1852.

Lors de ma visite à Stuttgart, le Dr Böttcher m'a fait part de son doute concernant les la présence des spécimens décrits par Meyer à Stuttgart et à Munich et le fait que les spécimens figurés par Reinach (1900) n'était pas ceux de Meyer. En effet, les spécimens de Meyer faisaient partie de la Collection Eser qui a été vendue à l'Université de Boston (sous la direction du Pr. Hyatt) vers 1870-1872 (Hofmeister et *al.*, 1875). Plus tard, cette collection a été acquise par le Museum of Comparative Zoology de l'Université de Harvard, à Cambridge, Massachusetts, U.S.A. (Cleevely, 1983). L'étude de ce matériel de la collection Eser au MCZ m'a permis de retrouver exactement les spécimens décrits par Meyer en 1851 et 1852 et de résoudre certains problèmes de nomenclature.

En 1851, Meyer décrit plusieurs tortues de la collection du Conseiller Financier Eser (p. 77). Il parle d'abord d'une grande tortue (*Ptychogaster* sp., F. de Lapparent de Broin, com. pers.) provenant de Wiesbaden puis de cinq nouvelles tortues provenant de Haslach bei Ulm (Miocène inférieur, MN2b).

Sur ces cinq nouveaux fossiles, il ne nomme que deux tortues, p. 77 : « *Zwei kleinere Schildkröten, von denen der Rücken-Panzer fast vollständig vorliegt, sind von den bekannten spezies von Palaeochelys verschieden und werden von mir unter P. Haslachensis und P. costula begriffen.* ». (Deux plus petites tortues (que celles de Bussen et de Wiesbaden) dont les dossières sont presque complètes, sont deux espèces différentes de celle connue du genre *Palaeochelys* et que j'ai appelé *P. haslachensis* et *P. costula*). Meyer (1851) ne décrit et ne figure pas les taxons dont il parle et ne les distingue pas l'un de l'autre et la distinction des ces taxons de ceux de Bussen et de Wiesbaden reste insuffisante. *Palaeochelys haslachensis* et *P. costula* ne peuvent pas être retenus en accord avec les articles 12-1 et 12-2 du I.C.Z.N. Ces deux taxons sont donc des *nomina nuda*. Ces deux spécimens ont été retrouvés au MCZ (MCZ 9411, Pl. 68, fig. D et E ; et MCZ 9416 ; Pl. 68, fig. A). Le spécimen MCZ 9416, collection Eser (l'étiquette accompagnant le spécimen porte les annotations suivantes : Susswasserkalk, Haslaches Einschritf bei Ulm, *Palaeochelys costula*, coll. Eser, cat. 2685, orig. 413) est à rapporter au genre *Chelydropsis* sp. groupe *sanctihenrici* (F. de Lapparent de Broin, com. pers.) (Pl. 68, fig. A).

Meyer (1851, p. 77) donne quelques brefs commentaires concernant les trois autres spécimens du gisement. La troisième tortue est « une autre plus grande tortue dont les trois neurales antérieures et les pleurales correspondantes sont préservées, appartient aussi clairement au genre *Palaeochelys*, mais je ne peux pas indiquer si ces restes appartiennent à l'une ou l'autre de ces deux espèces ou s'il s'agit d'une espèce propre. ». Cette troisième tortue a été retrouvée, il s'agit du spécimen MCZ 9413 (Pl. 68, fig. B et C), collection Eser (l'étiquette accompagnant le spécimen porte les annotations suivantes : Haslach, *Palaeochelys* sp., coll. Eser, cat. 2773, orig. 487, numéro d'enregistrement de l'Université de Boston 2686 ; don au MCZ par J. Cummings). Ce spécimen ne présente, en effet, que trois plaques neurales et pleurales conservées. Ce spécimen ne peut pas être déterminé au niveau générique (Testudinidae d'eau douce indéterminé).

La quatrième tortue est « une encore plus grande tortue de la formation est tellement cassée, presque complètement, qu'elle ne peut être nommée avec sécurité ». Cette tortue est probablement le spécimen MCZ 9412 (Pl. 68, fig. F et G), (l'étiquette accompagnant le spécimen porte les annotations suivantes : Haslach, *Palaeochelys*, n° 2686, cat. 414, Boston Univ.). Il s'agit d'un fragment de dossière mal conservé qui ne porte pas la mention de la collection Eser mais qui provient tout de même des anciennes collections de l'Université de Boston. Ce spécimen ne peut pas être déterminé au niveau générique (Testudinidae d'eau douce indéterminé).

La cinquième tortue est « une autre tortue dont la partie arrière de la dossière et du plastron est préservée, est différente et possède une grande similitude avec l'*Emys gessneri* de la molasse d'Aarau dont les espèces *Microtherium* et *Palaeomeryx* sont retrouvées aussi à Haslach, de sorte qu'il est probable que cette tortue existe aux deux endroits en même temps ».

En 1852, Meyer parle d'une autre tortue de la collection Eser provenant des mêmes niveaux de Haslach ainsi que de la petite tortue dont il avait parlé en 1851 (la cinquième tortue) et qui avait des similitudes avec *Emys gessneri*. Il donne la description suivante (p. 303) :

« De la molasse de Haslach, j'ai reçu par Monsieur le Conseiller Financier Eser une tortue d'une rare préservation. La dossière et le plastron sont encore unis. La relation de les deux est si ferme que la pression à laquelle ils ont été exposés n'a rien fait. La dossière avait une longueur de 0.28 m et une largeur de 0.198 m et n'était pas particulièrement bombée. Les plaques neurales sont formées comme pour le genre *Emys*, cette tortue n'appartient donc pas au genre *Palaeochelys*. Chez les Emydés, la liaison du plastron est ferme et présente une symphyse ferme avec la dossière, cette tortue fossile rappelle d'abord *Clemmys* et *Platemys*, pour *Platemys* il y a 13 écailles sur le plastron et pour *Clemmys*, comme dans le fossile, 12 écailles similaires... La tortue de Haslach doit être reconnue facilement par les limites des sillons des écailles sur les périphériques, même sur des plaques périphériques isolées (...) Cette espèce se reconnaît aussi facilement par la sixième plaque pleurale qui partage la même limite avec trois plaques périphériques : les 7èmes, 8èmes et 9èmes plaques. Je crois donc que le fragment d'une petite tortue de cette formation que j'ai rapproché de *Emys gessneri* de la molasse d'Aarau n'appartient pas à cette espèce, mais appartient aussi à la nouvelle espèce *Emys (Clemmys) protogaea* ».

Ainsi, Meyer désigne clairement deux spécimens pour *Emys (Clemmys) protogaea* : le premier spécimen, du texte de 1852 et le second spécimen correspondant à la cinquième tortue du texte de 1851, il s'agit donc de deux syntypes. Ce matériel est étudié plus loin dans ce travail.

De H. von Meyer, 1851, il y a donc d'Haslach bei Ulm dans la collection Eser du MCZ :

*Chelydropsis* sp. groupe *sanctihenrici*, MCZ 9416 :

*Palaeochelys costula* Meyer, 1851, p. 77 *nomen nudum*

? *Palaeochelys bussenensis* vel *Mauremys* sp., MCZ 9411 :

*Palaeochelys haslachensis* Meyer, 1851, p. 77, *nomen nudum*.

Testudinidae aquatique indéterminé : MCZ 9412 et MCZ 9413

## ***Palaeochelys* Meyer, 1847**

1847 *Palaeochelys* n. g. – Meyer, p. 167-168.

1935 *Chrysemys* – Bergounioux, p. 138-142.

**Espèce type** : *Palaeochelys bussenensis* Meyer, 1847

**Autre espèce attribuée au genre** : *Chrysemys astrei* Bergounioux, 1935 = *Palaeochelys astrei* (Bergounioux, 1935) n. comb.

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues** :

Bussen bei Ulm (Allemagne, Calcaire d'eau douce de la Molasse supérieure d'eau douce) : fin du Miocène inférieur à début du Miocène supérieur (MN4 à MN9 environ) ; Armissan (Aude, France) : Miocène (MN 2) (voir carte 4.13 au chapitre 4).

**Diagnose émondée du genre** :

Testudinidae faisant partie du complexe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » au nœud P4 et connu seulement par la dossière de forme quadrangulaire-ovale à l'avant, de grande taille (30 à 40 cm environ), à disque pleural modérément cordiforme à l'arrière, avec ou sans carène postérieure médiane.

Autapomorphie : V5 est à cheval sur la SP2 et la pygale : le sillon interM12 est court, il n'atteint pas la pygale, par contre les M12 sont longues au moins médialement (et plus ou moins latéralement), chevauchant bien la SP2. Apomorphies : V1 très large pour sa longueur ; pygale très courte par rapport à la dossière, bien plus large que longue ; présence d'une légère encoche postérieure de la pygale.

Parmi les formes du nœud P4, *Palaeochelys* se distingue de *Promalacoclemmys*, de *Palaeomauremys* n. g. et de *Mauremys* par la structure postérieure de sa V5, par le non-élargissement des vertébrales (plésiomorphe).

**Discussion** :

Autapomorphie du genre : la V5 est à cheval sur la SP2 et la pygale : le sillon interM12 est court, il n'atteint pas la pygale, par contre les M12 sont longues au moins médialement (et plus ou moins latéralement), chevauchant bien la SP2 [21(1)].

*Palaeochelys* partage avec les autres taxons du complexe «*Palaeochelys s.l.-Mauremys*» des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- V1 très large pour sa longueur [6(2)], homoplasie avec *Mauremys gaudryi* et *Promalacoclemmys*.
- Pygale très courte par rapport à la dossière, bien plus large que longue [26(2)], homoplasie avec le nœud P5.

Les caractères concernant le plastron ne sont pas connus, ainsi que ceux concernant les processus plastraux.

### ***Palaeochelys bussenensis* Meyer, 1847**

1847 *Palaeochelys bussenensis* n. g. n. sp. – Meyer, p. 167-168 ; Pl. I, Fig. 11.

**Localité type :** Bussen bei Ulm (Württemberg, Allemagne)

**Horizon :** Calcaire d'eau douce de la Molasse supérieure d'eau douce, datée de la fin du Miocène inférieur jusqu'au début du Miocène supérieur (entre MN4 et MN9 environ). Le spécimen provient du pied de la colline de Bussen (Meyer, 1847) constituée du calcaire d'eau douce de la Molasse d'eau douce lequel repose sans discordance sur la Molasse d'eau saumâtre (Brackwassermolasse), fin de la Molasse marine supérieure (Bräuhäuser & Weidenbach, 1938). Sa position basale dans la colline permet d'envisager un âge ancien dans la Molasse d'eau douce.

**Matériel-type :** Holotype BMNH R1012, une dossière (Pl. 69, fig. A, voir aussi Hervet et Lapparent de Broin, 2000, en annexe 7).

#### **Diagnose émondée de l'espèce :**

Espèce du genre *Palaeochelys*, se distingue de *Palaeochelys astrei* par sa V1 moins large, aux coins de la nucale et n'atteignant pas le sillon M1-2 ; sa V5 moins large n'atteignant pas le sillon M10-11 ; la présence d'une légère carène postérieure, la présence d'une irrégularité neurale.

**Description :** voir Hervet et Lapparent de Broin (2000) en annexe 7.

### ***Palaeochelys bussenensis* vel *Mauremys* sp**

1851 *Palaeochelys haslachensis* – Meyer, p.77. *Nomen nudum*.

**Localité et horizon :** Haslach bei Ulm, Nord de Ulm, Allemagne. Süsswasserkalk, Molasse d'eau douce, Miocène inférieur, MN 2 (De Bruijn et al., 1992 ), MN2a (Engesser, 1990), MN 2 b (Mein, 1990).

**Matériel :** MCZ 9411 ((Pl. 68, fig. D et E), collection Eser (l'étiquette accompagnant le spécimen porte les annotations suivantes : Haslach, Süsswasserkalk, *Palaeochelys haslachensis*, coll. Eser, spécimen donné à l'Université de Boston vers 1872, cat. 2683, orig. 411 ; don au MCZ par J. Cummings).

Il s'agit de la dossière incomplète en vue interne d'un petit individu, avec l'empreinte de quelques parties manquantes et des fragments de plastron. La dossière mesure 12,5 cm de long pour 8,5 cm de large. La V1 est aussi large que la nucale, la V5 est sur la SP2, juste avant la suture SP2-Pygale, avec une petite concavité de la V5 au niveau du sillon inter-M12, l'entoplastron est traversé par le sillon huméro-pectoral légèrement à l'arrière; la neurale 3 est octogonale, les neurales 7 et 8 sont hexagonales à petits cotés antérieurs. Ce spécimen est un possible synonyme de *Palaeochelys bussenensis* ou de *Mauremys* sp.

### ***Palaeochelys astrei* (Bergounioux, 1935)**

1867 *Emys* (indéterminée) – Gervais, p. 196; Pl. XL, fig. 1.

1935 *Chrysemys astrei* n. sp. – Bergounioux, p. 138-142 ; text-fig. 31 ; Pl. XIII, Fig. 1.

1977 *Palaeochelys astrei* – Broin, 1977, p. 237, Fig. 80.

**Localité type :** Armissan (Aude).

**Horizon :** MN 2 ; Miocène, Aquitaniens moyen-supérieur.

**Matériel-type :** Holotype MHNT (Pl. 69, fig. B et C), une dossière figurée par Gervais (1867, Pl. XL, fig. 1) puis par Bergounioux (1935 ; Fig. 31, Pl. XIII, Fig. 1) et par Broin (1977 ; Fig. 80).

Remarque : Les fragments rapportés à *Chrysemys astrei* par Bergounioux en 1938 et en 1958 proviennent de la localité de Tarrega en Espagne et sont rapportés à *Cuvierichelys iberica*.

#### **Diagnose éméndée de l'espèce :**

Espèce du genre *Palaeochelys*, se distingue de *Palaeochelys bussenensis* par sa V1 plus large, dépassant les coins de la nucale et atteignant le sillon M1-2 ; sa V5 plus large qui atteint le sillon M10-11 ; l'absence de carène, l'absence d'irrégularité neurale.

**Description :** voir la description originale de Bergounioux (1935, p. 138-142).

## ***Promalacoclemmys* Reinach, 1900**

- 1900 *Promalacoclemmys* (*pro parte*) –Reinach, p. 92.  
1851 *Emys* – Meyer, p. 77.  
1852 *Emys* (*Clemmys*) – Meyer, p. 303.  
1856 *Emys* - Pictet & Humbert ; p. 25-31.  
1861 *Emys* - Pictet & Humbert ; p. 39-42.  
1882 *Emys* – Portis ; p. 20-34.  
1900 *Ocadia*– Reinach, p. 95-100.

**Espèce type :** *Emys* (*Clemmys*) *protogaea* Meyer, 1852 = *Promalacoclemmys protogaea* (Meyer, 1852) n. comb.

**Autre espèce attribuée au genre :** *Promalacoclemmys laharpi* (Pictet & Humbert, 1856).

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues :** Oligocène supérieur de Rochette (près de Lausanne, Suisse ; Molasse d'eau douce inférieure, USM ; MP 28-30) ; Miocène inférieur de Haslach bei Ulm (Allemagne ; Süsswasserkalk ; MN 2) et de Hessler bei Wiesbaden (Allemagne ; Unteren Hydrobienschichten ; MN 2) (voir cartes 4.11 et 4.13 au chapitre 4).

### **Diagnose émondée du genre :**

Testudinidae du groupe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » situé à au nœud P4. Dossier de forme quadrangulaire-ovale à l'avant, de grande taille (25 à 30 cm environ), à disque pleural modérément cordiforme à l'arrière, avec ou sans carène postérieure médiane.

Autapomorphie : les vertébrales sont élargies par rapport aux costales et cet élargissement se fait d'avant en arrière (V1 et V2>V3>V4) ; fémorales plutôt courtes par rapport aux abdominales (Long Abd/Long Fém entre 1,25 et 2).

Apomorphies : V1 très large pour sa longueur, dépassant fortement les coins de la nucale, avec un large contact sur la M2 ; sillons intervertébraux larges par rapport à la nucale ; contact C3-M6 ; hyoplastrons légèrement allongés mais courts, bord postérieur de l'entoplastron légèrement en avant des encoches axillaires ; sillon huméro-pectoral plus ou moins en arrière ou sur la suture ento-hyoplastrale ; repli ventral de la cervicale assez long ; repli ventral des M1 bien développé avec un bourrelet transversal moyen ; gulaire sur l'entoplastron ; sillons gularo-huméraux resserrés vers l'intérieur ; resserrement au niveau gularo-huméral léger à fort ; bord antérieur du plastron formant deux arrondis saillants entre les gulaire ; repli dorsal des écailles du plastron moyen à large.

Parmi les formes du nœud P4, *Promalacoclemmys* se distingue de *Palaeochelys*, de *Palaeomauremys* n. g. et de *Mauremys* par sa V5 sur la pygale, par son fort élargissement des vertébrales d'avant en arrière.

### **Discussion :**

Autapomorphie :

- Elargissement d'avant en arrière des vertébrales par rapport aux costales [10(2)].
- Fémorales écourtées par rapport aux abdominales [38(1)], homoplasie avec *Elkemys australis*, mais autapomorphie au sein du groupe des « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ».

*Promalacoclemmys* partage avec les autres taxons du complexe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- Vertébrale 1 très large, dépassant fortement les coins de la nucale [5(2)], homoplasie avec *Mauremys gaudryi*.
- V1 très large pour sa longueur [6(2)], homoplasie avec *Mauremys gaudryi* et *Palaeochelys*.
- Large contact V1-M2 [7(1)], homoplasie avec le nœud M4.
- Elargissement des sillons intervertébraux par rapport à la nucale [9(1)], homoplasie avec *Cuvierichelys* n. g. et le nœud P5.
- Contact C3-M6 [19(1)], caractère fortement homoplasique.
- Hyoplastrons courts, bord postérieur de l'entoplastron légèrement en avant des encoches axillaires [46(1)]. Ici il ne s'agit pas d'une réversion mais d'un possible allongement des hyoplastrons et/ou un étrécissement du lobe antérieur.
- Sillon huméro-pectoral plus ou moins sur la suture ento-hyoplastrale [49(2)]. Ici il ne s'agit pas d'une réelle réversion. Ce caractère est probablement lié au caractère précédent : il est possible que les hyoplastrons se soient allongés et que le sillon huméro-pectoral n'ait pas bougé.

D'autres apomorphies sont présentes chez *P. protogaea* et/ou *P. laharpi* mais il existe une ambiguïté concernant leur distribution au sein des formes du nœud P4 car ces états sont peu connus. Ces apomorphies peuvent donc être soit acquises de façon synapomorphique au nœud P4 ou soit de façon homoplasique au sein des formes de ce nœud. Ces apomorphies sont :

- Processus axillaires étrécis touchant un tiers de la PL1 [1(2)], homoplasie avec *Cucullemys* n. g. et *Provencemys* n. g.. Ce caractère est mal documenté car seulement et partiellement visible chez *P. protogaea*.
- Repli ventral de la cervicale long [13(1)], possible homoplasie avec *Mauremys*.
- Repli ventral des M1 bien développé avec un bourrelet transversal moyen [14(1)], possible homoplasie avec *Mauremys*.
- Gulaires sur l'entoplastron [32(2)], homoplasie avec *Palaeoemys*, *Francellia* n. g., *Juvenemys* n. g., *Owenemys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cucullemys* n. g. et *Bergouniouxchelys* n. g. ; possible homoplasie avec le nœud P5.
- sillons gularo-huméraux resserrés vers l'intérieur [35(1)], possible homoplasie avec *Mauremys*.
- Resserrement au niveau gularo-huméral léger à fort (variation) [36(1)], homoplasie avec *Elkemys australis*, *Provencemys* n. g. et *Bergouniouxchelys* n. g., possible homoplasie avec *Mauremys*.
- Bord antérieur du plastron formant deux arrondis saillants entre les gulaires [37(1)].
- repli dorsal des écailles du plastron large [51(1)], homoplasie avec *Cuvierichelys* n. g., possible homoplasie avec *Mauremys*.

La division des structures anatomiques en plusieurs caractères pour les besoins de l'analyse cladistique ne rendent pas toujours bien compte de la morphologie d'ensemble. Ici pour les gulaires, la combinaison des gulaires sur l'entoplastron [32(2)], des sillons gularo-huméraux resserrés vers l'intérieur [35(1)], du resserrement au niveau gularo-huméral léger à fort (variation) [36(1)], du bord antérieur du plastron formant deux arrondis saillants entre les gulaires [37(1)] et d'un étrécissement de la largeur relative des gulaires dorsalement et ventralement (non codé dans l'analyse) donne une forme de saillie gulaire très progressive intermédiaire entre les taxons antérieurs et les taxons du genre *Mauremys*.

Etant donné que le plastron de *Palaeochelys* n'est pas connu, c'est à partir de *Promalacoclemmys* que sont présentes les gulaires saillantes, étrécies et mordants sur



l'entoplastron proches de celles de *Mauremys*. Ces gulaires deviennent encore plus saillantes, plus convexes et plus étroites chez *Mauremys*.

***Promalacoclemmys protogaea* (Meyer, 1852) n. comb.**

1852 *Emys* (*Clemmys*) *protogaea* – Meyer, p. 303.

1851 *Emys gessneri* – Meyer, p. 77.

1900 *Promalacoclemmys boulengeri* (*pro parte*) – Reinach, p. 92, Pl. XXX, fig. 1 (*non* fig. 2, 3 & 4).

1900 *Ocadia hessleriana* (*pro parte*) – Reinach, p. 95-97, Pl. XXXI, fig. 1, 3 & 4 (*non* fig. 2).

1900 *Ocadia protogaea* – Reinach, p. 97, Pl. XXXII, XXXIII, XXXIV et XXXV.

1900 *Ocadia protogaea* var. *haslachiana* – Reinach, p. 100, Pl. XXXVI.

**Localité-type** : Haslach bei Ulm, Nord de Ulm, Allemagne.

**Horizon** : Süsswasserkalk, Molasse d'eau douce, Miocène inférieur, MN 2 (De Bruijn *et al.*, 1992), MN2a (Engesser, 1990), MN 2 b (Mein, 1990).

**Matériel-type** : Deux syntypes : MCZ 9415 et MCZ 9414.

**Autre matériel** : Quatre spécimens d'Haslach (et deux spécimens détruits figurés par Reinach, 1900) et quatre spécimens de Hessler.

**Diagnose émondée de l'espèce :**

Espèce du genre *Promalacoclemmys*. Se distingue de *Promalacoclemmys laharpi* par les apomorphies suivantes ; M1 et M2 un peu plus longues, les M2 atteignant toujours les PL1 ; bourrelets gulaires légèrement plus longs comparés à la largeur des gulaires ; épiplastrons un peu plus allongés à la symphyse ; gulaires plus étroites pour leurs longueurs et plus longues par rapport à la longueur du lobe antérieur et par les plésiomorphies suivantes : par un élargissement moindre des vertébrales ; absence de contact V5-M10.

**Description**

**Matériel-type :**

□ **MCZ 9415** (Pl. 69, fig. J, K et L), collection Eser (l'étiquette accompagnant le spécimen porte les annotations suivantes : Haslach, *Emys protogaea*, coll. Eser, cat. 2772, orig. 486 ; don au MCZ par J. Cummings). Il s'agit d'un fragment de dossière et de plastron accolés. C'est le premier spécimen dont Meyer parle dans son texte de 1852. Ce spécimen mesure 13 cm de long sur 10,5 cm dans sa plus grande largeur. Il est composé des fragments des pleurales 2 à 5 gauches d'un côté et de l'autre des fragments de l'hyoplastron et de l'hypoplastron gauches, des Per4 à 7 gauches. Les pleurales ne portent pas de carène latérale. D'après la largeur des pleurales et les sillons des écailles V2 et V3, C1, C2 et C3, les vertébrales 2 et 3 sont probablement aussi larges que les costales correspondantes. L'angle formé par les V2 et V3 au niveau des jonctions avec les costales entre elles est très ouvert.

□ **MCZ 9414** (Pl. 69, fig. D, E, F, G, H et I), collection Eser (l'étiquette accompagnant le spécimen porte les annotations suivantes : Süsswasserkalk, Haslaches Einschrift bei Ulm, *Emys Clemmys protogaea*, coll. Eser, cat. 2688, orig. 416 ; don au MCZ par J. Cummings). L'étiquette porte aussi deux autres mentions « *Bestimmt von Meyer* » (détermination von Meyer) et aussi la même phrase écrite par Meyer en 1851, p. 77 à propos du spécimen qu'il

rapproche d'*Emys gessneri* « *hinterer theil das Bucken und Bauch Panzers* » (partie arrière de la dossière et du plastron). Il s'agit du spécimen d'abord rapproché d'*Emys gessneri* par Meyer en 1851 puis secondairement d'*Emys (Clemmys) protogaea* en 1852. Le spécimen se compose de deux fragments : le premier est un fragment de plastron accolé à un fragment de dossière, le second est la contre-empreinte du fragment de dossière avec quelques restes osseux. Le fragment de plastron est constitué par les fragments des hypoplastrons et des xiphiplastrons sur lesquelles on observe respectivement le sillon abdomino-fémoral et le sillon fémoro-anal. Par la complémentarité du fragment de dossière et la contre-empreinte, on observe les neurales 6 à 8, la SP1, la SP2 (fragment), la pygale (fragment), les pleurales 5 à 8 gauches et les périphériques 7 à 11 gauches (fragmentaires). La dossière de porte aucune carène postérieurement. Les neurales 6 à 8 sont hexagonales à petits cotés antérieurs. Les sillons des marginales ne sont pas conservés sauf pour la Per11 gauche qui montre que les M12 sont situées sur la pygale : la V5 atteint donc la pygale.

#### Autre matériel de la localité-type :

- **BSP spécimen détruit** (Pl. 71, fig. A et B) : c'est la dossière et le plastron dont il manque la partie antérieure décrits et figurés par Reinach sous le nom *Ocadia protogaea* de Haslach (1900, p. 97, Pl. XXXII et XXXIII). Reinach pensait qu'il s'agissait de la tortue décrite par Meyer en 1852 sous le nom *Emys (Clemmys) protogaea* et conservée au Musée de Munich (« le spécimen de Meyer est probablement le morceau qui se trouve à Munich » p. 97). Les collections du Musée de Munich ayant été bombardées durant la seconde guerre mondiale, il m'a été impossible de retrouver ce spécimen de Reinach ainsi que le suivant.
- **BSP spécimen détruit** (Pl. 71, fig. C et D) : un fragment antérieur de dossière et de plastron avec les 3 premières écailles vertébrales décrit et figuré par Reinach sous le nom *Ocadia protogaea* de Haslach (1900, p. 97, Pl. XXXIV et XXXV).
- **SMNS 8504** (Pl. 70, fig. A, B, C et D) : dossière et plastron décrits et figurés par Reinach sous le nom *Ocadia protogaea* var. *haslachiana* de Haslach (1900, p. 100, dossière Pl. XXXVI). Reinach (1900) pensait que c'était le spécimen décrit par Meyer en 1851 sous le nom de *Palaeochelys haslachensis*. Le spécimen SMNS 8504 mesure 28 cm sur 21 cm environ alors que Meyer 1851 parle d'une petite tortue.
- **SMNS 8635** (Pl. 72, fig. E, F et G) : un fragment de dossière et un fragment de plastron mal préservé annoté « *Emys (Clemmys) renevieri* – *Ocadia protogaea* var *haslachiana* » de Haslach
- **SMNS 87481** (Pl. 72, fig. A, B, C et D) : de Haslach, un fragment antérieur de dossière et de plastron accolé.
- **SMNS 87480** (Pl. 71, fig. L et M) : un fragment de dossière et un fragment de plastron mal préservé annoté « *Emys renevieri* – *Ocadia protogaea* » de Haslach

**Autre matériel figuré** : le matériel de Hessler bei Wiesbaden (Allemagne) provenant des Unteren Hydrobienschichten, datés de la fin de l'Aquitaniens, Miocène, MN 2a (Rothausen et al., 1988 ; voir aussi Rothausen & Sonne, 1988 ; Schleich, 1988), MN 2b (Mein, 1990).

- Matériel de « *Promalacoclemmys bouleengeri* » (*pro parte*) (Reinach, 1900, p. 92, Pl. XXX, fig. 1 (*non* fig. 2, 3 & 4)) : SMF-R110 (*pro parte*), deux épipastrons isolés (Pl. 71, fig. H et I) montrant un bourrelet gulaire bien développé, des gulaire étrencies mordant sur l'entoplastron et légèrement convexes vers l'intérieur ; un entoplastron isolé, chevauché par les gulaire ; deux fragments d'hypoplastrons isolés.
- Matériel de « *Ocadia hessleriana* » (*pro parte*) (Reinach, 1900, p. 95-97, Pl. XXXI, fig. 1, 3 & 4 (*non* fig. 2)), un fragment de dossière et un fragment d'hypoplastron isolé.

**Autre matériel de Hessler :**

- SMF-4802a (Pl. 71, fig. E, F et G). : un fragment antérieur de plastron montrant les gulaire convexes médialement, chevauchant l'entoplastron, le sillon huméro-pectoral traversant la suture médiane ento-hyoplastrale
- SMF-4791 (Pl. 71, fig. J et K). : un épiplestron gauche montrant un bourrelet gulaire bien développé, des gulaire étrécies mordant sur l'entoplastron et légèrement convexes vers l'intérieur.

**Matériel exclu du taxon :**

- Reinach (1900) en décrivant *Promalacoclemmys boulengeri* a figuré plusieurs fragments sous ce nom (Pl. XXX, Fig 1 à 4). Cependant les figures 2, 3 et 4 (nucale et périphérique 1 gauche, fragment proximal de pleurale, fragment indéterminé de périphérique ou de pleurale) correspondent à une forme indéterminée à cervicale peu développée, très courte et large et à repli des marginales sur la nucale très peu marqué.
- Les pleurales 1 (SMF-R111, *pro parte*) figurées comme *Ocadia hessleriana* par Reinach (1900, p. 95-97, Pl. XXXI, Fig. 2) présentent une vertébrale 1 aussi large que la nucale. La face interne de ces pleurales présente une insertion des processus axillaires très distale avec un bourrelet médian faible. Cette structure est proche de celle que l'on retrouve dans le genre *Ptychogaster*, mais la V1 est trop large pour ce genre.

**Remarques :**

Un spécimen noté *Ocadia protogaea* en collection au SMNS 9861 et provenant de Eselberg près d'Ulm est en fait un *Ptychogaster*.

Notons la présence d'un représentant du genre *Mauremys* dans la partie inférieure des Oberen Hydrobien-Schichten à Bulchelberg (près de Karlsruhe, Allemagne ; Aquitaniens). Il s'agit de « *Ocadia malthaneri* » décrit par Kuss en 1958 (text-fig. 3, 4, 5 ; Pl. VII, Fig. 7) (voir § 2.5).

Le matériel oligo-miocène du Bassin de Mayence discuté par Schleich (1988) n'a pas été revu.

***Promalacoclemmys laharpi* (Pictet & Humbert, 1856) n. comb.**

- 1856 *Emys laharpi* - Pictet & Humbert ; p. 25-29 ; Pl. IV & V
- 1856 *Emys charpentieri* - Pictet & Humbert ; p. 29-31 ; Pl. VI & VII (fig. 1).
- 1861 *Emys charpentieri* - Pictet & Humbert ; p. 41.
- 1861 *Emys laharpi* - Pictet & Humbert ; p. 39-42.
- 1882 *non Emys laharpi* - Portis ; 1882 ; P. 10-19 ; Pl. I, II, III.
- 1882 *Emys charpentieri* - Portis ; p. 20.
- 1882 *Emys renevieri* - Portis ; p. 24-29 ; Pl. VII, VIII.
- 1882 *Emys sulcata* - Portis ; p.29-34 ; Pl. IX, X, XI, XII.

**Localité-type :** Rochette près de Lausanne (Suisse).

**Horizon :** Molasse subalpine (molasse à charbon) = Molasse d'eau douce inférieure (USM) ; Oligocène supérieur ; préalablement rapporté aux zones MP 28-30 (Engesser, 1990), le gisement de Rochette est maintenant rapporté à la zone MP 29 (Engesser & Mödden, 1997 ; Berger, 1998).

Bien que Pictet & Humbert (1856, p.24) écrivent «Tous les fragments importants (...) proviennent des mines de Rochette et de la Conversion», tous les spécimens étiquetés sont indiqués comme venant de la localité de Rochette près de Lausanne (Suisse).

**Matériel-type** : Holotype MGL 8908 (Pl. 73, fig. C et D) figuré *in* Pictet & Humbert (1856, Pl. IV & V, ) : un fragment de dossière et de plastron.

**Autre matériel figuré :**

- MGL 8900 : figuré *in* Pictet & Humbert (*Emys charpentieri*, 1856, Pl. VI), un fragment de plastron (manque une partie de l'entoplastron et les épipastrons).
- MGL 8909 : figuré *in* Pictet & Humbert (*Emys charpentieri*, 1856, Pl. VII, fig. 1) un fragment de lobe antérieur de plastron.
- MGL 8888 : figuré *in* Portis (*Emys sulcata*, 1882, Pl. XI, fig. 1) : une dossière incomplète d'un jeune individu (estimation de longueur : 15 cm) : Nu, Ne4 à 8, SP1, SP2, Py, PL1 droite, PL3 à 8 droites, PL4 à 8 gauches, Per1 à 3 et Per11 droites, Per9 à 11 gauches.
- MGL 8892 (Pl. 74, fig. E et F) : figuré *in* Portis (*Emys renevieri*, 1882 ; p. 24-29 ; Pl. VII, VIII) : une dossière (la partie arrière est reconstituée) et un plastron. Estimation de la longueur de l'individu : 25 cm.
- MGL 8893 (Pl. 74, fig. G et H) : figuré *in* Portis (*Emys sulcata*, 1882, Pl. IX & X) : une dossière (Nu, PL1 à 8, fragment de SP1, PL1 à 8 (incomplètes), Per1 à 6 gauches (incomplètes), Per2, Per4 à 9 droites (incomplètes) et un plastron accolé, incomplet (manque les xiphipastrons). Longueur approximative de l'individu : 25 cm.
- MGL 8903 : figuré *in* Portis (*Emys sulcata*, 1882, Pl. XI, fig. 2) : un fragment antérieur de plastron d'un juvénile.
- MGL 8904 (Pl. 73, fig. A et B) : figuré *in* Portis (*Emys sulcata*, 1882, Pl. XII) : une dossière et un plastron d'un jeune adulte. Estimation de la longueur de l'individu : 16 cm.
- MGL 8910 : Deux épipastrons figurés par Pictet & Humbert, 1856, Pl. VII, fig. 2 à 4 sous le nom «Emydes des Lignites de Rochette», rapprochés de l'*Emys renevieri* par Portis (1882, p. 27).

**Autre matériel** : Voir tableau 2.2 (p. 157 et 158) dont :

- MGL 8912 (étiquette « *Emys sulcata*. Original de description de Portis ») : Dossière et plastron sub-complets (manque la partie postérieure de la dossière) (Pl. 73, fig. G et H).
- MGL 79003 (étiquette «*Emys n. sp. 1*. Original de description») : Dossière et moulage de celle-ci (Nu, Ne1 à 8, SP1, Py, PL1 à 8 (incomplètes), Per1 et 2 gauches, Per8 à 11 droites), plastron (Epi gauche, Ento, Hyo, Hypo, Xiphi, incomplets) (Pl. 75, fig. A et B).
- MGL 79007 (étiquette «*Emys renevieri* 1862 ») : dossière (Nu, Ne1 à 6, PL1 à 6, Per1 à 8 droites, Per1 et 2 gauches) et plastron incomplet (Pl. 75, fig. E et F).
- MGL 79008 (étiquette «*Emys n. sp. 2 renevieri*. 1860 ») : dossière (Nu, Ne1 à 6, PL1 à 8 droites, PL1 à 3 gauches, Per1 à 3 gauches, Per1 à 9 droites) et plastron incomplet (Pl. 75, fig. C et D).
- MGL 79012 : dossière (Nu, Ne1 à 8, PL1 à 8 gauches, PL1 à 4 droites, Per1 et 2.) et plastron incomplet (Pl. 75, fig. G et H).
- MGL 79021 (étiquette «*Emys n. sp. 2 renevieri* ») : lobe antérieur de plastron (Pl. 74, fig. A et B).
- MGL 79034 : dossière (Ne7 et 8, SP1, SP2, Py, PL6 à 8 droites et gauches, Per8 à 11 droites et gauches) et fragment de plastron (Hypo et Xiphi) (Pl. 74, fig. C et D).
- MGL 79036 : xiphipastrons (Pl. 73, fig. E).
- MGL 79046 : épipastrons et entoplastron (Pl. 73, fig. I et J).

- MGL 79047 : épiplestron gauche (Pl. 73, fig. F).

**Diagnose éméndé de l'espèce :**

Espèce du genre *Promalacoclemmys*. Se distingue de *Promalacoclemmys protogaea* par les apomorphies suivantes : un élargissement plus important des vertébrales particulièrement aux sillons intercostaux ; une coïncidence V4-5 avec M10-11 dans une partie des cas ; et par les plésiomorphies suivantes : M1 et M2 relativement plus courtes, les M2 n'atteignant généralement pas les PL1 ; bourrelets gulaires légèrement plus courts comparés à la largeur des gulaires ; gulaires plus larges pour leurs longueurs et plus courtes par rapport à la longueur du lobe antérieur ; épiplestrons un peu moins allongés à la symphyse.

**Remarque :** le matériel de Rochette se présente dans des lignites dont la conservation est très mauvaise. Sur la plupart des spécimens, les sillons ont été peints en rouge à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle et parfois les sutures sont soulignées de peinture blanche, cela ne permettant pas d'observer si le tracé des sutures et des sillons est correct. C'est notamment le cas pour le spécimen MCGL 8908.

**Description de l'holotype MGL 8908 :**

Dossière constituée de la nucale, des trois premières périphériques gauches et de la première droite, des quatre premières pleurales droites et gauche (et un fragment de la cinquième droite), les neurales ne sont pas discernables (contrairement au dessin de Pictet & Humbert, 1856, Pl. IV) sauf la 4<sup>ème</sup> qui est hexagonale à petits côtés antérieurs. La dossière a subit une compression latérale, cassant les neurales et les extrémités proximales des pleurales donnant l'impression que les neurales sont très larges. De plus, la région des neurales a été altérée par endroits lors de l'extraction ou le dégagement du spécimen.

La cervicale est large (aussi large que longue), la V1 est très large, dépassant largement les coins de la nucale, allant jusque milieu de la M2 en chevauchant la suture Per1-Per2. Les sillons des quatre premières marginales sont situés bien en dessous de la suture périphérique-pleurale en vue latérale. Les vertébrales 2 et 3 sont très larges, plus larges que les costales 1 à 3.

Plastron constitué des épiplestrons, de l'entoplastron, des hyoplastrons (le droit est incomplet) et d'une partie des hypoplastrons. Les périphériques du pont (périphériques 4 à 6? gauches) sont très mal conservées. Le bord antérieur du lobe antérieur est assez rectiligne, les bords latéraux du lobe antérieur sont à peine arrondis. L'entoplastron est chevauché par le sillon gularo-huméral très antérieurement ; le sillon huméro-pectoral arrive juste à la suture entoplastron-hyoplastrons. Les humérales sont de même longueur que les pectorales. Elles sont plus grandes que les gulaires. Présence d'une petite écaille axillaire gauche.

**Tableau 2.2** : Liste des spécimens rapportés à *Promalacoclemmys laharpi* en collection au MGL.

N° collection	Numéro de tiroir	Notation portée sur l'étiquette	matériel
MGL 8905		<i>Emys sulcata</i>	Dossière : Ne4 à 8, Sp1, SP2, Py, PL3 à 8 droites, Per6 à 11 droites. Plastron : Hypo et Xiphi. 20 à 25 cm.
MGL 8911		<i>Emys renevieri</i>	Dossière : Ne2 à 6, PL1 à 6 droites, PL2 à 6 gauches. Plastron entier mais incomplet. 20 cm environ.
MGL 8913		<i>Emys sulcata (jeune)</i>	Dossière sub-complète. Juvénile, 11,5 cm.
MGL 79002	20139	<i>Emys renevieri</i>	Fragment de dossière et de plastron
MGL 79004	20124	<i>Emys laharpi</i>	Dossière : Ne3 à 7, PL1 à 6 gauches, PL3 à 5 droites, Per1, 2, 6 gauches. Plastron : fragments Epi, Ento, Hyo, Hypo.
MGL 79005	20124	<i>Emys laharpi</i>	Dossière : SP1, SP2, Py, PL6 à 8 droites, Per9 à 11 droites. Plastron : Hypo et Xiphi. 20 à 25 cm.
MGL 79006	20138	<i>Emys sulcata</i>	Dossière : Nu, PL1 à 8, PL1 à 7 (incomplètes), Per1 à 3 gauches. Plastron : Epi gauche, Ento, Hyo, Hypo, incomplets. Environ 25 cm.
MGL 79009	20144	<i>Emys laharpi 1869</i>	Dossière : Nu, Ne1, PL1 à 3 et Per1 à 4 gauches, Per1 droite. Plastron : Epi, Ento et Hyo gauche.
MGL 79010	20144	<i>Emys laharpi</i>	Dossière : Nu, Ne1 et 2, PL1, Per1 gauche, Per1 à 3 droites. Plastron : Epi, Ento, Hyo (fragments).
MGL 79011	20139	<i>Emys n. sp. 2 renevieri. Parait être un Ptychogaster (Palaeochelys)...</i>	Dossière : Nu, Ne1 à 8, PL1 à 3 droites, PL1 et 2 gauches, Per1 à 5 droites, Per1 gauche. Plastron complètement écrasé. Environ 25 cm.
MGL 79013	20138	<i>Emys sulcata</i>	Dossière : Nu, Ne1 à 4, PL1 à 5 (fragments). Plastron (fragments) : Epi, Ento, Hyo, Hypo gauche.
MGL 79014	20137	<i>Emys sulcata</i>	Dossière : Nu, Ne1 et 2, PL1, Per1 gauche. Plastron : Epi, Ento, Hyo (fragments).
MGL 79015	20143	<i>Emys sulcata 1862</i>	Dossière : Nu, Ne1 à 3, PL1 à 4. Plastron : Fragments Hyo et Hypo, Per5 et 6. 25 cm ou plus.
MGL 79016	20141	<i>Emys renevieri (laharpi rayé). Bon double</i>	Dossière : Ne1 à 3, PL1 à 6 droites, Per1 à 7 droites. Plus de 25 cm.
MGL 79017	20143	<i>Emys laharpi 1858</i>	Dossière : Nu, Ne3 à 8, PL1 à 8 gauches, Per1 à 6 gauches. 25 cm ou plus.
MGL 79018	20143	<i>Emys laharpi</i>	Dossière : Nu, Ne1 à 3, PL1 à 3 gauches, PL1 à 5 droites, Per1, Per4 et 5 droites. Plastron : Epi gauche, Ento, Hyo, Hypo gauche. 25 cm ou plus.
MGL 79019	20138	<i>Emys sulcata 1862.</i>	Contre empreinte d'un fragment de dossière
MGL 79020	20124	<i>Emys laharpi</i>	Fragment de contre-empreinte de dossière : Per2 à 10 gauches, PL1 à 8 gauches (incomplets). 25 cm ou plus.
MGL 79022	20143	<i>Emys sulcata</i>	Contre-empreinte d'un fragment de dossière : Nu, Ne1 à 3, Ne5, Ne8, PL1, PL2, PL4 à 8 droites, fragments de pleurales gauches, Per1 et 2 droites. Environ 20 cm.
MGL 79023	20144	<i>Emys sulcata</i>	Dossière sub-complète, sans les Per, la SP2 et la Py. Juvénile à jeune adulte, 10 à 12 cm.
MGL 79024	20140	<i>Emys sulcata</i>	Dossière : Nu, Ne1, PL1 à 4 droites, Per1 à 3 droites. Juvénile à jeune adulte, environ 15 cm.
MGL 79025	20146	<i>Emys laharpi</i>	Dossière : Ne2 à 7, PL1 à 7. Plastron : Hyo, Hypo et Xiphi (incomplets).
MGL 79026	20136	<i>Emys sulcata 1870</i>	Dossière : Nu, Ne7 et 8, PL1 à 7 droites, PL1 à 4 gauches, Per1 gauche, Per1 à 9 droites. Plastron incomplet (manque Xiphi). 20 cm environ.
MGL 79027	20143	<i>Emys sulcata 1870</i>	Dossière : Ne1 à 8, PL1 à 8, Per8 à 10 droites. Plastron : fragments.
MGL 79028	20127	<i>Emys renevieri</i>	Dossière : Per1 à 9 gauches, PL1 à 5 gauches (incomplets). Présence d'une écaille costale surnuméraire (entre C2 et C3). Plastron : Hyo gauche. 20 cm.

N° collection	Numéro de tiroir	Notation portée sur l'étiquette	matériel
MGL 79029	20145	<i>Emys sulcata</i>	Fragment droit de dossière (PL1 à 5, Per4 à 6) et de plastron (Hyo). 20 cm environ.
MGL 79030	20136	<i>Emys sulcata n. sp. 1. 1862</i>	Dossière : Nu, Ne1, PL1, Per1 et 2. Plastron : Epi, Ento, Hyo (incomplets). 20 cm environ.
MGL 79031	20142	<i>Emys laharpi</i>	Dossière : Ne1 à 3, PL1 à 6 gauches. 20 à 25 cm.
MGL 79032	20124	<i>Emys sulcata</i>	Nucale isolée
MGL 79033	20143	<i>Emys sulcata</i>	Dossière : Ne1 à 3, PL1 à 3 droites. 20 à 25 cm environ.
MGL 79035	20141	<i>Emys renevieri</i>	7 fragments de dossière et du plastron dont Nu, Epi, Ento, Per8 à 11 gauches.
MGL 79037	20129	<i>Emys charpentieri 1867</i>	Plastron incomplet. 20 à 25 cm.
MGL 79038	20129	<i>Emys charpentieri 1872</i>	Plastron incomplet (manque Xiphi). 25 cm.
MGL 79039	20124	<i>Emys laharpi</i>	Fragment de dossière : Nu, PL1 et Per1.
MGL 79041	20127	<i>Emys renevieri 1862</i>	Trois fragments de dossières et de plastrons accolés
MGL 79045	20129	<i>Emys charpentieri 1864</i>	Fragment de plastron : Epi, Ento, Hyo, Hypo et Xiphi droits, Per 4 à 6 droites. 25 cm ou plus.
MGL 79048	20146	<i>Emys laharpi</i>	Un fragment d'hyoplastron gauche.
MGL 79049	20146	<i>Emys laharpi</i>	Deux hyoplastrons droit et gauche.

**Caractères de l'espèce** (à partir de tous les spécimens rapportés à l'espèce) :

Forme de la dossière : quadrangulaire-ovale chez l'adulte, pouvant atteindre une grande taille (longueur maximale entre 25 et 30 cm), son contour est régulier et non dentelé. Le disque pleural, postérieurement étreint, est modérément cordiforme. Chez les juvéniles, la dossière est beaucoup plus ovale, le disque pleural étant légèrement cordiforme à l'arrière. Les annulis de croissance sont soit absents, soient très marqués (rarement légèrement marqués) ; les sutures des plaques sont peu visibles.

Encoche antérieure de la dossière : pas d'encoche antérieure de la dossière, possibilité d'une très légère encoche de la nucale.

Carène : les dossières des adultes et des juvéniles ne portent pas de carène (sauf peut-être une très légère carène médiale postérieure sur le spécimen 79011).

Nucale : étroite à légèrement élargie, elle est bien allongée antérieurement. Les M1 sont longues, atteignant au moins la moitié des bords latéraux de la nucale. Le repli ventral des M1 est assez long.

Cervicale : elle ne présente pas de bord postérieur sinueux vers l'avant. Elle est généralement plus large que longue. Elle recouvre la nucale sur 21 à 37 % de sa longueur.

Série neurale : les neurales sont généralement assez allongées, la Ne1 et/ou la Ne2 étant plus longues que les autres (parfois aussi la Ne3). La série est régulière, Ne2 à Ne8 hexagonales à petits côtés antérieurs.

SP1 : généralement courte et étroite, plus large que longue à aussi longue que large, peu élargie à l'arrière.

SP2 : hexagonale, moins large que la V5 et ne porte pas de sillon, elle est plus longue que la SP1.

Pygale : elle est longue, un peu plus large que longue. Elle porte les sillons V5-M12 et le sillon inter-M12.

Pleurales : les longueurs des neurales étant irrégulières, les pleurales sont plus ou moins longues sur leur bord médial. En revanche, leurs bords distaux sont de même longueur.

Marginales et Périphériques : les périphériques sont longues, les postérieures étant plus longues que les antérieures. A cause de la compression horizontale des spécimens, les périphériques du pont apparaissent larges ; elles étaient assez hautes chez l'animal vivant. Les périphériques antérieures et postérieures au pont sont un peu plus longues que les écailles marginales correspondantes sauf parfois au niveau de la M2 (voir plus loin). Les

périphériques du pont sont soit un peu plus grandes, soit égales aux marginales correspondantes. En règle générale, les marginales sont légèrement plus courtes que les périphériques sauf aux points de jonctions avec les costales (V1-C1, C1-C2, C2-C3, C3-C4, C4-V5) où les marginales peuvent mordre sur les pleurales. Chez les individus juvéniles, il y a correspondance entre les marginales et les périphériques.

Correspondance pleuro-périphérique : La correspondance des sutures des périphériques et des pleurales est variable mais assez bonne, il n'y a pas de gros décalage entre les plaques.

Vertébrales et costales : Les vertébrales sont variables en largeur mais larges par rapport à la dossière. Elles sont toutes plus larges que longues. Elles sont très larges par rapport aux sillons inter-costaux :  $\text{Larg V3} / \text{Larg C2-3}$  supérieur à 120 %. Les sillons intervertébraux sont larges par rapport à la nucale (toujours supérieurs à 70 % de la nucale environ). Il existe une grande variation dans la largeur des vertébrales. Les bords latéraux des vertébrales sont plus ou moins courbes vers l'intérieur, formant des « pointes vertébrales latérales » typique plus ou moins marquées, plus ou moins longues (variation individuelle). Les vertébrales sont décroissantes en largeur d'avant en arrière (sauf la V5), la V2 pouvant être égale à la V1, la V4 étant la vertébrale la plus étroite.

Forme et taille de la V1 : La V1 est très large, à bords latéraux rectilignes, elle est plus large que les autres vertébrales (peut être sub-égale à la V2). Son extrémité antérieure est élargie, plus large que la nucale. Les bords latéraux de la V1 atteignent le bord postérieur de la M2, plus ou moins au milieu de la largeur de la M2. Le point d'insertion de la V1 sur la M2 peut être un peu plus proximal ou distal et il peut être situé sur les périphériques ou sur la suture Per-PL1.

Position de la V5 : La V5, plus large que longue, atteint la pygale. Elle rejoint soit l'extrémité antérieure de la M11, soit le sillon M10-11.

Correspondance costale-marginale : C1-2 en contact avec le bord proximal de la M5, parfois avec le sillon M4-5. C 2-3 en contact avec soit le bord proximal de la M7, soit le sillon M6-7. C3-4 en contact avec le bord proximal postérieur de la M8 ou avec le sillon M8-9. A chaque insertion des sillons intercostaux, les marginales remontent plus ou moins par rapport aux périphériques et viennent mordre sur les pleurales.

Contreforts : le pont s'étend de la Per3 à la Per7. Les contreforts axillaires s'insèrent dans la PL1 et les inguinaux dans la PL5 et/ou PL6 ; aucun spécimen ne permet d'observer l'extension des processus sur les pleurales.

Proportions et forme du plastron : les deux lobes sont de même largeur. A l'avant et à l'arrière le plastron est long par rapport à la dossière, atteignant le repli ventral des marginales. Les échancrures inguinales et axillaires sont de largeur moyenne.

Lobe antérieur : Le lobe antérieur est trapézoïdal, élargi vers l'arrière, à bords latéraux arrondis. Il y a un léger resserrement au niveau des sillons gularo-huméral plus ou moins fort. Le bord antérieur est rectiligne, légèrement échancré à la symphyse à arrondi avec deux convexités entre les gulaires plus ou moins marquées. Les épiplastrons sont courts à légèrement allongés médialement et élargis postérieurement.

Entoplastron et hyoplastrons : L'entoplastron est de forme rhomboïdale, moyennement grand dans le lobe, il n'est pas traversé très antérieurement par les sillons gularo-huméraux. Les hyoplastrons sont longs dans la partie médiane, le bord postérieur de l'entoplastron est situé légèrement en avant des encoches axillaires. Les sutures épi-hyoplastrales sont légèrement dirigées vers l'avant.

Gulaires : Les gulaires sont larges et forment un angle large, proche de 90°. Elles chevauchent légèrement l'entoplastron.

Humérales : Le sillon huméro-pectoral est légèrement postérieur à l'entoplastron : sur la suture ou bien postérieur (de l'ordre de 0,5 cm). Il est légèrement sinueux et ne s'avance pas



vers l'avant latéralement, les extrémités latérales de ce sillon sont légèrement en avant de l'encoche axillaire.

Bourrelets gulaires : les bourrelets gulaires dorsaux sont bien développés, épais, de longueur moyenne. Le repli est légèrement allongé entre la symphyse et les bourrelets latéraux. A la symphyse, il est court. Le repli dorsal des écailles humérales est bien développé de largeur moyenne.

Écailles axillaires et inguinales : les écailles axillaires et inguinales sont présentes mais difficiles à observer du fait de la mauvaise conservation du matériel.

Pores à musc : la préservation du matériel n'a pas permis d'observer les pores à musc.

Lobe postérieur Le lobe postérieur est à bords arrondis, large à la suture hypoxiphylastrale et resserré au sillon fémoro-anal.

Encoche anale : l'encoche anale est large et peu profonde.

Repli dorsal des fémorales et des anales : le repli dorsal des fémorales et des anales est bien développé.

### Remarques :

- 1) Les spécimens décrits et figurés par Portis (1882 ; p. 10-19 ; Pl. I, II (MGL 8891) et Pl. III, fig. 1) comme *Emys laharpi*, ont été correctement rapportés au genre *Ptychogaster* par Bräm (1952).
- 2) Le spécimen MGL 8887 annoté *Emys laharpi* est aussi à rapporter au genre *Ptychogaster* ainsi que spécimen MGL 79042 (Tiroir 20144).
- 3) Le spécimen MGL 8890, figuré par Portis (1882, Pl. III, fig. 2) et rapporté à *Emys laharpi* est indéterminable : il s'agit de fragments de crâne et de membres très mal préservés.
- 4) Parmi le matériel étudié par Pictet & Humbert (1856) et par Portis (1882), certains spécimens sont à rapporter au genre *Ptychogaster* : *Emys gaudini* (Pictet & Humbert, 1856, Pl. VIII, IX, X) (= *Kinixys (Ptychogaster) gaudini* in Portis, 1882) ; *Cistudo razoumowsky* (Pictet & Humbert, 1856, Pl. XI, XII, XIII) ; *Cistudo morloti* (Pictet & Humbert, 1856, Pl. XIV) ; *Emys nicoleti* (Pictet & Humbert, 1856, Pl. XV, fig. 3-9 ; Pl. XVI) ; *Cistudo heeri* (Portis, 1882, p. 47-50 ; Pl. XVIII, XIX, XX).
- 5) Le matériel d'*Emys lignitarum* décrit et figuré par Portis (1882, p. 2123, Pl. V : MGL 8897, Pl. VI, fig. 1 : MGL 8896) est insuffisant et trop mal préservé pour pouvoir le rapprocher des Testudinidae aquatiques du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » ou du groupe des « *Ptychogasteridae* ».

### 2.3.2.5. Le nœud P5

Les formes du nœud P5 partagent avec les autres taxons du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* (voir hypothèse alternative figure 2.2 et chapitre 3) :

- Vertébrales élargies par rapport à la nucale [9(1)], homoplasie avec *Cuvierichelys* n. g. et *Promalacoclemmys*.
- V5 sur SP2 [21(2)], homoplasie avec *Juvenemys* n. g., *Borkenia germanica*, *Cuvierichelys* n. g., *Provencemys laurenti* et *Owenemys* n. g.
- Pygale très courte par rapport à la dossière, bien plus large que longue [26(2)], homoplasie avec *Palaeochelys*.

Au sein des formes du nœud P5, l'élargissement des vertébrales par rapport aux costales [10(1)] a pu être acquis indépendamment chez *Palaeomauremys* n. g. et *Mauremys* car il ne s'agit pas tout à fait du même type d'élargissement (élargissement des vertébrales au sein d'une forme à vertébrales courtes chez *Palaeomauremys* n. g., élargissement des vertébrales au sein d'une forme à vertébrales plus longues chez *Mauremys* et rapport  $LargV2-3/Long V3$  différents). Ici, je préfère considérer ce caractère comme une homoplasie chez *Palaeomauremys* n. g. et chez *Mauremys* plutôt que comme une synapomorphie au nœud P5

Certains états apomorphes sont ambigus par l'absence de données au niveau des taxons des nœuds P4 et P5. Ils peuvent être acquis au nœud P4 ou au nœud P5 :

- Processus axillaires étrencis touchant un tiers de la PL1 [1(2)], pouvant être acquis homoplastiquement chez *Cucullemys* n. g., *Provencemys* n. g., *Promalacoclemmys* et au nœud P5 ou état acquis dès le nœud P4 (et homoplasie avec *Cucullemys* n. g. et *Provencemys* n. g.).
- Repli ventral de la cervicale long [13(1)], pouvant être acquis homoplastiquement chez *Promalacoclemmys* et au nœud P5 ou état acquis dès le nœud P4.
- Repli ventral des M1 bien développé avec un bourrelet transversal moyen [14(1)], pouvant être acquis homoplastiquement chez *Promalacoclemmys* et au nœud P5 ou état acquis dès le nœud P4.
- Gulaires sur l'entoplastron [32(2)], pouvant être acquis homoplastiquement chez *Palaeoemys*, *Francellia* n. g., *Juvenemys* n. g., *Owenemys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cucullemys* n. g. et *Bergouniouxchelys* n. g., *Promalacoclemmys* et le nœud P5 ou bien acquis homoplastiquement chez les formes ascendantes au nœud P4 (*Palaeoemys*, *Francellia* n. g., *Juvenemys* n. g., *Owenemys* n. g., *Provencemys* n. g., *Cucullemys* n. g. et *Bergouniouxchelys* n. g.) et acquis synapomorphiquement au nœud P4.
- sillons gularo-huméraux resserrés vers l'intérieur [35(1)], pouvant être acquis homoplastiquement chez *Promalacoclemmys* et au nœud P5 ou bien déjà acquis au nœud P4.
- Resserrement au niveau gularo-huméral léger à fort (variation) [36(1)], homoplasie avec *Elkemys australis*, pouvant être acquis homoplastiquement chez *Provencemys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g., *Promalacoclemmys* et au nœud P5 ou bien acquis homoplastiquement chez *Provencemys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g. et acquis synapomorphiquement au nœud P4.
- Bord antérieur du plastron formant deux arrondis saillants entre les gulaires [37(1)], pouvant être acquis homoplastiquement chez *Promalacoclemmys* et au nœud P5 ou bien acquis synapomorphiquement au nœud P4.

- Epiplastrons longs à la symphyse [45(2)], pouvant être acquis homoplastiquement chez *Cuvierichelys* n. g., *Promalacoclemmys protogaea* et au nœud P5 ou bien acquis dès le nœud P4.
- repli dorsal des écailles du plastron large [51(1)], pouvant être acquis homoplastiquement chez *Cuvierichelys* n. g. et au nœud P5 ou bien acquis dès le nœud P4.

Certains états apomorphes peuvent être déjà acquis au nœud P5 mais il existe une ambiguïté concernant ces états car le plastron de *Palaeomauremys* n. g. n'est pas connu. Ces apomorphies sont :

- encoches axillaires et inguinales réduites (non connues chez *Palaeomauremys* n. g.) [3(1)].
- repli long du bourrelet gulaire pour la largeur des gulaire (Long Gu-Hum/Larg Gu supérieur à 0,3) [30(2)].
- Gulaire étroites et longues (Long/Larg Gu supérieur à 45 %) [33(1)], état non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Humérales courtes par rapport aux pectorales (Long Hum/Long Pec < 70 %) [39(1)], état non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Gulaire plus longues que les humérales (Long Gu/Long Hum supérieur ou égal à 100%) [40(1)], état non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Humérales courtes par rapport à l'entoplastron (Long Hum/Long ento inférieur à 70%) [41(1)], état non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Gulaire longues sur le lobe antérieur (Long Gu/Long LA supérieur à 40 %) [42(3)], homoplasie avec *Promalacoclemmys laharpi* et état non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Entoplastron piriforme [43(2)], état non connu chez *Palaeomauremys* n. g. et entoplastron « intermédiaire » entre l'état 1 et l'état 2 chez *Mauremys massiliensis*.
- Encoche anale réduite et profonde [52(1)], état non connu chez *Palaeomauremys* n. g.

## *Palaeomauremys* n. g.

1882 *Emys* – Portis, p. 19-20.

2000 *Palaeochelys* – Hervet et Lapparent de Broin, p. 563.

**Espèce type :** *Palaeochelys mlynarskii* Hervet et Lapparent de Broin, 2000 = *Palaeomauremys mlynarskii* (Hervet et Lapparent de Broin, 2000).

**Possible autre espèce attribuée au genre :** *Emys tuberculata* Portis, 1882 = *Palaeomauremys* « *tuberculata* » (Portis, 1882)

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues :** Rott (Environ de Bonn, Allemagne): fin de l'Oligocène supérieur, MP30 ; Rochette (près de Lausanne, Suisse): Oligocène supérieur ; MP 29 (voir carte 4.11 au chapitre 4).

**Diagnose du genre :** voir celle de l'espèce-type.

## *Palaeomauremys mlynarskii* (Hervet et Lapparent de Broin, 2000)

**Désignation originale :**

2000 *Palaeochelys mlynarskii* n. sp. – Hervet et Lapparent de Broin, p. 563-569 ; fig. 1, 2 & 3.

**Localité-type :** Rott (environs de Bonn, Allemagne).

**Horizon :** Fin de l'Oligocène supérieur, MP30 (Böhme & Lang, 1991 ; Mörs, 1995), Lignites de Rott.

**Matériel-type :** Holotype GPIPo de Broin N2-1, Coll. Institut für Paläontologie der Universität, Bonn. Empreinte de la dossière et fragments de dossière figurés par Hervet et Lapparent de Broin (2000, Fig. 1, 2, 3) (Pl. 76, fig. A, B, C et D).

**Description :** voir Hervet et Lapparent de Broin, 2000.

**Diagnose émondée du genre et de l'espèce confondus :**

Testudinidae du groupe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » situé à la base du nœud P5, connu uniquement par la dossière qui est de forme quadrangulaire-ovale à l'avant, de taille petite (12-13 cm environ), à disque pleural modérément cordiforme à l'arrière, sans encoche antérieure de la dossière, avec trois carènes discontinues et à annuli de croissance fortement marqués. Apomorphie : Vertébrales larges par rapport aux costales et par rapport à la nucale.

*Palaeomauremys* n. g. se distingue de *Mauremys* par la présence d'une écaille cervicale fortement encochée postérieurement.

*Palaeomauremys* se distingue du représentant le plus primitif et le plus ancien du genre *Mauremys*, *M. massiliensis* par une dossière plus quadrangulaire à l'avant, un disque pleural plus cordiforme à l'arrière et par les caractères apomorphes suivants par rapport à celui-ci : vertébrales plus courtes et plus larges pour leurs longueurs ; sillons vertébraux latéraux plus rectilignes ; V5 plus courte à l'arrière et à sillons V5-M12 plus avancé sur la SP2 ; pygale plus courte et plus large pour sa longueur ; et par les caractères plésiomorphes suivants : neurales moins irrégulières ; meilleure correspondance pleuro-périphérique à l'arrière.

**Discussion :** les vertébrales élargies par rapport aux costales [10(1)] ont pu être acquies indépendamment chez *Palaeomauremys* n. g. et *Mauremys* (voir discussion nœud P5, homoplasie).

Les différences notées entre *Palaeomauremys mlynarski*, *Palaeomauremys* « *tuberculata* » et *Mauremys massiliensis* sont présentées dans le tableau 2.3, p. 165. Voir la discussion ci-dessous (*Palaeomauremys* « *tuberculata* » (Portis, 1882)).

## *Palaeomauremys* « *tuberculata* » (Portis, 1882)

1882 *Emys tuberculata* n. sp. – Portis, p. 19-20 ; Pl. IV.

**Localité-type :** Rochette près de Lausanne (Suisse).

**Horizon :** Molasse subalpine (molasse à charbon) = Molasse d'eau douce inférieure (USM) ; Oligocène supérieur ; MP 28-30 (Engesser, 1990), MP 29 (Engesser & Mödden, 1997).

**Matériel-type :** Holotype MGL 8901 figuré in Portis (1882, Pl. IV) : un fragment antérieur de dossière et quelques fragments de plastron (Pl. 76, fig. E, F, G et H). Ce matériel est en très mauvais état.

**Description :** voir Portis (1882, p. 19-20).

**Description complémentaire :** le repli ventral de la cervicale est de longueur moyenne sur la face interne de la nucale, il est très large (Pl. 76, fig. G). Le repli ventral des M1 est assez long et il à présence de deux légers bourrelets transversaux sur la face interne de la nucale. La face interne de la PL1 montre l'insertion du pilier axillaire sur environ un tiers de la largeur de la pleurale (Pl. 76, fig. H) ; il y a un léger bourrelet osseux sur la PL1, médialement à cette insertion.

### **Discussion :**

Le matériel de *Palaeomauremys tuberculata* est très fragmentaire et très ambigu. En effet, premièrement, sur le matériel disponible peu de différences ont été notées par rapport à *Palaeomauremys mlynarskii* : la **V1 serait plus large** chez *Palaeomauremys* « *tuberculata* ». Cependant, il n'est pas possible de connaître les variations intraspécifique et générique pour ce caractère. Il est possible que *Palaeomauremys* « *tuberculata* » soit synonyme de *Palaeomauremys mlynarskii*, dans ce cas l'espèce *mlynarskii* serait synonyme junior de *tuberculata*. Cependant en l'absence de matériel plus complet des deux taxons, il n'est pas possible de prendre position.

Deuxièmement, *Palaeomauremys* n. g. est très proche de *Mauremys massiliensis* (pour les parties connues : la dossière) notamment par ces trois carènes discontinues. Parmi le matériel étudié du groupe « *Palaeochelys* s. l. -*Mauremys* » provenant de Rochette (plus de cinquante spécimens), *Palaeomauremys* « *tuberculata* » n'est pas bien représenté (un seul spécimen, l'holotype). Un autre spécimen a été trouvé en collection, il s'agit d'un fragment postérieur de dossière (MGL 79001 ; Pl. 76, fig. I et J) présentant trois carènes discontinues. Ce fragment pourrait être plus proche de *Mauremys massiliensis* par la forme de sa V4 peu élargie, par sa V5 plus reculée sur la SP2 et par sa mauvaise correspondance pleuro-périphérique à l'arrière. Cependant l'arrière de *Palaeomauremys* « *tuberculata* » n'étant pas connu, la détermination de ce spécimen reste ambiguë : *Palaeomauremys* « *tuberculata* » vel *Mauremys massiliensis*.

Le cadre de l'espèce *Palaeomauremys* « *tuberculata* » étant mal connu, ainsi que celui du genre *Palaeomauremys* n. g. pour le plastron, il est actuellement difficile de statuer sur la validité de l'espèce *Palaeomauremys* « *tuberculata* ». Cependant il est clair que par sa dossière *Palaeomauremys* n. g. est très proche des *Mauremys* les plus primitifs.

Les différences notées entre *Palaeomauremys mlynarski*, *Palaeomauremys « tuberculata »* et *Mauremys massiliensis* sont présentées dans le tableau 2.3.

<b>Rapport</b>	<b><i>P. mlynarskii</i></b>	<b><i>P. tuberculata</i></b>	<b><i>M. massiliensis</i></b>
Cer : Larg/Long	0,67	1,08	environ 1,09
Long Cer/Long Nu	0,34	0,36	0,31
V1 : Larg/Long	1,57	environ 1,7	1,25
Pygale : Larg/Long	2,25		1,41
Larg V3/Larg C2-3	1,11		1
V2 : Larg/Long	1,41	environ 1,93	1,12
V3 : Larg/Long	1,61		1,27
V4 : Larg/Long	1,7		1,4
V5 : Larg/Long	1,52		1,29
Larg V2-3/Larg V3	1,21		1,05
Larg V2-3/Larg Nu	0,83		0,95
Forme de la dossière à l'avant	plus quadrangulaire	?	plus ovale
Forme du disque pleural à l'arrière	cordiforme +	?	cordiforme -
Taille de la V1 par rapport à la nucale	sillons de la V1 juste latéraux aux coins de la nucale	V1 plus large que la nucale	sillons de la V1 juste à l'intérieur des coins de la nucale
Forme des bords latéraux de la V1	rectilignes	rectilignes	légèrement resserrés vers l'intérieur, à peine en lyre
Contact V1 avec M1-2	non mais presque contact	?	oui ou presque contact
Largeur des neurales par rapport à la dossière la dossière	moyenne	moyenne	large
Forme des neurales	Irrégularité ++ (4 neurales irrégulières)	?	Irrégularité + (2 neurales irrégulières)
Correspondance pleuro-périphérique à l'arrière	assez bonne, même pour SP2-PL8 avec Per10-11	?	mauvaise, pas de correspondance SP2-PL8 avec Per10-11
Forme des angles latéraux des vertébrales	plus fermés, pointes légèrement saillantes	plus fermés, pointes légèrement saillantes	plus ouverts, pointes non saillantes
Forme des vertébrales	très larges pour leurs longueurs	très larges pour leurs longueurs	un peu plus larges que leurs longueurs
Sillon postérieur de la V5	plus avancé sur la SP2	?	moins avancé sur la SP2
Processus axillaires	un tiers des PL1 ?	un tiers des PL1	un peu moins d'un tiers des PL1 ?
Bourrelet médian au processus sur la PL1	?	présent	absent ?

**Tableau 2.3** : différences notées sur la carapace entre *Palaeomauremys mlynarski*, *Palaeomauremys « tuberculata »* et *Mauremys massiliensis*.

### 2.3.2.6. Le nœud *Mauremys*

## Genre *Mauremys* Gray, 1869

**Synonymie** (liste non exhaustive, ici seulement les genres fossiles sont mentionnés ; pour la synonymie des genres actuels, voir notamment Loveridge et Williams, 1957) :

- 1868 *Emys* (*Clemmys*) – Peters, p.73.
- 1869 *Emys* – Peters, p. 121-122.
- 1885 *Emys* – Depéret, p. 217-222.
- 1885 *Clemmys* – Purschke, p.185-192.
- 1889 *Emys*– Sacco, p. 9-11.
- 1890 *Clemmys* - Depéret & Donnezan, p. 161-164.
- 1900 *Clemmys* – Reinach, p. 103.
- 1902 *Clemmys* – Roger, p. 44-50.
- 1902 *Emys* - Roger, p. 52.
- 1911 *Clemmys* – Ammon, p. 27-33.
- 1915 *Clemmys* – De Stefano, p. 76-79, p. 83.
- 1915 *Emys* – De Stefano, p. 80
- 1915 *Palaeochelys* – De Stefano, p. 81-83.
- 1926 *Clemmys* – Glaessner, p. 51-70.
- 1934 *Clemmys* – Bergounioux, p. 369, p. 364.
- 1935 *Paralichelys* - Bergounioux p. 165-170 [*non* Bergounioux, 1954].
- 1935 *Clemmys* – Bergounioux, p. 163-164, p. 170-175.
- 1936a *Broilia* – Bergounioux, p.13-20.
- 1936a *Clemmys* - Bergounioux, p. 34-35.
- 1936b *Broilia* – Bergounioux, p.61.
- 1981 *Ocadia* – Schleich, p. 97-137.

**Espèce type** : *Emys fuliginosus* Garay, 1860 synonyme junior de *Emys leprosa* Schweigger, 1812 = *Mauremys leprosa* (Schweigger, 1812). Voir les travaux de Busack & Ernst (1980) et de Bour & Maran (1998).

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues** : Oligocène supérieur (MP 26) de Marseille (France) à actuel en Europe occidentale et au Proche-Orient (voir Iverson, 1992 ; voir les cartes 4.11, 4.13 et 4.16 du chapitre 4 de ce travail). L'attribution des espèces d'Asie au genre est actuellement remise en cause (voir § 1.3.5).

**Diagnose morphologique du genre (pour la carapace, d'après les résultats de cette étude) :**

Testudinidae du groupe «*Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* » situé au nœud *Mauremys* à dossière ovale à l'avant, peu quadrangulaire, de taille moyenne (12 à 20 cm environ).

Apomorphies : V1 aussi large à plus large que la nucale, atteignant le sillon M1-2 ; vertébrales larges par rapport aux costales et par rapport à la nucale, élargies régulièrement ; V5 généralement aussi large ou plus étroite que les autres vertébrales ; plastron à lobes bien arrondis ; encoches axillaires et inguinales réduites ; entoplastron plus ou moins piriforme bien chevauché par les gulaires et les pectorales (humérales courtes) ; bord antérieur du plastron formant deux arrondis saillants entre les gulaires ; gulaires étroites et longues, mordant sur l'entoplastron, resserrées vers le milieu ; resserrement plus ou moins marqué des épipastrons au sillon gularo-huméral ; épipastrons longs à la symphyse, à sutures épiphyoplastrales bien dirigées vers l'avant et généralement sinueuses ; hyoplastrons courts ; encoche anale étreécie et profonde ; processus axillaires et inguinaux encochés, réduits ; les axillaires touchent moins d'un tiers de la PL1.

*Mauremys* se distingue de *Palaeomauremys* n. g. par la présence d'une écaille cervicale non encochée postérieurement.

*Mauremys massiliensis* se distingue de *Palaeomauremys mlynarskii* (dossière seule connue) par dossière plus ovale à l'avant, par les caractères apomorphes suivants : neurales plus irrégulières ; mauvaise correspondance pleuro-périphérique à l'arrière ; et par les caractères plésiomorphes suivants par rapport à celui-ci : vertébrales plus longues et moins larges pour leurs longueurs ; sillons vertébraux latéraux moins rectilignes ; V5 moins courte à l'arrière et à sillons V5-M12 moins avancés sur la SP2 ; pygale plus longue et moins large pour sa longueur.

**Discussion :**

*Mauremys* partage avec les autres taxons du complexe «*Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » des caractères apomorphes mais équivoques (homoplasies ou éventuelles synapomorphies) par rapport à *Palaeoemys* :

- Vertébrales élargies par rapport aux costales [10(1)]. L'élargissement des vertébrales a pu être acquis indépendamment chez *Palaeomauremys* n. g. et *Mauremys* (voir discussion nœud P5). Ici, je préfère considérer ce caractère comme homoplasique chez *Palaeomauremys* et chez *Mauremys* que synapomorphie de ces deux genres.

Apomorphies ambiguës (car états non connus aux nœuds précédents et/ou chez *M. massiliensis*) :

- Processus étreécis axillaires, encochés, touchant un peu moins d'un tiers de la PL1, plus réduit que l'état 2, [1(3)], non connu chez *M. massiliensis*, acquis au nœud *Mauremys* ou au nœud M2.
- Encoches axillaires et inguinales réduites [3(1)], présent chez *M. massiliensis* mais non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Larg V5/Larg V4 est inférieur à 1 : la V5 est moins large que la V4 [11(1)], présent au nœud M3 mais non connu chez *M. massiliensis*.
- Repli ventral de la cervicale long [13(1)], présent chez *Promalacoclemmys laharpi*, présent au nœud M3 mais non connu chez *M. massiliensis* et chez *Palaeomauremys* n. g.
- Repli ventral des M1 bien développé avec un bourrelet transversal moyen [14(1)], présent chez *Promalacoclemmys laharpi*, présent au nœud M3 mais non connu chez *M. massiliensis* et chez *Palaeomauremys* n. g.



- contact de la C3 avec la M6 [19(1)], caractère très homoplasique, non connu chez *Mauremys massiliensis*.
- repli long du bourrelet gulaire pour la largeur des gulaires (Long Gu-Hum/Larg Gu supérieur à 0,3) [30(2)], présent chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Gulaires sur l'entoplastron [32(2)], présent chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Gulaires étroites et longues (Long/Larg Gu supérieur à 45 %) [33(1)]. présent chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- sillons gularo-huméraux resserrés vers l'intérieur [35(1)], présent *Promalacoclemmys* et chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeochelys* et chez *Palaeomauremys* n. g.
- Resserrement au niveau gularo-huméral léger à fort (variation) [36(1)], présent *Promalacoclemmys* et chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeochelys* et chez *Palaeomauremys* n. g.
- Bord antérieur du plastron formant deux arrondis saillants entre les gulaires [37(1)], présent chez *Promalacoclemmys* et chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeochelys* et chez *Palaeomauremys* n. g.
- Humérales courtes par rapport aux pectorales (Long Hum/Long Pec < 70 %) [39(1)], présent chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeochelys* et chez *Palaeomauremys* n. g.
- Gulaires plus longues que les humérales (Long Gu/Long Hum supérieur ou égal à 100%) [40(1)], présent chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeochelys* et chez *Palaeomauremys* n. g.
- Humérales courtes par rapport à l'entoplastron (Long Hum/Long ento inférieur à 70%) [41(1)], présent chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeochelys* et chez *Palaeomauremys* n. g.
- Gulaires longues sur le lobe antérieur (Long Gu/Long LA supérieur à 40 %) [42(3)], présent chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Entoplastron piriforme [43(2)]: l'entoplastron de *Mauremys massiliensis* est intermédiaire entre la forme rhomboïde et la forme piriforme (possible variabilité intra-spécifique).
- l'état 2 du caractère 44 (sutures épiplastrales fortement dirigées vers l'avant) n'est présent qu'au nœud M2, cependant chez *Mauremys massiliensis*, les sutures sont déjà intermédiaires entre l'état 1 et l'état 2, bien dirigées vers l'avant mais pas sinueuses.
- Epiplastrons longs à la symphyse [45(2)], présent chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeochelys* et chez *Palaeomauremys* n. g.
- Repli dorsal des écailles du plastron large [51(1)], présent chez *Promalacoclemmys* et chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeochelys* et chez *Palaeomauremys* n. g.
- Encoche anale réduite et profonde [52(1)], présent chez *Mauremys massiliensis* mais état non connu chez *Palaeomauremys* n. g. pouvant être acquis au nœud P5.

## ***Mauremys massiliensis* (Bergounioux, 1936a)**

1936a *Broilia massiliensis* – Bergounioux, p.13-20, text-fig. 2 & 3, Pl. II, fig. 1 & 2.

1936b *Broilia massiliensis* – Bergounioux, p.61.

1977 *Mauremys massiliensis* – Broin, p.238, Fig. 83, 86 ; Pl. XX, Fig. 5.

**Localité-type :** Marseille, Séon-Saint Henry ou Saint-Henri ou Séon-Saint-Henry (Marseille, Bouches-du-Rhône)

**Horizon :** MP 26 (Leduc, 1996 ; BiochroM'97) ; Oligocène supérieur ; Chattien ; Argiles et Lignites.

**Matériel-type:** Holotype UCB-L1 92838, une dossière (fig. *in* Broin, 1977, Fig. 83) dont la face interne n'est pas visible et un plastron visible sur les deux faces (fig. *in* Broin, 1977, Fig. 86 et Pl. XX, Fig. 5) (Pl. 77, fig. A, B et C).

**Autre matériel de la localité-type :** UCB-L1 90305+90306 (lobe antérieur de plastron ; Pl. 77, fig. D et E) ; UCB-L1 90308 (Per1 à 3 droites et fragment de la PL1 ; Pl. 77, fig. F et G).

### **Diagnose de l'espèce :**

Espèce du genre *Mauremys* se distinguant des autres espèces du genre par la présence d'une série discontinue de trois carènes fortement marquées. Caractères apomorphes au sein du genre : mauvaise correspondance pleuro-périphérique à l'arrière ; plastron fortement élargi par rapport à la dossière, à bords latéraux bien arrondis ; série neurale irrégulière ; plastron très large. Caractères plésiomorphes au sein du genre : sillon huméro-pectoral peu avancé sur l'entoplastron ; V1 aux coins latéraux de la nucale, atteignant le sillon M1-2 ou presque ; gulaire peu reculées sur l'entoplastron, formant un angle proche de 90°, et encore larges ; entoplastron peu piriforme ; sutures épi-hyoplastrales dirigées vers l'avant mais non sinueuses.

**Description de l'holotype :** voir Bergounioux (1936a, p.13-20).

### **Données complémentaires des autres spécimens :**

- UCB-L1 90305+90306 montre un entoplastron un peu plus piriforme que sur l'holotype (Pl. 77, fig. D et E).
- UCB-L1 90308 montre que la V1 est en contact avec le sillon M1-2 ; l'insertion du processus axillaire se fait sur un tiers ou un peu moins de la largeur de la pleurale (qui n'est pas entièrement conservée), il n'y a pas de bourrelet médian à cette insertion, à peine un léger renflement de la pleurale (Pl. 77, fig. F et G).

**Discussion :** *Mauremys massiliensis* est morphologiquement très proche de *Palaeomauremys* n. g., voir la discussion sur *Palaeomauremys* n. g., p. 164 et 165 de ce travail, voir également le tableau 2.3 p. 165.

### 2.3.2.6.1. Le nœud M2

Certains états apomorphes sont présents au nœud M2 mais sont ambigus car mal connus au nœud des *Mauremys* (voir hypothèse alternative à la figure 2.2 et voir le chapitre 3) :

- Processus étrencés axillaires, encochés, touchant un peu moins d'un tiers de la PL1, plus réduit que l'état 2, [1(3)], non connu chez *M. massiliensis*.
- Larg V5/Larg V4 est inférieur à 1: la V5 est moins large que la V4 [11(1)], non codé dans l'analyse cladistique car ambigu chez *M. massiliensis*.
- Entoplastron piriforme [43(2)], non codé dans l'analyse cladistique car ambigu chez *M. massiliensis*.
- Sutures épipastrales fortement dirigées vers l'avant et sinueuses [44(2)], non codé dans l'analyse cladistique car ambigu chez *M. massiliensis*.

Synapomorphie du nœud M2 :

- L'angle formé par les pointes gulaires est inférieur à 90° [34(2)].

### *Mauremys* groupe *sarmatica-pygolopha*

Les espèces du Miocène français, autrichien et allemand (*Mauremys sarmatica* et *Mauremys pygolopha*) sont des formes très proches l'une de l'autre par leur morphologie générale. Leurs position phylogénétique l'une par rapport à l'autre ainsi que par rapport aux autres espèces du genre *Mauremys* restent encore ambiguës. Cependant, nous pouvons les associer dans un complexe morphologique qui est notamment caractérisé par une réduction en longueur de la cervicale sur la nucale, la cervicale étant inférieure à 30% de la longueur de la nucale (14 à 28%). Cependant, même si la cervicale est courte, les M1 restent relativement longues ; les sillons des marginales et de la cervicale avec la V1 et les C1 forment alors une convexité vers l'avant (plus ou moins marquée chez *M. pygolopha*, particulièrement marquée chez *M. sarmatica*).

### *Mauremys pygolopha* (Peters, 1868)

- 1868 *Emys (Clemmys) pygolopha* – Peters, p.73.  
 1869 *Emys pygolopha* – Peters, p. 121-122, Pl. II.  
 1902 *Emys pygolopha* - Roger, p. 52.  
 1915 *Clemmys pygolopha* – De Stefano, p. 76-79, p. 83.  
 1934 *Clemmys pygolopha* – Bergounioux, p. 369, p. 364.  
 1977 *Mauremys pygolopha* – Broin, p. 238, Fig. 84, 87 ; Pl. XXI, Fig. 1 à 4.

**Localité-type :** Eibiswald (Steiermark, Autriche).

**Horizon :** Miocène Moyen ; base de la zone MN 5 (Mein, 1990 ; De Bruijn et *al.*, 1992 ; Steininger et *al.*, 1996).

**Holotype :** Université de Vienne (Autriche), une dossière et un plastron (fig. *in* Peters, 1869, Pl. II).

**Autres matériel :** Le matériel des gisements français à été rapporté à *Mauremys pygolopha* par Broin (1977), par la présence d'une V1 aussi large que la nucale. Cependant, le type de l'espèce présente trois séries de légères carènes sur la dossière alors que le matériel français ne présente généralement pas (parfois une très légère carène postérieure). Cette réduction des carènes peut intervenir dans le cadre de la variabilité intra-spécifique (observée chez

*Mauremys leprosa*). D'autre part le type de l'espèce est mal connu (processus, avant et arrière du plastron et de la dossière), il peut donc exister une certaine part d'ambiguïté concernant le rattachement du matériel français à cette espèce.

- **Artenay** (Loiret) ; MN 4a (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; sables d'Artenay. Environ 200 fragments dont :
  - MNHN ART 506 (Pl. 78, fig. A, B, C et D): une dossière et un plastron (fig. in Broin, 1977, fig. 84 a et b, 87 a et b ; PL. XXI, fig. 1 à 3).
  - MNHN ART 373 : un lobe antérieur de plastron (Pl. 78, fig. E et F).
  - Six nucales présentent une trace du sillon de la V1 sur leurs coins latéraux (MNHN ART 439 (fig. in Broin, 1977, Pl. XXI, fig. 4), 442, 444, 436, 443 et 437, Pl. 79, fig. U1 et U2) alors que trois ne présentent pas de sillon (ART 438, 441 (juvénile) et 440, Pl. 79, fig. T1 et T2).
  - Six PL1 présentent une V1 moins large que la nucale (MNHN ART 484, 487, 490, 491, 492, 493), une présente une V1 aussi large que la nucale (ART 494) et une présente une V1 plus large que la nucale (ART 488).
  - Une Per1 qui ne présente aucune trace du sillon de la V1 (MNHN ART 433) et cinq périphériques qui présentent le sillon de la V1 qui rejoint la moitié latérale de la M1 (mais pas le sillon M1-2) (MNHN ART 435, 432, 434, 454, 455).
- **Aérotrain** (Artenay, Loiret) ; MN 4b (Mein, 1990) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.
- **Pontlevoy** (Loir-et-Cher) ; MN 5a (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Pontlevoy-Thenay.
- **Suèvres**, Aux Imberts (Loir-et-Cher) ; MN 4b ; Miocène inférieur ; Burdigalien supérieur - Sables de l'Orléanais.

**Diagnose de l'espèce** (d'après le type de l'espèce et le matériel d'Artenay) :

Espèce du genre *Mauremys* présentant les caractères apomorphes suivants au sein du genre : SP2 légèrement allongée vers l'arrière ; resserrement gulaire fort et projection du bourrelet gulaire vers l'avant bien marqué ; cervicale réduite en longueur ; gulaire formant un angle particulièrement aigu. Caractères plésiomorphes au sein du genre : sillon huméro-pectoral peu avancé sur l'entoplastron ; série neurale régulière ; bonne correspondance pleuro-périphérique ; V1 aux coins latéraux de la nucale, atteignant le sillon M1-2 ou presque ; processus inguinaux encochés atteignant un tiers des PL5/6.

*Mauremys pygolopha* se distingue de *M. sarmatica* par sa V1 plus étroite par rapport à la nucale ; ces processus inguinaux moins réduits ; un sillon huméro-pectoral moins avancé sur l'entoplastron ; des M1 un peu plus courtes sur la nucale et les Per1 ; contact V5-M10 ; peu ou pas de contact de la M1 avec le sillon M1-2.

**Description de l'holotype** : voir Peters (1868 et 1869).

**Discussion** :

L'état de la face interne de la nucale (longueur du repli ventral des M1 et bourrelet interne) est assez variable chez *M. pygolopha* : les M1 sont toujours longues mais le bourrelet interne est plus ou moins bien développé, pouvant aller jusqu'à l'état 2 du caractère 14 codé dans l'analyse cladistique (mais toujours moins fort que chez *Ptychogaster*). Cette variabilité a aussi été notée sur les espèces *M. caspica* et *M. leprosa*.

Différents fragments du gisement d'Artenay sont illustrés Pl. 79 (fig. A à Z). Il est ainsi possible d'apprécier la variation intraspécifique pour les épipastrons (Pl. 79, fig. A à L), pour les entopastrons (Pl. 79, fig. M à O) qui montrent un sillon huméro-pectoral plus ou moins avancé ; pour les xiphipastrons (probable dimorphisme sexuel ; Pl. 79, fig. V et W) et pour la nucale avec une cervicale plus ou moins large et la V1 sur la nucale ou non (Pl. 79,

fig. T1, T2, U1 et U2). Les fragments de PL1 illustrés permettent de voir l'insertion des processus axillaires et l'état du renflement de la PL1 (Pl. 79, fig. Q et R), de même pour le PL5 avec les processus inguinaux (Pl. 79, fig. P). Les pores à musc sont présents au sein des Per3 et Per7 (Pl. 79, fig. X, Y et Z).

### *Mauremys sarmatica* (Purschke, 1885)

- 1885 *Clemmys sarmatica* – Purschke, p.185-192, Pl. fig. 1 à 4.  
 1902 ? : *Clemmys guntiana* n. sp. – Roger, p. 44-50 ; Pl. II, 1, 2 & 3 ; Pl. III, fig. 5, 6, 7, 8 & 9.  
 1911 ? : *Clemmys sophiae* – Ammon, p. 27-33, text-fig. 5 à 7, Pl. III, fig. 1 à 5.  
 1926 *Clemmys sarmatica* – Glaessner, p. 51-70, text-fig. 1, 2, 3, 5 ; Pl. fig. 1 à 5.  
 1981 ? : *Ocadia sophiae* – Schleich, p. 97-137 ; text-fig.16, 17, 18 ; Pl. XV, fig. 1 & 2 ; Pl. XVI, fig. 1 à 9.  
 1982 ? : *Mauremys guntiana* – Schleich, p. 56-57 ; Pl. III, fig. 1.

**Localité-type :** Tegel von Hernals, dans le Bassin de Vienne (Autriche).

**Horizon :** Sarmatien, Miocène moyen. Le Sarmatien s.s. (Centre de la Para-Téthys) s'étend du milieu à la fin de l'Astaracien (fin MN 6 à fin MN 7+8, voir Steininger et al., 1996).

**Holotype :** une dossière et un plastron (Purschke, 1885, Pl. fig. 1 à 4) en collection au Musée Géologique de l'Université de Vienne (matériel non étudié).

**Autre matériel du Bassin de Vienne :** fragments de dossière et de plastron figurés par Glaessner (1926, text-fig. 1, 2, 3, 5 ; Pl. fig. 1 à 5) du Sarmatien du Bassin de Vienne (Türkenschanzplatz).

**Autre matériel :**

**Langenau** (Allemagne), MN 4.

- SMNS 55150 : fragment de dossière et de plastron (avant et arrière) (Pl. 81, fig. I, J, N et M).
- SMNS 53298 : fragment de dossière.
- SMNS 53451 : fragment de plastron.
- SMNS 53481 : xiphiplastrons.
- SMNS 53479 : xiphiplastrons.

**Langenau 1** (Allemagne), Schwarzeschicht, MN 4b.

- SMNS 53450 : lobe antérieur et lobe postérieur de plastron (Pl. 81, fig. A, B, C et D).
- SMNS 80002 : dossière et plastron (Pl. 80, fig. A, B, E, F,G).
- SMNS 80576 : plastron et fragment de dossière (Pl. 80, fig. H, I, J).

**Langenau 2** (Allemagne), Brackwassermolasse, MN 4a.

- SMNS 85980 : fragments de plastron et de dossière dont hyoplastron gauche, épipastrons, entoplastron (Pl. 80, fig. C, D).
- SMNS 53747 : xiphiplastrons.
- SMNS 57050 : xiphiplastron.

**Diagnose de l'espèce** (d'après le type de l'espèce et le matériel complémentaire) :

Espèce du genre *Mauremys* caractérisée par les caractères apomorphes suivants au sein du genre : SP2 légèrement allongée vers l'arrière ; resserrement gulaire fort et projection du bourrelet gulaire vers l'avant bien marqué ; cervicale réduite en longueur ; sillon huméro-pectoral bien avancé sur l'entoplastron ; V1 plus large que la nucale ; V1 en contact avec le sillon M1-2 ; processus inguinaux touchant moins d'un tiers des PL5/6. Caractères plésiomorphes au sein du genre : série neurale régulière ; bonne correspondance pleuro-périphérique.

*Mauremys sarmatica* se distingue de *M. pygolopha* par sa V1 plus large par rapport à la nucale ; ces processus inguinaux réduits ; un sillon huméro-pectoral plus avancé sur l'entoplastron ; des M1 un peu plus longues sur la nucale et les Per1 ; pas de contact V5-M10 ; contact de la M1 avec le sillon M1-2.

**Autre répartition de l'espèce** : l'espèce est signalée dans le Sarmatien supérieur de Géorgie orientale par Chkhikvadze (1983 ; fig. 37 & 38).

***Mauremys* sp. groupe *sarmatica-pygolopha***

Les gisements français suivants ont livré des restes de *Mauremys* sp. groupe *sarmatica-pygolopha* :

- Neuville-aux-Bois (Loiret) ; MN 3b (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Neuville.
- Chilleurs-aux-Bois (Loiret) ; MN 3b (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Chilleurs.
- Le Pouget (Hérault) ; MN 3-4 ? ; Miocène inférieur ; Burdigalien.
- La Romieu (Gers) ; MN 4 b (Bulot & Ginsburg, 1993) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.
- Baigneaux-en-Beauce (Baigneaux, Eure-et-Loir) ; MN 4b (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Baigneaux.
- Chevilly (Loiret) ; MN 4b (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Chevilly.
- Castelnau d'Arbieu (Gers) ; MN 5 (Bulot et al., 1992) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.
- Tavers (Loiret) ; MN 5a (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Tavers.
- Thenay (Loir-et-Cher) ; MN 5a (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Pontlevoy-Thenay.
- Contres (Loir-et-Cher) ; MN 5 (Augé et al., 2002) ; Miocène, Burdigalien remanié dans helvétien, Faluns du Blésois.

Les gisements allemands suivants ont livré des restes rapporté à « *Ocadia* sp. » par Schleich (1984, 1985a) et qui doivent être rapportés à *Mauremys* sp. groupe *sarmatica-pygolopha* (matériel non revu) :

- Ambach bei Pöttmes (Allemagne), MN 5 (Schleich, 1984; Schleich, 1985a).
- Ehekirchen bei Pöttmes (Allemagne), MN 5/6 (Schleich, 1985a).
- Gerlenhofen (Allemagne), MN 5/6 (Schleich, 1985a).
- Julbach (Allemagne), MN 4 (Schleich, 1985a).
- Wulfertshausen (Allemagne), MN 7/8 (Schleich, 1982).

Matériel allemand étudié et rapporté à *Mauremys* sp. groupe *sarmatica-pygolopha* : **Wannenwaldtobel 2** (près de Biberach, Württemberg, Allemagne), OSM « Brockhorizont-Bereich », Miocène MN 5/6.

- SMNS 85802 : xiphiplastron droit
- SMNS 87795 : épiplestron gauche et entoplestron.
- SMNS 86228 : fragment de lobe antérieur de plastron.

***Mauremys* « *sophiae* » (Ammon, 1911)  
= *Mauremys* cf. *sarmatica* ?**

1911 *Clemmys sophiae* – Ammon, p. 27-33, text-fig. 5 à 7, Pl. III, fig. 1 à 5.

1981 *Ocadia sophiae* – Schleich, p. 97-137 ; text-fig.16, 17, 18 ; Pl. XV, fig. 1 & 2 ; Pl. XVI, fig. 1 à 9.

**Localité** : Dechbetten bei Regensburg (Allemagne) (Ammon, 1911 ; Schleich, 1985a).

**Horizon** : Sandelzhausen, "Braunkohlenton", Miocène moyen, milieu de l'Aragonien, Astaracien, MN 6 (Schleich, 1981 ; Schleich, 1985a, voir Mein, 1990 et Steininger et al., 1900 pour les corrélations).

**Holotype** : un plastron figuré par Ammon (1911, text-fig. 5 à 7, Pl. III, fig. 1 à 5), localisation du matériel inconnue.

**Description et diagnose** : Voir Ammon (1911) et Schleich (1981).

**Autre matériel :**

Le matériel de Sandelzhausen bei Mainburg (Bayern, Allemagne, MN 6) a été rapporté à « *Ocadia sophiae* » et figuré par Schleich en 1981 (text-fig.16, 17, 18 ; Pl. XV, fig. 1 & 2 ; Pl. XVI, fig. 1 à 9). Les pièces suivantes ont été revues :

- BSP 1959 II 1515+1587+1608+1610+1612+1727 : fragment avant de dossière figuré par Schleich (1981 ; Pl. XVI, fig. 1) (Pl. 81, fig. E et F).
- BSP 1959 II 1583 : fragment antérieur de plastron (Pl. 81, fig. L).
- BSP 1959 II 1549+1584 : fragment avant de plastron figuré par Schleich (1981, Pl. XVI, fig. 2) (Pl. 81, fig. K).
- BSP 1959 II 1542+1545 : épiplestrons (Pl. 81, fig. G).
- BSP 1959 II 1516 : xiphiplastron gauche figuré par Schleich (1981, Pl. XVI, fig. 9) (Pl. 81, fig. H).

Schleich (1984, 1985a) a rapporté le matériel de nombreux gisements à « *Ocadia sophiae* », « *Ocadia* cf. *sophiae* », « *Ocadia* aff. *sophiae* » ou encore « ? *Ocadia* cf. *sophiae* » :

- Niederaichbach (Allemagne), MN 5 (Schleich, 1984)
- Roßhaupten bei Burgau (Allemagne), MN 6 (Schleich, 1984, Pl. IV, fig. 7)
- Oberbernbach 1 bei Aichach (Allemagne), MN 6 (Schleich, 1984, Pl. IV, fig. 9)
- Oggenhof bei Diedorf (Allemagne), MN 6 (Schleich, 1984)
- Rottensdorf an der Laaber (Allemagne), MN 6 (Schleich, 1984)
- Schönenberg bei Jettingen (Allemagne), MN 6 (Schleich, 1984, Schleich, 1985a)
- Dinkelscherben (Allemagne), MN 5/6 (Schleich, 1982 ; Schleich, 1985a)
- Stätzling (Allemagne); MN 6 (Schleich, 1982)

**Discussion :**

Le matériel attribué à *Mauremys sophiae* ne présente pratiquement pas de différence avec le matériel de *Mauremys sarmatica* : les gulaires sont un peu moins longues comparativement aux autres écailles du plastron ; elles sont un peu plus larges pour leurs longueurs ; une convexité formée par la cervicale et les M1 moins marquée ; les gulaires sont moins proéminentes vers l'avant. Ces différences peuvent entrer dans le cadre de la variabilité intra-spécifique (observation chez *M. leprosa* et *M. caspica*). Tout comme *M. sarmatica*, *M. sophiae* présente : une V1 large par rapport à la nucale et atteignant le sillon M1-2 ; une cervicale plutôt courte sur la nucale. Il est possible que *M. sophiae* soit synonyme de *M. sarmatica*. Une meilleure connaissance de l'arrière de la dossière (qui est non connue, le seul matériel presque complet est celui d'un individu juvénile figuré par Schleich, 1981, PL XV) et des proportions des différentes écailles et plaques de la dossière et du plastron permettrait d'affiner la place de *M. sophiae* par rapport à *M. sarmatica* et par rapport au groupe *sarmatica-pygolopha*.

***Mauremys* « *guntiana* » (Roger, 1902)  
= *Mauremys* sp. (? groupe *sarmatica-pygolopha*)**

1902 *Clemmys guntiana* n. sp. – Roger, p. 44-50 ; Pl. II, 1, 2 & 3 ; Pl. III, fig. 5, 6, 7, 8 & 9.

1982 *Mauremys guntiana* – Schleich, p. 56-57 ; Pl. III, fig. 1.

**Localité-type :** Günsburg (Allemagne).

**Horizon :** « Günsburger Sande », Miocène supérieur, MN 6 (Schleich, 1982).

**Matériel-type :** le matériel-type figuré par Roger 1902 (planches II et III) a été détruit pendant la Seconde Guerre Mondiale selon Schleich (1982). Schleich (1982) a désigné un néotype : un lobe antérieur de plastron.

**Description et diagnose :** voir la publication originale de Roger (1902).

**Discussion :** le fragment de plastron figuré par Schleich (1982) comme le néotype de l'espèce est un fragment d'un individu juvénile et ce fragment ne montre aucun caractère spécifique. Par la position et la forme du sillon huméro-pectoral et des gulaires, par l'allure générale du lobe, ce fragment est proche des formes du groupe *sarmatica-pygolopha*. Ce fragment doit être rapporté à *Mauremys* sp. (? groupe *sarmatica-pygolopha*).



### 2.3.2.6.2. Le nœud M3

Apomorphies pouvant être présentes au nœud M3 mais ambiguës car non connues chez *Mauremys portisi* :

- Processus axillaires étreçis, encochés, touchant juste l'extrémité de la PL1 [1(4)].
- Processus inguinaux étreçis, touchant moins d'un tiers des pleurales [2(2)], non connu également chez *Mauremys gaudryi*. Homoplasie avec *Mauremys sarmatica* ou synapomorphie ? Dans ce dernier cas *M. sarmatica* doit être placé postérieurement à *M. pygolopha* dans le cladogramme.
- Pygale très courte [26(2)].

Homoplasies du nœud M3 (voir hypothèse alternative à la figure 2.2 et le chapitre 3) :

- Mauvaise correspondance pleuro-périphérique à l'arrière [16(1)], homoplasie avec *Mauremys massiliensis*, *Cucullemys* n. g. et *Provencemys* n. g. *laurenti*.

Autapomorphie :

- SP2 bien individualisée, hexagonale, à bords latéraux et postérieurs rectilignes, les bords latéraux postérieurs sont généralement plus longs que les antérieurs, le bord antérieur est généralement très concave [25(3)].

## ***Mauremys portisi* (Sacco, 1889)**

1889 *Emys portisi* – Sacco, p. 9-11, Pl. I, fig. 1 & 2 ; Pl. II, fig. 1 & 2.

1915 *Emys portisi* – De Stefano, p. 80

1915 *Palaeochelys portisi* – Stefano, p. 81-83, text-fig. 7 & 8.

**Localité-type** : Val d'Andona, Piémont (Italie).

**Horizon** : Astien, Pliocène supérieur, MN 16-17 ?

**Holotype** : une dossière et un plastron figuré par Sacco (1889, Pl. I, fig. 1 & 2 ; Pl. II, fig. 1 & 2) en collection au Musée de Turin (matériel non étudié mais photographié par F. de Lapparent de Broin ; Pl. 77, fig. H et I).

### **Diagnose :**

Espèce du genre *Mauremys* du nœud M3, caractérisée par l'absence de carène et par les caractères apomorphes suivants au sein du genre : V1 en forme de lyre (réversion) ; V1 peu élargie par rapport à sa longueur ; encoches axillaires et inguinales élargies ; juste contact de la V1 avec le sillon M1-2 ; série neurale irrégulière. Caractères plésiomorphes au sein du genre : V1 aussi large que la nucale ; contact C3-M6 ; sillon huméro-pectoral peu avancé sur l'entoplastron.

*Mauremys portisi* se distingue des autres représentants connus du genre *Mauremys* par sa V1 en lyre.

**Description** : voir la description originale de Sacco (1889).

### 2.3.2.6.3. Le nœud M4

Apomorphies présentes au nœud M4 pouvant être présentes antérieurement :

- Processus axillaires étrencis, encochés, touchant juste l'extrémité de la PL1 [1(4)], non connu chez *Mauremys portisi*.
- Pygale très courte [26(2)], non connu chez *Mauremys portisi*.

Apomorphies au nœud M4 (voir hypothèse alternative à la figure 2.2 et le chapitre 3):

- Large contact de la V1 sur la M2 généralement toujours présent [7(1)], homoplasie avec *Promalacoclemmys*.
- sillon huméro-pectoral bien avancé sur l'entoplastron [49(4)] ; homoplasie avec *M. sarmatica*.

Caractère non connu pouvant être présent au nœud M3 ou M4 : Processus inguinaux étrencis, touchant moins d'un tiers des pleurales [2(2)], non connu chez *Mauremys portisi* et chez *Mauremys gaudryi*.

## *Mauremys gaudryi* (Depéret, 1885)

- 1885 *Emys gaudryi* – Depéret, p. 217-222, Pl. IV, fig. 8 & 9.  
 1890 *Clemmys gaudryi* - Depéret & Donnezan, p. 161-164, Pl. XVII, fig. 1-6.  
 1900 *Clemmys gaudryi* – Reinach, p. 103.  
 1915 *Clemmys gaudryi* – De Stefano, p. 77, p. 79, text-fig. 5 & 6.  
 1935 *Clemmys gaudryi* - Bergounioux, p. 163-164.  
 1935 *Paralichelys carinata* - Bergounioux, p. 165-170, Pl. XV, fig. 1-2.  
 1935 *Clemmys romani* - Bergounioux, p. 170-175, Pl. XVI, fig. 1-2.  
 1936a *Clemmys gaudryi* - Bergounioux, p. 34-35.  
 1936a *Clemmys romani* - Bergounioux, p. 35.  
 1977 *Mauremys gaudryi* – Broin, p. 238, Fig. 85 & 88.

**Localité-type :** Perpignan (Pyrénées-Orientales), Briqueterie Cavallé pour la dossière et Briqueterie Faget sur la route de Canet pour le fémur.

**Horizon :** MN 15 (Mein, 1990) ; Pliocène d'eau douce du Roussillon ; Ruscien.

**Matériel-type :** Depéret (1885) ne désigne pas d'holotype. Il parle d'une dossière d'un jeune adulte (Depéret, 1885, Pl. IV, fig. 8 ; Depéret & Donnezan, 1890, Pl. XVII, fig. 1), d'un fragment de fémur (Depéret, 1885, Pl. IV, fig. 9) et d'une autre dossière de la Briqueterie Cavallé « malheureusement égarée ». Ce sont donc trois syntypes.

**Lectotype ici désigné :** carapace d'un jeune adulte MNHN PER 75 (Depéret, 1885, Pl. IV, fig. 8 ; Depéret & Donnezan, 1890, Pl. XVII, fig. 1) (Pl. 82, fig. A et B). La dossière présente encore des caractères juvéniles : carène et bombements bien marqués, ossification du disque pleurale avec la bordure périphérique incomplète, neurales encore partiellement indifférenciées.

**Paralectotype :** fragment de fémur MNHN 1886-1 (Depéret, 1885, Pl. IV, fig. 9).

**Autre matériel de la série stratigraphique-type :**

- Une dossière et un fragment de plastron figurés par Depéret & Donnezan (1890, PL. XVII, fig. 2 & 3) : matériel non retrouvé. Depéret & Donnezan (1890) ne donnent aucune localisation précise sur la découverte de ce matériel (pas de détail sur la Briqueterie d'origine).
- « *Paralichelys carinata* » de Bergounioux (1935 ; Pl. XV, fig. 1 & 2) de la Briqueterie Chefdebien : une dossière et un plastron (Fig. *in* Broin, 1977 ; fig. 85 & 88), en collection à l'UPS-T3 (Pl. 82, fig. C, D, E et F).
- « *Clemmys romani* » de Bergounioux (1935 ; Pl. XVI, fig. 1 & 2) de la Briqueterie Cavallé : une dossière et un plastron, en collection à l'UCB-L1 d'après Bergounioux (1935) mais matériel non retrouvé.

**Diagnose de l'espèce** (d'après le matériel-type et le matériel complémentaire) :

Espèce du genre *Mauremys* du nœud M4 caractérisée par les caractères apomorphes suivants au sein du genre : V1 très large par rapport à la nucale, ses bord latéraux sont situés au niveau de la suture Per1-2 ; V1 très large pour sa longueur ; les M1 sont très longues, chevauchant postérieurement les PL1 ; série neurale irrégulière ; pas de contact C3-M6 ; cervicale large ; légère encoche antérieure de la dossière formé par la nucale légèrement encochée et les Per1 un peu allongées antérieurement, élargissement bien marqué du sillon V3-4. Présence d'une carène médiane postérieure.

*Mauremys gaudryi* se distingue de *Mauremys leprosa* et *Mauremys caspica* par sa très large V1 et son resserrement gulaire plus prononcé.

**Description du matériel type** : voir la description originale de Depéret (1885).

**Autre matériel rapporté à l'espèce** :

*Mauremys* aff. *gaudryi* de Kohfidisch (Burgenland, Autriche) du Pontien (Miocène supérieur, MN 10 ; Rögl & Daxner-Höck, 1996) (voir les figurations de Bachmayer & Mlynarski, 1983 ; text-fig. 1 ; Pl. I).

### ***Mauremys* sp.**

**Sables de Montpellier et de ses environs** (Hérault) ; MN 14 (Mein, 1990) ; Pliocène inférieur.

- divers fragments en collection à l'Université de Dijon et à l'UM2-STL ne permettent pas de détermination spécifique.
- « *Clemmys sophiae* var *monspessulana* » de Bergounioux (1933b, text-fig. 5). Une détermination spécifique n'est pas possible, le matériel ayant servi à Bergounioux (1933b) n'ayant pas été localisé.

Du matériel du **Pliocène moyen d'Astie** (nord de l'Italie) est en cours d'étude par Massimo Delfino (Université de Florence)

### 2.3.2.6.4. Le nœud M5 : les formes actuelles du bassin méditerranéen du genre *Mauremys*

Apomorphies présentes chez *Mauremys leprosa* et *Mauremys caspica* pouvant être présentes au nœud M4 (car non connues chez *Mauremys gaudryi*) :

- Processus inguinaux étrencis, touchant moins d'un tiers des PL5/6 [2(2)].
- Pont court par rapport au plastron: Long Pont/Long Plastron inférieur à 40% et supérieur à 30% [50(2)].

#### **Diagnose du groupe *leprosa-caspica* :**

*Mauremys leprosa* et *Mauremys caspica* se distinguent de *Mauremys gaudryi* par une vertébrale 1 moins large par rapport à la nucale et par rapport aux autres vertébrales; une cervicale relativement plus étroite; pas d'encoche antérieure de la dossière; resserrement gulaire moins marqué; contact C3-M6.

*Mauremys caspica* et *Mauremys leprosa* se distinguent l'une de l'autre par :

- des carènes généralement plus marquées chez *M. caspica* (trois carènes discontinues) que chez *M. leprosa* (pas de carène ou une carène médiane plus ou moins continue et postérieure ou non; éventuellement deux bombements séries de bombements latéraux discontinus issus des carènes).
- cervicale longue et fine (plus longue que large) chez *Mauremys leprosa* dans la majorité des cas (voir Lapparent de Broin & Van Dijk, 1999); cervicale plus large (plus large que longue) chez *Mauremys caspica* (Lapparent de Broin & Van Dijk, 1999).
- pectorales longues généralement par rapport aux fémorales chez *Mauremys leprosa*; courtes par rapport aux fémorales chez *Mauremys caspica*.

Pour la répartition actuelle de *Mauremys caspica* et *leprosa* voir Iverson (1992), voir également Hervet (2000). Voir aussi le paragraphe 4.2.5.3.2 de ce travail.

### 2.3.3. Forme du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » non incluse dans l'analyse cladistique

#### *Landreatchelys* n. g.

**Étymologie** : genre dédié à M. Landréat qui a récolté le matériel de Chéry-Chartreuve et de Rocourt-Saint-Martin.

**Espèce type** : *Ocadia oweni* Lydekker, 1889 = *Landreatchelys oweni* (Lydekker, 1889).

**Extensions géographiques et stratigraphiques connues** : Eocène moyen de l'Aisne (Chéry-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin, MP16) ; Eocène supérieur du Hordwell (Hordle Cliff, Angleterre, MP 17), de la Débruge (Vaucluse, France, MP 18) (voir cartes 4.7 et 4.9 du chapitre 4).

**Diagnose du genre** : voir celle de l'espèce-type.

#### *Landreatchelys oweni* (Lydekker, 1889)

1889 *Ocadia oweni* n. sp. – Lydekker, p. 115, text-fig. 25.

1932 *Clemmys vidali* n. sp. (*pro parte*) – Bergounioux, p. 403-409, Pl. LX, fig. 4, 6, 9 (non Pl. LX, Fig. 1, 2, 3, 5, 7, 8, 10 et 11).

**Localité-type** : Hordle Cliff (= Hordwell des anciens auteurs, Hampshire, Grande-Bretagne).

**Horizon** : Totland Bay Member de la formation Headon Hill (= Headon Beds inférieurs ; Benton & Spencer, 1995), Eocène supérieur, Priabonien, MP 17 (Leduc, 1996).

**Matériel-type** : Holotype BMNH 36811 (Pl. 83, fig. A, B, C, D et E), fragments de plastron (épiplastron gauche, entoplastron, hyoplastrons, fragment hypoplastron gauche, xiphoplastrons) et de dossière (Ne4, PL3 à 6 droites). La reconstruction du plastron est figurée par Lydekker (1889, text-fig. 25).

**Autre matériel de la localité-type** : BMNH R1562 (Pl. 83, fig. F, G et H) : PL3 à 6 gauches ; SP1, SP2, pygale, fragments des PL7 et 8 droites.

**Autre matériel ayant servi pour la diagnose** :

□ **La Débruge** (Gargas, Vaucluse) [MP 18 (Leduc, 1996 ; BiochroM'97) ; Eocène supérieur ; Priabonien].

Matériel : MNHN 1940-402 (Pl. 84, fig. D & E) : épiplastrons et entoplastron ; BMNH 26651a (Pl. 84, fig. A, B & C) : dossière et plastron d'un juvénile (voir Lydekker, 1889, p. 117) ; BMNH 26651x (Pl. 83, fig. I & J) : hyoplastron gauche (voir Lydekker, 1889, p. 113) ; BMNH 26651i (Pl. 84, fig. H1 & H2) : épiplastron gauche (voir Lydekker, 1889, p. 115) ; BMNH 26651 f (Pl. 84, fig. F1 & F2) : épiplastron droit ; BMNH 26651m et n : deux xiphoplastrons (voir Lydekker, 1889, p. 117).

□ **Chéry-Chartreuve** (Aisne) [MP 16 (Duprat, 1997) ; Eocène moyen ; Bartonien].

Matériel : MNHN CHC 1A et 1B (Pl. 85, fig. A, B, C & D) : moitié antérieure de plastron et fragment de dossière (Ne1, PL1 droite et gauche, PL2 gauche) ; MNHN CHC 2 (Pl. 85, fig. F) : PL1 gauche ; MNHN CHC 3 (Pl. 85, fig. E) : Per1 gauche ; MNHN CHC 4 (Pl. 85, fig. G) : Per8 à 11 gauches, SP1, SP2, pygale.

□ **Rocourt-Saint-Martin** (Aisne) [MP 16 ; Eocène moyen ; Bartonien (Louis, 1996 ; Duprat, 1997) ; Marinésien].

Matériel : MNHN RSM 1 : PL1 gauche.

**Diagnose du genre et de l'espèce confondus :**

Testudinidae du groupe « *Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* ». Dossière à légère carène postérieure, sans carène latérale. Apomorphies par rapport à *Palaeoemys* : V1 aux coins de la nucale ou la dépassant latéralement, à bords latéraux rectilignes à légèrement arrondis ; entoplastron moyen à long dans le lobe ; gulaire plutôt étroites par rapport au lobe antérieur mais courtes (plésiomorphe) ; sillon huméro-pectoral au niveau de la suture ento-hyoplastrale ou mordant légèrement sur l'entoplastron ; lobe antérieur fortement trapézoïdal, large à la base, large par rapport au bord antérieur qui est étroit ; hyoplastrons courts médialement ; bourrelet gulaire bien développé de longueur moyenne. Caractères plésiomorphes : gulaire atteignant postérieurement la suture épi-entoplastrale, pouvant mordre légèrement sur l'entoplastron ; pas de contact V5-M10. Autre caractère : V5 sur la pygale, juste postérieurement à la suture SP2-pygale.

Parmi les formes du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » à V1 large, *Landreatchelys oweni* distingue : de *Provencemys* n. g. et de *Juvenys* n. g. par les marginales antérieures et du pourtour plus courtes sur les périphériques ; de *Juvenys* n. g. par l'absence de carène latérale ; de *Cuvierichelys* n. g. par des épipastrons courts, un bourrelet gulaire court à la symphyse ; de *Promalacoclemmys* et de *Palaeomauremys* n. g. par une absence d'élargissement des vertébrales ; de *Palaeochelys* par sa V5 sur la pygale ; de *Bergouniouchelys* n. g. par des gulaire atteignant moins l'entoplastron, par un bord antérieur du plastron plus étroit et pas un lobe antérieur plus trapézoïdal, à bords latéraux plus arrondis.

**Remarque sur le gisement de La Débruge :** Les fragments de chéloniens de La Débruge ont été décrits par Lydekker (1889) et par Bergounioux (1932, *Clemmys vidali* n. sp., p. 403). Cependant parmi le matériel-type de Bergounioux (1932 ; Pl. LX), certains fragments appartiennent à un *Cheirogaster* sp. Il s'agit des fragments de la planche LX, figures 1, 2, 3, 5, 7, 8, 10 et 11. En fait seuls les fragments de la même planche, figures 4, 6 et 9 appartiennent à un Testudinidae aquatique. Le matériel type de Bergounioux se trouve à l'UM2-STL ainsi que le matériel figuré par Broin (1977, Pl. XIX). Il existe d'autres fragments au MNHN et au BMNH venant de la collection Pomel (voir Lydekker, 1889, p. 115). A cause de la présence possible d'un second représentant du groupe « *Palaeochelys* s.l. – *Mauremys* » à bourrelet gulaire un peu plus court et à bords latéraux épipastraux plus rectilignes (possible variation intraspécifique, voir Pl. 84, fig. G1, G2, I1 et I2), il est difficile de déterminer ces différents fragments.

**Description de l'holotype BMNH 36811 et du matériel de la Débruge :** voir Lydekker, 1889, p. 113-117.

**Description succincte du Matériel de Chéry-Chartreuve :**

MNHN CHC 1A et 1B (Pl. 85, fig. A, B, C & D) : La V1 est large, dépassant légèrement les coins latéraux de la nucale. Les bords latéraux de la V1 sont légèrement arrondis vers l'extérieur. Les processus axillaires insèrent sur la partie proximale et interne de la PL1, sur environ un tiers à la moitié de sa largeur. Il existe un léger bourrelet osseux médialement à cette insertion sur la face interne de la PL1 ; ce bourrelet se prolonge jusqu'à la côte thoracique 2. Le lobe antérieur est large à sa base, aux encoches axillaires, et le bord antérieur est étroit. Les bords latéraux du lobe sont légèrement arrondis. Les gulaire sont courtes pour leur largeur, atteignant le bord antérieur médian de l'entoplastron. Les épipastrons sont courts médialement et les sutures épi-hyoplastrales sont bien dirigées vers l'avant. Le sillon huméro-pectoral est sinueux, il traverse l'entoplastron postérieurement. Présence d'une écaille



axillaire large. Le bourrelet gulaire dorsal est bien développé mais assez court. le repli interne des écailles humérales est fin.

MNHN CHC 2(Pl. 85, fig. F) : la PL1 gauche montre le même caractère que sur le spécimen précédent.

MNHN CHC 3(Pl. 85, fig. E) : la Per1 gauche montre le sillon V1-C1 qui s'insère sur la M1, juste médialement au sillon M1-2.

MNHN CHC 4(Pl. 85, fig. G) : La SP1 est réduite, courte. La pygale est longue, chevauchée antérieurement par la V5. Pas de correspondance des sillons C4-V5 ,et C3-C4 avec les sillons M10-11 et M8-9. A priori mauvaise correspondance des pleurales et des périphériques.

### **Discussion**

Par ses hyoplastrons courts médialement, ses sillons huméro-pectoraux plus ou moins bien avancés sur les hyoplastrons et sur l'entoplastron, son lobe antérieur très trapézoïdal et son bourrelet gulaire bien développé, *Landreatchelys oweni* pourrait être placé au nœud P3 de l'analyse cladistique. Cependant de nombreuses données manquent, notamment sur la nucale.

Ce taxon n'a pas été inclus dans l'analyse cladistique à cause des données manquantes trop nombreuses. D'un autre côté, il était nécessaire de redéfinir cette forme à cause de deux points importants. Premièrement, l'attribution au genre actuel *Ocadia* était obsolète. Deuxièmement, il existe peu de gisements français du Bartonien et du début du Priabonien. Ces rares gisements livrent des fragments épars de chéloniens. Il était indispensable de poser des jalons concernant les faunes de l'Eocène moyen à supérieur pour mieux comprendre les répartitions biostratigraphiques.

## 2.4. Quelques gisements français ayant livré des restes de Testudinidae aquatiques indéterminés du groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* » ou du groupe des « Ptychogasteridae »

Les gisements français suivants ont livré des restes de Testudinidae aquatiques indéterminés du groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* » ou du groupe des « Ptychogasteridae ». Certains spécimens sont intéressants car ils correspondent à des formes encore non connues (par manque de matériel plus complet) et/ou sont situés à des époques géologiques où il existe peu de gisements pour le groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* » et/ou le groupe des « Ptychogasteridae ».

**PRÉMONTRE** (Aisne) ; MP 10 (Duprat, 1997 ; Biochrom'97) ; Yprésien ; Cuisien terminal (Dégremont et al., 1985 ; Augé et al., 1997) ; MP 11 pour Leduc (1996) ; Sables de Glennes (Escarguel, 1999).

En dehors de l'épiplastron MNHN PMT 110 attribué à *Owenemys* n. g., un autre épiplastron (MNHN PMT 111) montre un bourrelet gulaire assez court (moins développé que *Owenemys* n. g. ) avec des gulaire larges et courtes n'atteignant pas l'entoplastron. Ce fragment pourrait être proche de *Euroemys* n. g., cependant le bourrelet gulaire est plat et non arrondi. Il pourrait s'agir d'une variation individuelle, spécifique ou encore générique.

**AUMELAS** (Hérault) ; MP 13 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur.

Le matériel (en collection à l'UM2-STL, Pl. 86, fig. A et B) est constitué d'un fragment antérieur de dossière et de plastron. Il s'agit d'une forme à V1 large (plus large que la nucale), à cervicale courte sur la nucale, à nucale assez large, à sillon huméro-pectoral à la suture ento-hyoplastrale et à vertébrales 2 et 3 étroites. Cette forme pourrait être proche de *Landreatchelys* n. g. Malheureusement, les variations intra-spécifiques et inter-spécifiques du nouveau genre *Landreatchelys* sont encore peu connues. Il est cependant très intéressant de signaler une forme à V1 large (plus large que chez *Juvenemys* n. g.) dès l'Eocène moyen de France.

**EYGALAYES** (Drôme) (Egalayes in Broin, 1977) ; MP 13 ? ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur (Montenat, 1968 ; Broin, 1977).

En dehors de la forme rapportée à *Juvenemys labarrerei* n. sp., d'autres fragments de plastron en collection au MNHN correspondent à une forme indéterminée plus grande, à repli des écailles bien développé (surtout au niveau des fémorales), à hypoplastrons étroits et à sillon huméro-pectoral sinueux, au niveau de la suture ento-hyoplastrale. Cette forme pourrait être proche des « Ptychogasteridae ».

**CHÉRY-CHARTREUVE** et **ROCOURT-SAINT-MARTIN** (Aisne) ; MP 16 (Duprat, 1997) ; Eocène moyen ; Bartonien.

Dans les deux gisements, est présente une forme indéterminée du groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* » avec une V1 plus étroite que la nucale et en lyre, une légère encoche antérieure de la dossière et un repli interne de la cervicale très court (Pl. 85, fig. H, I et J).

**ROBIAC** (Saint-Mamert, Gard) ; MP 16 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène moyen ; Bartonien supérieur.

Deux épipلاstrons ont été figurés par Broin (1977) et correspondent à deux taxons indéterminés.

Le premier, UCB-L1 90002 (fig. in Broin, 1977 ; Pl. XVIII, Fig. 7 et 8), présente un bord latéral droit, la pointe gulaire est à la suture épi-entoplastrale, le bourrelet gulaire est bien développé, plutôt long sur les côtés et plutôt plat. Il pourrait être proche du même type d'épipلاstron trouvé à Sainte-Croix-de-Brignon (voir plus bas ; MP18/19). Par la forme de son épipلاstron et de son bourrelet gulaire, ce spécimen (ainsi que celui de Sainte-Croix-de-Brignon) pourrait avoir des affinités avec *Owenemys* n. g. ou bien *Cucullemys* n. g. mais ces deux genres ont les gulaire qui chevauchent l'entopلاstron.

Le deuxième UCB-L1 90003 (fig. in Broin, 1977 ; Pl. XVIII, Fig. 9 et 10), présente un bord latéral arrondi, la pointe gulaire n'atteint pas l'entopلاstron, le bourrelet gulaire est plus court latéralement que le premier. Ce bourrelet gulaire est épaissi latéralement, à sommet légèrement arrondi. Ce deuxième spécimen est proche du deuxième spécimen trouvé à Sainte-Croix-de-Brignon (voir plus bas ; MP18/19). Cependant, sur le spécimen de Sainte-Croix-de-Brignon, les gulaire atteignent l'entopلاstron alors que ce n'est pas le cas pour le spécimen de Robiac. Il peut s'agir une variation individuelle ou spécifique. Par la forme arrondie de son de son bourrelet gulaire et par la forme de son épipلاstron, ce spécimen (ainsi que celui Sainte-Croix-de-Brignon) pourrait avoir des affinités avec *Cuvierichelys* n. g. ou bien *Landreatchelys* n. g.

**SAINTE-CROIX-DE-BRIGNON** (Brignon, Gard) ; MP 18/19 (Escarguel et al., 1997) ; Eocène supérieur ; Priabonien. Coll. UM2-STL SCX 4761).

Par la présence de deux épipلاstrons légèrement différents au moins deux taxons sont présents dans ce gisement. Le premier (Pl. 86, fig. F et G) montre un épipلاstron à bord latéral droit, la pointe gulaire est à la suture épi-entoplastrale, le bourrelet gulaire est bien développé, plutôt long sur les côtés et assez plat. Le deuxième (Pl. 86, fig. H et I) montre un épipلاstron à bord latéral plus arrondi, les gulaire sont juste sur le début de l'entopلاstron, le bourrelet gulaire est plus court latéralement que le premier spécimen mais plus long médialement. Ce bourrelet gulaire est épaissi latéralement, à sommet légèrement arrondi. Ces deux spécimens sont proches des deux spécimens de Robiac (voir la discussion plus haut). Notons la présence parmi le matériel de ce gisement d'une PL1 (Pl. 86, fig. D et E) montrant une V1 plus étroite que la nucale (en lyre ?) qui pourrait correspondre au premier épipلاstron. Dans ce cas, il pourrait s'agir d'une forme proche de *Cucullemys* n. g.

**SAINTE-GERMAIN-LEMBRON** (Puy-de-Dôme) ; MP 25 (Huguenev, 1997) ; Oligocène supérieur ; Rupélien.

Un fragment de dossière MNHN 8410 (Pl. 86, fig. C) correspond à une forme indéterminée du groupe «*Palaeochelys* s. l.- *Mauremys*». Cette dossière montre des neurales à petits côtés antérieurs, des vertébrales étroites par rapport aux costales et des processus plastraux puissants. La position exacte des bords latéraux de la V1 n'est pas connue : a priori légèrement moins large que la V1 à légèrement plus large.

## 2.5. Etat des connaissances des Testudinidae d'eau douce fossiles eurasiens non étudiés dans ce travail

Au Tertiaire, en Europe de l'Est et en Asie centrale, des taxons de Testudinidae d'eau douce ont été décrits mais la pauvreté du matériel, des descriptions et des figurations ne nous permettent pas d'établir des relations claires avec les différents taxons européens. Aucun Testudinidae d'eau douce n'a été trouvé pour le moment en Europe de l'Est en en Asie centrale avant l'Eocène moyen (*Palaeochelys* sp. du Paléocène de Rona et Jibou en Roumanie (Vremir et Codrea, 1996) est à rapporter au genre *Ronella* (voir Gheerbrant et al., 1999)). D'autres taxons européens ne peuvent être étudiés que dans le cadre d'une étude plus globale sur les Testudinidae aquatiques du Tertiaire d'Eurasie.

Ces taxons sont présentés ici par âge.

### Eocène moyen

- ***Echmatemys chingaliensis* Kuznetsov & Chkhikvadze, 1974**, Kazakhstan, Bassin de Zajsan. C'est une forme à long bourrelet épiplestral qui pourrait avoir des relations avec les « Ptychogasteridae ».
- ***Grayemys amoenus* Chkhikvadze 1970a, *Grayemys minutissima* Chkhikvadze 1990 et *Grayemys gigantea* Chkhikvadze 1990** proviennent du Kazakhstan. *Grayemys amoenus* (dont le dessin proposé par Chkhikvadze 1970a est reconstitué à partir d'éléments isolés) est une forme intéressante à V1 plus étroite que nucale et à bords rectilignes ; à dossière légèrement dentelée à l'arrière ; à trois carènes, le sillon huméro-pectoral est postérieur à l'entoplastron, les gulars sont sur l'entoplastron. Le lobe antérieur est très resserré au niveau du sillon gularo-huméral formant une projection des épiplestrons vers l'avant. Ces taxons sont malheureusement insuffisamment figurés, il est possible qu'ils aient des relations phylogénétiques avec les taxons du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ».

### Eocène supérieur

- ***Echmatemys zaisanensis* Chkhikvadze, 1970b et *Echmatemys orlovi* Chkhikvadze, 1970b** (possible synonymie avec *E. zaisanensis*) du Kazakhstan, Bassin de Zajsan. Ce sont des formes à long bourrelet épiplestral pouvant être en relation avec les « Ptychogasteridae ».
- ***Zaisanemys longicervicalis* Chkhikvadze, 1990** du Kazakhstan, Bassin de Zajsan. Ce taxon présente une nucale et une cervicale très allongée vers l'avant avec une V1 plus étroite que la nucale (la nucale très allongée vers l'avant n'est pas présente au sein du groupe des « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* »).

### Oligocène

- ***Melanochelys longilabiata* Chkhikvadze, 1973 ; *Zaisanemys tolstikova* Chkhikvadze, 1990 ; *Zaisanemys gilmorei* Chkhikvadze, 1990 et *Zaisanemys index* (Chkhikvadze, 1971) (= *Zaisanemys borisovi*, Chkhikvadze 1989, p. 83)** sont des formes mal définies et mal figurées de l'Oligocène du Kazakhstan, Bassin de Zajsan. Pour Chkhikvadze (1973) ces formes n'ont pas de point commun avec les formes européennes.
- ***Echmatemys borisovi* Chkhikvadze, 1990**, Oligocène inférieur, Kazakhstan, Bassin de Zajsan. C'est une forme à long bourrelet épiplestral pouvant être en relation avec les « Ptychogasteridae ».

- ***Palaeochelys elongata* Gilmore, 1931**, Oligocène inférieur, Mongolie Intérieure, Nom Khong Obo, horizon Ulan Gochu. *Palaeochelys elongata* est considérée comme appartenant au genre *Melanochelys* par Chkhikvadze (1971 et 1973). Ce taxon pourrait être proche des *Mauremys* asiatiques.
- ***Emys strandi* Szalai, 1934** de Cetatuia (Cluj-Napoca, Roumanie) dans la Formation de Dancu [Oligocène inférieur, MP 23 et/ou 24 (Codrea, com. pers.)]. Ce taxon a été figuré par Szalai (1934 ; PL. I) ; par Mlynarski & Mészáros (1963, text-fig. 1 & 2, Pl. XIII & XIV) et par Mlynarski sous le nom de *Chinemys strandi* (1966, text-fig. 4 ; Pl. XVI, fig. 2 ; Pl. XVII, fig. 2). Ce taxon pourrait être rapporté au genre *Mauremys* et pourrait représenter le plus ancien *Mauremys* occidental connu. Les gulaires sont encore assez larges, chevauchant à peine l'entoplastron ; la V1 est large, un peu plus large que la nucale, en contact avec le sillon M1-2. Il est possible que soit présente une deuxième forme de Testudinidae aquatique dans le gisement car le fragment de nucale figuré par Mlynarski & Mészáros (1963, text-fig. 1, Pl. XIV) présente une V1 plus étroite que la nucale, a priori en lyre. Une révision de *Emys strandi* s'impose afin de définir sa place par rapport au genre *Mauremys*. Il est intéressant de noter que les analyses moléculaires de Honda et al. (2002 a et b) placent l'actuel *Chinemys* au sein des *Mauremys*.
- ***Ocadia turgaica* Kuznetsov & Chkhikvadze, 1977** et ***Chrysemys lavrovi* Kuznetsov & Chkhikvadze, 1977** de l'Oligocène Supérieur (Chattien in Chkhikvadze, 1990) du Bassin de Turgay (Kazakhstan), sont très intéressantes, elles pourraient être en relation avec les formes oligo-miocène d'Europe occidentale mais sont sans relation avec les genres actuels *Ocadia* d'Asie orientale et *Chrysemys* des Etats-Unis. Malheureusement, ici encore, une révision systématique de ces deux taxons s'impose.

### Fin de l'Oligocène et Miocène

- ***Palaeochelys rueckerti* Schleich, 1994b** (voir Schleich, 1994b, text-fig. 1 & 2, Pl. I, fig. 3 & 4 ; Pl. II, fig. 1) et ***Palaeochelys turcica* Schleich, 1994b** (voir Schleich, 1994b, text-fig. 3 à 5, Pl. I, fig. 1 ; Pl. II, fig. 4 & 5) pourraient être synonymes. Ces deux taxons proviennent de l'exploitation des Lignites de Kesan à Küçükdoğanca Kökü (12 km au nord-est de Kesan, Turquie) et dont l'âge est imprécis (Oligo-Miocène). D'autre part ces deux taxons n'appartiennent pas au genre *Palaeochelys* (pas de petite concavité postérieure sur la V5) mais sont très proches de celui-ci ou de *Mauremys* par les vertébrales larges et la V5 sur la SP2.
- ***Ocadia malthaneri* Kuss, 1958** (voir Kuss, 1958, text-fig. 3, 4, 5 ; Pl.; VII, Fig. 7) de Büchelberg (près de Karlsruhe, Allemagne) provient de la partie inférieure des Oberen Hydrobien-Schichten, Aquitanien (MN 1-2) et pourrait être rapporté au genre *Mauremys*.
- ***Baicalemys gracilis* Khosatzky & Chkhikvadze, 1993** et ***Baicalemys moschifera* Khosatzky & Chkhikvadze, 1993**, de la fin de l'Oligocène à Miocène Moyen du Kazakhstan et de la Sibérie. Ces formes pourraient être proches des formes du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » du Miocène d'Europe occidentale.
- ***Palaeochelys gabuniai* Chkhikvadze, 1973**, Miocène, Aquitanien, Benara, sud de la Géorgie pourrait être proche de *Provencemys* n. g.
- ***Emys sukhanovi* Chkhikvadze, 1983**, Miocène supérieur, Ukraine. Ce taxon présente une nucale allongée et étrécie vers l'avant, le lobe antérieur du plastron est arrondi. Ce taxon n'a rien en commun avec les taxons présents en Europe occidentale.
- ***Sarmatemys lungi* Chkhikvadze, 1983**, Sarmatien Moyen (MN7-9 ?), Moldavie avec ces vertébrales très larges à angles latéraux très pointus est probablement proche de *Promalacoclemmys*.

- ***Clemmys iliensis* Khosatsky & Kuznetsov, 1971** du Miocène moyen du Kazakhstan (et non de l'Oligocène, Chkhikvadze, 1989) a été rapporté à au genre *Mauremys* (voir Chkhikvadze, 1989) et à *Melanochelys fontinalis* par Chkhikvadze (1973) puis à *Ocadia* par Chkhikvadze (1989). Ce taxon pourrait être rapporter au genre *Mauremys* ou pourrait correspondre à une forme très proche.

### Miocène supérieur et Pliocène

- « *Palaeochelys* » ***debroinae* Schleich, 1985b** provient du Miocène supérieur (Tortonien) du sud de l'Allemagne. Ce taxon est décrit sur des fragments peu diagnostiques et doit être attribué à un Testudinidae aquatique indéterminé du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ».
- ***Geoemyda eureia* Mlynarski, 1962**, du Miocène supérieur (MN7/8) au Pliocène de Pologne (Mlynarski, 1962 ; Mlynarski, 1966 ; Mlynarski, 1978 ; Mlynarski et *al.*, 1982 ; Mlynarski, 1980) pourrait être en relation avec des formes asiatiques ou avec les taxons tels que *Sakya* et *Clemmydopsis*.
- ***Geoemyda malustensis* Mlynarski, 1969** ; du Pliocène supérieur du sud de la Moldavie, Roumanie (voir aussi Mlynarski, 1980) serait proche des sakyinés selon Chkhikvadze (1973).
- ***Geoemyda mossoczyi* Mlynarski, 1964** ; du Pliocène supérieur de Pologne (voir aussi Khosatzky & Mlynarski, 1966 ; Mlynarski, 1966 ; Mlynarski, 1980) mais présent aussi en Hongrie, Roumanie, Pologne ; Ukraine et URSS (Mlynarski, 1977 ; Mlynarski 1980) pourrait être en relation avec des formes asiatiques ou avec les taxons tels que *Sakya* et *Clemmydopsis*.
- ***Emys semjonovi* Chkhikvadze, 1983, *Melanochelys boristhenica* (Tarashchuk, 1971) et *Melanochelys pidopickoi* (Khosatsky, 1946)** du Pliocène d'Ukraine sont des formes complètement différentes de *Mauremys*.
- ***Clemmys ukoï* Bachmayer, 1957** du Miocène supérieur de Gramatneudiedl (Bassin de Vienne, Autriche) est à rapporter au genre *Ptychogaster* (Lapparent de Broin, com. pers.).
- ***Mauremys alekperovi* Chkhikvadze, 1989** du Pliocène de l'ouest de l'Azerbaïdjan a été décrit sur des épipلاstrons isolés peu diagnostiques.
- ***Ocadia perplexa* Gilmore, 1931** du Pliocène de Mongolie intérieure (Nord du Tairum North Basin) pourrait être plutôt proche du genre actuel *Chinemys*.



# Chapitre 3 : Analyse cladistique



« L'arbre est connu par ses fruits, non par ses racines. »  
Proverbe espagnol.





## 3.1 Choix des extra-groupes

Le premier extra-groupe *Platysternon megacephalum* (Gray, 1831) (abréviation utilisée dans la matrice : *PLATY* ; figuré Pl. 5) est un Polycryptodira basal actuel d'Asie orientale. Les Platysternidae pourraient être un groupe-frère des Testudinoidea (Voir Hirayama, 1985). Bien qu'il présente ses propres apomorphies (forme plus élargie de la dossière antérieurement, élargissement particulier des épiploastrons, raccourcissement du pont...), *Platysternon* est dans l'ensemble très primitif par rapport aux Testudinoidea, ce qui permet de polariser de nombreux caractères. Le deuxième extra-groupe est *Elkemys australis* (Yeh, 1974) (abréviation utilisée dans la matrice : *ELK* ; figuré Pl. 3 & 4), taxon basal au sein des Testudinoidea (voir chapitre 1). Il a été préférentiellement retenu par rapport aux «Lindholmemydidae» (voir chapitre 1). Cependant, dans le texte, un parallèle est aussi fait avec les «Lindholmemydidae», ces derniers pouvant amener des renseignements phylogénétiques complémentaires.

Un deuxième parallèle est fait en général avec deux taxons basaux. Premièrement, *Kayentachelys aprix* Gaffney et al., 1987, du Jurassique inférieur des U.S.A., qui est considéré comme le groupe-frère des cryptodires. Ce taxon est documenté par les travaux synthétiques de Gaffney et al. (1987) et Gaffney (1990) ainsi que par les photographies mises à la disposition de France de Iapparent de Broin par M. De La Fuente, prises sur du matériel de l'A.M.N.H. (New York). Deuxièmement, *Proganochelys quenstedti* Baur, 1887 qui est la plus ancienne tortue connue, elle provient du Trias supérieur d'Allemagne (voir Gaffney, 1990). Ces deux taxons n'ont en fait pas été retenus comme extra-groupes car de nombreux problèmes d'homologie et de caractères non applicables se sont présentés lors de la définition et du codage des caractères.

Deux types de caractères ont été établis dans cette analyse. Le premier type est peu informatif au niveau de l'intra-groupe, il permet surtout de séparer un des extra-groupes (ou les deux) de l'intra-groupe. Le deuxième type de caractères concerne la globalité des taxons.

## 3.2. Généralités sur les caractères

### 3.2.1. Caractères non codés

Certains caractères souvent retrouvés dans la littérature non pas été codés dans cette analyse. Par exemple, Schaffer et al. (1997) proposent dans leur phylogénie le caractère «carapace tricarénée» (caractère 93) avec seulement deux états «0 : présent» ou «1 : absent». Ils ne prennent pas en compte la présence d'une seule carène fortement marquée (à tubercules, comme chez *Graptemys*, alors codé «0 : absent») ou la présence de trois séries de bombements comme chez *Proganochelys*. De plus, pour ce caractère, *Chinemys* est codée 0 alors que ce taxon possède trois carènes et aucun taxon de Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986), Batagurinae et Emydidae ne présente de carène dans leur phylogénie.

Yasukawa et al. (2001, caractère 24) considèrent la présence de trois carènes bien marquées comme dérivée chez les Geoemydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) et chez les Bataguridae ; la condition primitive étant la présence d'une seule carène médiane avec parfois deux carènes latérales peu marquées, sans crêtes visibles chez les deux extra-groupes qu'ils ont choisis (*Orlitia* et *Siebenrockiella*).

Au nœud des Testudinoidea, la condition primitive concernant l'absence ou la présence et la forme des carènes n'est pas connue. Chez les premières tortues, *Proganochelys* et

*Proterochersis* possèdent trois séries de bombements (une médiane et deux latérales). *Kayentachelys* ne possède ni carène ni bombement (?). Les «Lindholmemydidae» ne présentent aucune carène. Selon où l'on se place dans la phylogénie, le caractère «pas de carène» peut être considéré comme un état plésiomorphe ou apomorphe, trois carènes étant la modification des trois bombements primitifs.

Ici l'état des carènes a été jugé trop variable (en forme, en dimension et variabilité individuelle) pour pouvoir être codé. Par contre les carènes sont très diagnostiques au niveau spécifique et/ou générique.

### 3.2.2. Variations morphologiques

Quelques points sont à préciser concernant les variations morphologiques chez les chéloniens et plus précisément chez les Testudinidae. En effet, de nombreuses formes fossiles étudiées dans ce travail sont sujettes à des variations morphologiques de tous genres (anomalies, dimorphisme sexuel...). Ici est donc exposé un bref aperçu des connaissances sur le sujet des variations morphologiques chez les Testudinidae aquatiques (et préférentiellement chez *Mauremys*). Cet aperçu montre d'autre part pourquoi certains caractères habituellement retrouvés dans la littérature n'ont pas été utilisés et/ou codés dans ce travail.

Des tableaux de variations morphologiques chez *Mauremys leprosa* et *Mauremys caspica* sont disponibles en Annexe 2.

#### 3.2.2.1. Ontogénèse

Seuls les états de caractères de l'individu adulte ont été codés dans ce travail. En effet, chez les juvéniles, la morphologie est différentes : les écailles vertébrales sont beaucoup plus larges que les écailles costales par exemple (état primitif) ; les sutures entre les plaques ne sont pas complètes et sont encore ligamentaires (d'où la possibilité de néoténie).

Chez *Mauremys caspica*, les individus juvéniles ont une dossière et un plastron plus ronds que les individus matures, le rapport des longueurs des Pectorales/Humérales est aussi plus petit (Tok, 1999).

La taille et l'âge auxquels les individus sont matures sexuellement sont difficiles à apprécier : la taille varie selon les populations et même aux seins des populations (Lovich et al., 1990), le mieux étant de pouvoir juger sur la maturité des gonades sexuelles, ce qui nécessite une dissection (Yasukawa et al., 1996).

Chez *Terrapene carolina*, les juvéniles montrent une cervicale et des vertébrales beaucoup plus larges que chez l'adulte. Au long de la croissance de la dossière, ces écailles vont grandir plus vite dans le sens de la longueur que dans la largeur et à des taux de croissance différents pour avoir, à l'état adulte, des rapports de longueurs et de largeurs des différentes écailles propres à chaque espèce (Ernst et al., 1998). Ce phénomène est vrai pour toutes les tortues en général.

#### 3.2.2.2. Tératologie

De nombreuses tortues, actuelles et fossiles, présentent des anomalies de la carapace (dossière ou plastron) : ce sont en général des écailles surnuméraires ou des anomalies de couleurs ; les anomalies portant sur les plaques osseuses sont plus rares (petites plaques surnuméraires par exemple) (Zangerl, 1973 ; Stickel & Bunck, 1989). Ces anomalies sont courantes, mais pour Zangerl (1973) il y a deux sortes d'anomalies : la première tératologique (accident au cours du développement ontogénétique) ; la deuxième est considérée comme une

variation morphologique. Pour le deuxième cas, il s'agit de variation qui intervient de façon répétitive au sein d'un genre, d'une espèce ou d'une sous-espèce avec une certaine fréquence. Ce phénomène est appelé les « variations répétitives » (*repetitive variants*) par Zangerl (1973), et serait « l'expression phénotypique d'une variabilité génotypique ».

### 3.2.2.3. Variations intraspécifique et interspécifique de la formule plastrale

La formule plastrale est variable au sein d'une espèce (Lovich & Ernst, 1989 ; Ernst et al., 1997) mais elle peut être similaire entre certaines espèces d'Emydidae et de Bataguridae : exemple chez *Terrapene* et *Cuora* qui ont des plastrons très semblables superficiellement dans la formule plastrale, dans la forme et la charnière. Il s'agit dans ce cas de convergence (Ernst et al., 1997). L'étude de Lovich et Ernst (1989) sur *Chinemys reevesii* montrent que quatre formules plastrales sont représentées par 78% des individus, les mâles et les femelles n'ont pas de différences au niveau de la formule plastrale mais par contre celles-ci sont différentes chez les juvéniles. Par contre, ce cas de figure n'est pas valable chez *Graptemys pulchra* par exemple où il n'y a pas de différence entre les mâles, les femelles et les juvéniles (Lovich & Ernst, 1989). L'utilisation de la formule plastrale, avec les différences d'âge et de sexe qui peuvent intervenir est à prendre avec précaution (Lovich & Ernst, 1989). Tok (1999) a trouvé plusieurs points de variations sur *Mauremys caspica rivulata* : sur 22 spécimens, deux présentent une écaille abdominale qui n'est pas l'écaille la plus longue du plastron.

Un graphique de variations des écailles plastrales chez *Mauremys leprosa* et *Mauremys caspica* est disponible en Annexe 5, Graphique 15.

### 3.2.2.4. Autres variations des écailles

Les écailles inguinales et axillaires peuvent avoir des formes différentes (agrandies, réduites ou absentes) selon les sous-espèces (exemple de *Cuora amboinensis*, voir McCord & Philippen, 1988).

Différentes positions des contacts des écailles vertébrales avec les écailles marginales ont ici été codées dans l'analyse cladistique. Cependant, ces caractères sont à utiliser avec précaution car la position des vertébrales et des costales est assez variable (voir l'étude de Tinkle, 1962, sur les Emydidae notamment).

### 3.2.2.5. Le dimorphisme sexuel

En règle générale, chez les Tortues, les femelles sont plus grandes que les mâles et le plastron des mâles est légèrement concave (Zangerl, 1973 ; Gibbons & Lovich, 1990). Le SSD (« Sexual Size Difference » = Différence sexuelle de taille) est une appréciation du dimorphisme sexuel ; plus le SSD est grand, plus le dimorphisme est important.

Certains auteurs utilisent le SDI (« Sexual Dimorphism Index » = index de dimorphisme sexuel) pour quantifier ce dimorphisme sexuel, c'est un rapport des moyennes de la taille des individus du même sexe qui sont les plus grands sur la taille des individus du même sexe qui sont les plus petits (« size of larger sex/size of smaller sex », voir Gibbons & Lovich, 1990). Si le SDI est positif, les femelles sont plus grandes que les mâles, si le SDI est négatif, c'est le contraire. Le calcul du SDI peut être facilement biaisé, notamment par le choix de la taille à partir de laquelle les individus sont sexuellement matures ou par l'échantillonnage (voir Gibbons & Lovich, 1990).

Le SSD serait corrélé avec de nombreux facteurs : la dynamique des populations, le taux de croissance, la latitude, le type d'habitat, la nourriture disponible, la taille des prédateurs et l'intensité de la prédation, les comportements lors de la reproduction, le mode d'accouplement et la fréquence de reproduction chez les femelles (Gibbons & Lovich, 1990 ; St. Clair *et al.*, 1994 ; Pilgrim *et al.*, 1997). Par exemple, dans une même espèce, l'âge et la taille à maturité sexuelle peuvent varier selon les populations ou selon la répartition géographique (Gibbons & Lovich, 1990).

A l'heure actuelle, de nombreuses données manquent encore pour pouvoir corréler ces facteurs avec le SSD. La fréquence de la ponte et le nombre d'œufs pondus (nombreux œufs petits contre quelques œufs plus gros) pourraient aussi être des facteurs sur le dimorphisme sexuel (Forsman & Shine, 1995 ; Pilgrim *et al.*, 1997) ; cependant Rowe (1992) n'a trouvé aucune corrélation chez *Emydoidea blandingii* entre la taille et la masse des œufs par rapport à la taille des femelles (dossière et plastron) mais cela semblerait dépendre de la localité étudiée (donc du climat et de la latitude).

L'hypothèse de Berry & Shine (1980) sur le dimorphisme sexuel de différents groupes de cryptodires actuels se résume en trois points :

1- Chez les tortues terrestres, il existe des combats violents entre mâles et/ou un phénomène d'accouplement forcé avec les femelles non réceptives. Les mâles sont donc plus grands que les femelles.

2- Les tortues semi-aquatiques sont relativement moins mobiles, les combats entre mâles moins courants, mais l'accouplement forcé avec les femelles non réceptives existe. Les mâles sont aussi grands à plus grands que les femelles.

Dans ces deux cas, les grands mâles sont avantagés dans l'accès à l'accouplement, d'une part par la victoire lors des combats, d'autre part, par une supériorité de taille par rapport à la femelle.

3- Chez les tortues aquatiques vraies, la mobilité est grande (impossibilité d'immobiliser les femelles), les comportements pré-reproducteurs (parade) et le choix sélectif de la femelle sont importants, le comportement des mâles vus précédemment n'existe pas. Les femelles sont plus grandes que les mâles. Dans ce cas de figure, il y a plusieurs avantages : une femelle grande a une fécondité plus importante (fréquence des pontes, nombre et/ou taille des œufs plus importants), le petit mâle est beaucoup plus mobile pour parcourir son territoire et prospecter à la rencontre de femelles ; d'autre part, son énergie est investie dans cette quête plutôt que dans la croissance. Dans ce cas de figure, Gibbons & Lovich (1990) ont noté que le mâle était mature plusieurs années avant la femelle.

Ces hypothèses sont actuellement remises en cause (Gibbons & Lovich, 1990 ; Yasukawa *et al.*, 1996), notamment du fait que de nombreuses espèces ne suivent pas cette règle (par exemple chez la tortue terrestre *Testudo hermanni* le mâle est plus petit que la femelle) et aussi que l'accouplement forcé avec les femelles non réceptives n'existe peut-être pas (Gibbons & Lovich, 1990). Cependant Gibbons & Lovich (1990) sont d'accord avec Berry & Shine (1980) sur les faits et sur les avantages du dimorphisme sexuel chez les 3 catégories de tortues vues ci-dessus.

**Emydidae** (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) :

**Pseudemys** : les fémorales sont plus courtes chez les mâles et représentent moins de 10% de la longueur médiane du plastron (Seidel, 1994) ; chez les femelles *P. alabamensis*, l'épiplastron est plus fin et est plus court par rapport à la longueur médiane du plastron (Seidel, 1994) ; l'encoche anale des mâles est peu profonde (Seidel, 1994), chez certaines espèces, le bourrelet épiplastral est plus courbé chez les femelles (Seidel, 1994).

***Terrapene*** : Chez *Terrapene carolina*, les mâles sont plus grands que les femelles (Stickel & Bunck, 1989 ; Pilgrim et al., 1997 ; Ernst et al., 1998). Pour la même longueur de dossière, les mâles ont une neuvième périphérique plus large que les femelles (dossière plus large, plus évasée) et ont une masse moins importante ; cependant la polarité du SSD peut changer selon les espèces et les sous-espèces (Pilgrim et al., 1997). Les femelles ont une dossière plus haute et la largeur de la Vertébrale 2 est proportionnellement plus importante que chez les mâles (Ernst et al., 1998). Les jeunes tortues ont une croissance très rapide pendant les premières années (22,8%) ; entre 8 et 13 ans cette croissance ralentit, mais est plus grande chez les mâles que chez les femelles ; à partir de 14 ans (maturité sexuelle pour *Terrapene carolina*) le taux diminue encore beaucoup pour arriver à un taux de croissance pratiquement nul après 20 ans (Stickel & Bunck, 1989 ; Ernst et al., 1998). Chez *Terrapene ornata*, les femelles sont plus grandes que les mâles mais le taux de croissance des mâles est plus important, l'âge de la maturité sexuelle est plus précoce (Stickel & Bunck, 1989).

***Emydoidea blandingii***: de façon générale, les mâles sont légèrement plus grands et plus larges que les femelles dont la dossière est plus bombée et le rapport CW/PW est plus grand chez les mâles. Pour une même longueur de dossière, le plastron est plus long chez les femelles que chez les mâles (Graham & Doyle, 1979 ; Rowe, 1992). La SSD est plus ou moins importante selon les localités étudiées (Rowe, 1992).

***Graptemys*** : les mâles grandissent plus vite que les femelles, ils atteignent plus rapidement leur taille maximale que les femelles (Lindeman, 1998).

***Chrysemys picta*** : selon St. Clair et al. (1994), les individus des populations nordiques (et surtout les femelles) ont un taux annuel de croissance plus élevé que les populations australes qui ont pourtant une saison de croissance plus longue. Les mâles des deux populations atteignent la maturité sexuelle au même âge mais plus tôt que les femelles. Cependant, les femelles des populations nordiques atteignent leur maturité sexuelle à un âge plus avancé que les femelles du Sud ; dans les deux cas, elles ont donc une taille plus importante à maturité (leur taux de croissance étant plus élevé) par rapport aux mâles. Les femelles du Sud peuvent produire plusieurs couvées tout au long de l'été alors que les femelles du Nord ne se reproduisent qu'une fois dans l'année. Ces différences de maturité et de taille permettraient, selon St. Clair et al. (1994), des couvées plus nombreuses avec un taux de fréquence plus faible chez les femelles nordiques.

***Clemmys insculpta*** : les mâles sont plus grands que les femelles, cependant les mâles atteignent leur maturité sexuelle à une taille plus grande et à un âge plus avancé que les femelles (Lovich et al., 1990).

**Bataguridae** (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) :

***Mauremys mutica*** : La SSD est peu ou pas visible selon les populations, les mâles sont aussi grands que les femelles (Yasukawa et al., 1996).

***Mauremys annamensis*** : Les femelles sont plus grandes que les mâles (Yasukawa et al., 1996).

Le tableau 3.1 proposé ci-dessous résume les différences entre mâles et femelles (dimorphisme sexuel) selon les espèces.

**Tableau 3.1** : Dimorphisme sexuel de certains Emydidae et Bataguridae (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) d'après Berry & Shine (1980), Gibbons & Lovich (1990) et d'après les références citées dans le texte ci-dessus (M : mâle, F : Femelle, A : Aquatique, SA : Semi-aquatique, T : Terrestre).

Taxon	Dimorphisme sexuel	Habitat
<i>Batagur baska</i>	F > M	A
<i>Callagur borneoensis</i>	F > M	A
<i>Chinemys reevesii</i>	F > M	A
<i>Cuora flavomarginata</i>	F > M	A
<i>Kachuga</i>	F > M	A
<i>Mauremys annamensis</i>	F > M	A
<i>Mauremys caspica</i>	F > M	A
<i>Mauremys leprosa</i>	F > M	A
<i>Mauremys mutica</i>	M = F	A
<i>Ocadia sinensis</i>	F > M	A
<i>Rhinoclemys funerea</i>	M = F	A
<i>Rhinoclemys diademata</i>	F > M	A
<i>Chrysemys picta</i>	F > ou = M	A
<i>Clemmys guttata</i>	F > ou = M	SA
<i>Clemmys insculpta</i>	M > ou = F	T
<i>Clemmys mulhenbergii</i>	M > F	SA
<i>Clemmys marmorata</i>	M > F	A
<i>Deirochelys reticularia</i>	F > M	A
<i>Emydoidea blandingii</i>	M > ou = F	SA
<i>Emys orbicularis</i>	F > M	A
<i>Graptemys</i>	F > M	A
<i>Malaclemys terrapin</i>	F > M	A
<i>Pseudemys</i>	F > M	A
<i>Terrapene carolina</i>	M > ou = F	T
<i>Terrapene coahuila</i>	M > F	SA
<i>Terrapene ornata</i>	F > M	T
<i>Trachemys</i>	F > M	A

Le dimorphisme sexuel porte également sur le plastron pour certaines espèces. Chez *Mauremys japonica*, *M. iversoni*, *M. annamensis*, le rapport longueur médiane des anales / longueur de la carapace est beaucoup plus fort chez les femelles que chez les mâles (Iverson & McCord, 1994 ; McCord, 1997). Cela signifie que les femelles ont des anales relativement plus longues que les mâles et donc un lobe postérieur du plastron plus long. Ce rapport est aussi valable, mais dans une moindre mesure, pour la longueur des pectorales et celle des abdominales. Les femelles ont aussi une largeur du lobe postérieure relativement plus grande que celle des mâles (sauf *M. annamensis*, voir Iverson et McCord, 1994 ; McCord, 1997). Ces rapports sont vrais aussi chez *Mauremys mutica* où les femelles ont aussi un lobe antérieur plus large, un plastron plus large, un pont plus long (Yasukawa et al., 1996). Chez *Mauremys caspica caspica*, les mâles ont des fémorales plus longues que les abdominales et pour les femelles, le rapport est inverse. Même chose pour *Mauremys leprosa*, où les fémorales sont plus grandes que les pectorales chez les mâles (Lovich & Ernst, 1989).

Chez de nombreuses espèces actuelles, les femelles sont plus grandes et plus larges que les mâles (Cagle, 1946 ; Wilbur, 1975 ; Busack & Ernst, 1980 ; Moll, Groombridge & Vijatya, 1986). Les femelles ont aussi un plastron et un pont sternal plus longs (Busack & Ernst, 1980). Chez les femelles matures, une mobilité du lobe postérieur du plastron peut intervenir : des ligaments remplacent peu à peu la suture osseuse entre l'hypoplastron et la dossière (Moll, Groombridge & Vijaya, 1986).

Concernant la variabilité et le dimorphisme sexuel des Batagurinae et des Geomydinei (*sensu* Bour & Dubois, 1986), plusieurs études ont été effectuées sur des espèces ou des genres actuels, ce sont de bonnes sources d'informations. Voir notamment : Cagle, 1946 ; Busack & Ernst, 1980 ; Moll, Groombridge & Vijatya, 1986 ; Moll, 1986 ; Moll 1987.

### 3.2.2.6. Conclusion sur les différents points abordés ci-dessus

Les différents points abordés ci-dessus permettent d'apprécier les différents problèmes rencontrés lors du codage ou la définition des taxons. En premier lieu, le dimorphisme sexuel est important chez les chéloniens et ne s'exprime pas toujours de la même façon au sein des genres ou au sein des familles : il peut porter sur la taille ou sur les rapports d'écaillés etc.... En deuxième lieu, la variabilité intra-spécifique est importante, elle aussi, et les aberrations des écaillés ou des plaques sont nombreuses. Ce dernier point est visible sur les fossiles lorsque le matériel est abondant (exemple avec le gisement de Messel). Lors de la définition et du codage des taxons, il est donc nécessaire de bien analyser ce qui entre dans le cadre de la variation intra-spécifique de ce qui fait partie de la variation inter-spécifique. En effet, certains caractères sont alors difficiles à coder selon les taxons : par exemple, la position du sillon huméro-pectoral est généralement variable selon les genres ou les espèces mais certaines espèces présente une grande variabilité de ce sillon. De même pour la position du sillon V1-C1 par rapport au sillon M1-2 par exemple.

### 3.2.3. Note sur les diagrammes présentés

Les diagrammes présentés dans la partie suivante sont tous établis sur le même modèle : en ordonnées sont présentés des rapports de mesures (Largeur (Larg) / Longueur (Long) en général) ; en abscisses sont présentés les taxons par numéros.

Certains taxons sont présentés dans les diagrammes bien qu'ils ne soient pas étudiés dans l'analyse cladistique (*Merovemys ploegi* n. g. n. sp. ; *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. ; *Ptychogaster emydoides* ; *Clemmydopsis turnauensis*). En effet, l'incorporation de ces taxons dans les diagrammes permet simplement d'avoir une idée des variations des diverses mesures au sein de taxons d'un groupe proche des «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» : les «*Ptychogasteridae*». D'autre part, cela permet d'apprécier le côté homoplasique de certains caractères (par exemple le rapport Largeur/Longueur des gulaires très proche chez *Mauremys caspica* et *leprosa* et chez *Merovemys ploegi* n. g. n. sp.).

Un tableau des mesures est proposé en Annexe 3 et 4 (pour l'identification des différentes mesures voir Gmira, 1995 et voir l'identification des différentes plaques et écaillés et la terminologie utilisée aux Planches 1 et 2 et dans l'introduction de ce travail). Des graphiques annexes sont disponibles en Annexe 5.

La numérotation des taxons est la suivante (avec les abréviations des taxons utilisés dans la matrice):

- 1 : *Platysternon megacephalum* (PLATY)
- 2 : *Mauremys leprosa* (LEPRO)
- 3 : *Mauremys caspica* (CASPI)
- 4 : *Ptychogaster emydoides* de Saint-Gérand-le-Puy
- 5 : *Clemmydopsis turnauensis* de Sansan
- 6 : *Merovemys ploegi* n. g. n. sp.
- 7 : Reconstruction de la dossière de *Merovemys ploegi* n. g. n. sp.



- 8 : *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp.
- 9 : plastron de *Geiselemys ptychogastroides*
- 10 : *Palaeoemys hessiaca* (HESSIA)
- 11 : *Palaeoemys occitana* n. sp. (OCCITAN)
- 12 : *Palaeoemys* sp. de Monthelon (fragments de plastron)
- 13 : *Francellia salouagmirae* n. sp. (SALOUA)
- 14 : *Francellia messeliana* (MESSEL)
- 15 : ? *Francellia* sp. d'Ancely-La Livinière
- 16 : *Juvenemys labarrerei* n. g. n. sp. (JUVEM)
- 17 : ? *Juvenemys* sp. de Saint-Papoul
- 18 : *Owenemys testudiniiformis* (TESTUD)
- 19 : *Owenemys corroyi* (CORROYI)
- 20 : *Owenemys* sp. du Bassin Parisien
- 21 : *Euroemys kehreri* (KEHRERI)
- 22 : *Euroemys vidalenci* n. sp. (VIDALEN)
- 23 : *Borkenia oschkinisi* (OSCHK)
- 24 : *Borkenia germanica* (GERMAN)
- 25 : *Borkenia* aff. *oschkinisi* de Messel (M2)
- 26 : *Bergouniouxchelys vallisnerii* (VALLISNE)
- 27 : *Cucullemys crocheti* n. g. n. sp. (CUCUL)
- 28 : *Provencemys lachati* (LACHAT)
- 29 : *Provencemys laurenti* (LAUREN)
- 30 : *Cuvierichelys parisiensis* (PARIS)
- 31 : *Cuvierichelys* « *crassa* »
- 32 : *Cuvierichelys* sp. groupe *parisiensis* de la Roche-Ragot
- 33 : *Cuvierichelys* sp. groupe *parisiensis* de Yarmouth
- 34 : *Cuvierichelys iberica* (IBERICA)
- 35 : *Promalacoclemmys protogaea* de Haslach (PROTOG)
- 36 : *Promalacoclemmys protogaea* de Hessler (PROTOG)
- 37 : *Promalacoclemmys laharpi* (LAHARP)
- 38 : *Palaeochelys bussenensis* (BUSSEN)
- 39 : *Palaeochelys astrei* (ASTREI)
- 40 : *Palaeomauremys mlynarskii* (MLYNAR)
- 41 : *Palaeomauremys* « *tuberculata* » et autre spécimen de Rochette
- 42 : *Mauremys massiliensis* (MASSIL)
- 43 : *Mauremys pygolopha* et *Mauremys* sp. groupe *pygolopha-sarmatica* de France (PYGO)
- 44 : *Mauremys pygolopha* de Eibiswald (PYGO)
- 45 : *Mauremys sarmatica* et *Mauremys* sp. groupe *pygolopha-sarmatica* d'Allemagne et d'Autriche (SARMA)
- 46 : *Mauremys* « *sophiae* »
- 47 : *Mauremys portisi* (PORTIS)
- 48 : *Mauremys gaudryi* (GAUDRY)
- 49 : *Landreatchelys oweni*

### 3.2.4. Les taxons non codés

En raison de l'ambiguïté qui existe concernant certains taxons (voir la partie systématique pour *Cuvierichelys* « *crassa* », *Palaeomauremys* « *tuberculata* », *Mauremys* « *guntiana* ») ceux-ci n'ont pas été codés. D'autre part, *Landreatchelys oweni* n'a pas été codé car les informations concernant ce taxon sont insuffisantes.

### 3.3. Les caractères anatomiques

#### 3.3.1. Définition des caractères

##### 0. Présence d'inframarginales.

0 : oui.

1 : non (seulement présence d'écailles axillaires et inguinales).

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallsne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1

La présence d'une série complète d'inframarginales est la condition primitive présente chez *Proganochelys* et *Kayentachelys* (voir le caractère n°101 de Schaffer et *al.*, 1997). La réduction des écailles inframarginales aux écailles axillaires et inguinales est une des principales synapomorphies des Testudinidae (voir la discussion sur les inframarginales, § 1.1.3). La réduction existe également au sein des pleurodires, effective dès *Proterochersis* Fraas, 1913 et la présence d'axillaires et d'inguinales bien écailleuses est exceptionnelle ensuite. Ici ce caractère a été utilisé pour séparer les deux extra-groupes de l'intra-groupe.

Ce caractère a été pondéré (poids de 2).

##### 1. Position des processus axillaires : largueur du contact des processus axillaires sous les pleurales 1.

0 : Pas de contact avec la PL1 (par non-courbure médiale et verticale des processus, par ailleurs réduits en longueur).

1 : Processus larges, puissants, le bord médial et vertical est encoché ou non, touchant un tiers à la moitié de la PL1.

2 : Processus étrencis, le bord médial et vertical est encoché, touchant un tiers de la PL1.

3 : Processus étrencis, le bord médial et vertical est encoché, touchant un peu moins d'un tiers de la PL1, plus réduit que l'état 2.

4 : Processus étrencis, le bord médial et vertical est encoché, touchant juste l'extrémité de la PL1.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallsne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	2	?	2	2	?	?	?	2	?	3	3	?	4	4	4	1

La présence de processus plastraux axillaires et inguinaux bien développés, atteignant les plaques pleurales est une des synapomorphies des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) mais ce caractère se retrouve dans d'autres groupes (voir la discussion § 1.1.2.3 et § 1.1.3).

Chez *Proganochelys*, il n'y a pas de contact entre les processus et les pleurales (cf. caractère 12 in Lapparent de Broin & Murelaga, 1999), il y a seulement un contact avec les périphériques. L'absence de contact avec les pleurales est considéré comme un état primitif (Peng & Brinkman, 1993 ; Lapparent de Broin et *al.*, 1996 ; Shaffer et *al.*, 1997 ; Lapparent de Broin & Murelaga, 1999).

📖 Références sur ce caractère pour d'autres groupes : caractères 120 et 121 de Hirayama & Chitoku (1996) pour les Dermochelyidae ; caractère 55 de Shaffer et *al.* (1997) ; caractères 12 et 14 de Lapparent de Broin & Murelaga (1999) pour les pleurodires, caractère 24 de Meylan & Gaffney (1989) pour les Trionychoidea.

L'état des processus axillaires à été codé sans tenir compte de la forme de ceux-ci. En effet, de nombreux fossiles étudiés ne permettent pas l'observation correcte des processus (lorsque la dossière est complète, les processus sont écrasés à l'intérieur ; lorsque les plastrons ou des fragments de plastron sont bien conservés, disponibles sur les deux faces, les processus, formant une proéminence, sont brisés). Pourtant ce caractère est très intéressant : la forme exacte des processus, leur largeur, leur longueur, leur direction et la forme du bourrelet médian (forme, épaisseur, longueur ; ou son absence) permettent parfois de bien différencier les formes et apporteraient des éléments de relations phylogénétiques supplémentaires et de compréhension du mode de réduction ou de développement de ces processus au sein des différents groupes.

De nombreux taxons éocènes ont été codés sous le même état de caractère (état 1) mais il est clair que si l'insertion sous la PL1 est relativement la même, le développement en largeur des processus n'est pas le même.

La position du processus axillaire par rapport aux périphériques n'a pas été codée. Ce caractère est peu informatif au niveau de l'intra-groupe : en effet, sur tous les spécimens examinés, la partie antérieure du processus axillaire de termine toujours dans le coin antérieur proximal de la périphérique 3, plus ou moins en contact avec le coin postérieur proximal de la périphérique 2. Ce caractère permettrait de séparer *Platysternon* du reste des taxons et l'état n'est pas visible chez *Elkemyis australis*. D'après Lapparent de Broin & Murelaga (1999), chez les cryptodires primitifs, postérieurs à *Kayentachelys*, l'insertion du processus axillaire se fait sur la périphérique 3. Au sein des taxons étudiés ici, la position du processus axillaire par rapport aux périphériques est donc primitive par rapport au reste du clade des Selmacryptodira (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988).

📖 Caractère traité dans d'autres groupes : caractère n°13 de Lapparent de Broin & Murelaga (1999) pour les pleurodires.

## 2. Position des processus inguinaux : contact des processus inguinaux sous les pleurales 5 et/ou 6.

0 : Pas de contact avec les pleurales (par non-courbure médiale et verticale des processus, par ailleurs réduits en longueur).

1 : Processus larges, puissants, le bord médial et verticale est encoché ou non, touchant un tiers à la moitié des pleurales.

2 : Processus étrencis, le bord médial et verticale est encoché, touchant moins d'un tiers des pleurales.

	Platyst	Elkam	hessia	occitan	messel	saloua	vitalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juven
0	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	1	?	?	?	?	1	?	2	1	?	?	2	2	1	

Pour ce caractère, il s'agit de la même constatation faite pour le caractère précédent (caractère 1). Il est intéressant de séparer ces deux caractères contrairement au codage de Hirayama et *al.* (2000) car lorsqu'il y a réduction des processus plastraux, comme au sein des *Mauremys*, les deux processus n'évoluent pas en même temps : par exemple *Mauremys*

*pygolopha* et *M. sarmatica* ont le même stade de réduction des processus axillaires mais les stades de réduction des processus inguinaux ne sont pas les mêmes.

De même que pour les processus axillaires, la position du processus inguinal par rapport à la dossière (contact de la partie postérieure du processus inguinal sur les périphériques) n'a pas été codée. Sur tous les spécimens examinés, la partie postérieure du processus inguinal de termine toujours au niveau de la suture Per7-Per8-Pleurales. D'après Lapparent de Broin & Murelaga (1999), chez les cryptodires primitifs, postérieurs à *Kayentachelys*, l'insertion du processus inguinal se fait sur la périphérique 8. La position du processus inguinal par rapport aux périphériques est donc primitive par rapport au reste du clade des Selmacryptodira (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988).

### 3. Encoches axillaires et inguinales.

0 : encoches larges à moyennes.

1 : encoches réduites.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	1	1	0	1	1	1	0

Il y a des stades intermédiaires de réduction des encoches axillaires et inguinales entre l'état 0 et l'état 1 mais la préservation du matériel ne nous permet pas toujours de les observer correctement. De plus la largeur de ces encoches est intimement liée à la forme du plastron (caractère 28) et à la forme de la dossière.

### 4. Encoche antérieure de la dossière.

0 : encoche très large et très profonde formée par l'allongement extrême des Per1 et 2 à leur suture et par l'encoche de la nucale.

1 : encoche plus étroite et moins profonde, formée par l'allongement modéré des Per1 et parfois Per2 (au niveau de la Per1 ou au niveau de la suture Per-2) et avec parfois par l'encoche antérieure de la nucale.

2 : encoche faible à nulle.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	?	?	2	1	1	2	2	2	2	1	1	1	?	?	2	?	2	2	2	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

L'échancrure antérieure faible de la dossière est un caractère primitif (De La Fuente et Lapparent de Broin, 1997) que l'on trouve chez *Proganochelys* et qui s'amplifie secondairement chez divers groupes (Testudinidae par exemple). Il faut distinguer d'une part l'échancrure de la nucale seule (comme chez les Bothremydidae) ; d'autre part l'allongement antérieur des premières périphériques (laissant la nucale en recul par rapport à la bordure antérieure des périphériques).

Primitivement la nucale large et courte est échancrée et les périphériques sont courtes à l'avant (deux états primitifs, présents chez *Proganochelys*). Chez *Kayentachelys*, les périphériques s'allongent à l'avant (état dérivé) accentuant l'échancrure de la bordure antérieure avec une nucale primitive. Puis encore secondairement, soit les périphériques antérieures se réduisent (Lapparent de Broin et al., 1996), soit la nucale se réduit en largeur et s'allonge ; les deux phénomènes conjugués réduisent alors l'échancrure de la dossière. Cette

réduction de l'échancrure est commune chez de nombreux groupes de pleurodires et cryptodires.

Chez *Platysternon*, l'échancrure est forte et large (primitif), la nucale est large (primitif) et les périphériques allongées à l'avant (dérivé). *Platysternon* est très primitif par rapport aux GEOEMYDINEI et cet état est ici en fait un état de grade. L'échancrure des taxons étudiés ici et celle de *Platysternon* ne sont pas tout à fait homologues : chez les Geoemydinei il y a eu réduction de la largeur de la nucale alors qu'il n'y a pas réduction chez *Platysternon*.

Pour *Elkemys australis* le caractère n'a pas été codé car même si *a priori* ce taxon ne présente pas d'encoche, les photographies disponibles ne permettent pas de vérifier cet état. Bien que le dessin de Yeh(1974) représente *Elkemys australis* sans encoche de la dossière et que selon Danilov (1998) la nucale ne soit pas encochée ; l'état des périphériques antérieures ne permet pas d'affirmer ou de contester cette hypothèse.

### 5. Etat de la V1 par rapport à la nucale.

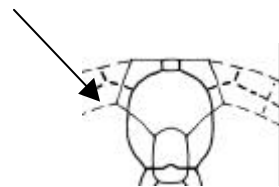
0 : la V1 ne dépasse pas latéralement les coins de la nucale (V1 plus étroite que la nucale)

1 : la V1 est aux coins de la nucale ou la dépasse un peu latéralement (V1 aussi large ou plus large que la nucale), elle ne dépasse par les bords latéraux de la Per1.

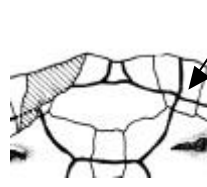
2 : la V1 est très large, elle dépasse bien la nucale latéralement, elle atteint presque ou dépasse latéralement la suture Per1-2.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1

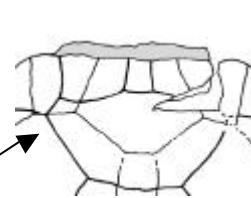
5(0) : *Palaeoemys hessiaca* (reconstitution)



5(1) : *Bergouniouxchelys vallisneri* (spécimen n°3)



5(2) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMNS 8504)



**Figure 3.1** : Illustration des états du caractère 5.

Ici *Platysternon* et *Elkemys australis* (formes à nucale large) n'ont pas été codés par rapport aux formes à nucale un peu plus étreécie (réduction présente chez certains « Lindholmemydidae ») et allongée. La largeur de la V1 a été codée par rapport aux coins de la nucale et non par rapport à la dossière. En effet, pour une même dimension de V1, la V1 apparaîtra plus petite que la nucale dans une forme à nucale encore large alors qu'elle apparaîtra plus large que la nucale dans une forme à nucale réduite. La V1 très large, beaucoup plus large que la nucale (elle-même très large) est un caractère primitif présent chez *Kayentachelys*. Cependant, l'élargissement de la V1 par rapport à la nucale étreécie peut être un caractère réversif (voir Lapparent de Broin & Van Dijk, 1999).

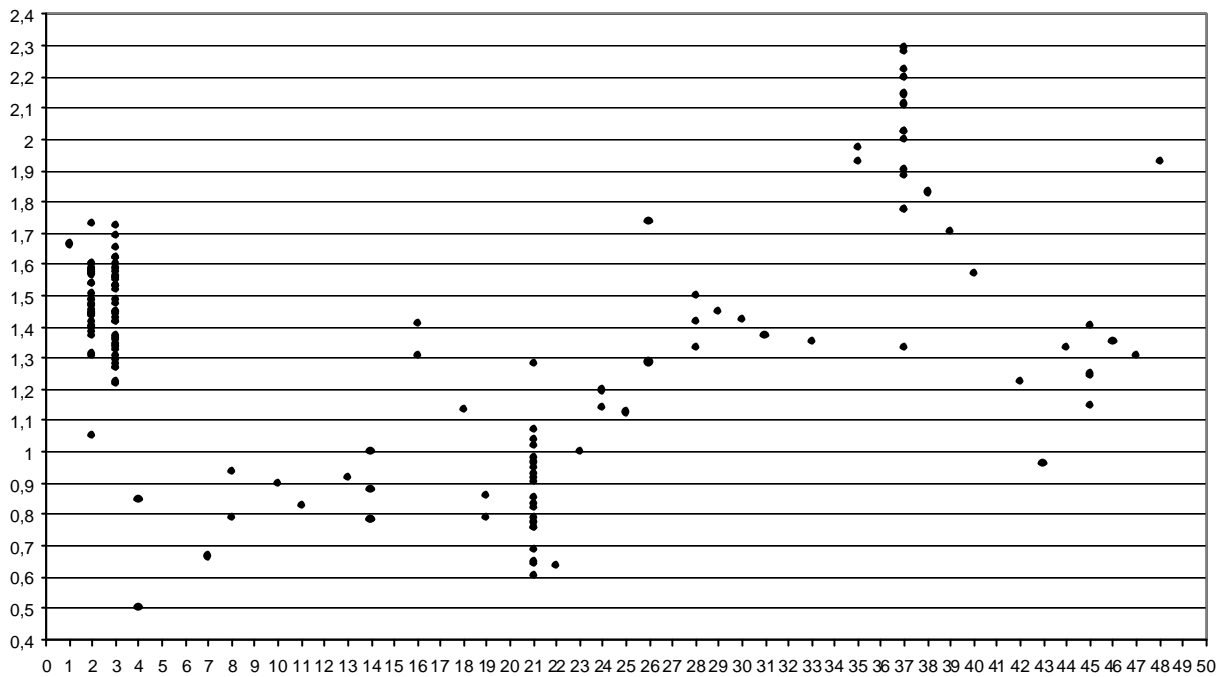
Ce caractère est lié avec les deux caractères suivants (6 et 7). Bien qu'ils se ressemblent *a priori* ces trois caractères permettent de séparer les différentes formes car les taxons ne présentent pas tous la même combinaison de caractères.

**6. V1 : Largeur par rapport à sa longueur.**

- 0 : V1 étroite par rapport à sa longueur : Larg/Long inférieur à 1,2.
- 1 : V1 large par rapport à sa longueur : Larg/Long entre 1,7 et 1,2.
- 2 : V1 très large par rapport à sa longueur : Larg/Long supérieur à 1,7.

Playst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	?	1	1	2	2	2	2	1	1	1	1	0	2	1	1	1

Largeur V1 / Longueur V1



**Graphique 3.1 :** Larg V1/Long V1 en fonction des taxons (numérotation des taxons :voir § 3.2.3).

**7. Large contact de la V1 sur la M2 (V1 dépassant latéralement le sillon M1-2).**

- 0 : absent (contact V1) ou parfois contact avec le sillon M1-2 ou légèrement sur la M2 (variation individuelle).
- 1 : large contact de la V1 sur la M2 généralement toujours présent, parfois contact avec le sillon M1-2 seul (variation individuelle).

Playst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	

La V1 très large qui s'insère sur la M2 est considéré par Hirayama (1985) comme un caractère dérivé au sein des Batagurinae, acquis en parallèle plusieurs fois et pouvant être partagé avec certains Emydidae.

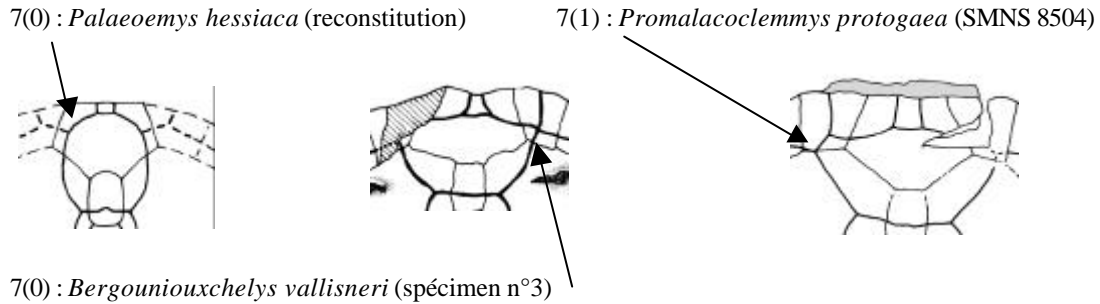


Figure 3.2 : Illustration des états du caractère 7.

### 8. Forme de la V1.

0 : La V1 est en lyre, plus ou moins bien formée.

1 : La V1 est à bords latéraux plus ou moins rectilignes (parfois légèrement arrondis vers l'extérieur), ses bords latéraux sont bien divergents vers l'avant.

2 : La V1 est à bords latéraux complètement arrondis et ses bords sont bien convergents vers l'avant.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1

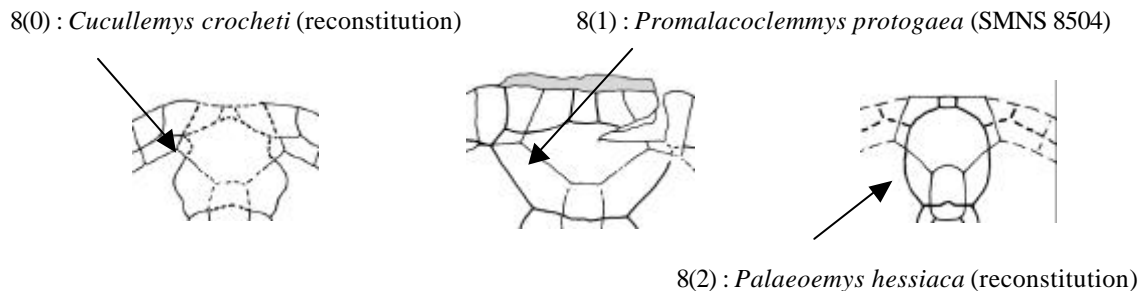


Figure 3.3 : Illustration des états du caractère 8.

Chez les «Lindholmemydidae», tous les cas de figures sont présents : V1 en lyre, V1 arrondie, V1 rectiligne. Il est donc difficile de savoir quel est l'état primitif de la forme de la V1 par rapport à une nucale réduite. Bien que ce caractère soit très homoplasique, il est très important car très diagnostique au niveau générique. D'un autre côté, ce caractère est parfois difficile à contrôler : chez les formes en lyre, la lyre peut être plus ou moins bien formée, et peut parfois ressembler à une forme à V1 arrondie au premier abord, mais il y a toujours un petit resserrement antérieur contrairement aux formes arrondies.

**9. Elargissement médian de la série vertébrale par rapport à la nucale : Largeur du sillon V2-V3 par rapport à la largeur maximale de la nucale.**

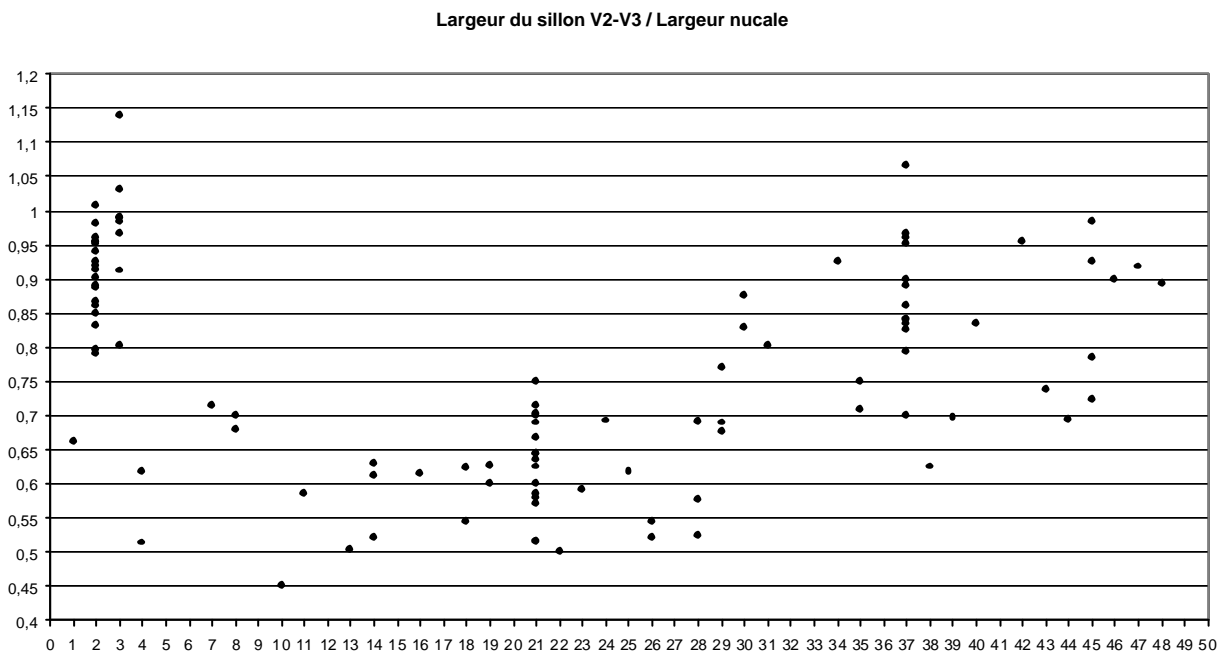
0 : Larg V2-V3/Larg Nu toujours inférieur à 75 %

1 : Larg V2-V3/Larg Nu toujours supérieur à 70 %

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messe	saloua	vitalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juven
-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	?	1	1	0	0	1	1	?	1	1	1	1	1	0

L'élargissement des vertébrales à été séparé en deux caractères : d'une part l'élargissement des vertébrales dans leur partie médiane (sillons V1-V2, V2-V3, V3-V4 et V4-V5), mesuré par rapport à la largeur maximale de la nucale ; d'autre part l'élargissement des côtés des vertébrales, la largeur maximale des vertébrales est alors mesurée par rapport aux sillons intercostaux. Ces deux caractères sont indépendants.

*Platysternon megacephalum* et *Elkemys australis* n'ont pas été codés car leurs nucales sont larges et courtes (primitives) par rapport aux taxons étudiés ici.



**Graphique 3.2 :** Largeur du sillon V2-V3 par rapport à la largeur de la nucale selon les taxons (numérotation des taxons : voir § 3.2.3).



**10. Elargissement de la série vertébrale par rapport aux costales.**

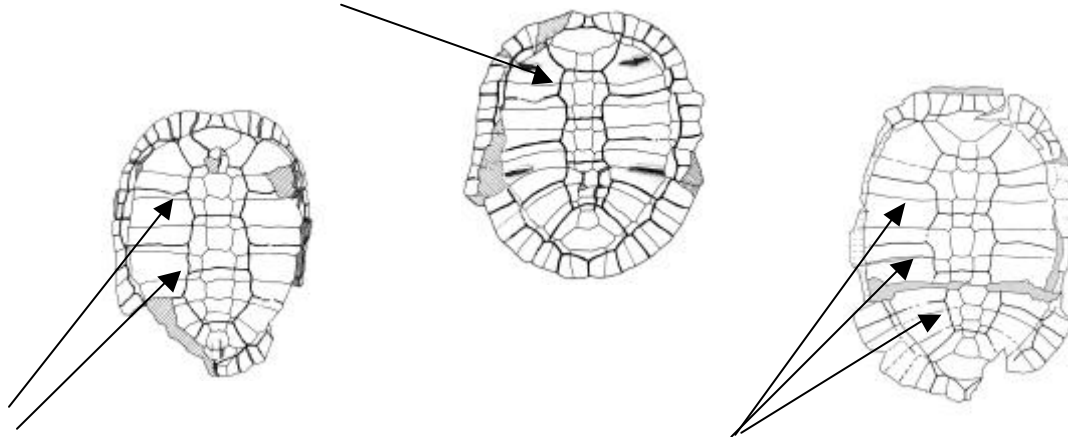
0 : série vertébrale étroite.

1 : série vertébrale élargie régulièrement : les V2, V3 et 4 sont à peu près égales en largeur (parfois V4 un peu plus large) et  $Larg\ V3/Larg\ C2-3$  est toujours supérieur à 80%

2 : série vertébrale élargie à l'avant : V3 élargie et surtout V2, en largeur  $V2 > V3 > V4$  et  $Larg\ V3/Larg\ C2-3$  est toujours supérieur à 100%

Plalyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mylna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1

10(0) : *Bergouniouxchelys vallisneri* (spécimen n°3, d'après Broin, 1977)



10(1) : *Mauremys gaudryi* (d'après Broin, 1977)

10(2) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMNS 8504)

**Figure 3.4** : Illustration des états du caractère 10.

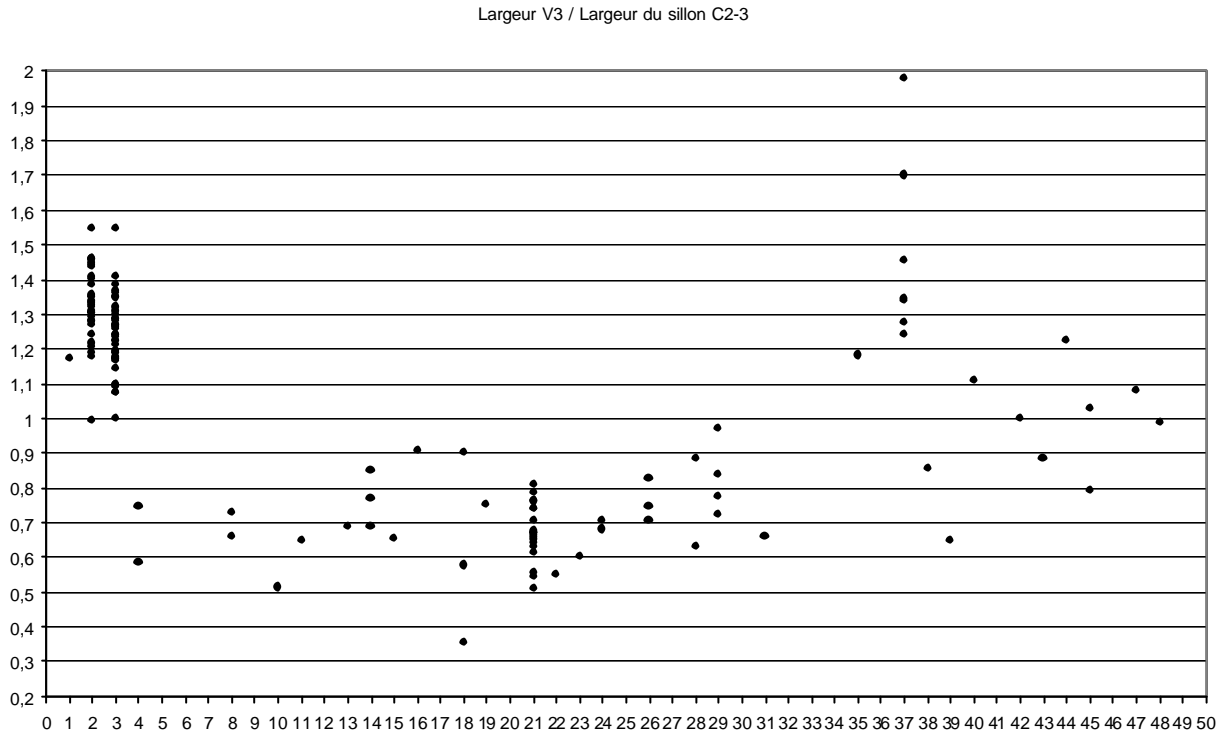
Ce caractère a été établi d'après Lapparent de Broin et *al.* (1996, p. 546) : « le caractère largeur du sillon entre costale 2 et costale 3 sur la largeur de la vertébrale 3 montre la réduction de la largeur des vertébrales, tendance très commune chez les tortues au cours de l'évolution ».

Les vertébrales plus larges que les costales est considéré comme un caractère primitif (Gmira, 1995, caractère 5) notamment visible chez *Proganochelys*, *Kayentachelys*, *Proterochersis* et *Otwayemys* Gaffney, Kool, Brinkman, Rich & Vickers-Rich. 1998. L'étrécissement des vertébrales par rapport aux costales est une tendance commune au sein des chéloniens. Cet étrécissement est apomorphe pour Hirayama et *al.* (2000, caractère 59) mais les auteurs ont intégré dans le même caractère des états sur la largeur des vertébrales par rapport aux costales et sur la largeur des vertébrales par rapport à leur longueur, j'ai préféré traiter seulement les proportions relatives des vertébrales d'un côté et des costales de l'autre ; la longueur et la largeur des vertébrales dépendant de la forme de la dossière.

Chez les « Lindholmemydidae », certaines formes présentent déjà une série vertébrale très réduite, bien moins large que les costales (*Hongilemys*, *Gravemys*).

📖 Autres auteurs traitant des vertébrales : Lapparent de Broin (*in prep.*) ; Peng & Brinkman (1993).

Contrairement à Lapparent de Broin (travail en préparation sur les Adocidae du Laos) qui sépare en deux caractères le degré d'élargissement et la forme de l'élargissement pour les besoins des Adocidae, j'ai préféré coder ces deux caractères en un seul convenant mieux aux Testudinidae : pas d'élargissement, élargissement de toutes des vertébrales régulièrement ou élargissement à l'avant.



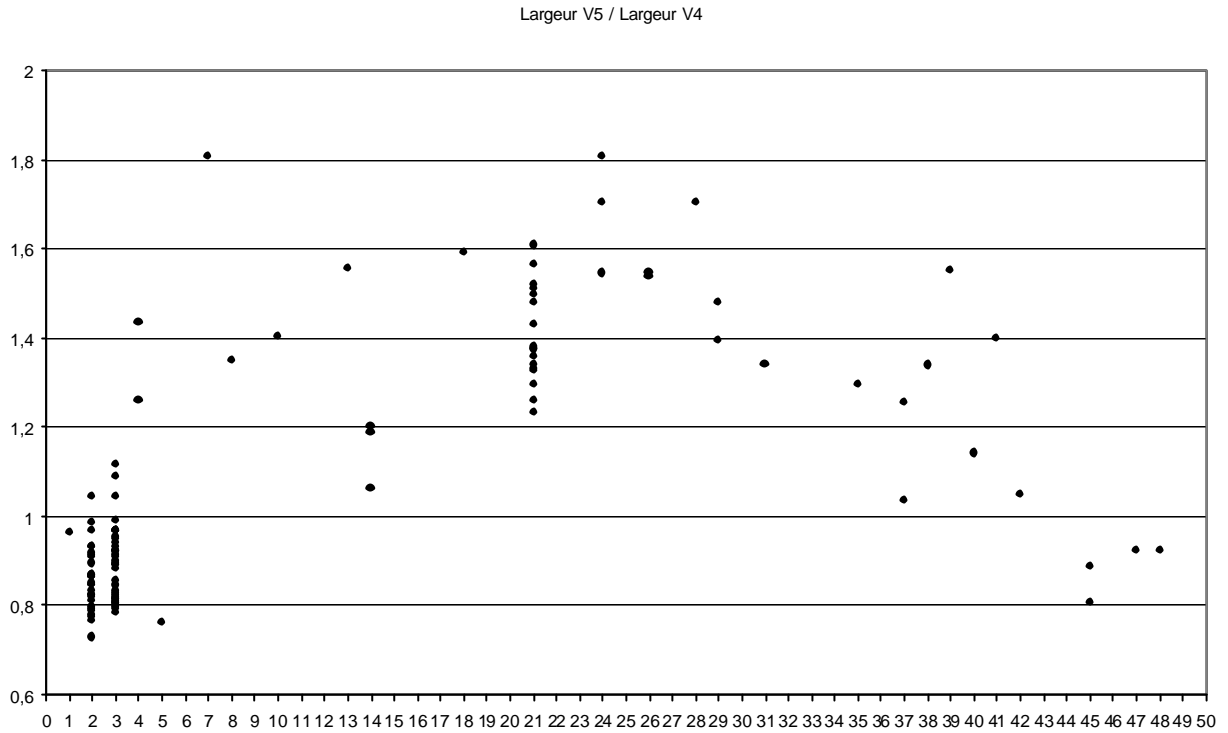
**Graphique 3.3** : Largeur de la Vertébrale 3 par rapport à la largeur du sillon C2-3 selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

**11. Rapport de la largeur des V4 et V5 : Larg V5 / LargV4.**

- 0 : Larg V5/Larg V4 est supérieur à 1 : la V5 est plus large que la V4.
- 1 : Larg V5/Larg V4 est inférieur à 1 : la V5 est moins large que la V4.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
1	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?	1	?	1	1	1	1	?

Ici *Mauremys massiliensis* n'a pas été codé à cause de sa position ambiguë (Larg V5/Larg V4 = 1,04).



**Graphique 3.4** : Largeur de la Vertébrale 5 par rapport à la largeur de la Vertébrale 4, selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

**12. Recouvrement de la cervicale par rapport à la nucale.**

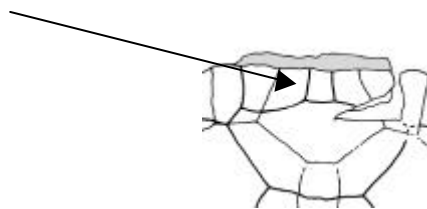
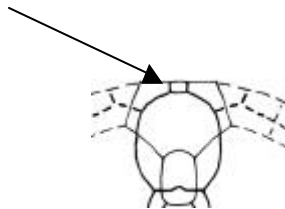
0 : Cervicale courte par rapport à la nucale : Larg Cer/Larg Nu globalement inférieur à 25 %

1 : Cervicale plutôt longue par rapport à la nucale : Larg Cer/Larg Nu globalement supérieur à 25 %

Playst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisine	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	?	1	?	1	?	1	1	?	1	1	1	0	0	?	1	1	1	?

12(0) : *Palaeoemys hessiaca* (reconstitution)

12(1) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMNS 8504)



**Figure 3.5** : Illustration des états du caractère 12.

Dans la forme de l'écaille cervicale il faut distinguer d'une part l'allongement de la cervicale sur la nucale et d'autre part l'étrécissement de la cervicale en avant et/ou en arrière.

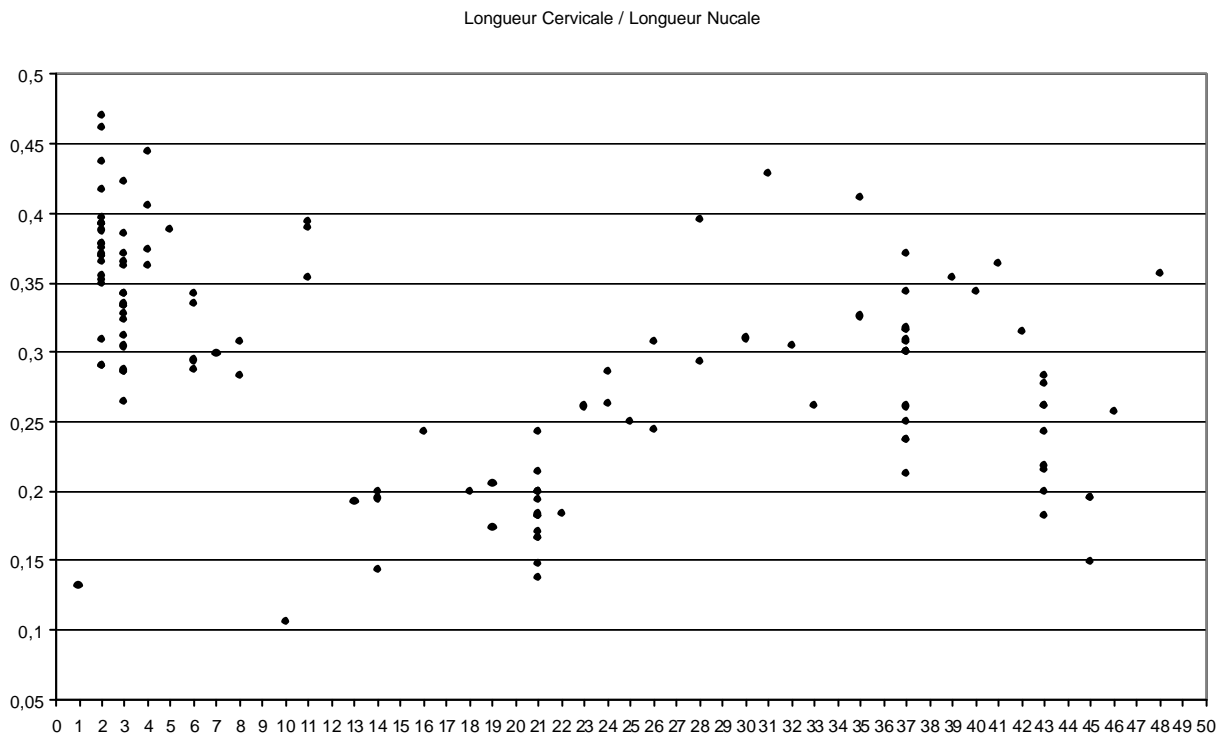
La longueur de la cervicale est codée ici par rapport à celle de la nucale. La longueur de la cervicale par rapport à la nucale dépend aussi de la taille de la nucale (caractère 22). Dans les « Lindholmemydidae », la cervicale est encore courte (*Mongolemys*, *Hongilemys*) ou déjà

légèrement allongée (*Gravemys*) au sein d'une nucale déjà étreécie et allongée (voir discussion dans les caractères de la nucale).

La cervicale très courte (et très large, deux caractères) par rapport à la nucale comme chez *Kayentachelys* est considéré comme l'état primitif (voir Lapparent de Broin et Van Dijk, 1999). la réduction en largeur est dérivée (Lapparent de Broin et *al.*, 1996 ; Lapparent de Broin & Van Dijk, 1999 ; Lapparent de Broin, *in prep.*). D'après Gaffney et Meylan (1988) et Schaffer et *al.* (1997), l'absence de cervicale est une synapomorphie des Pelomedusidae (nœud B4 in Gaffney et Meylan, 1988 ; Pelomedusoides *in* Broin, 1988) homoplasique chez certains Chelidae mais cette perte a lieu aussi par convergence chez certains Testudininei et certains Dortokidae (voir caractère 3 de Lapparent de Broin et Murelaga, 1999).

📖 Le caractère « écaille cervicale » a souvent été codé « absent/présent » selon les taxons étudiés : Meylan (1996, caractère n°26) ; Shaffer et *al.* (1997, caractère n°41) ; Tong et *al.* (1998, caractère n°13). Dans la présente étude, le processus de perte de la cervicale ne nous intéresse pas puisque que tous les taxons codés présentent une cervicale.

Le caractère de la largeur et de la forme de la cervicale (cervicale étreécie à l'avant, avec un bord postérieur sinueux...) n'est pas codé dans cette étude. En effet la forme de la cervicale peut être variable (variation intraspécifique et interspécifique), le codage de la forme de la cervicale impliquerait du « bruit » au sein de l'analyse cladistique et serait peu informative. La forme et la largeur seront plutôt étudiées au niveau de la description des taxons.



**Graphique 3.5 :** Longueur de la cervicale par rapport à la longueur de la nucale, selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

**13. Repli de la cervicale sur la face interne de la nucale.**

0 : repli court à moyen.

1 : repli long.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	?	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	?	?	?	?	1	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	0

Tout comme le caractère précédent (cervicale sur nucale), le repli court de la cervicale est considéré comme primitif.

**14. Longueur du repli des écailles marginales 1 sur la face interne de la nucale et état du bourrelet transversal.**

0 : Faible repli des écailles en longueur et bourrelet faible ou absent.

1 : Repli des écailles bien développé, bourrelet faible à modéré.

2 : Repli des écailles bien développé, bourrelet fort.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	?	0	0	?	0	0	0	0	?	0	0	0	2	2	0	?	0	0	?	1	?	?	?	?	1	1	?	1	1	1	0

**15. Correspondance de la suture P11-2 avec les périphériques.**

0 : P11-2 sur le milieu de la Per3.

1 : P11-2 plus ou moins correspondant avec la suture Per3-4.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

Ce caractère a été établi pour séparer *Platysternon megacephalum* du reste des taxons.

**16. Correspondance des sutures des pleurales avec celles des périphériques à l'arrière de la dossière (après le pont).**

0 : Bonne correspondance à assez bonne correspondance, présence de petits décalages possibles entre les plaques.

1 : Mauvaise correspondance, il existe un fort décalage entre les plaques.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	?	0	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0	?	1	?	1	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0

La bonne correspondance des pleurales et des périphériques est considérée comme primitive. La perte de cette correspondance à l'arrière est fréquente au sein de nombreux groupes de chéloniens.

**17. Position des marginales par rapport aux périphériques, sur le pourtour de la dossière (sauf au niveau de la pygale et des Per11).**

0 : Les marginales sont plus ou moins en dessous des sutures périphériques-pleurales et s'il y a coïncidence, les M1 et M3 sont toujours plus courtes que les périphériques 1 et 2.

1 : Coïncidence totale sur tout le pourtour de la dossière (sauf pygale et Per11), à l'avant coïncidence des M1 à M3 avec les périphériques ou presque coïncidence.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroy	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallsne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?

La correspondance totale des sillons costo-marginaux et des sutures pleuro-périphériques sur tout le pourtour de la dossière (même à l'arrière) est considéré comme primitive (Lapparent de Broin, *in prep.*). Ici il ne s'agit pas de la même condition car cette correspondance n'est pas réalisée à l'arrière de la dossière (pygale et parfois Per11).

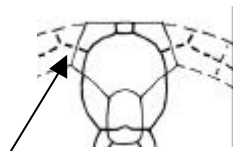
Ici, seuls ont été séparés les taxons qui ont toujours une correspondance des sillons et des sutures, les différents stades de recouvrement des marginales n'ont pas été codés car jugés trop variables (variation observée chez *Mauremys leprosa*).

**18. Avancée des marginales antérieures sur les pleurales : les M1 et/ou M2 atteignent les pleurales 1 ou les coins latéraux de la nucale.**

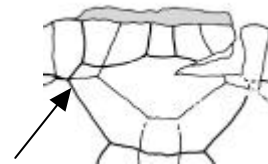
0 : non ou parfois (variabilité intra-spécifique).

1 : oui toujours.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroy	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallsne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?



18(0) : *Palaeoemys hessiaca* (reconstitution)



18(1) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMNS 8504)

**Figure 3.6** : Illustration des états du caractère 18.

Le faible recouvrement des M1 sur la nucale est ici considéré comme primitif. Dans ce caractère de recouvrement des M1 sur les périphériques et la nucale, il faut distinguer d'une part l'allongement des premières marginales sur les périphériques, d'autre part l'allongement des périphériques elles-même et l'allongement de la nucale. Chez *Kayentachelys*, les périphériques sont allongées, les marginales recouvrent moyennement celles-ci mais la nucale est encore courte ; chez *Platysternon*, les périphériques sont longues et les marginales 1 sont très longues. Au sein des taxons étudiés ici, la nucale ainsi que les périphériques sont allongées par rapport aux formes plus primitives. Au sein des autres Testudinidae aquatiques, la nucale et les périphériques peuvent être plus ou moins allongés (au maximum pour les deux chez *Ptychogaster*).

**19. Position du sillon C2-3 par rapport au marginales : contact de la C3 avec la M6.**

0 : Absence.  
1 : Présence.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mylna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	?	0	0	0	0	1	1	?	?	?	?	0	1	1	?	1	1	1	?	0	1	?	1	?	1	0	1	1	?

Pour Hirayama (1985), le fait de la présence d'un contact (large ou étroit) entre la M6 et la C3 est un caractère dérivé apparu une seule fois au nœud des Testudinidae (*sensu* Bour & Dubois, 1986). Et selon lui, ce caractère peut être réversif et perdu en parallèle plusieurs fois au sein de différents genres de Geoemydineï (Batagurinae sans palais secondaire). L'absence de contact entre la C3 et la M6 est donc ici considérée comme primitive.

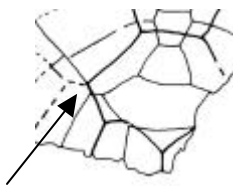
📖 Le caractère de la C2 en contact avec la M4 (par un point ou par un large contact) est considéré par Hirayama (1985) comme un caractère dérivé unique et acquis une seule fois chez les Batagurinae. En fait dans ses résultats ce caractère unit les genres *Morenia*, *Hardella*, *Kachuga*, *Callagur* et *Batagur* (Batagurinae à palais secondaire). Ce caractère n'a pas été codé ici mais il est présent chez *Mauremys gaudryi* et *portisi*.

📖 Les positions des marginales et des costales entre elles sont variables intra-spécifiquement : par exemple, pour l'espèce *Geoemyda silvatica* il y a large contact V1-M1 dans 90% des cas, juste contact V2-M5 = 80%, large contact V3-M7 = 90% et large contact V5-M11 = 65% (Moll, Groombridge & Vijaya, 1986).

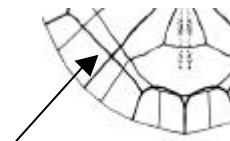
**20. Position du sillon C4-V5 par rapport au marginales : contact de la V5 avec la M10.**

0 : Jamais de contact : C4-V5 sur la M11.  
1 : Contact présent : C4-V5 sur M10-11 ou sur M10.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mylna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	0	?	0	1	?	0	1	1	?	?	1	0	1	0	0	?	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0



20(0) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMNS 8504)



20(1) : *Francellia salouagmirae* (reconstitution)

**Figure 3.7** : Illustration des états du caractère 20.

Le sillon C4-V5 qui atteint le milieu du bord antérieur de la M11 est considéré comme primitif, car visible chez *Kayentachelys* et chez *Platysternon*. Le contact V5-M10 est considéré par Hirayama (1985) comme un caractère dérivé acquis plusieurs fois en parallèle chez les Batagurinae. Ce caractère est partagé avec les Testudinineï mais pas par les Emydidae (selon Hirayama, 1985).

**21. Position de la vertébrale 5 par rapport à la pygale et la SP2.**

0 : Position de type 0 : Le sillon inter-M12 est plus court à aussi long que la pygale, les marginales 12 sont au niveau de la suture de la SP2 et de la pygale ou juste en dessous.

1 : Position de type 1: La V5 est bien à cheval sur la SP2 et la pygale, le sillon interM12 est court, restreint à la pygale, les M12 sont longues, chevauchant bien la SP2.

2 : Position de type 2: la V5 n'atteint pas la pygale, le sillon de la V5 et des M12 est bien sur la SP2, ainsi que l'extrémité antérieure du sillon interM12 qui est bien sur la SP2 ou sur la suture SP2-pygale.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroy	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	?	?	0	0	?	0	?	2	?	0	2	2	2	0	?	0	2	0	0	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2



21(0) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMNS 8504) et *Francellia salouagmirae* (reconstitution)



21(1) : *Palaeochelys bussenensis* (holotype) 21(2) : *Borkenia germanica* (GM-MLU VII-86-1950)

**Figure 3.8** : Illustration des états du caractère 21.

Ce caractère est très problématique car il a souvent été utilisé, notamment par McDowell (1964) pour séparer les Emydidae (à V5 sur la pygale, pour McDowell) des Bataguridae (à V5 sur la SP2).

En général, la limite de la V5 et les marginales sur la suture suprapygale-pygale est considérée comme primitive (Lapparent de Broin, *in prep.*).



**22. Longueur et largeur de la nucale par rapport à la dossière.**

0 : Nucale courte, très large à moyennement large pour sa longueur, à bord antérieur très large.

1 : Nucale longue, moyennement large, à bord antérieur large.

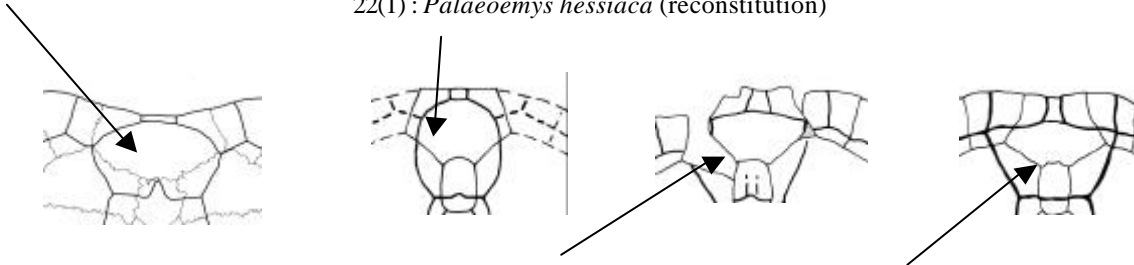
2 : Nucale longue, moyennement large à un peu étreécie, à bord antérieur un peu plus étreéci qu'à l'état 1.

3 : Nucale longue ou encore plus allongée vers l'avant, légèrement étreécie, à bord antérieur plus étreéci qu'à l'état 2.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1

22(0) : *Platysternon megacephalum* (MNHN 1998-4910)

22(1) : *Palaeomys hessiaca* (reconstitution)



22(2) : *Borkenia germanica* (GM-MLU VII-86-1950)

22(3) : *Palaeochelys astrei* (holotype, d'après Broin, 1977)

**Figure 3.9** : Illustration des états du caractère 22.

Ici deux caractères (longueur de la nucale, largeur de la nucale) ont été mis en un seul car difficiles à contrôler et à coder séparément (manque de matériel complet et de matériel de référence). La réduction du bord antérieur de la nucale est parfois liée avec son allongement.

La nucale courte (*Proganochelys*, *Kayentachelys*) est considérée comme primitive (voir De La Fuente et Lapparent de Broin, 1997 ; caractère 0 de Lapparent de Broin et Murelaga, 1999, pour les pleurodires).

**23. Série neurale.**

0 : Série neurale complètement irrégulière.

1 : Série neurale régulière à Ne1 quadrangulaire et Ne2 à Ne8 hexagonales à petits côtés antérieurs (pouvant parfois présenter quelques irrégularités).

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

Ce caractère a été établi pour séparer *Platysternon* du reste des taxons.

Ici les neurales irrégulières et nombreuses (visibles chez *Kayentachelys*, et en général avec une neurale 1 à petits côtés postérieurs) sont considérées comme primitives pour les cryptodires (état 0) comme pour les pleurodires (Gaffney, 1985 ; Lapparent de Broin et al., 1996 ; caractère 8 de Lapparent de Broin et Murelaga, 1999 ; Lapparent de Broin, *in prep.*). Au sein des cryptodires (comme chez les pleurodires) il y a une tendance à la réduction des

neurales (très poussée chez les Trionychoidea) parallèlement à la régularisation de leurs formes.

*Mongolemys*, *Gravemys*, *Lindholmemys* et *Hongilemys* présentent une série neurale régulière à 8 neurales à petits côtés latéro-antérieurs. Cette structure régulière est considérée comme primitive au nœud des Testudinoidea. L'irrégularité légère des neurales ou l'irrégularité bien marquée chez les Geoemydinei et les Testudininei (*sensu* Bour & Dubois, 1986) sont considérées comme des irrégularités secondaires et la présence d'une première neurale à petits côtés postérieurs est considérée comme une réversion (Hirayama, 1985 ; Lapparent de Broin et Murelaga, 1999). La forme de cette neurale 1 primitive subit de nombreuses transformations chez les pleurodires et chez les cryptodires, elle est très homoplasique (Lapparent de Broin & Murelaga, 1999).

📖 Des variations individuelles de la série neurale sont fréquentes mais n'affectent que quelques neurales (voir l'étude sur *Geoemyda « silvatica »* in Moll, Broombridge & Vijaya, 1986).

COMMENTAIRES : La forme de la série neurale peut être liée à la forme de la série des pleurales. En effet, chez *Ptychogaster* par exemple, la série est irrégulière mais d'une autre façon : elle est différenciée, alternant des neurales octogonales et des neurales quadrangulaires, médialement les pleurales correspondantes sont alors respectivement courtes et longues. Latéralement, cette différence de longueurs des pleurales est peu marquée. Chez les TESTUDININEI, cette différence est accentuée : les pleurales faisant face à une neurale octogonale sont très courtes médialement et très longues latéralement, pour celles faisant face à une neurale quadrangulaire c'est le contraire. Cette alternance de pleurales médialement courtes et longues et aussi liée à la forme de la dossière : une alternance très marquée traduit un fort bombement.

**24. Forme de la SP1.**

0 : SP1 trapézoïdale, à base très large, presque deux fois plus large que longue (entre 1,5 et 2).

1 : SP1 trapézoïdale, à base large ou à base étreécie (SP1 plus quadrangulaire).

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juven
0	0	0	?	1	1	?	1	?	1	?	1	1	?	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

24(0) : *Palaeoemys hessiaca* (reconstitution)

24(1) : *Palaeochelys astrei* (holotype, d'après Broin, 1977)



**Figure 3.10** : Illustration des états du caractère 24.

Chez *Proganochelys*, 1 est impossible de distinguer les éléments de la série neurale et les suprapygaux car les sutures ne sont pas visibles ; de même que pour les autres taxons triasiques (*Proterochersis*, *Palaeochersis*). Cependant on peut voir chez *Proganochelys*, qu'il n'y a pas de pygale et qu'il y a une large échancrure à la place (voir le caractère n° 1 de Lapparent de Broin et Murelaga, 1999).

Pour les suprapygaux et la pygale, *Kayentachelys* ne peut pas nous apporter des éléments sur la plésiomorphie des états de caractères, car elle est déjà très apomorphique. Nous nous aiderons donc des taxons asiatiques du Cénozoïque (voir Sukhanov, 2000). De plus chez *Kayentachelys*, il n'est pas possible de savoir si la première suprapygale est une vraie suprapygale ou si elle correspond à une neurale. D'après Hirayama et al. (2000, caractère 61), chez *Kayentachelys*, il peut y avoir deux cas de figure : un bloc de suprapygaux divisée en deux plaques égales ou une seule suprapygale (la première étant absente). Il existe donc une incertitude sur l'homologie de la «SP1 » et de la «SP2 » de *Kayentachelys* avec les autres taxons de cryptodires.

Les suprapygaux primitives (comme chez les genres *Xinjiangchelys*, *Ordosemys* Brinkman & Peng, 1993a ; *Glytops* Marsh, 1890...) sont peu différenciées : la SP1 est trapézoïdale ainsi que la SP2 (mais en trapèze inversé), les deux plaques formant un hexagone. *Platysternon* présente ce type de suprapygaux.

**25. Forme de la SP2.**

0 : SP2 de forme trapézoïdale inversée.

1 : SP2 mal individualisée par rapport à la SP1 et par rapport aux périphériques, trapézoïdale à légèrement hexagonale, les bords latéro-postérieurs et le bord postérieur ne sont pas bien individualisés l'un par rapport à l'autre.

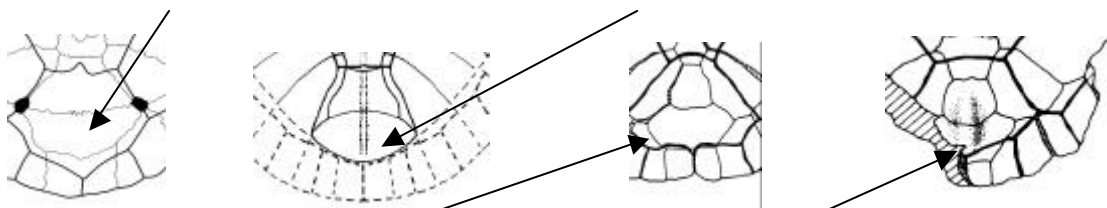
2 : SP2 bien individualisée, hexagonale, à bords latéro-antérieurs et latéro-postérieurs rectilignes et sub-égaux en longueur.

3 : SP2 bien individualisée, hexagonale, à bords latéro-antérieurs et latéro-postérieurs rectilignes, les bords latéro-postérieurs sont généralement plus longs que les bords latéro-antérieurs, l'angle formé par les deux côtés latéraux est avancé, le bord antérieur est généralement très concave.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messe	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	festud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	1	?	2	2	?	2	?	2	?	2	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	?

24(0) : *Platysternon megacephalum* (MNHN 1998-4910)

24(1) : *Palaeoemys hessiaca* (reconstitution)



25(2) : *Palaeochelys astrei* (holotype, d'après Broin, 1977)

26(3) : *Mauremys gaudryi* (d'après Broin, 1977)

**Figure 3.11** : Illustration des états du caractère 25.

**26. Forme de la pygale.**

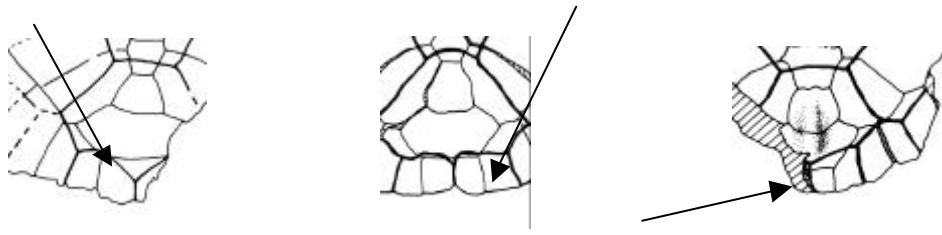
0 : Pygale longue, plus ou moins large, de forme carrée, aussi longue que large à légèrement plus large que longue.

1 : Pygale courte, large, de forme rectangulaire, franchement plus large que longue.

2 : Pygale encore plus courte que l'état 1.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juven
0	0	0	?	0	0	?	0	?	0	?	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	?	2	2	2	?

26(0) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMNS 8504) 26(1) : *Palaeochelys astrei* (holotype, d'après Broin, 1977)



26(2) : *Mauremys gaudryi* (d'après Broin, 1977)

**Figure 3.12** : Illustration des états du caractère 26.

La longueur de la pygale est ici relative. Chez les Testudininei, elle devient beaucoup plus longue au cours de leur évolution.

**27. Forme du plastron : forme du lobe antérieur.**

0 : Plastron à lobe antérieur quadrangulaire à légèrement trapézoïdal.

1 : Plastron à lobe antérieur franchement trapézoïdal.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juven
0	1	0	0	0	0	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	?

L'élargissement du lobe antérieur n'est pas homologue chez *Platysternon* à celui des Testudinidae. Mais cela revient ici au même car il est aussi bien quadrangulaire. Le lobe antérieur quadrangulaire et les bords latéraux du plastron rectilignes et peu convergents (vers l'avant pour le lobe antérieur, vers l'arrière pour le lobe postérieur) sont ici considérés comme primitifs pour les Testudinoidea. L'élargissement des lobes antérieur et postérieur est fréquent au sein des Testudinidae et déjà présent chez *Elkemys* (homoplasie). Cela correspond à une meilleure protection des membres et ce caractère est parfois lié à la largeur des encoches axillaires et inguinales (caractère 3).

Les deux espèces du taxon *Euroemys* n. g. n'ont pas été codées : la première possède un fort dimorphisme sexuel avec des plastrons étroits à lobes quadrangulaires pour les mâles, des plastrons plus élargis et à lobes plus trapézoïdaux pour les femelles. La deuxième est intermédiaire dans sa forme.

**28. Taille du plastron par rapport à la dossière.**

0 : Plastron très court à court, les extrémités antérieure et postérieure n'atteignent pas le repli des marginales.

1 : Plastron moyen à long, les extrémités antérieures et/ou postérieure atteignent le repli des marginales.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroy	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallsne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	?

**29. Type de bourrelet gulaire dorsal.**

0 : Repli dorsal des gulaire peu développé médialement et latéralement, formant latéralement un petit bourrelet arrondi très court. Ce petit bourrelet est situé sur le début des bords latéraux du lobe antérieur, à la limite avec le bord antérieur du plastron. La jonction dorsale gularo-humérale est transversale par rapport au plastron.

1 : Bourrelet gulaire de type 1: Bourrelet gulaire et repli des gulaire très peu développés. Le repli des gulaire est inexistant à la symphyse, il est un peu plus développé aux coins des épiplastrons se limitant à un simple et fin repli d'écailles. La jonction dorsale gularo-humérale est dirigée postérieurement sur le rebord latéral des épiplastrons. La jonction dorsale gularo-humérale est peu visible, elle se situe postérieurement par rapport à sa position ventrale.

2 : Bourrelet gulaire de type 2: Bourrelet gulaire et repli des gulaire plus développés qu'à l'état 1 mais restant court. Le repli des gulaire est légèrement développé à la symphyse ainsi qu'aux coins des épiplastrons. La jonction dorsale gularo-humérale est visible, légèrement développée, de direction oblique à longitudinale.

3 : Bourrelet gulaire de type 3: Bourrelet gulaire et repli des gulaire bien développés, le repli est plus ou moins long à la symphyse mais toujours bien développé et long latéralement. Présence de deux petits épaissements latéraux médialement à la jonction dorsale gularo-humérale ; ces épaissements sont plus ou moins développés et ne sont pas bien circonscrits, s'atténuant doucement postérieurement et médialement.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroy	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallsne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	?	1	1	?	2	2	2	3	?	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	?	?	?	3	3	3	3	3	3	3	2

Le bourrelet gulaire d'*Elkemys australis* n'est pas connu mais le bourrelet de type 1 peut être considéré comme l'état primitif pour le groupe «*Palaeochelys* s. l – *Mauremys* » et probablement pour les Testudinidae.

Les bourrelets latéraux gulaire peuvent être légèrement variables en longueur et en épaisseur, ainsi que le repli des gulaire à la symphyse.

Ici le bourrelet gulaire a été divisé en 3 caractères (30, 31 et 32).

**30. Longueur des bourrelets latéraux des gulaire (et sillon dorsal gularo-huméral) par rapport à la largeur des gulaire.**

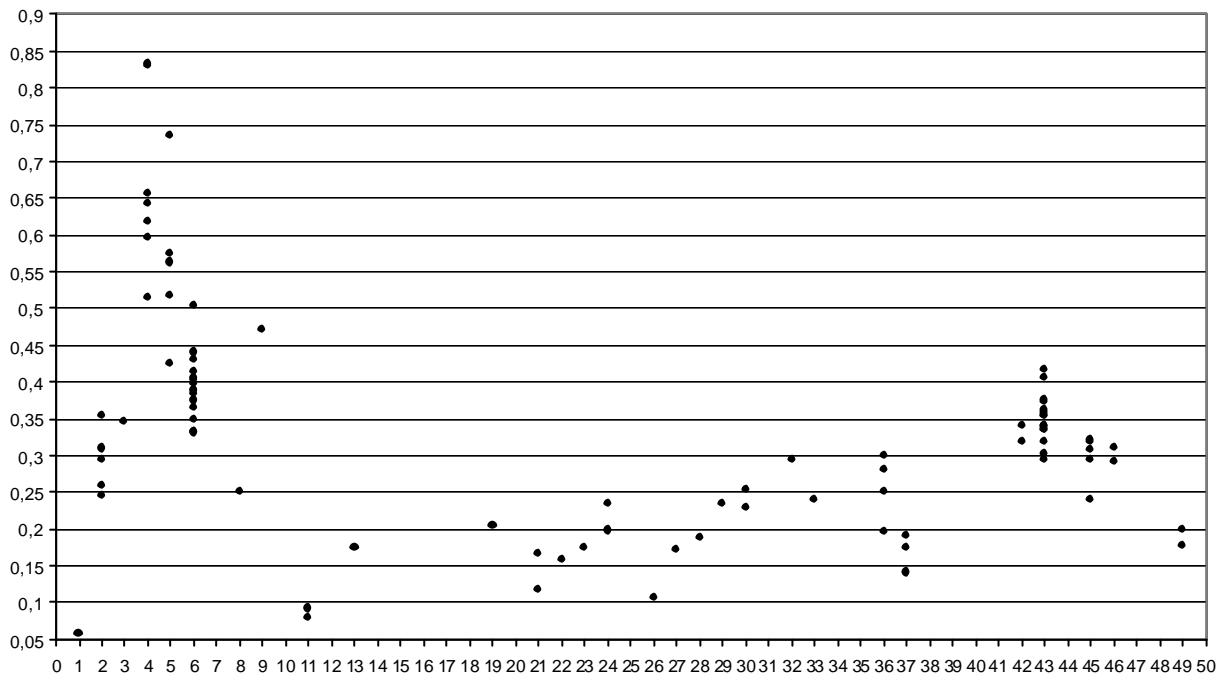
0 : repli très court : Long Gu-Hum/Larg Gu inférieur à 0,2.

1 : repli court : Long Gu-Hum/Larg Gu entre 0,2 et 0,3.

2 : repli long : Long Gu-Hum/Larg Gu supérieur à 0,3.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	?	0	0	?	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	?	?	?	2	2	2	?	?	2	2	0

Longueur du bourrelet latéral épiplestral /largeur des Gulaire



**Graphique 3.6 :** Longueur du bourrelet latéral épiplestral par rapport à la largeur des gulaire, selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

**31. Allongement fort du repli des gulaire à la symphyse épiplestrale, sur la face dorsale du plastron.**

0 : Absence.

1 : Présence.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0

**32. Recul des gulaires : position de la pointe postérieure des écailles gulaires par rapport à l'entoplastron.**

0 : pas de pointe gulaire et souvent présence d'une petite écaille entoplastrale.

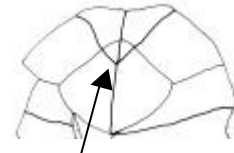
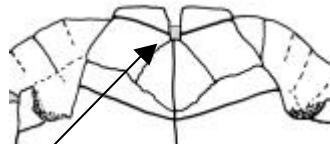
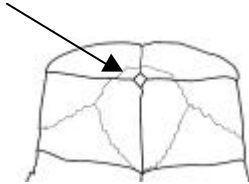
1 : pas de contact, juste contact entre les gulaires et l'entoplastron (sur la suture) ou parfois contact (variation).

2 : toujours contact avec la pointe des gulaires qui est bien sur l'entoplastron.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	2

Les gulaires courtes sont généralement considérées comme primitives et l'allongement des gulaires sur l'entoplastron est dérivé. Chez les «Lindholmemydidae», les deux états (1 et 2) de caractères sont présents.

32(0) : *Platysternon megacephalum* (MNHN 1998-4910)



32(1) : *Borkenia aff. oschkinisi* de Messel (IRSBN IG28502)

32(2) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMF 4802a)

**Figure 3.13** : Illustration des états du caractère 32.

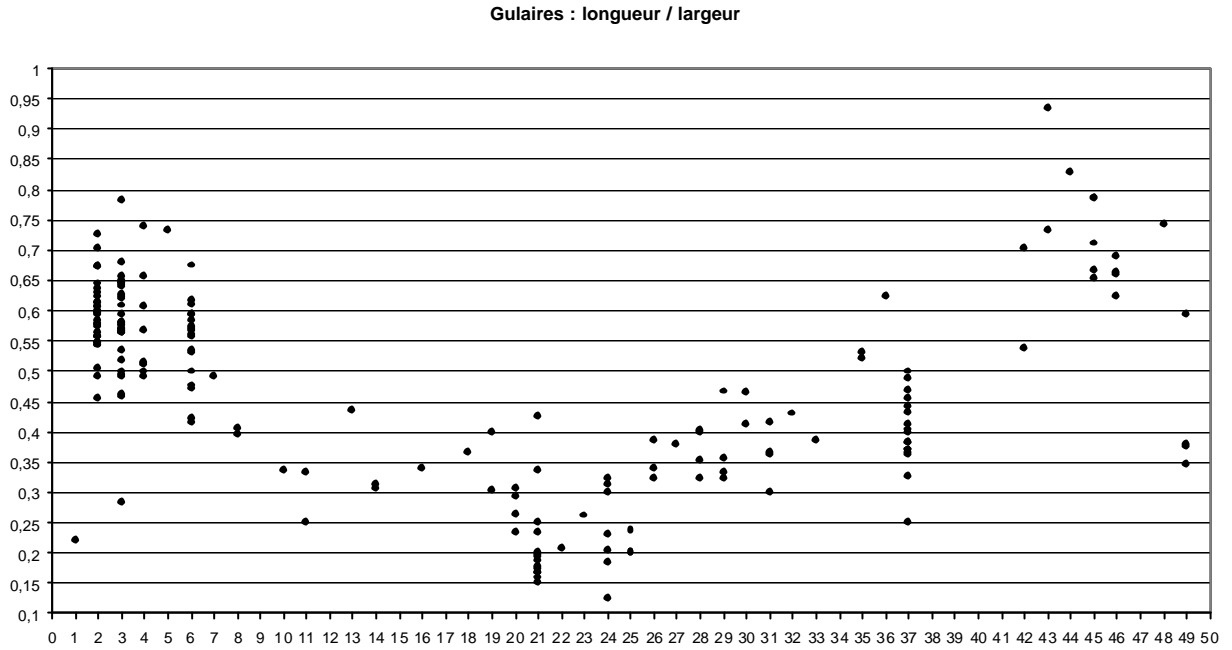
**33. Comparaison de la largeur et de la longueur des gulaires.**

0 : Gulaires larges et courtes : Long/Larg Gu inférieur à 45 %.

➤ 1 : Gulaires étroites et longues : Long/Larg Gu supérieur à 45 %.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0

La présence de deux écailles gulaires plus larges que longues est considérée comme un caractère primitif au sein des Testudinidae (voir Gmira, 1995).



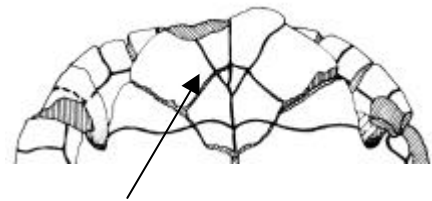
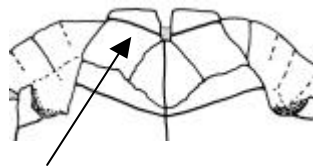
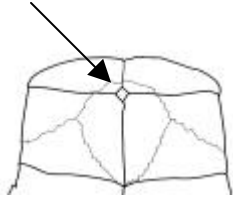
**Graphique 3.7 :** Longueur médiale des deux Gulaires par rapport à la somme de leurs largeurs selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

**34. Angle formé par les gulaires.**

- 0 : pas de pointe gulaire, angle proche de 180°.
- 1 : Angle ouvert, supérieur ou égal à 90°.
- 2 : Angle fermé, toujours inférieur à 90°.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	1	2	2	2	2	2	2	1

34(0) : *Platysternon megacephalum* (MNHN 1998-4910)



34(1) : *Borkenia* aff. *oschkinisi* de Messel (IRSBN IG28502)    34(2) : *Mauremys gaudryi* (d'après Broin, 1977)

**Figure 3.14 :** Illustration des états du caractère 34.



**35. Forme des sillons gularo-huméraux.**

0 : Rectilignes à légèrement sinueux.

1 : Généralement resserrés vers l'intérieur dans leur partie médiane.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mylna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0

35(0) : *Francellia messeliana* (reconstitution)

35(1) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMF 4802a)



**Figure 3.15 :** Illustration des états du caractère 35.

**36. Présence d'un resserrement du lobe antérieur au niveau du sillon gularo-huméral.**

0 : Absence du resserrement à resserrement faible (variation individuelle).

1 : Présence du resserrement : resserrement faible à fort.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mylna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	1	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0

Ce caractère peut être sujet à la variation individuelle. Or, chez *Cucullemys* n. g., il y a un léger resserrement au niveau du sillon gularo-huméral qui n'est pas très marqué. J'ai donc préféré le coder avec un « ? ».

**37. Forme du bord antérieur du plastron.**

0 : bord antérieur rectiligne à peu arrondi, peu ou pas saillant

1 : bord antérieur bien arrondi et saillant entre les gulaire, les gulaire forment deux convexités antérieures.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mylna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0

37(0) : *Francellia messeliana* (reconstitution)

37(1) : *Mauremys gaudryi* (d'après Broin, 1977)



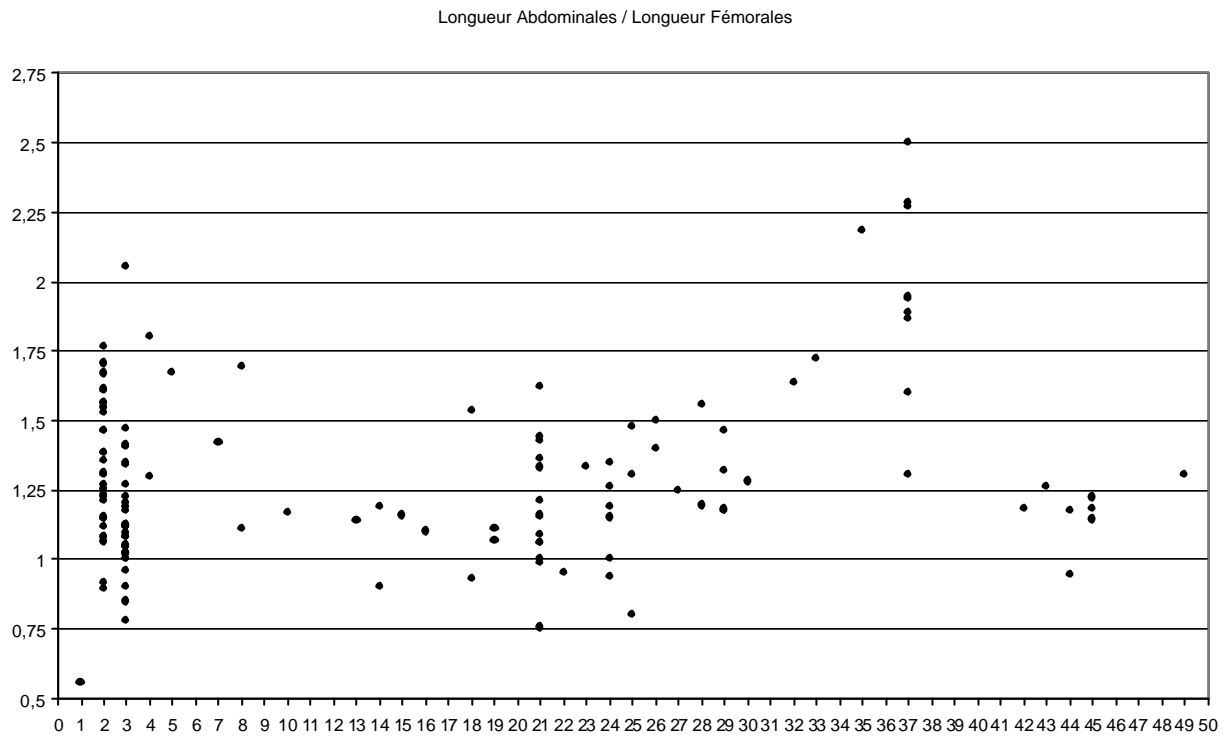
**Figure 3.16 :** Illustration des états du caractère 37.

**38. Rapport des longueurs des écailles fémorales et abdominales.**

0 : Fémorales très longues par rapport aux abdominales : Long Abd/ Long Fem > 175 %

1 : Fémorales courtes à longues par rapport aux abdominales : Long Abd/ Long Fem < 175 %

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messej	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juven
0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	1	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0



**Graphique 3.8 :** Longueur médiale des Abdominales par rapport à la longueur médiale des Fémorales, selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

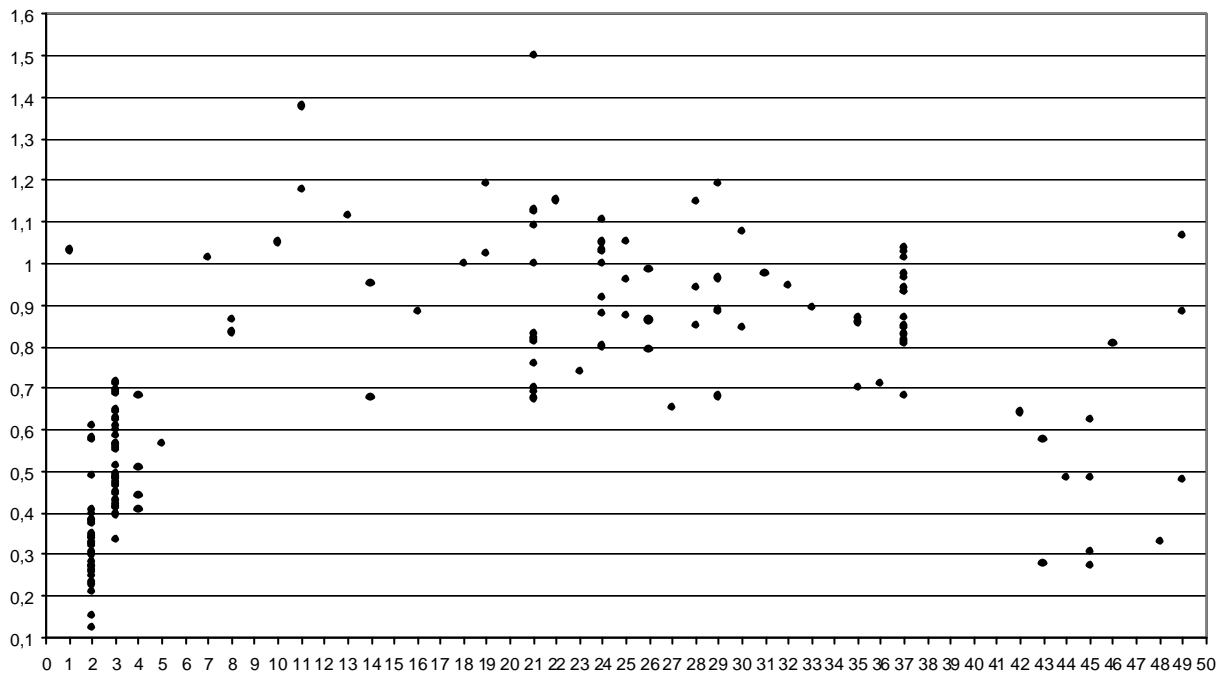
**39. Rapport des longueurs médiales des écailles humérales et pectorales.**

0 : Humérales longues par rapport aux pectorales : Long Hum/Long Pec > 70 %

1 : Humérales courtes par rapport aux pectorales : Long Hum/Long Pec < 70 %

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mylna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0

Longueur Humérales /Longueur Pectorales



**Graphique 3.9 :** Longueur médiale des Humérales par rapport à la longueur médiale des Pectorales, selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

Ce rapport est intéressant pour *Mauremys caspica* et *Mauremys leprosa* car il montre que la séparation faite par les néontologues de ces deux espèces sur ce caractère n'est valable que sur des populations distinctes dont on connaît la provenance.

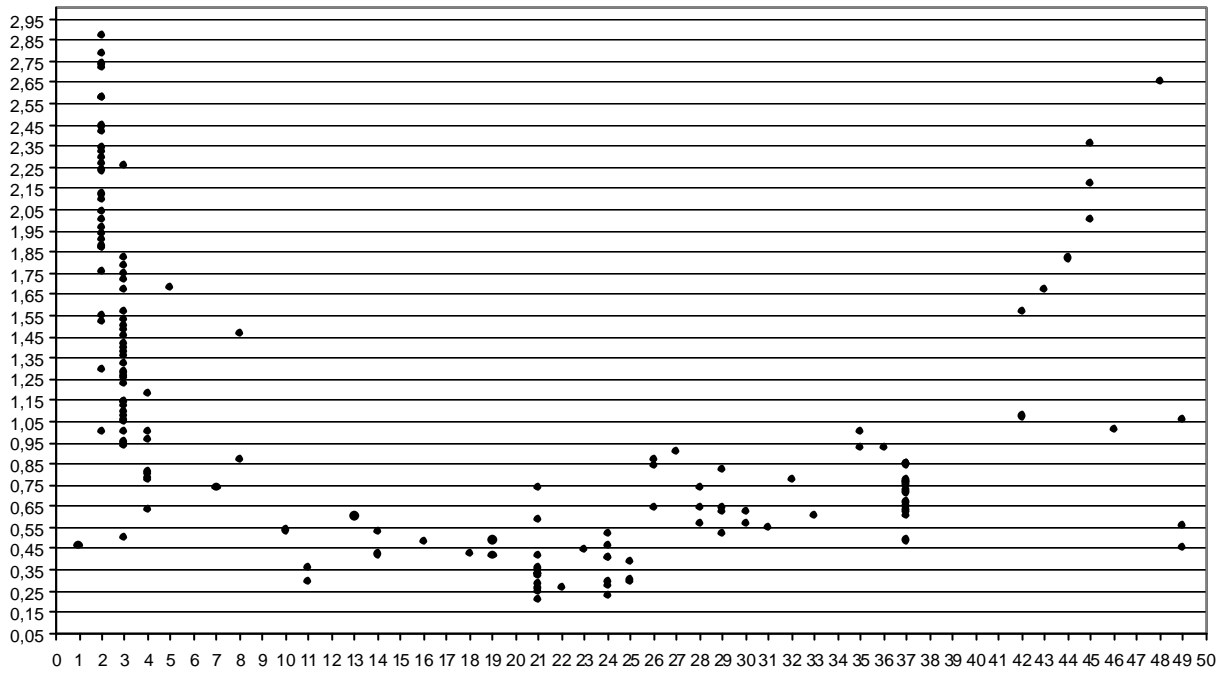
**40. Rapport des longueurs médiales des écailles gulaires et humérales.**

0 : Gulaires plus courtes que les humérales : Long Gu/Long Hum inférieur ou égal à 100%.

1 : Gulaires plus longues que les humérales : Long Gu/Long Hum supérieur ou égal à 100%.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mylna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0

Longueur Gulaires/Longueur Humérales



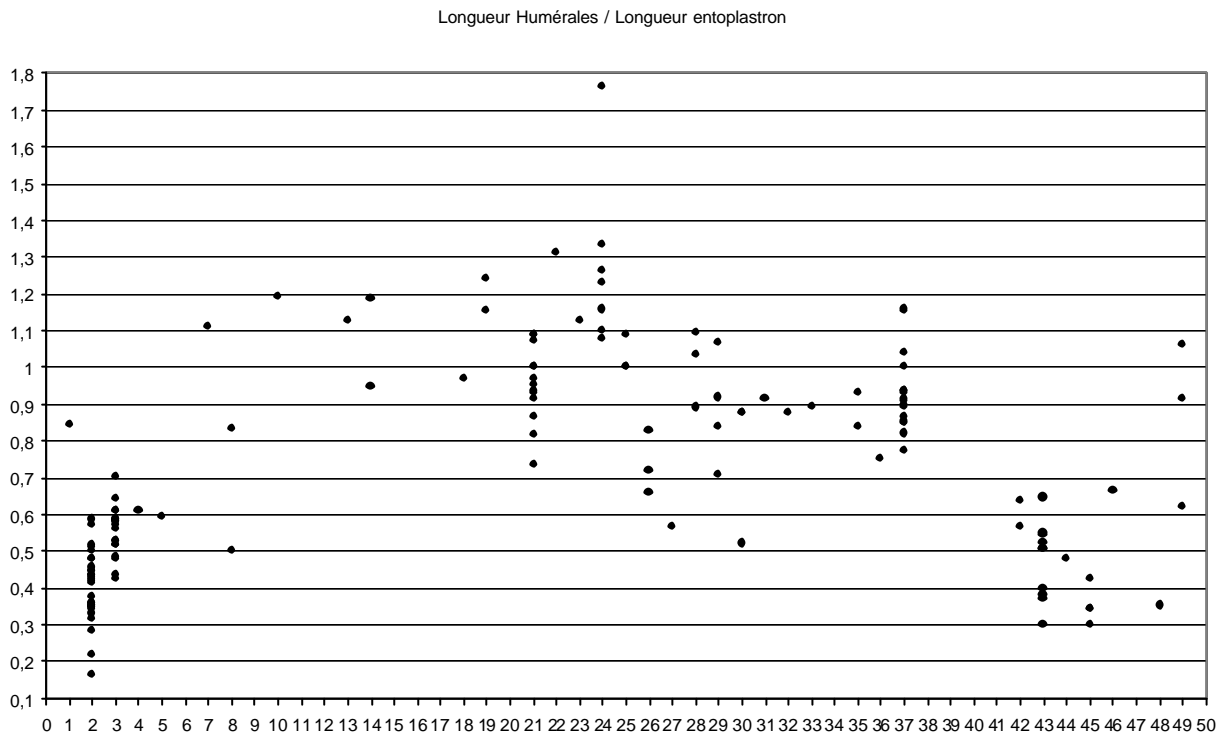
**Graphique 3.10 :** Longueur médiale des Gulaires par rapport à la longueur médiale des Humérales, selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

**41. Longueur médiale des humérales par rapport à la longueur médiale de l'entoplastron.**

0 : Humérales longues par rapport à l'entoplastron, Long Hum/Long Ento supérieur à 70%

1 : Humérales courtes par rapport à l'entoplastron, Long Hum/Long ento inférieur à 70%

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0



**Graphique 3.11 :** Longueur médiale des Humérales par rapport à la longueur médiale de l'entoplastron, selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

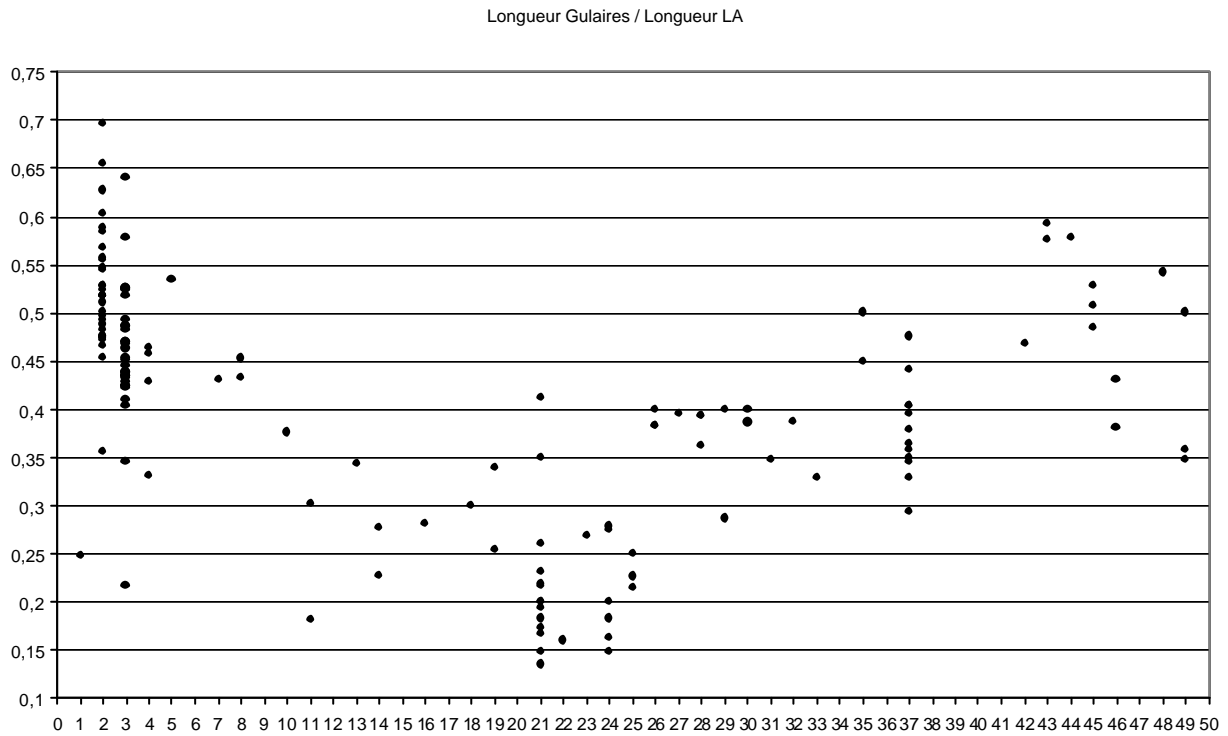
**42. Longueur médiale des gulaires par rapport à la longueur du lobe antérieur (au fond de l'encoche axillaire).**

- 0 : Gulaires courtes : Long Gu/Long LA toujours inférieur à 30 %
- 1 : Gulaires moyennes : Long Gu/Long LA entre 30 et 45 %
- 2 : Gulaires longues : Long Gu/Long LA supérieur à 40 %

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messei	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juven
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	2	1	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	0

Pour ce caractère d'allongement des gulaires, il aurait fallu calculer le rapport de la longueur des gulaires sur la longueur du plastron. Le matériel étant, la plupart du temps, fragmentaire, j'ai préféré faire ce rapport sur la longueur du lobe antérieur, beaucoup plus souvent conservé.

L'allongement des gulaires sur le plastron est considéré comme dérivé (voir caractère 33).



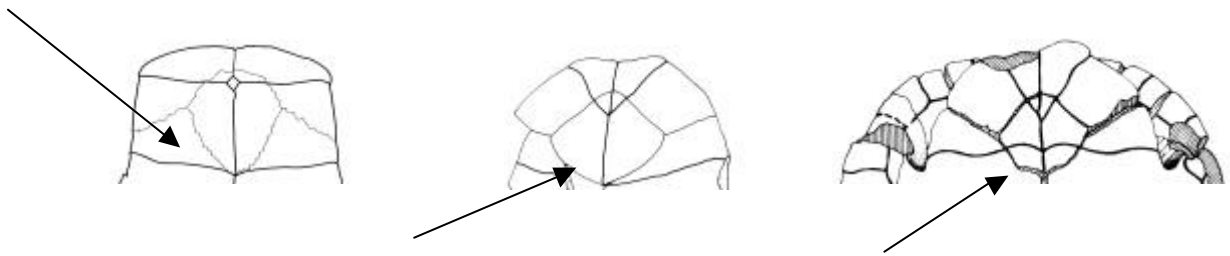
**Graphique 3.12 :** Longueur médiale des Gulaires par rapport à la longueur du lobe antérieur prise au fond de l'encoche axillaire, selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

**43. Forme de l'entoplastron**

- 0 : entoplastron long à l'arrière et ovale
- 1 : entoplastron rhomboïde
- 2 : entoplastron piriforme

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	festud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern	
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	1

43(0) : *Platysternon megacephalum* (MNHN 1998-4910)



43(1) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMF 4802a)

43(2) : *Mauremys gaudryi* (d'après Broin, 1977)

**Figure 3.17** : Illustration des états du caractère 43.

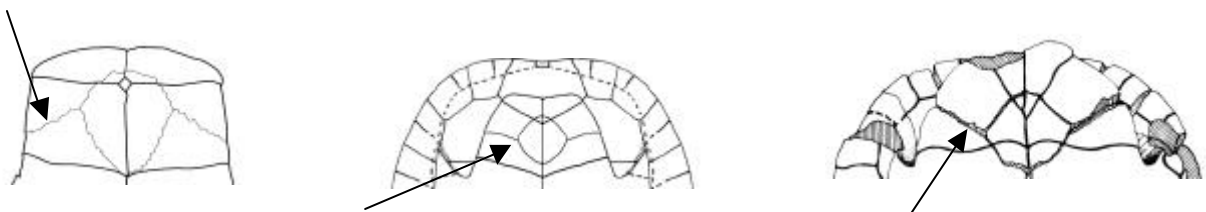
L'entoplastron très long à l'arrière est primitif (*Proganochelys*, *Proterochersis*).

**44. Direction de la suture épi-hyoplastrale en face ventrale (longueur des branches épiplastrales postérieures).**

- 0 : suture épi-hyoplastrale dirigée vers l'arrière (branches épiplastrales non réduites postérieurement).
- 1 : suture épi-hyoplastrale dirigée latéralement ou légèrement vers l'avant, parfois fortement vers l'avant (branches épiplastrales réduites postérieurement, réduction faible à forte).
- 2 : suture épi-hyoplastrale dirigée toujours fortement vers l'avant et généralement sinueuse (branches épiplastrales réduites postérieurement, réduction toujours forte).

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	festud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	1	2	2	2	2	2	2	1

44(0) : *Platysternon megacephalum* (MNHN 1998-4910)



44(1) : *Francellia messeliana* (reconstitution)

44(2) : *Mauremys gaudryi* (d'après Broin, 1977)

**Figure 3.18** : Illustration des états du caractère 44.

Les épipلاstrons de *Platysternon* ne sont pas homologues de ceux des Testudinoidea. *Platysternon* a gardé une symphyse épipلاstrale courte, des branches longues et a développé en largeur ses épipلاstrons de postérieurement à antérieurement. Les Testudinoidea ont réduit les branches, puis, ils ont développé leurs épipلاstrons antérieurement et allongé la symphyse (et ensuite ils ont éventuellement rétréci les épipلاstrons aux gulaire).

**45. Longueur des épipلاstrons à la symphyse.**

0 : épipلاstrons très court à la symphyse

1 : épipلاstrons allongés à la symphyse.

2 : épipلاstrons très allongés à la symphyse.

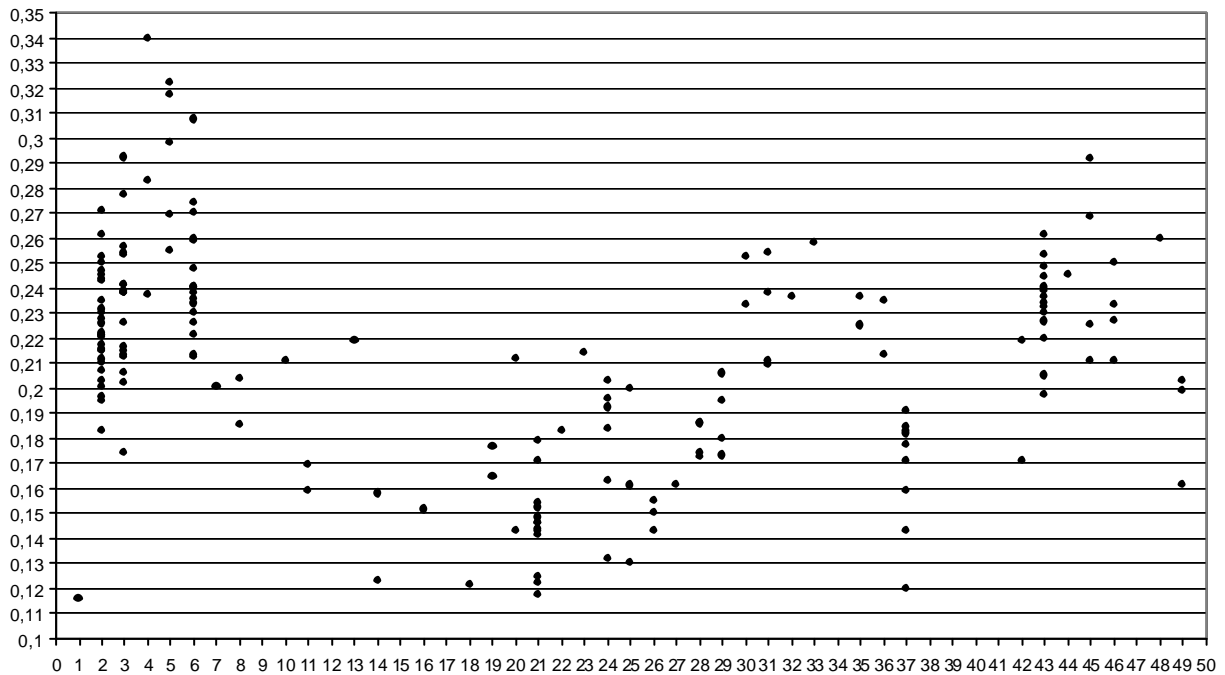
Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroy	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mylna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	1	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	1

Pour le codage de *Platysternon*, voir aussi le caractère précédent.

Ce caractère est codé premièrement par l'observation visuelle, deuxièmement par le rapport Long épipلاstrons à la symphyse / Largeur à la suture épipلاstrale :

- Inférieur à 12 % : état 0.
- Supérieur à 12 % et inférieur à 22 % : état 1.
- Supérieur à 21 % : état 2.

Longueur symphyse épipلاstrale / Largeur suture Epi-Hyo



**Graphique 3.13 :** Longueur de la symphyse épipلاstrale par rapport à la largeur du lobe à la suture épipلاstrale, selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).



**46. Longueur médiale des hyoplastrons et position du bord postérieur de l'entoplastron en vue ventrale par rapport aux encoches axillaires.**

0 : Hyoplastrons médialement longs et l'extrémité postérieure de l'entoplastron est très en avant des encoches axillaires en vue ventrale.

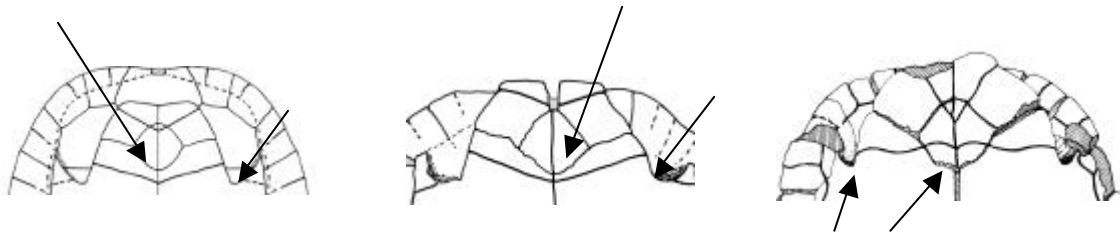
1 : Hyoplastrons médialement plus courts et l'extrémité postérieure de l'entoplastron est légèrement en avant des encoches axillaires en vue ventrale.

2 : Hyoplastrons médialement bien courts et l'extrémité postérieure de l'entoplastron est au niveau des encoches axillaires.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroy	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallsne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	c.aspi	lepro	Juven
-	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1	1	1	2	2	2	2	-	2	1	1	?	?	?	2	2	2	2	2	2	2	0

46(0) : *Francellia messeliana* (reconstitution)

46(1) : *Borkenia* sp. de Messel (IRSBN IG28502)



46(2) : *Mauremys gaudryi* (d'après Broin, 1977)

**Figure 3.19** : Illustration des états du caractère 46.

Plusieurs taxons n'ont pas été codés :

- *Platysternon megacephalum* : par la réduction dérivée de son pont et par son entoplastron encore très long, la position de l'entoplastron par rapports aux hyoplastrons n'est pas homologue aux taxons étudiés ici.
- *Euroemyskehreri* à cause de son grand entoplastron.
- *Provencemys lachati* à cause de son entoplastron réduit.

*Elkemys* et les autres taxons de l'intra-groupe présentent un entoplastron réduit par rapport à *Platysternon*.

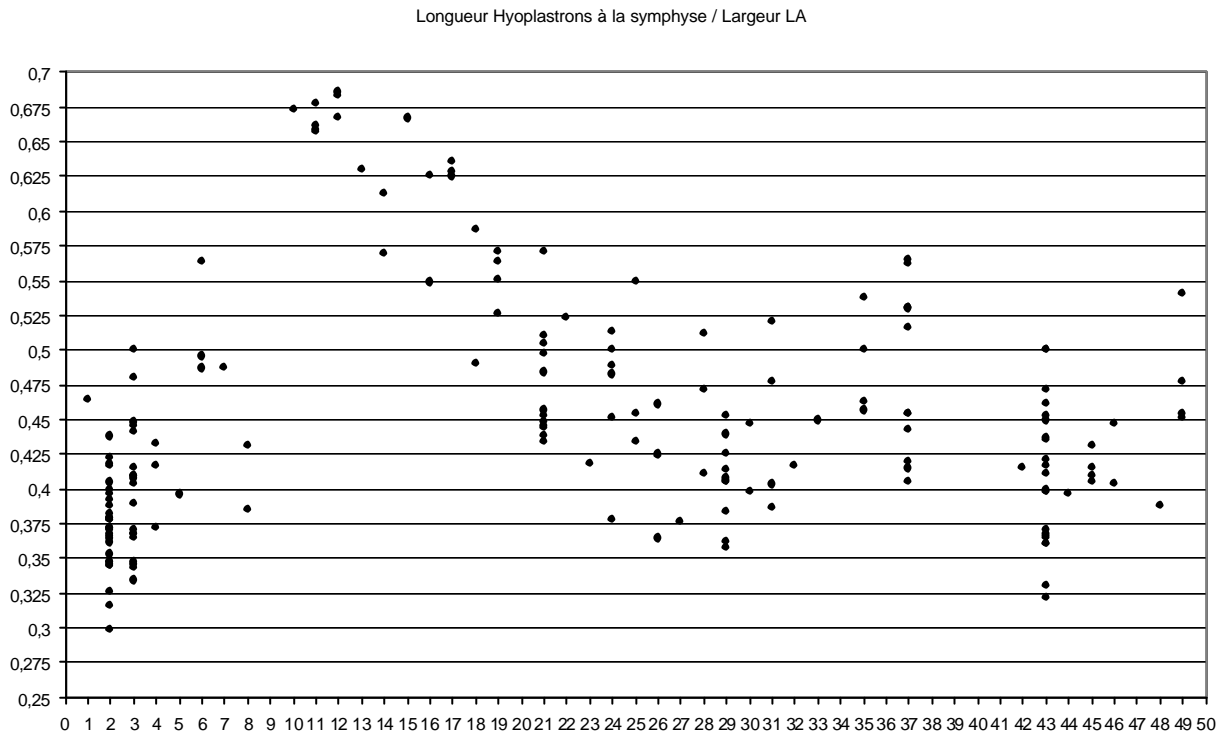
**47. Longueur des hyoplastrons à la symphyse par rapport à la largeur du lobe antérieur à la base (encoches axillaires).**

0 : hyoplastrons longs et/ou lobe étroit : Long Hyo/Larg LA toujours supérieur à 55%

1 : hyoplastrons courts et/ou lobe élargi : Long Hyo/Larg LA inférieur à 55%

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
-	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0

Pour la même raison que le caractère précédent, *Platysternon megacephalum* n'a pas été codé.



**Graphique 3.14 :** Longueur des Hyoplastrons à la symphyse par rapport à la largeur du lobe antérieur à la base, selon les taxons (pour la numérotation des taxons : voir § 3.2.3).

**48. Forme du sillon huméro-pectoral.**

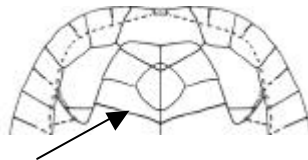
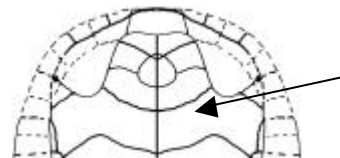
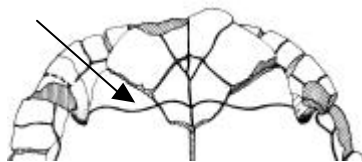
- 0 : sillon huméro-pectoral sinueux.
- 1 : sillon huméro-pectoral arrondi, fortement concave vers l'arrière.
- 2 : sillon huméro-pectoral rectiligne à légèrement sinueux.

Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
2	0	1	1	2	2	0	0	1	1	2	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	2

Ce caractère est diagnostique au niveau générique. Il doit être analysé en association avec la position du sillon huméro-pectoral par rapport à l'entoplastron (caractère 50) et aussi à la position de ce sillon par rapport aux encoches axillaires et par rapport aux sutures épiphyoplastrales. Ces différents caractères s'inscrivent dans une tendance évolutive à l'avancée des pectorales sur le lobe antérieur (voir caractère suivant, voir aussi caractère 40).

48(0) : *Mauremys gaudryi* (d'après Broin, 1977)

48(1) : *Palaeoemys hessiaca* (reconstitution)



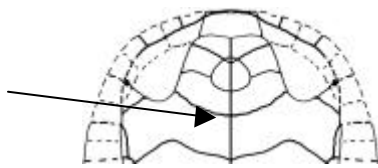
48(2) : *Francellia messeliana* (reconstitution)

**Figure 3.20** : Illustration des états du caractère 48.

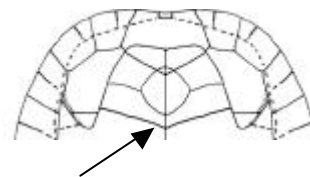
**49. Position médiane du sillon huméro-pectoral par rapport à l'entoplastron.**

- 0 : franchement postérieur à l'entoplastron.
- 1 : sillon plus avancé qu'à l'état 0, et toujours bien postérieur à l'entoplastron.
- 2 : plus ou moins sur la suture ento-hyoplastrale (variation intraspécifique).
- 3 : coupe toujours bien l'entoplastron dans sa partie postérieure.
- 4 : très avancé sur l'entoplastron (plus qu'à l'état 3).

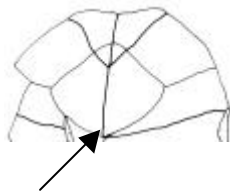
Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	lestud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
-	2	0	0	1	1	1	2	1	1	2	2	1	3	2	3	3	2	3	2	2	?	?	?	3	4	3	3	4	4	4	1



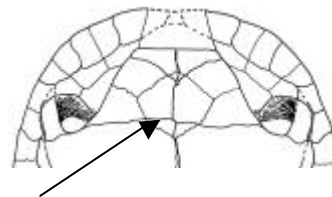
49(0) : *Palaeoemys hessiaca* (reconstitution)



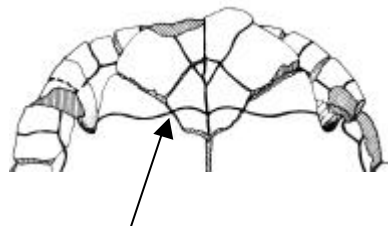
49(1) *Francellia messeliana* (reconstitution)



49(2) : *Promalacoclemmys protogaea* (SMF 4802a)



49(3) : *Cucullemys crocheti* (reconstitution)



49(4) : *Mauremys gaudryi* (d'après Broin, 1977)

**Figure 3.21** : Illustration des états du caractère 49.

Pour la même raison que le caractère 47, *Platysternon megacephalum* n'a pas été codé pour ce caractère.

*Proganochelys*, *Proterochersis* et *Kayentachelys* présentent un sillon huméro-pectoral qui est très postérieur à l'entoplastron (déjà plus avancé sur le lobe chez *Kayentachelys* par rapport à *Proganochelys*). L'avancée des pectorales sur l'entoplastron et/ou le recul des humérales sur l'hyoplastron est un caractère dérivé qui est commun entre de nombreux

groupes de Tortues : par exemple chez les pleurodires (Lapparent de Broin et Murelaga, 1999), chez les Testudininei (voir caractère 18 de Gmira, 1995) et dans cette étude au sein du groupe étudié.

📖 Meylan (1996) pour les pleurodires ; caractère 31 de Meylan et Gaffney (1989) ; caractère 24 de Tong et *al.* (1998) pour les pleurodires ; caractère 20 de Lapparent de Broin et Murelaga (1999) sur les pleurodires.

**50. Rapport de la longueur du pont par rapport à la longueur du plastron (jusqu'aux pointes xiphiplastrales).**

0 : Pont très réduit par rapport au plastron (Long Pont/Long Plastron inférieur à 20%)

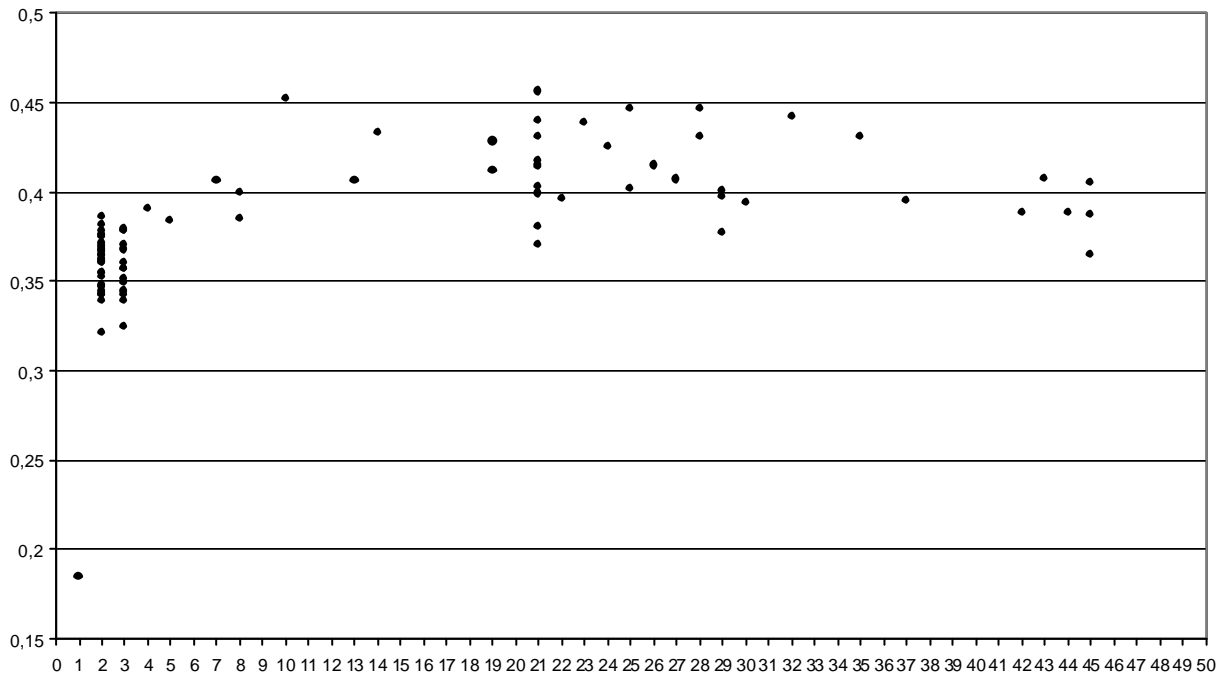
1 : Pont long par rapport au plastron : Long Pont/Long Plastron supérieur à 40%

2 : Pont court par rapport au plastron : Long Pont/Long Plastron inférieur à 40% et supérieur à 30%



Platyst	Elkem	hessia	occitan	messel	salova	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	protog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	2	2	?

Longueur Pont / Longueur Max. Plastron



**Graphique 3.15 :** Longueur du pont par rapport à la maximale du plastron, selon les taxons (pour la numérotation : voir § 3.2.3).

L'état de *Platysternon* n'est pas l'état primitif. Il s'agit d'une apomorphie propre à ce taxon.

**51. Repli des écailles humérales et fémorales sur la face interne du plastron.**

0 : repli faible, fin à modéré.

1 : repli modéré à fort, large.

Playst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	0	?	0	0	0	0	?	0	?	0	1	1	0	0	0	0	1	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0



L'observation du développement des écailles humérales et pectorales se fait ici dans la zone située entre le sillon dorsal gularo-huméral et la suture épi-hyoplastrale pour les humérales et dans la zone entre l'encoche inguinale et la suture hypo-xiphiplastrale pour les fémorales.

**52. Encoche anale**

0 : encoche large, profonde ou non.

1 : encoche étroite, profonde.

Playst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	0



52(0) : *Palaeoemys hessiaca* (holotype)



52(1) : *Mauremys sarmatica* (SMNS 80002)

**Figure 3.22** : Illustration des états du caractère 52.

*Proganochelys* et *Kayentachelys* ne présentent pas d'encoche anale. Le développement d'une encoche anale est un caractère dérivé qui est commun au sein de divers groupes de pleurodires et de cryptodires (Lapparent de Broin et *al.*, 1996 ; caractère 18 de Lapparent de Broin et Murelaga, 1999 ; voir aussi caractère 76 de Hirayama et *al.*, 2000). La réduction de l'encoche anale est secondaire chez *Ptychogaster* (Chkhikvadze, 1987) par développement important du lobe postérieur en largeur. Cependant, la réduction de l'encoche anale est déjà présente chez les taxons basaux des «*Ptychogasteridae*» alors qu'elle ne l'est pas chez les taons basaux du groupe des «*Palaeochelys* s. l. –*Mauremys*».

**53. Proportions des anales par rapport aux xiphiplastrons**

0 : Les anales occupent plus de 80% de la longueur des xiphiplastrons.

1 : Les anales occupent moins de 80% de la longueur des xiphiplastrons.

Playst	Elkem	hessia	occitan	messel	saloua	vidalen	kehreri	corroyi	testud	oschk	M2	german	paris	iberica	vallisne	Cucul	lachat	lauren	prolog	laharp	bussen	astrei	mlyna	massil	sarma	pygo	portis	gaudry	caspi	lepro	Juvern
0	0	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1

### 3.3.2. Matrice de caractères

NUMEROS	00000	00000	11111	11111	22222	22222	33333	33333	44444	44444	5555
	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	01234	56789	0123
TAXONS											
Platyst	00000	-101-	11000	00010	00000	00000	00000	00000	00000	0--2-	0000
Elkem	0??0?	-000-	00???	10000	10010	1011?	?0201	01110	00011	10002	1000
hessia	1110?	00020	00000	10000	0?110	10001	00201	00000	00011	10010	1001
occitan	11102	00020	0?100	1?00?	??11?	??001	00201	000?0	00011	10010	10??
messel	11101	00000	000??	10000	00111	2000?	?0201	00000	00011	10021	1?01
saloua	11101	00000	00000	10000	10111	20002	00201	00000	00011	10021	1001
vidalen	11102	00000	0?000	1?000	??11?	????12	00101	00000	00011	10101	1001
kehreri	11102	00000	00000	10000	00111	20?12	00101	00000	00011	1-102	1001
corroyi	11102	00000	00000	1?001	1?11?	??113	10201	00000	00011	10111	1001
testud	11102	00000	000??	10001	12111	2011?	1?201	00000	00011	10111	1?01
oschk	11101	00010	00100	1000?	??21?	??113	10101	00000	00011	11122	1001
M2	11101	00010	00100	1000?	?0211	20113	10101	00000	00011	11122	1?01
german	11101	00010	00100	1000?	12211	20113	10101	00000	00011	11121	1001
paris	1110?	11011	0?102	1000?	0221?	?0113	11101	00000	00111	22103	1101
iberica	1?10?	1?011	0???	?0?00	12211	20113	11101	000?0	00111	22102	1101
vallisne	1??02	11010	00100	1?001	00211	20113	00201	01000	00111	12103	1001
Cucul	1210?	0?000	0????	11001	0?21?	??103	00201	0?000	00111	12103	1001
lachat	1??02	11010	001?0	1?11?	?0211	20113	00201	01000	00111	1-102	1001
lauren	12102	1101?	00??0	11111	02211	20113	00201	01000	00111	12103	1001
protog	12?02	22111	201??	10011	00311	20113	10211	11110	00211	21102	1101
laharp	1??02	22111	20111	10001	10311	20113	00201	11110	00111	11102	1?01
bussen	?????	12010	00???	1?00?	01311	21???	?????	?????	?????	?????	?????
astrei	?????	12010	001??	10000	11311	21???	?????	?????	?????	?????	?????
mlynar	?21?2	11011	101??	10001	02311	21???	?????	?????	?????	?????	?????
massil	1??12	11011	1?1??	1100?	02311	21113	20211	11101	112?1	22103	?111
sarma	13212	11011	11011	10001	02311	21113	20212	11101	11222	22104	1111
pygo	13112	1101?	1?011	1000?	12311	21113	20212	11101	11222	22103	1111
portis	1??02	10001	11???	11001	02311	3?11?	??212	11101	11222	22103	1?11
gaudry	14?12	22111	11111	11010	02311	3211?	??212	11101	11222	22104	??11
caspi	14212	11111	11111	11001	02311	32113	20212	11101	11222	22104	2111
lepro	14212	11111	11111	11001	02311	32113	20212	11101	11222	22104	2111
Juven	11102	11010	1??00	10???	02111	?????	00201	00000	00011	10021	?001

## 3.4. Résultats

Avant propos : Ici, pour plus de lisibilité, les termes Geoemydinei, Bataguridae et Testudininei seront utilisés dans le sens de Bour & Dubois (1986) pour les taxons actuels.

### 3.4.1. Première analyse

#### 3.4.1.1. Traitement des caractères, topologie et analyse des caractères aux nœuds

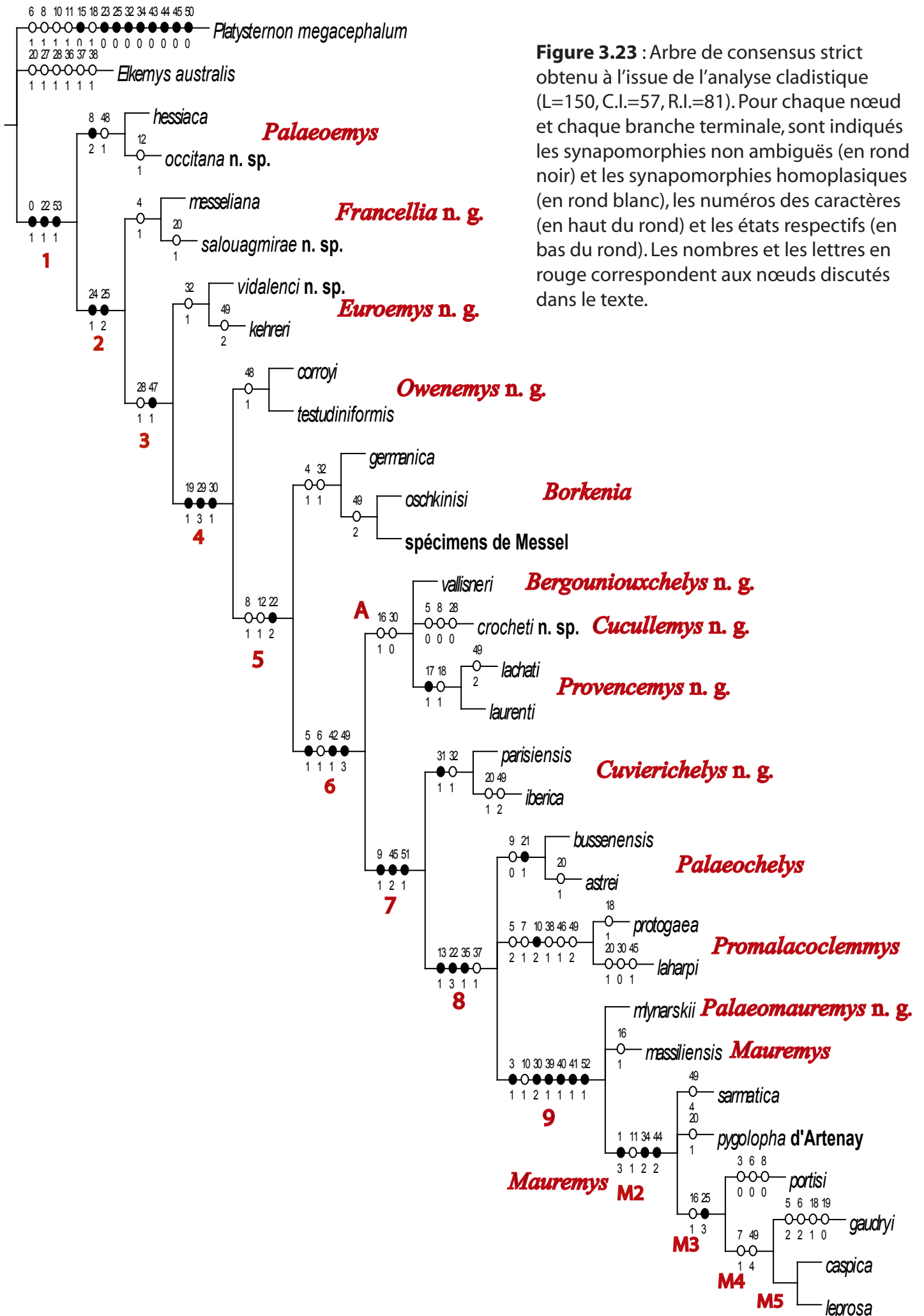
Pour l'exploitation de la matrice établie (§ 3.3.2), j'ai choisi de la traiter à partir du programme Hennig86 (version 1.5, Farris 1988) exploité à partir du programme Winclada (version 1.00.08) de Kevin C. Nixon (1999-2002) qui permet une lecture rapide et facile des caractères aux nœuds et permet d'établir des hypothèses de réversion et d'homoplasie (Fonctions « slow optimization » et « fast optimization » équivalentes des optimisations Deltran et Acctran disponibles sous PAUP) pour les nœuds ambigus.

La matrice se compose de 54 caractères dont 30 binaires et 24 à états multiples. Tous les caractères à états multiples ont été traités comme « non additifs ». le premier caractère (caractère 0 : les inframarginales) à été pondéré avec un poids de 2, les autres caractères ne sont pas pondérés.

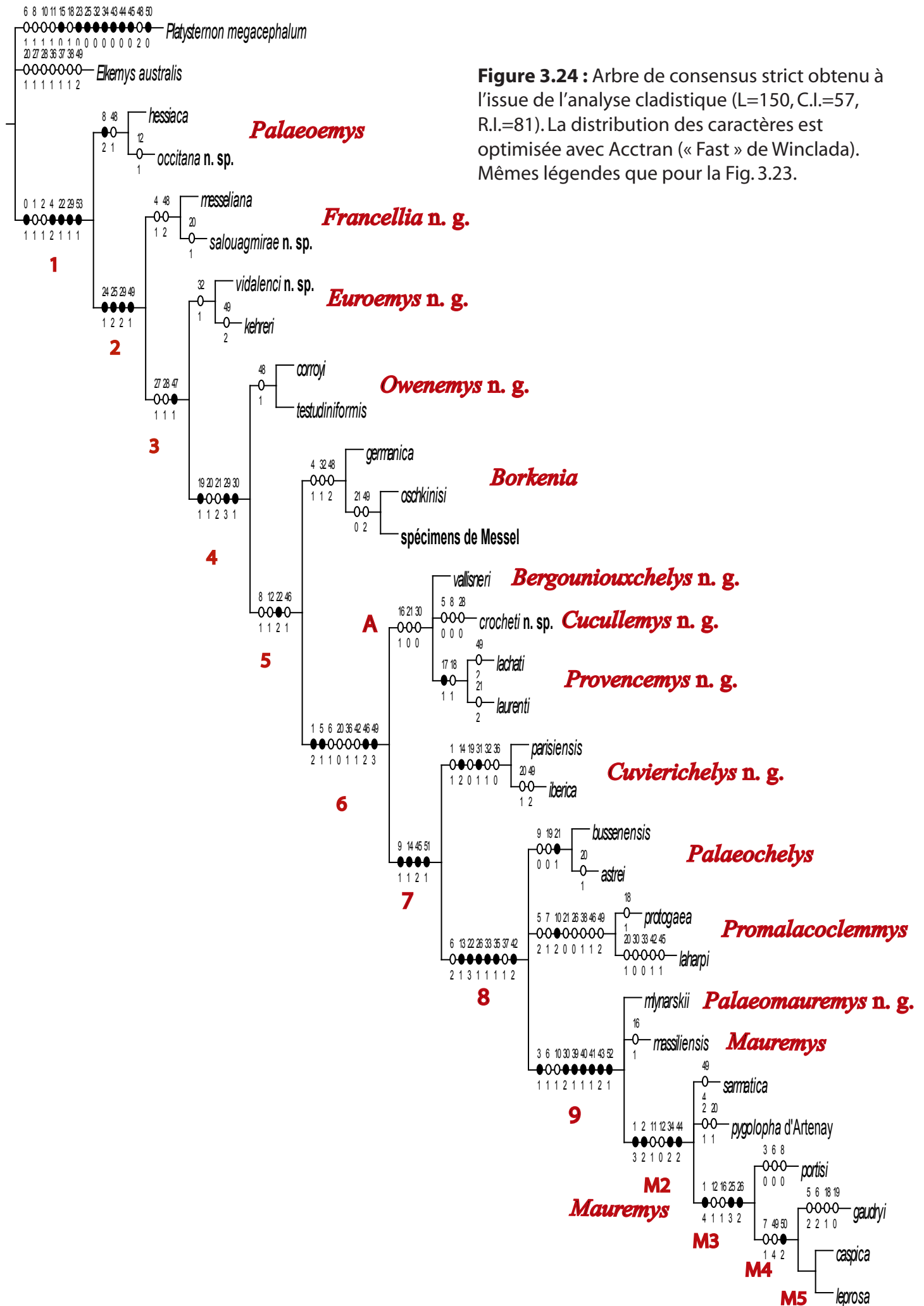
Avec l'option «mh\* bb\* », il a été obtenu 36 arbres de longueur de 148 pas avec un C.I (indice de cohérence) de 58 et un R.I. (indice de rétention) de 82. *Platysternon megacephalum* a été placé en premier extra-groupe, *Elkemyis australis* en deuxième. L'inversion des deux extra-groupes ne change pas le nombre d'arbres trouvés, les indices, le nombre de pas et la topologie de l'arbre.

L'option «mh\* bb\* » a été utilisée ainsi que l'option «nelsen » pour l'obtention d'un arbre de consensus strict de 150 pas avec un C.I de 57 et un R.I. de 81. Cet arbre est présenté figure 3.23 avec, aux nœuds, les synapomorphies non ambiguës et non homoplasiques en noir, les homoplasies en blanc. L'arbre de la figure 3.24 représente le même arbre même avec les caractères optimisés sous Acctran, la figure 3.25 est établie avec l'optimisation Deltran. Le tableau 3.2 résume le nombre de pas, le C.I. et le R.I. obtenus pour chaque caractère.





**Figure 3.23** : Arbre de consensus strict obtenu à l'issue de l'analyse cladistique (L=150, C.I.=57, R.I.=81). Pour chaque nœud et chaque branche terminale, sont indiqués les synapomorphies non ambiguës (en rond noir) et les synapomorphies homoplasiques (en rond blanc), les numéros des caractères (en haut du rond) et les états respectifs (en bas du rond). Les nombres et les lettres en rouge correspondent aux nœuds discutés dans le texte.





<b>Car.</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>
<b>Pas</b>	1	5	3	2	3	4	6	2	5	2	3	2	4	1	2
<b>CI</b>	100	80	66	50	66	50	33	50	40	50	66	50	25	100	100
<b>RI</b>	100	83	50	80	75	84	71	75	66	90	88	80	66	100	100
<b>Car.</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>21</b>	<b>22</b>	<b>23</b>	<b>24</b>	<b>25</b>	<b>26</b>	<b>27</b>	<b>28</b>	<b>29</b>
<b>Pas</b>	1	3	1	4	4	8	6	3	1	1	3	3	2	3	3
<b>CI</b>	100	33	100	25	25	12	33	100	100	100	100	66	50	33	100
<b>RI</b>	100	66	100	25	66	12	60	100	100	100	100	85	75	60	100
<b>Car.</b>	<b>30</b>	<b>31</b>	<b>32</b>	<b>33</b>	<b>34</b>	<b>35</b>	<b>36</b>	<b>37</b>	<b>38</b>	<b>39</b>	<b>40</b>	<b>41</b>	<b>42</b>	<b>43</b>	<b>44</b>
<b>Pas</b>	4	1	4	2	2	1	3	2	2	1	1	1	3	2	2
<b>CI</b>	50	100	50	50	100	100	33	50	50	100	100	100	66	100	100
<b>RI</b>	81	100	66	85	100	100	83	88	50	100	100	100	92	100	100
<b>Car.</b>	<b>45</b>	<b>46</b>	<b>47</b>	<b>48</b>	<b>49</b>	<b>50</b>	<b>51</b>	<b>52</b>	<b>53</b>						
<b>Pas</b>	3	3	1	5	10	2	1	1	1						
<b>CI</b>	66	66	100	40	40	100	100	100	100						
<b>RI</b>	88	90	100	62	60	100	100	100	100						

**Tableau 3.2 :** Nombre de pas, C.I. et R.I. obtenus en fonction des caractères, première analyse.

Dans cette partie, les caractères présents sur les branches de taxons terminaux ne sont pas étudiés, seuls sont étudiés les caractères aux nœuds. Le tableau 3.3 résume l'état des caractères selon les nœuds avec les différentes optimisations.

A la vue de ces résultats, il est intéressant de faire une analyse *a posteriori* des ces caractères, en discutant les hypothèses proposées grâce aux optimisations Acctran et Deltran afin de mieux comprendre la distribution de ces caractères et leurs messages phylogénétiques. Ici le but n'étant pas de tester la monophylie du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » mais d'utiliser l'analyse cladistique comme outil taxinomique et d'essayer de comprendre certains traits évolutifs et d'émettre des hypothèses de relations phylogénétiques.

Par rapport à ses extra-groupes, le groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » est monophylétique. Les caractères notés en noir sur la branche terminale de *Platysternon* des figures 3.23, 3.24 et 3.25 ne sont pas des apomorphies. Cela correspond aux états uniquement présents chez *Platysternon* permettant de séparer celui-ci de *Elkemys* et de l'intra-groupe. Ces états correspondent à des plésiomorphies par rapport à *Elkemys* et à l'intra-groupe, il s'agit des caractères et des états correspondants : 15(0), 23(0), 25(0), 32(0), 34(0), 43(0), 43(0), 44(0), 50(0) (C.I. = 100 et R.I. = 100 pour sept caractères, C.I.=50 et R.I.=66 pour le caractère 32). Les caractères 0, 22 et 53 (C.I. = 100 et R.I. = 100 pour ces trois caractères) permettent de séparer les deux extra-groupes de l'intra-groupe.

L'arbre de consensus strict présente un C.I. de 57 et un R.I. de 81. 23 caractères sur 54 présentent un C.I. et un R.I. égal à 100. 31 caractères sur 54 montrent un C.I. faible, inférieur à 70 et 13 caractères sur 54 présentent un R.I. faible, inférieur à 70. Bien que les résultats obtenus pour l'arbre soient corrects, les résultats obtenus pour chaque caractère le sont moins, suggérant des caractères très homoplasiques.

Dans l'analyse suivante des caractères aux nœuds, les caractères notés en gras représentent les synapomorphies non homoplasiques obtenus sur les arbres des figures 3.23, 3.24 et 3.25.

<i>NŒUDS</i>	Synapomorphies			
	C.I. =100	Homoplasies C.I. <100	« Fast optimization » = Acctran	« Slow optimization » = Deltran
Nœud 1	<b>0(1), 22(1), 53(1)</b>		1(1), 2(1), <b>4(1), 29(1)</b>	<b>1(1), 2(1), 4(1)</b>
<i>Palaeomys</i>		<b>8(2), 48(1)</b>		<b>29(1)</b>
Nœud 2	<b>24(1), 25(2)</b>		<b>29(2), 49(1)</b>	<b>29(2), 49(1)</b>
<i>Francellia n. g.</i>		4(1)	48(2)	48(2)
Nœud 3	<b>47(1)</b>	28(1)	27(1)	
<i>Euroemys n. g.</i>		32(1)		
Nœud 4	<b>29(3)</b>	<b>19(1), 30(1)</b>	20(1), 21(2)	27(1)
<i>Owenemys n. g.</i>		48(1)		20(1)
Nœud 5	<b>22(2)</b>	8(1), 12(1)	46(1)	
<i>Borkenia</i>		-4(1), -32(1)	48(2)	46(1), 48(2)
Nœud 6		<b>5(1), 6(1), 42(1), 49(3)</b>	<b>1(2), 20(0) ; 36(1), 42(1), 46(2)</b>	<b>46(2)</b>
Nœud A		16(1), 30(0)	21(0)	1(2), 36(1)
<i>Provencemys n. g.</i>	<b>17(1)</b>	18(1)		
Nœud 7	<b>51(1)</b>	<b>9(1), 45(2)</b>	<b>14(1)</b>	
<i>Cuvierichelys n. g.</i>	<b>31(1)</b>	32(1)	-1(1), <b>14(2)</b> , 19(0), 36(0)	<b>14(2)</b> , 21(2)
Nœud 8	<b>13(1), 22(3), 35(1)</b>	37(1)	6(2), <b>26(1), 33(1), 42(2)</b>	1(2), <b>14(1)</b> , 36(1)
<i>Palaeochelys</i>		-9(0), <b>21(1)</b>	19(0)	6(2), 26(1)
<i>Promalacoclemmys</i>		5(2), 7(1), <b>10(2)</b> , 38(1), -46(1), 49(2)	21(0), -26(0)	6(2)
Nœud 9	<b>39(1), 40(1), 41(1), 52(1)</b>	<b>3(1), 10(1), 30(2)</b>	-6(2), <b>43(2)</b>	21(2), 26(1), 33(1), 42(2)
Nœud M2	<b>34(2), 44(2)</b>	<b>1(3)</b> , 11(1)	<b>2(2)</b> , -12(0)	<b>43(2)</b>
Nœud M3	<b>25(3)</b>	16(1)	<b>1(4)</b> , 12(1), <b>26(2)</b>	
Nœud M4		7(1), <b>49(4)</b>	<b>50(2)</b>	<b>1(4), 26(2)</b>
Nœud M5				2(2), <b>50(2)</b>

**Tableau 3.3** : Distribution des caractères aux nœuds de l'arbre de consensus strict. Les états dérivés des caractères aux différents nœuds sont entre parenthèse. Les chiffres en gras correspondent aux synapomorphie non ambiguës. Les caractères précédés d'un « - » correspondent à des réversions. La première colonne correspond aux synapomorphies non-homoplasiques et non-ambiguës (I.C.=100). Les deux dernières colonnes correspondent aux caractères présents aux nœuds selon l'optimisation choisie (Acctran ou Deltran).

## Nœud 1

**0(1) :** Perte des inframarginales, seulement présence d'écailles axillaires et inguinales.

- C'est une des synapomorphies des Testudinidae. (voir chapitre 1).

**22(1) :** Nucale longue, moyennement large, à bord antérieur large.

- La réduction en largeur et/ou l'allongement de la nucale est homoplasique, commun chez de nombreux groupes de pleurodires et de cryptodires (Lapparent de Broin, *in prep.*) notamment chez les Kinosternoidae, les Testudinidae, *Lindholmemys* et *Mongolemys* (voir Sukhanov, 2000).
- Chez les Testudinidae, l'allongement de la nucale vers l'avant est généralement accompagné d'un allongement plus ou moins important des Per1 et de la partie médiale des Per2. Dans l'établissement de ce caractère, plusieurs stades d'allongement ont été individualisés, il existe des allongements plus prononcés que l'état 3, qui se produisent homoplasiquement : chez *Ptychogaster* et *Clemmydopsis*, chez certains Geoemydinei (*Rhinoclemmys punctularia*), chez certains Emydidae (*Chrysemys picta*), chez certains Bataguridae (*Malayemys subtrijuga*, *Morenia ocellata*), et chez la plupart des Testudininei.
- à ce nœud 1, ce caractère permet de séparer les deux extra-groupes de l'intra-groupe. Cet état est primitif pour le complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* ».

**53 (1) :** Les anales occupent moins de 80% de la longueur des xiphiplastrons.

- Ici ce caractère permet de séparer les deux extra-groupes de l'intra-groupe.

### Homoplasies possibles sous Acctran :

**1(1) :** Processus axillaires larges, puissants, encochés ou non, touchant un tiers à la moitié de la PL1.

- La présence de processus plastraux axillaires et inguinaux bien développés, atteignant les plaques pleurales est une des synapomorphies des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988).
- Ambiguïté pour ce caractère car état non connu chez *Elkemyis australis*. L'état exact des processus axillaires et inguinaux n'est pas connu au nœud des Testudinidae. Au sein de ces états, plusieurs stades peuvent être distingués (voir définition des caractères et voir diagnose des genres). La forme et l'état des processus de *Palaeoemys* seront considéré comme primitif pour le complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* ». D'autre part la réduction de ces processus sera considérée comme homoplasique.
- Cet état est peut-être déjà acquis chez *Elkemyis australis*.
- l'état de *Platysternon megacephalum* ne peut pas être considéré comme primitif car différemment apomorphe (réduction des processus plastraux à partir d'une forme primitive où ils n'étaient pas incurvés sous les pleurales et réduction du pont).
- Avec l'optimisation Acctran, il y a une réversion à l'état 1 chez *Cuvierichelys* n. g., voir la discussion du caractère 1 au nœud *Cuvierichelys* n. g.

**2(1) :** Processus inguinaux larges, puissants, encochés ou non, touchant un tiers à la moitié des pleurales.

- même remarque que pour le caractère précédent (caractère 1).

- Avec l'optimisation Acctran, il y a une réversion à l'état 1 au chez *M. pygolopha* d'Artenay, voir la discussion du caractère 1 au nœud *Cuvierichelys* n. g.

**4(2)** : encoche antérieure de la dossière nulle à faible.

- ambiguïté à la racine de l'arbre car l'état de *Elkemys australis* n'est pas connu. Il est possible que celui-ci présente une encoche faible.

**29(1)** : Bourrelet gulaire de type 1.

- Il existe une grosse ambiguïté au nœud 1 car d'une part l'état n'est pas connu chez *Elkemys australis* et d'autre part *Platysternon megacephalum* présente un bourrelet gulaire complètement différent de celui des Testudinidae. Le bourrelet de type 1, avec son simple repli de peau, présent chez *Palaeoemys*, est la forme primitive du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » et est peut être la forme primitive des Testudinoidea. D'ailleurs ce type de bourrelet gulaire est visible chez *Hokouchelys*.
- Cet état ne peut donc pas être considéré comme une synapomorphie avec l'option Deltran chez *Palaeoemys* puisque c'est l'état plésiomorphe.
- Par contre, l'état 2 du caractère 29 au nœud 2 (hypothèses Acctran et Deltran) peut être considéré comme une synapomorphie au sein groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ».

Synapomorphies sous Deltran : **1(1), 2(1), 4(2).**

### *Palaeoemys*

**8(2)** : La V1 est à bords latéraux complètement arrondis et ses bords sont bien convergents vers l'avant.

- Bonne synapomorphie, voir la discussion caractère 8(1), Nœud 5.

**48(1)** : : sillon huméro-pectoral arrondi, fortement concave vers l'arrière.

- Ce caractère est homoplasique car l'analyse montre une réversion chez *Owenemys* n. g. pour l'état 1. Ce caractère est en fait lié avec le caractère de position du sillon huméro-pectoral par rapport à l'entoplastron (caractère 49). Chez *Owenemys* n. g., l'état du caractère 49 n'est pas le même que pour *Palaeoemys* : le sillon, de forme très concave [48(1)] est un peu plus en avant [49(1)] que celui de *Owenemys* n. g. [49(0)].
- Ce caractère est diagnostique au niveau générique et doit être analysé en association avec la position du sillon huméro-pectoral par rapport à l'entoplastron (caractère 49) et aussi à la position de ce sillon par rapport aux encoches axillaires et par rapport aux sutures épi-hyoplastrales. Ces différents caractères s'inscrivent dans une tendance évolutive à l'avancée des pectorales sur le lobe antérieur (voir caractère 49, voir aussi caractère 40).
- L'état de *Palaeoemys* et *Owenemys* n. g. n'est pas considéré comme primitif car *Elkemys australis* a un sillon très sinueux (qui est situé à la limite ento-hyoplastrons, état dérivé par rapport à *Palaeoemys*).
- Il existe de grosses ambiguïtés au niveau des nœuds 2, 3, 4 et 5 qu'il n'est pas possible de résoudre à cause de la distribution en mosaïque de ce caractère.

Synapomorphie additionnelle sous Deltran :

**29(1)** : Bourrelet gulaire de type 1.

- Voir nœud 1.

## Nœud 2

**24(1) : SP1 trapézoïdale, à base large ou à base étreécie (SP1 plus quadrangulaire).**

- La forme de la SP1 doit être analysée seule, d'une part et d'autre part en association avec la forme de la SP2 (caractère 25).

**25(2) : SP2 bien individualisée, hexagonale, à bords latéraux et postérieurs rectilignes et sub-égaux en longueur.**

- la forme de la SP2 doit être analysée seule d'une part et d'autre part en association avec la forme de la SP1 (caractère 24).
- Remarque : chez les Bataguridae actuels, certains présentent une structure SP1-SP2 de forme primitive (SP1 trapézoïdal assez large et SP2 peu hexagonale à hexagonale à petits cotés antérieurs : *Batagur baska*, *Callagur borneoensis*, *Kachuga kachuga*).

Synapomorphies et homoplasie additionnelles sous Deltran :

**29(2) : Bourrelet gulaire de type 2.**

- Les optimisations Acctran et Deltran présentent le même résultat pour ce caractère, c'est ici la synapomorphie retenue.
- voir discussion du caractère chez *Palaeoemys*.

**49(1) : sillon huméro-pectoral plus avancé qu'à l'état 0, et toujours bien postérieur à l'entoplastron.**

- Pour ce caractère, les deux optimisations favorisent bien l'état 0 comme primitif à la racine de l'arbre et montrent l'homoplasie de ce caractère car l'état 2 est présent chez *Elkemys australis* et d'autres taxons de l'intra-groupe.
- Deux tendances sont à dégager : d'une part, à l'échelle du cladogramme, une tendance évolutive à l'avancée des pectorales ; d'autre part au sein des genres une différenciation des espèces par les petites variations de ce caractère.

Synapomorphies sous Acctran : **29(2), 49(1).**

## *Francellia* n. g.

**4(1) : encoche antérieure de la dossière étroite et moins profonde, formée par l'allongement modéré des Per1 et parfois Per2 (au niveau de la Per1 ou au niveau de la suture Per-2) et avec parfois par l'encoche antérieure de la nucale.**

- Homoplasie avec *Borkenia*.
- Cette encoche n'est pas toujours formée de la même façon et est liée avec d'autre caractère (nucale plus ou moins encochée, nucale longue ou courte (caractère 22), allongement au milieu des Per1 ou de la suture Per1-2...).
- Ce caractère est un bon caractère diagnostique au niveau générique.

Homoplasie additionnelle sous Acctran et Deltran :

**48(2) : Sillon huméro-pectoral rectiligne à légèrement sinueux.**



- L'ambiguïté provient de la distribution en mosaïque de ce caractère.

### Nœud 3

28(1) : Plastron moyen à long, les extrémités antérieures et/ou postérieure atteignent le repli interne des marginales.

- Caractère ambigu et homoplasique car présent chez *Elkemyis australis* et présence d'une réversion à l'état 0 chez *Cucullemys* n. g.

47(1) : hyoplastrons courts et/ou lobe élargi : Long Hyo/Larg LA inférieur à 55.

- Comme le montre la répartition des rapport selon les taxons (Graphique 14), ce caractère est très utile au niveau diagnostique. Malheureusement, pour certains taxons les points se chevauchent (notamment pour les formes à hyoplastrons écourtés) ne permettant pas une multiplication des états de caractère pour l'analyse cladistique.
- voir discussion § 3.4.4.3.

Homoplasies additionnelles sous Acctran :

27(1) : Plastron à lobe antérieur franchement trapézoïdal.

- L'ambiguïté provient du non-codage des taxons du genre *Euroemys* n. g.
- De plus, homoplasie avec *Elkemyis australis*.

### *Euroemys* n. g.

32(1) : pas de contact, juste contact entre les gulaires et l'entoplastron (sur la suture) ou parfois contact (variation).

- Les gulaires courtes sont généralement considérées comme primitives et l'allongement des gulaires sur l'entoplastron est dérivé.
- Il est difficile de connaître la condition primitive au nœud des Testudinoidea. Ici, dans l'analyse cladistique effectuée, les gulaires courtes ne sont pas considérées comme primitives car *Platysternon* présente un état des gulaires différent (état 0) et *Elkemyis australis* a des gulaires déjà allongées sur l'entoplastron (état 2). On peut donc se demander si l'état 1 présent chez *Euroemys* n. g., *Borkenia* et *Cuvierichelys* n. g. sont des réversions à l'état plésiomorphe ou si il s'agit de réelles apomorphies. Nous pouvons tout de même noter que chez *Elkemyis australis*, la position des gulaires est variable (suture épi-entoplastrale ou sur l'entoplastron) et que chez *Hokouchelys chenshuensis*, d'après les Planches IV et V de Yeh (1974), les gulaires n'atteignent probablement pas l'entoplastron. L'état 1 donc l'état apomorphe.
- Ici comme chez *Borkenia*, c'est probablement l'état primitif qui est conservé ; ce qui implique que les autres taxons ont acquis l'état 2 mais par homoplasie.
- Chez *Cuvierichelys* n. g. la présence d'une réversion à l'état 1 est peut être liée à un autre caractère : celui de l'allongement de la symphyse épiplastrale (caractère 45) qui peut jouer un rôle sur la position des gulaires par rapport à l'entoplastron. Dans ce cas, il peut s'agir d'une réversion (mais l'état n'est pas le même que dans la condition primitive avec une symphyse courte).
- Ce caractère est lié avec les caractères 33, 34 et 35. Par exemple, l'état 2 n'est pas le même chez *Palaeoemys* où les gulaires sont très larges que chez *Mauremys* où les gulaires sont étroites. Ce caractère des gulaires doit donc être analysé en prenant compte des autres caractères portant sur ces écailles.

- Ce caractère et plus généralement celui des gulaire (position, forme, angle...) est un bon caractère taxinomique.

## Nœud 4

### 19(1) : contact de la C3 avec la M6.

- 8 des 23 taxons du nœud 4 n'ont pas été codés pour ce caractère.
- réversion à l'état 0 chez *Cuvierichelys iberica*, *Palaeochelys astrei* et *Mauremys portisi*.
- voir définition du caractère : Pour Hirayama (1985), le contact M6-C3 est dérivé apparu une seule fois au nœud des Testudinidae, la perte de ce contact a lieu en parallèle plusieurs fois au sein des Geoemydinei.
- Ici les taxons antérieurs au nœud 4 ne présentent pas de contact M6-C3.
- Caractère diagnostique spécifiquement ou génériquement ?
- On peut se demander si réellement ce caractère est important pour établir des relations phylogénétiques.

### 29(3) : Bourrelet gulaire de type 3.

- voir discussion § 3.4.4.2.

### 30(1) : repli court des bourrelets latéraux des gulaire : Long Gu-Hum/Larg Gu entre 0,2 et 0,3.

- voir discussion § 3.4.4.2.

#### Homoplasies additionnelles sous Acctran :

### 20(1) : C4-V5 sur M10-11 ou sur M10.

- Ce caractère est fortement homoplasique (R.I.=12). De plus ce caractère est assez variable (variation visible chez *Mauremys leprosa* et *caspica*). Cependant, ce caractère peut être utile au niveau de la diagnose spécifique.
- L'hypothèse proposée sous Acctran n'est pas retenue : le contact V5-M10 se fait de façon homoplasique chez *Elkemys australis*, *Francellia salouagmirae* n. g. n. sp., *Cuvierichelys iberica*, *Palaeochelys astrei*, *Promalacoclemmys laharpi* et *Mauremys pygolopha*. De plus au niveau de *Borkenia*, deux taxons sur trois ne sont pas codés pour ce caractère.
- L'hypothèse retenue est celle proposée sous Deltran en l'absence d'informations supplémentaires sur l'état de ce caractère chez les taxons non codés.

### 21(2) : Position de la V5 de type 2 (la V5 n'atteint pas la pygale).

- voir discussion § 3.4.4.1.

#### Homoplasie additionnelle sous Deltran :

### 27(1) : Plastron à lobe antérieur franchement trapézoïdal.

- L'ambiguïté provient du non-codage des taxons du genre *Euroemys* n. g. (voir la définition du caractère 27).
- Etat présent avec certitude à ce nœud mais homoplasie avec *Elkemys australis*.
- Caractère pouvant être lié avec la taille des encoches axillaires et inguinales.
- Le lobe antérieur quadrangulaire, les bords latéraux du plastron rectilignes et peu convergents (vers l'avant pour le lobe antérieur, vers l'arrière pour le lobe postérieur) et

les larges encoches sont ici considérés comme primitif pour les Testudinoidea (encore présent chez certains Bataguridae : *Batagur*, *Kachuga kachuga*). La plupart des Testudinidae présentent un élargissement des lobes (forme bien trapézoïdale pour le lobe antérieur et les bords du plastrons plus ou moins arrondis), permettant une meilleure protection. Cet élargissement est homoplasique, déjà présent chez *Elkemys australis* et commun avec d'autres groupes de chéloniens (pleurodires, kinosternidés et baénidés par exemple).

### ***Owenemys* n. g.**

48(1) : : sillon huméro-pectoral arrondi, fortement concave vers l'arrière.

- Chez *Owenemys* n. g., le sillon, de forme très concave [48(1)] est un peu plus en avant [49(1)] que celui de *Palaeoemys* [49(0)].
- voir discussion du caractère 48 chez *Palaeoemys*.

Homoplasie additionnelle sous Deltran :

20(1) : C4-V5 sur M10-11 ou sur M10.

- Caractère fortement homoplasique mais diagnostique au niveau spécifique et/ou générique.
- Hypothèse proposée sous Deltran retenue, voir la discussion sur le caractère 20 au nœud 4.

### **Nœud 5**

8(1) : La V1 est à bords latéraux plus ou moins rectilignes (parfois légèrement arrondis vers l'extérieur), ses bords latéraux sont bien divergents vers l'avant.

- Caractère homoplasique car présent chez *Platysternon megacephalum*. En fait, il ne s'agit pas tout à fait du même caractère car la V1 de *Platysternon* est légèrement arrondie à l'avant en contact avec les marginales.
- Les réversions à l'état 0 qui ont lieu chez *Mauremys portisi* et chez *Cucullemys* n. g. ne sont pas les mêmes : dans le premier cas la V1 est plus large que la nucale, dans le deuxième cas elle est plus étroite, il s'agit d'un phénomène de convergence.
- La V1 à bord rectiligne (état 1) a été acquise une seule fois d'après l'analyse mais il n'est pas impossible que cet état ait été acquis plusieurs fois indépendamment.
- D'après l'analyse cladistique, la lyre est le caractère primitif. En effet, c'est probablement la condition primitive des Ptychogasteridae, du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » et probablement des Testudinidae (voir aussi discussion du caractère 5 au nœud 6).
- La lyre (plus ou moins bien formée) est encore présente chez de nombreux Emydidae (*Trachemys decussata*, *Terrapene ornata*, *Graptemys pseudogeographica*) ; de nombreux Bataguridae (*Batagur*, *Morenia ocellata*, *Hardella*, *Kachuga smithii*, *K. kachuga*, *K. dhongoka*, *Hieremys*), de nombreux Geoemydinei (*Rhinoclemmys punctularia*, *Melanochelys trijuga*, *Cyclemys dentata*, *Heosemys grandis*) et quelques Testudininei (diverses espèces du genre *Testudo*).
- La lyre est plus ou moins bien formée chez les taxons primitifs de cette étude, la forme de cette lyre (la forte constriction de la lyre ou non, les bords plus ou moins arrondis...) sont très utiles au niveau diagnostique.

- la forme à bord arrondis (état 2) dérive d'une forme en lyre. Cette forme à bords arrondis et à V1 étroite se retrouve chez certains Testudinidae (*Testudo graeca*, *Callagur affinis* par exemple).

**12(1) :** Cervicale plutôt longue par rapport à la nucale : Larg Cer/Larg Nu globalement supérieur à 25 %.

- Homoplasie car cet état est présent chez *Palaeoemys occitana* n. sp.
- Cependant, les conditions ne sont pas tous à fait les mêmes : chez *Palaeoemys occitana* n. sp., les M1 sont encore courtes par rapport à la nucale qui est à bord antérieur large ; au nœud 5, les M1 sont globalement un peu plus allongées sur la nucale qui est légèrement étreécie.
- Ce caractère de la cervicale ainsi que la mesure de la longueur sur la largeur de la cervicale sont de bons caractères diagnostiques au niveau spécifique et parfois générique.
- Réversion à l'état 0 chez *M. sarmatica* et *M. pygolopha*. A partir du nœud 8, la nucale est un peu plus allongée (caractère 22, état 3), le rapport Long Cer/Long Nu reste inchangé ce qui signifie que la cervicale s'est allongée en même temps que la nucale. La réversion à l'état 0 chez *Mauremys pygolopha* et *Mauremys sarmatica* n'est donc pas la même condition que la cervicale courte primitive de *Euroemys* n. g. et *Owenemys* n. g. par exemple. Chez *M. sarmatica* et *M. pygolopha*, la cervicale est courte par rapport à la nucale mais elle n'est pas aussi courte que l'état 0.
- L'allongement de la cervicale et des M1 est une tendance commune chez les chéloniens. Au sein des Testudinidae cet allongement suit souvent l'allongement de la nucale (*Cyclemys dentata*, *Malayemys subtrijuga*, *Ptychogaster emydoides*, *Clemmydopsis turnauensis*), parfois la nucale et les M1 sont allongées mais pas la cervicale (*Rhinoclemmys punctularia*) ou plus rarement la cervicale est allongée mais la nucale reste courte (*Palaeoemys occitana* n. sp.).
- Pour bien faire, il aurait fallu prendre en compte la longueur des M1, mais ici au sein du groupe étudié, ce caractère est *a priori* continu, montant tous les intermédiaires entre les formes « primitives » comme *Palaeoemys* et *Owenemys* n. g. et les formes « évoluées » du clade *Mauremys*.
- Dans cette étude et plus globalement dans une étude sur les Testudinidae, ce caractère doit être analysé en association avec le caractère du repli de la cervicale sur la nucale (caractère 13), avec celui du repli des M1 sur la nucale (caractère 14) et celui de la longueur de la nucale (caractère 22) ainsi que sa forme.
- Ici ce caractère doit impérativement être analysé avec la forme et la taille de la nucale

**22(2) :** Nucale longue, moyennement large à un peu étreécie, à bord antérieur un peu plus étreéci qu'à l'état 1.

Homoplasie additionnelle sous Acctran :

**46(1) :** Hyoplastrons plus courts et l'extrémité postérieure de l'entoplastron est légèrement en avant des encoches axillaires en vue ventrale.

- Il existe une ambiguïté au nœud 5 car d'un côté *Borkenia* présente l'état 1 et de l'autre côté le clade 6 présente l'état 2. Il n'est donc pas possible de connaître l'état de ce nœud.
- Pour l'état 1, ce caractère est homoplasique car l'état 1 est présent chez *Borkenia* et *Promalacoclemmys*. En fait, il s'agit d'un phénomène de convergence. En effet, au niveau de *Borkenia*, on se situe dans un processus de réduction des hyoplastrons visible

par rapport aux taxons antérieurs où les hyoplastrons sont très longs à longs. Chez *Promalacoclemmys*, il s'agit d'un processus secondaire d'allongement des hyoplastrons : à partir du nœud 6, les taxons ont des hyoplastrons très courts (état 2).

- voir § 3.4.4.3.

### *Borkenia*

-4(1) : encoche antérieure de la dossière étroite et moins profonde, formée par l'allongement modéré des Per1 et parfois Per2 (au niveau de la Per1 ou au niveau de la suture Per-2) et avec parfois par l'encoche antérieure de la nucale.

- Réversion car 4(2) présent au nœud 3.

-32(1) : pas de contact, juste contact entre les gulaire et l'entoplastron (sur la suture) ou parfois contact (variation).

- voir la discussion au nœud de *Euroemys* n. g.

Homoplasie additionnelle sous Acctran :

48(2) : Sillon huméro-pectoral rectiligne à légèrement sinueux.

- L'ambiguïté provient de la distribution en mosaïque de ce caractère.
- voir discussion du caractère 48 au nœud de *Palaeoemys*.

Homoplasie additionnelle sous Deltran : 48 (2) et :

46(1) : Hyoplastrons plus courts et l'extrémité postérieure de l'entoplastron est légèrement en avant des encoches axillaires en vue ventrale.

- voir la discussion du caractère 46 au nœud 5.
- voir discussion § 3.4.4.3.

### Nœud 6

5(1) : la V1 est aux coins de la nucale ou la dépasse latéralement (V1 aussi large ou plus large que la nucale), elle est ne dépasse par les bords latéraux de la Per1.

- Il n'est pas impossible que cet élargissement se soit produit de façon homoplasique au sein des divers clades précédents.
- La V1 très large, plus large que la nucale est considérée comme l'état primitif pour les cryptodires (et les pleurodires) présent chez *Kayentachelys*. Cependant, l'état primitif de la V1 pour les Testudinoidea n'est pas connu ; il semblerait, d'après les plus anciens jalons disponibles en Asie (*Elkemys*), aux Etats-Unis (*Echmatemys*) et en Europe (*Merovemys* n. g., *Francellia* n. g.), que la forme primitive au nœud des Testudinoidea soit la V1 plus étroite que la nucale, en forme de lyre.
- Chez les Testudinidae actuels, la V1 est généralement plus étroite que la nucale ; cependant on retrouve l'élargissement de la V1 chez les Emydidae (*Deirochelys*, *Emydoidea*, *Chrysemys*), Bataguridae (*Sacalia*) ; Geoemydinei (*Rhinoclemmys punctularia*, *Notochelys*, *Melanochelys*) et quelques Testudininei.
- Ce caractère peut être lié au caractère 22 (nucale), la largeur de la nucale pouvant varier.
- réversion à l'état 0 chez *Cucullemys* n. g.

6(1) : V1 large par rapport à sa longueur : Larg/Long entre 1,7 et 1,2.

- Homoplasique car état présent chez l'extra-groupe, *Platysternon megacephalum*, mais avec une forme différente.
- A ce nœud, l'état 1 du caractère 6 est lié à l'état 1 du caractère 5 (V1 par rapport à nucale) mais ce n'est pas toujours le cas (*Palaeochelys* : 5(1) et 6(2)).
- Synapomorphie ou Homoplasie.

**42(1) : Gulaires moyennes : Long Gu/Long LA entre 30 et 45**

- voir la discussion sur ce caractère au nœud 8.

**49(3) : sillon huméro-pectoral coupe toujours bien l'entoplastron.**

- voir la discussion du caractère 49 au nœud 2.

Synapomorphies et Homoplasies additionnelles sous Acctran :

**1(2) : Processus axillaires étrencis, encochés, touchant un tiers de la PL1.**

- Avec cette optimisation, la présence de l'état 1 (processus plus forts qu'à l'état 2) chez *Cuvierichelys parisiensis* est alors considérée comme une réversion. Les processus axillaires de *Cuvierichelys parisiensis* sont très puissants, encochés, remontant fortement sous la PL1 et avec un fort bourrelet médian alors que chez *Provencemys laurenti*, le bourrelet est plus faible, l'insertion du processus est plus étroite. Je ne retiens par cette hypothèse, préférant une réduction homoplasique des processus axillaires aux nœuds 6 et 8.
- La réduction des processus axillaires et inguinaux se fait de façon homoplasique, chez de nombreux Testudinidae. Elle peut atteindre différents stades de contact entre les piliers et les pleurales et/ou périphériques avec un bourrelet médian plus ou moins développés. Cette réduction peut se faire par différents processus (convergence) notamment par le développement d'une charnière ou d'une mobilité du plastron (union plus ou moins ligamentaire dossière-plastron). La réduction des processus est visible et même extrême chez *Ptychogaster* et *Clemmydopsis*, chez certains Emydidae (*Deirochelys*, *Chrysemys*, *Terrapene*, *Emydoidea*), Geoemydinei (*Cyclemys*, *Notochelys*, *Rhinoclemmys*, *Cuora*) et Testudininei (*Testudo*). Les Bataguridae ont généralement des piliers forts mais là aussi la réduction est présente, dans une moindre mesure (*Melanochelys* par exemple).
- Ici il est en fait difficile de définir l'état des processus (axillaires et inguinaux) avec des caractères plus ou moins généralisés. En effet, l'état des processus, leur formes, la présence et la forme du bourrelet médian sont presque caractéristiques de chaque taxon et doivent être analysés ensemble.
- Cette réduction des piliers inguinaux et axillaires peut être liée à plusieurs processus (qui peuvent être parfois couplés) :
  - développement d'une mobilité plastron-dossière (*Ptychogaster*) : meilleure protection en milieu plus terrestre.
  - réduction des encoches axillaires et/ou inguinales pour une meilleure protection des membres (*Mauremys*, *Ptychogaster*) (caractère 3).
  - réduction ou modification des chambres pulmonaires (modification du milieu de vie).
  - élargissement de la dossière.
  - élargissement du plastron.
  - allègement de la dossière.
  - la réduction du pont par rapport à la taille du plastron (caractère 50) bien visible chez *Mauremys leprosa* et *M. caspica*.

20(0) : pas de contact C4-V5 sur M10-11 ou sur M10.

- Hypothèse non retenue et caractère fortement homoplasique.

36(1) : resserrement faible à fort au sillon gularo-huméral.

- Cette solution Acctran n'est pas retenue. En effet ce caractère est fortement homoplasique : présent chez *Elkemyx australis*, il est présent chez tous les Testudininei (le resserrement peut être alors très poussé (*Testudo graeca*, *Homopus areolatus*) et lié à une projection vers l'avant des gulaires), chez la majorité des Geoemydinei (*Notochelys platynota*, *Rhinoclemmys punctularia*, *Sacalia beali* par exemple), chez *Ptychogaster* et *Clemmydopsis*, chez quelques Bataguridae (*Orlitia borneoensis*, *Kachuga trivitata*, *Malayemys*) et chez certains Emydidae (*Trachemys scripta*, *Clemmys insculpta*).
- Ce resserrement des gulaires formant une proéminence vers l'avant peut être dû à plusieurs processus pouvant être combinés ou non : l'élargissement du lobe antérieur au niveau des suture épi-hyoplastrales, le resserrement des gulaires, l'allongement des épiplastrons à la symphyse, la projection du bourrelet gulaire vers l'avant.
- Une ambiguïté persiste tout de même au niveau du genre *Palaeochelys* et chez *Palaeomauremys mlynarskii* où l'état n'est pas connu.

Changement du caractère **42(1)** (synapomorphie) en homoplasie 42(1) : Gulaires moyennes : Long Gu/Long LA entre 30 et 45 %.

- Changement de la synapomorphie 42(1) en homoplasie sous Acctran, car avec cette optimisation, il y a une réversion chez *Promalacoclemmys protogaea*.
- Hypothèse non retenue, voir discussion du caractère 42 au nœud 8.

**46(2)** : Hyoplastrons bien courts et l'extrémité postérieure de l'entoplastron est au niveau des encoches axillaires.

- voir la discussion du caractère 46 au nœud 5.
- voir discussion § 3.4.4.3.

Synapomorphie sous Deltran : **46(2)**

### **Nœud A : *Cucullemys* n. g., *Bergouniouxchelys* n. g. et *Provencemys* n. g.**

16(1) : Mauvaise correspondance des pleurales et des périphériques, il existe un fort décalage entre les plaques.

- Homoplasique, se produit aussi chez *M. massiliensis* et au nœud 11.

-30(0) : repli gularo-huméral très court : Long Gu-Hum/Larg Gu inférieur à 0,2.

- Homoplasique, se produit aussi chez *M. massiliensis* et au nœud 11.

Homoplasie additionnelle sous Acctran :

21(0) : Position de la V5 type 0.

- Cette hypothèse proposée sous Acctran n'est pas retenue.
- voir la discussion du caractère 21.

Homoplasies additionnelles sous Deltran :

1(2) : Processus axillaires étreçis, encochés, touchant un tiers de la PL1.

- Homoplasie présente au nœud 8 sous Deltran.

36(1) : resserrement faible à fort au sillon gularo-huméral.

- Hypothèse proposée sous Deltran retenue, voir discussion du caractère 36 au nœud 6.

***Provencemys n. g.***

17(1) : Coïncidence totale sur tout le pourtour de la dossière (sauf pygale et Per11), à l'avant coïncidence des M1 à M3 avec les périphériques ou presque coïncidence.

- Ici la tendance à l'allongement des marginales sur les périphériques est complètement réalisée. Seuls ont été séparés les taxons qui ont toujours une correspondance des sillons et des sutures. Les différents stades de recouvrement des marginales n'ont pas été codés car jugés trop variables bien que cet allongement soit visible chez *Mauremys caspica* et *Mauremys leprosa* où les marginales sont longues mais la coïncidence n'est pas toujours réalisée.
- La correspondance totale des sillons costo-marginales et des sutures pleuro-périphériques sur tout le pourtour de la dossière (même à l'arrière) est considéré comme primitive par rapport à *Proganochelys* (sillons et sutures confondus) (Lapparent de Broin, *in prep.*). Ici il ne s'agit pas de la même condition car cette correspondance n'est pas réalisée à l'arrière de la dossière.

18(1) : les M1 et/ou M2 atteignent les pleurales 1 ou les coins latéraux de la nucale.

- Homoplasique, car se produit aussi chez *Platysternon megacephalum*, *Promalacoclemmys protogaea* et *M. gaudryi*.
- Tendance commune présente chez plusieurs groupes de chéloniens (Lapparent de Broin, *in prep.*; Testudininei; Emydidae...). Ce caractère est diagnostique au niveau spécifique.

**Nœud 7**

9(1) : Larg V2-3/Larg Nu toujours supérieur à 70 %.

- les états du caractère 9 ne sont pas codés chez *Elkemys* et *Platysternon* car non homologues (nucale très large).
- Les vertébrales larges sont considérées comme primitives et la réduction en largeur est dérivée (Lapparent de Broin et *al.*, 1996 ; Gmira, 1995 ; Lapparent de Broin, *in prep.*; Peng & Brinkman, 1993). Cependant au nœud des Testudinoidea, la condition primitive des vertébrales n'est pas connue. Il est probable que la série vertébrale étroite (par rapport à la nucale et par rapport aux costales) est la condition primitive. Cet état est présent chez *Elkemys australis* (avec une nucale plus large), à la base des « Ptychogasteridae » et du groupe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » et probablement à la base de tous les Testudinidae.
- Ce caractère porte sur la largeur de la série vertébrale, il peut être lié avec les caractères 10 et 11 mais pour *Promalacoclemmys* il est indépendant.
- Si l'on considère que la synapomorphie 9(1) au nœud 7 est bonne alors il y a présence d'une réversion à l'état 0 chez *Palaeochelys*. Ceci n'est pas accepté ici. En effet, bien qu'il présente un fort R.I., ce caractère 9 est en fait fortement homoplasique et se produit chez de nombreux Testudinidae (ainsi que l'élargissement général des



vertébrales par rapport aux sillons inter-costaux). L'élargissement de la série vertébrale par rapport à la nucale est homoplasique au sein du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* ». Chez *Promalacoclemmys*, l'élargissement des vertébrales par rapport à la nucale et aux sillons inter-costaux s'inscrit dans le cadre d'un élargissement des vertébrales de l'avant vers l'arrière. L'élargissement des vertébrales au nœud 9 s'inscrit dans un élargissement de toutes les vertébrales par rapport à la nucale et aux sillons inter-costaux. Celui du nœud 7 est juste un élargissement de la série vertébrale par rapport à la nucale, sans élargissement des vertébrales par rapport aux sillons inter-costaux. Je ne considère pas la réversion de *Palaeochelys* comme possible, je pense plutôt à un élargissement qui est acquis indépendamment chez *Cuvierichelys* n. g., *Promalacoclemmys* et le nœud 9 par homoplasie. Donc 9(1) est une mauvaise synapomorphie au nœud 7 (voir 3.4.1.2).

- Ce caractère est aussi lié au caractère 22 (nucale) bien que la nucale ne varie que légèrement en largeur au sein du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ».

**45(2) : épipastrons très allongés à la symphyse (avec ou sans saillie gulaire).**

- Bien que l'indice de rétention soit haut, ce caractère est en fait très homoplasique. En effet, l'allongement de la symphyse épipastrale est présent chez les Testudininei actuels (par exemple *Testudo* et *Kinixys*) et fossiles (*Cheirogaster*), chez les Batagurinae (*Chinemys reevesii*), chez les Emydidae (*Terrapene carolina*) et chez les Geoemydinei actuels (*Heosemys grandis*) et fossiles (*Ptychogaster emydoides*, *Clemmydopsis turnauensis*). Cependant cet allongement ne se fait pas de la même façon et n'est pas le même entre *Clemmydopsis turnauensis* et *Kinixys* par exemple. Ici, l'allongement qui intervient chez *Cuvierichelys* n'est pas le même que celui qui intervient au nœud 9. Dans le premier cas l'allongement se fait au sein de forme à gulaire large, sans saillie gulaire ; dans le deuxième cas les gulaire sont étroites et la saillie gulaire est bien marquée.
- Je ne considère pas la réversion de *Promalacoclemmys laharpi* comme possible.
- En conclusion, l'état 2 apparaît par homoplasie chez *Cuvierichelys* n. g., *Promalacoclemmys laharpi* et au clade 9 (état non connu pour *Palaeomauremys* n. g. et pour *Palaeochelys*).

**51(1) : repli des écailles modéré à fort, large.**

- Le développement d'un large repli des écailles du plastron est une tendance commune, homoplasique, chez de nombreux chéloniens et plus particulièrement chez les Testudinidae. Le développement peut être plus ou moins fort, il est extrême chez *Clemmydopsis* et *Ptychogaster*. Il est souvent présent chez les formes à bourrelet gulaire allongé.
- Je pense plutôt qu'il s'agit d'une homoplasie (parallélisme) entre *Cuvierichelys* n. g., *Promalacoclemmys protogaea* et le clade 9, sachant que ce caractère est homoplasique dans d'autres groupes et que les données sont manquantes pour *Palaeomauremys* n. g., *Palaeochelys* et *Promalacoclemmys laharpi*.

Synapomorphie additionnelle sous Acctran :

**14(1) : Repli des écailles bien développé sur la nucale, bourrelet faible à modéré.**

- Hypothèse proposée sous Acctran non retenue au profit d'un développement homoplasique du bourrelet de nucale chez *Cuvierichelys* n. g. (bourrelet très marqué) et au nœud 8 (bourrelet moins marqué).
- voir aussi la discussion du caractère 13 au nœud 8.

### *Cuvierichelys* n. g.

**31(1) :** Allongement fort du repli des gulaires à la symphyse épiplastrale, sur la face dorsale du plastron.

- Bonne synapomorphie car le genre *Cuvierichelys* n. g. est le seul genre du groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* » à présenter cette structure.
- L'allongement médial se produit aussi chez *Ptychogaster*, *Geiselemys* et *Clemmydopsis*, chez les Emydidae, Testudininei, chez certains Geomeydinei mais avec un développement en longueur et en épaisseur différent selon les groupes ou les genres.

**32(1) :** pas de contact, juste contact entre les gulaires et l'entoplastron (sur la suture) ou parfois contact (variation).

- Etat présent aussi chez *Borkenia* et *Euroemys*. Chez *Cuvierichelys* n. g. un autre caractère intervient : celui de l'allongement de la symphyse épiplastrale (caractère 45, nœud précédent) qui peut jouer un rôle sur la position des gulaires par rapport à l'entoplastron.

#### Synapomorphie et homoplasies additionnelles sous Acctran :

**-1(1) :** Processus axillaires larges, puissants, encochés ou non, touchant un tiers à la moitié de la PL1.

- Hypothèse de la réversion non retenu, voir la discussion du caractère 1 au nœud 6.

**14(2) :** Repli des écailles bien développé sur la nucale, bourrelet fort.

- Bonne synapomorphie car le bourrelet est très développé en hauteur (contrairement au nœud 8) tout en gardant un repli de la cervicale assez court (contrairement au nœud 8).

**19(0) :** pas de contact de la C3 avec la M6.

- état non connu pour *Cuvierichelys parisiensis*.
- voir discussion du caractère 19 au nœud 4.

**36(0) :** Absence de resserrement du sillon gularo-huméral à resserrement faible (variation individuelle).

- Hypothèse proposée avec l'optimisation Acctran non retenue, voir discussion du caractère 36 au nœud 6.

#### Synapomorphie et homoplasie additionnelles sous Deltran : 14(2)

**21(2) :** Position de la V5 de type 2 (la V5 n'atteint pas la pygale).

- Cette hypothèse est retenue.
- Homoplasie car état 2 présent chez le nœud 9, chez *Provencemys laurenti* et chez *Owenemys testudiniformis*.
- voir la discussion § 3.4.4.1.

## Nœud 8

**13(1) :** repli long de la cervicale sur la face interne de la nucale.

- Caractère pouvant être lié à celui de l'allongement de la nucale (caractère 22).
- Le développement d'un repli plutôt long et bien formé se retrouve dans de nombreuses formes de Testudinidae.
- Le repli de la cervicale peut parfois être extrêmement développé : chez d'autres Testudinidae fossiles européens (*Ptychogaster* et *Clemmydopsis*) et chez certains Emydidae actuels (*Clemmys insculpta*, *Clemmys muhlengergii*, *Chrysemys picta* par exemple)
- Caractère à prendre en compte avec celui de l'allongement des marginales sur la face interne de la nucale et le développement d'un bourrelet transversal de la nucale (caractère 14).
- Seulement la moitié des taxons inclus dans le clade 8 ont pu être codés pour ce caractère.
- Il est possible de différencier différents stades d'allongement de la cervicale qui doivent être analysés avec la taille et la forme de la nucale, le développement des M1.

**22(3) :** Nucale longue ou encore plus allongée vers l'avant, légèrement étreécie, à bord antérieur plus étreéci qu'à l'état 2.

**35(1) :** sillons gularo-huméraux resserrés vers l'intérieur dans leur partie médiane.

- état non connu chez *Palaeochelys* et *Palaeomauremys* n. g.

**37(1) :** bord antérieur du plastron bien arrondi et saillant entre les gulaires, les gulaires forment deux convexités antérieures.

- Homoplasie car état présent chez *Elkemys australis*.
- Ce caractère est lié avec les caractères 36 et 45.
- Le bord antérieur bien saillant et arrondi entre les deux gulaires est, dans le cadre des taxons du nœud 8, accompagné de la projection des épiplastrons vers l'avant entre ces gulaires et de la réduction en largeur des gulaires (ce qui n'est pas toujours le cas chez certains Geoemydinei, Emydidae, Batagurinae et Testudininei).
- Il demeure tout de même une ambiguïté car les plastrons de *Palaeochelys* et *Palaeomauremys* n. g. ne sont pas connus.

Synapomorphie et homoplasies additionnelles sous Acctran :

**6(2) :** V1 très large par rapport à sa longueur : Larg/Long supérieur à 1,7.

- Hypothèse non retenue car implique une réversion à l'état 1 au nœud 9.
- Voir discussion du caractère 5 chez *Promalacoclemmys*.
- Hypothèse privilégiée : celle de l'optimisation Deltran avec un développement homoplasique de la V1 en largeur entre *Palaeochelys*, *Promalacoclemmys* et *Mauremys gaudryi*.

**26(1) :** Pygale courte, large, de forme rectangulaire, franchement plus large que longue.

- Il existe une ambiguïté à la trifurcation du nœud 8, avec d'une part *Palaeochelys* et le clade 9 présentant l'état 1 et *Promalacoclemmys* présentant l'état 0. La réversion pour

*Promalacoclemmys* est à écarter en faveur d'une réduction homoplasique de la pygale en longueur. Soit 26(1) chez *Palaeochelys* et 26(1) au nœud 9 (hypothèse Deltran).

- Réduction de la pygale en longueur (et parfois en largeur) chez les Testudinidae : *Clemmydopsis turnauensis*, chez les Geoemydinei (*Melanochelys trijuga*, *Heosemys*, *Cyclemys dentata*, *Hieremys*), chez les Bataguridae (*Hardella*, *Ocadia*, *Siebenrockiella*), chez quelques Emydidae (*Deirochelys* ?), chez les Testudininei après *Manouria impressa*.
- Caractère à prendre en compte avec celui de la V5 par rapport à la pygale (voir la discussion au caractère 21).

**33(1) : Gulaires étroites et longues : Long/Larg Gu supérieur à 45 %.**

- Ambiguïté au nœud 8 avec la trifurcation *Palaeochelys* (plastrons non connus), *Promalacoclemmys* (les deux états sont présents) et nœud 9 (plastron non connu pour *Palaeomauremys* n. g., connu pour *M. massiliensis*).
- Ce rapport Long/Larg des gulaires correspond à deux processus qui peuvent être combinés ou non : d'une part la réduction en largeur des gulaires, d'autre part l'allongement des gulaires.
- L'allongement et l'étrécissement sont homoplasiques chez les Testudinidae. Le rapport supérieur à 45% est présent aussi chez les Emydidae (*Emys orbicularis*, *Clemmys insculpta*, *Chrysemys picta*, *Terrapene carolina*), chez les Geoemydinei (*Melanochelys trijuga*, *Cuora amboinensis*) ; chez les Batagurinae (*Hieremys annandalii*, *Kachuga tecta*) et chez les Testudininei.
- La réduction en largeur des gulaires est liée à l'arrondi du lobe antérieur. Cette réduction peut être visible par : premièrement l'arrondi formé par les gulaires (caractère 37) ; deuxièmement, l'arrondi fort des cotés du lobe antérieur (chez *Mauremys*) ; troisièmement, l'angle formé par les gulaires (caractère 34) et quatrièmement le resserrement du lobe au niveau du sillon gularo-huméral (caractère 36).
- En fait, l'allongement des gulaires est lié ou non à l'allongement des épiplestrons (caractère 46).
- En attendant de connaître les plastrons de *Palaeochelys* ainsi que de *Palaeomauremys* n. g., l'optimisation retenue concernant ce caractère est l'optimisation favorisant une réduction (ou un allongement) homoplasique des gulaires chez *Promalacoclemmys protogaea* et au nœud 9.

**42(2) : Gulaires longues : Long Gu/Long LA supérieur à 40 %.**

- Pour ce caractère d'allongement des gulaires, il aurait fallu calculer le rapport de la longueur des gulaires sur la longueur du plastron. Le matériel étant, la plupart du temps, fragmentaire, j'ai préféré faire ce rapport sur la longueur du lobe antérieur, beaucoup plus souvent conservé.
- Il existe une ambiguïté sur l'état de caractère à la trifurcation du nœud 8 : les plastrons de *Palaeochelys* et de *Palaeomauremys* n. g. ne sont pas connus, *Promalacoclemmys protogaea* présente l'état 2 alors que *Promalacoclemmys laharpi* présente l'état 1, le clade 9 présente l'état 2.
- L'allongement des gulaires sur le plastron est considéré comme dérivé (L'apparent de Broin, 1991 ; voir caractères 32 et 33) et est une tendance commune au sein des Testudinidae (existe chez les Emydidae, Batagurinae, Geoemydinei et Testudininei). Cet allongement peut être considéré comme homoplasique.
- D'autre part l'allongement des gulaires peut parfois être lié à l'allongement des épiplestrons mais dans ce rapport Long Gu/Long LA celui-ci n'intervient pas.

- Les données étant manquantes à cette trifurcation, l'hypothèse Deltran est favorisée, en considérant que l'allongement des gulaires c'est produit de façon homoplasique entre le taxon *Promalacoclemmys protogaea* et le nœud 8.
- D'autre part, il n'est pas exclu que l'allongement des gulaires au stade 1 se soit produit homoplasiquement chez les taxons du nœud 5 mais il n'y a aucun moyen de le contrôler.

Synapomorphie et homoplasie additionnelles sous Deltran :

1(2) : Processus axillaires étreçis, encochés, touchant un tiers de la PL1.

- Homoplasie présente au nœud A sous Deltran.
- Hypothèse proposée sous Deltran privilégiée, voir discussion au nœud 6.
- Il reste cependant une ambiguïté car les états de *Palaeochelys* ne sont pas connus.

14(1) : Repli des écailles bien développé sous la nucale, bourrelet faible à modéré.

- Bonne synapomorphie car le bourrelet est légèrement développé en hauteur (moins qu'au nœud 8) avec un repli de la cervicale plutôt long (contrairement à *Cuvierichelys* n. g.).
- cependant seulement la moitié des taxons du clade 8 ont peu être codés pour ce caractère.

36(1) : resserrement faible à fort au sillon gularo-huméral.

- Hypothèse proposée sous Deltran retenue, voir discussion du caractère 36 au nœud 6.

### *Palaeochelys*

-9(0) : Larg V2-3/Larg Nu toujours inférieur à 75 %.

- voir discussion du caractère 9(1) au nœud 7.
- synapomorphie homoplasique non retenue.

21(1) : Position de la V5 de type 1.

- Bonne synapomorphie même si il n'agit d'une variation autour de la condition primitive, la présence d'un petit «crochet» à cheval sur la SP2 et la pygale n'a pas été rencontré dans les autres taxons de cette étude.

Homoplasies additionnelles sous Acctran :

19(0) : pas de contact de la C3 avec la M6.

- état non connu pour *Palaeochelys bussenensis*.
- voir discussion du caractère 19 au nœud 4.

Homoplasie additionnelles sous Deltran :

6(2) : V1 très large par rapport à sa longueur : Larg/Long supérieur à 1,7.

- Hypothèse proposée sous Deltran privilégiée, voir discussion 6(2) au nœud 8.

26(1) : Pygale courte, large, de forme rectangulaire, franchement plus large que longue.

- Hypothèse proposée sous Deltran privilégiée, avec réduction homoplasique de la pygale chez *Palaeochelys* et au nœud 9; voir discussion 26(1) au nœud 8, 26(1) au nœud 9 et – 26(0) au nœud de *Promalacoclemmys*.

### *Promalacoclemmys*

5(2) : la V1 est très large, elle dépasse la nucale latéralement, elle atteint ou dépasse latéralement la suture Per1-2.

- Se fait de façon homoplasique chez *Mauremys gaudryi* mais ce n'est pas le même processus : chez *Promalacoclemmys*, l'élargissement de la V1 se fait dans le cadre d'un élargissement de toutes les vertébrales de l'avant vers l'arrière (V antérieures décroissantes d'avant en arrière) alors que chez *M. gaudryi*, l'élargissement des vertébrales se fait aussi bien à l'avant qu'à l'arrière; la V1 très large étant une singularité de ce taxon.

7(1) : large contact de la V1 sur la M2 généralement toujours présent, parfois contact avec le sillon M1-2 seul (variation individuelle).

- Homoplasie avec le nœud 11 qui n'est pas réalisée dans les mêmes conditions (voir discussion sur le caractère 5 au même nœud).
- La V1 très large qui s'insère sur la M2 est considérée par Hirayama (1985) comme un caractère dérivé au sein des Batagurinae actuels, acquis en parallèle plusieurs fois et pouvant être partagé avec certains Emydidae.
- Différents stades peuvent être distingués dans l'élargissement de la V1 par rapport aux marginales (V1 sur le milieu de la M1, V1 proche du sillon M1-2, V1 sur le sillon M1-2...) mais ils sont sujets à la variation intraspécifique. Cependant la V1 sur le milieu de la M1 peut être considéré plus primitif que la V1 sur le sillon M1-2. Contact V1-M2 homoplasique au sein du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* ».

10(2) : série vertébrale élargie à l'avant : V3 élargie et surtout V2, en largeur  $V2 > V3 > V4$  et  $Larg\ V3 / Larg\ C2-3$  est toujours supérieur à 100%.

38(1) : Fémorales courtes à longues par rapport aux abdominales :  $Long\ Abd / Long\ Fem < 175\ %$ .

- L'état 1 est présent de façon homoplasique chez *Elkemys australis*.
- il faut noter que l'état n'est pas connu chez *Palaeochelys* et *Palaeomauremys* n. g.
- Caractère diagnostique au niveau spécifique et générique.
- 

-46(1) : Hyoplastrons plus courts et l'extrémité postérieure de l'entoplastron est légèrement en avant des encoches axillaires en vue ventrale.

- voir la discussion du caractère 46 au nœud 5.
- Il ne s'agit pas d'une réelle réversion à l'état primitif. Chez *Promalacoclemmys*, les hyoplastrons sont allongés secondairement.
- voir discussion § 3.4.4.3.

49(2) : Sillon huméro-pectoral plus ou moins sur la suture ento-hyoplastrale.

- Homoplasie avec le nœud D1, avec *Elkemys australis* et avec les taxons *Euroemys kehleri*, *Provencemys lachati*, *Cuvierichelys iberica*.
- voir la discussion du caractère 49 au nœud 2.

Homoplasies additionnelles sous Acctran :

21(0) : Position de la V5 type 0.

- Cette hypothèse proposée sous Acctran n'est pas retenue.
- voir la discussion § 3.4.4.1.

-26(0) : Pygale longue, plus ou moins large, de forme carrée, aussi longue que large à légèrement plus large que longue.

- L'hypothèse Acctran avec une réversion à l'état 0 n'est pas retenue, préférant celle de l'optimisation Deltran avec une réduction homoplasie de la pygale chez *Palaeochelys* et au clade 9 (voir caractère 26 au nœud 8).

Homoplasie additionnelles sous Deltran :

6(2) : V1 très large par rapport à sa longueur : Larg/Long supérieur à 1,7.

- Hypothèse proposée sous Deltran privilégiée, voir discussion 6(2) au nœud 8.

## Nœud 9

**3(1) : encoches axillaires et inguinales réduites.**

- Il existe tout de même une ambiguïté sur cette synapomorphie car le plastron de *Palaeomauremys* n. g. n'est pas connu, ni ceux de *Palaeochelys*.
- Plusieurs stades de réduction des encoches doivent être individualisés dans les nœuds précédents. La taille des encoches doit être analysée en association avec la taille et la forme du plastron, la taille et la forme de la dossière. Les grandes encoches associées à un plastron étroit non arrondi sont considérées comme primitives au sein du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » et probablement chez les Testudinidae.
- Réversion à l'état 0 chez *M. portisi*.

10(1) : série vertébrale élargie régulièrement : les V2, V3 et 4 sont à peu près égales en largeur (parfois V4 un peu plus large) et  $\text{Larg V3/Larg C2-3}$  est toujours supérieur à 80%.

- Homoplasie car l'état 1 est présent chez *Platysternon megacephalum*. Cependant, ce n'est pas tout à fait le même état car les dossières sont de formes différentes.
- l'élargissement de la série vertébrale peut s'être développé de façon indépendante entre *Palaeomauremys* n. g. et les *Mauremys* (voir la discussion du caractère 9(1) au nœud 7). En effet, même si la totalité de la dossière de *Palaeomauremys* n. g. n'est pas préservée, on peut constater que les vertébrales sont plus larges que chez *Mauremys massiliensis* ou *Mauremys pygolopha*.
- 10(1) : réelle synapomorphie au nœud 9 ou homoplasie ? En l'état actuel de nos connaissances, sans le plastron de *Palaeomauremys* n. g., il n'est pas possible de savoir.

30(2) : repli long des gulaire : Long Gu-Hum/Larg Gu supérieur à 0,3.

**39(1) : Humérales courtes par rapport aux pectorales : Long Hum/Long Pec < 70 %.**

- Etat non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Ce caractère traduit l'allongement antérieur des pectorales (avancée du sillon huméro-pectoral) sur le plastron. Un autre facteur peut intervenir et influencer le rapport : le recul de la pointe gulaire. Mais dans le cadre du genre *Mauremys*, les gulaire sont bien allongées vers l'arrière.

**40(1) :** Gulaires plus longues que les humérales : Long Gu/Long Hum supérieur ou égal à 100%.

- Etat non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Ce caractère traduit d'une part le recul de la pointe gulaire, d'autre part l'avancé du sillon huméro-pectoral.

**41(1) :** Humérales courtes par rapport à l'entoplastron, Long Hum/Long ento inférieur à 70%.

- Etat non connu chez *Palaeomauremys* n. g.
- Ce caractère traduit d'une part le recul de la pointe gulaire, d'autre part l'avancé des humérales en rapport avec la longueur de l'entoplastron.

**52(1) :** encoche anale étroite, profonde.

Homoplasie et synapomorphie additionnelles sous Acctran :

**-6(2) :** V1 très large par rapport à sa longueur : Larg/Long supérieur à 1,7.

**43(2) :** Entoplastron piriforme.

- Ambiguïté au nœud 8 car les états ne sont pas connus : le plastron de *Palaeomauremys* n. g. n'est pas connu et l'entoplastron de *Mauremys massiliensis* n'a pas été codé. En effet, la forme de l'entoplastron peut être variable : chez *Mauremys caspica* et *M. leprosa*, l'entoplastron n'est pas toujours bien piriforme, il peut être un peu plus rhomboïde. Les deux spécimens de *Mauremys massiliensis* montrent un entoplastron intermédiaire entre le stade rhomboïde et le stade piriforme. Il est donc préférable de ne pas coder ce taxon.

Homoplasie additionnelles sous Deltran :

**21(2) :** Position de la V5 de type 2 (la V5 n'atteint pas la pygale).

- Cette hypothèse proposée sous Deltran est retenue.
- Homoplasie car état 2 présent chez *Cuvierichelys* n. g., chez *Provencemys laurenti* et *Owenemys testudiniformis*.
- voir § 3.4.4.1.

**26(1) :** Pygale courte, large, de forme rectangulaire, franchement plus large que longue.

- Hypothèse proposée sous Deltran retenue, avec réduction homoplasique de la pygale chez *Palaeochelys* et au nœud 9; voir discussion 26(1) au nœud 8, 26(1) au nœud de *Palaeochelys* et -26(0) au nœud de *Promalacoclemmys*.

**33(1) :** Gulaires étroites et longues : Long/Larg Gu supérieur à 45 %.

- Hypothèse proposée sous Deltran retenue, voir discussion du caractère 33 au nœud 8.

**42(2) :** Gulaires longues : Long Gu/Long LA supérieur à 40 %.

- Hypothèse proposée sous Deltran retenue, voir discussion du caractère 42 au nœud 8.



## Nœud M2

**1(3) :** Processus axillaires étrencis, encochés, touchant un peu moins d'un tiers de la PL1, plus réduit que l'état 2.

- Voir discussion au nœud 6.
- Etat peu visible chez *Mauremys massiliensis*.

**11(1) :** Larg V5/Larg V4 est inférieur à 1 : la V5 est moins large que la V4. (L=2, C.I.=50, R.I.=80).

- Homoplasie car état 1 présent chez *Platysternon megacephalum*.
- *Mauremys massiliensis* n'a pas été codé car le seul spécimen avec des V4 et V5 préservées présente un rapport de 1,04 (voir définition du caractère 11).
- Ce caractère s'inscrit dans le processus d'élargissement régulier des vertébrales (caractère 10), les V2 à 4 devenant aussi large à plus large que la V5.
- Possibilité de réduction en largeur de la V5.

**34(2) :** Angle des gulaires fermé, toujours inférieur à 90°.

- état non connu chez *Palaeochelys* et *Palaeomauremys* n. g.

**44(2) :** suture épi-hyoplastrale dirigée toujours fortement vers l'avant et généralement sinueuse (branches épilastrales réduites postérieurement, réduction toujours forte).

- Ce caractère est très intéressant car il est probablement lié à la réduction en longueur des hyoplastrons (caractère 46), à la forme de l'entoplastron (caractère 43), à l'allongement des épilastrons (caractère 45) et à la réduction en largeur de gulaires, à l'arrondi du plastron (au niveau des bords latéraux du lobe antérieur) et à la largeur du lobe antérieur au niveau de cette suture épi-hyoplastrale. Le problème est que lorsqu'une structure bouge, par contact, toutes les structures environnantes sont affectées elles-aussi. Il est donc difficile de connaître tous les facteurs et leur rôle exact dans la modification d'une structure.
- Il aurait été intéressant de diviser ce caractère en états plus nombreux notamment celui de l'état 1. En effet, par la simple observation, on peut constater que les sutures de *Promalacoclemmys protogaea* sont plus en avant que celle de *Palaeoemys hessiaca*. Malheureusement, ce caractère est variable individuellement (observation sur *Mauremys leprosa* et *caspica*, ainsi que sur les taxons où le matériel est abondant, *Mauremys pygolopha* d'Artenay par exemple). Pour les taxons où le matériel et/ou les spécimens ne sont pas suffisants il n'est pas possible de savoir s'il s'agit de variations ou non.
- De plus ce caractère est probablement un caractère continu qu'il est donc difficile de coder.
- Notons tout de même une tendance évolutive à l'avancement de ces sutures dans tous les groupes de Testudinidae : chez les Emydidae (*Graptemys geographica*, *Clemmys insculpta*, *Chrysemys picta*), chez les Batagurinae (*Hieremys annandalii*), chez les autres Geoemydinei actuels (*Chinemys reevesii*, *Mauremys mutica*, *Annamemys annamensis*, *Heosemys grandis*) et fossiles (*Ptychogaster emydoides*, *Clemmydopsis turnauensis*), chez les Testudininei actuels et fossiles (*Testudo*, *Ergilemys*).

Synapomorphie et homoplasie additionnelles sous Acctran :

**2(2) : Processus inguinaux étrencis, touchant moins d'un tiers des pleurales.**

- il existe une ambiguïté concernant ce caractère car les états ne sont pas connus chez *M. gaudryi* et *M. portisi*.
- D'après cette optimisation, il y aurait réversion à l'état 1 chez *Mauremys pygolopha*. Cette solution n'est pas retenue (voir discussion sur le caractère 1 au nœud 6) préférant la solution Deltran pour ce caractère, en favorisant la réduction homoplasique chez *Mauremys pygolopha* et au nœud M5.
- Il est possible d'imaginer un nœud en plus entre *M. sarmatica* et *M. pygolopha*, les deux taxons ayant le même codage (sauf pour le caractère 2 et pour une donnée manquante chez *M. pygolopha*, caractère 9). Ce nœud représenterait la synapomorphie 2(2), l'état 2 pouvant être présent chez *M. gaudryi* et *M. portisi*.

**-12(0) : Cervicale courte par rapport à la nucale : Larg Cer/Larg Nu globalement inférieur à 25 %.**

- L'état 0 de *M. sarmatica* et *M. pygolopha* n'est pas exactement la condition primitive (voir discussion du caractère 12 au nœud 5).
- Cette hypothèse n'est pas retenue. Les deux hypothèses préférentielles sont soit une réduction homoplasique entre *M. sarmatica* et *M. pygolopha*, soit une synapomorphie entre ces deux taxons.

Synapomorphie additionnelles sous Deltran :

**43(2) : entoplastron piriforme.**

- Ambiguïté au nœud 8 car les états ne sont pas connus : le plastron de *Palaeomauremys* n'est pas connu et l'entoplastron de *Mauremys massiliensis* n'a pas été codé. En effet, la forme de l'entoplastron peut être variable : chez *Mauremys caspica* et *M. leprosa*, l'entoplastron n'est pas toujours bien piriforme, il peut être un peu plus rhomboïde. Les deux spécimens de *Mauremys massiliensis* montrent un entoplastron intermédiaire entre le stade rhomboïde et le stade piriforme. J'ai donc choisi de ne pas coder ce taxon.

### Nœud M3

**16(1) : Mauvaise correspondance des pleurales et des périphériques, il existe un fort décalage entre les plaques.**

- Homoplasique, se produit aussi chez *M. massiliensis* et au nœud A.

**25(3) : SP2 bien individualisée, hexagonale, à bords latéraux et postérieurs rectilignes, les bords latéraux postérieurs sont généralement plus longs que les antérieurs, l'angle formé par les deux côtés latéraux est avancé, le bord antérieur est généralement très concave.**

- L'état 3 est assez variable et n'est pas toujours exprimé (variation individuelle). Il est possible que l'état 3 soit déjà présent au niveau des taxons *Mauremys pygolopha* et *Mauremys sarmatica*, le matériel disponible présentant un léger allongement de la SP2 (surtout pour *M. sarmatica*) cependant le matériel n'est pas suffisant pour pouvoir affirmer la présence de l'état 3 au nœud M2.

Synapomorphies et homoplasie additionnelles sous Acctran :

**1(4) :** Processus axillaires étrencis, encochés, touchant juste l'extrémité de la PL1.

- Etat non connu chez *Mauremys portisi* : état présent au nœud M4 et peut être déjà acquis au nœud M3.
- Au sein des *Mauremys*, on peut constater une réduction des processus axillaires entre *M. sarmatica*, *M. pygolopha* et les taxons plus récents du nœud M4.
- voir discussion au nœud 6.

**12(1) :** Cervicale plutôt longue par rapport à la nucale : Larg Cer/Larg Nu globalement supérieur à 25 %.

➤

**26(2) :** Pygale encore plus courte que l'état 1.

- Ambiguïté car l'état du caractère 26 n'est pas connu chez *Mauremys portisi*. Voir l'hypothèse Deltran au nœud M4.

## Nœud M4

**7(1) :** large contact de la V1 sur la M2 généralement toujours présent, parfois contact avec le sillon M1-2 seul (variation individuelle).

- Homoplasie avec *Promalacoclemmys*. Le large contact de la V1 sur la M2 n'est pas réalisée dans les mêmes conditions : chez *Promalacoclemmys*, il est fait dans le contexte d'un élargissement des vertébrales antérieures de l'avant vers l'arrière (voir discussion sur le caractère 5 au nœud de *Promalacoclemmys*). Ici, il s'agit d'un élargissement de toutes les vertébrales et plus particulièrement de la V1.

**49(4) :** le sillon huméro-pectoral coupe toujours bien l'entoplastron.

- voir la discussion du caractère 49 au nœud 2.

Synapomorphies additionnelle sous Acctran :

**50(2) :** Pont court par rapport au plastron : Long Pont/Long Plastron inférieur à 40% et supérieur à 30%.

Synapomorphies additionnelles sous Deltran :

**1(4) :** Processus axillaires étrencis, encochés, touchant juste l'extrémité de la PL1.

- Etat non connu chez *Mauremys portisi* : état présent au nœud M4 et peut être déjà acquis au nœud M3.

**26(2) :** Pygale encore plus courte que l'état 1.

- Ambiguïté car l'état du caractère 26 n'est pas connu chez *Mauremys portisi*. Voir l'hypothèse Acctran au nœud M3.

## Nœud M5

Synapomorphie et homoplasie sous Deltran :

2(2) : Processus inguinaux étrencis, touchant moins d'un tiers des pleurales.

- voir 2(2) au nœud M2.

50(2) : Pont court par rapport au plastron : Long Pont/Long Plastron inférieur à 40% et supérieur à 30%.

### 3.4.1.2. Conclusion sur cette première analyse

Cette première analyse montre clairement le problème rencontré de l'homologie des caractères mais aussi le fort taux d'homoplasie qui existe sur la carapace des chéloniens. Deux modifications majeures sont proposées concernant cette analyse :

- Les synapomorphies qui soutiennent le nœud 7 ne sont pas à retenir et la position de *Cuvierichelys n. g.* doit être plus basale (en irrésolution avec le clade A).
- En attendant que plus de matériel soit disponible, *Palaeomauremys n. g.* (non connu par son plastron) doit être considéré comme le groupe-frère des *Mauremys* : il est fondamentalement distinct de *Mauremys massiliensis* par sa petite taille, par ses vertébrales plus courtes et plus larges et par divers caractères donnés lors de sa description.

L'analyse cladistique effectuée ici ne reflète que partiellement les relations phylogénétiques entre les différents genres du groupe « *Palaeochelys s. l. – Mauremys* ». En effet, en l'absence de matériel crânien, des vertèbres et de carapace complète, il est difficile d'établir des relations phylogénétiques claires car les caractères de la carapace sont tout de même très homoplasiques. Cependant, au sein d'un genre bien documenté en matériel et en nombre d'espèces comme le genre *Mauremys*, cette analyse est plus forte, reflétant beaucoup plus les relations phylogénétiques entre les espèces car aucun problème « d'homologie » des caractères ne se pose.

Les conclusions sur les tendance évolutives sont données en conclusion finale.

## 3.4.2. Deuxième analyse

### 3.4.2.1. Traitement des caractères, topologie et analyse des caractères aux nœuds

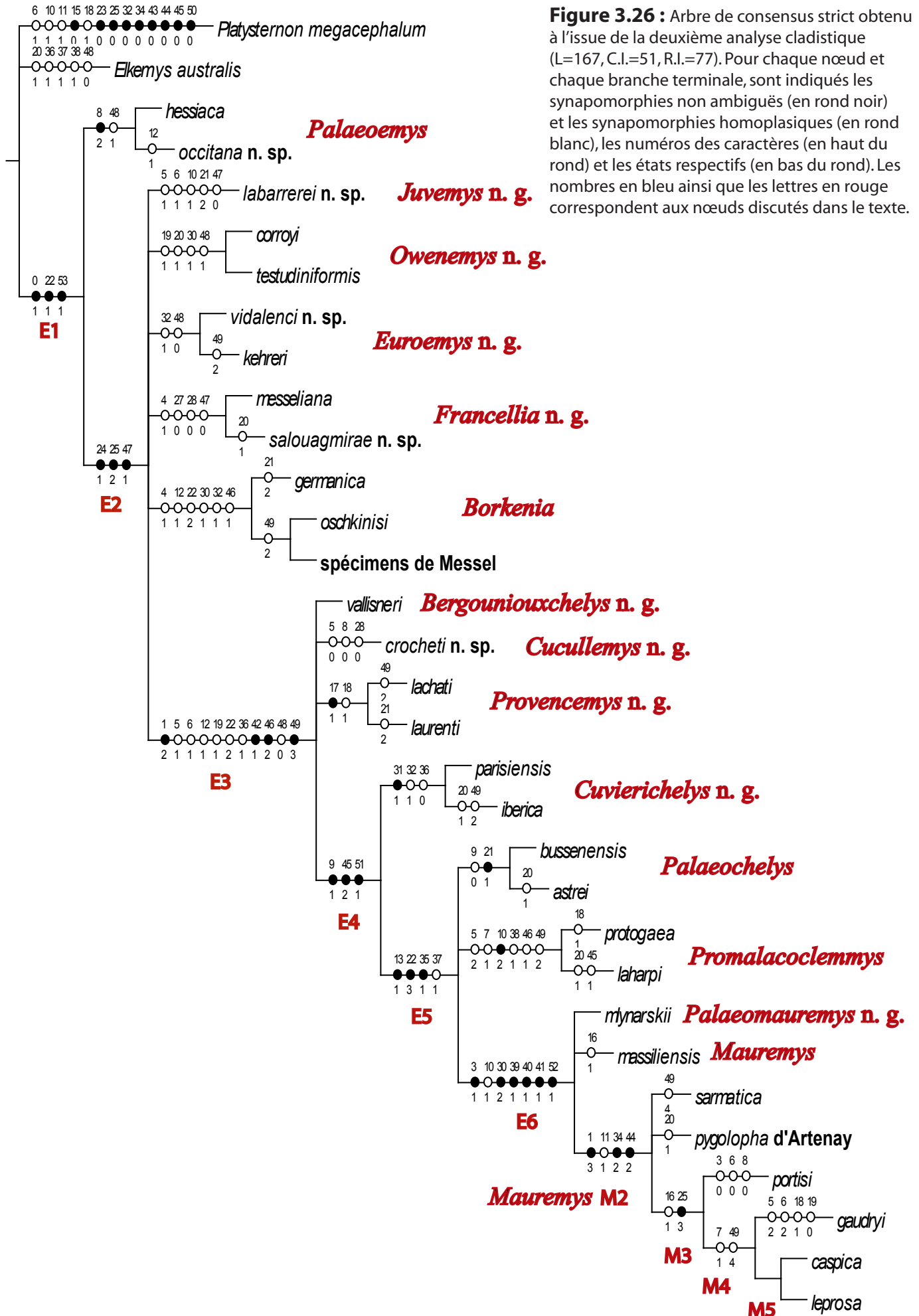
Dans la deuxième analyse, un nouveau taxon a été introduit (*Juvenys labarrerei* n. g. n. sp.). Avec l'option «mh\* bb\* », il a été obtenu 256 arbres de longueur de 153 pas avec un C.I de 56 et un R.I. de 81. *Platysternon megacephalum* et *Elkemys australis* sont toujours placés en premier et en deuxième extra-groupes. L'inversion des deux extra-groupes ne change pas le nombre d'arbres trouvés, les indices, le nombre de pas et la topologie de l'arbre.

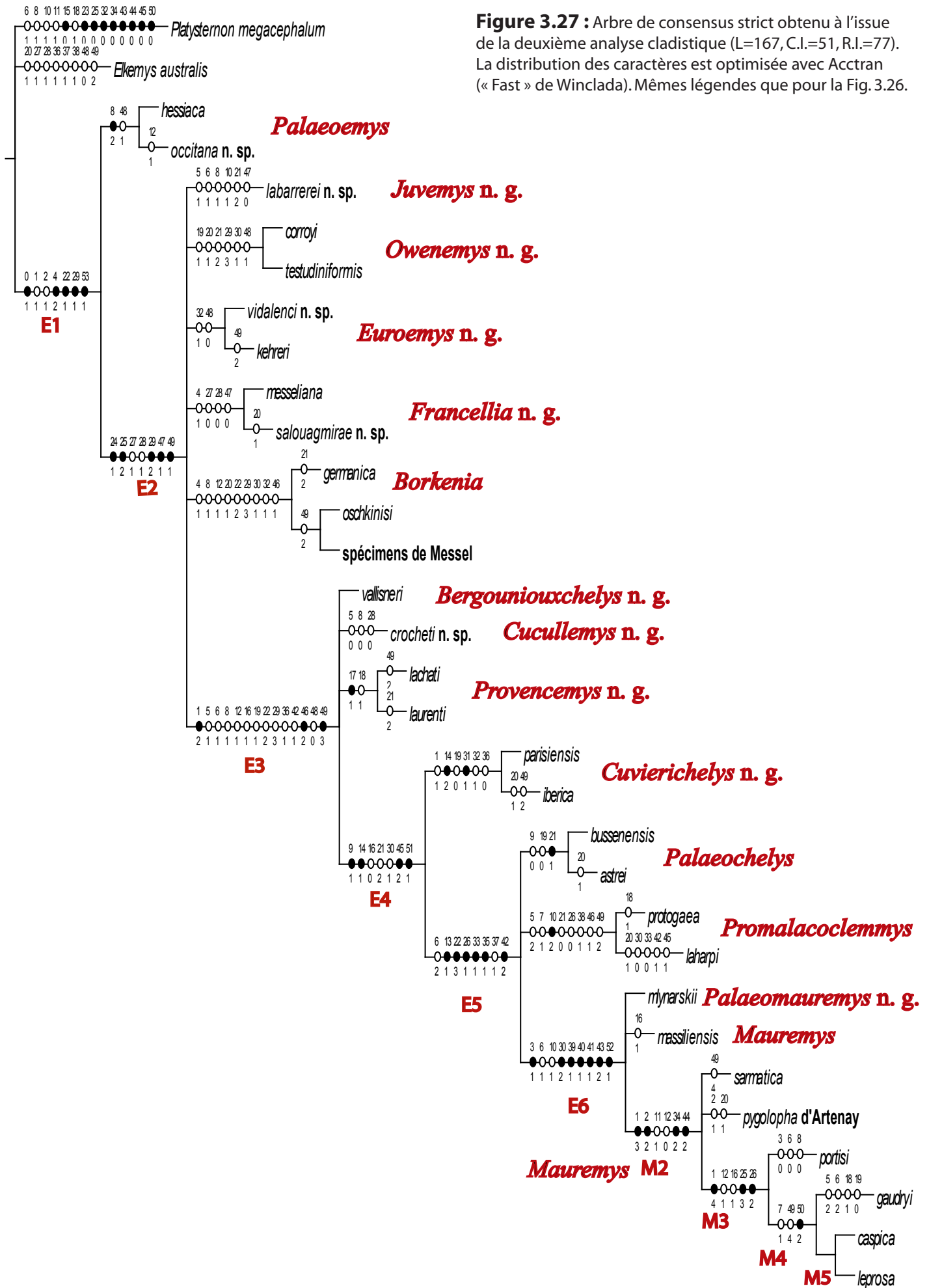
L'option «mh\* bb\* » été utilisé ainsi que l'option «nelsen » pour l'obtention d'un arbre de consensus strict de 167 pas avec un C.I de 51 et un R.I. de 77. Cet arbre est présenté figure 3.26 avec, aux nœuds, les synapomorphies non ambiguës et non homoplasiques en noir, les homoplasies en blanc. L'arbre de la figure 3.27 représente le même arbre même avec les caractères optimisés sous Acctran, la figure 3.28 est établie avec l'optimisation Deltran.

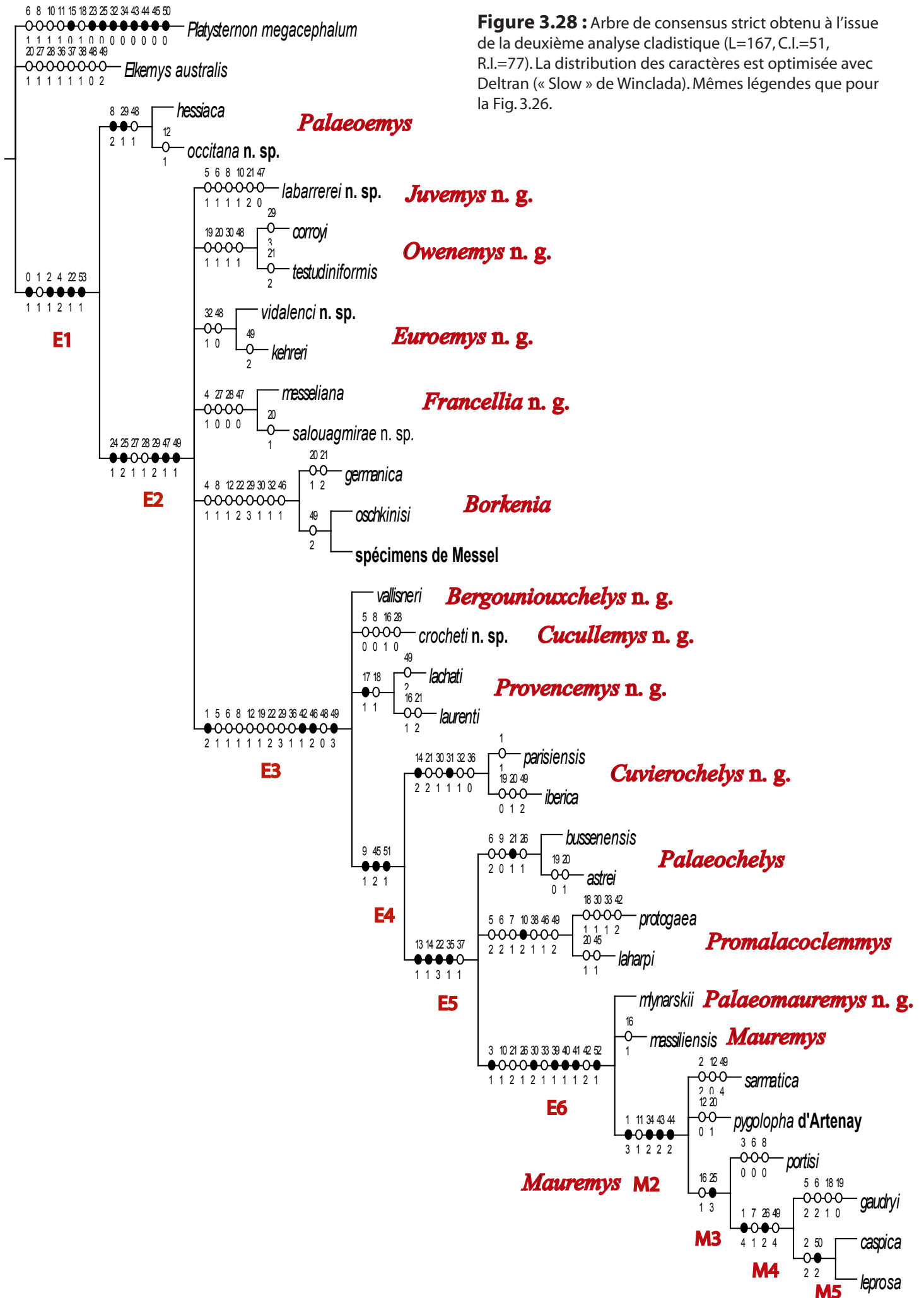
Le tableau 3.4 résume les différentes valeurs de pas, C.I. et R.I. obtenues dans cette analyse pour chaque caractère (les modifications de paramètres entre les deux analyses sont notées en gras). Le tableau 3.5 résume l'état des caractères selon les nœuds avec les différentes optimisations.

<b>Char</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>
<b>Pas</b>	1	5	3	2	3	5	7	2	7	2	4	2	5	1	2
<b>CI</b>	100	80	66	50	66	<b>40</b>	<b>28</b>	50	<b>28</b>	50	<b>50</b>	50	<b>20</b>	100	100
<b>RI</b>	100	83	50	80	75	<b>76</b>	<b>66</b>	75	<b>44</b>	90	<b>80</b>	80	<b>55</b>	100	100
<b>Char.</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>	<b>18</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>21</b>	<b>22</b>	<b>23</b>	<b>24</b>	<b>25</b>	<b>26</b>	<b>27</b>	<b>28</b>	<b>29</b>
<b>Pas</b>	1	4	1	4	5	8	7	4	1	1	3	3	3	4	5
<b>CI</b>	100	<b>25</b>	100	25	<b>20</b>	12	<b>28</b>	<b>75</b>	100	100	100	66	<b>33</b>	<b>25</b>	<b>60</b>
<b>RI</b>	100	<b>50</b>	100	25	<b>55</b>	12	<b>50</b>	<b>34</b>	100	100	100	85	<b>50</b>	<b>40</b>	<b>50</b>
<b>Char.</b>	<b>30</b>	<b>31</b>	<b>32</b>	<b>33</b>	<b>34</b>	<b>35</b>	<b>36</b>	<b>37</b>	<b>38</b>	<b>39</b>	<b>40</b>	<b>41</b>	<b>42</b>	<b>43</b>	<b>44</b>
<b>Pas</b>	5	1	4	2	2	1	3	2	2	1	1	1	3	2	2
<b>CI</b>	<b>40</b>	100	50	50	100	100	33	50	50	100	100	100	66	100	100
<b>RI</b>	<b>72</b>	100	66	85	100	100	83	88	50	100	100	100	92	100	100
<b>Char.</b>	<b>45</b>	<b>46</b>	<b>47</b>	<b>48</b>	<b>49</b>	<b>50</b>	<b>51</b>	<b>52</b>	<b>53</b>						
<b>Pas</b>	3	3	3	5	10	2	1	1	1						
<b>CI</b>	66	66	<b>33</b>	40	40	100	100	100	100						
<b>RI</b>	88	<b>91</b>	<b>60</b>	62	<b>62</b>	100	100	100	100						

**Tableau 3.4 :** Nombre de pas, C.I. et R.I. obtenus en fonction des caractères, deuxième analyse. Les caractères dont un ou plusieurs des paramètres (Pas/C.I./R.I.) ont été modifiés entre les deux analyses sont marqués en gras.









<i>NŒUDS</i>	<b>Synapomorphies</b>			
	<b>C.I. =100</b>	<b>Homoplasies C.I. &lt;100</b>	<b>« Fast optimization » = Acctran</b>	<b>« Slow optimization » = Deltran</b>
<b>Nœud E1</b>	<b>0(1), 53(1)</b>	<b>22(1)</b>	1(1), 2(1), <b>4(2)</b> , <b>29(1)</b>	1(1), <b>2(1)</b> , <b>4(2)</b>
<i>Palaeoemys</i>		8(2), 48(1)		<b>29(1)</b>
<b>Nœud E2</b>	<b>24(1), 25(2)</b>	<b>47(1)</b>	27(1), 28(1), <b>29(2)</b> , <b>49(1)</b>	27(1), 28(1), <b>29(2)</b> , <b>49(1)</b>
<i>Juvenys</i> n. g.		5(1), 6(1), 10(1), 21(2), 47(0)	8(1)	8(1)
<i>Owenemys</i> n. g.		19(1), 20(1), 30(1), 48(1)	21(2), 29(3)	
<i>Europemys</i> n. g.		32(1), 48(0)		
<i>Francellia</i> n. g.		4(1), 27(0), 28(0), 47(0)		
<i>Borkenia</i>		4(1), 12(1), 22(2), 30(1), 32(1), 46(1)	8(1), 20(1), 29(3)	8(1), 20(1), 29(3)
<b>Nœud E3</b>		<b>1(2)</b> , 5(1), 6(1), 12(1), 19(1), 22(2), 36(1), <b>42(1)</b> , <b>46(2)</b> , 48(0), <b>49(3)</b>	8(1), 16(1), 29(3), 42(1)	8(1), 29(3)
<i>Bergouniouchelys</i> n. g.				
<i>Cucullemys</i> n. g.		5(0), 8(0), 28(0)		16(1)
<i>Provencemys</i> n. g.	<b>17(1)</b>	18(1)		
<b>Nœud E4</b>	<b>51(1)</b>	<b>9(1)</b> , <b>45(2)</b>	<b>14(1)</b> , 16(0), 21(2), 30(1)	
<i>Cuvierichelys</i> n. g.	<b>31(1)</b>	32(1), 36(0)	1(1), <b>14(2)</b> , <b>19(0)</b>	<b>14(2)</b> , 21(2), 30(1)
<b>Nœud E5</b>	<b>13(1)</b> , <b>35(1)</b>	<b>22(3)</b> , 37(1)	6(2), <b>26(1)</b> , <b>33(1)</b> , <b>42(2)</b>	<b>14(1)</b>
<i>Palaeochelys</i>		-9(0), <b>21(1)</b>	19(0)	6(2), 26(1)
<i>Promalacoclemmys</i>		5(2), 7(1), <b>10(2)</b> , 38(1), -46(1), 49(2)	21(0), -26(0)	6(2)
<b>Nœud 9</b>	<b>39(1)</b> , <b>40(1)</b> , <b>41(1)</b> , <b>52(1)</b>	<b>3(1)</b> , 10(1), <b>30(2)</b>	-6(2), <b>43(2)</b>	21(2), 26(1), 33(1), 42(2)
<b>Nœud M2</b>	<b>34(2)</b> , <b>44(2)</b>	<b>1(3)</b> , 11(1)	<b>2(2)</b> , -12(0)	<b>43(2)</b>
<b>Nœud M3</b>	<b>25(3)</b>	16(1)	<b>1(4)</b> , 12(1), <b>26(2)</b>	
<b>Nœud M4</b>		7(1), 49(4)	<b>50(2)</b>	<b>1(4)</b> , <b>26(2)</b>
<b>Nœud M5</b>				2(2), <b>50(2)</b>

**Tableau 3.5:** Distribution des caractères aux nœuds de l'arbre de consensus strict. Les états dérivés des caractères aux différents nœuds sont entre parenthèse. Les chiffres en gras correspondent aux synapomorphie non ambiguës. Les caractères précédés d'un « - » correspondent à des réversions. La première colonne correspond aux synapomorphies non-homoplasiques et non-ambiguës (I.C.=100). Les deux dernières colonnes correspondent aux caractères présents aux nœuds selon l'optimisation choisie (Acctran ou Deltran).

De même que dans la première analyse, le groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » est monophylétique par rapport à ses extra-groupes. Les caractères notés en noir sur la branche terminale de *Platysternon* (15(0), 23(0), 25(0), 32(0), 34(0), 43(0), 43(0), 44(0), 50(0)) ne sont pas des apomorphies (voir première analyse)

L'arbre de consensus strict présente un C.I. de 51 et un R.I. de 77 (C.I.=57 et R.I.=81 dans la première analyse). 20 caractères sur 54 présentent un C.I. et un R.I. égal à 100 (contre 23 dans la première analyse). 33 caractères sur 54 montrent un C.I. faible, inférieur à 70 (contre 31 dans la première analyse) et 18 caractères sur 54 présentent un R.I. faible, inférieur à 70 (contre 13 dans la première analyse). Les caractères non ambigus et non homoplasiques de la première analyse (C.I.=100, R.I.=100) dont le nombre de pas le C.I. et le R.I. ont été modifiés sont les caractères 22 (nucale) et 29 (type de bourrelet gulaire).

Cette deuxième analyse modifié seulement la partie basale de l'arbre, entre *Palaeoemys* et *Cuvierichelys* n. g.

Dans l'analyse suivante des caractères aux nœuds, les caractères notés en gras représentent les synapomorphies non homoplasiques obtenus sur les arbres des figures 3.26, 3.27 et 3.28. Lorsque les commentaires des caractères aux nœuds de la première analyse restent valables, ceux-ci ne sont pas répétés.

## Nœud E1

**0(1)** : Perte des inframarginales, seulement présence d'écailles axillaires et inguinales.

**22(1)** : Nucale longue, moyennement large, à bord antérieur large.

**53 (1)** : Les anales occupent moins de 80% de la longueur des xiphiplastrons.

### Synapomorphies et homoplasies possibles sous Acctran :

**1(1)** : Processus axillaires larges, puissants, encochés ou non, touchant un tiers à la moitié de la PL1.

**2(1)** : Processus inguinaux larges, puissants, encochés ou non, touchant un tiers à la moitié des pleurales.

**4(2)** : encoche faible à nulle à l'avant de la dossière.

**29(1)** : Bourrelet gulaire de type 1.

### Synapomorphies et homoplasies possibles sous Deltran : **1(1), 2(1), 4(2).**

## *Palaeoemys*

**8(2)** : La V1 est à bords latéraux complètement arrondis et ses bords sont bien convergents vers l'avant.

➤ Bonne synapomorphie.

**48(1)** : sillon huméro-pectoral arrondi, fortement concave vers l'arrière.

➤ Caractère homoplasique présent chez *Owenemys*. Cependant *Owenemys* ne présente pas la même combinaison de caractère 49+48 (position et forme du sillon huméro-pectoral).

➤ Cet état est probablement l'état primitif au nœud du complexe «*Palaeochelys* s.l. – *Mauremys* ».

### Synapomorphie additionnelle sous Deltran :

**29(1) : Bourrelet gulaire de type 1.**

- Cet état pourrait être la condition primitive des Testudinidae.

## Nœud E2

**24(1) : SP1 trapézoïdale, à base large ou à base étreécie (SP1 plus quadrangulaire).**

**25(2) : SP2 bien individualisée, hexagonale, à bords latéraux et postérieurs rectilignes et sub-égaux en longueur.**

**47(1) : hyoplastrons courts et/ou lobe élargi : Long Hyo/Larg LA inférieur à 55%.**

- La présence de cet état de caractère implique une réversion à l'état 0 au niveau des taxons *Juvenmys* et *Francellia*. Cette hypothèse n'est pas acceptée ici ; *Euroemys*, *Borkenia* et *Owenemys* ayant pu acquérir l'état 1 par homoplasie. D'autre part, comme il s'agit d'un rapport de longueur sur une largeur faisant donc intervenir deux paramètres (et faisant intervenir aussi la taille de l'entoplastron), ce caractère est difficile à contrôler. Il ne doit être utilisé que d'un point de vue diagnostique.
- Ce caractère doit être analysé avec le caractère 46.
- Voir § 3.4.4.3.

Synapomorphies et homoplasie additionnelles sous Acctran et Deltran :

**27(1) : Plastron à lobe antérieur franchement trapézoïdal.**

- homoplasie avec *Elkemys australis*.
- Si cet état est présent au nœud E2 alors il y a réversion chez *Francellia*, ce que je n'accepte pas ici pour deux raisons. La première est que l'élargissement du plastron est un caractère fortement homoplasique chez tous les chéloniens. D'autre part, dans cette analyse certaines formes sont « intermédiaires » entre l'état 0 et l'état 1 : soumis à un dimorphisme sexuel ou à une variabilité intra-spécifiques la forme des plastron n'est pas bien définie (*Euroemys*, *Juvenmys*). Je préfère considérer que le changement de forme du plastron (et surtout du lobe antérieur) a pu être acquis homoplasiquement au sein des formes de l'Eocène inférieur et moyen. Ensuite au sein des formes de l'Eocène supérieur et plus récentes, cette forme de plastron est bien généralisée chez tous les taxons.

**28(1) : Plastron moyen à long, les extrémités antérieure et/ou postérieure atteignent le repli des marginales.**

- Ambiguïté sur l'état primitif qui n'est pas connu. Cependant, je n'accepte pas la réversion chez *Francellia*. Je considère que l'allongement du plastron par rapport à la dossière (ou le changement de forme de la dossière par rapport au plastron) a pu être acquis indépendamment au sein du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ». D'autre part, la taille du plastron doit être analysée avec la forme de la dossière.
- Bon caractère taxinomique mais *quid* des relations phylogénétiques ?

**29(2) : Bourrelet gulaire de type 2.**

- L'allongement d'un repli des écailles gulaire sur la face interne du plastron et le développement de deux petits bourrelets latéraux peuvent être considérés comme une synapomorphie au nœud E2. Cependant de passage par l'état 2 qui est ici présent au nœud n'est pas obligatoire : à partir d'une forme présentant l'état 1, il est possible que le bourrelet se développe sans passer par l'état 2 et être présent sous la forme de l'état 3.

Cependant on peut admettre que l'état 3 est bien généralisé au sein des formes du nœud E3.

- Un autre point est à souligner : même si les formes présentant l'état 2 (par exemple *Francellia* et *Euroemys*) sont codées de même manière dans l'intensité du développement du bourrelet, la forme de ce bourrelet n'est pas tout à fait la même.

**49(1) :** sillon huméro-pectoral plus avancé qu'à l'état 0, et toujours bien postérieur à l'entoplastron.

- Ce caractère est une bonne synapomorphie pour le nœud E2, car aucun taxon postérieur à ce nœud ne présente la condition primitive visible chez *Palaeoemys*.

### *Juvenys n. g.*

**5(1) :** la V1 est aux coins de la nucale ou la dépasse latéralement.

- Homoplasie avec le nœud E3.
- l'état 0 peut être considérée comme primitif pour le complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » et pour les Testudinidae. A une échelle évolutive globale, cet état est dérivé par rapport aux formes primitives (*Kayentachelys*) et l'élargissement de la V1 est donc une réversion. Cependant chez les Testudinidae, la nucale est étreinte par rapport à la condition primitive, donc les conditions sont différentes. Elargissement de la V1 homoplasique au sein du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* ».

**6(1) :** V1 large par rapport à sa longueur : Larg/Long entre 1,7 et 1,2.

- Homoplasie avec le nœud E3.
- l'état 0 est primitif pour le complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* » et probablement pour les Testudinidae. L'élargissement de la V1 est homoplasique au sein du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* ».

**10(1) :** série vertébrale élargie régulièrement : les V2, V3 et 4 sont à peu près égales en largeur (parfois V4 un peu plus large) et Larg V3/Larg C2-3 est toujours supérieur à 80%.

- Homoplasie avec *Platysternon* et *Mauremys*.
- la série vertébrale étroite par rapport aux costales est considérée comme primitive pour le complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* », les « *Ptychogasteridae* » et en fait pour tous les Testudinidae. A une échelle évolutive globale, cet état est dérivé par rapport aux formes primitives (*Kayentachelys* par exemple) à vertébrales larges mais à dossière de forme différente. L'élargissement des vertébrales est donc réversif. L'élargissement de la série vertébrale par rapport aux costales est homoplasique au sein du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* ».

**21(2) :** la V5 n'atteint pas la pygale, le sillon de la V5 et des M12 est bien sur la SP2.

- Caractère fortement homoplasique (voir Analyse 1).

**47(0) :** hyoplastrons longs et/ou lobe étroit : Long Hyo/Larg LA toujours supérieur à 55%.

- Ici, je ne considère pas cet état comme une réversion (voir nœud E2) mais comme la persistance du caractère primitif.

Homoplasie additionnelle sous Acctran et Deltran :

8(1) : La V1 est à bords latéraux plus ou moins rectilignes (parfois légèrement arrondis vers l'extérieur), ses bords latéraux sont bien divergents vers l'avant.

- Homoplasie avec les nœuds E3 et *Borkenia*.
- Le passage de la V1 en lyre (ou arrondie) à la V1 à bords plus ou moins rectilignes est homoplasique au sein du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* ».

### ***Owenemys n. g.***

19(1) : contact de la C3 avec la M6.

- Voir la discussion au nœud 4 de l'analyse 1.
- D'après l'analyse cladistique, l'absence de contact de la C3 avec la M6 est plésiomorphe à la base du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* ». Caractère homoplasique

20(1) : C4-V5 sur M10-11 ou sur M10.

- Voir la discussion au nœud 4 de l'analyse 1.
- Homoplasie avec *Borkenia*.
- C4-V5 sur la M11 est d'après l'analyse cladistique, plésiomorphe à la base du complexe « *Palaeochelys s.l.-Mauremys* ». Caractère homoplasique.

30(1) : repli court des bourrelets latéraux des gulaire : Long Gu-Hum/Larg Gu entre 0,2 et 0,3.

- Caractère homoplasique présent chez *Borkenia*, *Cuvierichelys n. g.* et *Promalacoclemmys protogaea*.
- En association avec le caractère 29 (type de bourrelet gulaire), ce caractère permet de définir le bourrelet gulaire.

48(1) : sillon huméro-pectoral arrondi, fortement concave vers l'arrière.

- Caractère homoplasique présent chez *Palaeoemys*. Cependant *Palaeoemys* ne présente pas la même combinaison de caractère 49+48 (position et forme du sillon huméro-pectoral).
- Cet état est probablement l'état primitif du groupe « *Palaeochelys s. l. – Mauremys* ». Mais ici en association avec le caractère 49 (position du sillon huméro-pectoral), l'état est apomorphe par rapport à *Palaeoemys*.

#### Homoplasie additionnelle sous Acctran :

21(2) : Position de la V5 de type 2 (la V5 n'atteint pas la pygale).

- Voir la discussion dans l'analyse 1.
- Homoplasie avec *Borkenia*, *Provencemys laurenti*, *Cuvierichelys n. g.*, *Palaeomauremys n. g.*, *Mauremys*.

29(3) : Bourrelet gulaire de type 3.

- voir § 3.4.4.2.
- Homoplasie avec *Borkenia* et le nœud E3.

### ***Euroemys* n. g.**

32(1) : pas de contact, juste contact entre les gulaires et l'entoplastron (sur la suture) ou parfois contact (variation).

- Voir la discussion du caractère au nœud de *Euroemys* n. g. dans l'analyse 1.
- Ici c'est l'état plésiomorphe qui est conservé (comme chez *Borkenia*). L'allongement des gulaires sur l'entoplastron a pu être acquis indépendamment chez les taxons compris entre les nœud E1 et E3 (*Francellia* n. g., *Palaeoemys*, *Owenemys* n. g., *Juvenemys* n. g.). A partir du nœud E3, il existe une ambiguïté.

48(0) : 0 : Sillon huméro-pectoral très sinueux.

- Homoplasie avec *Elkemys* et le nœud E3.
- voir discussion au nœud de *Palaeoemys*, analyse 1.

### ***Francellia* n. g.**

4(1) : encoche antérieure de la dossière étroite et moins profonde, formé par l'allongement modéré des Per1 et parfois Per2 (au niveau de la Per1 ou au niveau de la suture Per-2) et avec parfois par l'encoche antérieure de la nucale.

- Homoplasie avec *Borkenia*.
- D'après les observations faites a posteriori sur le matériel disponible et sur différents groupes, l'état primitif du complexe «*Palaeochelys* s.l.-*Mauremys* » et peut-être des Testudinidae est la présence de périphériques antérieures courtes sans allongement, d'une nucale peu ou pas encochée, ne formant pas d'encoche antérieure de la dossière (voir aussi la définition du caractère). Le développement de l'encoche est homoplasique mais les processus de développement peuvent être différents. L'encoche doit donc être analysée avec la forme de la nucale, la formes des périphériques, la forme et la largeur de la dossière.

27(0) : Plastron à lobe antérieur quadrangulaires à légèrement trapézoïdal.

- Ici c'est l'état primitif qui est conservé.

28(0) : Plastron très court à court, les extrémités antérieure et postérieure n'atteignent pas le repli des marginales.

- voir nœud E2.

47(0) : hyoplastrons longs et/ou lobe étroit : Long Hyo/Larg LA toujours supérieur à 55%.

- Condition primitive, voir nœud E2.

## *Borkenia*

4(1) : encoche antérieure de la dossière étroite et moins profonde, formé par l'allongement modéré des Per1 et parfois Per2 (au niveau de la Per1 ou au niveau de la suture Per-2) et avec parfois par l'encoche antérieure de la nucale.

- Homoplasie avec *Francellia n. g.*

12(1) : Cervicale plutôt longue par rapport à la nucale : Larg Cer/Larg Nu globalement supérieur à 25 %.

- Homoplasie avec le nœud E3 et avec *Palaeoemys occitania n. sp.*

22(2) : Nucale longue, moyennement large à un peu étreécie, à bord antérieur un peu plus étreéci qu'à l'état 1.

- Homoplasie avec le nœud E3.

30(1) : repli court des bourrelets latéraux des gulaire : Long Gu-Hum/Larg Gu entre 0,2 et 0,3.

- Caractère homoplasique présent chez *Owenemys n. g.*, *Cuvierichelys n. g.* et *Promalacoclemmys protogaea*.
- En association avec le caractère 29, ce caractère permet de définir le bourrelet gulaire.

32(1) : pas de contact, juste contact entre les gulaire et l'entoplastron (sur la suture) ou parfois contact (variation).

- Voir la discussion du caractère au nœud de *Euroemys n. g.* dans l'analyse 1.
- Ici c'est l'état plésiomorphe qui est conservé (voir discussion au nœud *Borkenia*).

46(1) : Hyoplastrons plus courts et l'extrémité postérieure de l'entoplastron est légèrement en avant des encoches axillaires en vue ventrale.

- Homoplasie avec *Promalacoclemmys* mais en fait il ne s'agit pas de la même condition. En effet, au niveau de *Borkenia*, on se situe dans un processus de réduction des hyoplastrons visible par rapport aux taxons antérieurs où les hyoplastrons sont très longs à longs. Chez *Promalacoclemmys*, il s'agit d'un processus secondaire d'allongement des hyoplastrons : à partir du nœud 6, les taxons sont à hyoplastrons très courts (état 2).
- voir § 3.4.4.3.

### Homoplasie additionnelle sous Acctran et Deltran :

8(1) : La V1 est à bords latéraux plus ou moins rectilignes (parfois légèrement arrondis vers l'extérieur), ses bords latéraux sont bien divergents vers l'avant.

- Homoplasie avec les nœuds E3 et *Juvenemys n. g.*

20(1) : C4-V5 sur M10-11 ou sur M10.

- Voir la discussion au nœud 4 de l'analyse 1.
- Homoplasie avec *Owenemys n. g.*

29(3) : Bourrelet gulaire de type 3.

- voir § 3.4.4.2.
- Homoplasie avec *Owenemys* n. g. et le nœud E3.

## Nœud E3

**1(2) : Processus axillaires étrencis, encochés, touchant un tiers de la PL1.**

- La réversion présente chez *Cuvierichelys parisiensis* n'est pas acceptée (voir discussion au nœud 6 de la première analyse).
- la réduction des processus axillaires se fait de différentes manières.
- Cependant même si *Cuvierichelys* n. g. présente l'état 1 car les processus atteignent un peu plus d'un tiers des pleurales, la réduction des processus axillaires est quand même présente chez ce taxon : les processus sont bien encochés et plus faibles que chez les taxons compris entre le nœud E1 et le nœud E3. On peut tout de même retenir comme synapomorphie à ce nœud, une réduction des processus.

**5(1) : la V1 est aux coins de la nucale ou la dépasse latéralement.**

- Homoplasie avec *Juvenemys* n. g.

**6(1) : V1 large par rapport à sa longueur : Larg/Long entre 1,7 et 1,2.**

- Homoplasie avec *Juvenemys* n. g.

**12(1) : Cervicale plutôt longue par rapport à la nucale : Larg Cer/Larg Nu globalement supérieur à 25 %.**

- Homoplasie avec *Borkenia* et avec *Palaeoemys occitania* n. sp.

**19(1) : contact de la C3 avec la M6.**

- Voir la discussion au nœud 4 de l'analyse 1.
- Réversion chez *Palaeochelys* et chez *Cuvierichelys* n. g. non acceptée car caractère fortement homoplasique.

**22(2) : Nucale longue, moyennement large à un peu étrencie, à bord antérieur un peu plus étrenci qu'à l'état 1.**

- Homoplasie avec *Borkenia*.

**36(1) : resserrement faible à fort au sillon gularo-huméral.**

- Cette solution n'est pas retenue impliquant une réversion chez *Cuvierichelys* n. g. D'autre part ce caractère n'est pas connu chez *Palaeochelys*. Il est probable que ce caractère soit homoplasique.

**42(1) : Gulaires moyennes : Long Gu/Long LA entre 30 et 45 %.**

- Bonne synapomorphie.

**46(1) : Hyoplastrons plus courts et l'extrémité postérieure de l'entoplastron est légèrement en avant des encoches axillaires en vue ventrale.**

- Bonne synapomorphie.
- voir § 3.4.4.3.

**48(0) : Sillon huméro-pectoral très sinueux.**



- Homoplasie avec *Euroemys* n. g. et *Elkemys australis*.

**49(3)** : sillon huméro-pectoral coupe toujours bien l'entoplastron.

- voir § 3.4.4.3.
- Même si il existe des réversions à l'état 2 postérieurement au nœud E3, il est possible d'admettre la position généralisée du sillon huméro-pectoral au niveau de l'entoplastron pour les formes du nœud E3. D'autre part, ces réversions sont liées à la taille de l'entoplastron, et à la longueur des hyoplastrons.

Homoplasies additionnelles sous Acctran et Deltran :

**8(1)** : La V1 est à bords latéraux plus ou moins rectilignes (parfois légèrement arrondis vers l'extérieur), ses bords latéraux sont bien divergents vers l'avant.

- Homoplasie avec *Borkenia* et *Juvenemys* n. g.
- 

**29(3)** : Bourrelet gulaire de type 3.

- voir § 3.4.4.2.
- Homoplasie avec *Owenemys* n. g. et *Borkenia*.

Homoplasie additionnelle sous Acctran :

**16(1)** : Mauvaise correspondance des pleurales et des périphériques, il existe un fort décalage entre les plaques.

- Hypothèse non retenue, préférant la distribution homoplasique de ce caractère.

### ***Bergouniouxchelys* n. g.**

Pas de caractère.

### ***Cucullemys* n. g.**

**5(0)** : la V1 ne dépasse pas latéralement les coins de la nucale (V1 plus étroite que la nucale).

- Réversion ou état plésiomorphe conservé ?

**8(0)** : La V1 est en lyre, plus ou moins bien formée.

- Réversion ou état plésiomorphe conservé ?

**28(0)** : Plastron très court à court, les extrémités antérieure et postérieure n'atteignent pas le repli des marginales.

Homoplasie additionnelle sous Deltran :

**16(1)** : Mauvaise correspondance des pleurales et des périphériques, il existe un fort décalage entre les plaques.

- Très homoplasique.

### ***Provencemys n. g.***

**17(1) :** Coïncidence totale sur tout le pourtour de la dossière (sauf pygale et Per11), à l'avant coïncidence des M1 à M3 avec les périphériques ou presque coïncidence.

**18(1) :** les M1 et/ou M2 atteignent les pleurales 1 ou les coins latéraux de la nucale.

### **Nœud E4**

Comme dans l'analyse précédent, ce nœud n'est pas accepté.

**9(1) :** Larg V2-3/Larg Nu toujours supérieur à 70 %.

➤ C'est en fait un caractère homoplasique (voir discussion nœud 7, analyse précédente).

**45(2) :** épiplastrons très allongés à la symphyse.

➤ Ce caractère est très homoplasique (voir discussion nœud 7, analyse précédente).

**51(1) :** repli des écailles modéré à fort, large.

➤ Ce caractère est très homoplasique (voir discussion nœud 7, analyse précédente).

Synapomorphie additionnelle sous Acctran :

**14(1) :** Repli des écailles bien développé sur la nucale, bourrelet faible à modéré.

➤ Hypothèse non retenue au profit de l'hypothèse Deltran (voir discussion nœud 7, analyse précédente).

**16(1) :** Mauvaise correspondance des pleurales et des périphériques, il existe un fort décalage entre les plaques.

➤ Comme au nœud précédent, cette hypothèse n'est pas retenue, préférant la distribution homoplasique de ce caractère.

**21(2) :** la V5 n'atteint pas la pygale, le sillon de la V5 et des M12 est bien sur la SP2.

➤ Hypothèse non retenue, caractère fortement homoplasique (voir analyse 1).

**30(1) :** repli court des bourrelets latéraux des gulaires : Long Gu-Hum/Larg Gu entre 0,2 et 0,3.

➤ Hypothèse non retenue, l'hypothèse Deltran est favorisée pour ce caractère.

### ***Cuvierichelys n. g.***

**31(1) :** Allongement fort du repli des gulaires à la symphyse épiplastrale, sur la face dorsale du plastron.

➤ Bonne autapomorphie du genre.

**32(1) :** pas de contact, juste contact entre les gulaires et l'entoplastron (sur la suture) ou parfois contact (variation).

- Etat primitif conservé ou réversion ? Ici l'allongement de la symphyse épiplostrale (caractère 45) peut jouer un rôle sur la position des gulaire par rapport à l'entoplostron.

36(0) : Absence du resserrement de sillon gularo-huméral à resserrement faible (variation individuelle).

- Etat plésiomorphe. Voir nœud 6, analyse 1 et nœud E3, analyse 2.

Synapomorphie additionnelle sous Acctran et Deltran :

**14(2) : Repli des écailles bien développé sur la nucale, bourrelet fort.**

- Bonne apomorphie.

Synapomorphie et homoplasie additionnelles sous Acctran :

-1(1) : Processus axillaires larges, puissants, encochés ou non, touchant un tiers à la moitié de la PL1.

- Hypothèse de la réversion non retenue, voir la discussion au nœud E3 (et voir aussi analyse 1).

19(0) : pas de contact de la C3 avec la M6.

- Etat non connu pour *C. parisiensis*.
- état plésiomorphe conservé ?

Homoplasies additionnelles sous Deltran :

21(2) : la V5 n'atteint pas la pygale, le sillon de la V5 et des M12 est bien sur la SP2.

- Hypothèse proposée sous Deltran non retenue.

30(1) : repli court des bourrelets latéraux des gulaire : Long Gu-Hum/Larg Gu entre 0,2 et 0,3.

- Hypothèse proposée sous Deltran retenue.

**A partir du nœud E5** (=nœud 8 dans l'analyse 1), la distribution des caractères reste la même que dans la première analyse, la seule différence est au niveau de l'optimisation Deltran au nœud E5 où il y a disparition de 1(2) et de 36(1) par rapport au nœud 8 de la première analyse.

### 3.4.2.2. Conclusion de la deuxième analyse

Cette deuxième analyse confirme le fort taux d'homoplasie qui existe sur la carapace des chéloniens vu à la première analyse. La distribution des caractères en mosaïque occulte les vraies relations. La topologie de l'arbre a été modifiée dans cette deuxième analyse ainsi que la distribution des caractères par l'introduction d'un nouveau taxon : *Juvenmys labarrerei* n. g. n. sp. car celui-ci présente une mosaïque de caractères apomorphes et plésiomorphe au sein du groupe comme par exemple le bourrelet gulaire qui est faiblement développé (plésiomorphe) et la V1 qui est aussi large à plus large que la nucule (apomorphe).

Les deux modifications majeures proposées dans la première analyse sont conservées : la position de *Cuvierichelys* n. g. doit être plus basale et *Palaeomauremys* n. g. doit être considéré comme le plésion du genre *Mauremys*.

### 3.4.3. Conclusion et hypothèse de travail

Concernant ces deux analyses, différents problèmes peuvent être soulevés. Premièrement, certaines structures anatomiques ont été divisées en plusieurs caractères pour les besoins de l'analyse cladistique. Ces divisions peuvent être jugées trop arbitraires mais sont très utiles d'un point de vue taxinomique. Elles ne rendent pas toujours bien compte de la morphologie d'ensemble et des différents traits évolutifs (par exemple chez *Promalacoclemmys*, la combinaison des gulaire sur l'entoplastron [32(2)], des sillons gularo-huméraux resserrés vers l'intérieur [35(1)], du resserrement au niveau gularo-huméral léger à fort (variation) [36(1)], du bord antérieur du plastron formant deux arrondis saillants entre les gulaire [37(1)] et d'un étranglement de la largeur relative des gulaire dorsalement et ventralement (non codé dans l'analyse) donne une forme de saillie gulaire très progressive, intermédiaire entre les taxons antérieurs et les taxons du genre *Mauremys*). Deuxièmement, pour les besoins de l'analyse, certains problèmes d'homologies des caractères n'ont pas toujours été respectés mais ont été soulevés (voir les commentaires dans la définition des caractères anatomiques § 3.3.1, dans les résultats des analyses cladistiques ci-dessus et aussi au § 3.4.4).

Les carapaces des formes du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» sont une mosaïque de caractères apomorphes et plésiomorphes. Si l'analyse cladistique des carapaces ne permet d'obtenir que des hypothèses partielles de phylogénies en l'absence de crâne et de matériel post-crânien plus complet, elle permet toutefois d'établir des sortes de «clés de détermination» pour établir des diagnostics précis : c'est un bon outil taxinomique. C'est d'ailleurs, la taxinomie plus que la phylogénie qui est le but de ce travail en l'absence de données anatomiques suffisantes et de données dans les autres pays. Cette analyse permet également de mieux cerner la polarisation des caractères au sein du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» et les homoplasies (fréquentes) au sein de ce groupe. Cette polarisation peut également être appliquée au groupe des «*Ptychogasteridae*», groupe dans lequel beaucoup de caractères évoluent en parallèle mais plus précocement dans les temps géologiques par rapport au groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*».

Certains traits évolutifs au sein du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» peuvent être dégagés d'après l'étude cladistique : élargissement des vertébrales (notamment de la

vertébrale 1) par rapport aux sillons intercostaux et par rapport à la nucale, allongement et étranglement de la nucale, allongement des premières périphériques, réduction de la pygale, réduction des suprapygaux en largeur, allongement des marginales et de la cervicale sur les faces interne et externe de la dossière, réduction des processus plastraux, élargissement du plastron et réduction des encoches axillaires et inguinales, avancée du sillon huméro-pectoral, recul de la pointe des gulaire, réduction en largeur ventrale et antérieure des gulaire, développement d'une saillie gulaire, développement du repli des écailles sur la face interne du plastron, développement en longueur du bourrelet gulaire, allongement de la symphyse épipastrale (avec généralement une saillie gulaire), réduction en longueur des hyoplastrons à la symphyse mais pas latéralement (sutures épi-hyopastrales fortement dirigées vers l'avant latéralement), étranglement de l'encoche anale.

La plupart de ces évolutions se font d'une manière continue de l'Eocène inférieur au Pliocène et est important de noter qu'il n'a pas de disparité morphologique ou de changement brusque au sein du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*». Cette continuité des caractères est un handicap pour l'analyse cladistique : le « découpage » des caractères en différents états est parfois arbitraire, subjectif ou peut être jugé artificiel.

Certaines grandes étapes de l'évolution du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» peuvent être isolées :

- au nœud P2 : développement d'un bourrelet gulaire, avancée du sillon huméro-pectoral, modification de la morphologie et de la taille de la SP1 et de la SP2.
- au nœud P3 : les hyoplastrons sont bien écourtés et le sillon huméro-pectoral est bien avancé par rapport aux hyoplastrons et à l'entoplastron, le lobe antérieur est assez bien élargi, le bourrelet gulaire est toujours bien développé, le repli interne de la cervicale est bien développé également.
- au nœud P4 : la V1 est toujours bien élargies par rapport à la nucale et la nucale est toujours bien allongée. Entre ce nœud et le nœud des *Mauremys*, le seul taxon dont le plastron est connu est *Promalacoclemmys* qui présente certains caractères intermédiaires entre les taxons antérieurs et les taxons du genre *Mauremys* (au niveau des gulaire notamment).

Les grands traits évolutifs évoqués plus haut pour le groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» sont en majorité valables pour les autres Testudinidae d'eau douce et particulièrement pour le groupe des «Ptychogasteridae» chez qui cette évolution est présente plus tôt dans le temps que chez le groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*». Une partie de ces caractères est valable également pour les Testudinidae terrestres. Ceux-ci développent en plus leurs propres particularités et une plus grande variabilité selon les groupes.

Une majorité de ces évolutions chez les Testudinidae aquatiques conduisent au final à une meilleure protection : les membres, la queue, la tête et les parties molles sont mieux protégés par l'élargissement du plastron à l'avant et à l'arrière par rapport à la dossière, par l'étranglement de l'encoche anale, l'allongement du plastron par rapport à la dossière, l'allongement de la nucale à l'avant, le développement du repli interne des écailles du plastron et de la dossière, le développement du bourrelet gulaire.

Parmi ces évolutions, dans le groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*», certains caractères sont en quelques sortes réversifs, bien que ne retournant pas à l'état des tortues les plus primitives ou à l'état des premiers Testudinoidea :

- l'élargissement des vertébrales par rapport aux sillons intercostaux comme chez *Palaeomauremys* rappelle la morphologie de *Proganochelys* ou de *Kayentachelys*.
- La réduction de la surface d'attache des processus plastraux sous les pleurales chez *Mauremys* rappelle la morphologie de ces processus chez certains Selmacryptodira.

- La V1 en lyre de *Mauremys portisi* rappelle la V1 des représentants les plus primitifs du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » mais la V1 est large par rapport à la nucale chez *M. portisi*.
- Les longs et étroits hyoplastrons de *Promalacoclemmys* avec un entoplastron en avant des encoches axillaires et un huméro-pectoral assez reculé par rapport à l'entoplastron rappellent la morphologie des hyoplastrons des taxons antérieurs du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ». Bien que les caractères 46 (hyoplastrons, entoplastron) et 49 (sillon huméro-pectoral) aient été notés R (comme réversion) dans l'hypothèse alternative de la figure 3.29, il s'agit probablement d'un allongement secondaire et non d'une réelle réversion.

**Une hypothèse alternative de relations phylogénétiques est proposée à la figure 3.29. Cette hypothèse non informatisée est une reconstruction de l'arbre en considérant certaines synapomorphies résultant de la deuxième analyse de parcimonie comme des homoplasies. Cet arbre est la base de travail pour l'établissement des diagnoses et des caractères des taxons. Bien que cette reconstruction ne soit pas parcimonieuse, c'est probablement l'hypothèse la plus judicieuse en l'absence de matériel crânien chez les formes du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » et en l'absence d'une étude complète sur les Testudinidae aquatiques fossiles et actuels.**

**Cet arbre sert de référence pour la systématique du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » (chapitre 2).**

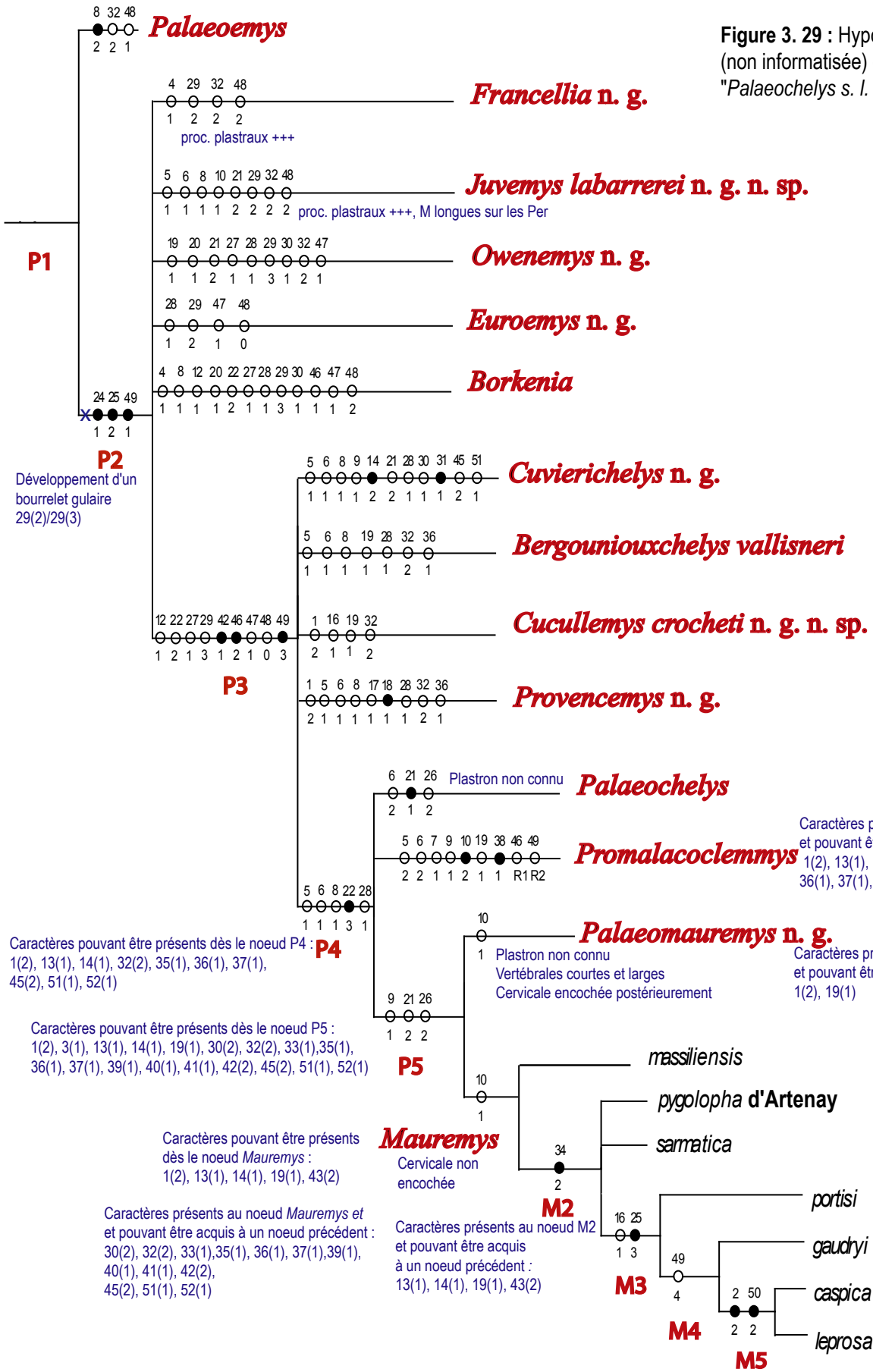


Figure 3. 29 : Hypothèse phylogénétique (non informatisée) du groupe "Palaeochelys s. l. - Mauremys"

Caractères présents chez *Promalacoclemmys* et pouvant être acquis à un noeud précédent : 1(2), 13(1), 14(1), 32(2), 35(1), 36(1), 37(1), 51(1)

Caractères présents chez *Palaeomauremys* et pouvant être acquis à un noeud précédent : 1(2), 19(1)

Caractères pouvant être présents dès le noeud P4 : 1(2), 13(1), 14(1), 19(1), 30(2), 32(2), 33(1), 35(1), 36(1), 37(1), 45(2), 51(1), 52(1)

Caractères pouvant être présents dès le noeud P5 : 1(2), 3(1), 13(1), 14(1), 19(1), 30(2), 32(2), 33(1), 35(1), 36(1), 37(1), 39(1), 40(1), 41(1), 42(2), 45(2), 51(1), 52(1)

Caractères pouvant être présents dès le noeud *Mauremys* : 1(2), 13(1), 14(1), 19(1), 43(2)

Caractères présents au noeud *Mauremys* et pouvant être acquis à un noeud précédent : 30(2), 32(2), 33(1), 35(1), 36(1), 37(1), 39(1), 40(1), 41(1), 42(2), 45(2), 51(1), 52(1)

Caractères présents au noeud M2 et pouvant être acquis à un noeud précédent : 13(1), 14(1), 19(1), 43(2)

### 3.4.4. Discussion sur quelques caractères

#### 3.4.4.1. Le caractère 21 : la V5 par rapport à la Pygale

Ce caractère est très problématique car il a souvent été utilisé, notamment par McDowell (1964) pour séparer les Emydidae (à V5 sur la pygale, pour McDowell) des Bataguridae (à V5 sur la SP2). Cependant certains Emydidae présentent une V5 sur la SP2 (*Deirochelys reticularia*) et certains Geoemydinei présentent une V5 sur la pygale (*Annamemys annamensis*, *Notochelys platynota*, *Ptychogaster emydoïdes*, *Geoemyda spengleri*).

En général, la limite de la V5 et les marginales sur la suture suprapygale-pygale est considérée comme primitive (Lapparent de Broin, *in prep.*).

Après observation du matériel fossile européen du groupe «*Palaeochelys s.l.* – *Mauremys* », je pense qu'il faut dégager plusieurs points concernant la position de cette V5 :

- Dans les forme primitive (*Elkemys*, *Francellia* n. g., *Palaeoemys* ?), la V5 est à la suture pygale-SP2 : plus ou moins en avant ou en arrière.
- la position de la V5 sur la pygale des taxons étudiés ici n'est pas la même que chez certains Emydidae : chez *Emys orbicularis*, par exemple, le sillon interM12 est très court, les M12 sont très courtes atteignant le milieu de la longueur de la pygale. Les taxons *Promalacoclemmys*, *Euroemys kehreri*, *Provencemys lachati* et *Bergouniouchelys vallisneri* présentent une aussi une V5 sur la pygale. Chez ces taxons, soit le sillon interM12 est court, un peu plus court que la pygale mais les M12 sont longues, atteignant souvent la suture postérieure de la SP2. L'arrière de la V5 est alors très concave, pointu, ce qui n'existe pas chez *Emys orbicularis*. Soit comme chez *Ptychogaster emydoïdes* (où la V5 est sur la pygale), même si la V5 à l'arrière n'est pas pointue, le sillon de la V5 est toujours très proche de la suture, les M12 sont longues.
- La V5 sur la SP2 de *Owenemys* n'est pas la même que celle des *Mauremys* bien que ces deux taxons soit codés de la même façon : chez *Owenemys* n. g., les M12 sont à bords arrondis, légèrement sur la SP2, la partie antérieure du sillon interM12 est au niveau de la suture SP2-pygale, le chevauchement des M12 est peu réalisé, dérivant d'une forme à V5 sur la suture. Chez les *Mauremys*, la V5 est bien sur la SP2, les M12 sont à bords rectilignes, la partie antérieure du sillon M12 est bien sur la SP2, le chevauchement des M12 est bien réalisé, dérivant aussi d'une forme à V5 sur la suture. On peut donc se demander si la morphologie de *Owenemys* n. g. n'est pas une variation autour du schéma primitif de la coïncidence suture-sillon et si chez *Mauremys*, il s'agit réellement d'une avancée des M12 sur la SP2.
- Chez les *Mauremys* et chez *Palaeochelys*, la position de la V5 sur la SP2 est aussi liée à deux autres caractères : d'une part celui du raccourcissement de la pygale (caractère 26) et d'autre part celui de l'allongement de la SP2 (caractère 25) qui intervient au nœud 12 et chez *Mauremys pygolopha*.
- Lors de l'analyse de l'état de la pygale et de l'état de la V5 chez les Testudinidae aquatiques, on peut penser que la position de la V5 est toujours liée à celle de la pygale. En fait, ces deux caractères peuvent être indépendants. En effet on peut voir que par exemple chez *Merovemys* n. g., la pygale est longue et la V5 est bien sur la SP2 ; chez les Bataguridae, la pygale est longue avec la V5 sur la SP2 (*Callagur*, *Batagur*, *Kachuga kachuga*, *K. trivittata*), légèrement écourté avec la V5 sur la SP2 (*Hardella*, *K. smithii*, *Morenia ocellata*) ou encore plus écourtée (*Malayemys subtrijuga*, *Siebenrockiella*, *Ocadia*, *Chinemys reevesi*).



- Il existe une grande ambiguïté sur l'état du caractère 21 entre les nœud 4 et 9.
- D'après l'optimisation Acctran, la tendance à la V5 sur la SP2 est bien généralisée à partir du nœud 4 et peut être même avant. Dans cette hypothèse, il y aurait de nombreuses réversions à l'état 0. Je ne suis pas favorable à cette hypothèse, et je privilégie l'hypothèse proposée par l'optimisation Deltran. Je pense que la V5 est toujours plus ou moins à la suture pygale-SP2 au moins jusqu'au nœud 4 et qu'elle se spécialise suivant les groupes, de façon très homoplasique soit vers la SP2, soit vers la pygale.

En conclusion, ce caractère est difficile à cerner pour les relations phylogénétiques qui lui sont liées mais ce caractère est un bon outil taxinomique ; la position de la V5 est diagnostique génériquement et/ou spécifiquement. Cependant, le caractère doit être analysé avec la pygale et la SP2.

### 3.4.4.2. Les caractères du bourrelet gulaire (29, 30 et 31)

D'après ce qui a été vu au nœud de *Palaeoemys* (dans la première analyse), il existe une ambiguïté au nœud 1 pour le caractère 29 et l'état 1 doit être considéré comme plésiomorphe. L'état 2 du caractère 29 au nœud 2 est considéré comme une synapomorphie au sein du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» (optimisation Deltran et Acctran au nœud 2 de la première analyse).

Pour le caractère 30, je ne suis pas d'accord avec la synapomorphie au nœud 4 (état 1, première analyse) suivi d'une réversion au clade A et chez *Promalacoclemmys protogaea* pour plusieurs raisons :

- Premièrement, l'allongement latéral du bourrelet gulaire est très homoplasique et généralisé chez les Testudinidae. L'allongement du repli des écailles sur la face interne du plastron (tout comme l'allongement du repli des marginales sur la face interne de la dossière) se développe probablement afin d'offrir une meilleure protection de la tête et de la peau. En effet, par l'allongement du repli des écailles, l'insertion de la peau sur le plastron se trouve en recul par rapport à la bordure antérieure du plastron. Cela est valable aussi pour l'intérieur de la dossière et le reste des bords du plastron (voir les figures 3.30, 3.31, 3.32 qui montrent différents « stades » d'allongement du repli interne des écailles).
- Cet allongement du bourrelet épiplestral est visible chez les Emydidae (*Clemmys*, *Graptemys*, *Chrysemys*, *Terrapene* : fort à très fort allongement ; *Deirochelys* : léger allongement), chez tous les Testudininei, chez les Bataguridae (*Malayemys*, *Ocadia*) et chez les Geoemydinei (*Cuora*, *Rhinoclemmys*, *Cyclemys*, *Annamemys* : fort à très fort allongement ; *Notochelys* : léger allongement), chez *Clemmydopsis*, *Ptychogaster* et *Echmatemys* (fort à très fort allongement).
- Deuxièmement, ce caractère est lié à la largeur des gulaire, il permet de différencier les formes au sein d'un groupe avec la même largeur de gulaire. Jusqu'au nœud 6 de la première analyse, il s'agit de formes à gulaire très larges.
- Troisièmement, le clade A de la première analyse présente des gulaire légèrement plus resserrée que les nœud *Owenemys* n. g. et *Borkenia*, pouvant modifier le rapport Long Gu-Hum/Larg Gu. Cependant, il est vrai que le bourrelet épiplestral des formes du clade A sont assez fins et courts.
- Quatrièmement, l'allongement du bourrelet gulaire chez *Cuvierichelys* n. g. ne se fait pas dans le même cadre que les formes des clades *Owenemys* n. g. et *Borkenia*. Au niveau de *Cuvierichelys*, l'allongement du bourrelet épiplestral a lieu sur toute sa largeur (codé au caractère 31), ce qui n'est pas le cas chez *Owenemys* n. g. et *Borkenia* où l'allongement se fait

uniquement latéralement. D'autre part, au niveau de *Cuvierichelys* n. g., l'allongement du bourrelet est peut-être lié à un allongement de la symphyse épiplostrale (voir caractère 45).

○ Cinquièmement, je pense qu'il est possible que l'allongement des bourrelets gulaires à l'état 1 se fasse par convergence entre *Owenemys* n. g., *Borkenia* et *Promalacoclemmys protogaea*.

Le caractère du bourrelet gulaire (sa forme et sa longueur) est un bon outil taxinomique. Cependant, ce caractère est homoplasique et selon les groupes étudiés, il est parfois difficile à cerner pour les relations phylogénétiques qui lui sont liées.

**Figure 3.30** : *Batagur baska* (Bataguridae *sensu* Bour & Dubois, 1986) : Les replis des gulaires et des marginales sont très courts.



**Figure 3.31** : *Orlitia borneoensis* (Bataguridae *sensu* Bour & Dubois, 1986) : Les replis des gulaires et des marginales sont un peu plus développés que la figure précédente.



**Figure 3.32** : Testudinoidea indéterminé : Les replis des gulaires et des marginales sont bien développés.

### 3.4.4.3. Les hyoplastrons : caractères 44, 46, 47 et 49

Le caractère 46 (position de l'entoplastron par rapport aux encoches axillaires) et le caractère 47 (Long Hyo/Larg La) sont très intéressants. En effet, on peut remarquer que les formes « primitives » de Testudinoidea (*Elkmys*, *Palaeoemys*, *Francellia* n. g.) sont à hyoplastrons très longs, avec l'entoplastron très en avant des encoches axillaires (encore visible chez *Calagur*, *Batagur* et *Kachuga*). Les formes « modernes » (*Mauremys*) sont à hyoplastrons courts, le bord postérieur de l'entoplastron étant aux niveau des encoches. Entre ces deux extrêmes, il y a a priori un processus de réduction des hyoplastrons qui est peut être traduit aussi par la forme de la suture épi-hyoplastrale (caractère 44) : elle est dirigée latéralement chez les formes « primitives » et fortement vers l'avant chez *Mauremys*. Pour les formes intermédiaires, il est parfois difficile de définir la direction de ces sutures, la longueur des hyoplastrons, la position de l'entoplastron. En effet, il est probable que cette réduction des hyoplastrons soit un caractère continu qui de plus est variable avec la forme et la taille de l'entoplastron. Il serait très intéressant de développer un travail de morphométrie (avec des méthodes procrustes par exemple) pour comprendre les mécanismes de cette évolution en fonction de la taille du plastron, de la taille de l'entoplastron et la taille de la symphyse épiplastrale.

Un autre point est à discuter : celui du raccourcissement postérieur des humérales (avancée du sillon huméro-pectoral). En effet, la position sur le sillon huméro-pectoral primitivement sur l'hyoplastron, très postérieur à l'entoplastron est elle liée à la réduction des hyoplastrons ? Est ce que le sillon huméro-pectoral avance sur les hyoplastrons vers l'entoplastron (= réduction en arrière des humérales) parce que les hyoplastrons se raccourcissent ou bien le sillon huméro-pectoral avance (=les humérales se réduisent à l'arrière) indépendamment du raccourcissement des hyoplastrons ? Il est probable que les deux phénomènes soient présents suivant les cas. Il s'agit plus ou moins du même problème que celui de la V5 par rapport à la pygale : lorsqu'une structure bouge ou change, quel est l'impact sur les autres structures ? Y a t'il des liens de cause à effet ou bien une indépendance des écailles et des plaques ? Une étude sur les espèces actuelles et fossiles couplée avec une étude ontogénétique pourraient peut être apporter des éléments de réponse.





# Chapitre 4 : Paléobiogéographie et biostratigraphie





## 4.1. L'origine des faunes éocènes de Testudinidae aquatiques en Amérique et en Europe, hypothèse de dispersion

### 4.1.1. Etats des connaissances sur les Testudinidae aquatiques en Amérique

Au début de l'Eocène, les premières formes de Testudinidae d'eau douce américaines rassemblées dans le genre polyphylétique *Echmatemys* présentent toutes un bourrelet gulaire bien développé et long, un plastron assez élargi avec un fort repli des écailles, à bords assez arrondis et des resserrements fémoro-anal et gularo-huméral bien marqués. D'après les informations disponibles sur les formes américaines, il est clair que celles-ci n'ont rien en commun avec les formes du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» de l'Europe occidentale dont les premiers représentants sont à faible bourrelet gulaire, à plastron quadrangulaire, à faible repli des écailles.

Le genre *Echmatemys* Hay, 1906 est un genre polyphylétique américain, regroupant une vingtaine d'espèces mal définies et dont les relations phylogénétiques ne sont pas claires (Hirayama, 1985 ; Lapparent de Broin, 2001 ; Godinot et Lapparent de Broin, sous presse). Ce genre est considéré comme le plus primitif des Bataguridae par certains auteurs (Hirayama, 1985 ; Holroyd et al., 2001) notamment par la présence de pores à musc (condition primitive, voir chapitre 1).

Les premiers restes d'*Echmatemys* datent du début du Wasatchien (au tout début du Graybullien) du Wyoming et du Wasatchien des Iles Ellesmere (Hutchison, 1992a). Le genre *Echmatemys* (espèce-type *E. septaria* (Cope, 1873)) ne dépasse pas la transition Eocène/Oligocène (Hutchison, 1980 ; Hutchison, 1992b). Au Wasatchien les espèces suivantes sont présentes aux Etats-Unis : *E. lativertebralis* (Cope, 1877), *E. cibollensis* (Cope, 1877), *E. megalax* (Cope, 1873), *E. testudinea* (Cope, 1872) et *E. euthneta* (Cope, 1873) dont la validité est incertaine (possible synonymie). Parmi ceux-ci, *E. lativertebralis* du Nouveau-Mexique partage probablement un ancêtre commun asiatique avec les formes européennes du groupe des «*Ptychogasteridae*» (*Ptychogaster*, *Geiselemys*, *Merovemys* n. g., *Hummelemys* n. g.) (voir aussi Godinot et Lapparent de Broin). Pour les autres formes du genre *Echmatemys*, il n'est pas exclu qu'elles partagent aussi cet ancêtre commun mais elles n'ont pas été étudiées dans ce travail. Si les Emydidae se sont diversifiés en Amérique, certaines formes du genre *Echmatemys* sont probablement le ou les groupes-frères des Emydidae actuels (hypothèse admise aussi pour Pritchard & Trebbau, 1984) qui sont connus en tant que tels depuis le Miocène aux Etats-Unis (Pritchard & Trebbau, 1984).

D'autres formes décrites comme des Emydidae sont présentes au Paléocène et au début de l'Eocène sur le continent américain. Cependant ces formes sont rarement décrites et figurées :

- L'«*Emydidae P*» de Hutchison (1992a & b) Holroyd et al. (2001) apparaît peu de temps après *Echmatemys* (début du Graybullien) et disparaît au Lysitien (Hutchison, 1992b) mais ce taxon n'est pas décrit. Selon Holroyd et al. (2001), ce taxon présente de fortes affinités avec les formes actuelles d'*Emydidae* s. s.
- L'«*Emydidae E*» (Hutchison 1992a & b ; Holroyd et al., 2001) du Wasatchien (Lysitien et Lostcabinien) n'est pas décrit.



- L'« Emydidae C » de Hutchison (1992a & b) et de Holroyd et *al.* (2001) (« large-headed emydid » de Hutchison, 1980, = « High domed emydid n. gen. » ? de Hutchison, 1980, voir aussi figures 2 et 3 de Hutchison & Frye, 2001) apparaît au Torrejonien du Montana. Il est retrouvé au Tiffanien (Bison Basin) et au Clarkforkien (Green River Basin) jusqu'au Wasatchien (Lysitien) du Wyoming (Hutchison, 1980, Hutchison, 1992b ; Holroyd et *al.*, 2001). Cette forme possède un lobe postérieur mobile (Hutchison, 1980 ; fig. 2 de Hutchison & Frye, 2001). Par sa large échancrure nucale, ses périphériques 1 et 2 très allongées, son pont très court (fig. 18.2 J *in* Hutchison, 1992a) cette forme n'est pas à rapprocher des formes européennes.
- L'« Emydidae K » de Estes & Hutchison (1980) (= « Box-turtles n. gen. », Hutchison, 1980) n'est pas un « Emydidae s. l. », il est à rapprocher des Trionychoidea (*Planetochelys*, Holroyd et *al.*, 2001).
- Dans le Wasatchien des Iles Ellesmere (Eureka Sound Formation, Canadian Arctic archipel) : un « emydidae » indéterminé a été découvert (Estes & Hutchison, 1980) avec des processus puissants, une vertébrale 1 étroite (en lyre ?), une cervicale étroite, pas de carène, une nucale étrécie à l'avant et allongée, une encoche anale bien développée, les gulaires sur l'entoplastron, les pectorales bien en dessous de l'entoplastron. D'autre part, cette forme présenterait une absence de pores à musc et ferait donc partie des Emydidae selon Estes & Hutchison (1980). Cette forme a été découverte en association avec l'« Emydidae C » de Hutchison (1992a & b) et le genre *Echmatemys* (Hutchison, 1992a).

Le matériel américain de Testudinidae aquatiques reste à ce jour encore mal défini et mal connu. Les relations phylogénétiques entre ces différentes formes ainsi qu'avec les autres formes de Testudinidae aquatiques sont encore ambiguës et mal connues. Une étude complète du matériel paléocène et éocène américain est donc nécessaire pour clarifier leurs relations.

## 4.1.2. Les Testudinidae européens et américains, hypothèse de dispersion et paléogéographie

A cause de l'absence de gisement plus ancien que l'Eocène moyen et supérieur ayant livré des Testudinidae aquatiques en Europe de l'Est et en Asie centrale (les seuls gisements de l'Eocène sont ceux du Zajsan, voir § 2.5), il est difficile de connaître à quel moment sont arrivés les Testudinidae aquatiques à la limite orientale de l'Europe occidentale où ils sont connus dès le niveau MP7.

Cependant, concernant les flux migratoires entre l'Asie, l'Europe et l'Amérique, le schéma de dispersion des Testudinidae d'eau douce au Paléocène est différent de ce qui a été avancé pour les mammifères par Beard & Dawson (1999) avec un passage Asie-Amérique puis Amérique-Europe. Le schéma de diversification des formes du groupe des « Ptychogasteridae » est probablement le même que celui des Testudinidae terrestres : à partir d'un ancêtre commun asiatique, un groupe de Testudinidae terrestres s'est diversifié en Europe, un autre sur le continent américain et le troisième groupe a évolué sur place, en Asie (Lapparent de Broin, 2000b et 2002 ; Godinot et Lapparent de Broin, sous presse). Ceci implique que les « Ptychogasteridae » se sont déjà différenciés du groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* » et des autres formes des Testudinidae en Asie au moins au Paléocène (ou avant) et ont évolué en Amérique du Nord comme en Europe. En Amérique du Nord, ils ont pu donner, à partir d'un « *Echmatemys* », aussi bien les Emydidae que l'actuel *Rhinoclemmys* (*Geoemydinei sensu* Bour & Dubois, 1986). Par contre, aucune forme du groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* » parmi celles étudiées dans ce travail, n'est connue à ce jour

en Amérique. Pourtant, les gisements américains sont très riches. Il est probable que le groupe européen « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* » ne soit pas passé en Amérique. Peut que ce groupe s'est différencié des autres Testudinidae dans une partie plus centrale ou plus occidentale de l'Asie.

Le passage Asie-Amérique du Nord est possible par la Beringia ou par une route plus nordique : la présence de « *Geochelone* » (en fait un Testudininei indéterminé) et d'un « Emydidae » (*sensu lato*) est attestée à l'Eocène inférieur des îles Ellesmere (Estes et Hutchison, 1980) où le climat et la situation géographique étaient favorables (Akhmetiev, 1996 ; Gradstein & Srivastava, 1980).

Pour le passage Asie-Europe occidentale des Testudinidae, la situation géographique est plus difficile. Deux barrières sont possibles au Paléocène : d'une part la mer épicontinentale Sibérienne (ou mer d'Obik, bordée à l'ouest par les montagnes de l'Oural) en contact par le nord avec l'Océan arctique (ou bassin Polaire) et en contact au sud avec la Téthys par le détroit de Turgay (Smith et *al.*, 1994 ; Meulenkamp et *al.*, 2000). D'autre part, le corridor marin entre la Mer du Nord, le « Polish Lowland Basin » et la dépression Dniepr-Donetz.

Certains auteurs ont considéré que le détroit de Turgay formait une barrière infranchissable pendant tout le Paléocène (Akhmetiev, 1996). Le travail de Godinot et Lapparent de Broin (sous presse) reprend le problème montrant le passage de Testudinidae asiatiques vers l'ouest de l'Europe au passage Paléocène-Eocène, corroboré avec les données sur les mammifères, les crocodiles ainsi que certaines familles de Lacertilia d'après Augé (1993).

Selon Iakovleva et *al.* (2000), le détroit de Turgay a toujours été en contact avec l'océan Arctique à la fin du Paléocène-début de l'Eocène, par contre, il est moins sûr que le contact ait été permanent avec la Téthys. D'autre part, Radionova et *al.* (2001) et plus particulièrement Iakovleva et *al.* (2001), avec l'étude des Dinoflagellés ont mis en évidence des périodes de transgression et de régression du détroit de Turgay. Parmi ces fluctuations du niveau marin, il existe un hiatus dans l'enregistrement fossile correspondant à une possible régression et une courte période de passage terrestre au Kazakhstan autour de 57 M.A (soit le milieu du Thanétien). Ensuite la connexion détroit de Turgay - Téthys est bien établie au moins à la fin du Paléocène (Radionova et *al.*, 2001). Ces courtes périodes de retrait des eaux sont favorables au passage des chéloniens vers l'Europe Occidentale. D'un autre côté, les plus longues périodes où le détroit de Turgay est inondé ou plus vaste sont défavorables aux échanges faunistiques et favorables au développement d'un endémisme européen (pour les chéloniens).

Concernant, la liaison marine entre le « Polish Lowland Basin » et la dépression Dniepr-Donetz, celle-ci n'est probablement pas continue au Paléocène. D'après Meulenkamp et *al.* (2000), il y a eu une régression du « Polish Lowland Basin » à la fin du Paléocène inférieur, et la connexion avec dépression Dniepr-Donetz a été interrompue au début de l'Yprésien. Au début de l'Eocène, le « Polish Lowland Basin » correspondait à un environnement terrestre et d'eau douce (Meulenkamp et *al.*, 2000) qui a pu être un terrain favorable pour les Testudinidae d'eau douce. Au niveau de la dépression Dniepr-Donetz, une régression est visible à la fin du Paléocène, cependant un nouveau cycle transgressif apparaît au début de l'Yprésien (Meulenkamp et *al.*, 2000). La dépression Dniepr-Donetz est bordée au sud par un système complexe de dépressions et de bassins (voir Meulenkamp et *al.* 2000) jusqu'à la Téthys excluant toute voie de passage des chéloniens. Pour rejoindre la plate-forme Nord-européenne ou Ouest-européenne à partir de la plate-forme est-européenne, le passage des Testudinidae d'eau douce n'a pu se faire qu'au nord de la dépression Dniepr-Donetz : soit au niveau du « Polish Lowland Basin », soit entre celui-ci et la dépression Dniepr-Donetz.

Jusqu'à la fin de l'Eocène, l'Europe occidentale fonctionne comme un complexe d'îles plus ou moins séparées de l'Asie par le détroit de Turgay et probablement par le corridor marin Pologne-Dniepr-Donetz (voir les cartes et les différentes opinions de Russell, 1975 ; Plaziat, 1981 ; Baldi, 1984 ; Ziegler 1988 et 1990 ; Smith et *al.*, 1994 ; Rögl, 1998 et Rage et Rocek, sous presse). La connexion entre l'Océan arctique et la Téthys est perdue au Bartonien mais la mer épicontinentale a gardé ses relations avec la Téthys qui s'étend loin vers le nord (Russell, 1975 ; Akhmetiev, 1996).

Pendant toute cette période de l'Eocène, l'Europe occidentale va fonctionner comme un isolat géographique et les faunes de Testudinidae évoluent de façon endémique. Cet endémisme est corroboré avec les données sur les poissons d'eau douce (Gaudant, 1993). Cependant, en l'absence de gisement à tortues en Europe centrale, des échanges fauniques ne sont pas exclus.

## **4.2. Répartition des faunes de chéloniens en France et en Europe au Tertiaire**

### **4.2.1. Introduction**

Le catalogue (§ 4.2.2.) présente les gisements français du Tertiaire et du début du Quaternaire (MP 1/5 à MN 17) ayant livré des restes de chéloniens continentaux et une partie seulement des gisements à chéloniens marins (taxons non révisés, localités non totalement répertoriées). Les gisements sont présentés par ordre alphabétique. Ce catalogue fait suite au travail de Broin (1977) avec l'ajout de nouveau matériel, révision du matériel de certains gisements (notamment d'après les données personnelles de F. de Lapparent de Broin) et avec la mise à jour de l'âge des gisements par rapport aux nouvelles données stratigraphiques et aux zones de Mammifères (MP et MN). Ce catalogue complète le travail de Lapparent de Broin (2001) pour la France.

Le calibrage des zones de Mammifères du Paléogène (zones MP) et du Néogène (zones MN) par rapport à l'échelle géologique présenté dans les tableaux de ce chapitre ainsi que dans le catalogue des gisements français (§ 4.2.2.) a été établi d'après les données disponibles dans les travaux suivants : les travaux synthétiques du Symposium de Mainz (Schmidt-Kittler, 1987) et du congrès Biochrom'97 ; Marandat (1987) ; Ringeade (1987) ; Mein (1990) ; Steininger et *al.* (1990) ; Bruijn et *al.* (1992) ; Schuler et *al.* (1992) ; Sen (1997) ; Steininger et *al.* (1996) ; Leduc (1996) ; Escarguel (1999) ; Steininger (1999) ; Comte (2000) ; Antoine (2000).

L'âge de certains gisements reste imprécis, notamment pour les anciennes collections telles que celles des Phosphorites du Quercy et certains gisements d'Auvergne et du Bourbonnais. Lorsque la zone MP ou MN n'a pas été trouvée dans la littérature, celle-ci est proposée en fonction de la position stratigraphique du gisement, elle est alors notée en italique, suivie d'un point d'interrogation. Concernant les tableaux de répartition proposés dans ce chapitre, l'échelle de temps (en Ma) n'est pas indiquée et les proportions des étages ou des zones par rapport au temps ne sont pas respectées.

## 4.2.2. Catalogue des gisements français du Tertiaire ayant livrés des restes de chéloniens

**ABREST** et **VERNET** (Allier) ; MN 2a ; Miocène inférieur ; Aquitanien ; Formation de Saint-Gérand-le-Puy.

Détermination : Broin, 1977.

*Chelydropsis* sp. groupe *sanctihenrici* Broin, 1977.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847.

Un Testudininei indéterminé ?

**AEROTRAIN** (Artenay, Loiret) ; MN 4b (Mein, 1990) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

*Mauremys* cf. *pygolopha* (Peters, 1868).

*Testudo* s. l. sp.

Un grand Testudininei indéterminé.

**Calcaire gris de l'AGENAIS** (Tarn-et-Garonne, Lot-et-Garonne) ; MN 2b (Bonis et Guinot, 1987) ; Miocène inférieur ; Aquitanien ; Calcaire gris de l'Agenais ; même zone que Laugnac (Broin, 1977).

Détermination : Broin, 1977.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 = « *Ptychogaster daguini* » Bergounioux, 1935 : niveau imprécis. Le spécimen catalogué comme tel proviendrait du Bartonien du Blayais pour Bergounioux (1935) mais en fait il provient du Calcaire gris de l'Agenais d'après sa gangue (Lapparent de Broin, com. pers.).

**Calcaire d'AGEL** : voir **AZILLANET**.

**AIGUES-VIVES 2** (Aigues-Vives, Hérault) ; MP 13 (Labarrère & Vidalenc, com. pers.) ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur ; Molasse de Carcassonne.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Neochelys* sp.

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx* sp.

"*Hadrianus*" sp.

**AIGUILLON** et **Coteaux de Miols** (Lot-et-Garonne) ; Coll. du Cabinet d'Etude de Geoffroy-Saint-Hilaire ; MP 25 à MP 30 ? ; Oligocène supérieur ? (étiqueté : « Miocène Moyen, au-dessus des *Anthracotherium* »).

Détermination : Broin, 1977.

*Ptychogaster* sp.

Un Testudininei indéterminé.

**AILLAS** et **GANS** (Gironde) ; Base de la zone MN 2 (Steininger et al., 1996) donc MN 2a ? ; Miocène inférieur ; Aquitanien ; Marnes à Unios du Bazadais.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

**AIX-EN-PROVENCE** (Bouches-du-Rhône) ; MP 30 (Comte, 2000) ; Oligocène terminal ; Chattien ; Plâtrières d'Aix-en-Provence ; Gypse d'Aix (Aguilar et *al.*, 1978).

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847.

**AMBÉRIEU-EN-BUGEY** (Ain) ; Anciennes collections ; MN 10 ou MN 11 (Mein, 1990) ; Miocène supérieur ; Tortonien.

*Testudo* s. l. *amberiacensis* Depéret, 1894 dans sa localité-type.

**ANCELY** : voir **LIVINIÈRE (LA)**.

**ARCIS-LE-PONSART** (Marne) ; MP 14 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène moyen ; Bartonien ; Auversien ; Formation de Beauchamp (Louis, 1976).

chélonien indéterminé (« *Emys* » in Louis, 1976, matériel non vérifié).

Détermination : Hervet.

Un Testudininei indéterminé (coll. Louis).

**ARGENTON-SUR-CREUSE** (Indre) ; Ancienne collection Cuvier ; MP 11 (Leduc, 1996 ; Escarguel et *al.*, 1997) ; Eocène moyen ; Lutétien inférieur ; Sables et Gravieres.

Détermination : Broin, 1977.

*Neochelys* cf. *eocenica* (De Stefano, 1902).

*Trionyx* sp.

**ARGENTEUIL** (Val-d'Oise) ; MP 18 ? ; Eocène supérieur ; Priabonien ; 2<sup>ème</sup> masse du Gypse (Lemoine, 1911).

chélonien indéterminé in Lemoine (1911).

**ARMISSAN** (Aude) ; MN 2 ; Aquitaniens ; zone de St-Gérard et de Lagnac (Lapparent de Broin, com. pers.).

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Palaeochelys astrei* (Bergounioux, 1935) dans sa localité-type.

**ARTENAY** (Loiret) ; MN 4a (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; sables d'Artenay.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, 2000a.

*Trionyx stiriacus* Peters, 1855.

*Chelydropsis* sp.

*Mauremys pygolopha* (Peters, 1868).

*Cheirogaster ginsburgi* (Broin, 1977).

Un Testudininei indéterminé.

**AUBIGNAS 1** (Ardèche) ; MN 11 (Azanza et *al.*, 1993) ; Miocène supérieur ; Turolien.

Détermination : Broin in Azanza et *al.*, 1993.

*Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931).

*Testudo* s. l. cf. *amberiacensis* Depéret, 1894.

**AUBIGNAS 2** (Ardèche) ; MN 12 (Azanza et *al.*, 1993) ; Miocène supérieur ; Turolien.

Détermination : Broin in Azanza et *al.*, 1993.

*Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1931).  
*Testudo s. l. amberiacensis* Depéret, 1894.

**AUBRELONG 1** (Bach, Lot) ; MP 21 (Biochrom'97) ; Oligocène inférieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.  
Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.  
Un Testudinidae aquatique indéterminé.  
cf. *Cheirogaster* sp.  
Un autre Testudininei indéterminé ?

**AUMELAS** (Hérault) ; MP 13 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur.  
Détermination : Broin, 1977 et Hervet.  
*Neochelys* sp.  
Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* »).  
Un Testudininei indéterminé.

**AUTERIVE** (Haute-Garonne) ; MN 2b (Duranthon, 1991) ; Miocène inférieur ; Aquitanien ; Molasse.  
Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin et *al.*, 1999.  
*Ptychogaster grepiacensis* (Bergounioux, 1935).  
« *Ergilemys* » sp.

**AVARAY** (Loir-et-Cher) ; MN 5 (Ginsburg, com. pers.) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de l'Orléanais.  
Détermination : Broin, 1977.  
*Trionyx* sp.

**AVENAY** (Avenay-Val-D'Or, Marne) ; MP 8+9 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97), MP 9 pour Escarguel (1999) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; base du Cuisien, falun de type estuarien situé au-dessus des Argiles à Lignites (Escarguel, 1999).  
Détermination : Broin, 1977.  
*Neochelys* sp.  
*Allaeochelys* sp.  
*Trionyx* sp.  
*Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847).  
Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* » ?)

**AVIZE** (Marne) ; MP 10 ? ; Eocène inférieur ; Cuisien ; Sable à Unios et Térédines (Broin, 1977).  
Détermination : Broin, 1977.  
*Allaeochelys* sp.  
*Trionyx* sp.

**AY** (Marne) ; MP 8+9 ? ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Sparnacien (Broin, 1977).  
Détermination : Broin, 1977 ; Hervet.  
*Allaeochelys* sp.  
*Trionyx* sp.  
*Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847).  
Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* » ?)

**AZILLANET, Calcaire d'Agel** (Hérault) ; MP 10 (Marandat, 1987 ; Escarguel et *al.*, 1997 ; Escarguel, 1999) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Calcaire d'Agel.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Neochelys* sp.

*Trionyx* sp.

**AZILLANET-Grès d'Aigne** : voir **PÉPIEUX**.

**BABY 2** (Saint-André-et-Appelles, Gironde) ; MP 20 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène supérieur ; Priabonien supérieur ; Molasse inférieure du Fronsadais.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Cheirogaster maurini* Bergounioux, 1935 dans sa localité-type.

**BACH** : voir **PHOSPHORITES DE BACH**.

**LA BADAIRÉ** (Castres, Tarn) ; MP 15-16 ? (Labarrère, com. pers.) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = MP 16 *in* Biochrom'97 ; MP 16 *in* Escarguel et *al.*, 1997 ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

Détermination : Broin, 1977.

*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 dans la série-type.

**BAGNOLET** ou station "Bagnolet" ? (Paris ou Seine-Saint-Denis) ; MP 19 ? ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Gypse ?

Détermination : Hervet.

cf. *Cheirogaster* sp.

**BAIGNEAUX-EN-BEAUCE** (Baigneaux, Eure-et-Loir) ; MN 4b (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Baigneaux.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, 2000a.

*Trionyx* sp.

*Mauremys* sp.

*Paleotestudo mellingi* (Peters, 1868).

Un Testudininei indéterminé.

**BARBOTAN-LES-THERMES** (Gers) ; MN 2b (Ginsburg et *al.*, 1991) ; Miocène inférieur ; Aquitanien ; Lignites intercalées dans les molasses de l'Armagnac.

Détermination : Ginsburg et *al.*, 1991.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp. groupe *sanctihenrici* Broin, 1977.

*Ptychogaster* cf. *emydoides* Pomel, 1847.

cf. *Cheirogaster* sp.

**BARAVAL** (près de Bach, Lot) ; MP 22 (Sigé et *al.*, 1998) ; Oligocène inférieur ; Phosphorites du Quercy.

chélonien indéterminé *in* Sigé et *al.* (1998).

**BARD** (Bourmoncle-Saint-Pierre, Haute-Loire) ; MP 21 à MN 2 ? ; Oligocène (Bergounioux, 1936c ; Broin, 1977) ; Calcaire de Brioude ; même âge que Bourmoncle-St-Pierre ?

« *Clemmys jungi* » Bergounioux, 1936c dans sa localité-type, type perdu = Testudinidae aquatique indéterminé.

« *Testudo roquesi* » Bergounioux, 1936c dans sa localité-type, type perdu = *Testudo* s. l. , groupe *promarginata* Reinach, 1900.

Un grand Testudininei indéterminé.

**LA BASTIDE** (près de Castres, Tarn) ; *MP 15-16* ? (Labarrère, com. pers.) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = *MP 16 in Biochrom'97* ; *MP 16 in Escarguel et al., 1997* ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

Détermination : Broin, 1977.

*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 dans la série-type.

*Trionyx* sp.

**BAZAC** et **BIRAC** (Gironde) ; *MN 2a* ? ; Miocène inférieur ; Aquitanien ; Marnes à Unios du Bazadais, même âge que Aillas et Gans ?

Détermination : Broin, 1977.

Un Testudininei indéterminé.

**BEAULIEU** (Rognes, Bouches-du-Rhône) ; *MN 3a* (Ginsburg, com. pers.) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.

Détermination : Hervet.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

Un Testudininei indéterminé.

**LES BEILLAUX** (Hommes, Indre-et-Loire) ; *MN 3a* (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; sables continentaux.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

**BELGARRIC 1** (Mouillac, Tarn-et-Garonne) ; *MP 25* (Leduc, 1996 ; *Biochrom'97* ) ; Oligocène inférieur (Legendre et al., 1997) ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudininei indéterminé.

**LA BÉNISSON-DIEU** ou **BÉNISSONS-DIEU** (Loire) ; *MP 26 in Leduc (1996)*, *MP 24 in Escarguel et al. (1997)*, *MP 23 à MP 25 in Hugueney (1997)* ; Oligocène supérieur ; Chattien.

Détermination : Broin, 1977.

Un grand Testudininei indéterminé.

**BERRU** : voir **MONT-BERRU**.

**BESSOUS** (près de Castres, Tarn) ; *MP 15-16* ? (Labarrère, com. pers.) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = *MP 16 in Biochrom'97* ; *MP 16 in Escarguel et al., 1997* ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

Détermination : Broin, 1977.

*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 dans la série-type.

**BÉZIAN** (La Romieu, Gers) ; *MN 4b* (Bulot & Ginsburg, 1993) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.



*Trionyx* sp.

**BLAYE** : voir **AGENAIS**.

**BOIS D'ASSON** : voir **VOLX**.

**BOIS DE FABREGUES** (Aups, Var) ; MN 6 à MN 7 (Ginsburg, com. pers.); Miocène moyen ; Astaracien.

Détermination : Lapparent de Broin, 2002.

cf. *Cheirogaster* sp.

**BOUDES** (Puy-de-Dôme) ; MP 25 ? (Huguency, 1997) ; Oligocène inférieur ; Rupélien.

« *Testudo media* » Bravard, 1844. Gisement signalé par Bravard (1844), la plupart des ossements aurait été donné au « Marquis de Laizer », matériel disparu.

**LA BOUFFIE** (Vaylats, Lot) ; MP 17a (Biochrom'97) ; Eocène supérieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un chélonien indéterminé.

**BOUGUE** (Landes) ; MN 7+8 (Cahuzac & Cluzaud, 1998) ; Miocène moyen ; Serravallien.

Détermination : Cahuzac & Cluzaud, 1998.

*Trionyx* sp.

**BOUJAC** = **CHÂTEAU D'ARÈNES** (Saint-Christol-les-Alès, Gard) ; MP 27 (Biochrom'97) ; Oligocène supérieur (Hartenberger et *al.*, 1970 ; Leduc, 1996) ; Chattien.

Détermination : Hervet.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

**BOURG** (Gironde) ; MP 22 à MP 24 ? (voir Lévêque, 1992) ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Calcaire à Astéries.

Détermination : Broin, 1977.

Un Testudininei indéterminé.

**BOURGUILLEMONT** (Therdonne, Oise) ; MP 6 ; Paléocène ; Thanétien ; partie supérieure des sables de Bourguillemont (= MP 6 *in* Schuler et *al.* 1992) (Dutheil et *al.*, 2002).

Détermination : Hervet.

Un chélonien indéterminé.

**BOURNONCLE-SAINT-PIERRE** (Haute-Loire), Collection Bravard ; limite MP 21 – MP 22 (Huguency, 1997 ; Escarguel et *al.*, 1997) ou MP 21 (Leduc, 1996) ; Oligocène inférieur ; Sannoisien. Bravard (1844) indique que le niveau fossilifère est un sable blanchâtre inclus dans des argiles et sables bigarrés sous le calcaire coquillier à Limnés et Planorbes.

Détermination : Broin, 1977.

*Cheirogaster gigas* (Bravard, 1844) dans sa localité-type (= *Testudo hypsonota* Pomel, 1853). Retrouvée aussi (*in* Bravard, 1844) à Barlière (ou Barlières, MP 21 pour Leduc, 1996) près de Bournoncle, à Lorient (ou Lauriat) près de Beaumont et à Lubièrre près de Vergongheon.

« *Testudo media* » Bravard, 1844, dans sa localité-type, type perdu. Retrouvée aussi (*in* Bravard, 1844) à Barlière près de Bournoncle, à Lorient (ou Lauriat) près de Beaumont et à Lubièrre près de Vergongheon.

« *Testudo minuta* » Bravard, 1844, dans sa localité-type, type perdu.

« *Emys elaverensis* » Bravard, 1844 dans sa localité-type, type perdu.

**BOUXWILLER** (Bas-Rhin) ; MP 13 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

« *Hadrianus* » sp.

**BOUZIGUES** (Hérault) ; MN 2 b (Mein, 1990) ; Miocène inférieur ; Aquitanien.

Détermination : Broin, 1977 et Hervet.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

Un Testudinini indétérminé.

**BRACHEUX** (Beauvais, Oise) ; MP 6 (Duprat, 1997) ; Paléocène ; Thanétien marin ; sables de Bracheux.

Détermination : Broin, 1977.

*Erquelinnesia gossoleti* (Dollo, 1888) = *Glossochelys platimentum* (Owen, 1842) ?

Graves (1847) signale la présence de « *Trionyx vittatus* » dans ce gisement, ce matériel n'a jamais été retrouvé.

**LA BRÈTE** (Gers) ; MN 2a (Duranthon, 1991) ou sommet de la zone MN 2 (MN 2b ?) (Steininger et al., 1996) ; Miocène inférieur ; Aquitanien.

Détermination : Broin, 1977.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847.

*Chelydropsis* sp.

**LE BRETOU** (Montricoux, Tarn-et-Garonne) ; MP 16 (Biochrom'97) ; Eocène moyen (Rage, 1988 ; Legendre et al., 1997) ; Bartonien ; Marinésien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Broin in Rage, 1988.

*Ptychogaster (Temnoclemmys) aff. cayluxensis* (Lydekker, 1889).

**BRONS** : voir **CROZATIER (LE)**.

**LA BROSSE** (niveau de base) (= DÉNEZÉ in Broin 1977) (Meigné-le-Vicomte, Maine-et-Loire) ; MN 3a (Ginsburg, 2000 ; Ginsburg et al., 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de la Brosse.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp. ?

*Ptychogaster* sp.

*Mauremys* sp. ?

*Testudo* s. l. cf. *promarginata* Reinach, 1900.

**BROYES** : voir **SÉZANNE**.

**BRUNSTATT, RIEDISHEIM, RIXHEIM** (Haut-Rhin) ; MP 19 ? ; Eocène supérieur ; Priabonien supérieur (Broin, 1970) ; « zone salifère inférieure ».

*Ptychogaster laurae* (Förster et Becker, 1888) dans la série-type (et non pas *Ptychogaster* sp. in Broin, 1977).

**CAIGNAC** (Haute-Garonne) ; MN 1 (Duranthon, 1991) ; Oligo-Miocène.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

*Ptychogaster* sp. groupe *emydoides* Pomel, 1847.

**CANLONG = CANTAUSSELS** (Les Matelles, Hérault) ; MP 14 (Marandat, com. pers.) ; Eocène moyen ; Bartonien.

Détermination : Hervet.

*Trionyx* sp.

**CARS** (Gironde) ; *MP 13 à MP 16?* ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur ; Bartonien du Blayais (Lapparent de Broin, com. pers).

« *Akrochelys neuvillei* » Bergounioux, 1935 dans sa localité-type = chélonien indéterminé.

**CASE-DE-PÈNE** (Pyrénées-Orientales) ; MN 6 à MN 8 (Michaux, com. pers) ; Miocène moyen.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un chélonien indéterminé.

**CASTELMAUROU** (Haute-Garonne) ; MP 29 (Escarguel et al., 1997); Oligocène supérieur ; Chattien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudininei indéterminé.

**CASTELNAU –BARBARENS**, gisement du **TACHON** (Gers) ; MN 6 > (Antoine et al., 1997) ; Miocène.

Détermination : Crouzel, 1975.

« *Testudo* s. l. sp. » ?

**CASTELNAU-D'ARBIEU** (Gers) ; MN 5 (Bulot et al., 1992) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

*Mauremys* sp.

? *Ptychogaster* sp.

cf. *Cheirogaster* sp.

**CASTRAIS** : Voir **CASTRES**, **BADAIRÉ (LA)**, **BASTIDE (LA)**, **LAUTREC**, **MASSALE (LA)**, **SICARDENS**, **VIVARIÉ (LA)**.

**CASTRES et ses environs** , Bassin de l'Agout (Tarn), niveau des grès ; *MP 15-16 ?* (Labarrère, com. pers.) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = MP 16 *in* Biochrom'97 ; MP 16 *in* Escarguel et al., 1997 ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin, com. pers.

*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 dans la série-type.

« *Hadrianus* » *castrensis* (Bergounioux, 1935) dans la série-type.

*Trionyx* sp.

**CASTRIES** (Hérault) ; *MN 5b à début MN 6 ?* ; Miocène ; Helvétien.

Détermination : Broin, 1977.

Un Testudinidae aquatique indéterminé

**CAVALÉ = CANAVALÉ = CANAVALET** (Concots, Lot) ; MP 22 ? (Marandat, com. pers.) ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

*Cheirogaster* sp.

Un Testudininei indéterminé ?

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

**CENTEILLES 1** (Siran, Hérault) ; MP 12-13 (Labarrère, com. pers.) ; Eocène moyen ; Lutétien ; Niveau de la série des grès d'Aigne ; Marnes jaunes à Tortues et Linnées.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un chélonien indéterminé.

**CENTEILLES 2** (Siran, Hérault) ; MP 12-13 (Labarrère, com. pers.) ; Eocène moyen ; Lutétien ; Niveau de la série des grès d'Aigne.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un chélonien indéterminé.

**CERNAY-LES-REIMS** (Marne) ; Anciennes collections ; MP 6 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Paléocène ; Thanétien ; Conglomérat de Cernay.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

Deux cryptodires indéterminés (dont un d'aspect « Chélydroïde »)

*Compsemys* cf. *victa*

**LA CHACOTTE** : voir **MONTAIGU-LE-BLIN**.

**CESSERAS-Grès d'Aigne** : voir **PÉPIEUX**.

**CHÂLONS-SUR-VESLE** (Marne) ; MP 6 (Duprat, 1997) ; Paléocène ; Thanétien.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

**CHAMERY** (Marne) ; MP 11 à MP 13 ? ; Eocène moyen ; fin Lutétien moyen ou début Lutétien supérieur.

Détermination : Lapparent de Broin et *al.*, 1993.

*Trionyx* sp.

**CHAMPLAN** (Essonne) ; MP 22 à MP 23 ; Oligocène inférieur ; Rupélien (J. P. Baut & D. Merle, com. pers.).

Détermination : Hervet.

Un chélonien indéterminé.

**CHAPTUZAT** (Puy-de-Dôme) ; MP 25 (Huguency, 1997) ou MP 29 (Leduc, 1996) ; Oligocène supérieur ; Chattien.

Détermination : voir Lapparent de Broin, 2000a.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 ( « *Ptychogaster vandenheckii* » de Pomel, 1853).

**CHÂTEAU-D'ARÈNES** : voir **BOUJAC**.

**CHAVOT** (Chavot-Courcourt, Marne) ; MP 10 (Louis, 1996 ; BiochroM'97) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien ; Sable à Unios et Térédines.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Neochelys* cf. *eocenica* (De Stefano, 1902).

*Trionyx* sp.

*Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847).

**CHAVROCHES** : voir **SAINT-GÉRAND-LE-PUY**.

**CHÉRY-CHARTREUVE** (Aisne) ; MP 16 (Duprat, 1997) ; Eocène moyen ; Bartonien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers. et Hervet.

*Chelydropsis* sp. groupe *sanctihenrici* Broin, 1977.

Un Testudinidae aquatique indéterminé à première vertébrale en lyre.

*Landreatchelys oweni* (Lydekker, 1889).

*Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) sp.

? « *Ergilemys* » sp.

Un grand Testudininei indéterminé.

**CHEVILLY** (Loiret) ; MN 4b (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Chevilly.

Détermination : Broin, 1977 et Hervet.

*Mauremys* sp.

Un petit Testudininei indéterminé.

**CHIGNAT** environs de (Vertaizon, Puy-de-Dôme) ; *MP 21 à MN 1 ?* : Oligocène ; niveau stratigraphique inconnu.

Présence de *Chelydropsis meilheuratiae* (Pomel, 1846) signalée par Pomel, 1853 (Coll. Lecoq).

**CHATELPERRON** (Allier) : *MP 21 à MN 1 ?* : Oligocène ; niveau stratigraphique inconnu.

Détermination : Hervet.

*Ptychogaster* sp. (Coll. Poirrier, AMNH)

**LES CHAUFFOURS-CHAUFOR** : voir **ORBEIL**.

**CHILLEURS-AUX-BOIS** (Loiret) ; MN 3b (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Chilleurs.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Mauremys* sp.

*Ptychogaster* sp.

*Testudo* s. l. *promarginata* Reinach, 1900.

Un Testudininei indéterminé.

**CHITENAY** (Loir-et-Cher) ; MN 3a (Ginsburg, 2000 ; Ginsburg et *al.*, 2000) ; Miocène inférieur ; base du Burdigalien inférieur ; Sables de Chitenay.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

? *Ptychogaster* sp.

*Testudo* s. l. cf. *promarginata* Reinach, 1900.

**COANAC 1** (Varaire, Lot) ; MP 19 (Biochrom'97) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un Testudininei indéterminé

**CODERET** (Bransat, Allier) ; MP 30 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène supérieur ; Chattien.

Détermination : Broin, 1977.

*Ptychogaster* cf. *emydoides* Pomel, 1847.

« *Ergilemys* » sp. (forme à charnière).

**COEUVRES-ET-VALSERY** : voir **DAMERY**.

**COMBERATIÈRE** ou **COMBERATIÈRES** (Auradou, Lot-et-Garonne) ; MP 30 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène supérieur ; Chattien.

Détermination : Broin, 1977.

Un Testudininei indéterminé

**CONDÉ-EN-BRIE** (Aisne) ; MP 8+9 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97), MP 9 pour Escarguel (1999) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien ; à la base des sables à Unios et Térédines *sensu lato* (Escarguel, 1999).

Détermination : Broin, 1977 et Hervet.

*Neochelys* cf. *eocenica* (De Stefano, 1902).

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx* sp.

*Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847).

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* » ?).

**CONTRES** (Loir-et-Cher) ; MN 5 (Augé et *al.*, 2002) ; Miocène, Burdigalien remanié dans helvétien, Faluns du Blésois.

Détermination : Augé et *al.*, 2002.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp.

*Ptychogaster* sp.

*Mauremys* sp.

*Testudo* s. l. sp.

**CORMEILLES-EN-PARISIS** (Val-d'Oise) ; MP 21 à MP 23 ? (voir Schuler et *al.*, 1992) ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Marnes à huîtres. Lemoine (1911) et Soyer & Cailleux (1960) signalent que la faune de vertébrés de Cormeilles viendrait de la 2<sup>ème</sup> masse du Gypse (MP 18 ?).

Détermination : Broin, 1977.

Un Testudininei indéterminé.

**COURNON** (Cournon-d'Auvergne, Puy-de-Dôme) ; limite MP 28 – MP 29 (Hugueney, 1997) ou début MP 29 (Comte, 2000) ; Oligocène supérieur ; Chattien (Hugueney, 1997).

Détermination : Broin, 1977.

*Provencemys laurenti* (Bergounioux, 1934).

« *Testudo lemanensis* » Bravard, 1843 d'après Pomel (1853), perdu.

**COUSTAL** (Région de Bach; Lot) ; MP 17 (Marandat, com. pers.) ; Oligocène ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un Testudininei indéterminé.

**COUSTOUGES** (Aude) ; MP 7 ; Eocène inférieur ; Ilerdien.

Détermination : Hervet.

*Erymnochelys* s. l. sp.

**CRASTES** (Gers) ; MN 5 (Antoine et al., 1997) ; Miocène moyen, Langhien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp.

**CRÉCHY** (Allier) ; MN 2a ; Miocène inférieur ; Aquitanien. Formation de Saint-Gérard-Le-Puy.

Détermination : Broin, 1977.

*Chelydropsis* sp. groupe *sanctihenrici* Broin, 1977.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847.

« *Ergilemys* » sp. (forme à charnière).

Un grand Testudininei indéterminé.

**LE CROZATIER = BRONS** (Brons, Cantal) ; limite MP 24 – MP 25 (Hugueney, 1997) ; Oligocène supérieur ; Chattien.

Détermination : Lapparent com. pers.

*Ptychogaster* sp.

*Cheirogaster* sp.

*Testudo* s. l. sp. ?

**CUCURON** : voir **MONTAGNE DU LUBÉRON**.

**CUIS** (Marne) ; MP 10 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien ; Sable à Unios et Térédines.

Détermination : Broin, 1977.

*Neochelys* cf. *eocenica* (De Stefano, 1902).

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx michauxi* Broin, 1977.

? *Euroemys* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* » ?).

« *Hadrianus* » sp.

**CUISE-LA-MOTTE** ou **CUISE-LAMOTHE** (Oise) ; MP 8+9 (Duprat, 1997) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien.

Détermination : Broin, 1977.

*Allaeochelys* sp. (? = « *Apholidemys granosa* » et « *Apholidemys sublaevis* » Pomel, 1847 dans leur localité-type).

*Trionyx* sp.

Un chélonien indéterminé.

**DAMERY** (Marne) ou **COEUVRES-ET-VALSERY** (Aisne) ; MP 10 (Duprat, 1997) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien ; Sable à Unios et Térédines.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé ou un pleurodire.

**LA DÉBRUGE** (Gargas, Vaucluse) ; MP 18 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène supérieur ; Priabonien.

Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin, com. pers ; Hervet.

*Landreatchelys oweni* (Lydekker, 1889).

*Cheirogaster* sp.

**LA DÉFENSE** (Hauts-de-Seine) ; MP 13 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur (Ginsburg et al., 1977).

Détermination : Ginsburg et al., 1977.

« *Hadrianus* » sp.

**DIEUPENTALE** (Tarn-et-Garonne) ; MP 29 (Duranthon, 1991 ; Biochrom'97) ou MP 30 (Leduc, 1996) ; Oligocène supérieur ; Chattien ; Molasses de l'Agenais.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

*Ptychogaster* sp. groupe *grepiacensis* (Bergounioux, 1935).

« *Testudo chailloti* » Bergounioux, 1935 dans sa localité-type = Testudininei indéterminé.

**EPERNAY** Région d' (Marne) ; MP 8+9 + MP 10 ; Eocène inférieur ; Yprésien. Collection Lemoine, Agéen Lemoine.

Détermination : Broin, 1977 ; Hervet.

*Neochelys* cf. *eocenica* (De Stefano, 1902).

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx* sp.

*Owenemys* sp.

? *Euroemys*

cf. *Merovemys* sp.

**ESCAMPS** (Lot) ; MP 19 (Biochrom'97) ; Eocène supérieur (Legendre et al., 1997) ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Broin, 1977.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

Un Testudininei indéterminé.

**ESCOSSE** et environs de **PAMIERS** (Ariège) ; MN 2b ? ; Miocène inférieur ; Aquitanien inférieur ; molasse « stampienne » (Bergounioux, 1935).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Ptychogaster grepiacensis* (Bergounioux, 1935).

**ESPEYRASSE** (Bach, Lot) ; MP 26 (Biochrom'97) ; Oligocène supérieur ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un chélonien indéterminé.



**EUZET-LES-BAINS** (Euzet, Gard) ; MP 17a (Biochrom'97) ; Eocène supérieur ; Priabonien inférieur.

Détermination : Broin, 1977.

Un Testudinidae aquatique indéterminé ?

**EYGALAYES** (Drôme) (Egalayes in Broin, 1977) ; MP 13 ? ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur (Montenat, 1968 ; Broin, 1977).

Détermination : Hervet.

*Trionyx* sp. in Montenat (1968), non vérifié.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* » ?).

*Juvenmys labarrerei* n. g. n. sp.

**FAJAC-LA-RELENQUE** (Aude) ; MP 25 à MN 2 ? ; Oligocène supérieur à Miocène inférieur (Aquitainien) (voir Broin, 1977).

Détermination : Broin, 1977.

*Chelydropsis* sp.

**FALUNS SAVIGNÉENS : LASSÉ** (Maine-et-Loire) ; **NOYANT-SOUS-LE-LUDE** (Noyant, Maine-et-Loire), **PONTIGNÉ-LES-BUISSENEAUX** (Pontigné, Maine-et-Loire) ; **SAVIGNÉ-SUR-LATHAN** (Indre-et-Loire) ; **DÉNEZÉ** (niveau faluns ) (Meigné-le-Vicomte, Maine-et-Loire) ; Sables continentaux MN 3b-MN 4a et Faluns Savignéens MN 5b (Ginsburg, com. pers. ; Ginsburg & Bonneau, 1995 ; Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur et moyen.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp.

*Ptychogaster* sp.

*Testudo* s. l. *promarginata* Reinach, 1900.

**FÉLINES 2** (Félines-Minervois, Hérault) ; MP 12-13 (Labarrère, com. pers.) ; Eocène moyen ; Marnes à Tortues et Limnées.

Détermination : Broin, 1977.

? *Neochelys* sp.

**FOISSIN** (Lectoure, Gers) ; MN 4 supérieur (Antoine et al., 1997) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

**FONTIENNE** (Alpes-de-Haute-Provence) ; MP 24? ; Oligocène inférieur ; Calcaire de Vachères ? la provenance stratigraphique n'est pas certaine.

Détermination : Hervet.

? *Cucullemys* sp.

**FONTLIASMES** (Vienne) ; MP 14 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène moyen ; Bartonien ; Auversien (Brunet & Gabilly, 1981).

Détermination : Hervet.

*Trionyx* sp.

Un Testudininei indéterminé ou un Testudinidae aquatique indéterminé.

**FOURNES** (Hérault) ; MP 7 à MP 9 (Marandat, 1991) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Ilerdien (Marandat, 1991) ; base du calcaire de Ventenac.

Détermination : Hervet.

Un chélonien indéterminé.

**GAAS** (Landes) ; MP 21 à MP 24 ? ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Zone NP 23 (Lozouet, 1985).

Détermination : Hervet.

*Trionyx* sp.

**GAILLAC** (environs de ) (Tarn) ; MP 24 (Escarguel et *al.*, 1997) ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Calcaires supérieurs des environs de Gaillac.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

**GANNAT** (Allier) ; MP 29 à MN 1 ; niveau «Stampien supérieur » *in* Broin, 1977 ; Oligo-Miocène ; Chattien et/ou Aquitanien (Leduc, 1996 ; Biochrom'97 ; Hugueney, 1997).

Détermination : Broin, 1977.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » ?).

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847.

*Cheirogaster* sp.

**GARDIOL 3** (Région de Bach; Lot) ; MP 23 (Marandat, com. pers.) ; Oligocène inférieur ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un Testudininei indéterminé.

**LE GAROILLAS** (Bach, Lot) ; MP 25 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène inférieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Cheirogaster* sp

**GIBEL** (Haute-Garonne) ; MN 2b (Duranton, 1991) ; Miocène inférieur ; Aquitanien.

Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin et *al.*, 1999.

*Ptychogaster grepiacensis* (Bergounioux, 1935).

**GINESTOUS** (Toulouse, Haute-garonne) ; MN 1 (Duranton, 1991) ; Oligo-Miocène.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

**GONDAILLY** (Allier) ; MN 2a ? ; niveau de Saint-Gérard-le-Puy ?

Détermination : Hervet.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847.

**GOUSNAT** (Caylus, Lot) ; MP 18 (Legendre et *al.*, 1997) ; Eocène supérieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un chélonien indéterminé.

**GRAUVES** (Marne) ; MP 10 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien ; Sable à Unios et Térédines *sensu stricto* (Escarguel, 1999).

Détermination : Broin, 1977.

*Neochelys cf. eocenica* (De Stefano, 1902).

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx michauxi* Broin, 1977.

*Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847).

? *Owenemys* sp.

? *Euroemys* sp.

Un autre Testudinidae aquatique indéterminé ?

« *Hadrianus* » sp.

**LA GRAVE** (Bonsac, Gironde) ; MP 18 (Leduc, 1996 ; Escarguel et *al.*, 1997) ; Eocène supérieur ; Priabonien supérieur.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp. = *Trionyx* de la molasse du département de la Gironde de Cuvier (1824).

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* ») ?

? *Cheirogaster* sp. = Emydes de molasses de la Grave de Cuvier (1824).

**GRÉPIAC** (Haute-Garonne) ; MN 2b (Duranthon, 1991) ; Miocène inférieur ; Aquitanien.

Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin et *al.*, 1993 ; Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

*Ptychogaster grepiacensis* (Bergounioux, 1935).

*Cheirogaster* sp.

« *Ergilemys* » sp.

**GRISOLLES** (Aisne) ; MP 16 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène moyen ; Bartonien supérieur ; Marinésien (Louis, 1996).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudinidae indéterminé.

**LA GRIVE-SAINT-ALBAN** (Saint-Alban-de-Roche, Isère) ; Anciennes collections ; MN 7+8 (Bruijn et *al.*, 1992) ; Miocène moyen.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, 2000a.

*Ptychogaster (Temnoclemmys) batalleri* (Bergounioux, 1935).

*Testudo* s. l. sp. (groupe *antiqua*).

**LE GUÉPELLE** ou **LE GUESPELLE** (Saint-Witz, Val d'Oise) ; MP 14 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène moyen ; Bartonien ; Auversien ; Formation de Beauchamp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* » ?).

« *Ergilemys* » sp. à charnière.

**GUILHEMÉRY** (Haute-Garonne) ; MP 25 à MP 30 ? ; Oligocène supérieur ; Chattien ; argiles « stampiennes » (Bergounioux, 1935).

Un chélonien indéterminé ? (*Emys* sp. in Bergounioux, 1935)

**GUITRANCOURT** (Yvelines) ; MP 13 ; Eocène moyen (Lapparent de Broin et *al.*, 1993) ; Lutétien supérieur.

Détermination : Lapparent de Broin et *al.*, 1993 ; Hervet.

*Trionyx* sp.  
cf. *Erymnochelys* sp.  
cf. *Hummelemys* sp.

**GUITRY** (Eure) ; *MP 11 à MP 13?* ; Eocène moyen ; Lutétien.  
Détermination : Lapparent de Broin et *al.*, 1993 ; Lapparent de Broin, com. pers.  
*Allaeochelys* sp.  
*Trionyx* sp.

**HAUTESVIGNES** ou **HAUTES-VIGNES** (Lot-et-Garonne) ; *MP 29* ; Oligocène supérieur ; Chattien ; âge de La Milloque (Lapparent de Broin, com. pers).  
Détermination : Broin, 1977 et Lapparent com. pers.  
*Trionyx* sp. = *Trionyx* des couches de gravier et d'argile de Hautevigne, département de Lot-et-Garonne de Cuvier (1824).  
Un Testudinidae aquatique indéterminé.  
Un Testudininei indéterminé.

**ISSEL** (Aude), ancienne et nouvelle collection ; *MP 13* (Marandat, 1987 ; Labarrère, com. pers.) ou *MP 14* (Escarguel et *al.*, 1997) ; Eocène moyen ; Couche de graviers des environs de Castelnaudary.  
Détermination : Broin, 1977 et Lapparent com. pers.  
*Neochelys* sp. groupe *eocaenica* (De Stefano, 1902).  
*Allaeochelys* aff. *parayrei* Noulet, 1867  
*Trionyx* sp. = *Trionyx* des couches des environs de Castelnaudary de Cuvier (1824).  
Grand « *Hadrianus* » sp.

**ISSY-LES-MOULINEAUX** : voir **MEUDON**.

**ITARDIES** (Caylus, Tarn-et-Garonne) ; *MP 23* (Biochrom'97) ; Oligocène inférieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.  
Détermination : Broin, 1977 ; Hervet.  
*Provencemys laurenti* (Bergounioux, 1934).  
« *Ergilemys* » sp. (forme à charnière).

**JAUZION** (Lautrec ?, Tarn) ; *MP 15-16 ?* (voir Lautrec) ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ? Grès ou molasse ? (gisement cité in Noulet, 1867).  
*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867, non vérifié.

**JUMENCOURT** (Aisne) ; *MP 13* (Duprat, 1997) ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur.  
Détermination : Lapparent de Broin et *al.*, 1993 ; Lapparent de Broin, com. pers ; Hervet.  
cf. *Hummelemys* sp.  
« *Hadrianus* » sp.

**LANDES-LE-GAULOIS** (Loir-et-Cher) ; *MN 2b* (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Aquitaniens ; Calcaire de Beauce.  
Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.  
*Testudo* s. l. sp.

**LANGLÈS** (Saint-Martin-de-Villereal, Lot-et-Garonne) ; *MP 18* (Escarguel et *al.*, 1997) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; molasse (Richard, 1946).

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent com. pers.

*Trionyx* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

**LANGY** (Allier) ; MP 30 + MN 2a (Huguency, 1997) ; Oligocène supérieur et Miocène inférieur. Gisement proche de Montaigu-Le-Blin. Formation de Saint-Gérard-Le-Puy.

Détermination : Broin, 1977.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 dans la série-type.

? *Testudo* s. l. sp.

D'après Pomel (1853) :

*Cheirogaster gigas* (Bravard, 1844) (=« *Testudo hypsonota* » Pomel, 1853)

« *Testudo lemanensis* » Bravard, 1844 = *Ptychogaster* ou *Testudo* s. l. ?

**LAPIZE** (Concots, Lot) ; MP 23 (Marandat, com. pers) ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : S. Hervet.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

**LAROCHE** ou **LA ROCHE** (Bournoncle-Saint-Pierre, Haute-Loire) ; MP 21 à MN 2 ? ; Coll. Croizet ; Oligocène ; Calcaire à phryganes. Gisement proche de Bournoncle-Saint-Pierre.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un grand Testudininei indéterminé.

**LAUGNAC** (Lot-et-Garonne) ; MN 2b (Mein, 1990 ; Steininger et al., 1996) ; Miocène inférieur ; Aquitaniens ; lentille de marne sableuse au sein du calcaire gris de l'Agenais (Bonis, 1973).

Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin et al., 1999.

*Ptychogaster grepiacensis* (Bergounioux, 1935).

**LAUTREC** (Tarn) ; MP 15-16 ? (Labarrère, com. pers. ) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = MP 16 in Biochrom'97 ; MP 16 in Escarguel et al., 1997 ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent com. pers.

*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 dans la série-type.

*Trionyx* sp.

« *Hadrianus* » sp.

**LÉOGNAN** (Gironde) ; MN 3 ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; voir PONT-POURQUEY.

Détermination : Broin, 1977.

*Trachyasps miocenicus* Delfortrie, 1869 dans sa localité-type.

« *Chelonia girundica* » Delfortrie, 1869 dans sa localité-type.

*Trionyx* sp.

**LIMAGNE D'Auvergne** (Puy-de-Dôme) ; Localité non précisée (Bravard, 1844) ; Oligocène (et peut-être début du Miocène ?), MP 21 à MN 2 ?.

*Testudo lemanensis* Bravard, 1844 dans sa localité-type, type perdu, pourrait être un *Ptychogaster*.

**LIMAGNE DU BOURBONNAIS** (Allier) ; Localité non précisée (Pomel, 1846) ; (et peut-être début du Miocène ?), *MP 21 à MN 2 ?*.

*Chelydropsis meilheuratae* (Pomel, 1846) dans sa localité-type, type perdu autres spécimens coll. Poirier, AMNH.

**LIMANS** (Alpes-de-Haute-Provence) ; *MP 23 ?* ; Oligocène inférieur (voir Ducreux et *al.*, 1985 ; Lévêque, 1992) ; Rupélien ; Calcaire de Campagne-Cavalon.

Détermination : Hervet.

*Trionyx* sp.

**L'ISSARTADE** (Fréjeville, Tarn) ; *MP 15-16 ?* (Labarrère, com. pers.) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = *MP 16 in Biochrom'97* ; *MP 16 in Escarguel et al.*, 1997 ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 dans la série-type.

*Trionyx* sp.

**LA LIVINIÈRE 1, ANCELY** (La Livinière, Hérault) ancienne collection ; *MP 12-13* (Labarrère, com. pers.) ; Eocène moyen ; Lutétien ; Niveau de la série des grès d'Aigne.

Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin, com. pers. ; Hervet.

*Neochelys eocenica* (De Stefano, 1902)

? *Francellia* sp.

**LA LIVINIÈRE 2** (La Livinière, Hérault), nouvelle collection ; *MP 12-13* (Labarrère, com. pers.) ; Eocène inférieur-moyen ; Lutétien ; Niveau de la série des grès d'Aigne ; Marnes jaunes à Tortues et Limnées.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Neochelys* sp.

**LOSTANGE** ou **LOSTANGES** (Beduer, Lot) ; *MP 19* ; Eocène supérieur (Rémy et *al.*, 1987) ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Broin, 1977 ; Broin, 1978.

? *Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp.

Un Testudininei indéterminé : ? « *Ergilemys* » sp.

*Dithyrosternon* sp. (Testudininei)

**LOVAGNY** (Haute-Savoie) ; *MP 23* (Biochrom'97) ; Oligocène inférieur ; Rupélien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudininei indéterminé.

**LUBÉRON** : voir **MONTAGNE DU LUBÉRON**

**MANCY** (Marne) ; *MP 10* (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien ; Sable à Unios et Térédines.

Détermination : Broin, 1977 ; Hervet.

*Neochelys* cf. *eocenica* (De Stefano, 1902).

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx michauxi* Broin, 1977 dans sa localité-type.

*Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847).

? *Euroemys* sp.

Un autre Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* ») ?  
cf. *Merovemys* sp.  
« *Hadrianus* » sp.

**MANOSQUE - Mine de Gaudé** (Alpes-de-Haute-Provence) ; MP 25 ? ; base de l'Oligocène supérieur (Gaudant, 1978 ; Ducreux et *al.*, 1985 ; Lévêque, 1992) ; Chattien ; Grès et Marnes de Bois d'Asson.

Détermination : Broin, 1977 et Hervet.

*Chelydropsis manuascensis* (Bergounioux, 1936b) dans sa localité-type.

*Provencemys lachati* (Sauvage, 1873).

**MARCOIN** ou **PUY-DE-MARCOIN** (Volvic, Puy-de-Dôme) ; MP 30 à MN 2 ? ; Oligocène supérieur (Chattien, MP 30 *in* Leduc, 1996) à Miocène inférieur (Aquitaniens, MN 2 *in* Huguéney, 1997 ; MN 2a *in* Mein, 1990).

Détermination : Broin, 1977.

? *Ptychogaster* sp.

*Testudo* s. l. sp.

Un grand Testudininei indéterminé.

**MARSEILLE, SAINT-ANDRÉ** (Marseille, Bouches-du-Rhône) ; MP 26 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène supérieur ; Chattien ; Argiles rouges et Lignites.

Détermination : Broin, 1977.

*Cheirogaster* sp.

« *Testudo pusilla* » Bergounioux, 1936c dans sa localité-type = jeune Testudininei indéterminé.

**MARSEILLE, SÉON-SAINT-HENRY** ou **SAINT-HENRI** (Marseille, Bouches-du-Rhône) ; MP 26 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène supérieur ; Chattien ; Argiles rouges et Lignites.

Détermination : Broin, 1977.

*Chelydropsis sanctihenrici* Broin, 1977 dans sa localité-type.

*Provencemys laurenti* (Bergounioux, 1934) dans sa localité-type.

*Mauremys massiliensis* (Bergounioux, 1936a) dans sa localité-type.

**MARSOLAN** (Gers) ; MN 3 (Lapparent de Broin, 2000a) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.

Détermination : Broin, 1977.

*Testudo* s. l. cf. *promarginata* Reinach, 1900.

**MAS-DE-GIMEL** (près de Montpellier, Hérault) : MP 10 (Escarguel, 1999) ; Eocène inférieur ; Cuisien.

Un chélonien indéterminé *in* Hartenberger et *al.* (1969).

**MAS DE GOT AB** (Bach, Lot) ; MP 22 (Biochrom'97) ; Oligocène inférieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Lapparent et Hervet.

Un Testudininei indéterminé

**LA MASSALE** (Viviers-les-Montagnes, Tarn) ; MP 15-16 ? (Labarrère, com. pers.) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = MP 16 *in* Biochrom'97 ; MP 16 *in* Escarguel et *al.*, 1997 ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 dans sa série-type.

**MAUVIERES** (Marcilly-sur-Maulne, Indre-et-Loire) ; MN 3a (Ginsburg, 2000 ; Ginsburg et *al.*, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; sables continentaux.

Détermination : Lapparent et Hervet *in* Ginsburg et *al.*, 2000.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp.

? *Ptychogaster* sp.

*Testudo* s. l. cf. *promarginata* Reinach, 1900.

**MAZOU** (Braconnac, Tarn) ; MP 15-16 ? (Labarrère, com. pers.) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = MP 16 *in* Biochrom'97 ; MP 16 *in* Escarguel et *al.*, 1997 ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

Gisement cité *in* Noulet (1867).

? *Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867, non vérifié.

**LA MÈGE** (Caylus, Lot) ; MP 23 (Leduc, 1996) ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet et Lapparent de Broin, com. pers.

Testudininei indéterminé.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

**MENAT** (Puy-de-Dôme) ; Collection Piton ; MP 1-5 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Paléocène.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp. ? (Crâne perdu).

cf. *Compsemys* sp.

**MERY-SUR-OISE** (Val-d'Oise) ; MP 15 (voir Duprat, 1997) ; Eocène moyen ; Auversien ; Sables de Beauchamp.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

cf. *Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) sp.

**MEUDON Les Montalets et ISSY-LES-MOULINEAUX** (Hauts-de-Seine) ; anciennes et nouvelles collections ; MP 7 (Leduc, 1996) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Sparnacien (Russell et *al.*, 1990).

Détermination : Russell et *al.*, 1990.

cf. *Allaeochelys* sp.

Un Trionychidae indéterminé.

*Palaeotrionyx* cf. *vittatus* (Pomel, 1847).

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* »).

**MINE DES ROIS** ou **MINES DES ROYS** (Dallet et Pont-du-Château, Puy-de-Dôme) ; limite MP 29 – MP 30 *in* Hugueney (1997), MP 29 (Biochrom'97 ; Comte, 2000) ; Oligocène supérieur ; Chattien ; gisement noté « Pont-du-Château » *in* Broin, 1977.

Détermination : Broin, 1977.

? *Chelydropsis* sp.

**LA MILLOQUE** (Haute-fage, Lot-et-Garonne) ; MP 29 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène supérieur ; Chattien ; Molasses de l'Agenais.



Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* cf. *sanctihenrici* Broin, 1977.

« *Ergilemys* » *bruneti* Broin, 1977 dans sa localité-type (nouveau genre à définir).

**MINE SOURLES** (Bach, Lot) ; MP 19 à MP 30? ; Eocène supérieur à Oligocène ? Phosphorites du Quercy.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un petit Testudininei indéterminé.

**MOISSAC** ancien gisement, Moissac 1 ? (Tarn-et-Garonne) ; MN 2a (Bonis et Guinot, 1987 ; Comte, 2000) ou sommet de la zone MN 1 (Mein, 1990) ; Oligo-Miocène ; masse molassique encadrée par les deux calcaires de l'Agenais (Bonis, 1973).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

**MOISSAC 2** (Moissac, Tarn-et-Garonne) ; MP 30 (Bonis et Guinot, 1987) ou MP 29 (Comte, 2000) ; Oligocène supérieur ; Chattien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

*Cheirogaster* sp.

**MOLIERES** (Saint-Jean-de-Cuculles, Hérault) ; MP 25 (Crochet, 1984) ; fin de l'Oligocène moyen.

Détermination : Hervet.

*Cucullemys crocheti* n. g. n. sp. dans sa localité-type.

**MONESTROL** (Haute-Garonne) et **Vallon de GARDIGEOL**, anciennes collections ; MN 2b ? ; Miocène inférieur ; Aquitanien. Gisement proche de GIBEL.

*Ptychogaster* sp.

**MONTAGNE DU LUBÉRON** (de la) (ou **MONT-LÉBERON**) à **CUCURON** (Vaucluse et Alpes-de-Haute-Provence) ; MN 12 (Mein, 1990) ; Miocène supérieur ; Turolien.

Détermination : Broin, 1977.

*Cheirogaster leberonensis* (Depéret, 1890) dans sa localité-type.

*Testudo* s. l. sp.

**MONTAIGU-LE-BLIN - LA-CHACOTTE** (Montaigu-le-Blin, Allier) ; MN 2a (Huguency, 1997) ; Miocène inférieur ; Aquitanien moyen. Formation de Saint-Gérand-Le-Puy.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847.

Un Testudininei indéterminé.

**MONT-AIMÉ = VERTUS** (Bergères-lès-Vertus, Marne) ; MP 1-5 (Duprat, 1997) ; Paléocène ; Danien ; Calcaire marin.

Détermination : Broin, 1977.

*Taphrosphys ambiguus* (Gaudry, 1890) dans sa localité-type.

**MONT-BERNON** (Epernay, Marne) ; MP 8+9 (Escarguel et *al.*, 1997) ; Eocène inférieur ; Yprésien.

Détermination : Broin, 1977 et Hervet.

*Neochelys* sp.

*Trionyx* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* » ?).

**MONT-BERRU** ou **MONT-DE-BERRU** (Berru, Marne) ; MP 6 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Paléocène ; Thanétien.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

Un cryptodire primitif indéterminé.

Deux cryptodires indéterminés (dont un d'aspect « Chélydroïde »).

*Compsemys* cf. *victa* Leidy, 1856.

**MONT-CINDRE** : voir **VIEUX-COLLONGES**.

**MONTGAILLARD** (Landes) ; MN 2b (Lapparent de Broin et *al.*, 1999) ; Miocène inférieur ; Aquitainien ; molasses et calcaires lacustres inférieurs de l'Armagnac.

Détermination : Lapparent de Broin et *al.*, 1999.

*Ptychogaster* cf. *grepiacensis* (Bergounioux, 1935).

**MONTHELON** (Marne) ; MP 10 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien ; Sable à Unios et Térédines.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Neochelys* cf. *eocenica* (De Stefano, 1902).

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx michauxi* Broin, 1977.

*Palaeoemys* sp.

? *Euroemys* sp.

Un autre Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* » ) ?

« *Hadrianus* » sp.

**MONTMARTRE** (Paris, Seine) ; MP 19 (Biochrom'97) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Gypse de Montmartre ; Haute Masse du Gypse.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Cuvierichelys parisiensis* (Gray, 1831) dans sa série-type.

*Cheirogaster* sp.

**Lignites de MONTOLIEU** (près de Montouliers, Hérault) ; MP 21 à MP 30 ? ; Oligocène ; Mine de Lignites près de Ganges (Roman, 1897).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Bothremydidae indéterminé = « *Chrysemys montolivensis* » Roman, 1897 dans sa localité-type.

**MONTOUSSÉ 5** (Montoussé, Hautes-Pyrénées) ; MN 17 (Mein, 1990) ; Pléistocène inférieur (Clot et *al.*, 1976).

Détermination : Hervet, 2000.

*Testudo cf. hermanni* (Gmelin, 1789).

**MONTPELLIER** et environs (Hérault) ; MN 14 (Mein, 1990) ; Pliocène inférieur, sables de Montpellier.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx pliopedemontanus* Sacco, 1889.

*Mauremys* sp.

*Testudo* s. l. sp.

**MONTPOTHIER** (Aube) ; *MP 8 à MP 10 ?* ; Paléocène-Eocène ; fin du Thanétien ou début du Sparnacien (Feuguer, 1963) ; grès de Montpothier ; Cuisien (Mégny, 1980).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

Un chélonien indéterminé.

**MONTRÉAL-DU-GERS** (Montréal, Gers) ; MN 4 supérieur (Antoine et *al.*, 1997) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp.

*Testudo* s. l. sp.

Un grand Testudininei indéterminé.

**MONTREDON** (Montredon-des-Corbières, Aude) ; MN 10 (Mein, 1990) ; Miocène supérieur ; Vallésien.

Détermination : Lapparent de Broin, 2000a.

*Cheirogaster* sp.

**MONTREUIL** (Seine-Saint-Denis) ; *MP 18 ?* ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Gypse. Soyer & Cailleux (1960) signale que la faune de Montreuil proviendrait de la 2<sup>ème</sup> masse du Gypse.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un chélonien indéterminé.

**MONZE** (Aude) ; *MP 7* (Marandat, 1991) ; Eocène inférieur ; Ilerdien.

Détermination : Hervet.

Un Podocnemididae indéterminé.

**MOUILLAC** (Tarn-et-Garonne) ; *MP 17 à MP 20* ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un Testudininei indéterminé.

**MOUNAYNE** (Vaylats, Lot) ; *MP 23* (Biochrom'97) ; Oligocène inférieur ; Chattien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* ») ?

Un Testudininei indéterminé

**MUIRANCOURT** (Oise) ; *MP 7* (Duprat, 1997) ; Eocène inférieur ; Sparnacien inférieur ; Lignites du Soissonnais.

Détermination : Broin, 1977.

*Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847) dans sa localité-type ; holotype perdu, calcotype au MNHN.

**MULHOUSE** : voir **POTASSES D'ALSACE**.

**MUTIGNY** (Marne) ; MP 8+9 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97), MP 8 pour Escarguel (1999) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien inférieur (Escarguel, 1999) ; Argiles à Lignites du Soissonnais (Louis, 1996).

Détermination : Broin, 1977.

*Neochelys* sp.

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx* sp.

*Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847).

*Merovemys* sp.

**NAPLES** (Montpellier, Hérault) ; MP 10 ; Eocène inférieur ; (Escarguel, 1999).

Détermination : Hervet.

Un chélonien indéterminé.

Route de **NESCHERS** à **LA SAUVETAT** (Puy-de-Dôme) ; MP 25 (Huguency, 1997) ou MP 23 (Leduc, 1996) ; Oligocène supérieur, Rupélien.

*Ptychogaster* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* »).

Un grand Testudinini indéterminé (Coll. Croizet).

**NEUVILLE-AUX-BOIS** (Loiret) ; MN 3b (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Neuville.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

*Mauremys* sp.

*Testudo* s. l. *promarginata* Reinach, 1900.

**NOISY-LE-SEC** (Seine-Saint-Denis) ; *MP 19 ?* ; MP 19 ou MP 21 (Escarguel et al., 1997) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Gypse, même âge que Montmartre ?

*Cuvierichelys parisiensis* (Gray, 1831) dans la série-type.

**OLONZAC-Grès d'Aigne** : voir **PÉPIEUX**.

**ORBEIL = CHAUFFOUR = LES CHAUFFOURS = TOUR-DE-BOULADE** (Orbeil, Puy-de-Dôme) ; MP 29 (Leduc, 1996 ; Huguency, 1997 ; Comte, 2000) ; Oligocène supérieur ; Chattien.

chélonien indéterminé à Orbeil (coll. Croizet, MNHN).

*Chelydropsis meilheurtiae* (Pomel, 1846) à Chauffours d'après Pomel (1853).

« *Chelydra* » = ? *Chelydropsis* sp. à Tour-de-Boulade d'après Pomel (1853).

**PALETTE** (Aix-en-Provence, Bouches-du-Rhône) ; MP 7 ; Eocène inférieur (Godinot et al., 1987) ; Yprésien ; le gisement s'intercale entre le sommet des Calcaires de Langesse et la base des Calcaires de Montaiguët (Escarguel, 1999).

Détermination : Hervet.

*Owenemys corroyi* (Bergounioux, 1933) dans sa localité-type.

**PANTIN et ROMAINVILLE** (Seine-Saint-Denis) ; MP 19 pour les marnes blanches supragypseuses (Duprat, 1997) ; autres zones proposées pour Pantin : MP 21 (voir Escarguel et al., 1997) ou MP 20 (voir Schuler et al., 1992) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Marnes blanches supragypseuses.

Détermination : Broin, 1977.

*Cuvierichelys parisiensis* (Gray, 1831).

**PLÂTRIÈRES DE PARIS ET DES ENVIRONS** : différents gisements sont regroupés sous cette appellation des anciens auteurs (Cuvier) : Montmartre, Noisy-le-Sec, Romainville, Montreuil, Villejuif, Ménilmontant, Châtillon, Pré-Saint-Gervais, Charonne... Plusieurs niveaux stratigraphiques sont probablement mélangés. *MP 16-MP 22 ?* ; Eocène moyen à début de l'Oligocène. Des restes divers de vertébrés ont été découverts dans la région parisienne, du niveau des Calcaires de Saint-Ouen (MP 16, qui peuvent contenir des bancs de gypse) jusqu'au Marnes à huîtres (*MP 22 ?*) (voir Pomerol & Feugueur, 1986). Meunier (1875) signale de « grandes carapaces » dans les couches de travertins du Calcaire de Saint-Ouen (MP 16) « traversées lors des travaux du boulevard Malesherbes à l'intérieur même de Paris ».

Voir aussi **MONTMARTRE, CORMEILLES, NOISY-LE-SEC, MONTREUIL, BAGNOLET, SANNOIS, PANTIN et ROMAINVILLE, VILLEJUIF, SAINT-OUEN, ARGENTEUIL, VITRY-SUR-SEINE.**

Détermination : Broin, 1977 et Hervet.

*Trionyx* sp. = *Trionyx* des plâtrières des environs de Paris de Cuvier (1822 et 1824).

*Cuvierichelys parisiensis* (Gray, 1831) dans la série-type. Retrouvée notamment au Près-Saint-Gervais, à Châtillon (Coll. Univ. Paris VI) et à « Grand-Charonne » (figuré in Faujas-Saint-Fond, 1803). = Tortues d'eau douce des plâtrières de Paris *pro parte* de Cuvier (1822 et 1824).

*Cheirogaster* sp. = Tortues d'eau douce des plâtrières de Paris *pro parte* de Cuvier (1822 et 1824).

**PAULHIAC** (Lot-et-Garonne) ; MN 1 (Duranthon, 1991) ; Oligo-Miocène ; alternance d'argiles noires et de marnes sous le calcaire blanc de l'Agenais (Bonis, 1973 ; Steininger et al., 1996).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

? « *Ergilemys* » sp.

**PECHBONNIEU** (Haute-Garonne) ; MN 1 (Duranthon, 1991) ; Oligo-Miocène.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp. groupe *sanctihenrici* Broin, 1977.

*Ptychogaster* cf. *emydoides* Pomel, 1847.

« *Ergilemys* » *bruneti* Broin, 1977

? *Cheirogaster* sp.

**PECH-CRABIT** (Bach, Lot) ; MP 23 (Biochrom'97) ; Oligocène inférieur (Legendre et al., 1997) ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Broin, 1977.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

« *Ergilemys* » sp.

**PECH-DESSE** (Mouillac, Tarn-et-Garonne) ; MP 28 (Biochrom'97) ; Oligocène supérieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Chattien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Broin, 1978.

*Ptychogaster (Temnoclemmys) cayluxensis* (Lydekker, 1889).

« *Ergilemys* » sp.

*Cheirogaster phosphoritarum* (Bergounioux, 1935).

**PECH-D'ISABEAU** (Vaylats, Lot) ; MP 17 (Biochrom'97) ; Eocène supérieur (Rémy et *al.*, 1987) ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un chélonien indéterminé.

**PECH-DU-FRAYSSE** (Saint-Projet, Tarn-et-Garonne) ; MP 28 (Biochrom'97) ; Oligocène supérieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Chattien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Broin, 1977 ; Broin, 1978 ; Lapparent de Broin, com. pers.

*Chelydropsis sanctihenrici* Broin, 1977.

*Ptychogaster (Temnoclemmys) cayluxensis* (Lydekker, 1889).

Un ou deux Testudinidae aquatiques indéterminés.

*Cheirogaster phosphoritarum* (Bergounioux, 1935).

« *Ergilemys* » sp. (à charnière).

**PENDARÉ** (Caylus, Lot) ; MP 22 (Leduc, 1997), MP 22 à MP 23 (Rémy et *al.*, 1987) MP 23 (Marandat, com. pers.) ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Lapparent et Hervet.

Un chélonien indéterminé.

**PÉPIEUX, TROTTE-COS** (Aude), **OLONZAC, AZILLANET, CESSERAS** (Hérault) ; MP 12-13 (Labarrère, com. pers.) ; Eocène moyen ; Lutétien ; Base des grès d'Aigne. Voir aussi TROTTE-COS.

Détermination : Broin, 1977 ; Hervet.

*Neochelys eocaenica* (De Stefano, 1902) dans la série-type.

*Juvenmys labarrerei* n. g. n. sp.

*Euroemys vidallenci* n. g. n. sp. à Trotte-Cos.

**PERPIGNAN et sa région** (Pyrénées-Orientales) ; MN 15 (Mein, 1990) ; Pliocène d'eau douce du Roussillon ; Ruscinien. Plusieurs sites sont regroupés sous ce nom voir Depéret (1885) ; Depéret & Donnezan (1890) ; Broin (1977) ; Bourgat & Bour (1983) ; Aymar (1992a et b).

*Trionyx* cf. *pliopedemontanus* Sacco, 1889 à Serrat-d'En-Vaquer ainsi que dans d'autres gisements non précisés du Pliocène d'eau douce de Perpignan, notamment la Briqueterie Faget (Depéret, 1885 ; Depéret & Donnezan, 1890).

*Chelydropsis* sp. à Villeneuve-de-la-Raho.

*Mauremys gaudryi* (Depéret, 1885) dans sa localité-type à la Briqueterie Cavaillé près de Perpignan et à la Briqueterie Faget sur la route de Canet (Depéret, 1885). Présente aussi à la Briqueterie Chefdebien (Bergounioux, 1935), dans les briqueteries proches de la porte Canet, à Serrat-d'En-Vaquer et à Villeneuve-de-la-Raho.

*Cheirogaster perpiniana* (Depéret, 1885) dans sa localité-type à Serrat-d'En-Vaquer. Présente aussi au Mas Belrich près de Villeneuve-de-la-Raho ; aux Briqueteries Cavaillé et Faget ainsi que près de la porte Canet à Perpignan.

*Testudo s.l. pyrenaica* Depéret & Donnezan, 1890 dans sa localité-type à Serrat-d'En-Vaquer. Présente aussi à Villeneuve-de-la-Raho.

**PERRIER** (Puy-de-Dôme) ; MP 25 (Hugueney, 1997 ; Escarguel et al., 1997) ; Oligocène supérieur ; Rupélien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudininei indéterminé.

**PERRIÈRE** (Caylus, Lot) ; MP 17b (Biochrom'97) ; Eocène supérieur (Legendre et al., 1997) ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudininei indéterminé

**PESSAC-Cap de Bos inférieur** (Pessac, Gironde) ; MN 3 (Duranthon et Cahuzac, 1997) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.

Un chélonien indéterminé *in* Duranthon & Cahuzac (1997), non vérifié.

**PEUBLANC** (Sorbier, Allier) ; coll. Poirrier (AMNH) ; MP 30 (Hugueney, 1997) ; Oligocène supérieur ; Chattien.

Détermination : Broin, 1977, Lapparent de Broin, com. pers., Hervet.

*Chelydropsis* sp.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847.

Un grand Testudininei indéterminé.

**PEYRECRÉCHEN** (Poudenas, Lot-et-Garonne) ; MN 5 (Duranthon et Cahuzac, 1997) ; Miocène moyen ; Burdigalien.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

**PHALIP** (Caylus, Lot) ; MP 25 (Rémy et al., 1987 ; Leduc, 1996) ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Chélonien indéterminé (Testudininei ?).

**PHOSPHORITES DE BACH** (gisement non précisé, Bach, Lot) ; MP 19-30? ; Niveau imprécis : Eocène supérieur à Oligocène ? Phosphorites du Quercy.

Détermination : Broin, 1977.

*Ptychogaster (Temnoclemmys) cayluxensis* Lydekker, 1889, dans sa localité-type.

**PHOSPHORITES DU QUERCY** (anciennes collections Filhol et Javal, gisement non précisé, probablement âge de Pech-du-Fraysse et de Pech-Desse ; Lapparent de Broin, com. pers.) ; MP 28 ; Oligocène supérieur ; Chattien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Cheirogaster phosphoritarum* (Bergounioux, 1935) dans la localité-type.

**PHOSPHORITES DU QUERCY** ; MNHN (ancienne collection Javal donnée en 1885 à l'Ecole des Mines et collection Filhol, gisement non précisé) ; MP 17 à MP 30 ? ; Eocène supérieur à Oligocène supérieur.

Détermination : Hervet et Lapparent de Broin, com. pers.

*Ptychogaster* sp.

Un autre Testudinidae aquatique indéterminé.

Un petit Testudininei indéterminé (« *Ergilemys* » sp. ?)

**PICHOVET** (Vachères, Alpes-de-Haute-Provence) ; *MP 23* ? ; Oligocène inférieur (Ducreux et *al.*, 1985 ; Lévêque, 1992) ; Rupélien ; Calcaire de Campagne-Cavalon.

Détermination : Hervet.

*Trionyx* sp.

? *Provencemys* sp.

Un Testudininei indéterminé de taille moyenne.

**PIERREFITTE** (Etampes, Essonne) ; *MP 24* (Leduc, 1996 ; Escarguel et *al.*, 1997) ; Oligocène inférieur, Sommet du Rupélien ; Formation de Pierrefitte (Gitton et *al.*, 1986 ; Baut, 1993) équivalente au Sables de Fontainebleau.

Détermination : Hervet.

Une Tortue marine indéterminée (Chelonidae).

**PIERREFONDS** (Oise) ; *MP 8+9* ? ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien ; « Tiers supérieur du Cuisien » ; âge de Cuise (Feugueur, 1963).

*Allaeochelys* sp. ; ? = « *Apholidemys granosa* » Pomel, 1847, signalé par Graves en 1847.

**PIERREVERT**, Alentours de (Alpes-de-Haute-Provence) ; *MP 30* à *MN 1* ? ; Oligocène supérieur à Miocène ; Marnes de la Tuilerie ?, celles-ci correspondent à la moitié supérieure du Calcaire de Reillanne (voir Ducreux et *al.*, 1985).

Détermination : Hervet.

*Ptychogaster cf emydoides* Pomel, 1847.

**LA PLANTE 2** (Concots, Lot) ; *MP 22* (Biochrom'97) ; Oligocène inférieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un Testudininei indéterminé ?

**PLASSAC** (Gironde) ; *MP 16* (Ringeade, 1987 ; Sztràkos et *al.*, 1998) ; Eocène moyen ; Bartonien, Marinésien ; sommet du calcaire de Blaye.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

**PONTLEVOY** (Loir-et-Cher) ; *MN 5a* (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Pontlevoy-Thenay.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp.

*Mauremys* sp.

*Ptychogaster (Temnoclemmys)* sp.

« *Ergilemys* » sp.

*Testudo* s. l. sp.

**PONT-POURQUEY** (Saucats, Gironde) ; *MN 3* (Duranthon et Cahuzac, 1997) ; Miocène inférieur ; stratotype du Burdigalien.

Détermination : Broin, 1977.

« *Chelonia girundica* » Delfortrie, 1869 dans la localité-type.



*Trionyx* sp.

**POTASSES D'ALSACE** près de **MULHOUSE** (Haut-Rhin) ; *MP 21 ?* ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Sannoisien (Broin, 1970) ; « zone salifère supérieure ».

Détermination : Broin, 1977.

*Ptychogaster* sp.

**LE POUGET** (Hérault) ; *MN 3-4 ?* ; Miocène inférieur ; Burdigalien (Lapparent de Broin, com. pers.).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

*Mauremys* sp.

**POURCY** (Marne) ; *MP 7* (Leduc, 1996 ; Biochrom'97), *MP 8* pour Escarguel (1999) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; sable coquillier laguno-marin (Escarguel, 1999).

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

Un chélonien indéterminé.

**POURQUETTE = SAINTE-MARTHE** (Eymet, Dordogne) ; *MP 21* (Escarguel et *al.*, 1997) ; Oligocène inférieur ; Rupélien inférieur ; Sannoisien supérieur (Richard, 1946) ; Molasse de l'Agenais (Broin, 1977).

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

Un Testudininei indéterminé.

**PRAIRÉAL** (Vaumas, Allier) ; *MP 25 à MN 2 ?* ; Oligocène (et début du Miocène ?).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers. ; Hervet.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis meilheurtiae* (Pomel, 1846) (coll. Poirrier, AMNH).

Un grand Testudininei indéterminé (coll. Poirrier, AMNH).

**PRÉMONTRE** (Aisne) ; *MP 10* (Duprat, 1997) ; Yprésien ; Cuisien terminal (Dégremont et *al.*, 1985 ; Augé et *al.*, 1997) ; Sables de Glennes (Escarguel, 1999).

Détermination : Augé et *al.*, 1997 ; Hervet.

*Neochelys* sp.

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx* sp.

*Palaeotrionyx vittatus* (Pomel, 1847).

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* ») à vertébrale 1 plus large que la nucale

*Owenemys* sp.

« *Hadrianus* » sp. (de taille moyenne).

**PUYLAURENS** (Tarn) ; *MP 24* (Leduc, 1996) ; Oligocène inférieur ; Rupélien supérieur.

Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

« *Testudo* » *denizoti* Bergounioux, 1935 dans sa localité-type (« *Ergilemys* » sp. ?).

et/ou un autre grand Testudininei indéterminé ?

**QUERCY** : Voir **PHOSPHORITES DU QUERCY**.

**LE QUESNOY** (Houdencourt, Oise) ; MP 7 ; Eocène inférieur ; Sparnacien ; Argiles à lignite du Soissonnais (Nel et *al.*, 1999).

Détermination : Nel et *al.*, 1999.

*Palaeotrionyx* cf. *vittatus* (Pomel, 1847).

*Trionyx* s.l. (2 formes).

*Merovemys ploegi* n. g. n. sp. dans sa localité-type.

Un Cryptodire « chélydroïde » indéterminé.

**RABASTENS** (Tarn) ; MP 26 (Leduc, 1996 ; Escarguel et *al.*, 1997) ; Oligocène supérieur ; Chattien.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

**RAVET** (Caylus, Lot) ; MP 21 (Legendre et *al.*, 1997) ; Oligocène inférieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet & Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudininei indéterminé.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

**RÉALMONT** (Tarn) ; *MP 14 à 16 ?* ; Eocène moyen ; niveau imprécis, plusieurs petits gisements sont présents sur la colline de Réalmont (Antoine, com. pers.), le gisement est noté comme Bartonien supérieur *in* Richard (1946), la présence d'un grand Testudininei rappelle celle de « *Hadrianus* » *castrensis* et favorise un âge assez récent dans le Bartonien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un grand Testudininei indéterminé.

**RIANS** (Var) ; MP 7 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97), MP 8 pour Escarguel (1999) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Sables bleutés de Rians.

Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin, com. pers. ; Hervet.

*Neochelys arenarum* Broin, 1977 dans sa localité-type.

*Francellia salouagmirae* n. g. n. sp. dans sa localité-type.

**RIDISHEIM** : voir **BRUNSTATT**.

**RIGAL-JOUET** (Caylus, Lot) ; MP 25 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène inférieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Rupélien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un Testudininei indéterminé.

Un Testudinidae aquatique indéterminé ?

**RIXHEIM** : voir **BRUNSTATT**.

**ROBIAC** (Saint-Mamert, Gard) ; MP 16 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène moyen ; Bartonien supérieur.

Détermination : Broin, 1977 et Hervet.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* »).

« *Hadrianus* » sp.

Un grand Testudininei indéterminé.

**ROCHE (LA)** : voir **LAROCHE**.

**LA ROCHE-RAGOT** (Milly-le-Meugon, Maine-et-Loire) ; MP 18 (Ginsburg, com. pers.) ; Eocène supérieur.

Détermination : Hervet.

*Cuvierichelys* sp. groupe *parisiensis*.

**ROCOURT-SAINT-MARTIN** (Aisne) ; MP 16 ; Eocène moyen ; Bartonien (Louis, 1996 ; Duprat, 1997) ; Marinésien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (à VI en lyre).

*Landreatchelys oweni* (Lydekker, 1889).

*Ptychogaster* sp.

« *Hadrianus* » sp.

**ROLLOT** (Somme) ; MP 6 (Duprat, 1997) ; Paléocène ; Thanétien marin.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Erquelinnesia* sp.

**LA ROMIEU** (Gers) ; MN 4 b (Bulot & Ginsburg, 1993) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Mauremys* sp.

Un Testudininei indéterminé.

**ROQUEPRUNE 2** (Mouillac, Tarn-et-Garonne) ; MP 23 (Biochrom'97) ; Oligocène inférieur ; Chattien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Ptychogaster* sp.

Un Testudininei indéterminé.

**ROSIERES 1, 2, 3, 4** (Escamps, Lot) ; MP 19 (Biochrom'97) ; Eocène supérieur (Legendre et al., 1997) ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

Un Testudininei indéterminé

**ROUZILHAC** (Issel, Aude) ; MP 12-13 (Labarrère, com. pers. ) ; Eocène moyen ; Lutétien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Neochelys* sp.

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx* sp.

? « *Hadrianus* » sp.

**RUCH** (Gironde) ; MP 21 (Brunet et al., 1977 ; Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène inférieur ; Rupélien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* »).

Un grand Testudininei indéterminé.

**SAINT-AGNAN** (Aisne) ; MP 9 (Escarguel, 1999) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Cuisien, Sables à Unios et Térédines *sensu lato* (Escarguel, 1999).

Détermination : Hervet.

*Trionyx* sp.

*Allaeochelys* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* »).

**SAINT-BAUZILE** (Ardèche) ; MN 11 (Mein, 1990) ; Miocène supérieur ; Turolien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Testudo* s. l. sp.

**SAINT-CAPRAISE-D'EYMET** (Saint-Capraise, Dordogne) ; MP 20 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène supérieur ; Priabonien supérieur.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

Un Testudininei indéterminé.

**SAINTE-EULALIE** (Hérault) ; limite MP 9 – MP 10 (Labarrère, com. pers.) ; Eocène inférieur-moyen ; Lutétien ; Sommet des grès d'Assignan.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Neochelys* sp.

*Allaeochelys* sp.

Un chélonien indéterminé.

**SAINTE-CROIX-DE-BRIGNON** (Brignon, Gard) ; limite MP 18 – MP 19 (Escarguel et *al.*, 1997) ; Eocène supérieur ; Priabonien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* »).

Aff. « *Ergilemys* » sp

**SAINTE-GEMME** (Gironde) ; MP 22 à MP 24 ? (voir Lévêque, 1992) ; Oligocène inférieur ; Rupélien supérieur ; Calcaire à Astéries.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un chélonien indéterminé.

**SAINTE-MARTHE** : voir **POURQUETTE**.

**SAINTE-NÉBOULE** (Bédouer, Lot) ; MP 18 (Biochrom'97) ; Eocène supérieur (Broin, 1978 ; Legendre et *al.*, 1997) ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Broin, 1978.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* » ?).

« *Ergilemys* » sp.

**SAINTE-ETIENNE-DE-SERMENTIN** (Saint-Victor-de-Malcap, Gard) ; MP 27 (Leduc, 1996) ; Oligocène supérieur (Hartenberger et *al.*, 1970) ; Chattien.

Un chélonien indéterminé *in* Hartenberger et *al.*, 1970.

**SAINT-FONS** (Rhône) ; MN 9 à MN 10 (Ginsburg, com. pers.) ; Miocène supérieur, Tortonien ; Vallésien.

Détermination : Broin, 1977.

*Testudo* cf. *antiqua* Bronn, 1831.

**SAINT-GABY** (Hérault) ; MP 12 à MP 13 ? ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur (Lapparent de Broin, com. pers.).

Un chélonien indéterminé.

**SAINT-GÉRARD-LE-PUY** (Gisements de) et **CHAVROCHES** ou **CHAVEROUCHE-SUR-BESBRE** (Allier) ; MN 2a (Mein, 1990 ; Hugueney, 1997) ; Miocène inférieur ; Aquitanien moyen.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis meilheurtiae* (Pomel, 1846) dans la série-type (groupe *sanctihenrici*).

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 dans la série-type.

*Cheirogaster* sp.

« *Ergilemys* » sp.

*Testudo* s. l. sp. groupe *promarginata* Reinach, 1900.

*Testudo* s. l. *promarginata* Reinach, 1900.

**SAINT-GERMAIN-EN-LAYE** (Yvelines) ; MP 13 ; Eocène moyen ; Lutétien supérieur ; formation équivalente au « banc vert » (= MP 13 in Schuler et al., 1992).

*Erymnochelys* s. l. *eremberti* Broin, 1977 dans sa localité-type.

**SAINT-GERMAIN-LEMBRON** (Puy-de-Dôme) ; MP 25 (Hugueney, 1997) ; Oligocène supérieur ; Rupélien.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* »).

« *Testudo media* » Bravard, 1844 dans sa localité-type, type perdu.

Un Testudininei indéterminé.

Coteaux de **SAINT-HUBERT** (Durfort, Tarn-et-Garonne) ; MP 22 à MP 25 ? ; Oligocène inférieur ; « Stampien » moyen (Lapparent de Broin, com. pers.).

chélonien indéterminé.

**SAINT MARTIN DE LONDRES** (Hérault) ; MP 13 (Biochrom'97) ; Eocène moyen.

Détermination : Hervet.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l. - *Mauremys* » ?).

**SAINT-OUEN** (Seine-Saint-Denis) ; MP 16 (Schuler et al., 1992) ; Eocène moyen ; Bartonien ; Marinésien ; Calcaire de Saint-Ouen.

Un chélonien indéterminé in Mégnien (1980).

**SAINT-MARTIN-D'ONEY** (Landes) ; MN 2b ? ; Aquitanien supérieur ; Miocène inférieur marin à mollusques et coraux (Lapparent de Broin et al., 1999).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Trionychidae indéterminé.

Un Testudininei indéterminé.

**SAINT-PAPOUL** (Aude) ; limite MP 9 – MP 10 (Labarrère, com. pers.) ; MP 10 (Marandat, 1987) ; Eocène inférieur ; Cuisien (Tong, 1998).

Détermination : Tong, 1998 ; Lapparent de Broin, com. pers.

*Neochelys laurenti* (Tong, 1998) dans sa localité-type.

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx* sp.

*Palaeoemys occitana* n. sp. dans sa localité-type.

*Juvenemys labarrerei* n. g. n. sp. dans sa localité-type.

Un autre Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* ») ?  
"Hadrianus" sp.

**SAINT-POURCAIN-SUR-BESBRE**, région de (Allier) : voir **VAUMAS**.

**SAINT-SAUVEUR-DE-CRUZIERES** (Ardèche) ; MP 27 ; Oligocène supérieur (Hartenberger et al., 1970) ; Chattien.

Détermination : Hervet.

Un chélonien indéterminé.

**SAINT-SULPICE-DE-GUILLERAGUES** (Gironde) ; MP 22 à MP 24 ? (voir Lévêque, 1992) ; Oligocène inférieur ; « Stampien inférieur » et « Calcaire à Astéries » in Richard (1946).

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

**SAINT-THOMAS** (Haute-fage, Lot-et-Garonne) ; MP 29 ; Oligocène supérieur ; Chattien (Broin, 1977) ; même âge que la Milloque (Lapparent de Broin, com. pers.).

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

Un Testudininei indéterminé.

**SAINT-VIVIEN-DE-MONSÉGUR** (Gironde) ; MP 22 à MP 24 ? (voir Lévêque, 1992) ; Oligocène inférieur ; Rupélien supérieur ; Calcaire à Astéries.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

Un chélonien indéterminé.

**SAÏX** (Tarn) ; MP 15-16 ? (Labarrère, com. pers.) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = MP 16 in Biochrom'97 ; MP 16 in Escarguel et al., 1997 ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

Détermination : Broin, 1977.

*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 dans la série-type.

**SANNOIS** (Val-d'Oise) ; MP 19 ? ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Carrière de gypse dans la Butte d'Orgemont (Lapparent de Broin, com. pers.).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Cuvierichelys parisiensis* (Gray, 1831) dans la série-type.

*Trionyx* sp.

**SANSAN** (Gers) ; MN 6 (Lapparent de Broin, 2000a) ; Miocène moyen.

Détermination : Lapparent de Broin, 2000a.

*Chelydropsis sansaniensis* (Bergounioux, 1935) dans sa localité-type.

*Ptychogaster* (*Temnoclemmys*) *batalleri* (Bergounioux, 1935).

*Ptychogaster* (*Ptychogaster*) *sansaniensis* (De Stefano, 1902) dans sa localité-type.

*Clemmydopsis turnauensis* (Meyer, 1858).

*Paleotestudo canetotiana* (Lartet, 1851) dans sa localité-type.

**SARÈLE** ou **SARELLE** (Les Fumades, Gard) ; MP 27 (Biochrom'97) ; Oligocène supérieur (Hartenberger et al., 1970 ; Leduc, 1996) ; Chattien.

Un chélonien indéterminé in Hartenberger et al., 1970 .

**SAULCET** (Allier) ; MN 1/2a (Hugueney, 1997), MN 1 (Mein, 1990), MN 2a (Comte, 2000), Oligo-Miocène.

Détermination : Hervet.

*Ptychogaster* cf. *emydoides* Pomel, 1847.

Un Testudininei : ? « *Ergilemys* » sp.

**SAUVETAT (LA)** : voir **NESCHERS**.

**SERRAT-D'EN-VACQUER** : voir **PERPIGNAN**.

**SERRE D'OUPIA** (Limite Hérault-Aude) ; MP 10 ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Calcaire d'Agel. Gisement non précisé.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx s.l.* sp.

**SÉZANNE-BROYES**, Route de (Marne) ; MP 8+9 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Eocène inférieur ; Yprésien ; Base du Cuisien.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin, com. pers.

cf. *Neochelys* sp.

*Allaeochelys* sp.

*Trionyx* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé ou un Pélomédusidé indéterminé.

**SICARDENS, Grès** (Castres, Tarn) ; MP 15-16 ? (Labarrère, com. pers. ) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = MP 16 in Biochrom'97 ; MP 16 in Escarguel et al., 1997 ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

**SICARDENS, Molasse de** (Castres, Tarn) ; base du MP 15-16 ? (Labarrère, com. pers.); Eocène moyen ; Bartonien (MP 16 pour Escarguel et al. 1997). La molasse de Sicardens se trouve sous les grès du Castrais.

Détermination : Broin, 1977.

*Neochelys* « *mengaudi* » Bergounioux, 1935 (groupe *eocenica* De Stefano, 1902) dans sa localité-type ; type perdu.

**SIMORRE** (carrière MALARTIC, Gers) ; MN 7 < (Antoine et al., 1997) ; Miocène Moyen, Serravalien.

Détermination : Hervet.

*Trionyx* sp.

**SIMORRE** (carrière RAJEGATS, Gers) ; MN 7 < (Antoine et *al.*, 1997) ; Miocène Moyen, Serravalien.

Détermination : Hervet.

Un chélonien indéterminé.

**SINDOU D** (Sindou, Lot) ; MP 19 (Leduc, 1996) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Broin, 1977 ; Broin, 1978.

Un Testudininei indéterminé : ? « *Ergilemys* » sp.

**SOGNOLLE** (Mery-sur-Oise, Val-d'Oise) ; MP 14 ; Eocène moyen ; Bartonien ; Sables d'Auvers (= MP 14 *in* Schuler et *al.*, 1992).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Eochelone brabantica* Dollo, 1903.

**SOUMAILLE** ou **SOUMAILLES** (Pardailhan, Lot-et-Garonne) ; MP 21 (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène inférieur ; Rupélien inférieur, Sannoisien (Richard, 1946).

Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin, com. pers.

*Cheirogaster* sp.

**LA SOUYS** (Floirac, Gironde) ; MP 24? (voir Lévêque, 1992) ; Oligocène inférieur ; Rupélien supérieur ; Partie supérieure du Calcaire à Astéries.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

**SUÈVRES**, Aux Imberts (Loir-et-Cher) ; MN 4b ; Miocène inférieur ; Burdigalien supérieur - Sables de l'Orléanais.

Détermination : Broin, 1977 ; Lapparent de Broin, 2000a.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp.

*Mauremys* cf. *pygolopha* (Peters, 1868).

*Ptychogaster* sp.

« *Ergilemys* » sp.

*Paleotestudo mellingi* (Peters, 1869).

**TABARLY** (Caylus, Lot) ; MP 20 (Biochrom'97) ; Eocène supérieur (Legendre et *al.*, 1997) ; Priabonien ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Lapparent et Hervet.

Un Testudininei indéterminé

**TAVERS** (Loiret) ; MN 5a (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Tavers.

Détermination : Lapparent de Broin, 2000a et Lapparent de Broin, com. pers.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp.

*Mauremys* sp.

**TEMPLEUVE 1** (Templeuve, Nord) ; MP 6 ? ; Paléocène ; Thanétien marin ; Tuffeau de Saint-Omer (Moreau & Mathis, 2000).



Détermination : Hervet.

Deux (?) chéloniens indéterminés à décoration lisse (une petite forme et une forme moyenne) et peut-être un troisième chélonien de grande taille.

**THENAY** (Loir-et-Cher) ; MN 5a (Ginsburg, 2000) ; Miocène inférieur ; Burdigalien ; Sables de Pontlevoy-Thenay.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Chelydropsis* sp.

*Mauremys* sp.

*Ptychogaster* sp.

« *Ergilemys* » sp.

*Testudo* s. l. sp. groupe *antiqua* Bronn, 1831.

**TOUR-DE-BOULADE** : voir **ORBEIL**.

**TOULOUSE, Métro de** (Haute-Garonne) ; MN 2a ; Miocène inférieur ; Molasse.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Testudininei indéterminé (« *Ergilemys* » sp. ?).

**TRÉTEAU** (Allier) ; MN 2 (Huguéney, 1997) ; Miocène inférieur ; Aquitanien. Formation de Saint-Gérard-Le-Puy.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Ptychogaster emydoides* Pomel, 1847 dans la série-type.

Un Testudininei indéterminé ?

**TRIEL-SUR-SEINE** (Yvelines) ; *MP 18* ? ; Eocène supérieur, Priabonien ; 2<sup>ème</sup> masse du gypse (Soyer & Cailleux, 1960).

Détermination : Hervet.

Un Testudininei indéterminé.

**TROTTE-COS** (Aude), près du ruisseau Landrogoul, près de Pépieux ; *MP 12-13* (Labarrère, com. pers.) ; Eocène moyen, Lutétien, Grès d'Aigne. Voir PEPIEUX.

Détermination : Hervet.

*Euroemys vidalenci* n. g. n. sp. dans sa localité-type.

**VAUMAS** (Allier) et région de **SAINT-POURCAIN-SUR-BESBRE** (Allier) ; *MP 21 à MN 2* ? ; Oligocène (plusieurs gisements, probablement plusieurs niveaux, voir Huguéney, 1997), Vaumas *MP 25* ? (voir Huguéney, 1997).

*Chelydropsis meilheurtiae* Pomel, 1846 sans niveau précis (*in* Pomel, 1853), dans les calcaires de Labeur près de Saint-Pourcain (coll. Poirrier, AMHN) et dans les grès de Vaumas (*in* Poirrier, 1859).

*Trionyx* sp. sans niveau précis (*in* Pomel, 1853) et dans les grès de Vaumas (*in* Poirrier, 1859), signalé aussi par Gervais (1859) et Dareste de la Chavanne (1913) dans la région de Saint-Pourcain-Sur-Besbre.

« *Cheirogaster gigas* » dans les grès de Vaumas (*Cheirogaster* sp., coll. Poirrier, AMHN) et dans les grès de Labeur (*in* Poirrier, 1859)

« *Emys elaveris*, Pomel inédit » dans les grès de Vaumas (*in* Poirrier, 1859) = chélonien indéterminé, spécimen non retrouvé.

*Ptychogaster emydoides* dans les grès de Vaumas (coll. Poirrier AMNH).

*Ptychogaster* sp. à la Carrière des Alletzs (cf. Poirrier, 1859, coll. Poirrier AMNH).

**VAUCHE ou VEAUCHE** (Veauce, Loire) ; *MP 25 à MN 2 ?* ; Oligocène (Broin, 1977) (et début du Miocène ?).

Détermination : Broin, 1977.

*Cheirogaster* sp.

**VAYRES SUR ESSONNE** (Essonne) ; *MP 22 à MP 26 ?* ; Oligocène inférieur ; Base du Stampien supérieur.

Détermination : Merle et *al.* (2002).

Un Chelonidae indéterminé.

Un Testudinidae aquatique indéterminé..

Un Testudininei indéterminé.

**VENDARGUES** (Hérault) ; *MN 1 à MN 13 ?* ; Miocène (Lapparent de Broin, com. pers.) ; molasse marine.

Détermination : Broin, 1977.

*Psephophorus pseudostracion* (Gervais, 1859).

**VENDÈZE** (Saint-Flour, Cantal) ; *MP 24* (Huguency, 1997 ; Escarguel et *al.*, 1997) ; Oligocène inférieur ; Rupélien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un chélonien indéterminé.

**VENELLES ou VÉNELLES** (Bouches-du-Rhône) ; *MP 30* (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène supérieur ; Chattien ; série du « Gypse d'Aix » (Aguilar et *al.*, 1978).

Détermination : Hervet.

Un Testudininei indéterminé de taille moyenne.

**VENERQUE** (Haute-Garonne) ; *MN 2b* (Duranthon, 1991) ; Miocène inférieur ; Aquitanien ; Molasse.

Détermination : Broin, 1977 et Lapparent de Broin et *al.*, 1999.

*Trionyx* sp.

*Ptychogaster grepiacensis* (Bergounioux, 1935) dans sa localité-type.

**Calcaire de VENTENAC** (Aude) ; *MP 7* (Marandat, 1987) ; Eocène inférieur, Yprésien ; Gisement non précisé probablement près de la commune de Ventenac-Cabardès.

Détermination : Hervet.

Un Podocnemididae indéterminé ( ? *Neochelys* sp.).

**VERTUS** : voir **MONT-AIMÉ**.

**VIELMUR** (Vielmur-sur-Agout, Tarn) ; *MP 15-16 ?* (Labarrère, com. pers. ) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = *MP 16 in Biochrom'97* ; *MP 16 in Escarguel et al.*, 1997 ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Allaeochelys* sp.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* »).

**VIENS** , Environs de (Alpes-de-Haute-Provence) ; *MP 23 ?* ; Oligocène inférieur (Ducreux et *al.*, 1985 ; Lévêque, 1992) ; Rupélien ; Calcaire de Campagne-Cavalon. Gisement non précisé, cependant sur la carte géologique de Reillanne au 1/50 000<sup>e</sup> une tortue est signalée à Campagne-Cavalon dans les calcaires du même nom, à quelques kilomètres de Viens.

Détermination : Hervet.

*Trionyx* sp.

**VIEUX-COLLONGES = MONT-CINDRE** (Saint-Cyr-au-Mont-d'Or, Rhône) ; sommet MN 4 à base MN 5 (Bruijn et *al.*, 1992) ; Miocène inférieur ; Burdigalien.

Détermination : Broin, 1977.

Un Testudinidae aquatique indéterminé.

*Testudo* s. l. sp.

**VILLEBRAMAR** (Lot-et-Garonne) ; *MP 22* (Leduc, 1996 ; Biochrom'97) ; Oligocène inférieur ; Rupélien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un Trionychidae indéterminé.

*Cheirogaster* sp.

**VILLEJUIF** (Val de Marne) ; *MP 18* (Escarguel et *al.*, 1997) ; Eocène supérieur ; Priabonien ; 2<sup>ème</sup> masse du Gypse (Lemoine, 1911 ; Soyer & Cailleux, 1960). De la tortue est aussi signalée (Lemoine, 1911) dans les Marnes Bleues (= marnes supragypseuses) équivalente à *MP 19-21 ?* (voir PANTIN).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Cheirogaster* sp.

**VILLENAUXE-LA-GRANDE** (Aube) ; *MP 6* ; Paléocène ; Thanétien.

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

Un chélonien indéterminé.

**VILLENEUVE-DE-LA-RAHO** : voir **PERPIGNAN**.

**VITRY-SUR-SEINE** (Val-de-Marne) ; *MP 18 ?* ; Eocène supérieur ; Priabonien ; 2<sup>ème</sup> masse du Gypse (Soyer & Cailleux, 1960).

? *Trionyx* sp. in Soyer & Cailleux, 1960.

? « *Emys* » sp. in Soyer & Cailleux, 1960 ( ? *Cuvierichelys*).

**LA VIVARIÉ** (Castres, Tarn) ; *MP 15-16 ?* (Labarrère, com. pers. ) ; serait plus ancien que Robiac ; « ? Le Castrais » = *MP 16 in Biochrom'97* ; *MP 16 in Escarguel et al.*, 1997 ; Eocène moyen ; Bartonien du Castrais ; grès.

*Allaeochelys parayrei* Noulet, 1867 dans la série-type.

**VIVES 1** (Isère) ; *MN 13 ?* ; Miocène supérieur ; Messinien (Suc et *al.*, 1992).

Un chélonien indéterminé.

**VOLX-BOIS D'ASSON** (Villeneuve, Alpes-de-Haute-Provence) ; *MP 25 ?* ; base de l'Oligocène supérieur (Gaudant, 1978 ; Ducreux et *al.*, 1985 ; Lévêque, 1992) ; Chattien ; Grès et Marnes de Bois d'Asson.

Détermination : Broin, 1977.

*Trionyx* sp.

*Provencemys lachati* (Sauvage, 1873) dans sa localité-type.

**YVILLERS** ou **IVILLERS** (Villeneuve-sur-Verberie, Oise) ; *MP 21 ?* ; Oligocène inférieur ; Rupélien ; Sannoisien (Broin, 1977) ; faciès de Saint-Christophe-en-Halatte, niveau des argiles Vertes de Romainville (Le Calvez, 1970).

Détermination : Lapparent de Broin, com. pers.

*Cheirogaster* sp.

**LA ZÉDÈVE** (Région de Bach; Lot) ; *MP26 à MP 28 ?* (Marandat, com. pers.) ; Oligocène ; Phosphorites du Quercy.

Détermination : Hervet.

Un Testudinidae aquatique indéterminé (groupe « *Palaeochelys* s. l.- *Mauremys* »).

**Autres gisements non vérifiés :**

Duprat (1997) signale la présence de chéloniens dans la Marne près de Sézanne, à Bouzy et Ambonnay (*MP 8+9* ; Eocène inférieur ; Yprésien) et de la *Trionyx* à Rilly (*MP 6* ; Thanétien).

Graves (1847) signale la présence de « *Trionyx vittatus* » dans différents gisements de l'Oise : Amy (près de Lassigny, Sparnacien ?), Guiscard (Sparnacien ?), Golancourt (près de Guiscard, Sparnacien ?), Brétigny (près de Noyon, Sparnacien ?), Boulincourt (près de Ressons, Sparnacien ?), Villers-sur/sous-Coudun (Sparnacien ?), Abbecourt (près de Noailles, Thanétien ?), Canny-sur-Matz (Sparnacien ?). Le matériel de ces gisements n'a pas été retrouvé.

Hartenberger et *al.* (1969) signalent la présence de chéloniens au Mas-de-Piquet 1 et 2 ; au Mas-de-Gentil (*MP 14*) ; à Grabels (*MP 10*). Ce matériel n'a pas été vu.

Gervais (1859) signale *Trionyx* sp. dans la Molasse marine de Poussan dans l'Hérault (Miocène). *Testudo* s. l. sp. serait présent dans le « Pliocène de Lyon et des Monts-d'Or » (Lapparent de Broin, com. pers.)

### 4.2.3. Présentation des tableaux synthétiques de répartition stratigraphique des chéloniens en France au Tertiaire

Treize tableaux (tableaux 4.1 à 4.13) synthétisent les données du catalogue montrant la distribution temporelle des chéloniens continentaux de France. Ces tableaux ont été établis dans un ordre chronologique suivant les zones de Mammifères (zones MP et MN). Les gisements d'âge imprécis (couvrant plusieurs zones MP et/ou MN) sont mentionnés en bas de chaque tableau (sauf pour certains gisements de l'Oligocène, tableau 4.7). Au sein de chaque zone MP ou MN, une distinction a été faite entre les gisements dont la zone MN ou MP est bien calibrée et les gisements dont la zone MP ou MN est hypothétique (zone notée avec un point d'interrogation). D'autre part, pour l'Eocène et l'Oligocène, au sein de chaque zone de mammifères, une distinction arbitraire a été faite entre les gisements plutôt dans la moitié nord de la France (notés N) et ceux plutôt dans la moitié sud (noté S), afin de voir s'il existe un éventuel gradient climatique. Au sein de chaque zone MP/MN, les gisements sont présentés par ordre alphabétique. Les points d'interrogation signifient la présence possible du taxon car la détermination n'est pas précise. Les chéloniens indéterminés, *Taphrosphys* ainsi que *Dithyrosternon* (Testudininei) et les taxons dont le statut est à préciser ou dont le matériel est perdu, sont signalés dans la colonne « chéloniens indéterminés et divers ». Pour plus de détail sur ces chéloniens, se référer au catalogue (§ 4.2.2.).

Ces tableaux ont été établis par « groupes » de chéloniens suivants (tableaux établis selon si ces taxons sont présents ou non dans les étages concernés) :

Les Pleurodires :

- Podocnemididae (N=*Neochelys* et cf., E=*Erymnochelys* et cf.).
- Bothremydidae (forme indéterminée des lignites de Montoulieu).

Les Cryptodires :

- *Compsemys* et cf. et les cryptodires indéterminés du Paléocène et du début de l'Eocène.
- Carettochelyidae (*Allaeochelys* et cf.).
- Trionychidae (*Trionyx* s. l., *Palaeotrionyx* et cf.).
- Chelydridae (*Chelydropsis* et cf.).
- Les Testudinidae aquatiques : les différents genres du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » ; les formes indéterminées de Testudinidae aquatiques (P= formes indéterminés du groupe « *Palaeochelys* s.l. – *Mauremys* ») ; les « Ptychogasteridae » sont présentés de la même couleur avec *Merovemys* n. g., *Hummelemys* n. g. et *Ptychogaster* s. l. (incluant *P. (Ptychogaster)*, *P. (Temnoclemmys)*) ; en bleu : *Clemmydopsis*.
- Les Testudinidae terrestres (Testudininei) : « *Hadrianus* » et cf. ; « *Ergilemys* » et cf. ; *Cheirogaster* et cf. ; les grands Testudininei indéterminés (*Cheirogaster* ou « *Ergilemys* » ou autres taxons non nommés) ; *Testudo* s. l. et *Palaeotestudo* ; les petits Testudininei indéterminés (probablement proches de *Testudo* s. l.) et les Testudininei indéterminés (petits et grands).

Les tableaux 4.1 à 4.13 de répartitions des chéloniens continentaux de ce paragraphe respectent le même code couleur. Le tableau 4.13 synthétise les tableaux 4.1 à 4.12 pour l'ensemble des chéloniens continentaux du Tertiaire de France.

La carte 4.1 représente les départements français ayant livrés des chéloniens au Tertiaire, les départements grisés représentent ceux sans gisements à chéloniens.

Les cartes 4.2, 4.4, 4.6, 4.8, 4.10, 4.12, 4.14 et 4.15 montrent les départements ayant livrés des chéloniens selon différents âges ou étages géologiques et/ou zones de mammifères (MN et MP). Ces cartes permettent de situer rapidement la géographie des gisements mais aussi d'apprécier la diversité géographique de ces gisements.

Les cartes sont :

- carte 4.2 : Paléocène (en grisé) et Eocène supérieur (en noir) : MP 1-5 à MP 10.
- carte 4.4 : Eocène moyen, Lutétien : MP 11 à MP 13.
- carte 4.6 : Eocène moyen, Bartonien : MP 14 à MP 16.
- carte 4.8 : Eocène supérieur : MP 17 à MP 20.
- carte 4.10 : Oligocène : MP 21 à 30. (la subdivision des étages de l'Oligocène n'a été effectuée car beaucoup de gisements sont d'âges imprécis).
- carte 4.12 : Miocène inférieur et moyen : MN 1 à MN 7+8
- carte 4.14 : Miocène supérieur : MN 9 à MN 13.
- carte 4.15 : Pliocène et début du Pléistocène : MN 14 à MN 17.

Ces documents sont analysés au § 4.2.5.

Concernant la répartition des différents groupes en Europe, je me référerai au travail de Lapparent de Broin (2001). Pour le détail de la richesse de la faune par régions françaises ainsi que pour la situation géographique des gisements, voir les différentes cartes et tableaux proposés in Broin (1977).

#### **4.2.4. Présentation des tableaux de répartition stratigraphique et cartes de répartition géographique des formes du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* »**

Pour le groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* », les cartes 4.3, 4.5, 4.7, 4.9, 4.11, 4.13 et 4.16 représentent la répartition géographique des formes déterminées de ce groupe. Sur les cartes 4.3 et 4.5 ont été ajoutés les premiers représentants des « Ptychogasteridae » étudiés dans ce travail : *Merovemys* n. g., *Hummelemys* n. g., *Geiselemys*, « *Geoemyda* » *saxonica* et un « Ptychogasteridae » indéterminé de Messel. Sur les cartes 4.7 et 4.9 ont été ajoutés les localités ayant livré des formes indéterminés du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ». Les couleurs utilisées pour ces cartes sont les mêmes que celles utilisées dans les tableaux 4.14, 4.15 et 4.16. Le tableau 4.14 représente la répartition stratigraphique et la phylogénie des genres du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » en France, Italie, Espagne, Grande-Bretagne, Suisse, Allemagne, Autriche étudiés dans ce travail. Le tableau 4.15 représente la répartition stratigraphique par espèces des représentants du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » en France, Italie, Espagne, Grande-Bretagne, Suisse, Allemagne, Autriche étudiés dans ce travail, « *Mauremys* » *strandii* de Roumanie y a été ajouté (taxon non étudié, voir chapitre 2). Une distinction a été faite entre différents groupes au sein du genre *Mauremys* à cause de l'ambiguïté qui existe entre certains groupes ou espèces (voir chapitre 2) : *Mauremys pygolopha* de Eibiswald, *Mauremys pygolopha* de France, les *Mauremys* sp. groupe *sarmatica-pygolopha* de France, *Mauremys sarmatica*, les *Mauremys* sp. groupe *sarmatica-pygolopha* d'Allemagne et d'Autriche, *Mauremys* « *sophiae* » et *Mauremys* « *guntiana* ». Le tableau 4.16 représente la répartition stratigraphique par espèces des représentants du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » uniquement en France.

Les cartes pour le groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » sont :

- carte 4.3 : Eocène supérieur : MP 7 à MP 10.
- carte 4.5 : Eocène moyen, Lutétien : MP 11 à MP 13.
- carte 4.7 : Eocène moyen, Bartonien : MP 14 à MP 16.
- carte 4.9 : Eocène supérieur : MP 17 à MP 20.
- carte 4.11 : Oligocène : MP 21 à 30.
- carte 4.13 : Miocène inférieur et moyen : MN 1 à MN 7+8
- carte 4.16 : Miocène supérieur et Pliocène: MN 9 à MN 17.

### 4.2.5. Analyse des documents : implications biostratigraphiques, paléogéographiques et paléoenvironnementales

Dès la première lecture de ces documents nous pouvons constater que :

- Premièrement le renouvellement des faunes de chéloniens du début de l'Eocène proposé par Lapparent de Broin (2001) et Godinot et Lapparent de Broin (sous presse) est confirmé : les Testudinidae aquatiques, les Podocnemididae et les Carettochelyidae sont présents en France dès le début de l'Yprésien (MP 7). Les Testudininei sont plus tardifs, le premier représentant étant une forme proche d'*Hadrianus* dans l'Eocène de Saint-Papoul (limite MP 9 – MP 10).
- Deuxièmement, la Grande Coupure de Stehlin (ou renouvellement faunique chez les mammifères à la limite Eocène-Oligocène) n'affecte pas ou peu les chéloniens continentaux de France. Les différents groupes présents à l'Eocène se poursuivent à l'Oligocène sans renouvellement faunique. Je reviendrai sur ce point plus tard.
- Troisièmement, les Trionychidae sont toujours assez bien représentés avec peu de lacune dans l'enregistrement fossile (sauf au Miocène supérieur, voir § 4.2.5.3.2). De plus, la carapace des Trionychidae est très particulière avec sa décoration caractéristique. Du coup, même avec un petit fragment de carapace dans un gisement, il est possible d'attester sa présence dans ce gisement.

#### 4.2.5.1 Le Paléocène et L'Eocène

La diversité des groupes de chéloniens est importante pendant l'Eocène inférieur et moyen, surtout au niveau des Testudinidae aquatiques du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ». Cinq genres de ce groupe sont présents dès l'Eocène inférieur, dont deux dès le niveau MP 7. Huit genres sont présents en tout à l'Eocène. Les «*Ptychogasteridae* » sont présents aussi dès le niveau MP 7 (*Merovemys* n. g., Le Quesnoy). La grande diversité des Testudinidae terrestres n'est présente que vers la fin de l'Eocène moyen. La présence précoce des Testudinidae aquatiques dès le niveau MP 7 est donc certifiée, ce qui implique un passage Asie-Europe avancé dans le Paléocène (voir § 4.1).

##### 4.2.5.1.1 Le Paléocène

Au Paléocène, seule la composante ancienne de chéloniens est présente en France (équivalente à la faune cernaysienne, voir Godinot et Lapparent de Broin, sous presse). Sont présents : *Compsemys* (genre présent en Amérique du Nord), *Taphrosphys* dans les gisements marin (d'origine africaine, forme marine, voir Broin, 1977), un Cryptodire primitif indéterminé ainsi qu'un ou deux Cryptodires d'aspect «*Chélydroïde* » (certaines de ces formes sont peut être endémiques d'Europe ; voir Broin, 1977 ; Lapparent de Broin, 2001 ; Godinot et Lapparent de Broin, sous presse) et les Trionychidae (à Menat, aussi présents dans le Paléocène de Belgique et dans le Paléocène danois, voir Augé et al., 1997).

##### 4.2.5.1.2 L'Eocène inférieur

De la composante ancienne, seuls restent à l'Eocène un Cryptodire indéterminé d'aspect «*Chélydroïde* » à Le Quesnoy (MP 7) et les Trionychidae (avec *Palaeotrionyx* et *Trionyx*) ; le reste de la faune est représenté par des taxons nouveaux. La composante

nouvelle de début de l'Eocène est constituée des Podocnemididae (*Neochelys*), les Carettochelyidae (*Allaeochelys*) les Testudinidae aquatiques (*Merovemys* n. g., *Francellia* n. g., *Owenemys* n. g.)

*Neochelys*, *Allaeochelys* et des Trionychidae sont fortement représentés pendant l'Eocène inférieur. *Neochelys* est d'abord présent au sud de la France au niveau MP 7 puis au nord de la France au niveau MP 8+9 et ce taxon est présent dès le niveau MP 7 en Belgique (Dormaal, Godinot et al., 1978). *Neochelys* est issu d'un Podocnemididae africain du groupe *Erymnochelys* Broin, 1977). Les Trionychidae sont courants dans la plupart des gisements de l'Eocène inférieur, de même pour les Carettochelyidae avec *Allaeochelys* (originaire d'Asie, pouvant avoir atteint l'Europe occidentale par la marge Nord de la Téthys, Godinot et Lapparent de Broin, sous presse).

Les Testudinidae aquatiques, originaires d'Asie (voir § 4.1), sont présents dès le niveau MP 7 avec les genres *Francellia* n. g. et *Owenemys* n. g. (présent aussi au niveau MP 8+9 de Grande Bretagne). De nombreux fragments de Testudinidae aquatiques sont encore indéterminés dans les gisements de la région d'Epernay (niveaux MP 8+9 et MP 10) : le matériel est en pièces isolées et la présence conjointe de *Neochelys* et d'un ou plusieurs taxons de Testudinidae aquatiques rend les déterminations difficiles. Cependant, ils sont déjà bien diversifiés dès la limite MP 9 - MP 10 avec la présence des genres *Palaeoemys* et *Juvemys* n. g. en plus des deux genres déjà présents.

Au niveau MP 10, *Neochelys*, *Allaeochelys* et les Trionychidae sont toujours présents, les Testudinidae aquatiques sont représentés par au moins cinq taxons et les Testudinidae terrestres sont présents à partir de la limite MP 9- MP 10 à Saint-Papoul puis au niveau MP 10 avec les gisements de la région d'Epernay (Sables à Unios et Térédines).

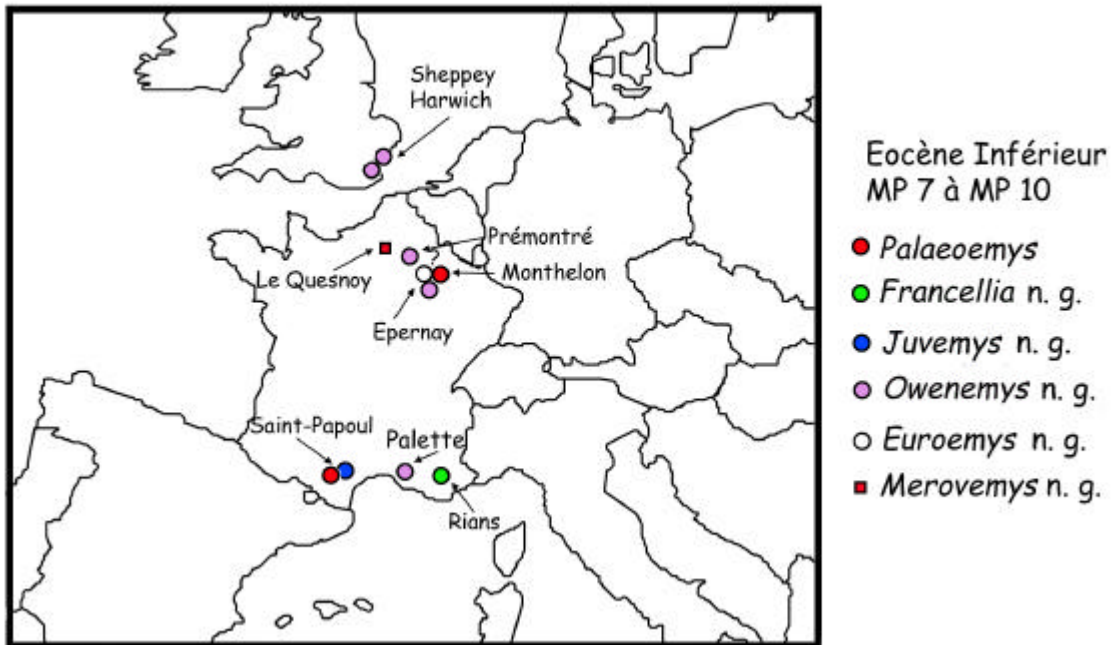
La présence conjointe de Testudinidae aquatiques (non-Testudininei), de *Neochelys*, d'*Allaeochelys* et des Trionychidae dans la majorité des gisements de l'Eocène inférieur indique un milieu de vie aquatique : *Allaeochelys* et les Trionychidae ont des pattes nageoires impliquant des courants d'eau fluides, les autres tortues d'eau douce ont des palmes entre les doigts et sont plus ou moins amphibies selon les espèces. La présence de *Palaeotrionyx*, grande forme de Trionychidae, implique des courants d'eau fluides encore plus grands.





Zones MP	Zones géographiques	Localité	Compsemys et cf.	Cryptodire indéterminé	Cryptodire d'aspect "Chelydroide"	Podocnemididae	Carettochelyidae	Trionychidae	Juvenemys n. g.	Palaeoemys	Euroemys n. g.	Francella n. g.	Owenemys n. g.	Testudinidae aquatiques indéterminés	Merovemys n. g. et cf.	"Hadrianus" s. l.	Chéloniens indéterminés et divers	
MP 10	Nord	AVIZE					1	1										
		CHAVOT				N		2										
		CUIS				N	1	1			?			? P		1		
		DAMERY/C.-ET-VALSERY						1										1
		GRAUVES				N	1	2			?		?				1	
		MANCY				N	1	1			?				? P	1	1	
		MONTHELON				N	1	1		1	?				? P		1	
	PREMONTRE				N	1	2						1	P		1		
	Sud	AZILLANET - Agel				N		1										
		MAS DE GIMEL																1
		NAPLES																1
Limite MP 9-10	Sud	SERRE D'OUPIA						1										
		SAINTE-EULALIE				N	1										1	
MP 9	N	SAINT-PAPOUL				N	1	1	1	1			? P		1			
MP 8+9	Nord	SAINT-AGNAN					1	1						1			1	
		AVENAY				N	1	2						? P				
		AY					1	2										
		CONDE-EN-BRIE				N	1	2							? P			
		CUISE-LA-MOTTE					1	1										1
		MONT-BERNON				N		1							? P			
		MUTIGNY					1	2								1		
MP 8+9	N	SEZANNE-BROYES				N	1	1									1	
MP 7	Nord	PIERREFONDS					?											
		LE QUESNOY		1				3							1			
		MEUDON, ISSY					1	2						? P				
		MUIRANCOURT						1										
	Sud	POURCY						1										1
		PALETTE											1					
		RIANS				N						1						
MP 7 à 13 ?	S	MONZE				1												
		VENTENAC				1												
MP 7 à 10	N	COUSTOUGES				E												
MP 8 à 10	N	MONTPOTHIER						1									1	
MP 8 à 10	N	"EPERNAY" (AL)				N	1	1		?		1		1				
MP 7 à 9	S	FOURNES															1	
MP 6	Nord	BOURGUILLEMONT																1
		CERNAY Anciennes coll.	1	1	1\2			1										
		CHALONS-SUR-VESLE							1									
		MONT-BERRU	1	1	1\2			1										
MP 6 ?	N	VILLENAUXE-LA-GRANDE																1
		TEMPLEUVE 1																? 3
MP 1-5	C	MONT-AIME																<i>Taphrosphys</i>
		MENAT	1					1										

**Tableau 4.1** : Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux (sauf *Taphrosphys*) fossiles au Paléocène et à l'Eocène inférieur. (Pour la légende, voir § 4.2.3.).



**Carte 4.3 :** Carte de répartition géographique des formes déterminées du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » et du groupe des « *Ptychogasteridae* » à l’Eocène inférieur en Europe occidentale.

#### 4.2.5.1.3. L'Eocène moyen

A l'Eocène moyen, les gisements des zones MP 11 et MP 12 sont peu nombreux, les gisements du niveau MP 15 sont quasiment tous des gisements du Castrais.

Dans la partie Nord de la France et dans le centre, *Neochelys* et *Allaeochelys* sont présents au niveau MP 11 de Argenton sur Creuse (Creuse) et *Allaeochelys* à un niveau lutétien imprécis de l'Eure (Guitry). Ces deux genres sont également présents au niveau MP 11 à Messel en Allemagne. En France, à partir du niveau MP 13, ces deux genres se retrouvent uniquement dans la moitié sud du pays. Il est possible que la détérioration climatique de la fin de l'Eocène (Russell, 1975) soit déjà présente dès le Lutétien et qu'un gradient climatique se soit installé à cette période. Dans la moitié Nord de la France (Guitrancourt et St-Germain-en-Laye, voir Lapparent de Broin et *al.*, 1993), *Neochelys* est remplacé par *Erymnochelys* s. l., forme de Podocnemididae moins dulçaquicole (Broin, 1977) et probablement plus résistante par rapport aux conditions climatiques et/ou géographiques : *Erymnochelys* s. l. est retrouvé en bordure de littoral, cette forme est peut être capable de suivre momentanément le littoral ou un bras de mer. *Erymnochelys* est actuellement présent à Madagascar mais il était abondant en Afrique continentale au Miocène-Pliocène (Lapparent de Broin, 2000b). *Podocnemis*, autre représentant actuel des Podocnemididae est présent en Amérique du Sud, en zone intertropicale et correspond à *Neochelys* comme modèle climatique (voir Iverson, 1992 ; Lapparent de Broin et *al.*, 1993).

Ce gradient climatique aussi visible au Bartonien : *Neochelys* et *Erymnochelys* ne sont plus présents après la base de la zone «MP 15-16 » (ambiguïté dans l'équivalence de la molasse de Sicardens avec les zones MP) et *Allaeochelys* après la zone «MP 15-16 » (Grès du Castrais, au-dessus de la molasse de Sicardens et plus ancien que le niveau repère de Robiac, MP 16). D'ailleurs, cette disparition est visible progressivement du nord au sud de l'Europe occidentale : *Allaeochelys* n'est plus présent après la zone MP 15 et *Neochelys* après les zones MP 17 à 18 en Espagne (Lapparent de Broin, 2001 ; et voir Lapparent de Broin, sous presse) .

Ce refroidissement climatique ne semble pas avoir affecté les autres taxons présents à l'Eocène moyen en France. Cependant, les Trionychidae sont présents plutôt au sud de la France au niveau MP 15 et MP 16. Il est possible que cela soit dû à un biais dans l'enregistrement fossile : il y a peu de gisements au Bartonien et une grande partie de ces gisements proviennent de la même formation (Bartonien du Castrais). D'autre part, notons que les formes rapportées à «*Hadrianus* » disparaissent après la zone MP 16 : «*Hadrianus* » ne correspond pas à un vrai genre, il s'agit en fait d'un grade et cette «disparition » est liée à l'évolution de ce grade remplacé par *Cheirogaster* ou «*Ergilemys* ».

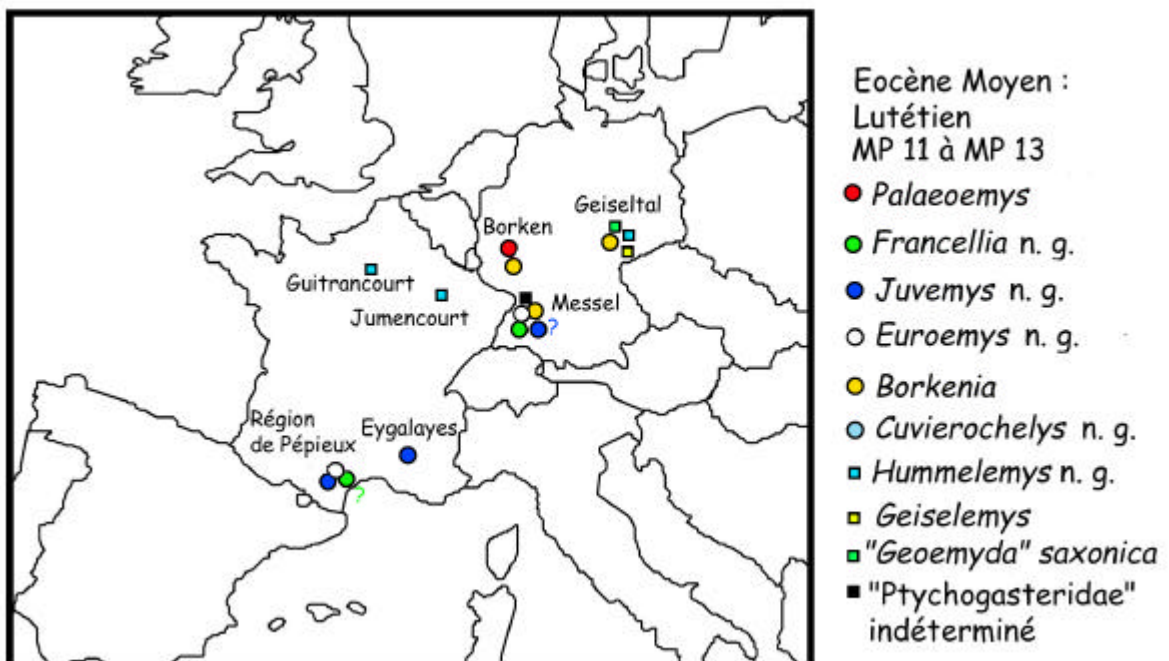
Les Testudinidae aquatiques sont bien présents du nord au sud de la France pendant l'Eocène moyen. Cependant, ce sont majoritairement des taxons peu ou pas définis : le matériel est fragmentaire et la présence conjointe de plusieurs taxons rend encore plus difficile la reconstitution morphologique de ces taxons (exemple à Chéry-Chartreuve avec au moins trois taxons). Un seul taxon de Testudinidae aquatique du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » a pu être défini pour le Bartonien dans ce travail alors que plusieurs taxons sont présents à cette même période (au moins deux taxons à Robiac). Notons tout de même que les Testudinidae aquatiques actuels ont une répartition géographique vaste (voir les cartes de Iverson, 1992) et que ces formes sont moins sensibles aux conditions climatiques que les pleurodires, pélomédusidés surtout (les bothrémydidés et les chélidés sont moins sensibles).

Zones MP	Zones géographiques	Localité	Podocnemididae	Carettochelyidae	Trionychidae	Juvenemys n. g.	Euroemys n. g.	Francellia n. g.	Testudinidae aquatiques indéterminés	Hummelemys n. g.	"Hadrianus" s. l.	Testudininei indéterminés	Chéloniens indéterminés	
MP 13	Sud	ISSEL	N	1	1						1	2		
		BOUXWILLER									1			
	Nord	GUITRANCOURT	cf. E		1						1			
		JUMENCOURT							? P	1	1			
		LA DEFENSE									1			
		ST-GERMAIN-EN-LAYE	E											
		AIGUES-VIVES 2	N	1	1						1			
	MP 12-13	Sud	AUMELAS	N						P			1	
			ST MARTIN DE LONDRES							? P				
		MP 13 ?				? 1			P					
Sud		CENTEILLES 1												1
		CENTEILLES 2												1
		FELINES 2	? N											
		LA LIVINIERE 2	N											1
		LA LIVINIERE 1, ANCELY	1						?					
		PEPIEUX et région, Grès d'aigüe	N			1								
		ROUZILHAC	N	1	1						?			
MP 12 à 13 ?						1						1		
MP 11 à 13?	Nord	CHAMERY			1									
		GUITRY		1	1									
MP 11		ARGENTON/CREUSE coll. Cuvier	N		1									

**Tableau 4.2 :** Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles au Lutétien (Eocène moyen, MP 11 à 13). (Pour la légende, voir § 4.2.3.).



**Carte 4.4 :** Carte des départements français ayant livré des chéloniens continentaux fossiles au Lutétien (Eocène moyen) (noir).



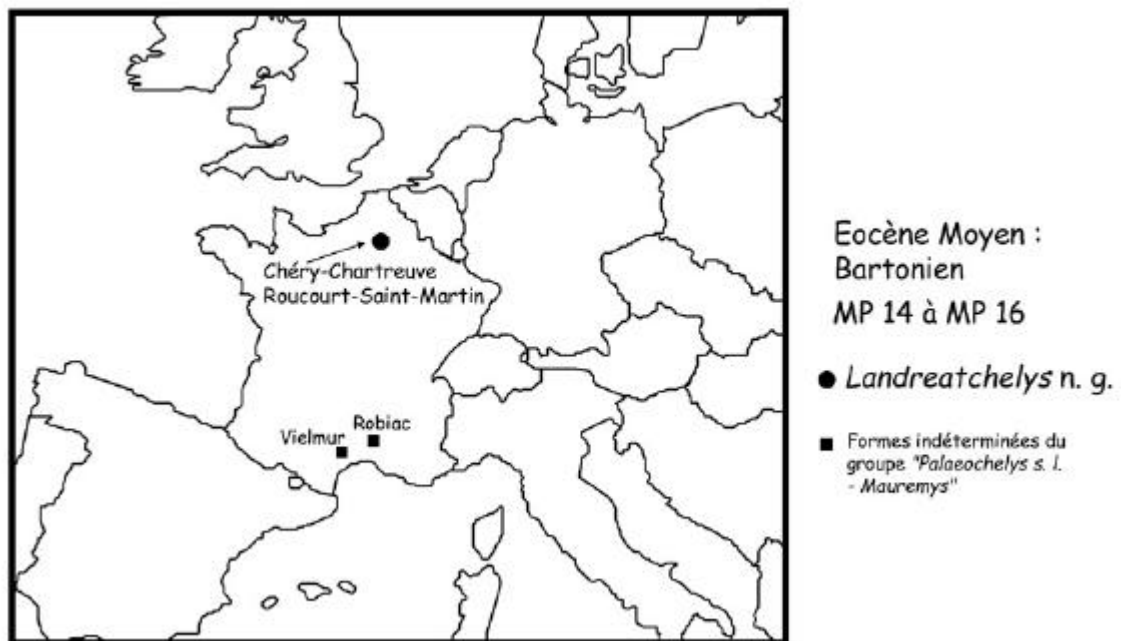
**Carte 4.5 :** Carte de répartition géographique des formes déterminées du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » et du groupe des « *Ptychogasteridae* » au Lutétien (Eocène moyen) en Europe occidentale.

Zones MP	Zones géographiques		Localité	Podocnemididae	Carettochelyidae	Trionychidae	Chelydridae	Landreacheys n. g.	Testudinidae aquatiques indéterminés	Ptychogaster s. l.	"Hadrianus" s. l.	"Ergilemys" s. l.	Grands Testudininei indéterminés	Testudininei indéterminés	Chéloniens indéterminés		
MP 16	Nord		CHERY-CHARTREUVE				1	1	P	1		?	1				
				GRISOLLES												1	
				ROCOURT-SAINT-MARTIN					1	P	1	1					
				SAINT-OUEN													?
	Sud			BLAYE							1						
				LE BRETOU - Ph. Quercy							1						
				PLASSAC			1										
MP 15-16	CASTRAIS	N	MERY-SUR-OISE								1						
				BESSOUS		1											
				Bassin de l'Agout indéterminé		1	1						1				
				JAUZION		?											
				LA BADAIRE		1											
				LA BASTIDE		1	1										
				LA MASSALE		1											
				LA VIVARIE		1											
				LAUTREC		1	1						1				
				L'ISSARTADE		1	1										
				MAZOU		?											
				SAIX		1											
				VIELMUR		1					P						
		Base	S		SICARDENS Molasse	N		1									
MP 14	Nord		ARCIS-LE-PONSART												1		
				FONTLIASMES			1								?		
				LE GUEPELLE						?	P		1				
	S		CANLONG			1											
MP 14 à 16 ?			REALMONT										1				
MP 13 à 16 ?	S		CARS											1			

**Tableau 4.3 :** Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles au Bartonien (Eocène moyen, MP 14 à 16). (Pour la légende, voir § 4.2.3.).



**Carte 4.6 :** Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles au Bartonien (Eocène moyen) (noir).



**Carte 4.7 :** Carte de répartition géographique des formes du groupe « *Palaeochelys s. l. - Mauremys* » au Bartonien (Eocène moyen) en Europe occidentale.



En Allemagne, les gisements du Lutétien sont particulièrement riches en Testudinoidea aquatiques : le matériel est abondant et complet. A Borken (MP 11 à 13), deux genres sont présents : *Borkenia* et *Palaeoemys* (qui n'est plus présent en France à cet âge). A Messel (MP 11), au moins quatre taxons du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» sont présents : *Borkenia*, *Francellia* n. g., *Euroemys* n. g. et une forme proche de *Juvenemys* n. g. Il est possible que d'autres taxons indéterminés du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» soient présents (exemple : forme particulière indéterminée figurée par Groessens-Van-Dyck, 1978, photo1). Outre les taxons du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*», la faune de chéloniens de Messel est marquée par l'abondance de *Neochelys*, *Allaeochelys* et aussi de Trionychidae. L'ensemble indique un milieu de vie fortement aquatique à niches écologiques variées. D'autre part, un «Ptychogasteridae» indéterminé est présent aussi dans le gisement, c'est le seul élément indiquant une tendance à la vie plus terrestre parmi les chéloniens du gisement. Au Geiseltal (MP 11 à MP 14), la situation est inverse : un seul taxon du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» est présent (*Borkenia*, présent aussi à Messel et à Borken) alors que trois taxons de «Ptychogasteridae» sont présents : «*Geoemyda*» *saxonica* (genre à définir), *Geiselemys ptychogastroides* et *Hummelemys ambigua* n. g. n. sp. Cette différence de faune s'explique par une différence de milieu et par le changement de conditions climatiques vu précédemment pour la France (absence de *Neochelys* et d'*Allaeochelys*). La faune de chéloniens du Geiseltal est aussi marquée par la présence de Testudinidae terrestres (Testudininei) et de Trionychidae. La présence conjointe de formes terrestres (Testudininei) et de «Ptychogasteridae» probablement déjà moins dulçaquicoles que les formes du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» indique un milieu de vie différemment aquatique, à niches écologiques moins variées que celui du gisement de Messel et prenant mieux en compte les formes vivant sur le rivage ou bien à terre.

A la fin du Bartonien, à Chéry-Chartreuve (MP 16), *Chelydropsis* fait une apparition discrète et furtive pour ne revenir en France qu'à l'Oligocène. Broin (1977) puis Ginsburg et al. (1991) avaient tout d'abord supposé que la Grande Coupure avait permis l'arrivée de certains taxons comme *Chelydropsis* venue d'Asie. Puis, lors de son travail de 2001, Lapparent de Broin a mis en évidence la présence de ces taxons dès l'Eocène. Cette hypothèse est ici réaffirmée : les Chelydridae sont présents dès le niveau MP 16 mais d'après Lapparent de Broin (2001), ils étaient probablement discrets en Europe.

#### 4.2.5.1.4. L'Eocène supérieur

Avant tout, il est important de noter la présence d'une lacune au niveau de l'Eocène supérieur au niveau MP 17 ; cette lacune provient d'un biais dans l'enregistrement fossile. En effet, il existe peu de gisements datés de l'Eocène supérieur où les formes sont bien déterminables. Par exemple, dans les différents gisements des Phosphorites du Quercy, le matériel est en pièces isolées, rendant difficiles les déterminations.

Concernant le groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*», celui-ci est fortement représenté pendant l'Eocène inférieur et moyen (avec de petites lacunes au niveau du Bartonien) mais seulement deux genres déterminés sont présents à l'Eocène supérieur : *Cuvierichelys* n. g. et *Landreatchelys* n. g. (notons qu'il existe également deux formes indéterminées à Sainte-Croix-de-Brignon). D'ailleurs ces deux genres déterminés ont une répartition géographique vaste du nord au sud : de la Grande-Bretagne au Vaucluse pour *Landreatchelys* n. g. ; et de la Grande-Bretagne à l'Espagne (au début de l'Oligocène) pour *Cuvierichelys* n. g. Concernant la baisse de diversité au sein du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*», plusieurs hypothèses peuvent être formulées. Premièrement, comme pour les Podocnemididae et les Carettochelyidae, le refroidissement climatique (qui atteint son maximum d'intensité à l'Eocène supérieur) a peut-être affecté certaines formes du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» plus sensibles à un gradient thermique. Ces formes se seraient réfugiées plus au sud de l'Europe (cependant aucune forme du groupe n'est connue à ce jour dans l'Eocène supérieur d'Espagne et d'Italie). Deuxièmement, il existe des formes encore indéterminées du Priabonien (Phosphorites du Quercy) qui pourraient compléter les données. Cette période fin Bartonien – Priabonien correspond aussi au développement de *Cuvierichelys* n. g. en France (Montmartre notamment), en Grande-Bretagne (Yarmouth et Hordle Cliff) et en Espagne (Tarrega). Cette forme est caractérisée par son relativement long bourrelet gulaire qui ne sera pas présent dans les formes oligocènes : cette forme serait restée sans descendance. Elle est également d'assez grande taille, assez bombée. Par le développement du repli de ses écailles (notamment du bourrelet gulaire), par sa forme, par sa taille et par son plastron élargi, ce taxon était peut-être moins aquatique que ces prédécesseurs de l'Eocène inférieur et moyen.

Il est donc probable que les conditions climatiques qui régnaient à la fin de l'Eocène ont eu une incidence sur le groupe des «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» mais les informations ont encore insuffisantes à ce sujet.

L'Eocène supérieur correspond également au développement d'une forme particulière de Testudinidae terrestre : *Dithyrosternon* en France (Lostanges, Phosphorites du Quercy, MP 19, et plus tard en Suisse) et aussi au développement de formes de Testudinidae terrestres : *Cheirogaster* s. l. à La Débruge et dans le Bassin Parisien et «*Ergilemys*» dans le Quercy et dans le Gard. Les Testudinidae terrestres sont assez sensibles aux conditions climatiques. Actuellement, ils sont présents dans l'hémisphère sud et dans l'hémisphère Nord en dessous de la latitude 50°N (globalement, voir les cartes de Iverson, 1992). Les représentants actuels du genre *Testudo* s. l par exemple peuvent supporter des conditions climatiques assez rudes l'hiver, à condition que l'ensoleillement soit important l'été (Cheylan, 1981 ; Hervet, 2000).

Les Trionychidae sont assez épars pendant l'Eocène supérieur et les «*Ptychogasteridae*» sont absents pendant les niveaux MP 17 et MP 18, probablement par manque de gisement de cette période.

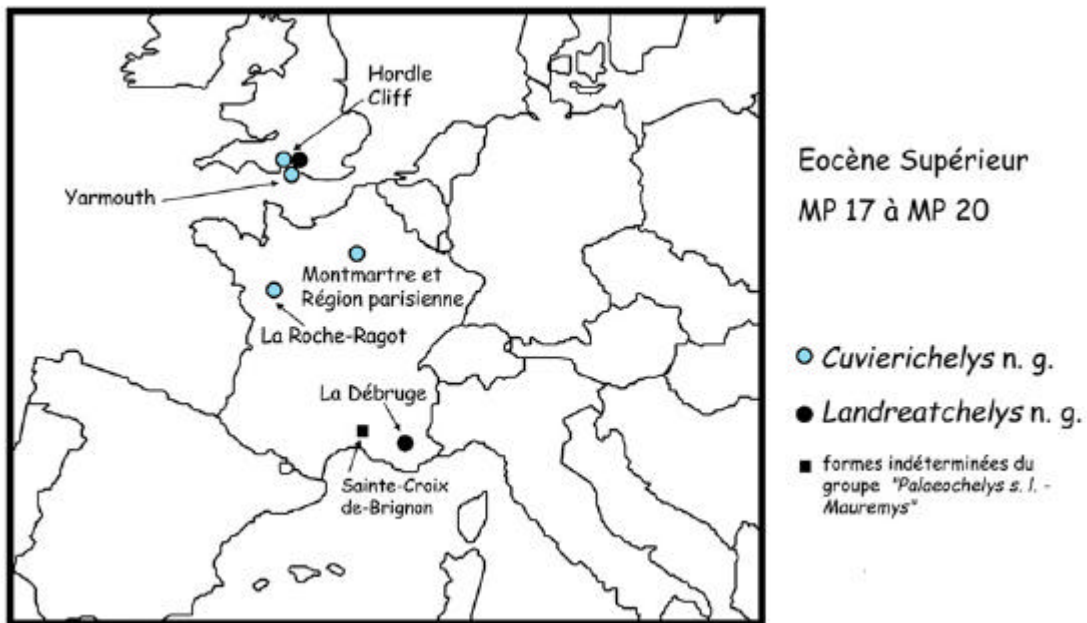
Par la présence de taxons terrestres et la moindre représentation des taxons aquatiques, il est possible que le changement climatique de la fin Eocène corresponde également à un changement du paysage français avec un assèchement ou bien des perturbations dans le réseau hydrographique.

Zones MP	Zones géographiques	Localités	Trionychidae	Cuvierichelys n. g.	Landreatchelys n. g.	Testudinidae aquatiques indéterminés	Ptychogaster s. l.	Cheirogaster s. l.	"Ergilemys" s. l.	Testudininei indéterminés	Chéloniens indéterminés et divers	
MP 20	Sud	BABY 2	1					1				
		ST-CAPRAISE-D'EYMET				1				1		
		TABARLY - Ph.Quercy								1		
MP 19	N	MONTMARTRE	1	1				1				
		PANTIN et ROMAINVILLE		1								
	Sud	COANAC 1 - Ph.Quercy									1	
		ESCAMPS - Ph.Quercy				1					1	
		LOSTANGES - Ph.Quercy					?		?			<i>Dithyrosternon</i> sp.
		ROSIERE 1, 2, 3, 4 - Ph.Quercy				1					1	
		SINDOU D - Ph.Quercy							?			
MP 19 ?	Est	BRUNSTATT, RIEDISHEIM, RIXHEIM					1					
		Nord	BAGNOLET					1				
		NOISY-LE-SEC		1								
		SANNOIS	1	1								
limite MP 18/19	s	STE-CROIX-DE-BRIGNON				P			1			
MP 18 ?	Nord	ARGENTEUIL									?	
		TRIEL								1		
		MONTREUIL									1	
		VITRY-SUR-SEINE	?	?								
MP 18	Nord	LA ROCHE-RAGOT		1								
		VILLEJUIF						1				
		LA GRAVE	1			?		?				
	Sud	GOUSNAT - Ph.Quercy									1	
		STE-NEBOULE - Ph.Quercy				1			1			
		LANGLES	1			1						
		LA DEBRUGE			1			1				
MP 17b		PECH D'ISABEAU - Ph.Quercy								1		
MP 17		PERRIERE - Ph.Quercy								1		
	COUSTAL - Ph.Quercy									1		
MP 17a		LA BOUFFIE - Ph.Quercy									1	
		EUZET-LES-BAINS				?						
MP 16 à 22 ?	z	PLATRIERES DE PARIS ET DES ENVIRONS	1	1				1				
MP 17 à 20	s	MOUILLAC - Ph.Quercy								1		

**Tableau 4.4 :** Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles à l'Eocène supérieur (MP 17 à 20). (Pour la légende, voir § 4.2.3.).



**Carte 4.8 :** Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles à l'Eocène supérieur (noir).



**Carte 4.9 :** Carte de répartition géographique des formes du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » à l'Eocène supérieur en Europe occidentale.

#### 4.2.5.2. L'Oligocène

A partir de l'Oligocène, les Chelydridae et les Testudinidae (aquatiques et terrestres) sont fortement représentés. Broin (1977) puis Ginsburg et al. (1991) ont tout d'abord supposé que la Grande Coupure avait permis l'arrivée de certains taxons de ces deux groupes. Nous avons vu que *Chelydropsis* est présent au niveau MP 16 de France. Selon Lapparent de Broin (2001), le groupe des *Testudo* s. l., supposé nouvel arrivant, pourrait être le groupe-frère de certaines formes du groupe «*Ergilemys*». D'autre part, le grand Testudininei *Cheirogaster* est aussi bien le groupe-frère des formes d'«*Hadrianus*» précoces de l'Yprésien supérieur. Les Chelydridae et les Testudinidae terrestres ne sont donc pas touchés par la Grande Coupure. Les Trionychidae et les «*Ptychogasteridae*» ne sont pas atteints également. Les «*Ptychogasteridae*» vont surtout s'épanouir à la fin de l'Oligocène et pendant le Miocène inférieur et moyen avec entre autre *Ptychogaster emydoides* (très courant dans les gisements de cette période) et *Ptychogaster grepiacensis* (dans le Sud-Ouest).

On peut se demander toutefois si certaines formes du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» sont des formes immigrantes en France (et en Europe) postérieurement à la Grande Coupure et si ce groupe est monophylétique. Plusieurs points sont à noter ou des constatations sont à faire :

**Premier point :** Il existe plusieurs groupes après la limite Eocène-Oligocène. D'abord, un groupe de formes présentes dès le début-milieu de l'Oligocène : *Bergouniouxchelys* n. g. au niveau MP 22 ; *Provencemys* n. g. au niveau MP 23 et *Cucullemys* n. g. au niveau MP 25 (peut-être dès MP 24). Deuxièmement, *Mauremys* est déjà présent au niveau MP 26 à Marseille et même peut être avant en Roumanie («*Mauremys*» *strandii* MP 23-24, Codrea, com. pers.). Puis, il existe un groupe qui fait son apparition plus tardivement dans l'Oligocène et le Miocène : *Palaeochelys* au Miocène (MN 2, Armissan), *Promalacoclemmys* (qui pourrait être proche de *Sarmatemys* du Miocène) et *Palaeomauremys* n. g. à la fin de l'Oligocène. Si les formes postérieures à la Grande Coupure sont des formes allochtones, il est possible qu'elles soient arrivées indépendamment ou bien encore il est possible que certaines soient allochtones tandis que d'autres seraient autochtones.

**Deuxième point :** Le seul exemple disponible de forme immigrante venue de l'Est est *Clemmydropsis* (voir plus bas pour le Miocène, § 4.2.5.3) qui fait son apparition tardivement en France et en Europe vers la fin du Miocène moyen et semble dériver très tôt dans la lignée des «*Ptychogasteridae*» (§ 4.2.5.3). Alors que, dès le tout début de l'Oligocène inférieur, le groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» «*post Grande Coupure*» est déjà présent.

**Troisième point :** il n'existe aucune disparité morphologique entre les formes l'Eocène et les formes de l'Oligocène.

**Quatrième point :** Des jalons sont présents pendant l'Eocène supérieur même si certaines formes sont encore indéterminées.

**Cinquième point :** A ce jour, aucune forme de Testudinidae aquatique d'Europe de l'Est et d'Asie Centrale de l'Eocène ne semble proche du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» (voir § 2.5). Concernant les formes oligocènes une révision du matériel (souvent très fragmentaire) est nécessaire.

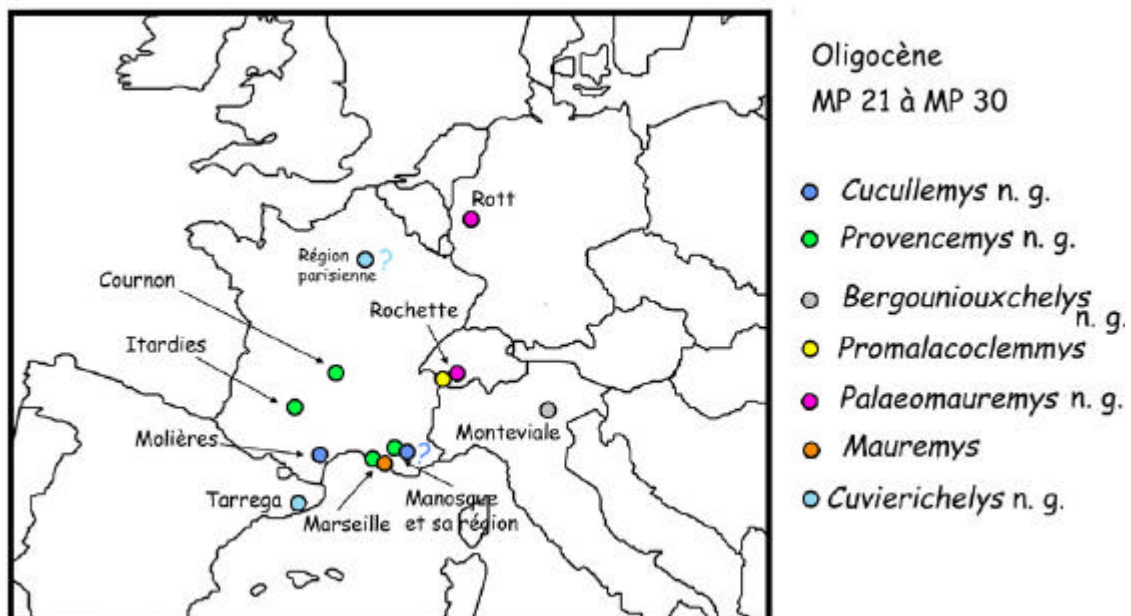
En définitive, rien ne va à l'encontre d'une évolution sur place du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» mais rien ne permet de l'affirmer non plus. Cependant la présence très tôt dans l'Oligocène de ces formes suggère une origine naturelle en Europe occidentale au moins pour les genres *Bergouniouxchelys* n. g., *Cucullemys* n. g. et *Provencemys* n. g. et peut être *Mauremys*. Les genres tardifs de la fin de l'Oligocène sont très proches de ces genres précédents et pourraient être autochtones mais l'hypothèse d'une

arrivée de l'Europe de l'Est aussi bien que des convergences morphologiques ne sont pas exclues.

Si *Mauremys* est bien originaire d'Europe occidentale ou de pays plus à l'est (Ukraine, Géorgie, Kazakhstan...), la ou les lignées des espèces actuelles de l'Asie orientale *M. mutica* et *M. japonica* se sont individualisées très tôt : à l'Eocène ou à l'Oligocène.



**Carte 4.10 :** Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles à l'Oligocène (noir).



**Carte 4.11 :** Carte de répartition géographique des formes déterminées du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » à l'Oligocène en Europe occidentale.

Zones MP	Zones géographiques	Localités	Trionychidae	Provencemys n. g.	Testudinidae aquatiques indéterminés	Ptychogaster s. l.	Cheirogaster s. l.	"Ergilemys" s. l.	Grands Testudininei indéterminés	Testudininei indéterminés	Chéloniens indéterminés et divers
	S	GAILLAC	1								
		PUYLAURENS	1				?	1		1	
		VENDEZE									1
MP 24?	S	FONTIENNE		?							
		LA SOUYS	1								
MP 23	S	LOVAGNY								1	
		GARDIOL 3 - Ph. Quercy								1	
		ITARDIES - Ph. Quercy		1				1			
		LA MEGE - Ph. Quercy			1						1
		LAPIZE - Ph. Quercy			1						
		MOUNAYNE - Ph. Quercy				?					1
		PECH-CRABIT - Ph. Quercy				1		1			
ROQUEPRUNE 2 - Ph. Quercy					1				1		
MP 23 ?	S	LIMANS	1								
		PICHOVET	1	1						1	
		VIENS	1								
MP 22 à 23	S	PENDARE - Ph. Quercy								1	
MP 22	S	VILLEBRAMAR	1				1				
		BARAVAL - Ph. Quercy									1
		LA PLANTE 2 - Ph. Quercy									?
		MAS DE GOT A-B - Ph. Quercy									1
MP 22 ?		CAVALE - Ph. Quercy			1	1			?		
limite MP 21-22	C	BOURNONCLE-ST-P. coll. Bravard					1			3	
MP 21	S	POURQUETTE	1		1					1	
		RUCH	1		P				1		
		SOUMAILLE					1				
		AUBRELONG 1 - Ph. Quercy					1				?
		RAVET - Ph. Quercy									1
MP 21 ?	N	POTASSES D'ALSACE				1					
		YVILLERS					1				
MP 23 à 26 ?	S	BENISSON-DIEU					1				
MP 22 à 26 ?	N	VAYRES-SUR-ESSONNE			1				1	1	
MP 23 à 25 ?	S	NESCHERS à LA SAUVETAT			1			1			
MP 22 à 25 ?		SAINT-HUBERT								1	
MP 22 à 23	N	CHAMPLAN								1	
MP 22 à 24?	S	BOURG								1	
		STE-GEMME									1
		ST-SULPICE-DE-GUILLERAGUES	1								
		ST-VIVIEN-DE-MONSEGUR	1								1
MP 21 à 24 ?		GAAS	1								
MP 21 à 23 ?	N	CORMELLES-EN-PARISIS							1		

**Tableau 4.5 :** Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles à l'Oligocène inférieur (MP 21 à 24). (Pour la légende, voir § 4.2.3.).

Zones MP/MN	Zones géographiques	Localités	Trionychidae	Chelydridae	Cucullienys n. g.	Provencemys n. g.	Mauremys	Testudinidae aquatiques indéterminés	Ptychogaster s. l.	Cheirogaster s. l.	"Ergilemys" s. l.	Grands Testudineini indéterminés	Testudo s. l.	Testudineini indéterminés	Chéloniens indéterminés
MP 30 à MN1 ?		PIERREVERT							1						
MP 30	C	CODERET							1	1					
		PEUBLANC		1					1			1			
		AIX-EN-PROVENCE	1						1						
	S	COMBERATIERE												1	
		VENELLES												1	
MP 29 à 30	S	MINE DES ROIS		?											
		DIEUPENTALE	1					1						1	
		MOISSAC 2	1					1	1						
MP 29	C	ORBEIL-CHAUFFOUR		?											1
		CASTELMAUROU												1	
	S	HAUTESVIGNES	1					1						1	
		LA MILLOQUE	1	1							1				
		SAINT-THOMAS	1											1	
limite MP 28-MP 29	C	COURNON				1							1		
MP 28 ?	S	PHOSPHORITES QUERCY							1						
MP 28	S	PECH DU FRAYSSE - Ph. Quercy		1				1.2	1	1	1				
		PECH-DESSE - Ph. Quercy							1	1	1				
MP 27	S	BOUJAC						1							
		ST-ETIENNE-DE-SERMENTIN													1
		ST-SAUVEUR-DE-CRUZIERES													1
		SARELE													?
MP 26 à 28	S	LA ZEDEVÉ - Ph. Quercy						P							
MP 26	S	ESPEYRASSE - Ph. Quercy													1
		MARSEILLE, ST-ANDRE								1				1	
		MARSEILLE, SEON-ST-HENRY		1		1	1								
		RABASTENS	1												
MP 25	S	PERRIER												1	
		ST-GERMAIN-LEMBRON						P						1	
	S	MOLIERES			1										1
		BELGARRIC 1 - Ph. Quercy													1
		LE GAROUILLAS - Ph. Quercy								1					
		PHALIP - Ph. Quercy													1
RIGAL-JOUET - Ph. Quercy							1						1		
MP 25 ?	C	BOUDES												1	
	S	MANOSQUE		1		1									
		VOLX	1			1									
limite MP 24-25	C	LE CROZATIER						1	1			?			

**Tableau 4.6 :** Répartition stratigraphique des gisements français selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles à l'Oligocène supérieur (MP 25 à 30). (Pour la légende, voir § 4.2.3.)



Zones MP/MN	Zones géographiques	Localités	Chelydridae	Ptychogaster s. l.	Testudinidae aquatiques indéterminés	Cheirogaster s. l.	Grands Testudininei indéterminés	Testudo s. l.	Petits Testudininei indéterminés	Testudininei indéterminés	Cheloniens indéterminés
MP 30à MN 2 ?	Sud	ST-POURCAIN-SUR-BESBRE	?	1		1					
MP 30 + MN 2a		LANGY		1		?		?		?	
MP 30 à MN 2 ?		MARCOIN		?			1	1			
MP 29 à MN 1 ?		GANNAT		1	P	1					
MP 29 à MN 2		BILLY									
MP 25 à MN 2 ?		VAUCHE				1					
MP 25 à MP 29 ?		CHAPUZAT		1							
MP 21 à MN 2 ?		LIMAGNE du Bourbonnais, d'Auvergne et autres gisements de l'Oligocène d'Auvergne (voir liste)	1	1	? P		1	1		2	
MP 25 à MN 2		FAJAC-LA-RELENQUE	1								
MP 25 à MP 30 ?		GUILHEMERY									?
		AIGUILLON		1							1
MP 17 à MP 30		PHOSPHORITES DU QUERCY		1	?				?		
MP 19 à MP 30		PHOSPHORITES DE BACH		1							
		MINE SOURLES (Bach, Lot)							1		

**Tableau 4.7 :** Répartition stratigraphique des gisements français d'âge imprécis de l'Oligocène - début du Miocène selon les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles. (Pour la légende, voir § 4.2.3.).

### 4.2.5.3. Le Miocène et le Pliocène

#### 4.2.5.3.1. Le Miocène inférieur et moyen

Pendant le Miocène inférieur et moyen, les différents groupes continuent à se diversifier : les Chelydridae sont fréquents, les «Ptychogasteridae» sont abondants ainsi que les Testudininei (voir Lapparent de Broin, 2001). Les «*Palaeochelys* s. l.» vont disparaître laissant la place à *Mauremys* (dernier représentant *Palaeochelys bussenensis*, MN 4 à MN 9 mais probablement en position basale (MN 4 à MN 5), voir Hervet et Lapparent de Broin, 2000). *Mauremys* va connaître une grande diversification géographique pendant le Miocène inférieur et moyen en Europe et disparaît de France après le niveau MN 5 alors que ce genre se maintient jusqu'au niveau MN 7+8 en Allemagne et jusqu'au niveau MN 10 en Autriche (Kohfidisch).

Pour Lapparent de Broin (2000a), le niveau de Sansan (MN 6) est un niveau charnière dans le Miocène car la présence importante de taxons terrestres et semi-terrestres ainsi que l'absence de *Trionyx* et de *Mauremys* montrent déjà l'amorce de l'assèchement qui s'étendra à toute l'Europe au Miocène supérieur. Cependant, *Trionyx* est encore présent très rarement au niveau MN 7+8 en France (carrière Malartic à Simorre) et plus abondant en Allemagne jusqu'au début du Vallésien mais affecté par l'assèchement (Lapparent de Broin, 2000a).

*Clemmydopsis* apparaît en Europe au Miocène moyen (Lapparent de Broin, 2000a) et en France à la zone MN 6 à Sansan. Par sa nucale et ses périphériques allongées, le large repli des écailles sur le plastron, l'élargissement des lobes plastraux, le long bourrelet gulaire concave, mince avec un très fort renflement de chaque côté, ce genre a été placé comme groupe-frère de *Ptychogaster* (Lapparent de Broin, 2000a) à une époque où les formes précédant *Ptychogaster* n'avaient pas été étudiées. Cependant, l'irrégularité neurale n'est pas ou peu présente chez *Clemmydopsis* au contraire de *Ptychogaster* et des formes plus anciennes et plus primitives proches de *Ptychogaster* comme *Geiselemys* et *Geoemyda saxonica*. Si *Clemmydopsis* partage un ancêtre commun avec *Ptychogaster*, cette absence d'irrégularité neurale chez *Clemmydopsis* implique une séparation des deux lignées dès l'Eocène, avec *Merovemys* n. g. ou *Hummelemys* n. g. comme groupe-frère. Ceci impliquant une lignée fantôme entre la base de l'Eocène et le Miocène moyen. Par sa présence tardive en France et en Europe occidentale, il est fort probable que *Clemmydopsis* soit une forme immigrante. Elle pourrait être issue de formes proches des «Ptychogasteridae», ayant évoluées en Europe Centrale ; la présence de formes à long bourrelet gulaire étant attestée dès l'Eocène moyen du Kazakhstan (voir § 2.5). Ceci impliquerait que la nucale et les périphériques allongées, le large repli des écailles, l'élargissement des lobes plastraux et la forme du bourrelet gulaire soient acquis par homoplasie, ce qui est fort possible quand on étudie les formes actuelles d'Emydidae telles que *Chrysemys picta* où les mêmes caractères sont présents. *Clemmydopsis* est connu en Europe (France, Allemagne, Autriche, Espagne, Hongrie) de la zone MN5 à la zone MN 10 (voir Lapparent de Broin, 2000a).

D'autres formes apparaissent en Europe au Miocène telles que *Sakya* au Miocène supérieur de Turquie ou encore «*Geoemyda*» *eureia* du Miocène supérieur de Pologne (Khosatzky & Mlynarski, 1966 ; voir Lapparent de Broin, 2000a) et sont probablement issues de formes d'Europe centrale ou d'Asie. Les «Sakyinés» seraient proches de certains Testudinidae aquatiques du Tertiaire d'Asie (Chkhikvadze, 1973).

Zones MN	Localités	Trionychidae	Chelydridae	Palaeochelys	Ptychogaster s. l.	Testudinidae aquatiques indéterminés	Cheirogaster s. l.	"Ergilemys" s. l.	Grands Testudininei indéterminés	Testudo s. l.	Testudininei indéterminés	Chéloniens indéterminés
MN 2b	LANDES-LE-GAULOIS									1		
	AGENAI Calcaire gris				1							
	AUTERIVE				1			1				
	BARBOTAN-LES-THERMES	1	1		1		1					
	BOUZIGUES					1					1	
	GIBEL				1							
	GREPIAC	1			1		1	1				
	LAUGNAC				1							
	MONTGAILLARD				1							
	VENERQUE	1			1							
MN 2b ?	MONESTROL GARDIGEOL				1							
	ESCOSSÉ et PAMIERS				1							
	SAINT-MARTIN-D'ONEY	1									1	
MN 2	TRETEAU	1			1						?	
	ARMISSAN	1		1								
MN 2a	ABREST et VERNET		1		1							?
	CRECHY		1		1			1	1			
	MONTAIGU-LE-BLIN	1	1		1							1
	SAINT-GERAND-LE-PUY	1	1		1		1	1		2		
	AILLAS et GANS	1										
	LA BRETE		1		1							
MN 2a ?	GONDAILLY				1							
	BAZAC et BIRAC										1	
MN 1/2a	SAULCET				1		?					
MN1 - MN 2a	MOISSAC - ancien gisement	1										
	GINESTOUS	1										
	CAIGNAC	1			1							
	PAULHIAC							?				
	PECHBONNIEU	1	1		1		?	1				

**Tableau 4.8 :** Répartition stratigraphique des gisements français d'âge imprécis du début du Miocène de la zone MN 1 et de la zone MN 2 pour les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles. (Pour la légende, voir § 4.2.3.).

Zones MN	Localités	Trionychidae	Chelydridae	Mauremys	Ptychogaster s. l.	Testudinidae aquatiques indéterminés	Cheirogaster s. l.	Ergilemys s. l.	Grands Testudininei indéterminés	Testudo s. l.	Petits Testudininei indéterminés	Testudininei indéterminés	Chéloniens indéterminés
MN 5	AVARAY	1											
	CONTRES	1	1	1	1					1			
	CASTELNAU-D'ARBIEU	1		1	?		1						
	CRASTES	1	1										
	PEYRECRECHEN	1											
MN 5a	PONTLEVOY	1	1	1	1			1		1			
	TAVERS	1	1	1									
	THENAY	1	1	1	1			1		1			
sommet MN4 à base MN 5	VIEUX-COLLONGES					1			1				
MN 4b	MONTREAL-DU-GERS				1		1			1			
	SUEVRES	1	1	1	1			1		1			
	FOISSIN	1											
	LA ROMIEU	1		1								1	
	BEZIAN	1											
	BAIGNEAUX	1		1						1		1	
	SUEVRES	1	1	1	1			1		1			
	CHEVILLY			1							1		
MN 4a	AEROTRAIN	1		1				1	1				
MN 3b +4a + 5b	ARTENAY	1	1	1			1					1	
MN 3b +4a + 5b	FALUNS SAVIGNEENS	1	1		1				1				
MN 3 à 4	LE POUGET	1		1									
MN 3b	NEUVILLE-AUX-BOIS	1		1						1			
	CHILLEURS-AUX-BOIS			1	1					1		1	
MN 3	PESSAC												?
	PONT-POURQUEY	1											
	BEAULIEU					1						1	
	LEOGNAN	1											
	MARSOLAN									1			
MN 3a	MAUVIERES	1	1		?					1			
	CHITENAY				?					1			
	LA BROUSSE (= DENEZE)	1	?	?	1					1			
	LES BEILLAUX	1											
	BEAULIEU					1						1	

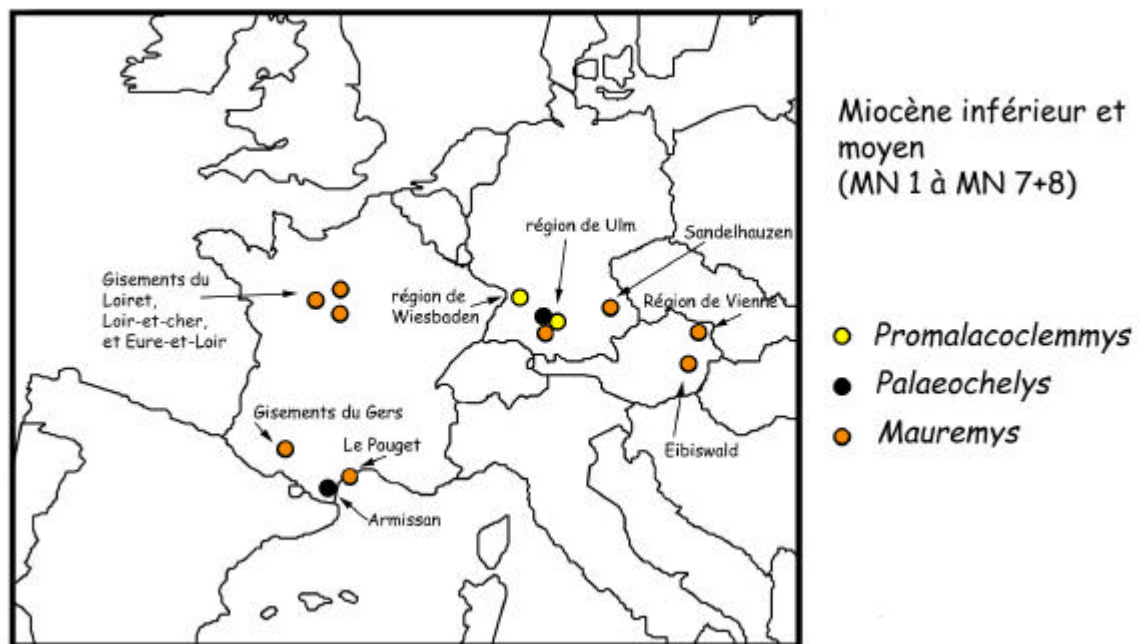
**Tableau 4.9 :** Répartition stratigraphique des gisements français du Miocène, de la zone MN 3 à la zone MN 5 pour les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles. (Pour la légende, voir § 4.2.3.).

Zones MN	Localités	Trionychidae	Chelydridae	Mauremys	Ptychogaster s. l.	Clemmydopsis	Cheirogaster s. l.	Testudo s. l.	Chéloniens indéterminés et divers
MN 7+8	LA GRIVE-ST-ALBAN				1			1	
	BOUGUE	1							
MN 6 à 8	CASES-DE-PENE								1
MN 7	SIMORRE-MALARTIC	1							
	SIMORRE-RAJEGATS								1
MN 6 à 7	BOIS DE FABREGUES						1		
MN 6	SANSAN		1		2	1		1	
	CASTELNAU-BARBARENS-TACHON							?	
MN 5b à début MN 6 ?	CASTRIES								un Testudinidae aquatique indéterminé

**Tableau 4.10 :** Répartition stratigraphique des gisements français du Miocène, de la zone MN 6 à la zone MN 7+8 pour les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles. (Pour la légende, voir § 4.2.3.).



**Carte 4.12 :** Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles à au Miocène inférieur et moyen (noir).



**Carte 4.13 :** Carte de répartition géographique des formes déterminées du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » au Miocène inférieur et moyen en Europe occidentale.

#### 4.2.5.3.2. Le Miocène supérieur et le Pliocène

Au Miocène supérieur, pendant le Vallésien (MN 9 et MN 10), les Trionychidae, les Chelydridae et *Mauremys* vont disparaître momentanément de France. Cette période correspond une période de sécheresse qui selon Lapparent de Broin (2000a) était présente plus tôt en France que dans les autres pays de l'est de l'Europe. *Trionyx*, *Chelydropsis* et *Mauremys* sont des formes très aquatiques contrairement à *Ptychogaster* qui est semi-terrestre, ce qui explique sa probable persistance en France avec les Testudininei pendant cette période plus aride. Même si la présence de *Ptychogaster* en France n'est pas sûre au Vallésien (MN 9 et MN 10), ce genre est présent à cette période en Espagne (voir Bergounioux, 1958 et Jiménez-Fuentes & Martín de Jesús, 1991). D'autre part, la présence de *Ptychogaster* en France est au moins attestée aux zones MN 11 et MN 12, alors que les autres taxons aquatiques (*Mauremys gaudryi* et *Mauremys* sp., *Trionyx* et *Chelydropsis*) font un retour bref et plus tardif (Pliocène, MN 14 et/ou MN 15) puis seront de nouveau absents.

*Chelydropsis* est encore connu jusqu'au niveau MN 16 de Moldavie (voir Lapparent de Broin, 2000a) et restera sans descendance en Europe et en Asie alors que les Chelydridae se maintiennent actuellement en Amérique et principalement aux Etats-Unis.

*Trionyx* et *Mauremys* sont présents pendant la fin du Pliocène et le début du Pléistocène dans des pays plus méridionaux (*Mauremys gaudryi etrusca* de Portis (1890) et *Trionyx* au Plio-Pléistocène du Valdarno supérieur). *Trionyx* est actuellement présent de la Turquie à l'Afrique (Iverson, 1992).

Cependant il existe une lacune dans l'enregistrement fossile en Europe pour *Mauremys* entre le niveau MN 10 de Kohfidisch et le niveau MN 14 des Sables de Montpellier. Par contre le genre est connu plus au sud, dans le Miocène supérieur d'Egypte et des Emirats-Arabs-Unis (voir Lapparent de Broin & Van Dijk, 1999). C'est d'ailleurs probablement dans l'est du bassin méditerranéen ou au Proche-Orient que l'origine de *M. leprosa* et *M. caspica* est à rechercher : *Mauremys leprosa* se diversifiant en Afrique du Nord et *M. caspica* en Europe orientale. *M. leprosa* est présente au niveau MN 14-15 dans le Pliocène d'Algérie (Aïn Boucherit ; Lapparent de Broin, 2000b) alors qu'au même moment c'est l'espèce *Mauremys gaudryi* qui est présente en France. *M. caspica* et *M. leprosa* peuvent être issues ou non d'une forme telle que la forme indéterminée des Emirats-Arabs-Unis étudiée par Lapparent de Broin & Van Dijk (1999). En tout cas, cette forme orientale était déjà diversifiée par rapport à *Mauremys gaudryi* : il n'existe pas de continuité entre *M. leprosa*, arrivée tardivement en France (Chalcolithique du Gard, voir notamment Hervet, 2000) via l'Espagne et le précédent *Mauremys gaudryi* du Pliocène. Il n'est pas possible non plus de relier *Mauremys gaudryi* à *M. caspica*.

*M. leprosa* est actuellement présente dans l'Hérault et les Pyrénées-Orientales et Atlantiques où elle est en voie de disparition (voir les cartes de Iverson, 1992 ; Hervet, 2000).

Zones MN	Localités	Trionychidae	Chelydridae	Mauremys	Ptychogaster s. l.	Clemmydopsis	Cheirogaster s. l.	Testudo s. l.	Chéloniens indéterminés
MN 13 ?	VIVES 1								1
MN 12	AUBIGNAS 2				1			1	
	CUCURON						1		
	MONTAGNE DU LUBERON						1	1	
MN 11	AUBIGNAS 1				1			1	
	ST-BAUZILE							1	
MN 10 ou 11	AMBERIEU-EN-BUGEY Anciennes coll.							1	
MN 10	MONTREDON						1		
MN 9 à 10	ST-FONS							1	

**Tableau 4.11** : Répartition stratigraphique des gisements français du Miocène supérieur (MN 9 à MN 13) pour les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles. (Pour la légende, voir § 4.2.3.).



**Carte 4.14** : Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles au Miocène supérieur (noir).

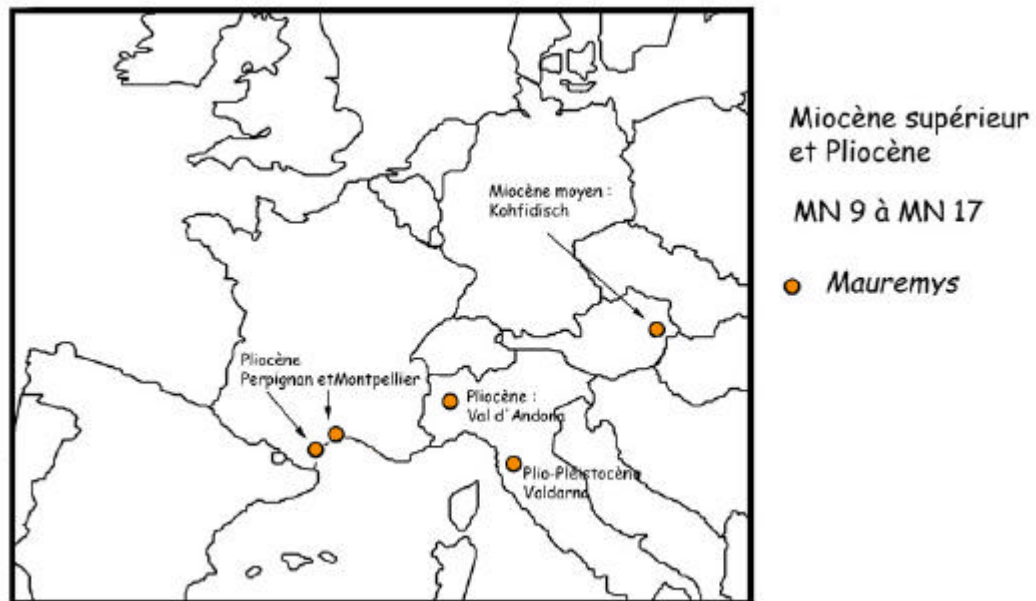


Zones MN	Localités	Trionychidae	Chelydridae	Mauremys	Ptychogaster s. l.	Clemmysopsis	Cheirogaster s. l.	Testudo s. l.	Chéloniens indéterminés
MN 17	MONTOUSSE 5							1	
MN 15	PERPIGNAN	1	1	1			1	1	
MN 14	Sables de MONTPELLIER	1		1				1	

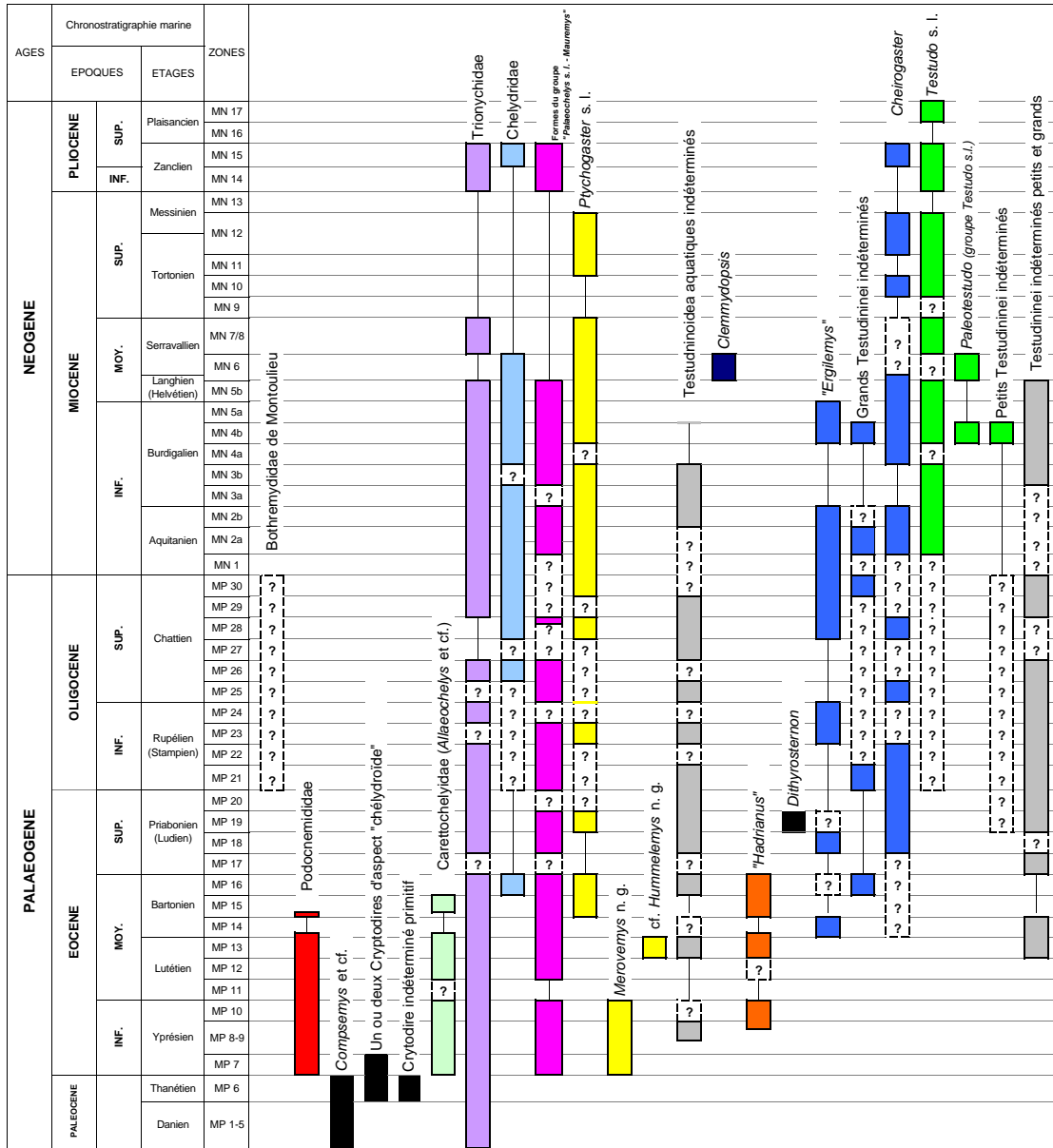
**Tableau 4.12** : Répartition stratigraphique des gisements français du Pliocène (MN 14 à MN 16) pour les différents groupes ou genres de chéloniens continentaux fossiles. (Pour la légende, voir § 4.2.3.).



**Carte 4.15** : Carte des départements français ayant livrés des chéloniens continentaux fossiles au Pliocène (noir).

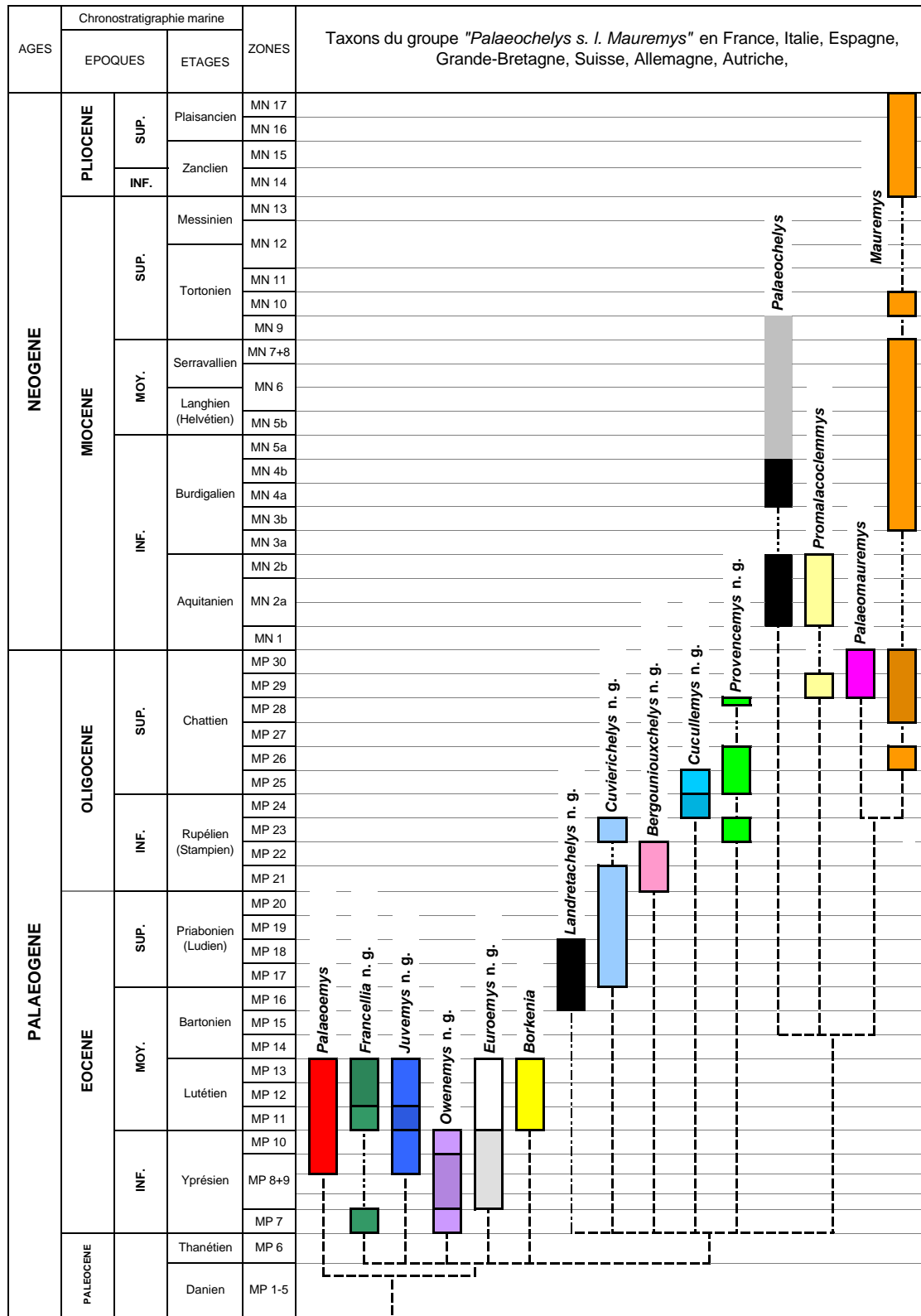


**Carte 4.16 :** Carte de répartition géographique du genre *Mauremys* au Miocène supérieur et au Pliocène en Europe occidentale.



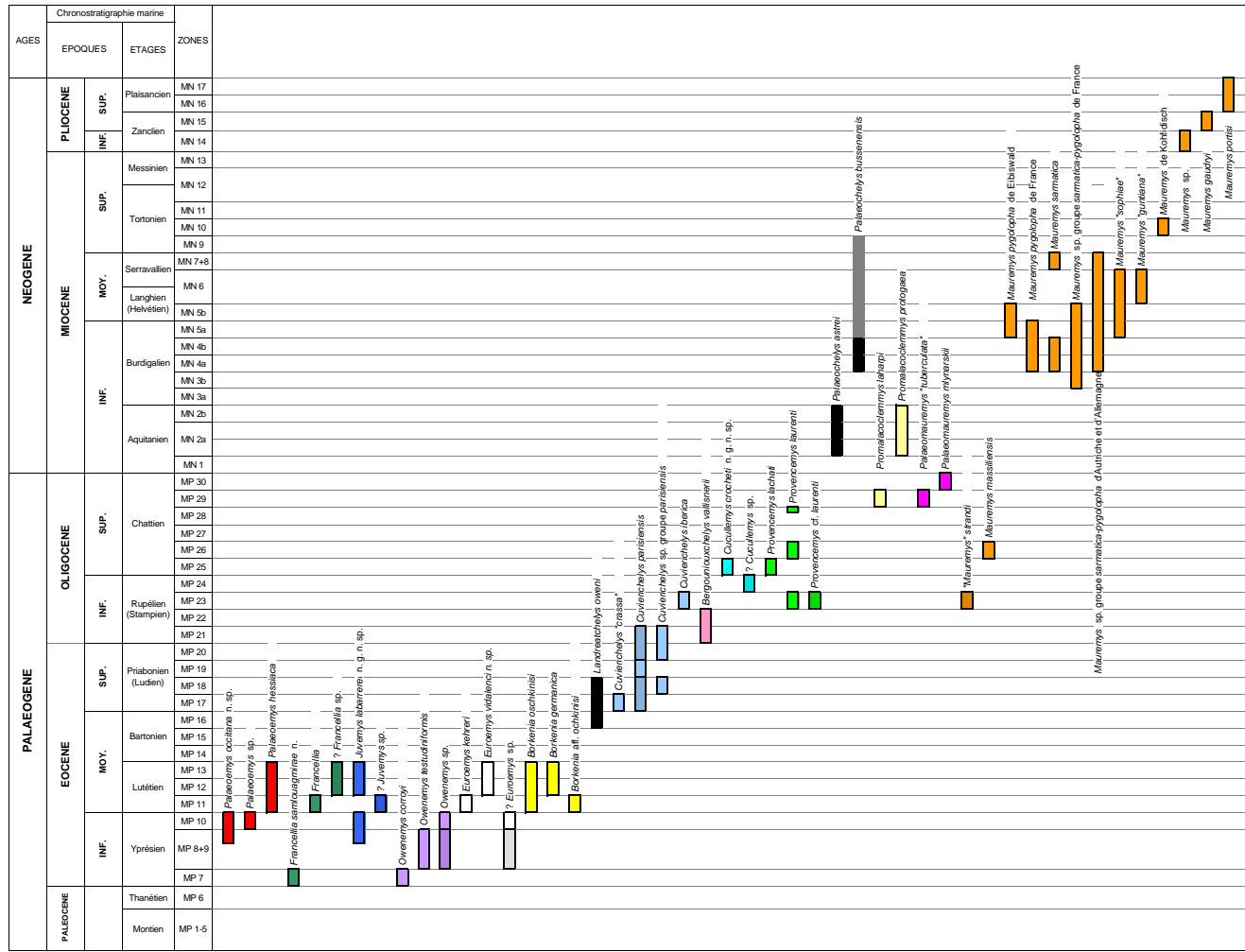
[ ] Présence  
 [ - ] Incertitude  
 [ - ? ] Possible présence : âge imprécis et/ou détermination imprécise

**Tableau 4.13 : Répartition stratigraphique des différents groupes ou genres de Chéloniens continentaux fossiles du Tertiaire français.**



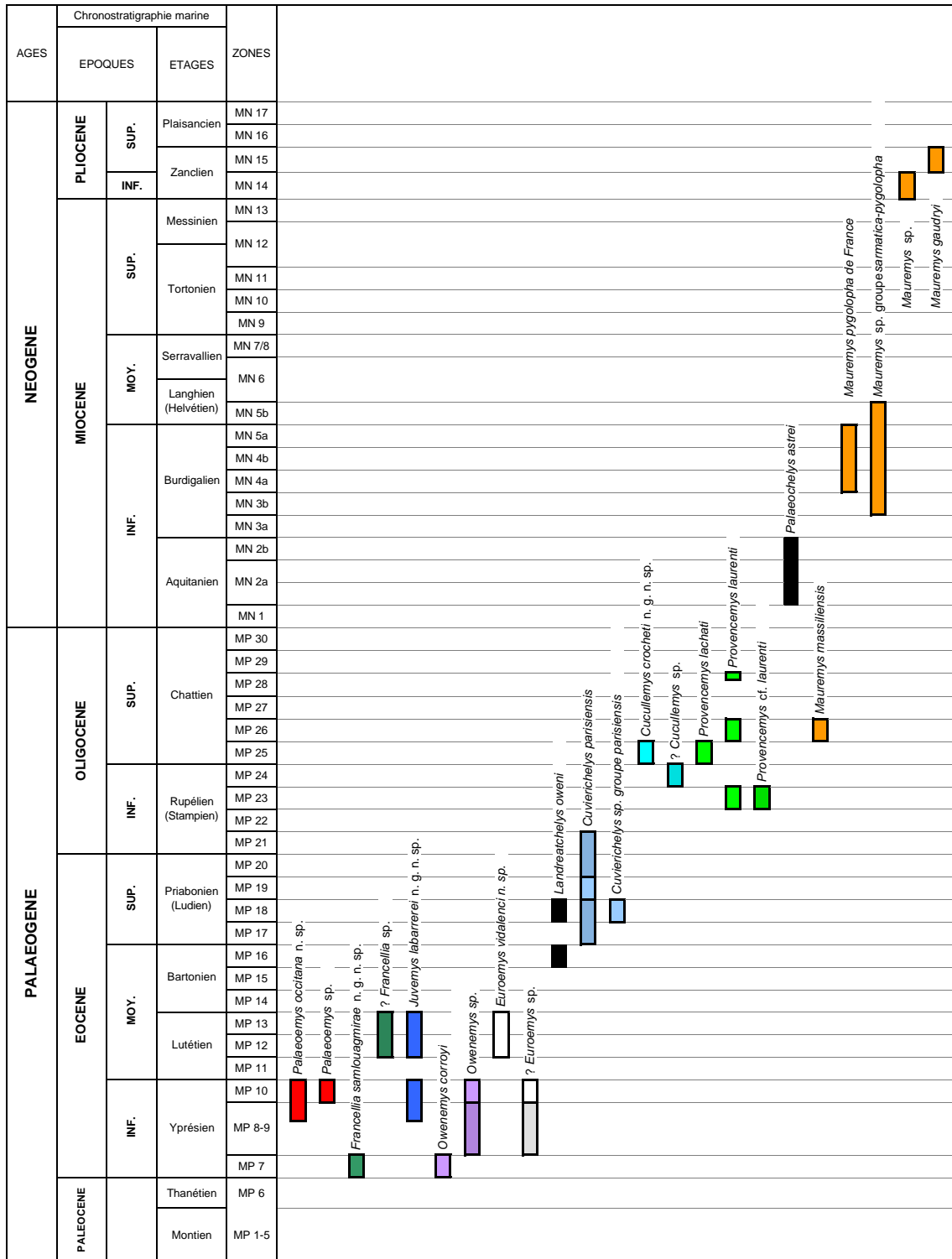
Présence possible : âge imprécis et/ou détermination imprécise  
 Présence attestée

Tableau 4.14 : Répartition stratigraphique et phylogénie des représentants du groupe "*Palaeochelys s. l. Mauremys*" en France, Italie, Espagne, Grande-Bretagne, Suisse, Allemagne, Autriche.



Présence possible : age imprécis et/ou détermination imprécise  
 Présence attestée

Tableau 4.15 : Répartition stratigraphique par espèces des représentants du groupe "Palaeochelys s. l. - Mauremys" en France, Italie, Espagne, Grande-Bretagne, Suisse, Allemagne, Autriche, Roumanie.



**Tableau 4.16 : Répartition stratigraphique des représentants du groupe "Palaeochelys s. l. - Mauremys" en France.**

### 4.3 Conclusion

D'un point de vue biostratigraphique, même si les chéloniens continentaux ne sont pas des marqueurs biostratigraphiques précis, la présence de certains taxons dans les gisements permet tout de même de donner une évaluation de l'âge de ceux-ci : par exemple *Palaeoemys*, *Francellia* n. g., *Owenemys* n. g., *Euroemys* n. g. et *Juvenemys* n. g. permettent d'envisager un âge Eocène inférieur à moyen (fin du Lutétien) ; *Borkenia* est connu uniquement au Lutétien ; le genre *Mauremys* est connu de l'Oligocène à l'actuel, cependant au sein de ce genre la présence de l'espèce *pygolopha* permet d'envisager un âge Miocène inférieur (Burdigalien) à Miocène supérieur.

Les chéloniens continentaux sont tout de même de bons marqueurs d'un point de vue paléoenvironnemental et climatique. Les différentes associations de chéloniens dans les gisements permettent d'établir des scénarios écologiques et paléoenvironnementaux notamment sur le « paléoréseau » hydrographique. Les différentes variations climatiques du Tertiaire et du Quaternaire sont également bien visibles chez les chéloniens et notamment la mise en place de gradients climatiques : par leurs différentes sensibilités climatiques et écologiques certaines formes de chéloniens régressent plus vite vers le sud lors de refroidissement. Ceci est bien perceptible à l'Eocène : le refroidissement de la fin de l'Eocène est déjà présent dès le Bartonien avec d'abord *Neochelys* qui régresse vers le sud de l'Europe puis de la même façon *Allaeochelys*. De même l'assèchement de l'Europe qui a lieu au Miocène supérieur est visible : les taxons strictement aquatiques vont disparaître momentanément de France.

Concernant la monophylie du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» et l'arrivée de formes immigrantes de l'Est à l'Oligocène et au Miocène, nous avons vu que rien ne va à l'encontre d'une évolution sur place du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» mais rien ne permet de l'affirmer non plus. La présence très tôt dans l'Oligocène de certaines de ces formes suggère une origine naturelle en Europe occidentale.

Notons également la forte diversité du groupe «*Palaeochelys* s. l. – *Mauremys*» dès l'Eocène inférieur (cinq taxons contemporains) et dans la première moitié de l'Eocène moyen (cinq taxons contemporains également). Cette diversité semble un peu moindre à l'Eocène moyen (Bartonien) et supérieur et à l'Oligocène mais de nombreux taxons de ces périodes ne sont pas définis (matériel incomplet : Sainte-Croix-de-Brignon, Chéry-Chartreuve, Rocourt-Saint-Martin, Robiac, Vielmur, Saint-Germain-Lembron par exemple). A partir du Miocène, plus particulièrement à partir du Miocène moyen, *Mauremys* est le seul représentant du groupe.









La « Tortue aux yeux bleus » du Maroc, *Mauremys leprosa* in Bour & Maran (1998), © Maran.

## Conclusion générale et perspectives de travail



*Mauremys leprosa*



La conclusion générale présentée ci-dessous est la synthèse des conclusions partielles des chapitres 1 (p. 38), 3 (p. 283) et 4 (p. 374) et des différents points abordés dans ce travail (notamment chapitre 2 : systématique).

**But premier de l'étude : la systématique du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* »**

Pour ce travail, plus de mille spécimens actuels et fossiles ont été étudiés dans diverses collections européennes et américaines. Le complexe ou groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » a été défini avec cinq nouveaux taxons fossiles décrits et vingt-trois taxons fossiles redéfinis. Ces formes sont particulièrement abondantes dans les gisements du Tertiaire d'Europe occidentale. Auparavant, elles étaient généralement rapportées à des genres actuels et les diagnoses étaient nettement insuffisantes. D'autre part, le groupe ou complexe des « *Ptychogasteridae* » a été défini ainsi que deux nouveaux genres de ce groupe (dont celui du nouveau gisement Le Quesnoy). Cependant, parmi le matériel européen, et particulièrement parmi le matériel français, il reste encore des formes indéterminées en l'absence de matériel plus complet dans le groupe des « *Ptychogasteridae* » mais surtout dans le groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ».

**Le cadre systématique et phylogénétique des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988)**

Un autre point de ce travail est celui de l'analyse du cadre systématique et phylogénétique des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988). Diverses hypothèses de relations phylogénétiques au sein des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) ont été analysées et critiquées, le cas des « *Lindholmemydidae* » a été évoqué. Il ressort de ces analyses que les phylogénies actuellement proposées (comme celle de Gaffney & Meylan, 1988) au sein des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) et/ou au sein des Polycryptodira sont :

- établies sur des formes actuelles sans prendre en compte les fossiles (ou très rarement).
- établies sur des caractères crâniens en grande majorité (donc non exploitables pour les formes du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* », ou du groupe des « *Ptychogasteridae* » d'Europe occidentale chez qui les crânes sont rarement préservés).
- parfois établies sur les caractères de couleur, de peau ou de fréquence de caractères (« souvent présent »...) qui ne peuvent pas être appliqués aux fossiles.
- généralement établies sur des caractères fortement homoplasiques ou ambigus, parfois non homologues.
- le caractère de la présence des pores à musc utilisé comme synapomorphie des Bataguridae de Hirayama (1985) est en fait une condition primitive.

Plusieurs points clés ont été évoqués concernant la phylogénie des Testudinoidea notamment celui des Emydidae qui sont probablement issus d'un des taxons du genre américain polyphylétique *Echmatemys*. Il a été vu que les phylogénies actuellement proposées (Gaffney & Meylan, 1988 ; Hirayama, 1985) pour les Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) ne tiennent plus lorsque d'une part on étudie et on intègre les formes fossiles et d'autre part lorsque l'on analyse les caractères qui sont homoplasiques, ambigus, mal définis et parfois mal polarisés. L'arrangement respectif des différents groupes inclus dans les Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) n'est donc pas reconnu dans ce travail, bien

que la monophylie des Testudininei d'une part et des Emydidae d'autre part ne soit pas remise en question au sein de l'ensemble.

### Résultats de l'analyse cladistique du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* »

L'objectif premier de cette analyse était de trouver des caractères permettant de séparer clairement les formes les unes des autres. Dans ce cadre, l'analyse cladistique effectuée sur les carapaces se révèle être un bon outil taxinomique. Cette analyse n'avait pas pour but tester la monophylie du groupe qui est d'ailleurs remise en cause dans ce travail. Les hypothèses de relations phylogénétiques proposées restent floues et ambiguës en l'absence de matériel crânien et lorsque les carapaces sont mal préservées. D'autre part, il a été vu que premièrement, de nombreux caractères anatomiques de la carapace sont homoplasiques et deuxièmement, la distribution en mosaïque des caractères est importante. C'est pour cela qu'une hypothèse non informatisée de relations phylogénétiques, alternative à l'analyse cladistique, a été proposée comme base de travail en considérant certaines synapomorphies résultant de l'analyse de parcimonie comme des homoplasies. Cette hypothèse n'est pas parcimonieuse mais c'est probablement l'hypothèse la plus judicieuse en l'absence d'une étude complète sur les Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) aquatiques fossiles et actuels.

Certains problèmes ont également été soulevés notamment celui des structures anatomiques qui ont été divisées en plusieurs caractères pour les besoins de l'analyse cladistique. Ces divisions sont parfois arbitraires et ne rendent pas toujours bien compte de la morphologie d'ensemble et des différents traits évolutifs au sein du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ». Ces évolutions sont d'ailleurs progressives, continues, avec des formes intermédiaires selon les structures, d'où la difficulté de fractionner les caractères en plusieurs états. Le point important apporté par cette analyse est la réflexion sur les caractères de base du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » qui a permis de mieux cerner la polarisation de ces caractères afin d'établir une hypothèse de travail et des diagnostics adaptées. Ces caractères de base sont d'ailleurs valables pour les autres Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) aquatiques. Il a été noté que les carapaces des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) d'eau douce présentent des caractères fortement homoplasiques, et que les formes du groupe des « Ptychogasteridae » présentent très tôt (dans le temps et dans leur évolution) des apomorphies qui ne seront présentes que beaucoup plus tard dans le groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* ». C'est pour cela que les « Ptychogasteridae » n'ont pas été inclus dans l'analyse cladistique. Un « test » d'analyse cladistique informatisée a été fait à partir des caractères établis dans ce travail en ajoutant certains taxons des « Ptychogasteridae » (*Hummelemys* n. g., *Merovemys* n. g., *Ptychogaster*), les résultats montrent que ces derniers sont le groupe-frère de *Mauremys* ! Bien sur, ce test a été fait « par curiosité » et pour une analyse complète, il serait nécessaire d'ajouter des caractères et de diversifier certains autres. Mais ceci illustre bien les problèmes d'homoplasie rencontrés dans ce travail.

A l'issue de cette étude, les grands tendances évolutives du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » ont été dégagées et sont, en partie ou en totalité, les mêmes que celles de nombreux groupes de chéloniens et plus particulièrement des différents groupes ou complexes au sein des Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988) d'eau douce. Ce sont l'élargissement des vertébrales (notamment de la vertébrale 1) par rapport aux sillons intercostaux et par rapport à la nucale, l'allongement et étrécissement de la nucale, l'allongement des premières périphériques, la réduction de la pygale, la réduction des suprapygaes en largeur, l'allongement des marginales et de la cervicale sur les faces interne

et externe de la dossière, la réduction des processus plastraux, l'élargissement du plastron et la réduction des encoches axillaires et inguinales, l'avancée du sillon huméro-pectoral, le recul de la pointe des gulaires, la réduction en largeur ventrale et antérieure des gulaires, le développement d'une saillie gulaire, le développement du repli des écailles sur la face interne du plastron, le développement en longueur du bourrelet gulaire, l'allongement de la symphyse épiplastrale (avec généralement une saillie gulaire), la réduction en longueur des hyoplastrons à la symphyse mais pas latéralement (sutures épi-hyoplastrales fortement dirigées vers l'avant latéralement), l'étrécissement de l'encoche anale.

Une majorité de ces évolutions conduisent au final à une meilleure protection : les membres, la queue, la tête et les parties molles sont mieux protégés. Parmi ces évolutions, dans le groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* », certains caractères peuvent sembler réversifs, bien que ne retournant pas à l'état des tortues les plus primitives comme, par exemple, l'élargissement des vertébrales par rapport aux sillons intercostaux.

### Apports à la biostratigraphie et à la paléobiogéographie

En dernier lieu, un schéma de dispersion des tous premiers Testudinoidea (sensu Gaffney & Meylan, 1988) aquatiques a été établi, la mise à jour des gisements français à chéloniens a été effectuée. Ce dernier point a permis d'établir une biostratigraphie des chéloniens continentaux en France et une biostratigraphie du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » en Europe occidentale. L'analyse des divers documents montre que même si les chéloniens continentaux ne sont pas des marqueurs biostratigraphiques précis, la présence de certains taxons dans les gisements permet tout de même de donner une évaluation de l'âge de ceux-ci. Les chéloniens continentaux sont tout de même de bons marqueurs d'un point de vue paléoenvironnemental et climatique. Les différentes associations de chéloniens dans les gisements permettent d'établir des scénarios écologiques et paléoenvironnementaux. Les différentes variations climatiques du Tertiaire et du Quaternaire sont bien visibles et notamment la mise en place de gradients climatiques. Le groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » est très diversifié dès l'Eocène inférieur et dans la première moitié de l'Eocène moyen. Concernant la monophylie du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » et l'arrivée de formes immigrantes de l'Est à l'Oligocène et au Miocène, nous avons vu que rien ne va à l'encontre d'une évolution sur place du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » mais rien ne permet de l'affirmer non plus. La présence très tôt dans l'Oligocène de certaines de ces formes suggère une origine naturelle en Europe occidentale. A partir du Miocène, plus particulièrement à partir du Miocène moyen, *Mauremys* est le seul représentant du groupe en Europe occidentale.

### Perspectives

D'ores et déjà, les formes du groupe « *Palaeochelys* s. l. – *Mauremys* » et celles du groupe des « Ptychogasteridae » sont bien définies. Des hypothèses phylogénétiques et paléobiogéographiques ont été établies pour ces deux groupes mais celles-ci sont à tester par la phylogénie et par des analyses cladistiques intégrant les formes actuelles et fossiles mondiales. Pour l'instant, les relations phylogénétiques de tous les Testudinoidea (sensu Gaffney & Meylan, 1988) aquatiques fossiles et actuels restent encore très ambiguës. Pour mieux comprendre celles-ci, dans un travail futur, il serait donc nécessaire de mieux étudier et de redéfinir les formes du début du Tertiaire d'Asie (*Hokouchelys*, *Elkemys*...) ; les formes du genre américain *Echmatemys* ; les formes du Tertiaire d'Europe de l'Est, d'Europe centrale et

de la bordure occidentale asiatique ; d'intégrer des taxons fossiles dans les phylogénies actuellement proposées ; de mieux étudier les carapaces des Testudinoidea (sensu Gaffney & Meylan, 1988) aquatiques afin de mieux estimer la variabilité intra-spécifique et inter-spécifique dans le but d'établir des modèles applicables aux fossiles ; d'ajouter des caractères des carapaces conjointement à ceux des crânes et des vertèbres qui ont été utilisés dans les phylogénies actuellement proposées (celles-ci ne prenant pas ou peu en compte ces premiers caractères).







# **BIBLIOGRAPHIE**



- AGUILAR, J.-P., MICHAUX, J., NURY, D., SUDRE, J., TOURAINE, F. & VIANEY-LIAUD, M., 1978. Découverte d'un gisement très riche (Mammifères et Mollusques principalement) à Venelles (Bouches-du-Rhône), premier niveau repère important dans la série du "Gypse d'Aix". *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série D*, 287: 439-442.
- AKHMETIEV, A. M., 1996. Ecological crises of the Paleogene and Neogene in Extratropical Eurasia and their putative causes. *Paleontological Journal*, 30(6): 738-748.
- AZANZA, B., BROIN, F. DE, GALOYER, A., GINSBURG, L. & ZOUHRI, S., 1993. Un nouveau site à Mammifères dans le Miocène supérieur d'Aubignas (Ardèche). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II*, 317: 1129-1134.
- AMMON, L. V., 1911. Schilkröten aus dem Regensburger Braunkohlenton. *Jahresbericht Naturwissenschaftlichen Vereins zu Regensburg*, 12: 1-35.
- ANTOINE, P.-O., 2000. Origine et différenciation des Elasmotheriina parmi les Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) : Analyse cladistique et implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques. *Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 349 p.
- ANTOINE, P.-O., DURANTHON, F. & TASSY, P., 1997. L'Apport des grands Mammifères (Rhinocérotidés, Suoïdés, Proboscidiens) à la connaissance des gisements du Miocène d'Aquitaine (France). *Actes du Congrès Biochrom'97, J.P Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, E.P.H.E.*, 21: 581-590.
- AUGÉ, M., 1993. Répartition et dynamisme des faunes de Lacertilia et d'Amphisbaenia dans l'Eocène européen. *Palaeovertebrata*, 22(2-3): 51-71.
- AUGÉ, M., DUFFAUD, S., LAPPARENT DE BROIN, F., DE, RAGE, J.-C. & VASSE, D., 1997. Les amphibiens et les reptiles de Prémontré (Cuisien, Bassin parisien) : une herpétofaune de référence pour l'Eocène inférieur. *Géologie de la France*, 1: 23-33.
- AUGÉ, M., GINSBURG, L., LAPPARENT DE BROIN, F., DE, MAKINSKY, M., MOURER, C., POUIT, D. & SEN, S., 2002. Les Vertébrés du Miocène moyen de Contres (Loir-et-Cher, France). *Revue de Paléobiologie*, 21(2) : 819-852.
- AYMAR, J., 1992a. Note sur la découverte d'une tortue nouvelle *Chelydropsis* sp. dans le Pliocène Roussillonnais (Rusciniens). *Naturalia Ruscinonensia, Revue de la Société d'Histoire Naturelle de Perpignan et des Pyrénées-Orientales, Série Générale, Section Paléontologie*, 2: 27-32.
- AYMAR, J., 1992b. Nouvelles découvertes de vertébrés dans le Pliocène (Rusciniens) du Roussillon. *Naturalia Ruscinonensia, Revue de la Société d'Histoire Naturelle de Perpignan et des Pyrénées-Orientales, Série Générale, Section Paléontologie*, 2: 5-24.
- BACHMAYER, F., 1957. Ein fossiler Schildkrötenrest (*Clemmys ukoi* nov. spec.) aus oberpannonischen Süßwasserablagerungen von Gramatneusiedl (südliches Wiener Becken). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, Geologie und Paläontologie*, 61: 78-89.
- BACHMAYER, F. & MLYNARSKI, M., 1983. Die fauna der pontischen Höhlen- und Spaltenfüllungen bei Kohfidisch, Burgenland (Österreich). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 85A: 107-128.
- BALDI, T., 1984. The terminal Eocene and Early Oligocene events in Hungary and the separation of an anoxic, cold Paratethys. *Eclogae Geologicae Helveticae*, 77(1): 1-27.
- BARNES, B., 1926. Eine Eozäne Wirbeltier-Fauna aus der Braunkohle des Geiseltals. *Jahrbuch des Halleschen Verbands für die Erforschung der Mitteldeutschen Bodenschätze. Halle a. d. S.*, 6: 5-24.

- BAUT, J.-P., 1993. Contribution à l'étude des Elasmobranches oligocènes du Bassin de Paris. 1 : Révision des Elasmobranches du Stampien (Oligocène inférieur) de la région d'Etampes, Essonne, France. *Cossmanniana, H. -s.*, 2: 1-12.
- BEARD, C. & DAWSON, M. R., 1999. Intercontinental dispersal of Holarctic land mammals near the Paleocene/Eocene boundary : paleogeographic, paleoclimatic and biostratigraphic implications. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 170(5): 697-706.
- BENTON, M. J. & SPENCER, P. S., 1995. *Fossil Reptiles of Great Britain*. GCR n°10, Chapman & Hall, London, 386 p.
- BERGER, J.-P., 1998. 'Rochette' (Upper Oligocene, Swiss Molasse) : a strange example of fossil assemblage. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 101: 95-110.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1932. Sur une *Clemmys* de la Débruge. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 64: 403-409.
- BERGOUNIOUX, F.-M., 1933a. Sur une nouvelle espèce de *Testudo* du bassin Lutétien de Palette. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 65: 508-520.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1933b. Monographie paléontologique de la faune de vertébrés des Sables de Montpellier. II : Chéloniens. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 23: 1-32.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1934. Monographie de quelques chéloniens fossiles conservés au Muséum de la ville de Marseille. *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille*, 26(3): 1-19.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1935. Contribution a l'étude paléontologique des chéloniens: Chéloniens fossiles du Bassin d'Aquitaine. *Mémoires de la Société Géologique de France (nouvelle série)*, 25: 1-215.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1936a. Monographie des Chéloniens fossiles conservés au Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 31: 1-40.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1936b. *Broilia manuascensis*, nov. sp. Tortue paludine de l'Oligocène de Manosque. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 6: 59-62.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1936c. Chéloniens fossiles conservés au Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 64: 50-68.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1938. Chéloniens fossiles d'Espagne. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 72: 257-288.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1953a. Chéloniens fossiles des terrains tertiaires de la Vénétie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 236: 222-224.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1953b. Les gisements de Chéloniens fossiles de la Vénétie. *78ème Congrès des Sociétés Savantes, Section des Sciences*, 87-92.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1954. Les Chéloniens fossiles des terrains tertiaires de la Vénétie. *Memorie degli Istituti di Geologia e Mineralogia dell'Università di Padova*, 18: 1-115.
- BERGOUNIOUX, F. M., 1958. Les reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Estudios Geologicos*, 14(39): 129-219.
- BERRY, J. F. & SHINE, R., 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in Turtles (Order Testudines). *Oecologia*, 44: 185-191.
- BICKHAM, J. W., 1975. A cytosystematic study of turtles in the genera *Clemmys*, *Mauremys*, and *Sacalia*. *Herpetologica* 31:198-204.
- BICKHAM, J. W. & BAKER, R. J., 1976. Chromosome homology and evolution of emydid turtles. *Chromosoma*, 54: 201-219.

- BICKHAM, J. W. & CARR, J. L., 1983. Taxonomy and Phylogeny of the higher categories of Cryptodiran Turtles based on a cladistic analysis of chromosomal data. *Copeia*, 4: 918-932.
- BIOCHROM'97, 1997. Tableaux de corrélations et synthèses. *Actes du Congrès Biochrom'97*, J.P. Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, E.P.H.E.*, 21: 769-805.
- BOHLIN, B., 1953. *Fossil Reptiles from Mongolia and Kansu*. Reports from the Scientific Expedition to the North-Western Provinces of China under Leadership of Dr Sven Hedin, The Sino-Swedish Expedition, 37, VI, Vertebrate Palaeontology, 6, 113 p.
- BÖHME, W. & LANG, M., 1991. The reptilian fauna of the Late Oligocene locality Rott near Bonn (Germany) with special reference to the taxonomic assignment of « *Lacerta* » *rottensis* von Meyer, 1856. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 9: 515-525.
- BONIS, L. D., 1973. Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Perissodactyles. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, série C, Sciences de la Terre*, 28: 1-192.
- BONIS, L. D. & GUINOT, Y., 1987. Le gisement de vertébrés de Thézels (Lot) et la limite Oligo-Miocène dans les formations continentales du Bassin d'Aquitaine. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 10: 49-58.
- BOTEZ, J., 1921a. Sur quelques tortues éocènes du genre *Ocadia*. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4e sér., 21: 80-86.
- BOTEZ, J., 1921b. Sur quelques tortues éocènes du genre *Ocadia*. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4e sér., 21: 111-112.
- BOUR, R. & DUBOIS, A., 1986. Nomenclature ordinale et familiale des Tortues (Reptilia). Note complémentaire. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 55(3): 87-90.
- BOUR, R. & MARAN, J., 1998. Taxinomie de *Mauremys leprosa* (Schweigger, 1812) dans le sud du Maroc : la "Tortue aux yeux bleus" (Reptilia, Chelonii, Geoemydidae). *Manouria*, 1(2): 1-20.
- BOURGAT, R. & BOUR, R., 1983. La Tortue géante de Perpignan *Cheirogaster perpigniana* (Depéret, 1885). *Bulletin de la Société Agricole, Scientifique et Littéraire des Pyrénées-Orientales*, 21: 167-177.
- BRAMBLE, D. M., 1974. Emydid Shell Kinesis : Biomechanics and Evolution. *Copeia*, 3: 707-727.
- BRAVARD, A., 1844. Considérations sur la distribution des mammifères terrestres fossiles dans le département du Puy-de-Dôme. *Annales scientifiques, littéraires et industrielles d'Auvergne*, 16: 402-439.
- BRINKMAN, D. B. & PENG, J.-H., 1993a. *Ordosemys leios*, n. gen., n. sp., a new turtle from the Early Cretaceous of the Ordos Basin, Inner Mongolia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30: 2128-2138.
- BRINKMAN, D. B. & PENG, J.-H., 1993b. New material of *Sinemys* (Testudines, Sinemydidae) from the Early Cretaceous of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30: 2139-2152.
- BROIN, F. DE, 1970. Découverte d'une tortue (*Ptychogaster* sp.) dans le Sannoisien (Lattorfien) des mines de Potasse d'Alsace. *Bulletin du Service de la Carte Géologique d'Alsace-Lorraine*, 23(2): 85-91.
- BROIN, F. DE, 1977. Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série C*, 38: 1-366.
- BROIN, F. DE, 1978. La poche à Phosphate de Ste-Néboule (Lot) et sa faune de vertébrés du Ludien supérieur. 3 : Chéloniens. *Palaeovertebrata*, 8(2-4): 181-190.

- BRUIJN, H. D., DAAMS, R., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P. & MORALES, J., 1992. Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy*, 26(2-3): 65-118.
- BRUNET, M. & GABILLY, J., 1981. Découverte d'une faune de Vertébrés bartoniens dans le Tertiaire continental du Seuil du Poitou. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 23(1): 95-100.
- BRUNET, M., JEHENNE, Y. & RINGEADE, M., 1977. Note préliminaire concernant la découverte d'une faune et d'une flore du niveau de Ronzon dans l'Oligocène inférieur du Bassin d'Aquitaine. *Géobios*, 10(1): 109-112.
- BULOT, C. & GINSBURG, L., 1993. Gisements à Mammifères miocènes du Haut-Armagnac et âge des plus anciens Proboscidiens d'Europe occidentale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II*, 316: 1011-1016.
- BULOT, C., GINSBURG, L. & TASSY, P., 1992. Le gisement à mammifères miocènes de Castenau-d'Arbieu (Gers). Données nouvelles et implications biostratigraphiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II*, 314: 533-537.
- BUSACK, S. D. & ERNST, C. H., 1980. Variation in Mediterranean populations of *Mauremys* Gray, 1869 (Reptilia, Testudines, Emydidae). *Annals of Carnegie Museum*, 49: 251-264.
- CAGLE, F. R., 1946. The growth of the Slider Turtle, *Pseudemys scripta elegans*. *The American Midland Naturalist*, 36: 685-729.
- CAHUZAC, B. & CLUZAUD, A., 1998. Observations géologiques sur la carrière de Bougue (Landes) et animations scientifiques dans cette commune. *Bulletin de la Société de Borda*, 451: 413-442.
- CARR, J. L. & BICKHAM, J. W., 1986. Phylogenetic implications of karyotypic variation in the Batagurinae (Testudines : Emydidae). *Genetica*, 70: 89-106.
- CHEN, G., 1983. Chelonien fossils from Xinzhou Basin of Hubei Province. *Vertebrata Palasiatica*, 21(1): 42-48.
- CHEN, B.-Y., MAO, S.-H. & LING, Y.-H., 1980. Evolutionary relationships of Turtles suggestes by immunological cross-reactivity of albumins. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 66B: 421-425.
- CHEYLAN, M., 1981. Biologie et écologie de la Tortue d'Hermann *Testudo hermanni* Gmelin, 1789. Contribution de l'espèce à la connaissance des climats quaternaires. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, E.P.H.E.*, 13 : 1-383.
- CHKHIKVADZE, V. M., 1970a. Les plus anciennes tortues cénozoïques d'URSS. [en russe]. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR*, 60(3): 749-752.
- CHKHIKVADZE, V. M., 1970b. Nouvelles tortues de l'Eocène supérieur de Zajsan et oligomérisation des écailles cornées du plastron de quelques Testudinata. [en russe]. *Bulletin de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S.*: 58-62.
- CHKHIKVADZE, V. M., 1970c. Classification de la sous-classe des Testudinata. [en russe]. *16<sup>ème</sup> Section Scientifique de l'Institut de Paleobiologie*, Académie des Sciences, Géorgie: 7-8.
- CHKHIKVADZE, V. M., 1971. Nouvelles tortues de l'Oligocène du Kazakhstan et position systématique de quelques espèces fossiles de Mongolie. [en russe]. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR*, 62(2): 489-492.
- CHKHIKVADZE, V. M., 1973. Les tortues du tertiaire de la dépression Zajsan Depression.[en russe]. Metsniereba, Tbilisi, 104 p.
- CHKHIKVADZE, V. M., 1976. Sur le statuts de quelques tortues fossiles de Mongolie, de Chine et de l'Est du Kazakhstan. [en russe]. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR*, 82(3): 745-748.

- CHKHIKVADZE, V. M., 1983. *Les Tortues fossiles du Caucase et du nord de la Mer Noire*. [en russe]. Metzniereba, Tbilissi, 149 p.
- CHKHIKVADZE, V. M., 1987. Sur la classification et les caractères de certaines tortues fossiles d'Asie, rares et peu étudiées. *Studia Geologica Salmanticensia, Studia Palaeocheloniologica*, 2(3): 55-86.
- CHKHIKVADZE, V. M., 1989. *Les Tortues du Néogène d'URSS*. [en russe]. AN GSSR, Institut Paleobiologii. Izd. "Metsniereba", Tbilisi. 104 p.
- CHKHIKVADZE, V. M., 1990. *Les Tortues du Paléogène d'URSS*. [en russe]. AN GSSR, Institut Paleobiologii. Izd. "Metsniereba", Tbilisi. 95 p.
- CLEEVELY, R. J., 1983. *World palaeontological collections*. British Museum (Natural History) and Mansell Publishing Limited, London, England, 365 p.
- COMTE, B., 2000. Rythme et modalités de l'évolution chez les rongeurs à la fin de l'Oligocène. Leurs relations avec les changements de l'environnement. *Palaeovertebrata*, 29(2-4): 83-360.
- CROCHET, J.-Y., 1984. Géologie et paléontologie de la partie septentrionale du fossé oligocène des Matelles (Hérault, Sud de la France). *Géologie de la France*, 1-2: 91-104.
- CROCHET, J.-Y. & WELCOMME, J.-L., 1988. Fossiles du Pic Saint-Loup, Musée des Matelles 20 Mars – 29 Mai 1988. Ville des Matelles / Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution, Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier II. 27 p.
- CROUZEL, F., 1975. La faune de Castelnau-Barbarens (Gers) : Helvétien moyen du gisement du Tachon. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 111(3-4): 288-299.
- CUVIER, G., 1810. Mémoire sur les os de reptiles et de poissons des carrières à plâtre des environs de Paris. *Annales du Muséum d'Histoire naturelle de Paris*, 16: 115-134.
- CUVIER, G., 1822. Recherches sur les ossements fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. Tome 3, Chap. 3, 3<sup>ème</sup> section, p. 329-335, A-S E d'Ocagne, Paris.
- CUVIER, G., 1824. Recherches sur les ossements fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. Tome V, 2<sup>e</sup> partie, p. 1-547, A-S E d'Ocagne, Paris.
- CUVIER, G., 1836. Recherches sur les ossements fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. 4<sup>ème</sup> Ed. Atlas, vol. I.
- DALEY, B. & BALSON, P., 1999. *British Tertiary stratigraphy*. Joint Nature Conservation Committee : Geological Conservation Review 15: 388 p.
- DANILOV, I. G., 1998. Phylogenetic relationships of Lindholmemydid turtles (Testudines : Lindholmemydidae). *Societas Europaea Herpetologica, 9th Ordinary General Meeting, Chambéry, France, 25-28 August 1998 (1 p.)*.
- DANILOV, I. G., 1999. A new Lindholmemydid genus (Testudines : Lindholmemydidae) from the Mid-Cretaceous of Uzbekistan. *Russian Journal of Herpetology*, 6(1): 63-71.
- DANILOV, I. G., 2001. Morphology of early Testudinoids and relationships of Cryptodiran Turtles. Abstracts of papers, 61th Annual Meeting SVP Bozeman, Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(3 (suppl.)): 43A.
- DANILOV, I. G., BOLOTSKY, Z. L., AVERIANOV, A. O. & DONCHENKO, I. V., 2002. A new genus of Lindholmemydid turtle (Testudines : Testudinoidea) from the Late Cretaceous of the Amur River Region, Russia. *Russian Journal of Herpetology*, 9(2): 155-168.
- DANILOV, I. G. & SUKHANOV, V. B., 2001. New data on lindholmemydid turtle *Lindholmemys* from the Late Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46(1): 125-131.



- DARESTE DE LA CHAVANNE, J., 1913. Sur l'Oligocène de la vallée de la Bresbre (Allier). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 13(4ème série): 224-231.
- DARGA, R., BÖHME, M., GÖHLICH, U. & RÖSSNER, G., 1999. Reste höherer Wirbeltiere aus dem Alttertiär des Alpenvorlandes bei Siegsdorf/Oberbayern. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, 39: 91-114.
- DE STEFANO, G., 1902. Studio sull'*Emys cuvieri* de Stefano dell'eocene superiore parigino. *Bollettino della Società Zoologica Italiana*, 11 :37-68.
- DE STEFANO, G., 1903. *Ptychogaster* miocenici della Francia conservati nel Museo di Storia naturale di Parigi. *Palaeontographica Italica*, 9: 61-94.
- DE STEFANO, G., 1905. Les Ocadies fossiles. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 44: 37-47.
- DE STEFANO, G., 1915. Note sopra alcune tartarughe fossili della sezione Cryptodira. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 54: 65-84.
- DÉGREMONT, E., DUCHAUSSOIS, F., HAUTEFEUILLE, F., LAURAIN, M., LOUIS, P. & TÉTU, R., 1985. Paléontologie : Découverte d'un gisement du Cuisien tardif à Prémontré (Aisne). *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris*, 22(2): 11-18.
- DEPÉRET, C., 1885. *Description géologique du Bassin tertiaire du Roussillon*. Masson, Paris, 274 p.
- DEPÉRET, C., 1890. Sur la découverte d'une tortue de terre géante au mont Léberon. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 110(17): 915-917.
- DEPÉRET, C., 1906. Los vertebrados del Oligoceno inferior de Tarrega (Prov. de Lerida). *Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, 5(21).
- DEPÉRET, C. & DONNEZAN, A., 1890. Les Animaux Pliocènes du Roussillon. Classe des Reptiles. Ordre des Chéloniens. *Mémoires de la Société géologique de France. Paléontologie.*, 3: 140-168.
- DUCREUX, J. L., HUGUENEY, M. & TRUC, G., 1985. La formation des calcaires et lignites de Sigonce (Oligocène moyen, Bassin de Forcalquier, Alpes-de-Haute-Provence) : datation à l'aide des mammifères; reconstitution des milieux de dépôts. *Géobios*, 18(1): 109-114.
- DUPRAT, M., 1997. Les faciès à Mammifères (MP 6 à MP 16) dans le Nord-Est du Bassin de Paris (France) : argumentation du modèle tectono-sédimentaire des dépôts paléogènes. *Actes du Congrès BiochroM'97, J.P Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, E.P.H.E.*, 21: 315-336.
- DURANTHON, F., 1991. Biozonation des molasses continentales oligo-miocènes de la région toulousaine par l'étude des mammifères. Apports à la connaissance du bassin d'Aquitaine (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, série II*, 313: 965-970.
- DURANTHON, F. & CAHUZAC, B., 1997. Eléments de corrélation entre échelles marines et continentales : les données du Bassin d'Aquitaine au Miocène. *Actes du Congrès BiochroM'97, J.P Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, E.P.H.E.*, 21: 591-608.
- DUTHEIL, D. B., MOREAU, F. & DELHAYE-PRAT, V., 2002. Cycle sédimentaire et vertébrés d'une formation peu connue du Bassin de Paris, l'unité des Sables de Bourguillemont (Oise, France) (Paléocène supérieur). *Geodiversitas* 24 (4): 753-764.
- ENGESSER, B., 1990. Die Eomyidae (Rodentia, Mammalia) der Molasse der Schweiz und Savoyens. Systematik und Biostratigraphie. *Mémoires Suisses de Paléontologie*, 112: 1-144.

- ENGESSER, B. & MÖDDEN, C., 1997. A new version of the biozonation of the Lower Freshwater Molasse (Oligocene and Agenien) of Switzerland and Savoy on the basis of fossil mammals. *Actes du Congrès BiochroM'97, J.P Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, E.P.H.E.*, 21: 475-499.
- ERNST, C. H., LOVICH, J. E., LAEMMERZAHN, A. F. & SEKSCIENSKI, S., 1997. A comparison of plastral scutes lengths among members of the Box Turtle genera *Cuora* and *Terrapene*. *Chelonian Conservation and Biology*, 2(4): 603-607.
- ERNST, C. H., WILGENBUSCH, J. C., BOUCHER, T. P. & SEKSCIENSKI, S. W., 1998. Growth, allometry and sexual dimorphism in the Florida Box Turtle, *Terrapene carolina bauri*. *Herpetological Journal*, 8: 72-78.
- ESCARGUEL, G., 1999. Les Rongeurs de l'Eocène inférieur et moyen d'Europe Occidentale. Systématique, phylogénie, biochronologie et paléobiogéographie des niveaux-repères MP 7 à MP 14. *Palaeovertebrata*, 28(2-4): 89-351.
- ESCARGUEL, G., MARANDAT, B. & LEGENDRE, S., 1997. Sur l'âge numérique des faunes de Mammifères du Paléogène d'Europe Occidentale, en particulier celles de l'Eocène inférieur et moyen. *Actes du Congrès BiochroM'97, J.P Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, E.P.H.E.*, 21: 443-460.
- ESTES, R. & HUTCHISON, J. H., 1980. Eocene lower vertebrates from Ellesmere Island, Canadian Arctic Archipelago. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 30: 325-347.
- FARRIS, J. S., 1988. Hennig86: computer program and documentation. Distribué par l'auteur.
- FAUJAS-DE-SAINT-FOND, B., 1803. Mémoire sur une grosse dent de requin, et sur un écusson fossile de tortue, trouvés dans les carrières des environs de Paris. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris*, 2: 103-109.
- FEUGUEUR, L., 1963. *L'Yprésien du Bassin de Paris. Essai de monographie stratigraphique*. Impr. Nat., Paris, 568 p.
- FORSMAN, A. & SHINE, R., 1995. Sexual size dimorphism in relation to frequency of reproduction in Turtles (Testudines : Emydidae). *Copeia*, 3(727-729).
- FRANZEN, J. L. & HAUBOLD, H., 1987. The biostratigraphic and palaeoecologic significance of the Middle Eocene locality Geiseltal near Halle (German Democratic Republic). *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A), Geologie und Paläontologie*, 10: 93-100.
- FUENTE, M. S., DE LA, & LAPPARENT DE BROIN, F., DE, 1997. An Araripemys-like decorated pleurodire turtle in the Paleocene of northwestern Argentina. *Geobios*, 30(2): 235-242.
- GAFFNEY, E. S., 1975. A phylogeny and classification of the higher categories of Turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 155(5): 387-436.
- GAFFNEY, E. S., 1979. Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 164(2): 65-376.
- GAFFNEY, E. S., 1984. Historical analysis of theories of Chelonian relationship. *Systematic Zoology*, 33(3): 283-301.
- GAFFNEY, E. S., 1990. The comparative osteology of the Triassic Turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 194: 1-263.
- GAFFNEY, E. S., 1996. The postcranial morphology of *Meiolania platiceps* and a review of the Meiolaniidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 229: 1-165.
- GAFFNEY, E. S., HUTCHISON, J. H., JENKINS, F. A. & MEEKER, L. J., 1987. Modern Turtle Origins : The Oldest Known Cryptodire. *Science*, 237: 289-291.

- GAFFNEY, E. S., KOOL, L., BRINKMAN, D. B., RICH, T. H. & VICKERS-RICH, P., 1998. *Otwayemys*, A New Cryptodiran Turtle from the Early Cretaceous of Australia. *American Museum Novitates*, 3233: 1-28.
- GAFFNEY, E. S. & MEYLAN, P. A., 1988. A phylogeny of turtles. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume 1 : Amphibians, Reptiles, Birds*. M. J. Benton (Ed.), Systematics Association Special Volume 35A, Clarendon Press, Oxford, p. 157-219.
- GAFFNEY, E. S., MEYLAN, P. A. & WYSS, A. R., 1991. A computer assisted analysis of the relationship of the higher categories of turtles. *Cladistics*, 7: 313-335.
- GAUDANT, J., 1978. Sur une nouvelle espèce de Poissons Téléostéens Cyprinodontiformes de l'Oligocène des environs de Manosque (Alpes de Haute-Provence). *Géologie Méditerranéenne*, 5(2): 281-290.
- GAUDANT, J., 1993. The Eocene Freshwater Fish-Fauna of Europe from palaeobiogeography to palaeoclimatology. *Kaupia*, 3: 231-244.
- GERVAIS, P., 1859. *Zoologie et paléontologie française : Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe*. Arthus Bertrand, Paris, 544 p.
- GERVAIS, P., 1867-1869. *Zoologie et paléontologie française. Nouvelles recherches sur les animaux fossiles et vivants*. Arthus Bertrand, Paris, 263 p.
- GHEERBRANT, E., CODREA, V., HOSU, A., SEN, S., GUERNET, C., LAPPARENT DE BROIN, F., DE & RIVELINE, J., 1999. Découverte de vertébrés dans les Calcaires de Rona (Thanétien ou Sparnacien), Transylvanie, Roumanie : les plus anciens mammifères cénozoïques d'Europe Orientale. *Eclogae Geologicae Helvetica*, 92: 517-535.
- GIBBONS, J. W. & LOVICH, J. E., 1990. Sexual dimorphism in Turtles with emphasis on the Slider Turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetological Monographs*, 4: 1-29.
- GILMORE, C. W., 1931. Fossil Turtles of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 59: 213-257.
- GINSBURG, L., 2000. Chronologie des dépôts miocènes du Blésois à la Bretagne. *Symbioses*, 2: 3-16.
- GINSBURG, L., ARQUES, J., BROIN, F. D., LE CALVEZ, Y., MOUTON, J., OBERT, D., PRIVÉ-GILL, C. & ROUCAN, J.-P., 1977. Découverte d'une faune de Mammifères dans le Lutétien supérieur de la Défense, à Puteaux, près Paris (Hauts-de-Seine). *Comptes Rendus Sommaires de la Société Géologique de France*, 1977(6): 311-313.
- GINSBURG, L. & BONNEAU, M., 1995. La succession des faunes de mammifères miocènes de Pontigné (Maine-et-Loire, France). *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, 4ème série, section C*, 2-4: 313-328.
- GINSBURG, L., BROIN, F. D., CROUZEL, F., DURANTHON, F., ESCUILLÉ, F., JUILLARD, F. & LASSAUBE, S., 1991. Les vertébrés du Miocène inférieur de Barbotan-Les-Thermes (Gers). *Annales de Paléontologie*, 77(3): 161-216.
- GINSBURG, L., CHENEVAL, J., JANVIER, P., POUIT, D. & SEN, S., 2000. Les Vertébrés des sables continentaux d'âge orléanien inférieur (MN 3) de Mauvières à Marcilly-sur-Maulne (Indre-et-Loire), La Brosse à Meigné-le-Vicomte (Maine-et-Loire) et Chitenay (Loir-et-Cher). *Geodiversitas*, 22(4): 597-631.
- GITTON, J. L., LOZOUET, P. & MAESTRATI, P., 1986. Biostratigraphie et paléoécologie des gisements types du Stampien de la région d'Etampes (Essonne). *Géologie de la France*, 1(3-101).

- GLAESSNER, M. F., 1926. Neue Emydenfunde aus dem Wiener Becken und die fossilen *Clemmys*-Arten des Mittelmeergebietes. *Sitzungsberichte-Bayerische Akademie der Wissenschaften in Wien, mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 135: 51-71.
- GMIRA, S., 1995. *Etudes des Chéloniens fossiles du Maroc*. Cahiers de Paléontologie, CNRS Ed., 140 p.
- GODINOT, M., BROIN, F. DE, BUFFETAUT, E., RAGE, J. C. & RUSSELL, D., 1978. Dormaal : une des plus anciennes faunes éocènes d'Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série D*, 287: 1273-1276.
- GODINOT, M., CROCHET, J.-Y., HARTENBERGER, J.-L., LANGE-BADRÉ, B., RUSSELL, D. E. & SIGÉ, B., 1987. Nouvelles données sur les mammifères de Palette (Eocène inférieur, Provence). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 10: 273-288.
- GODINOT, M & LAPPARENT DE BROIN, F. DE, sous presse. In favour of a mammalian and reptilian dispersal from Asia to Europe during the Paleocene-Eocene boundary interval. *Deinsea*.
- GOMEZ-ALBA RUIZ, J., 1997. Catálogo razonado de los vertebrados fósiles de España del Museo de Geología de Barcelona (1882-1982). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 6, 289 p.
- GRAHAM, T. E. & DOYLE, T. S., 1979. Dimorphism, courtship, eggs, and hatchlings of the Blanding's Turtle, *Emydoidea blandingii* (Reptilia, Testudines, Emydidae) in Massachusetts. *Journal of Herpetology*, 13(1): 125-127.
- GRADSTEIN, F. M. & SRIVASTAVA, S. P. 1980. Aspects of Cenozoic stratigraphy and paleoceanography of the Labrador sea and Baffin sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 30: 261-295.
- GRAVES, L., 1847. Essai sur la topographie géognostique du département de l'Oise. Imp. A. Desjardins. 804 p.
- GRAY, J. E., 1831. *Synopsis reptilium; or short descriptions of the species of reptiles. Part I. - Cataphracta, tortoises, crocodiles, and enaliosaurians*. London, Treutel, Wurtz & Co, 85 p.
- GROESSENS-VAN DYCK, M.-C., 1978. Étude des tortues et des alligators de l'Éocène moyen de Messel conservés au musée de la ville de Dortmund. *Dortmunder Beiträge zur Landeskunde Naturwissenschaften Mitteilungen*, 12: 79-95.
- GUIEU, G., 1969. Carte Géologique 1/50 000 Aubagne-Marseille, XXXI-XXXII-45, Note explicative. Ed. BRGM, Orléans.
- HARTENBERGER, J.-L., SIGÉ, B. & SUDRE, J., 1969. Les gisements de Vertébrés de la région montpelliéraine. 1 : Gisements éocènes. *Bulletin du Bureau de Recherches Géologiques et Minières, section 1*, 1: 7-18.
- HARTENBERGER, J.-L., SIGÉ, B., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., 1970. Nouveaux gisements de Vertébrés dans le bassin tertiaire d'Alès (Gard). *Bulletin de la Société Géologique de France, 7ème série*, 12(5): 879-885.
- HAUBOLD, H., 1989. Die referenzfauna des Geiseltalium, MP levels 11 bis 13 (Mittelozeän, Lutetium). *Palaeovertebrata*, 19(3): 81-93.
- HAUBOLD, H. & KRUMBIEGEL, G., 1984. *Typenkatalog der Wirbeltiere aus dem Eozän des Geiseltales*. Halle (Saale), 67 p.
- HAUBOLD, H. & HELLMUND, M., 1997. Contribution of the Geiseltal to the Paleogene biochronology and the actual perspective of the Geiseltal district. *Actes du Congrès BiochroM'97, J.P Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, E.P.H.E.*, 21: 353-359.

- HAUBOLD, H. & HELLMUND, M., 1998: The Geiseltalmuseum of the Institute of Geological Sciences, University Halle-Wittenberg. Epicontinental Triassic International Symposium. *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften, B*, 6: 11-18.
- HAY, O. P., 1908. The fossil turtles of North America. *Carnegie Institution of Washington Publication*, 75: 1-568.
- HERVET, S., 2000. Tortues du Quaternaire de France : critères de détermination, répartitions chronologique et géographique. *Mésogée*, 58: 3-47.
- HERVET, S. & LAPPARENT DE BROIN, F. de, 2000. *Palaeochelys mlynarskii* n. sp., de l'Oligocène supérieur de Rott (Allemagne), et redescription de l'espèce type *P. bussonensis* Meyer, 1847. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, IIA, Sciences de la Terre et des planètes*, 331(8): 563-569.
- HIRAYAMA, R., 1985. Cladistic Analysis of Batagurine Turtles (Batagurinae : Emydidae : Testudinoidea) : a preliminary result. *Studia Geologica Salmanticensia, Studia Palaeocheloniologica*, 1: 141-157.
- HIRAYAMA, R., BRINKMAN, D. B. & DANILOV, I. G., 2000. Distribution and Biogeography of non -marine Cretaceous Turtles. *Russian Journal of Herpetology*, 7(3): 181-198.
- HIRAYAMA, R. & CHITOKU, T., 1996. Family Dermochelyidae (Superfamily Chelonioidea) from the Upper Cretaceous of North Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, N. S.*, 184: 597-622.
- HOFMEISTER, W., FEHLING, H., FRAAS, O., KRAUSS, F. & ZECH, P. 1875. Nekrolog des Oberfinanzrath Eser zu Stuttgart. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 31: 54-60.
- HOLROYD, P. A., HUTCHISON, J. H. & STRAIT, S. G., 2001. Turtle diversity and abundance through the Lower Eocene Willwood Formation of the Southern Bighorn Basin. In: *Paleocene-Eocene Stratigraphy and Biotic Change in the Bighorn and Clarks Fork Basins, Wyoming*, P. D. Gingerich (Ed.), University of Michigan Papers on Paleontology, 33, p. 97-107.
- HONDA, M., YASUKAWA, Y., HIRAYAMA, R. & OTA, H., 2002b. Phylogenetic relationships of the Asian Box Turtles of the genus *Cuora* sensu lato (Reptilia: Bataguridae) inferred from Mitochondrial DNA sequences. *Zoological Science*, 19: 1305-1312.
- HONDA, M., YASUKAWA, Y. & OTA, H., 2002a. Phylogeny of the Eurasian freshwater turtles of the genus *Mauremys* Gary 1869 (Testudines), with special references to a close affinity of *Mauremys japonica* with *Chinemys reevesii*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 40: 195-200.
- HOOKE, J. J., INSOLE, A. N., MOODY, R. T. J., WALKER, C. A. & WARD, D. J., 1980. The Distribution of Cartilaginous Fish, Turtles, Birds and Mammals in the British Palaeogene. *Tertiary Research*, 3(1): 1-12.
- HUGUENEY, M., 1997. Biochronologie mammalienne dans le Paléogène et le Miocène inférieur du centre de la France : Synthèse réactualisée. *Actes du Congrès BiochroM'97*, J.P Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, E.P.H.E.*, 21: 417-430.
- HUMMEL, K., 1935. Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. *Nova Acta Leopoldina* (n. sér.), 2(5): 457-483.
- HUTCHISON, J. H., 1980. Turtle stratigraphy of the Willwood Formation, Wyoming : preliminary results. *Papers on Paleontology, University of Michigan*, 24: 115-118.
- HUTCHISON, J. H., 1992a. Turtles across the Paleocene/Eocene epoch boundary in West-Central North America. In: New York. *Late Paleocene-Early Eocene climatic and*

- Biotic events in the marine and terrestrial records*. M. P. Aubry, S. Lucas & W. Berggren (Eds.), Columbia university Press, p. 401-408.
- HUTCHISON, J. H., 1992b. Western North American Reptile and Amphibian record across the Eocene/Oligocene boundary and its climatic implications. *In: Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*, D. P. Prothero & W. A. Berggren (Eds.), Princeton University Press, p. 451-463.
- HUTCHISON, J. H. & FRYE, F. L., 2001. Evidence of Pathology in Early Cenozoic Turtles. *PaleoBios*, 21(3): 12-19.
- IAKOVLEVA, A. I., BRINKHUIS, H. & CAVAGNETTO, C., 2001. Late Palaeocene-Early Eocene dinoflagellate cysts from the Turgay Strait, Kazakhstan; correlations across ancient seaways. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 172: 243-268.
- IAKOVLEVA, A. I., ORESHKINA, T. V., ALEKSEEV, A. S. & ROUSSEAU, D. D., 2000. A new Paleogene micropaleontological and palaeogeographical data in Petchora depression, northeastern European Russia. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, IIA, Sciences de la Terre et des planètes*, 330: 485-491.
- I.C.Z.N., 1999. International code of zoological nomenclature, 4th ed. [= Code international de nomenclature zoologique, 4<sup>ème</sup> Ed.] / International Commission on Zoological Nomenclature ; International Trust for Zoological Nomenclature, in association with British Museum (Natural History), London, 306 p.
- IVERSON, J.B. 1992. *A revised checklist with distribution maps of the turtles of the world*. Earlham College (Priv. Print.), Richmond, Indiana, 363 p.
- IVERSON, J. B. & McCORD, W. P., 1994. Variation in East Asian Turtles of the genus *Mauremys* (Bataguridae; Testudines). *Journal of Herpetology*, 28(2): 178-187.
- JIMÉNEZ FUENTES, E. & MARTÍN DE JESÚS, S., 1991. Ejemplares-tipo de quelonios fósiles españoles. *Revista Española de Paleontología*; 6 (1): 98-106.
- KARL, H.-V., 1993. Die Gattung *Ocadia* GRAY 1876 (Testudines, Emydidae) im Eozän des Geiseltals bei Halle/Saale. *Mauritiana*, 14(2): 99-106.
- KHOSATZKY, L. I., 1946. Some new species of the genus *Clemmys* Ritgen (Testudines, Reptilia) from the Pliocene of the Ukraine. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 52(2): 617-620.
- KHOSATZKY, L. I. & CHKHIKVADZE, V. M., 1993. A new data on the Miocenic Terrapins of *Baicalemys* genus. *Bulletin of the Academy of Sciences of Georgia*, 148(3): 155-160.
- KHOSATZKY, L. I. & KUZNETZOV, B. B., 1971. La tortue d'eau douce de l'Altaï de Dzungarie. [en russe]. *Bulletin of the Kazakhstan SSR Academy of Sciences*, 5: 34-51.
- KHOSATZKY, L. I. & MLYNARSKI, M., 1966. Fossil tortoises of the genus *Geoemyda* Gray, 1834 (s. lat.) of Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 11(13): 397-417.
- KHOSATZKY, L. I. & MLYNARSKI, M., 1971. Chelonians from the Upper Cretaceous of the Gobi Desert, Mongolia. Results of the polish-mongolian palaeontological expeditions - Part III. *Palaeontologia Polonica*, 25: 131-144.
- KOTSAKIS, T., BARISONE, G. & ROOK, L., 1997. Mammalian biochronology in an insular domain : the Italian Tertiary faunas. *Actes du Congrès BiochroM'97, J.P Aguilar, S. Legendre & J. Michaux (Eds.), Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, E.P.H.E.*, 21: 431-441.
- KUSS, S. E., 1958. Schildkrötenreste (*Ptychogaster buelchelbergense* n. sp., *Ocadia malthaneri* n. sp., *Trionyx* sp.) aus dem aquitanene Tonlager von Büchelberg in der Pfalz. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden*, 86: 50-76.

- KUZNETSOV, V. V. & CHKHIKVADZE, V. M., 1974. The Eocene fresh-water turtles from the Chinzhalı Beds (Southern Kazakhstan). *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR.*, 76(1): 209-212.
- KUZNETSOV, V. V. & CHKHIKVADZE, V. M., 1977. New data on Fresh-water Tortoises (Testudines, Emydidae) from the Middle Oligocene of the Turgay Basin (Kazakhstan, U.R.S.S.). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 22(3): 37-44.
- LAMB, T. & LYDEARD, C., 1994. A molecular phylogeny of the Gopher Tortoises, with comments on familial relationships within the Testudinoidea. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 3(4): 283-291.
- LAPPARENT DE BROIN, F., DE, 2000a. Les Chéloniens de Sansan. *In* : La faune miocène de Sansan et son environnement. L. Ginsburg (Ed.), *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, 183: 219-261.
- LAPPARENT DE BROIN, F., DE, 2000b. African chelonians from the Jurassic to the Present : Phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontologia africana*, 36 : 43-82.
- LAPPARENT DE BROIN, F., DE, 2001. The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia*, 4(3): 155-217.
- LAPPARENT DE BROIN, F., DE, 2002. A giant tortoise from the Late Pliocene of Lesbos Island (Greece) and its possible relationships. *Annales Géologiques des Pays Helléniques, première série*, 39 A : 99-130.
- LAPPARENT DE BROIN, F., DE, MERLE, D., FONTANA, M., GINSBURG, L., HERVAT, P., LE CALVEZ, Y. & RIVELINE, J., 1993. Une faune continentale à vertébrés dans le Lutétien supérieur de Guitrancourt (Yvelines) et son environnement. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris*, 30(4): 3-16.
- LAPPARENT DE BROIN, F., DE, CAHUZAC, B. & DUBEDAT, P., 1999. Découverte d'une Tortue *Ptychogaster* dans les molasses miocènes de Montgaillard (Landes, Sud Aquitaine). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 135: 119-123.
- LAPPARENT DE BROIN, F., DE, LANGE-BADRÉ, B. & DUTRIEUX, M., 1996. Nouvelles découvertes de Tortues dans le Jurassique Supérieur du Lot (France) et examen du taxon Plesiochelyidae. *Revue de Paléobiologie*, 15(2): 533-570.
- LAPPARENT DE BROIN, F., DE & MURELAGA, X., 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14(1): 135-211.
- LAPPARENT DE BROIN, F., DE & VAN DIJK, P. P., 1999. Chelonia from the Late Miocene Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates : Palaeogeographic Implications. *In*: *Fossil Vertebrates of Arabia*, III, 13, P. J. Whybow & A. Hills (Eds), Yale University Presse, New Haven & London, p. 136-162.
- LE CALVEZ, Y., 1970. *Contribution à l'étude des foraminifères paléogènes du Bassin de Paris*. Cahiers de Paléontologie. p.
- LEDUC, P., 1996. Caractéristiques évolutives des faunes de Mammifères d'Europe Occidentale et d'Amérique du Nord au Paléogène. *Thèse de Doctorat, Université Paris VI, Paris*, 249 p.
- LEGENDRE, S., SIGÉ, B., ASTRUC, J. G., BONIS, L. D., CROCHET, J.-Y., DENYS, C., GODINOT, M., HARTENBERGER, J.-L., LÉVÊQUE, F., MARANDAT, B., MOURER-CHAUVIRÉ, C., RAGE, J. C., REMY, J. A., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., 1997. Les Phosphorites du Quercy : 30 ans de recherche. Bilan et perspectives. *Géobios*, M.S. n°20: 331-345.
- LEMOINE, P., 1911. *Géologie du Bassin de Paris*. Baillière & Fils, Paris. 408 p.
- LÉVÊQUE, F., 1992. Confrontations des données biochronologiques et magnétostratigraphiques dans les gisements continentaux du Paléogène européen.

- Etalonnage temporel de l'échelle biochronologique mammalienne., *Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier*, 249 p.
- LINDEMAN, P. V., 1998. Growth curves for *Graptemys*, with a comparison to other Emydid Turtles. *American Midland Naturalist*, 142: 141-151.
- LOUIS, P., 1976. Gisements de Mammifères bartoniens du Tarnedois. Remarques sur la paléogéographie de l'Auverisien du Sud de Fismes. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris*, 13(2): 41-58.
- LOUIS, P., 1996. Recherches de mammifères paléogènes dans les départements de l'Aisne et de la Marne pendant la deuxième moitié du vingtième siècle. *Palaeovertebrata*, Vol. jubil. D.E. Russell (M. Godinot & P.D. Gingerich Eds.), 25(2-4): 83-113.
- LOVERIDGE, A. & WILLIAMS, E.E., 1957. Revision of the African tortoises and turtles of the suborder Cryptodira. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University*, 115:163-557.
- LOVICH, J. E. & ERNST, C. H., 1989. Variation in the plastral formulae of selected Turtles with comments on taxonomic utility. *Copeia*, 2: 304-318.
- LOVICH, J. E., ERNST, C. H. & McBRENN, J. F., 1990. Growth, maturity, and sexual dimorphism in the wood turtle, *Clemmys insculpta*. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 672-677.
- LOZOUET, P., 1985. Complément à la malacofaune oligocène (Stampien) de Gaas (Bassin d'Aquitaine, France), 1 : Mollusques saumâtres. *Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol.*, 22(3): 125-142.
- LYDEKKER, R., 1889. *Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part III. Chelonia*. Trustees of the British museum (Natural History) eds., London : v-viii, 1-239.
- MARANDAT, B., 1987. La biostratigraphie mammalienne de l'Eocène continental du versant sud de la Montagne Noire. Reconsidération d'après les nouvelles données. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 10: 149-158.
- MARANDAT, B., 1991. Mammifères de l'Ilerdien moyen (Eocène inférieur) des Corbières et du Minervois (Bas Languedoc, France). Systématique, Biostratigraphie, Corrélations. *Palaeovertebrata*, 20(2-3): 55-144.
- McCORD, W. P., 1997. *Mauremys pritchardi*, a new Batagurid Turtle from Myanmar and Yunnan, China. *Chelonian Conservation and Biology*, 2(4): 555-562.
- McCORD, W. P. & PHILIPPEN, H.-D., 1998. A new subspecies of Box Turtle, *Cuora amboinensis lineata*, from Northern Myanmar (Burma), with remarks on the distribution and geographic variation of the species. *Reptile Hobbyist*, 1998(March): 51-58.
- McDOWELL, S. B., 1964. Partition of the genus *Clemmys* and related problems in the taxonomy of aquatic Testudinidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 143: 239-279.
- MÉGNIEN, C., 1980. Synthèse géologique du Bassin Parisien. Volume III : Lexique des noms de formations. *Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 103: 1-467.
- MEIN, P., 1990. Updating of MN zones. In: *European Neogene Mammal Chronology*. E. H. Lindsay, V. Fahlbusch, and P. Mein (Eds.), Plenum Press, New York, p. 73-90.
- MEULENKAMP, J. E., SISSINGH, J. E., CALVO, J. P., DAAMS, R., LONDEIX, L., CAHUZAC, B., KOVAC, M., NAGYMAROSY, A., BADESCU, D., RUSU, A., STUDENCKA, B., BENIAMOVSKII, V. N., SCHERBA, I. G., ROGER, J., PLATEL, J. P., HIRSCH, F., SADEK, A., ABDEL-GAWAD, G. I., ZAGHBIB-TURKI, D., BEN ISMAIL-LATTRACHE, K., BOUAZIZ, S., KAROUY-YAAKOUB, N. & YAICH, C.,



2000. Early to Middle Ypresian (55-51 Ma). In : Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical maps – Explanatory notes, S. Crasquin (coord.), CCGM/CGMW, Paris: 155-162.
- MEUNIER, S., 1875. *Géologie des environs de Paris, ou description des terrains et énumération des fossiles qui s'y rencontrent*. Paris, Baillièrè & Fils. 510 p.
- MEYER, H. VON, 1847. *Palaeochelys bussenensis* im älteren Süßwasserkalk. *Jahreshefte des Vereins für Vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 3(1):167-168.
- MEYER, H. VON, 1851. Mitteilungen an Prof. Bronn «Mittel-tertiäre Säugetiere und Reptilien Knochen zu Haslach bei Ulm». *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde, Briefwechsel, II, B*, 75-81.
- MEYER, H. VON, 1852. Mitteilungen an Prof. Bronn «*Emys* und *Clemmys* Arten in der von Haslach...». *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde, Briefwechsel, II, B*: 301-306.
- MEYLAN, P. A., 1987. The phylogenetic relationships of soft-shelled Turtles (Family Trionychidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 186(1): 1-101.
- MEYLAN, P. A., 1996. Skeletal morphology and relationships of the early Cretaceous side-necked turtle, *Araripemys barretoii* (Testudines : Pelomedudoides : Araripemydidae), from the Santana Formation of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1): 20-33.
- MEYLAN, P. A. & GAFFNEY, E. S., 1989. The skeletal morphology of the Cretaceous Cryptodiran Turtle, *Adocus*, and the relationships of the Trionychoidea. *American Museum Novitates*, 2941: 1-60.
- MEYLAN, P. A., MOODY, R. T. J., WALKER, C. A. & CHAPMAN, S. D., 2000. *Sandownia harrisi*, a highly derived Tryonychoid Turtle (Testudines : Cryptodira) from the Early Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(3): 522-532.
- MILSTEAD, W. W., 1969. Studies on the evolution of Box Turtles (Genus *Terrapene*). *Bulletin of the Florida State Museum*, 14(1): 1-113.
- MLYNARSKI, M., 1962. Notes on the Amphibian and Reptilian Fauna of the Polish Pliocene and Early Pleistocene. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 7(11): 177-194.
- MLYNARSKI, M., 1964. Die jungpliozäne Reptilianfauna von Rebielice Krolewskie, Polen. *Senckenbergiana biologica*, 45(3/5): 325-347.
- MLYNARSKI, M., 1966. Die fossilen Schildkröten in den ungarischen Sammlungen. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 11(8): 223-288.
- MLYNARSKI, M., 1969. Remarks of the fossil Chelonians from Malusteni in Southern Moldavia, Romania. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 14(7): 151-162.
- MLYNARSKI, M., 1977. Bemerkungen über die Schilkröten (Testudinoides) des Geiseltales. *Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales, Wissenschaft. Beiträge Martin-Luther-Universität*, 2: 99-105.
- MLYNARSKI, M., 1978. Tortoises (Emydidae & Testudinidae) from the Miocene of Przeworno in Silesia (Poland). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 23(6): 79-92.
- MLYNARSKI, M., 1980. Die pleistocänen schildkröten mittel- und osteuropas (Bestimmungsschlüssel). *Folia Quaternaria*, 52: 1-44.
- MLYNARSKI, M. & MÉSZAROS, M., 1963. Systematic position of *Clemmys strandi* (Szalai, 1934) (Testudines, Emydidae) from the Upper Oligocene of Cluj (Rumania). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 8(9): 327-334.
- MLYNARSKI, M. & NARMANDAKH, P., 1972. New turtles remains from the Upper Cretaceous of the Gobi Desert, Mongolia. Results of the polish-mongolian palaeontological expeditions - Part IV. *Palaeontologia Polonica*, 27: 95-102.
- MLYNARSKI, M., SZYNDLAR, Z., ESTES, R. & SANCHIZ, B., 1982. Lower vertebrate fauna from the Miocene of Opole (Poland). *Estudios Geologicos*, 38: 103-119.

- MOLL, E. O., 1986. Survey of the Freshwater Turtles of India. Part I : the genus *Kachuga*. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 83(3): 538-552.
- MOLL, E. O., 1987. Survey of the Freshwater Turtles of India. Part II : the genus *Kachuga*. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 84(1): 7-25.
- MOLL, E. O., GROOMBRIDGE, B. & VIJAYA, J., 1986. Rediscription of the Cane Turtle with notes on its natural history classification. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 83 (Supplement): 112-126
- MONTENAT, G., 1968. Contribution à l'étude des formations tertiaires continentales des Baronnies. *Bulletin du Bureau de Recherches Géologiques et Minières, section 1*, 2: 1-18.
- MOODY, R. T. J., 1980. The distribution of turtles in the British Palaeogene. *Tertiary Research*, 3(1): 21-24.
- MOREAU, F. & MATHIS, S., 2000. Les Elasmobranches du Thanétien (Paléogène) du Nord de la France, des carrières de Templeuve et de Leforest. *Cossmannania*, 7(1-4): 1-18.
- MORRIS, J., 1854. *A Catalogue of British Fossils : comprising the genera and species hitherto described; with references to their geological distribution and to the localities in wich they have been found*. 2e Ed., Priv. Print., London, 372 p.
- MÖRS, T., 1995. Die sedimentationsgeschichte der Fossilagerstätte Rott und ihre Alterseinstufung anhand neuer Säugetierfunde (Oberoligozän, Rheinland). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 187:1-101.
- NEL, A., PLOEG, G., DEJAX, J., DUTHEIL, D., FRANSCHECHI, D. D., GHEERBRANT, E., GODINOT, M., HERVET, S., MENIER, J.-J., AUGÉ, M., BIGNOT, G., CAVAGNETTO, C., DUFFAUD, S., GAUDANT, J., HUA, S., JOSSANG, A., LAPPARENT DE BROIN, F., DE, POZZI, J.-P., PAICHELER, J.-C., BEUCHET, F. & RAGE, J. C., 1999. Un gisement sparnacien exceptionnel à plantes, arthropodes et vertébrés (Eocène basal, MP 7) : Le Quesnoy (Oise, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des planètes*, 329: 65-72.
- NESSOV, L. A. & KHOSATZKY, L. I., 1980. Late Cretaceous turtles of the genus *Lindholmemys* from the USSR. *Yearbook of All-Union Palaeontological Society.*, 23: 250-264.
- NIXON, K. C. 1999-2002. Winclada ver. 1.00.08. Publié par l'auteur, Ithaca, New York.
- NOULET, J. B., 1867. Nouveau genre de Tortues fossiles, proposé sous le nom d'*Allaeochelys*. *Mém. Ac. Imp. Sci. Toulouse, 6e série*, 5: 172-177.
- OWEN, R., 1842. Report on British fossil reptiles. Part II. *Report of the British Association for the Advancement of Science* (1841): 60-204.
- OWEN, R. & BELL, A., 1849. Monograph of the fossil Reptilia of the London Clay. Reptilia of the Tertiary Beds. Part I, Chelonia. *Palaeontographical Society of London*, p. 1-76.
- PARHAM, J. F. & FASTOVSKY, P. E., 1992. The phylogeny of Cheloniid Sae Turtles revisited. *Chelonian Conservation and Biology*, 2(4): 548-554.
- PARHAM, J. F., SIMISON, W. B., KOZAK, K., FELDMAN, C. R. & SHI, H., 2001. New Chinese turtles : endangered or invalid ? A reassessment of two species using mitochondrial DNA, allozyme electrophoresis and known-locality specimens. *Animal Conservation*, 4: 357-367.
- PENG , J.-H. & BRINKMAN, D. B., 1993. New material of *Xinjiangchelys* (Reptilia, Testudines) from the Late Jurassic Qigu Formation (Shishugu Group) of the Pingfengshan locality, Junggar Basin, Xinjiang. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30: 2013-2026.
- PETERS, K. F., 1868. Zur Kenntniss der Wirbelthiere aus den Miocenschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen der*

- Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 57(2): 72-74.
- PETERS, K. F., 1869. Zur Kenntniss der Wirbelthiere aus den Miocänschichten von Eibiswald in Steiermark. I. Die Schildkrötenreste. *Denkschriften der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 29: 111-124.
- PICTET, F. J. & HUMBERT, A., 1856. *Monographie de la Molasse suisse ; matériaux pour la paléontologie suisse*. J. Kessmann, Genève, 71 p.
- PICTET, F. J. & HUMBERT, A., 1861. Note sur un nouvel exemplaire de l'*Emys laharpi*, Pict. et Humb., découvert par M. Delaharpe dans les lignites des environs de Lausanne, *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat.*, 6: 39-42.
- PILGRIM, M. A., FARRELL, T. M. & MAY, P. G., 1997. Population structure, activity, and sexual dimorphism in a central Florida population of Box Turtles, *Terrapene carolina bauri*. *Chelonian Conservation and Biology*, 2(4): 483-488.
- PLAZIAT, J. C., 1981. Late Cretaceous to Late Eocene palaeogeographic evolution of Southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36: 263-320.
- POIRRIER, B., 1859. *Notice géologique et paléontologique sur la partie Nord-Est du département de l'Allier*. Imp. de Mme Jourdan. 55 p.
- POMEL, A., 1846. Mémoire pour servir à la géologie paléontologique des terrains tertiaires du département de l'Allier. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 3(2ème série): 353-373.
- POMEL, A., 1947. Note sur les animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (1846) 2 (4) : 378-385.
- POMEL, A., 1853. *Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier*. Baillière, Paris, 193. p.
- POMEROL, C. & FEUGUEUR, L., 1986. *Bassin de Paris : Ile de France, Pays de Bray*. Guides géologiques régionaux. 3e Ed., Masson. 222 p.
- PORTIS, A., 1882. Les Chéloniens de la Molasse Vaudoise conservés dans le Musée géologique de Lausanne. *Mémoire de la Société de Paléontologie Suisse*, 9, 78 p.
- PORTIS, A., 1890. *I rettili pliocenici del Valdarno superiore (e di alcune altre località plioceniche di Toscana)*. Le Monnier Succ. 32 p.
- PRITCHARD, P. C. H. & McCORD, W. P., 1991. A new Emydid turtle from China. *Herpetologica*, 47(2): 139-147.
- PRITCHARD, P. C. H. & TREBBAU, P., 1984. *The Turtles of Venezuela*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions to Herpetology 2, 402 p.
- PURSCHKE, C. A., 1885. *Clemmys sarmatica* n. sp. aus dem Tegel von Hernalds bei Wien. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, 50: 185-192.
- RADIONOVA, E. P., KHOKHLOVA, I. E., BENIAMOVSKII, V.N., SHCHERBININA, E. A., IAKOVLEVA, A. I. & SADCHIKOVA, T. A., 2001. Paleocene/Eocene transition in the northeastern Peri-Tethys area : Sokolovskii key section of the Turgay Passage (Kazakhstan). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 2, 245-256
- RAGE, J. C., 1988. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, tarn-et-Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Eocène supérieur. I, Amphibiens et Reptiles. *Palaeontographica, Abt A*, 205: 3-27.
- RAGE, J. C. & ROCEK, Z., sous presse. Evolution of anuran assemblages in the Tertiary and Quaternary of Europe, in the context of palaeoclimate and palaeobiogeography. *Amphibia-Reptilia*.

- REINACH, A. V., 1900. Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten, ungefähr gleichalterigen Ablagerungen. *Abhandlungen herausgegeben von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft (Frankfurt)*, 28: 1-135.
- RÉMY, J. A., CROCHET, J.-Y., SIGÉ, B., SUDRE, J., BONIS, L. D., VIANEY-LIAUD, M., GODINOT, M., HARTENBERGER, J.-L., LANGE-BADRÉ, B. & COMTE, B., 1987. Biochronologie des phosphorites du Quercy : Mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 10: 169-188.
- RIABININ, A., 1935. Restes de tortue du Crétacé supérieur du désert de Kysyl-Koum. [en russe]. *Travaux de l'Institut de Paléozoologie, Académie des Sciences de l'URSS*, 4: 69-77.
- RICHARD, M., 1946. Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères Tertiaires. *Mémoire de la Société Géologique de France, n. sér.*, 52, 380 p.
- RINGEADE, M., 1987. Séquence mammalienne en Aquitaine : corrélations avec les zones à Mammifères classiques, les zones à Charophytes et à Ostracodes *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 10: 189-196.
- ROGER, O., 1902. Wirbelthierreste aus dem Obermiocän der bayerisch-schwäbischen Hochebene. IV. *Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben und Neuburg in Ausburg*, 35: 3-63.
- RÖGL, F., 1998. Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys Seaways (Oligocene to Miocene). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, A*, 99: 279-310.
- ROMAN, F., 1897. Recherches stratigraphiques et paléontologiques dans le Bas-Languedoc. *Annales de l'Université de Lyon* n°34, 366 p.
- ROTHAUSEN, K. (coord.), MARTINI, E., ROTHE, P., SONNE, V., TOBIEN, H. & WEILER, H., 1988. Das Kalktertiär des Mainzer Beckens (Oberoligozän-Untermiozän) – Paläontologische, geologische, petrologische und geochemische Untersuchungen im "Kalktertiär-Projekt". In : Das Kalktertiär des Mainzer Beckens, Oberoligozän-Untermiozän, K. Rothausen, (coord.), *Geologisches Jahrbuch, A*, 110: 17-52.
- ROTHAUSEN, K. & SONNE, V., 1988. Das Tertiär des Mainzer Beckens. In : Rothausen, K. (coord.), Das Kalktertiär des Mainzer Beckens, Oberoligozän-Untermiozän. *Geologisches Jahrbuch, A*, 110: 5-16.
- ROUGIER, G. W., DE LA FUENTE, M. S., ARCUCCI, A. B., 1995. Late Triassic Turtles from South America. *Science*, 268: 855-858.
- ROWE, J. W., 1992. Observations of body size, growth, and reproduction in Blanding's turtle (*Emydoidea blandingii*) from western Nebraska. *Canadian Journal of Zoology*, 70: 1690-1695.
- RUSSELL, D. E., 1975. Paleocology of the Paleocene-Eocene Transition in Europe. *Contributions to Primatology*, 5: 28-61.
- RUSSELL, D. E., BROIN, F., DE, GALOYER, A., GAUDANT, J., GINGERICH, P. D. & RAGE, J. C., 1990. Les vertébrés du Sparnacien de Meudon. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris*, 27(4): 21-31.
- SACCO, F., 1889. I cheloni astiani del Piemonte. *Memorie della Reale Accademia delle scienze di Torino*, 39: 37 p.
- SAUVAGE, H. E., 1873. Note sur les reptiles fossiles. 2. Sur une émyde des Lignites tertiaires des Basses Alpes. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 1(3): 371-375.
- SCHLEICH, H. H., 1981. Jungtertiäre Schildkröten Süddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 48: 1-372.

- SCHLEICH, H. H., 1982. Jungtertiäre Schildkrötenreste aus der Sammlung des Naturwissenschaftlichen Museums der Stadt Augsburg. *Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereines für Schwaben*, 86(3-4): 42-88.
- SCHLEICH, H. H., 1984. Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 1. Schildkröten aus dem Jungtertiär Süddeutschlands. *Naturwissenschaftliche Zeitschrift für Niederbayern*, 30: 63-93.
- SCHLEICH, H. H., 1985a. Zur Verbreitung tertärer und quartärer Reptilien und Amphibien. 1. Süddeutschland. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 4: 67-149.
- SCHLEICH, H. H., 1985b. "*Palaeochelys*" *debroinae* n. sp. aus dem Mittelmiozän Süddeutschlands mit Bemerkungen zur problematischen Priorität der Gattung *Palaeochelys* (Testudines, Emydidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1985(5): 277-284.
- SCHLEICH, H. H., 1988. Paläoherpetologische Materialien und Faunenspektren aus dem Kalktertiär des Mainzer Beckens (Oberoligozän-Untermiozän). In : Rothausen, K. (coord.), Das Kalktertiär des Mainzer Beckens, Oberoligozän-Untermiozän. *Geologisches Jahrbuch, A*, 110: 289-306.
- SCHLEICH, H. H., 1994a. Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 13. Schildkröten- und Krokodilreste aus der eozänen Braunkohle des Untertagebaues Stolzenbach bei Borken (Hessen) (Reptilia : Crocodilia, Testudines). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 173: 79-101.
- SCHLEICH, H. H., 1994b. Fossil Schildkröten- und Krokodilreste aus dem Tertiär Thrakiens (W-Türkei). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 173: 137-151.
- SCHMIDT-KITTLER, N., 1987. European reference levels and correlation tables. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 10: 13-31.
- SCHULER, M., CAVELIER, C., DUPUIS, C., STEURBAUT, E. & VANDENBERGHE, N., 1992. Le Paléogène des bassins de Paris et de Belgique. Etages-standards et stratotypes régionaux. *Cahiers de Micropaléontologie*, 7(1-2): 29-92.
- SEELEY, H. G., 1876. On remains of *Emys hordwellensis* (Seeley) from the Lower Hordwell Beds in the Hordwell Cliff, contained in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 32(128): 445-450.
- SEIDEL, M. E., 1994. Morphometric analysis and Taxonomy of Cooter and Red-Bellied Turtles in the North American genus *Pseudemys* (Emydidae). *Chelonian Conservation and Biology*, 1(2): 117-130.
- SEN, S., 1997. Magnetostratigraphic calibration of the European Neogene mammal chronology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 133: 181-204.
- SHAFFER, H. B., MEYLAN, P. A & McKNIGHT, M. L., 1997. Test of Turtle phylogeny : molecular, morphological, and paleontological approaches. *Systematic Biology*, 46(2): 235-268.
- SIGÉ, B., HUGUENEY, M., CROCHET, J.-Y., LEGENDRE, S., MOURER-CHAUVIRÉ, C., RAGE, J. C. & SIMON-COINÇON, R., 1998. Baraval, nouvelle faune de l'Oligocène inférieur (MP22) des Phosphorites du Quercy. Apport à la signification chronologique des remplissages karstiques. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 134: 85-90.
- SITES, J. W., BICKHAM, J. W., PYTEL, B. A., GREENBAUM, I. F. & BATES, B. A., 1984. Biochemical characters and the reconstruction of turtles phylogenies : relationships among batagurine genera. *Systematic Zoology*, 33(2): 137-158.
- SMITH, A. G., SMITH, D. G. & FUNNELL, B. M., 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines*. Cambridge Univ. Press, 99 p.
- SOYER, R. & CAILLEUX, A., 1960. *Géologie de la région parisienne*. Collection Que sais-je ? ; no. 854 ; Paris, Presses universitaires de France. 127 p.

- ST. CLAIR, R., GREGORY, P. T. & MACARTNEY, J. M., 1994. How do sexual differences in growth and maturation interact to determine size in northern and southern Painted Turtles ? *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1436-1443.
- STAESCHE, K., 1928. Sumpfkildkröten aus hessischen Tertiärablagerungen. *Abhandlungen der hessischen Geologischen Landesanstalt zu Darmstadt*, 8(4): 5-72.
- STEININGER, F. F., 1999. Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronology of the Miocene "European Land Mammal Mega-Zones (ELMMZ)" and the Miocene "Mammal-Zones (MN-Zones)". In : *The Miocene Land Mammals of Europe*. G. E. Rössner & K. Heissig (Eds.), Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, p. 9-24.
- STEININGER, F. F., BERGGREN, W. B., KENT, D. V., BERNOR, R. L., SEN, S. & AGUSTI, J., 1996. Circum Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) marine-continental chronologic correlations of European mammal units and zones. In: *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. R. L. Bernor, V. Fahlbusch & H.-W. Mittmann (Eds.), Columbia University Press, p. 7-46.
- STEININGER, F. F., BERNOR, R. L. & FAHLBUSCH, V., 1990: European Neogene Marine/Continental Chronologic Correlations. In: *European Neogene Mammal Chronology*. E.H. Lindsay, V. Fahlbusch & P. Mein (Eds.), Plenum Press, New York, p. 15-46.
- STICKEL, L. F. & BUNCK, C. M., 1989. Growth and morphometrics of the Box Turtle, *Terrapene c. carolina*. *Journal of Herpetology*, 23(3): 216-223.
- SUC, J. P., CLAUZON, G., BESEDIK, M., LEROY, S., ZHENG, Z., DRIVALIARI, A., ROIRON, P., AMBERT, P., MARTINELL, J., DOMENECH, R., MATIAS, I., JULIA, R. & ANGLADA, R., 1992. Neogène and Lower Pleistocene in Southern France and Northeastern Spain. Mediterranean environments and climate. *Cahiers de Micropaléontologie*, 7(1-2): 165-186.
- SUKHANOV, V. B., 2000. Mesozoic turtles of Middle and Central Asia. In: *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*, Benton, M. J. (Ed.), Shishkin, M. A., Unwin, D. M., Kuzochlin, E. N ; Cambridge University Press, p. 309-307.
- SUKHANOV, V. B., DANILOV, I. G. & NARMANDAKH, P., 1999. A new Lindholmemydid turtle (Testudines: Lindholmemydidae) from the Bayn Shire Formation (Late Cretaceous) of Mongolia. *Russian Journal of Herpetology*, 6(2): 147-152.
- SZALAI, T., 1934. Die fossilen Schildkröten Ungarns. *Folia Zoologica et Hydrobiologica*, 6: 97-142.
- SZTRÁKOS, K., GÉLY, J.-P., BLONDEAU, A. & MÜLLER, C., 1998. L'Eocène du Bassin sud-aquitain : lithostratigraphie, biostratigraphie et analyse séquentielle. *Géologie de la France*, 4: 57-105.
- TINKLE, D. W., 1962. Variation in shell morphology of North American Turtles. 1. The carapacial seam arrangements. *Tulane Studies in Zoology*, 9: 331-349.
- TOK, C. V., 1999. The taxonomy and ecology of *Mauremys caspica rivulata* Valenciennes, 1833 (testudinata : Bataguridae) and *Testudo graeca iberica* Pallas, 1811 (Testudinata, Testudinidae) on Resadiye (Datça) Peninsula. *Turkish Journal of Zoology*, 23: 17-21.
- TONG, H., 1998. Pleurodiran Turtles from the Eocene of Saint Papoul (Aude), Southern France. *Oryctos*, 1: 43-53.
- TONG, H., GAFFNEY, E. S & BUFFETAUT, E., 1998. *Foxemys*, a new side-necked turtle (Bothremydidae : Pelomedusoides) from the Late Cretaceous of France, *American Museum Novitates*, 3521: 1-19.
- VREMIR, M. & CODREA, V., 1996. *Palaeochelys* sp. (s. l.) (Testudines; Emydidae) from the Paleocene of the Transylvanian depression : outcrops from Rona and Jibou (Salaj country, Romania). *Studii si Certetari (St. Naturii)*, 2: 75-81.

- WELDON, P. J. & GAFFNEY, E. S., 1998. An ancient integumentary gland in Turtles. *Naturwissenschaften*, 85: 556-557.
- WERMUTH, H. & MERTENS, R., 1961. *Schildkröten-Krokodile-Brückenechsen*. Jena, Gustav Fischer Verlag, 422 p.
- WERMUTH, H. & MERTENS, R., 1977. Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. *Das Tierreich*, 100: 1-174.
- WILBUR, H. M., 1975. A growth model for the turtle *Chrysemys picta*. *Copeia*, 2: 337-343.
- WILLIAMS, E. E., 1950. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 94(9): 505-562.
- WINK, M., GUICKING, D. & FRITZ, U., 2001. Molecular evidence for hybrid origin of *Mauremys iversoni* Pritchard & McCord, 1991, and *Mauremys pritchardi*, McCord, 1997 (Reptilia ; Testudines : Bataguridae). *Zoologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden*, 51(5): 41-49.
- WOODWARD, A. S. & SHERBORN, C. D., 1890. *A catalogue of British fossil Vertebrata*. Dulau & Co, London, 396 p.
- WUANG, Y., HU, Y., CHOW, M. & LI, C. 1998. Chinese paleocene mammal faunas and their correlation. In: *Dawn of the age of mammals in Asia*. Beard, K.C. et Dawson, M.R. (Eds.), *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, Pittsburgh, p. 89-123.
- YASUKAWA, Y., HIRAYAMA, R. & HIKIDA, T., 2001. Phylogenetic relationships of Geoemydine Turtles (Reptilia : Bataguridae). *Current Herpetology*, 20(2): 105-133.
- YASUKAWA, Y., OTA, H. & IVERSON, J. B., 1996. Geographic variation and sexual size dimorphism in *Mauremys mutica* (Cantor, 1842) (Reptilia: Bataguridae), with description of a new subspecies from the Southern Ryukyus, Japan. *Zoological Science*, 13: 303-317.
- YEH, H.-K. U., 1974. Cenozoic Chelonian fossils from Nanhsiung, Kwangtung. *Vertebrata Palasiatica*, 12(1): 26-42.
- YEH, H.-K. U., 1979. Paleocene Turtles from Anhui. *Vertebrata Palasiatica*, 17(1): 49-56.
- YEH, H.-K. U., 1994. *Fossil and recent Turtles of China*. Science Press, Beijing, Chine. 112 p.
- ZANGERL, R., 1973. The Turtle Shell. In: *Biology of the Reptilia*, C. Gans & T. Parsons (Eds.), Volume 4, Morphology D, University of Toronto, Academic Press, p. 331-339.
- ZIEGLER, P. A., 1988. *Evolution of the Arctic-North Atlantic and the Western Tethys*. AAPG Memoir 43, Tulsa, 198 p.
- ZIEGLER, P. A., 1990. *Geological atlas of Western and Central Europe*. Shell Internationale Petroleum Maatschappij, 239 p.
- ZUG, G. R., 1971. Buoyancy, Locomotion, Morphology of the Pelvic Girdle and Hindlimb, and Systematics of Cryptodiran Turtles. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 142, 98 p.

## **Le groupe « *Palaeochelys sensu lato – Mauremys* » dans le contexte systématique des Testudinoidea aquatiques du Tertiaire d'Europe occidentale. Apports à la biostratigraphie et à la paléobiogéographie.**

### **Résumé**

Parmi les Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988 ; Chelonii, Cryptodira) aquatiques du Tertiaire d'Europe occidentale, le groupe « *Palaeochelys sensu lato – Mauremys* » est défini ainsi que celui des « Ptychogasteridae », ces groupes sont replacés dans leur contexte paléobiogéographique. Les taxons du complexe « *Palaeochelys sensu lato – Mauremys* » auparavant rapportés à *Ocadia*, *Palaeochelys*, *Clemmys*, *Emys*... sont redéfinis, de nouveaux taxons sont décrits ainsi que de nouveaux taxons de « Ptychogasteridae ». Le cadre systématique et phylogénétique des Testudinoidae est étudié, les différentes phylogénies proposées (Hirayama, 1985 ; Gaffney & Meylan, 1988) sont critiquées, des hypothèses sont envisagées. Deux analyses de parcimonie sont effectuées avec 30 taxons terminaux du groupe « *Palaeochelys sensu lato – Mauremys* » et deux extra-groupes (*Platysternon megacephalum* et *Elkemys australis*) ; 54 caractères anatomiques de la carapace sont décrits. Une hypothèse alternative de relations phylogénétiques (non informatisée) est proposée à l'issu des résultats obtenus pour ce groupe. Un catalogue actualisé des gisements tertiaires français à chéloniens est donné. La répartition biostratigraphique et paléobiogéographique des différents groupes de chéloniens continentaux est étudiée montrant l'intérêt paléoenvironnemental et paléocéologique de ceux-ci et leurs limites biostratigraphiques.

**Mots-clés :** *Palaeochelys*, *Mauremys*, Ptychogasteridae, Tertiaire, Europe, Biostratigraphie.

## **The "*Palaeochelys sensu lato - Mauremys*" group in the systematic context of the freshwater Testudinoidea from the Tertiary of Western Europe. Contribution to biostratigraphy and paleobiogeography.**

### **Abstract**

Among freshwater Testudinoidea (*sensu* Gaffney & Meylan, 1988; Chelonii, Cryptodira) from the Tertiary of Western Europe, the "*Palaeochelys sensu lato - Mauremys*" group is defined, as is the "Ptychogasteridae" group, these groups are also re-considered in their paleobiogeographical context. Taxa from the "*Palaeochelys sensu lato - Mauremys*" complex, previously referred to *Ocadia*, *Palaeochelys*, *Clemmys*, *Emys*... are redefined, and new taxa are described as well as new taxa of "Ptychogasteridae". The systematics and phylogeny of the Testudinoidae are studied, various phylogenies (Hirayama, 1985; Gaffney & Meylan, 1988) are discussed, new hypotheses are suggested. Two analyses of parsimony are made with 30 terminal taxa for the "*Palaeochelys sensu lato - Mauremys*" group and two outgroups (*Platysternon megacephalum* and *Elkemys australis*); 54 anatomical characters are described. An alternative hypothesis of phylogenetic relationships (not computerized) is proposed. An updated catalogue of the French Tertiary localities bearing chelonians is provided. The biostratigraphic and paleobiogeographical distribution of the various continental chelonian groups is studied, showing the palaeoenvironmental and paleoecological significance of chelonians and the limits of their biostratigraphic significance.

**Key-words :** *Palaeochelys*, *Mauremys*, Ptychogasteridae, Tertiary, Europe, Biostratigraphy.