

*Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal:
remarques stratigraphiques et écologiques, étude complémentaire
de Rosasia soutoi (Chelonii, Bothremydidae)*

M. T. ANTUNES *
F. DE BROIN **

* Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade Nova de Lisboa, Quinta da Torre, 2825 Monte de Caparica, Portugal.

** Institut de Paléontologie, UA 12 du CNRS. 8, rue Buffon, 75005 — Paris, France.

Ciências da Terra (UNL)	Lisboa	N.º 9	pp. 153-200 figs. 1-10, 5 pl.	1988
-------------------------	--------	-------	----------------------------------	------

RESUMO

Palavras-chave: Cretácico superior — Beira Litoral — Ecologia — *Rosasia* — Anatomia — Crânio — *Bothremydidae* — Filogenia.

O estudo global do Cretácico terminal da Beira Litoral (fauna, flora) confirma a idade do Campaniano superior-Maastrichtiano. Mostra, também, a vigência de clima tropical e subtropical numa região onde existia uma planície costeira baixa, em contacto esporádico com o mar, encharcada de água doce, onde predominava fauna dulçaquícola (Viso, Aveiro): para o interior, passava a uma região mais seca, com florestas e fauna terrestre (mamíferos incluídos) proporcionalmente melhor representada (Taveiro).

O estudo pormenorizado do género *Rosasia*, abundante na planície costeira, foi possível graças à descoberta de um crânio: permite demonstrar que *Rosasia* pertence à família *Bothremydidae*, restaurada neste trabalho. É indicada, com pormenor, a composição da família, analisadas as suas relações filogenéticas e paleobiogeográficas com os demais pleurodireos, e apresentada a correspondente diagnose: comporta três grupos, situando-se *Rosasia* no grupo de *Bothremys*.

RÉSUMÉ

Mots-clés: Crétacé supérieur — Beira Litoral — Ecologie — *Rosasia* — Anatomie — Crâne — *Bothremydidae* — Phylogénèse.

L'étude synthétique du Crétacé terminal de Beira Litoral (faune, flore) confirme son âge Campanien supérieur-Maastrichtien. Elle montre la présence d'un climat tropical à subtropical dans une région constituée par une plaine côtière basse, en relation très épisodique avec la mer, gorgée d'eau douce, à faune dulçaquicole prédominante (Viso, Aveiro); cette plaine se transforme vers l'intérieur en une zone plus sèche, à forêts et à faune terrestre (dont des mammifères) plus abondantes (Taveiro).

Une étude approfondie du chélonien *Rosasia*, abondant dans la plaine côtière, est réalisée grâce à la découverte de son crâne: elle montre son appartenance à la famille des *Bothremydidae*, restaurée ici. La composition de cette famille est détaillée, ses relations phylogénétiques et paléobiogéographiques avec les autres pleurodires sont analysées et sa diagnose est établie: trois groupes la constituent, *Rosasia* se situant au sein du groupe *Bothremys*.

ABSTRACT

Key-words: Late Cretaceous — Beira Litoral — Ecology — *Rosasia* — Anatomy — Skull — *Bothremydidae* — Phylogenesis.

The synthetic study of the uppermost Cretaceous of the Beira Litoral (fauna, flora) confirms its upper Campanian-Maastrichtian age. It shows the presence of a tropical to subtropical climate in an area constituted by a low coastal plain only occasionally linked to the sea, saturated with fresh water and possessing accordingly, a predominantly freshwater fauna (Viso, Aveiro); this plain changed towards the interior into a drier more forested zone with a more abundant terrestrial fauna which includes mammals (Taveiro).

A thorough study of the chelonian *Rosasia*, abundant on the coastal plain, was made possible thanks to the discovery of a skull: it demonstrates that the genus belongs to the family *Bothremydidae*, revalided here. The composition of this family is presented, its phylogenetic and paleobiogeographic relation with the other pleurodires are analyzed, and its diagnosis established. The family is constituted of three groups; *Rosasia* belongs to one of these, the *Bothremys* group.

1. INTRODUCTION (par M. T. Antunes)

Au Portugal, le Crétacé post-Turonien est bien développé au Nord de l'accident de Nazaré. Certains dépôts sont marins, du Coniacien à *Hemitissotia* à Ceadouro, du Campanien supérieur à *Hoplitoplacentieras* à Mira. La couverture rend difficile l'interprétation stratigraphique. Ceci est particulièrement vrai en ce qui concerne les grès et argiles d'Aveiro, bien que l'on puisse les considérer comme plus modernes que le Campanien de Mira.

Selon CHOFFAT (1900) les dépôts d'Aveiro appartiendraient à une «série fluvio-marine» correspondant (malgré l'imprécision des définitions) aux unités apparemment synonymes «Fluvio-marinho ocidental ao Norte de Febres» (CARRINGTON DA COSTA, 1937), «Complexo argilo-margoso» (Zbyszewski, in ZBYSZEWSKI *et al.*, 1972) et «Arenitos e argilas de Aveiro» (ANTUNES, 1974, terme adopté par TEIXEIRA & ZBYSZEWSKI, 1976, sans indication de l'auteur). Il s'agit de pélites grises ou rougeâtres, à niveaux marneux presque blancs, avec des chenaux intercalés remplis de sables et d'argiles à lignite.

La production de briques et tuiles entraîna l'exploitation des pélites. On y trouvait un certain nombre de fossiles jusqu'à l'abandon des méthodes artisanales. Les premières récoltes de vertébrés proviennent de Viso (autrefois Vizo: SAUVAGE, 1897-1898). Une carapace dorsale de chélonien, trouvée à Aveiro, est à rapporter à la forme connue à Viso. Après quelques références dans sa note de 1937, CARRINGTON DA COSTA (1940) l'a décrite et nommée *Rosasia soutoi*. Le même auteur publia une étude supplémentaire (1958) basée en particulier sur deux nouvelles carapaces qui permettaient la reconstitution totale du plastron.

Des recherches à Aveiro ont été reprises par l'un de nous (M. T. Antunes), avec quelques étudiants, en Septembre 1968. Des fouilles ont été réalisées à l'entreprise «Empresa de Cerâmica Vouga» (fig. 1), avec lavage de sédiments, par M. T. Antunes et M. et Mme D. E. Russell (Juin-Juillet 1971). Outre quelques spécimens importants, crocodiliens surtout, ont été récoltés de très nombreux restes de poissons, un certain nombre d'amphibiens, squamates, dinosauriens, ptérosaouriens(?) et oiseaux et une quantité considérable de plaques de tortues. En outre, parmi les pièces les plus remarquables il faut inclure deux carapaces de *Rosasia* (l'une avec des traces de morsure de crocodilien) et le seul crâne

connu de cette tortue. La possibilité d'éclaircir les rapports avec d'autres bothrémydés nous (M. T. A.) a fait proposer une étude complémentaire à l'autre d'entre nous (F. B.). Entretemps, des données concernant le gisement ont été communiquées dans une conférence à l'Université de Lisbonne par M. T. A. le 17 Mai 1974 et publiées plus tard (ANTUNES, 1979; ANTUNES in RIBEIRO *et al.*, 1979).

Les résultats permettent d'entrevoir les conditions paléo-écologiques et climatiques qui régnaient au cours des derniers temps du Crétacé. L'analyse suivante concernera ainsi trois gisements, du Nord au Sud: celui d'Aveiro (Empresa de Cerâmica Vouga), le km 20 du chemin de fer à Viso et la carrière de la «Cerâmica do Mondego» à Taveiro (fig. 1).

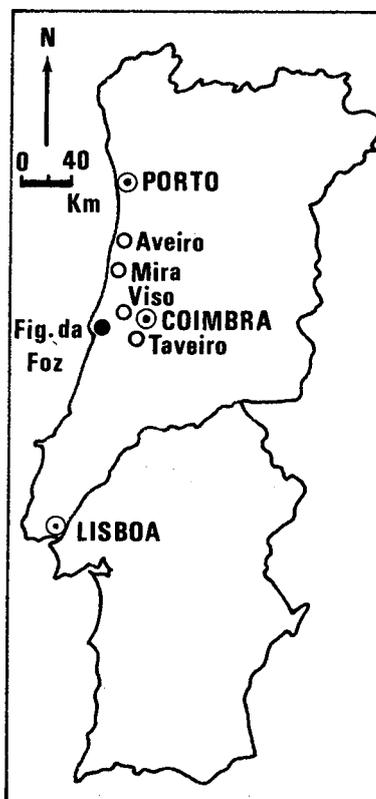
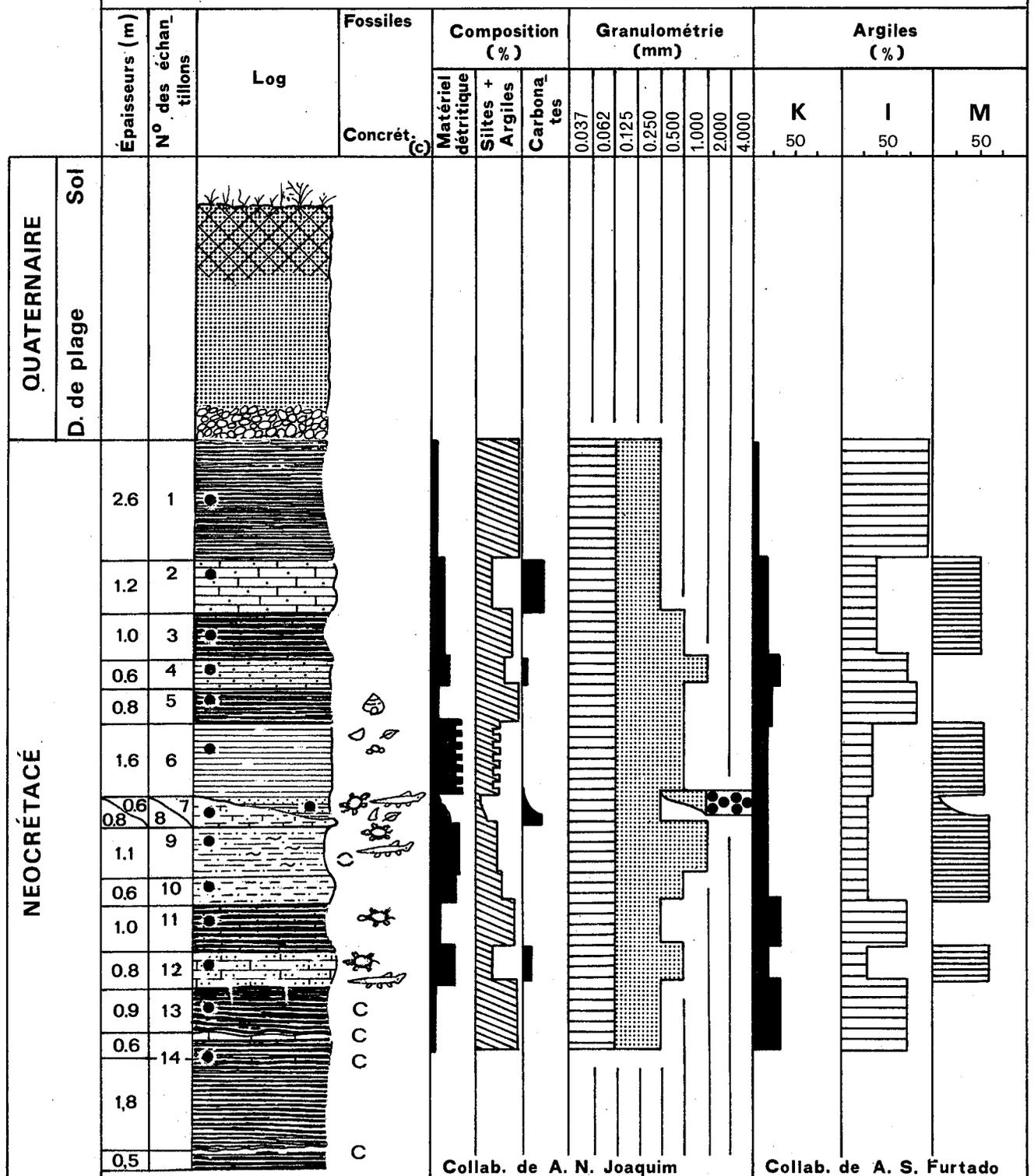


Fig. 1 — Gisements de Vertébrés du Crétacé supérieur (Campanien supérieur-Maastrichtien) du Portugal dont il est question dans le texte: Aveiro, Viso et Taveiro. À Mira, affleurement du Campanien supérieur marin à *Hoplitoplacentieras*



- | Fossiles | | Argiles | |
|---|------------------|---|-----------------|
|  | Végétaux |  | Lamellibranches |
|  | Pollen et spores |  | Poissons |
|  | Branchiopodes |  | Chéloniens |
|  | Gastéropodes |  | Autres reptiles |
| | | K | Kaolinite |
| | | I | Illite |
| | | M | Montmorillonite |

Fig. 2 — Coupe de la carrière de l'«Empresa Cerâmica Vouga, Lda.», freguesia de Vilar, Aveiro, relevée par M. T. Antunes en Septembre 1968. La plupart des fossiles de Vertébrés dont le crâne de *Rosasia*, a été récoltée dans les sables du chenal (échantillon 7), les seuls sédiments ayant été lavés et triés. Les carapaces de tortues et crânes de crocodiliens proviennent de la couche correspondant à l'échant. 8. Celles correspondant aux échant. 3, 5, 9, 11 et (exceptionnellement) 13 sont souvent rougeâtres, les autres étant grises ou blanchâtres (2, 4, 6 à 10, 12)

II — FAUNES ET FLORES (par M. T. Antunes)

A — Faunes

1 — AVEIRO

Nos recherches concernent essentiellement la carrière, maintenant abandonnée, de l'«Empresa de Cerâmica Vouga» à Vilar. Le Crétacé tout à fait supérieur (coupe, fig. 2) y était bien exposé, avec une succession d'assises silto-argileuses grises ou rougeâtres (avec des niveaux à concrétions carbonatées) et d'autres blanchâtres, pauvres en CaCO_3 . Ont été observés des chenaux remplis de sables grossiers à fins, blancs, et de minces lits d'argiles noirâtres ou brunâtres souvent ligniteuses. La plupart des vertébrés provient des chenaux. Quelques fossiles ont été récoltés dans les assises marneuses et silto-argileuses; par contre, les argiles pures semblent stériles.

Les recherches paléontologiques ont été concentrées sur les niveaux les plus prometteurs. Les résultats sont condensés dans le tableau 1.

Les mollusques se réduisent à des moules de *Corbicula* (= *Cyrena*), nombreux dans certains couches, et à de rares *Hydrobia*. La présence de *Cerithium* et de *Bulimus*, genres cités par les auteurs antérieurs, n'a pas été confirmée.

L'on remarque l'abondance de restes (surtout des écailles, mais également des dents et des os, souvent en connexion) d'un Lépisostéidé de grosse taille et à museau court qui paraît devoir être rapporté à *Atractosteus*, holostéen qui vit encore depuis les Grands Lacs américains jusqu'à Cuba et au Guatemala. Un autre holostéen, *Amia* sp., est fréquent. Parmi les poissons l'on compte encore: de très rares sélaciens (*Myledaphus*, *Scapanorhynchus*, *Dasyatis*), holostéens (*Coelodus*) et téléostéens (*Enchodus*, *Cimolichthys*, *Paralbula*, Ichthyodectidae, petits clupéiformes, *Plotocodon*).

Les amphibiens sont mal connus.

Parmi les reptiles, la prépondérance revient à *Rosasia*. Viennent ensuite les crocodiliens, dont un mésosuchien nouveau. Les autres reptiles, dont des dinosauriens et mosasauriens, sont rares; les mosasauriens ne sont représentés que par des individus juvéniles; un lacertilien varanoïde anguimorphe aquatique est représenté par deux restes de vertèbres (détermination J.-Cl. Rage). Des pièces attribuables à des oiseaux sont rares.

Notons l'absence de tout vestige de mammifère, malgré le lavage d'environ 4 tonnes de sédiments.

2 — VISO

Pour le moment, l'on ne peut qu'interpréter les données de SAUVAGE (1897-1898) à la lumière des connaissances actuelles. Les plaques de chéloniens doivent avoir appartenu à *Rosasia*. Le crocodilien, rapporté par Sauvage à *Crocodylus blavieri*, peut être en partie le mésosuchien d'Aveiro et doit être en partie un crocodilien eusuchien (vertèbres procoeles, pl. VIII, fig. 9 à 11); mais quelques unes des vertèbres qui lui sont attribuées (pl. VIII, fig. 8 et fig. 12) appartiennent au même lacertilien varanoïde qu'à Aveiro. Quelques dents semblent attribuables à un mégalosaurien, bien que la détermination de l'espèce (*M. pannoniensis*, selon LAPPARENT & ZBYSZEWSKI, 1957) paraisse insuffisamment fondée. Un batracien anoure est effectivement représenté (pl. VIII, fig. 2, 3).

Il y a de petits téléostéens, de rares pycnodontidés et surtout *Atractosteus*, dont les écailles de diverses parties du corps ont été rapportées par Sauvage à deux espèces, *Clastes lusitanicus* et *C. pustulosus*.

La faune de vertébrés de Viso semble donc identique à celle de l'«Empresa de Cerâmica Vouga» d'Aveiro; tout au plus les déficiences en récoltes nous en donnent-elles un spectre plus restreint.

3 — TAVEIRO

La coupe stratigraphique a été décrite et un aperçu de la faune et de la flore a été donné (ANTUNES & PAIS, 1978). La plupart des couches s'est montrée stérile. Le niveau fossilifère principal correspond à un chenal.

La faune comprend plusieurs vertébrés en commun avec Aveiro et Viso. Il y a pourtant de profondes différences quantitatives dont la signification est corroborée du point de vue écologique par certaines présences ou absences.

La présence d'*Atractosteus*, *Amia*, *Rosasia* et de crocodiliens est discrète. Les autres poissons font presque défaut, seuls étant représentés quelques petits téléostéens. Par contre, le rôle des dinosauriens semble renforcé et il y a des restes de mammifères métathériens et euthériens (ANTUNES, SIGOGNEAU-RUSSELL & RUSSELL, 1986).

B — Quelques données sur les flores

A Taveiro même et dans les régions d'Aveiro et de Viso, des dépôts d'âge très voisin de ceux envisagés ici ont livré des macrorestes, pollens, spores et gyrogonites (Pais, in ANTUNES & PAIS, 1978). Sont fréquents des gymnospermes tels que *Frenelopsis* et d'autres semblables à *Taxodium*, des dicotylédones dont *Debeya* et *Cinnamomum*. Des charophytes ont été décrites dans les niveaux supérieurs de la carrière Jerónimo Pereira Campos, voisine de l'«Empresa de Cerâmica Vouga» (GUTIERREZ & LAUVERJAT, 1978).

Des sédiments d'Aveiro se sont révélés riches en pollen et spores qui ont été rapportés à de nombreux parataxon; on ne peut cependant pas en tirer grand chose des points de vue de l'âge et surtout de l'écologie; des références plus détaillées ne se justifient donc pas ici.

III — AGE (par M. T. Antunes)

Malgré l'attribution des Vertébrés de Viso au Sénonien par SAUVAGE (1897-1898), la situation n'était pas claire. Seules, les dents rapportées à *Megalosaurus* et le *Coelodus* dont la détermination devait être confirmée, auraient indiqué un âge crétacé. Entretemps, la caractérisation de crocodiliens à dents latéralement comprimées et serratifformes soulevait des doutes sur l'attribution de dents isolées (à cause de la confusion possible avec des mégalosauridés). Ceci explique, avec d'autres arguments, pourquoi l'on a admis un âge éocène pour les dépôts en cause (cf. ANTUNES & PAIS, 1978, p. 121).

Mais les vertébrés récoltés à l'«Empresa de Cerâmica Vouga» ont levé tout doute sur l'âge de ces sédiments qu'il faut rapporter au Crétacé. En effet, sont typiquement anté-tertiaires: *Scapanorhynchus* et *Myledaphus*; *Coelodus*; les Ichthyodectidae, *Enchodus*, *Cimolichthys* et *Paralbula*; les mosasauriens; les dinosauriens; le bothrémydidé *Rosasia*, parce qu'appartenant au groupe *Bothremys* strict.

TABLEAU I

Répartition qualitative et quantitative des fossiles animaux dans les gisements d'Aveiro, Viso et Taveiro, données sur l'environnement

Faune fossile du Crétacé terminal
(Campanien supérieur - Maastrichtien)
de Beira Litoral, Portugal (■)

Gisements		AVEIRO	VISO	TAVEIRO	Environnements
ANNELIDA	Bioturbations	●		●	=●★
BRANCHIOPODA	<u>Cyzicus (Euestheria) sp.</u>	●			=
OSTRACODA	<u>Neocyprideis sp.</u>	●			=
DECAPODA	Crustacé décapode indét.	●			?
BIVALVIA	<u>Corbicula marioni</u>	●			=●
GASTROPODA	" <u>Cerithium vidali</u> "	●			●
	<u>Hydrobia vasconcellosi</u>	●			=
	<u>Bulimus gaudryi</u>	●	●	●	=
VERTEBRATA					
PISCES					
Elasmobranchii:	<u>Scapanorhynchus raphiodon</u>	●			★
	<u>Myledaphus bipartitus</u>	●			=?
	<u>Dasyatis sp.</u>	●			=●★
Actinopterygii					
Holostei:	<u>Atractosteus sp.</u>	◎	◎	●	=
	<u>Amia sp.</u>	◎	◎	●	=
	<u>Coelodus sp.</u>	●	●		★
Teleostei:	<u>Enchodus cf. elegans</u>	●		●	★
	<u>Cimolichthys sp.</u>	●			★
	Ichthyodectidae gen. sp.	●			?
	Clupeidae ? gen. sp.	●	◎		=●★
	Cf. <u>Diplomystus sp.</u>	●		●	?
	<u>Paralbata casei</u>	◎	◎	●	=●★
	<u>Plotacodon cf. nanus</u>	●			?
AMPHIBIA					
Anura:	Anoure indét.	●	●	●	=xxx
Urodela:	Urodèle indét.	●		●	=
REPTILIA					
Chelonii:	<u>Rosasia soutoi</u>	◎	◎	◎	=●
Squamata:	Ophidia - Boidae gen. indét.	●			=xxx
	Varanoidea gen. sp. indét.	●	●		=
	autres Sq. (petite taille) indét.	●		●	xxx
	Mososauridae gen. sp. indét.	●			★
Archosauria	Crocodylia gen. sp. (nov.?)	◎	◎	◎	=
	Saurischia - <u>Megalosaurus pannoniensis</u>	●	●	●	xxx
	<u>Paronychodon lacustris</u>			●	xxx
	Drömaeosauridae indét.			●	xxx
	Theropoda, genera indét.	●?		●	xxx
	Ornithischia - Pachycephalosauria, cf. <u>Goyocephale sp.</u>			●	xxx
	?Pterosauria - gen. sp. indét.	●	●	●	∨
AVES					
	Oiseau indét.	●	●	●	∨
MAMMALIA					
Metatheria	Aff. <u>Alphadon sp.</u>			●	xxx
	Aff. <u>Pediamys sp.</u>			●	xxx
	Eutheria: Lipotyphla - Aff. <u>Leptacodon sp.</u>			●	xxx
Coprolithes		◎		●	

(■) Les Invertébrés n'ont pas été revus; les Vertébrés sont encore à étudier en détail pour la plupart

Abondance
◎ abondant
● commun
● rare

Environnements prédominants:
∨ aérien
= eaux douces
● saumâtre
★ marin, en principe
xxx terrestre

Des critères stratigraphiques font admettre que les dépôts d'Aveiro, Viso et Taveiro sont supérieurs aux grès de Mira (Campanien supérieur). Les premiers correspondraient à un épisode de régression après le comblement du golfe campanien de Mira.

Les vertébrés apportent une contribution supplémentaire. Les ressemblances avec les faunes des formations Lance et Hell Creek (Wyoming et Montana, USA) sont frappantes (voir ESTES, 1964); ceci semble être vrai pour *Atractosteus*, dont un modèle semblable serait l'*A. spatula* actuel, pour les petits squamates et pour les dinosauriens. En revanche, *Rosasia* ne ressemble pas aux tortues continentales de ces formations mais à *Bothremys*, forme littorale du Crétacé supérieur des Etats Unis (cf. liste des bothrémydés), d'ailleurs associée elle-même à des mosasauriens (entre autres): l'âge ne peut pas être très différent de celui de ces formations; or, les plus récentes de celles-ci se sont constituées après l'abandon par la mer du passage Alaska-Texas, c'est à dire après le Maastrichtien inférieur à *Scaphites nicolletii*, en rapport avec l'orogénèse laramienne (POMEROL, 1975, p. 362).

Un âge fini-crétacé, Campanien supérieur-Maastrichtien est donc à envisager pour les dépôts en cause.

IV — ECOLOGIE (par M. T. Antunes)

Le prétendu caractère fluvio-marin des assises supérieures du Néocrétacé d'Aveiro était considéré comme définitivement acquis depuis Choffat. En fait, si la sédimentation n'est presque jamais typiquement fluviale, aucune transgression marine n'a jamais été mise en évidence.

La prédominance de pélites parle en faveur d'une sédimentation assez continue et de masses d'eau importantes et étendues. Les couleurs les plus fréquentes (gris, verdâtre) sont en rapport avec de faibles degrés d'oxydation en relation avec la présence de matière organique. Les horizons marneux ou à concrétions carbonatées peuvent indiquer des épisodes d'émersion avec moindre accumulation de matière organique, ce qui aurait remonté le pH et permis une relative concentration en CaCO_3 et la conservation des os. En effet, d'après nos observations à l'Empresa de Cerâmica Vouga, les restes de vertébrés ne se rencontrent que dans des sédiments déposés en milieu peu acide: dans les lits marneux où les squelettes sont généralement désarticulés mais où certains peuvent être en connexion, ou dans des remplissages de chenaux où les eaux courantes ont dû éliminer l'acidité en excès, neutralisée en outre par des apports de carbonate.

Des assises plus épaisses à *Corbicula* indiquent des eaux dessalées en permanence, tranquilles, et des fonds vaseux. Les invertébrés sont typiques d'eau douce (certains peuvent tolérer de très basses salinités): des branchiopodes (*Cyzicus* sp.) et des ostracodes lisses (*Neocyprideis*). Les autres se réduisent à des vers (tubulures), un crustacé décapode et quelques gastéropodes dont *Hydrobia* (eau douce), *Bulimus* (terrestre) et *Cerithium* (présence signalée autrefois mais non observée par nous). Ce dernier est fréquent dans les eaux saumâtres mais il est certainement très rare ici: il reste à vérifier si la détermination primitive, non confirmée ici, est correcte et dans ce cas, si ces fossiles ne provenaient pas de niveaux inférieurs à l'assise considérée.

En somme, les invertébrés semblent avoir vécu dans des eaux douces. A la limite, on peut penser à des eaux à peine saumâtres et ceci très occasionnellement.

D'après la très grande quantité de pièces séparées d'individus représentée ici, l'écrasante majorité des vertébrés semble également être dulçaquicole. La plupart des *Atractosteus* actuels et fossiles sont d'eau douce. Seul le grand *A. spatula* fréquente les fleuves (ou plutôt les grandes masses d'eau) de la région du Golfe du Mexique et pénètre dans la mer. Cependant, il est fréquent dans des régions tropicales où la salinité des eaux côtières diminue pendant la saison pluvieuse et où l'on trouve souvent des poissons d'eau douce apportés par les crues. Ici, *Atractosteus* est extrêmement abondant.

Les *Amia* actuels et fossiles sont strictement dulçaquicoles, habitant les eaux calmes de rivières et de lacs: ils sont également très abondants ici. Anoues et urodèles, représentés par quelques pièces, ne tolèrent pas la salinité. La présence du genre fossile *Plotocodon* ne contredit pas l'indication d'un milieu dulçaquicole: si la plupart des Sciaenidés actuels sont marins, bon nombre d'entre eux pénètrent dans les estuaires, voire en eau douce et c'est le cas d'*Aplodinotus grunniens* considéré comme voisin de *Plotocodon* (voir ESTES, 1964, pp. 51-53, 161).

A l'opposé, il y a de très rares poissons et reptiles en principe marins. Leur présence ne gêne pourtant pas l'interprétation basée sur l'ensemble de la faune. Au contraire, elle témoigne de la minutie des recherches et annule les arguments fondés sur des lacunes de connaissances.

Prenons les sélaciens: la dent des collections de l'Université de Coimbra, en provenance d'Aveiro mais sans précision quant au niveau de récolte, est le seul reste de requin attesté; il s'agit de *Scapanorhynchus*. Les batoïdes sont très rares. On sait cependant que des sélaciens normalement marins remontent les fleuves dans les régions tropicales et peuvent y vivre. Leur présence ici indique au plus d'éventuelles communications avec la mer à travers des canaux. La forme actuelle la plus proche de *Myledaphus* est *Hypolophus sephen*, espèce marine littorale capturée en eau douce (ESTES, 1964, p. 160).

Les *Coelodus* et des téléostéens en principe marins comme *Enchodus*, *Cimolichthys* et les ichthyodectidés sont rares et représentés par des sujets jeunes. *Paralbula*, dont les dents sont nombreuses à Aveiro et Viso (contre une seule à Taveiro) pourrait poser un problème; toutefois, si les albulidés actuels vivent dans les eaux côtières des mers chaudes, dans des lagunes, ils se retrouvent aussi en eau douce.

Tous ces poissons auraient donc pu pénétrer en eau douce, au moins exceptionnellement, surtout pendant les stades juvéniles.

La même explication pourrait s'appliquer aux rares restes de jeunes mosasauriens. Les adultes se retrouvent toujours dans des dépôts marins, où l'absence de jeunes fait penser que les premiers stades de développement pourraient avoir lieu dans des eaux intérieures.

En ce qui concerne *Rosasia*, cette tortue appartient à une famille de pleurodires qui s'était adaptée à la vie littorale: les membres de la famille sont généralement trouvés en association avec des faunes de vertébrés marines ou mixtes; ainsi plus particulièrement le groupe *Bothremys*, dont fait partie *Rosasia*, a été trouvé aux USA dans les formations Selma (Alabama), Brownstown (Arkansas), Merchantville,

Hornestown et Navesink (New Jersey), dans les «*Hesperornis beds*» des Niobrara Chalk (Kansas) et en Israël dans la formation marine de 'Ein Yabrud. Mis à part *Rosasia*, l'exception est *Elochekys*, membre du groupe marin *Taphrosphys* et trouvé uniquement dans les lignites du Fuvélien (Campanien supérieur) continental de Fuveau (France). Or l'on connaît l'origine dulçaquicole de la famille et, d'autre part, la tolérance temporaire des podocnémidés (famille la plus proche des bothrémydés) à une certaine salinité (Amazonie actuelle, par exemple). A la question du milieu marin ou d'eau douce posée pour *Rosasia*, la réponse est donnée par les faunes environnantes montrant une priorité au milieu continental. Toutefois, la possibilité établie ci-dessus d'une communication avec la mer, même exceptionnelle, explique l'arrivée de *Rosasia* en milieu dulçaquicole.

En résumé, les indications fondamentales que fournissent poissons et reptiles aquatiques sont: 1) il y a prédominance d'eau douce, à faible énergie, en des masses importantes, 2) à peine peut-on admettre des épisodes à basse salinité, d'ailleurs très mal documentés, 3) il y avait des possibilités de communication avec la mer, laquelle était plus ou moins proche des localités considérées, 4) il y a prédominance de formes thermophiles indiquant un climat tropical à subtropical.

Le tableau 1 montre la prédominance des formes d'eau douce et terrestres en nombre d'individus comme en nombre de genres, pour chaque localité considérée.

Notons enfin que les communautés terrestres sont à peine représentées à Aveiro et à Viso. Par contre, la situation est différente à Taveiro.

A Taveiro, la succession des couches n'est pas sans analogie avec celle de l'Empresa de Cerâmica Vouga; comme dans la région d'Aveiro, des couches à *Debeya* surmontent les dépôts riches en vertébrés. La couleur rouge prédominante indique toutefois une plus grande oxydation qui ne semble pas être entièrement diagénétique; on peut penser à de plus fréquents et de plus prolongés épisodes d'émersion. Les invertébrés — quelques *Bulimus* — ne prêtent à aucune conclusion. Par contre, l'association des vertébrés est tout à fait particulière par rapport à celle des autres gisements, avec un manque total d'éléments en principe marins. Les formes dulçaquicoles et palustres sont représentées dans le remplissage du chenal, *Atractosteus* par exemple, mais il est nettement moins abondant qu'à Aveiro et Viso. Il en est de même pour la tortue *Rosasia*. Au contraire, les animaux terrestres y sont plus nombreux, comme c'est le cas des dinosauriens. En outre, il y a des restes de mammifères, inconnus ailleurs (ANTUNES, SIGOGNEAU-RUSSELL & RUSSELL, 1986).

On peut conclure que la mer était bien plus lointaine à Taveiro, tandis que la proximité des reliefs du socle permettait l'apport de beaucoup plus de matériel grossier. Ceci est encore plus clair si l'on tient compte des grès à *Debeya* de Buçaco.

Pour Aveiro et Viso, le modèle d'une plaine côtière basse et marécageuse, mal drainée, à sols gorgés d'eau, une sorte d'«Everglades» crétacée (et pas très différente de l'«haff-delta» actuel d'Aveiro), reliée à la mer par des chenaux, semble convenir.

Vers la fin du Crétacé, la plupart de la région en cause était basse, parsemée de marécages, avec des masses d'eau considérables. Cela suppose des précipitations importantes, ce qui est incompatible avec un climat aride.

Certains auteurs ont valorisé la fréquence des *Frenelopsis* comme argument de nature climatique. Ces conifères, dont les cuticules et les probables affinités avec *Tetraclinis* (cupressacée du Sud de l'Espagne et de l'Afrique du Nord) suggèrent des habitats xérophytiques, seraient un indicateur d'un climat sec, voir aride. Il est toutefois évident qu'un tel argument ne peut pas peser autant que tous les autres. Il faut notamment tenir compte de la présence non moins fréquente de plantes nullement xérophytiques: des lauracées comme *Cinnamomum*, indiquant des conditions tropicales ou subtropicales; des ranunculales comme *Debeya*; des zingibéracées aquatiques telles que *Nelumbo*; ou des éléments hygrophiles, par exemple des saules (*Salix*); des fougères; enfin, des conifères rappelant les *Taxodium* actuels, à feuilles caduques et galbules semblables. Ceci nous fait insister sur notre interprétation (ANTUNES, 1979, p. 153) selon laquelle les caractères de la végétation correspondraient aux stades successifs d'une xérosérie: 1) lagunes et marécages à *Nelumbo* entourées de saules; 2) forêts à conifères voisines des *Taxodium*; 3) forêts à sol sec avec *Debeya*, *Cinnamomum* et d'autres. Ce serait aux endroits les plus secs que se placerait *Frenelopsis*, dont la distribution ne semble pas étayer l'hypothèse de plantes propres à des régions littorales, hypothèse d'ailleurs contredite par leur présence à Buçaco, bien plus loin de la mer.

Par ailleurs dans l'ensemble, les végétaux doivent correspondre à un climat assez chaud, peut-être subtropical. Les vertébrés corroborent ce point de vue. Les Lépisosteidés et *Amia* dont la présence est possible dans des régions à climat tempéré, vivent également dans des régions subtropicales. Les crocodiliens habitent également des régions tropicales et subtropicales. Les tortues pleurodires sont franchement indicatrices d'un climat tropical à subtropical: aucun représentant ne s'est jamais adapté à des régions tempérées ou froides (voir notamment la disparition des pleurodires à la fin de l'Eocène en Europe) contrairement à de nombreuses tortues cryptodires d'eau douce.

Un climat tropical est donc le plus probable pour le Crétacé terminal de la Beira Litoral. Cette conclusion est d'ailleurs parallèle à celle d'ESTES (1964, p. 170) qui considère comme analogue de la faune de la formation Lance, si semblable à la notre, celle de la Côte du Golfe de Mexique, en Géorgie, Mississipi, Louisiane et Floride.

VI — ÉTUDE COMPLÉMENTAIRE de *Rosasia soutoi* CARRINGTON DA COSTA, 1940 (par F. de Broin)

Ordre Chelonii BRONGNIART, 1800

Sousordre Casichelydia GAFFNEY, 1975a

Infraordre Pleurodira COPE, 1864

Hyperfamille Pelomedusoides COPE, 1868a

Superfamille Podocnemidoidea COPE, 1868b

Epifamille Bothremydoidea BAUR, 1891

Famille Bothremydidae BAUR, 1891

Genre *Rosasia* CARRINGTON DA COSTA, 1940

Rosasia soutoi CARRINGTON DA COSTA, 1940

A — Diagnose

Forme de bothrémydidé appartenant au groupe *Bothremys* par:

— l'élargissement maximum du museau avec formation de fosses masticatrices postérieures fortes, constituées à la mâchoire supérieure par les maxillaires, les palatins et les jugaux (fosses pas encore aussi profondes que chez *Bothremys*); — la réduction des os du crâne dans la région postérieure otique et cérébrale et particulièrement le basi-phénoïde et le basioccipital, avec avancée du condyle occipital vers la transversale des facettes articulaires des carrés; — la présence d'une encoche nuchale à l'avant de la carapace dorsale, elle-même modérément allongée, subquadrangulaire-arrondie un peu projetée vers l'arrière, large, à 7 neurales, à vertébrales relativement plus étrencées que chez les *Taphrosphys*, la première restant plus large antérieurement que longue médialement, les suivantes ayant leur largeur antérieure inférieure ou égale à leur longueur médiane, et leur pointe latérale, entre les costales, étant nette et petite.

Rosasia est caractérisé par le bord ventral antérieur du crâne presque en demi-cercle (en V modérément obtus, moins que chez *Bothremys cooki*), avec encore un museau un peu proéminent dans la région antérieure aux orbites; celles-ci ne sont pas encore aussi réduites que chez *Bothremys* et l'espace interorbitaire, modérément large, n'est étrencé que dans sa partie antérieure; la narine externe est relativement étroite pour la famille et, à leur bord ventral, les pré-maxillaires s'inclinent à peine vers le bas en avant tandis qu'à leur bord dorsal les préfrontaux ne forment pas de pointe médiane; le sillon palatin (sillon médian antérieur ventral du palais, constitué par les prémaxillaires, les maxillaires et le vomer) long comme chez *B. cooki*, est encore relativement profond et large, comparé à *B. cooki*; les choanes sont triangulaires et relativement petites de chaque côté du vomer, étrencé et enfoncé vers le haut à son contact avec les palatins, à mi-longueur des choanes; le palais est étrencé à la suture palatinoptérygoïdienne alors qu'il est élargi chez *Bothremys cooki*; le condyle occipital arrivait à peine ou non à la transversale des facettes articulaires des carrés, qu'il dépasse à l'avant chez *Bothremys barberi* et *Nigeremys*; l'émargination latérale du crâne est totalement couverte secondairement par le prolongement postérieur des maxillaires très agrandis et par un fort prolongement ventral du quadratojugal, le jugal étant très restreint.

Sur la carapace, la vertébrale 1 couvre encore largement toute la nuchale, comme chez *Bothremys parva* et contrairement à *B. barberi*, mais les vertébrales sont particulièrement étroites et surtout les deuxième et troisième dont le bord antérieur est inférieur à la longueur médiane, comme chez certains *B. barberi*. Les sillons pectoroabdominaux sont modérément avancés de part et d'autre de la ligne médiane du plastron, jusqu'à la transversale antérieure des mésoplastrons, qu'ils viennent recouper avec encore, ou sans, un petit décrochement; le sillon huméropectoral ne touche que le bord postérieur de l'entoplastron (qu'il chevauche chez les autres bothrémydidés certifiés); les gulaire touchent à peine, ou non, l'entoplastron et sont plus larges à moins larges chacune que l'intergulaire; laquelle couvre environ un tiers de l'entoplastron. Le pont est plus long que le lobe postérieur, à la différence des autres bothrémydidés, sauf *Taphrosphys phosphaticus* (*Eusarkia*).

Formule des proportions relatives des longueurs des écailles plastrales suivant la ligne médiane: Abdominales > = < Fémorales > = Pectorales > Anales > Humérales > Intergulaires > Gulaire.

B — Horizon stratigraphique, localité et matériel

Horizon stratigraphique: assises grésosargileuses du Crétacé supérieur, Campanien supérieur à Maastrichtien, province de Beira Litoral, Portugal.

Localité, sédiment et matériel:

Locality type: Sédiments exploités par l'entreprise «Empresa de Cerâmica Vouga» dans le «barreiro da Quinta do Vilar, Aveiro (freguesia de Glória, Agras, Aveiro)», in CARRINGTON DA COSTA, 1940 et 1958.

Holotype et spécimens référés: une carapace dorsale (holotype) décrite et figurée par CARRINGTON DA COSTA, 1940, pl. I et III et quelques plaques isolées (dont celles de la pl. II), Museu Mineralógico e Geológico de la Faculdade de Ciências, Universidade do Porto; deux carapaces décrites et figurées par CARRINGTON DA COSTA, 1958, l'une, pl. III et IV, conservée aux Serviços Geológicos de Portugal, à Lisbonne, l'autre, pl. V et VI, conservée à la Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, et de nombreuses plaques isolées signalées par l'auteur.

Nouveau matériel récolté par M. T. Antunes: deux carapaces figurées ici pl. III et IV, des plaques isolées, un crâne figuré ici pl. III, fig. 3, pl. IV, fig. 3, pl. V, fig. 1-4, et fig. 3-8 dans le texte, associé à une plaque périphérique; trois extrémités proximales de fémur; quatre fragments de vertèbres cervicales; le tout conservé à l'Universidade Nova de Lisboa.

Autres localités: Viso, près d'Arazede, km 20 de la voie de chemin de fer, fragments de plaques isolées, récoltées par Choffat, «Emydée ind.» in SAUVAGE (1897-1898) (pl. VIII, fig. 4-6), conservés aux Serviços Geológicos de Portugal, à Lisbonne. Taveiro, argiles exploitées par l'entreprise «Cerâmica do Mondego», cf. *Rosasia soutoi* Carrington da Costa, in ANTUNES & PAIS (1978), Universidade Nova de Lisboa. Santo André, Quintãs, Outeirinho, localités citées par CARRINGTON DA COSTA (1940) d'après CHOFFAT (1900).

C — Description

Le lecteur se rapportera au chapitre sur la famille des Bothremyidae, en ce qui concerne les auteurs, les définitions et la compréhension en genres et espèces des taxons de tout rang cités ici.

1 — CARAPACE (Pl. III et IV) (Tableau II)

L'étude du nouveau matériel confirme les descriptions très soigneuses de CARRINGTON DA COSTA (1940, 1958). Nous complétons et revoyons brièvement ici les principaux caractères de *Rosasia*. (Voir le tableau II des principales dimensions des carapaces).

Comme chez d'autres membres du groupe *Bothremys* LEIDY, 1865, la carapace est déprimée, basse, sans carènes

ni bombements dorsaux, à contour dorsal arrondi-subquadrangulaire mais un peu projeté vers l'arrière, relativement large du fait de l'aplatissement naturel, commun à la famille et indépendant de l'aplatissement post-mortem; de ce fait aussi, la bordure périphérique est bien visible dorsalement, largement chevauchée par les écailles marginales (caractère primitif). L'allongement antérieur de la carapace est modéré (caractère de podocnémidoïde, au départ), plus fort que chez les formes primitives de péломédusidés mais moins que chez les formes actuelles de péломédusidés et que chez les bothrémydidés du groupe *Taphrosphys* COPE, 1869. Une encoche nuchale est présente facultativement (apparemment absente sur le spécimen de Coimbra) et est caractéristique du groupe *Bothremys*; elle écourte en arrondi le bord antérieur de la plaque et, de ce fait, aussi les marginales 1 au milieu de la carapace. La nuchale est plus large (à son maximum) que longue, caractère primitif s'opposant à celui des membres du groupe *Taphrosphys* où elle s'allonge avec toute la bordure antérieure; sa largeur antérieure est à peu près égale à la moitié de sa plus grande largeur, vers l'arrière. Il y a 7 plaques neurales, la première à 4 côtés, les suivantes hexagonales à petits côtés antérieurs, la dernière étant pentagonale devant les pleurales 7 et 8, jointives sur la ligne médiane. Les pleurales 1 ne sont pas particulièrement allongées, leur longueur étant égale à celles des pleurales 2 et 3 additionnées, contrairement à celles du groupe *Taphrosphys* où elles sont supérieures.

La carapace dorsale est liée par sutures fermes au plastron (caractère des péломédusoïdes certifiés) par des contreforts très puissants, comme chez tous les podocnémidoïdes et particulièrement les bothrémydidés, et comme chez quelques péломédusidés fossiles (groupe *Teneremys* BROIN, 1980). Les contreforts axillaires s'étendent sous la moitié latérale des pleurales 1, sous la côte deux elle-même bien développée sous la plaque. Les inguinaux sont liés aux pleurales 5 (en proportion non visible, le matériel n'étant pas dégagé).

Le plastron est robuste et relativement important. Le lobe antérieur est court et large à sa base, trapézoïdal (pl. IV) ou presque (pl. III et spécimen de Lisbonne), ou simplement arrondi (spécimen de Coimbra). Le pont est particulièrement allongé et, de ce fait, plus long que le lobe postérieur au lieu de lui être inférieur comme dans l'état primitif; il est également plus allongé chez un autre bothrémydiné, le spécimen type d'*Eusarkia rotundiformis* BERGOUNIOUX, 1952, rapporté à *Taphrosphys phosphaticus* (DE STEFANO, 1903), chez le podocnémidoïde *Erymnochelys* BAUR, 1888a et chez un péломédusidé fossile (*Platycheloides* cf. *nyasae* HAUGHTON, 1928 in BROIN, 1980). Le lobe postérieur reste long et plus long que le lobe antérieur (caractère primitif); ses bords sont convergents vers l'arrière, soit rectilignes (pl. IV et spécimen de Coimbra) soit légèrement arrondis (pl. III et spécimen de Lisbonne de Carrington da Costa); toutefois, les rapports de mesures entre la largeur du lobe à la suture hypoxiphilastrale et sa largeur à sa base (au sillon abdominofémoral) ne montrent pas une séparation chiffrée nette entre les deux modèles qui permette d'établir une distinction d'ordre sexuel envisagée au départ. L'encoche

anale est très courte et très large et à bords rectilignes (pl. IV et CARRINGTON DA COSTA, 1958, pl. VI) (caractère primitif, acquis au départ de l'hyperfamille des péломédusoïdes). L'entoplastron est petit, rhomboïdal et aussi large que long, sa limite postérieure n'atteignant pas tout à fait la transversale de la base du lobe antérieur. En relation avec le pont long, les mésoplastrons, hexagonaux, sont plus grands que l'entoplastron; ils sont un peu plus larges que longs (caractère de l'hyperfamille).

Le pelvis est attaché par suture osseuse à la carapace (caractère des pleurodires): le degré d'empiètement de la suture des ilions sous la carapace dorsale n'est pas connu (pleurales 7 et 8 seules comme chez la plupart des péломédusoïdes, ou bord antérieur de la suprapygale en plus, comme chez les formes primitives de pleurodires et comme chez certains bothrémydidés des groupes *Bothremys* et *Taphrosphys*?). Sur les xiphoplastrons, la suture des pubis est ovale, oblique, large et relativement courte (non allongée comme chez *Taphrosphys*), celle des ischions est grossièrement triangulaire et située en avant de l'encoche anale (pl. IV, 2): c'est la morphologie de départ des péломédusoïdes.

Décoration: les plaques sont décorées de sillons dichotomiques courts, sinueux (CARRINGTON DA COSTA, 1940, pl. II, 1958, pl. II) comme chez de nombreux pleurodires mais particulièrement nets comme chez tous les bothrémydidés, quoique pas très fortement accentués et non reliés entre eux, à la différence de *Taphrosphys*.

Écailles: Les marginales antérieures ne sont ni réduites secondairement en longueur ou largeur (cas de péломédusidés fossiles et certains podocnémidoïdes) ni fortement allongées secondairement (cas du groupe *Taphrosphys* et des péломédusidés actuels): elles sont tout de même relativement longues sur les périphériques et la nuchale, suivant la proportion caractéristique des podocnémidoïdes au départ. L'écaille cervicale manque (caractère de l'hyperfamille). Sur le plastron, le schéma des écailles plastrales est relativement primitif, évolué seulement par une avancée des sillons huméropectoraux et une avancée modérée des sillons pectoroabdominaux; l'intergulaire mord sur environ un tiers de l'entoplastron, séparant deux petites gulaire qui atteignent juste la suture épientoplastrale; suivant les spécimens, chaque gulaire est plus large ou moins large que l'intergulaire. Le sillon huméropectoral est avancé, à sa mi-largeur, un peu au-delà de la transversale de la limite antérieure des mésoplastrons, qu'il vient traverser: avec (pl. IV) ou sans (pl. III) décrochement marqué sur ces plaques (position moyennement avancée au sein de la famille).

Pour les dimensions des carapaces (3 exemplaires) voir le tableau II.

2 — CRÂNE (pl. III, fig. 3; pl. IV, fig. 3; pl. V, fig. 1-4; fig. 3 à 8) (Pour les abréviations des figures du texte 3-8 voir la fig. 3)

Le crâne de *Rosasia* a été l'élément décisif pour la détermination de la position phylétique du genre au sein des péломédusoïdes: sa ressemblance frappante avec *Bothremys* et l'originalité de leurs caractères dérivés, partagés en grande

TABLEAU II

Rosasia Soutoi, dimensions en mm des carapaces: spécimens MTA 1 (I) et MTA 2 (II) conservés à la Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade Nova de Lisboa; et (III) aux Serviços Geológicos de Portugal. Crétacé supérieur d'Aveiro, Portugal

	I	II	III
Longueur médiane de la carapace	217+20env.	(385)+45env.	(364)
Longueur maximum de la carapace	221+20env.	(395)+45env.	375
Largeur maximum de la carapace	220	(377)	354
Longueur médiane de la nuchale	30	50,6	44,1
Longueur de la marginale 1 sur le bord latéral de la nuchale	?	28,4	26,7(g)-26,5(d)
Longueur du bord de la nuchale latéralement	?	50	43,9(g)-44(d)
Longueur maximum de la pleurale 1	45	79,4	73,8
Longueur maximum de la pleurale 2	23	39,7	36,2(g)-36,4(d)
Longueur médiane du plastron, jusqu'au fond de l'encoche anale	177+(cons.)	314	
Longueur maximum du plastron	197 (est.)	333	
Longueur maximum du lobe antérieur, jusqu'au fond de l'encoche axillaire	46	70,2(d)-76,7(g)	61,3
Largeur du lobe antérieur à sa base	110	182	166
Longueur du pont	91	139(g)-142(d)	142(g)-145(d)
Longueur du lobe postérieur maximum	64(env.)	122	
Largeur du lobe postérieur à sa base	100	166	172
Longueur et largeur de l'entoplastron	30 x 30	42,4 x 47,9	42,2 x 46,1
Longueur et largeur du mésoplastron gauche	?	54,7 x ?	59 x 63,7
Longueur et largeur du mésoplastron droit	34 x 40	57,8 x 63,8	56,2 x 63,3
Longueur et largeur de l'intergulaire	19 x 12	32,6 x 25	24,3 x 17,3
Longueur et largeur de la gulaire gauche	11,5 x 13	16,3 x 18,7	13,3 x 21,8
Longueur et largeur de la gulaire droite		17,1 x 18,3	12,1 x 20,3

partie par *Nigeremys* et quelques autres pleurodires, a conduit à la conservation de la famille des bothrémydés, relativement arbitrairement définie par BAUR (1891) et à sa redéfinition ci-après, chapitre E (diagnose, liste des membres, caractères parentaux et cladogramme de la famille). La description suivante s'attache donc à mettre en relief les éléments nouveaux, distinctifs et déterminants, de *Rosasia* et des bothrémydés d'après leurs crânes. Parmi ceux-ci, sont connus: les crânes fragmentaires avec mandibule de *Bothremys cooki* LEIDY, 1865 et *B. barberi* (SCHMIDT, 1940) décrits et figurés in LEIDY (1865), HAY (1908, pp. 103-104, fig. 96-97, pl. 23, fig. 1-3), GAFFNEY & ZANGERL (1968, fig. 13-22), GAFFNEY (1979, fig. 125-127; 1977, fig. 1-3 et 8); les crânes avec mandibules (non préparés et peu visibles sur les photographies) de *B. parva* (HAAS, 1978a) (fig. 3-4, 7-8); un fragment de crâne de *Taphrosphys sulcatus* (LEIDY, 1856) in GAFFNEY (1975b, fig. 238); le crâne de *Nigeremys gigantea* (BERGOUNIOUX & CROUZEL, 1968) (fig. 1-2); des schémas des deux crânes de *Sokotochelys* HALSTEAD, 1979 in WALKER (1979, fig. 5-6); le fragment de crâne d'*Apertotemporalis* STROMER,

1934 (pl. I, fig. 1); un fragment de crâne indéterminé inédit de Madagascar, Berivotra (forme B du cladogramme). Des crânes de tortues fossiles et actuels sont particulièrement abondamment figurés, et les définitions de leurs structures d'après les auteurs originels (entre autres particulièrement, ALBRECHT, 1967; MAC DOWELL, 1961; OGUSHI, 1911; SCHUMACHER, 1954, 1955a,b; SIEBENROCK, 1897) sont rassemblées in GAFFNEY (1975b; 1977, 1979) outre les descriptions originales des auteurs des taxons cités; quelques crânes sont également figurés in BROIN (1977): on trouvera de nombreuses références supplémentaires dans ces ouvrages. Le crâne de *Bothremys*, très proche de celui de *Rosasia*, a été décrit os par os par GAFFNEY & ZANGERL (1968): seules les structures générales et les particularités sont détaillées ici.

Etat de conservation du crâne. Sont préservés: toute la partie antérieure, museau et palais jusqu'au basioccipital et la région articulaire gauche; font défaut: la partie droite en arrière du maxillaire et la partie dorsale postérieure (couverture temporale postérieure et crête supraoccipitale), la région otique et articulaire droite et toute la portion postérieure

incluant le foramen magnum, le condyle occipital et l'arrière de la région otique gauche. Les parties osseuses non connues sont donc la partie dorsale postérieure du carré, la plus grande part de l'exoccipital et de l'opisthotique, l'arrière du basioccipital, le supraoccipital presque totalement, le squamosal et le prootique en partie.

Dimensions: Longueur maximum conservée (de l'extrémité antérieure du museau à l'extrémité postérieure de la facette articulaire du carré): 66 mm. Largeur maximum (estimée à l'avant latéral des carrés): 80 mm dont 73 préservés. Hauteur à mi-longueur (à l'arrière latéral des maxillaires): 30 mm.

Ces dimensions sont proches de celles du crâne de *Bothremys cooki*.

Vue dorsale générale (pl. v, fig. 1; fig. 3).

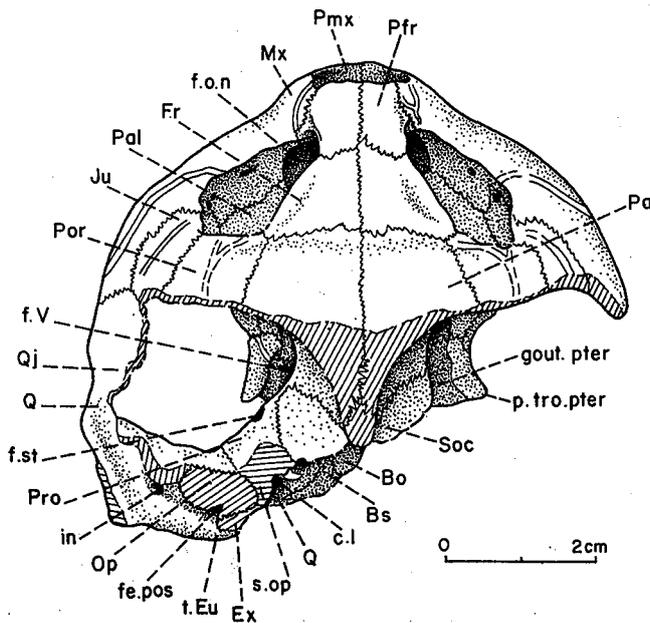


Fig. 3 — *Rosasia soutoi* CARRINGTON DA COSTA, 1940, Crétacé supérieur d'Aveiro, Portugal; crâne, face dorsale; coll. Univ. Nova de Lisboa. Abréviations des figures 3-8 du texte: faces dorsale, antérieure, latérale gauche, latérale droite, ventrale et postérieure.

art. Q, facette articulaire du carré (condylus mandibularis); Bo, basioccipital; Bs, basisphénoïde; cav. cra, cavité crânienne (cavum cranii); ch, choane; c.i, canalis caroticus internus; c.l, cavum labyrinthicum; c.s.a, canalis semicircularis anterior; c.s.h, canalis semicircularis horizontalis; Ex, exoccipital; f.c.i, foramen posterius canalis carotici interni; fe.ov, fenestra ovalis (et cavum acusticojugulare); fe.pos, fenestra postotica; fo, fosse bothrémydienne; f.o.n, foramen orbitonasale; f.p, foramen praepalatinum inferius; f.pa.p, foramen palatinum posterius; f.p.s, foramen praepalatinum superius; Fr, frontal; f.st, foramen stapediotemporale; f.ty, foramen chordae tympani inferius; f.v, foramen nervi trigemini; gout. pter, gouttière ptérygoïdienne (sulcus palatinopterygoideus); in, incisura columellae auris; Ju, jugal; l.b, limite médiale du bec corné, ou ramphothèque, et limite externe du sillon palatin (sulcus palatinus); Mx, maxillaire; nar, narine externe (et fosse nasale, fossa nasalis); Op, opisthotique; or, orbite (fossa orbitalis); Pa, pariétal; Pal, palatin; Pfr, préfrontal; Pmx, prémaxillaire; Por, postorbitaire; Pro, prootique; Pter, ptérygoïde; p.tro.pter, processus trochlearis pterygoidei; Q, carré (quadratum); Qj, quadratojugal; Soc, supraoccipital; s.op, surface d'insertion de l'opisthotique sur le prootique; t.Eu, emplacement du tube ou trompe d'Eustache; vo, vomer.

Comme chez *B. cooki* et les autres crânes de bothrémydés, le crâne est caractérisé par l'important développement du museau, estimé en relation avec une adaptation à un régime broyeur; avec, comme chez *Bothremys*, la très forte expansion des maxillaires, s'étalant obliquement sous les orbites de façon à être largement visibles dorsalement, vers

l'avant et les côtés. Toutefois, la hauteur maxillaire sous les orbites est moins forte que chez *Bothremys*, les orbites (à bord postérieur un peu incomplet) n'étant ni aussi petites ni aussi orientées dorsalement; l'espace interorbitaire est plus large à l'arrière et plus étroit à l'avant, en relation avec la largeur de la narine; la narine, basse et orientée légèrement vers le haut, moins que chez les autres bothrémydés connus, est relativement plus étroite; les préfrontaux ne forment pas de pointe médiane antérieure s'avancant au dessus de la narine et le bord ventral de celle-ci, constitué par les prémaxillaires, est presque vertical (légèrement oblique vers l'avant et non recourbé vers l'arrière comme il l'est chez *Bothremys* et *Nigeremys*); comme chez *Bothremys*, le museau est très arrondi, mais il est encore un peu projeté en avant, dans la partie prémaxillaire et maxillaire antérieure.

Les relations et proportions des os de la face dorsale sont conformes à celles des autres pélomédusoïdés dans l'ensemble: pas de nasaux, préfrontaux jointifs médialement, larges et à peu près quadrangulaires; pas de remontée des maxillaires plus haut que la narine latéralement (différence avec la condition primitive conservée chez les pleurodires chélidés et la condition secondaire de *Podocnemis* WAGLER, 1830); suture préfronto-frontale à peu près transversale et située à mi-longueur de l'espace interorbitaire; frontaux un peu plus longs que les préfrontaux et se prolongeant un peu en arrière des orbites (dont il manque ici le bord postérieur, les frontaux et postorbitaires étant incomplets); probablement postorbitaires seulement un peu plus longs que les jugaux, eux-mêmes secondairement très courts ici (écourtés par les quadratojugaux prolongés vers le bas pour combler l'émargination latérale primitive) et maxillaires plus longs vers l'arrière que les jugaux (du fait aussi du comblement de l'émargination latérale); les pariétaux sont courts: leur suture dorsale commune est courte pour un pélomédusoïdés (en relation avec le raccourcissement postérieur du crâne) et la couverture dorsale des fosses musculaires par ces os devait être modérément longue, du fait de la présence probable d'une émargination postérieure encore forte, comme chez *Nigeremys*; il est vraisemblable que cette émargination partant de l'arrière (et caractéristique des pélomédusoïdés au départ de l'hyperfamille, au sein des pleurodires, s'opposant à l'émargination des chélidés partant des côtés) était prolongée jusqu'à la rupture du contact pariétal-quadratojugal, comme chez *Nigeremys* et tous les pélomédusoïdés non podocnémidés (chez ces derniers, les pariétaux sont secondairement allongés dorsalement vers l'arrière avec les quadratojugaux, pour combler cette émargination).

Les régions cérébrale et otique sont détaillées plus loin mais sur cette face, l'on voit déjà que la région otique est très écourtée en relation avec le raccourcissement de la région cérébrale projetée vers l'avant. Sur les parois latérales externes de la cavité cérébrale, les pariétaux sont particulièrement courts à l'arrière et le supraoccipital (Soc) est avancé, prolongé à l'avant de chaque côté jusqu'à la transversale des processus trochléaires ptérygoïdiens (p. tro. pter); de chaque côté (à gauche ici) les prootiques (pro) se retrouvent situés à côté et un peu en arrière du supraoccipital au lieu de le devancer comme chez les autres pleurodires; en outre, à l'avant du prootique, se trouve le foramen stapediotemporale (f. st), ouvert vers l'avant et non dorsalement; ce dernier surplombe la gouttière ptérygoïdienne (gout. pter) et le processus trochléaire ptérygoïdien (p. tro. pter) (voir faces

latérales). Pour tout ceci, il en est de même chez *Nigeremys* et chez *Bothremys* (GAFFNEY & ZANGERL, 1968, p. 223); et chez *Taphrosphys*, au moins en ce qui concerne le raccourcissement des pariétaux et l'avancée du supraoccipital (GAFFNEY, 1979, fig. 138). Les opisthotiques font défaut presque complètement ainsi que les exoccipitaux, et les squamosaux totalement, de sorte que les antrums squamosums manquent: le crâne s'arrête ici à gauche au niveau de la fenestra postotica (fe. pos) s'ouvrant à l'arrière dans l'opisthotique cassé, juste au-dessus de la gouttière de la trompe d'Eustache (t. Eu); on voit que celle-ci est séparée de l'incisure columellaire transformée en canal, débouchant extérieurement dans le cavum tympani (in) et médialement dans le cavum acusticojugulare; c'est celui-ci qui s'ouvre à l'arrière par la fenêtre postotique et la cloison fermant l'incisure columellaire est formée du carré et de l'opisthotique (op) (voir vue latérale); la columelle, après avoir traversé le cavum acusticojugulare, débouche au cavum labyrinthicum (c.l).

A l'avant, l'élargissement des maxillaires a provoqué la formation d'un plancher orbitaire large, visible dorsalement; on y voit, sur le côté externe, deux foramens pour l'artère supramaxillaire, dans le jugal et le maxillaire; le foramen alveolare superius de l'artère alvéolaire supérieure n'est pas visible sur les figures; on le voit sur le fossile au bord antéro-externe du foramen orbitonasale (f. on), dans le maxillaire, entre le pariétal et le palatin, ceux-ci étant séparés, contrairement à *Bothremys* d'après GAFFNEY & ZANGERL (1968).

Vue antérieure (pl. V, fig. 2; fig. 4)

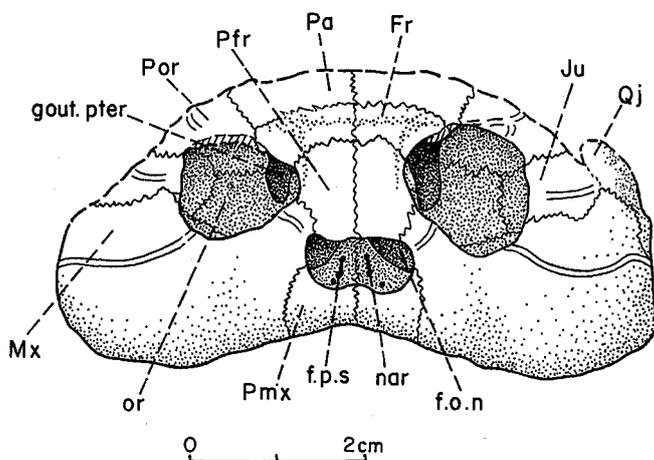


Fig. 4 — *Rosasia soutoi* CARRINGTON DA COSTA, 1940, Crétacé supérieur d'Aveiro, Portugal; crâne, face antérieure; coll. Univ. Nova de Lisboa. Abréviations, fig. 3

Le crâne est aplati vers l'avant, en oblique, plongeant vers l'avant depuis la région postérieure jusqu'aux prémaxillaires, comme chez les autres bothrémydés connus et contrairement à la forme primitive de crâne où la face dorsale est à peu près horizontale (certains podocnémidés ont également acquis un crâne plongeant vers l'avant, mais par redressement fort de l'arrière crâne et non par aplatissage antérieur; tels *Peltocephalus* DUMÉRIL & BIBRON, 1835 et divers membres des groupes *Erymnobelys* et *Schweboemys* SWINTON, 1939, voir BROIN, 1977, pp. 109-112). Sous la narine, basse et étroite, les prémaxillaires très courts sont plus larges que hauts; en dessous, le bord du museau

dessine un V très large, obtus par rapport à *Nigeremys* du fait de l'élargissement extraordinaire des maxillaires, mais moins obtus que chez *Bothremys* où cet élargissement est plus poussé. La vue antérieure montre aussi l'élévation dorsale forte des prémaxillaires puis du vomer, à l'intérieur de la narine, d'avant en arrière; GAFFNEY & ZANGERL (1968) ont signalé chez *Bothremys* la hauteur particulière du vomer en section transversale. En regardant à l'intérieur de la narine, le débouché dorsal du canal de l'artère nasale, entrant ventralement dans le foramen praepalatium inferior, est visible de chaque côté, à la suture vomer-prémaxillaires, prolongé vers l'avant par une rainure à la surface des prémaxillaires, aboutissant chacune à un foramen antérieur nourricier dans le prémaxillaire (f.p.s. sur la figure) (voir face ventrale); l'on voit encore que, comme chez les autres pleurodires, le vomer n'est pas relié aux préfrontaux, lesquels ne sont pas reliés non plus aux palatins, mais seulement aux maxillaires.

Cette vue antérieure montre aussi le fort élargissement de la paroi formant le fond et le côté externe de l'orbite, latéralement au début antérieur de la gouttière ptérygoïdienne (gout. pter, voir face latérale); ce développement du fond osseux latéral de l'orbite est propre aux pleurodires mais il est fortement accentué dans le groupe *Bothremys*.

Vues latérales (pl. IV, fig. 3; pl. V, fig. 4; fig. 5 et 6)

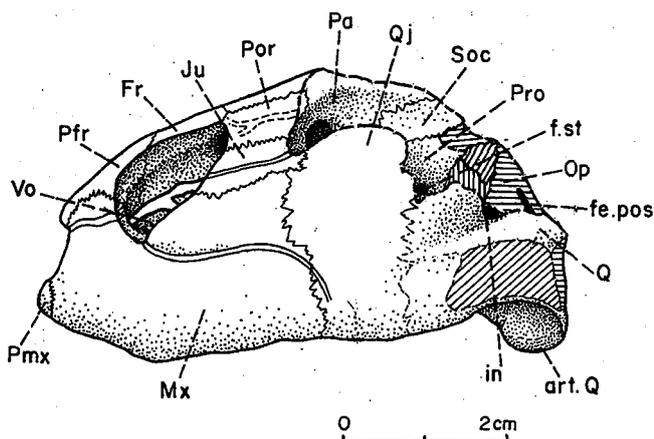


Fig. 5 — *Rosasia soutoi* CARRINGTON DA COSTA, 1940, Crétacé supérieur d'Aveiro, Portugal; crâne, face latérale gauche; coll. Univ. Nova de Lisboa. Abréviations, fig. 3

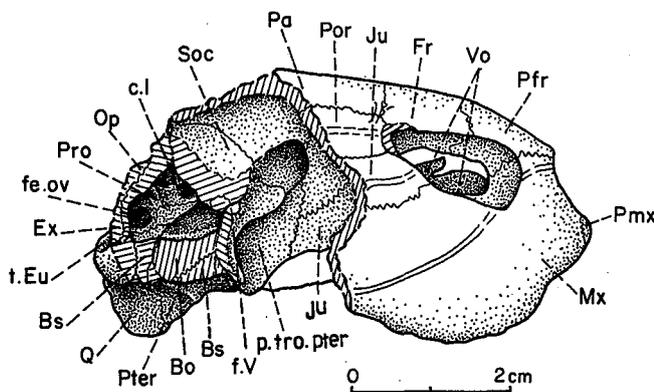


Fig. 6 — *Rosasia soutoi* CARRINGTON DA COSTA, 1940, Crétacé supérieur d'Aveiro, Portugal; crâne, face latérale droite; coll. Univ. Nova de Lisboa. Abréviations, fig. 3

A l'avant, les vues latérales montrent l'orientation latéro-dorsale des orbites, relativement grandes (compte-tenu du bord postérieur incomplet), et l'orientation presque verticale de la narine.

La face latérale gauche, mieux conservée (pl. V, fig. 4; fig. 5) montre la couverture secondaire de l'émargination latérale, comme chez *Nigeremys* (et par supposition tous les bothrémydés); ici, elle est même totale, plus complète, le bord ventral de la mâchoire supérieure étant rectiligne, seulement ondulé par l'élargissement maxillaire: le quadratojugal s'est étendu secondairement vers le bas, venant combler le vide de l'échancrure entre le maxillaire et le carré, provoquée par la régression primitive du jugal et du quadratojugal; cette échancrure est apparue très tôt, chez le premier casichélydien, ancêtre commun aux pleurodires et aux cryptodires; une couverture secondaire presque totale se produit aussi, indépendamment, chez certains podocnémidés de groupes différents: *Erymochelys* et *Peltocephalus* (figuration in GAFFNEY, 1979 et BROIN, 1977). Chez *Rosasia*, la limite quadratojugal-carré n'est pas nette sur la face latérale, hésitante comme si le carré et le quadratojugal avaient lutté à qui recouvrirait l'échancrure. Le jugal, long chez les premières tortues (GAFFNEY & MEEKER, 1983, fig. 1) et prolongé jusqu'au carré, se retrouve exclu du bord de la mâchoire et limité derrière l'orbite à côté du post-orbitaire, un peu plus long que lui probablement; le maxillaire est énorme; le carré est incomplet dorsalement et postérieurement, et érodé sur sa face latérale conservée (fig. 5, hachures) mais complet ventralement; prolongeant à l'horizontale le bord ventral de la mâchoire, il se développe ensuite à l'arrière vers le bas en un processus articulaire bien dégagé (art. Q) comme chez les autres podocnémidés, sauf *Podocnemis* où il est secondairement atténué, et même plus nettement délimité, comme chez *B. barberi*, *Nigeremys* et la forme B de Madagascar, ce qui constitue certainement un caractère dérivé de la famille. Juste au dessus et en avant du processus articulaire, se trouve le cavum tympani, fermé extérieurement chez l'animal vivant par la membrane posée sur le méat auditif externe; le cavum est réduit ici à sa portion inférieure; ce qui en reste montre qu'il était en forme d'entonnoir, comme chez les autres tortues, mais il n'est pas possible de juger de l'existence et de l'ampleur de l'antrum squamosum qui prolonge le cavum à l'arrière: celui-ci n'est connu que chez *Nigeremys* dans la famille: il y est étroit et relativement court et son espace intérieur est comblé de gangue sans que la limite avec l'os se reconnaisse; en revanche, sur le fragment de carré de la forme B de Madagascar, le plancher d'un vaste antrum squamosum est conservé en arrière du foramen columellaire (in, incisura columellae auris, fig. 5 et 8); comme chez tous les bothrémydés, ce foramen est tubulaire, comme on l'a vu plus haut (vue dorsale); le carré, vertical chez les tortues primitives, se replie autour du stapes, notamment chez les pleurodires; mais normalement chez ceux-ci, il englobe également la trompe d'Eustache, débouchant dans le cavum tympani; or, chez les bothrémydés, le carré ne se replie qu'autour du stapes, excluant la trompe d'Eustache de son incisure; cette condition dérivée propre à la famille, parallèle celle de plusieurs groupes de cryptodires (à partir des Polycryptodira GAFFNEY, 1984); la trompe d'Eustache devait rejoindre l'arrière du cavum tympani, juste en arrière de la ligne de suture du carré sur lui-même (t. Eu, fig. 3, 6 et 8) comme chez les cryptodires à carré clos (GAFFNEY,

1979, p. 97). Ce repliement du carré autour de la seule columelle est connu chez *Bothremys*, *Rosasia*, *Nigeremys*, *Taphrosphys* (fide GAFFNEY, 1979, p. 97), *Apertotemporalis* STROMER, 1934 (d'après la figure de l'auteur) et la forme indéterminée B de Madagascar; il est soupçonné chez *Sokotobchelys* HALSTEAD, 1979, d'après les figures de WALKER, 1979.

La face latérale droite montre une partie de la cavité cérébrale et de l'oreille interne détaillées plus loin (voir face postérieure). Elle montre aussi la face externe latérale du processus trochlearis pterygoïde (p. tro. pter, fig. 3, 6 et Pter, fig. 7); c'est sur cette face que coulaient les tendons des muscles adducteurs de la mandibule, par l'intermédiaire d'un cartilage, le cartilago transiliens (GAFFNEY, 1972, p. 31, fig. 13; 1975, pp. 393-395, descriptions et références des auteurs des noms de ces structures); c'est un dispositif propre aux tortues et la situation du cartilage sur le ptérygoïde est propre aux pleurodires; ce processus est formé par l'enroulement vers le haut du bord latéral du ptérygoïde à la suite de la partie postérieure externe du jugal, formant le bord de la gouttière ptérygoïdienne signalée plus haut (gout. pter, fig. 3, 4, 8); cette gouttière débute dans le fond de l'orbite latéralement à la paroi cérébrale (BROIN, 1977, fig. 16-17) et peut être appelée sulcus palatinoptyerygoideus car son plancher est constitué d'abord par le palatin et ensuite par le ptérygoïde.

Juste au dessus et en arrière du processus, la face latérale gauche montre une échancrure dans la paroi médiale de la gouttière (paroi de la cavité cérébrale): c'est le foramen nervi trigemini (f.V) rompu à l'arrière ici (complet de l'autre côté mais non visible sur les figures); ce foramen est ouvert entre le prootique dorsalement et postérieurement, le pariétal dorsalement et antérieurement, le ptérygoïde ventralement; ici, le prootique est coiffé en partie par le supraoccipital (soc) par suite du raccourcissement postérieur du crâne propre à certains bothrémydés tel *Rosasia*.

A l'avant, par l'orifice de l'orbite, cette face du crâne montre la forte convexité du bord dorsal du vomer (vo) probablement partagée avec *Bothremys*, accompagnée d'une pointe dorsale juste en avant de son contact avec les palatins (et non signalée chez *Bothremys*). Un unique vomer est présent chez les tortues; dont, chez les pleurodires, seulement les chélidés et quelques pélomédusoïdes: les bothrémydés et quelques membres fossiles et actuels du groupe *Podocnemis*, dont les actuels *P. erythrocephala* SPIX, 1824 (voir MITTERMEIER & WILSON, 1974) et *P. vogli*, MÜLLER, 1935 (voir WILLIAMS, 1954a); chez les pélomédusoïdes, il est restreint à sa portion interchoanale et antérieure; dans tous les cas, sa face dorsale est à peine convexe sauf chez *Rosasia* et éventuellement *Bothremys* et les autres bothrémydés (face dorsale non connue chez *Nigeremys*): il est coudé fortement pour former cette pointe dorsale antérieure à sa jonction avec les palatins.

Face ventrale, Région masticatrice, arrière palais et région articulaire (pl. III, fig. 3; fig. 7)

Elle montre les structures déjà évoquées ci-dessus: contour arrondi mais encore proéminent du museau, forts élargissement et allongement de la partie masticatrice au détriment de la région postérieure.

Le rebord ventral prémaxillaire et maxillaire, arrondi et non tranchant, est presque vertical, à peine recourbé vers l'intérieur, moins que chez *Bothremys* et *Nigeremys*. Le sillon palatin, s'étendant médialement entre les surfaces mastic-

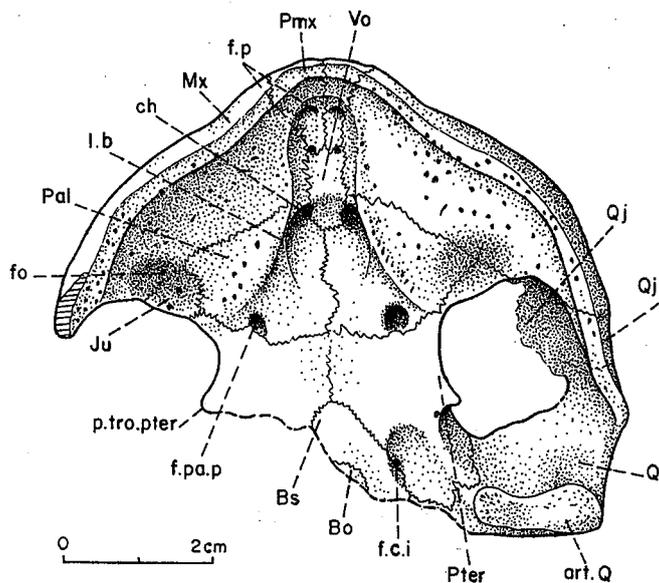


Fig. 7 — *Rosasia soutoi* CARRINGTON DA COSTA, 1940, Crétacé supérieur d'Aveiro, Portugal; crâne, face ventrale; coll. Univ. Nova de Lisboa. Abréviations, fig. 3

trices et limité par le bord lingual de la ramphothèque (l.b.), occupe le palais depuis le bord de ce bec corné sur les prémaxillaires jusqu'à l'arrière des choanes; il a son équivalent chez les cryptodires (BROIN, 1977, p. 130) et peut être appelé sulcus palatinus; chez *Rosasia* il est très nettement délimité à l'avant, comme chez *Bothremys* et les podocnémidés et davantage que chez *Nigeremys* et les pélo-médusidés, formes chez qui il est en outre très court antérieurement; ici, il est particulièrement long en avant des choanes, comme chez *Bothremys*, et un peu plus profond.

Sa portion antérieure renferme la limite des prémaxillaires et du vomer et les foramina praepalatina des artères nasales (références in GAFFNEY, 1972, p. 23); or, chez *Rosasia*, l'emplacement des forams (f.p) n'est pas évident: il peut se situer soit vers l'avant du sulcus palatinus, soit un peu en arrière, à la limite vomer-prémaxillaires, comme chez *Bothremys*. En fait, l'examen de l'intérieur de la narine montre le débouché dorsal du canal de l'artère nasale à la suture vomer-prémaxillaire, correspondant au vrai foramen praepalatina inferius, le postérieur; de là, comme chez les tortues actuelles, une rainure vers l'avant dirige l'artère jusqu'à un foramen nourricier de l'os prémaxillaire, à partir duquel sera nourrie la ramphothèque, et marqué f.p.s (foramen praepalatina superius) sur la figure: c'est juste sous ce foramen dorsal que se trouve le «foramen praepalatina» antérieur ventral, débouché secondaire de l'artère nasale.

Après cette région vomer-prémaxillaire antérieure, le sulcus palatinus se prolonge jusqu'aux choanes où il s'évase largement; les choanes, séparées par le vomer très enfoncé dorsalement à ce niveau, sont particulièrement petites et triangulaires, plus petites que chez *Bothremys*, parce que les surfaces masticatrices sont plus étalées vers le milieu et les cachent en vue ventrale. Ces surfaces s'étendent fortement de chaque côté en se creusant fortement pour former les fosses bothrémydiennes (fo) auxquelles participent le maxillaire, le palatin et le jugal et connues précédemment que chez *Bothremys*; elles ont été décrites pour ce genre et interprétées de plusieurs manières: pour LEIDY (1865) (voir GAFFNEY & ZANGERL, 1968) la fosse de la mâchoire supérieure était

remplie par la ramphothèque formant en ce point un processus en forme de dent, correspondant à une fosse dans le bec corné de la mandibule; pour BAUR (1891), la fosse était un alvéole rempli par une dent en forme de défense; pour HAY (1908) comme pour Leidy, la fosse était remplie par la ramphothèque avec une excroissance en forme de dent, en vue d'un régime broyeur; pour GAFFNEY & ZANGERL (1968) la fosse était remplie par la matière cornée de la ramphothèque sans former d'excroissance et restant un peu concave en surface et, en accord avec Hay, sa destination est l'adaptation à un régime broyeur (mollusques gastropodes par exemple); nous sommes en accord avec ceux-ci car cette interprétation est conforme à la réalité se présentant chez les tortues marines actuelles chéloniées. Chez *Rosasia*, les fosses sont plus larges et moins profondes que chez *Bothremys*, chez qui l'élargissement et l'arrondissement du museau sont maximum et où elles sont presque tubulaires au fond. Cette adaptation à un régime broyeur, plus ou moins durophage (coquillages, crustacés, poissons, graines ou végétaux durs etc.) est tout à fait différente de celle développée par les podocnémidés; chez ceux-ci, il y a tendance à l'élargissement des surfaces masticatrices à l'arrière, chez plusieurs groupes différents (*Erymnochelys* et *Podocnemis* par exemple); mais dans les groupes de *Schweboemys* SWINTON, 1939 et *Stereogenys* ANDREWS, 1901, l'on a un élargissement des maxillaires et des palatins non seulement vers l'extérieur mais aussi vers l'intérieur, de façon à presque combler le sulcus palatinus et à cacher les choanes, en formant une sorte de palais secondaire, repoussant le débouché des choanes vers l'arrière (WOOD, 1970, pl. II; GAFFNEY, 1979, fig. 136; ANDREWS, 1906, pl. XXV, fig. 2). Les tortues cryptodires ont aussi réalisé, par convergence en vue d'un régime broyeur, des débuts de palais secondaire (par exemple les trionychidés d'eau douce, voir BROIN, 1977, pp. 184 et 350) ou de vrais palais secondaires (par exemple les tortues marines chéloniées, voir GAFFNEY, 1979, fig. 210-215); il est justement intéressant de noter que la plupart du temps les bothrémydés sont trouvés en milieu marin, en compagnie de tortues marines cryptodires: certaines ont des mâchoires larges, comme le toxochélyidé *Ctenochelys* ZANGERL, 1953 (pl. 19), mais pas autant que chez *Bothremys* et sans vrai palais secondaire non plus; il est possible d'estimer que *Bothremys*, avec ses mâchoires si larges, occupait la niche écologique des tortues marines ostéopygides, sans palettes natatoires et à palais secondaire, tel *Osteopygis* COPE, 1868b, qui vivait par ailleurs en même temps dans le New Jersey (voir ZANGERL, 1953, pl. 15-16). Ce n'est pas le cas de *Rosasia* secondairement revenu à un milieu dulçaquicole (voir première partie): ce genre a dû trouver sans difficulté de nouvelles proies équivalentes, mais d'eau douce, adaptées à son museau large.

A la suite de la région masticatrice, le palais de *Rosasia* est resserré à la suture palatinoptérygoïdienne, contrairement à celui de *Bothremys* qui est élargi. Le foramen palatinum posterius (f.pa.p) situé juste en avant et sur cette suture est grand relativement pour un pleurodire (beaucoup moins qu'il ne peut l'être chez les cryptodires), ovale et allongé vers l'avant, comme chez d'autres pélo-médusoidés tels *Pelusia* WAGLER, 1830 et *Peltocephalus*. Il semble plus grand que chez *Bothremys cooki* (voir GAFFNEY & ZANGERL, 1968) où il serait un peu élargi transversalement; il est relativement plus grand que chez *Nigeremys*. Ce foramen a une ampleur et une orientation variable chez les pleurodires;

par exemple il est aussi élargi transversalement chez des chélidés. Comme chez tous les pleurodires, ce foramen, par où arrive dans le palais l'artère inframaxillaire, a son débouché dorsal en arrière du fond de l'orbite (GAFFNEY, 1972, p. 23) dans la portion antérieure de la gouttière ptérygoïdienne, à la limite du ptérygoïde et du palatin.

Après le resserrement palatin, le palais s'élargit au niveau des processus trochléaires ptérygoïdiens; comme chez tous les pélomédusoidés non podocnémididés, ceux-ci ne sont pas encore développés transversalement vers l'avant; le palais est presque plat entre ces processus: les marges latérales des ptérygoïdes ne sont pas développées en aîles ptérygoïdiennes ventrales, entre ces processus trochléaires ptérygoïdiens et les processus articulaires des carrés comme chez la majorité des pleurodires; la présence de ces aîles, qu'elles se prolongent (cas des podocnémididés) ou non (cas des autres pleurodires) jusqu'au foramen carotidien, entraîne la formation d'une concavité du palais entre elles.

En arrière des processus, le crâne est très court, comme chez *Nigeremys* et *Bothremys*; si la limite antérieure du basisphénoïde arrive, suivant la norme primitive, jusqu'à la transversale des processus trochléaires ptérygoïdiens, sa limite postérieure arrive seulement à la mi-longueur des processus articulaires des carrés. Chez les autres pleurodires, le basisphénoïde est beaucoup plus long et dépasse à l'arrière les facettes articulaires des carrés (art. Q); ici, à l'arrière, le basisphénoïde encadre en arc de cercle le basioccipital, incomplet dans sa partie condyloïde mais très court certainement comme chez *Nigeremys* et *Bothremys*.

Le ptérygoïde se prolonge de chaque côté du basisphénoïde jusqu'à recouvrir le prootique, d'une manière propre aux bothrémydés chez les pleurodires; chez les pleurodires primitifs (situation rencontrée chez certains chélidés et pélomédusidés sensu stricto) le ptérygoïde à l'avant, puis le prootique et le carré côte à côte à l'arrière, s'étendent ventralement pour couvrir le passage craniocarré, entre le basisphénoïde et le corps articulaire du carré; la carotide ventrale entre dans le crâne par le foramen posterius canalis carotici interni dans le prootique, généralement à sa limite avec le basisphénoïde; par la suite dans l'évolution, une jonction peut se faire entre le processus médial du carré et le basisphénoïde: — chez les chélidés et les pélomédusidés, elle se fait à l'avant du prootique, lequel reste visible en arrière de cette jonction; parfois, la jonction se fait au-dessous du prootique à sa mi-longueur, le masquant partiellement, chez certains chélidés; — chez les bothrémydés et les podocnémididés, il y a jonction du processus médial du carré avec le basisphénoïde et le basioccipital en arrière du prootique; mais chez les bothrémydés, le ptérygoïde vient en outre recouvrir le prootique ventralement, totalement; le foramen de la carotide, visible ventralement, s'ouvre alors entre le ptérygoïde et le basisphénoïde (f.c.i.). Chez les podocnémididés se développe une profonde fosse musculaire ou canal carotidien élargi, à l'entrée de la carotide, propre à la famille; l'aîle ptérygoïdienne, développée vers l'arrière au-dessus de cette fosse, vient la recouvrir à la vue seulement: le prootique, au fond de la fosse et sous l'aîle, n'est pas complètement couvert par le ptérygoïde; simplement, masqué par l'aîle, il n'est plus visible ventralement. Chez *Nigeremys* (et *Sokotochelys*) se développe aussi une fosse musculaire dans la région carotidienne, très large et oblique; mais il n'y a pas développement des aîles ptérygoï-

diennes (BROIN, 1977) et le prootique est recouvert par le ptérygoïde comme chez *Bothremys* et *Rosasia*.

La conséquence du développement du carré vers le basiocrâne chez les podocnémidoïdés est que la fenêtre postotique, large au départ, se trouve très restreinte médialement; le cavum acusticojugulare n'est plus visible en vue ventrale et le processus interfenestralis de l'opisthotique (voir face postérieure, régions otique et cérébrale) n'est plus visible entre le cavum acusticojugulare et le cavum labyrinthicum.

Un recouvrement du passage craniocarré se produit également chez les cryptodires et éventuellement jusqu'au basioccipital pour cacher le processus interfenestralis, mais c'est toujours le ptérygoïde qui se développe vers l'arrière et jamais le carré médialement (voir GAFFNEY, 1979 et son abondante figuration).

Le crâne étant ici incomplet à l'arrière, la participation respective des exoccipitaux et du basioccipital au condyle occipital n'est pas visible. GAFFNEY (1979, p. 210) indique que le basioccipital n'y participe pas chez un fossile attribué à *Taphrosphys*, comme chez les pélomédusidés actuels; d'où leur rapprochement des bothrémydés en un groupe monophylétique (GAFFNEY & MEYLAN, *in press*, comm. pers.): nous pensons qu'il s'agit d'un parallélisme avec ce fossile et pas d'un caractère propre aux bothrémydés, puisque *Nigeremys* a une participation normale du basioccipital au condyle.

La face ventrale du crâne montre la facette articulaire du processus articulaire du carré avec la mandibule (art. Q) dirigée vers le bas, concave médialement comme chez tous les pleurodires, avec un petit arrondissement de chaque côté, bien marqué ici. Cette facette est courte pour sa largeur suivant une proportion que nous estimons primitive pour les pleurodires; chez certains podocnémididés, elle peut être encore plus courte, secondairement (*Erymnochelys*, *Peltocephalus*); chez d'autres podocnémididés (*Stereogenys*, *Schweboemys*, *Podocnemis*), chez les chélidés et chez les pélomédusidés actuels, elle est plus carrée, plus allongée secondairement, sur toute sa largeur ou seulement sur une partie (chélidés) suivant les cas.

La mandibule de *Rosasia*, n'est pas connue: étant donné la ressemblance du crâne avec celui de *Bothremys*, il est évident qu'elle devait ressembler à celle de ce genre; notamment avec une facette articulaire convexe (correspondant à la facette du carré concave, caractère des pleurodires), avec un processus rétroarticulaire de l'articulaire visible dorsalement (caractère des podocnémidoïdés), et avec les fosses masticatrices dentaires caractéristiques du groupe *Bothremys* (voir GAFFNEY & ZANGERL, 1968 et HAAS, 1978a,b).

Face postérieure, régions otique et cérébrale (pl. V, fig. 3; fig. 8; pl. IV, fig. 3; fig. 6; pl. V, fig. 1; fig. 3)

La face postérieure montre que le crâne est aplati et arrondi dorsalement, plus élevé vers l'arrière avec un processus articulaire du carré développé vers le bas. Tout l'arrière-crâne faisant défaut, la cavité cérébrale, ou cavum cranii (cav. cra), se trouve éventrée largement ce qui permet de distinguer une partie des structures internes du crâne, décrites ici avec l'aide des vues latérales et dorsale.

À droite de la cavité cérébrale, est visible la gouttière ptérygoïdienne (gout. pter), formée par l'enroulement des processus trochléaires ptérygoïdiens (p. tro. pter); en arrière-fond ventral, se dessine l'important développement maxillaire (Mx). A gauche en premier plan, est visible le pro-

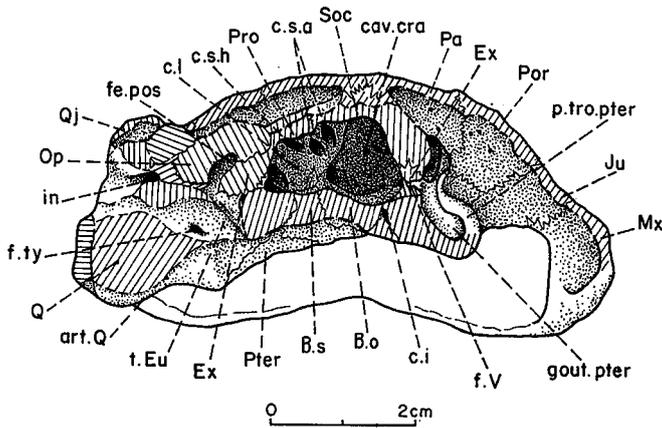


Fig. 8 — *Rosasia soutoi* CARRINGTON DA COSTA, 1940, Crétacé supérieur d'Aveiro, Portugal; crâne, face postérieure; coll. Univ. Nova de Lisboa. Abréviations, fig. 3

cessus articulaire du carré (Q), prolongé vers le bas et non écourté comme chez d'autres pleurodires, avec sa facette articulaire dirigée vers le bas (art. Q), concave médialement comme chez tous les pleurodires (voir face ventrale) et bombée latéralement; la face postérieure du processus est érodée en partie depuis le bas, jusqu'à une zone lisse transversale, située juste au-dessous de la suture du carré sur lui-même: c'est la gouttière de la trompe d'Eustache (t. Eu) réunissant l'arrière palais à l'arrière du cavum tympani. Au-dessus n'est conservée que la partie antérieure de la région otique, laquelle débute médialement dans la cavité cérébrale: celle-ci n'est accessible à la vue que par l'extérieur.

La cavité cérébrale commence à la surface des palatins, juste en arrière du vomer, entre les gouttières ptérygoïdiennes, très en avant de la suture palatino-ptérygoïdienne où s'ouvre de chaque côté le foramen palatinum posterius dorsal: c'est une position plus avancée que celle des autres pleurodires; sa base est donc formée par les palatins à l'avant puis les ptérygoïdes en arrière (et non pas seulement les ptérygoïdes); ses parois latérales sont formées par les processus descendants des pariétaux (processus inferior parietalis) venant chevaucher les palatins à l'avant et les ptérygoïdes (crista ptérygoidea, basse ici) à l'arrière. Médialement, toute la partie antérieure du basisphénoïde est posée sur les ptérygoïdes, comme chez les autres pleurodires, et sa partie postérieure seule apparaît ventralement; mais le basioccipital, à son tour, chevauche la moitié postérieure du basisphénoïde au lieu de lui succéder dorsalement et ventralement; seule sa partie postérieure apparaît un petit peu ventralement, encadrée par le basisphénoïde en arc de cercle: c'est cette position de chevauchement des trois groupes d'os, ptérygoïdes, basisphénoïde, basioccipital, qui aboutit au raccourcissement de cette région basicranienne, très épaissie de ce fait, en outre. Dorsalement, la partie antérieure du basisphénoïde constituant le rostrum basisphenoidale apparaît encore assez courte, large et double à son extrémité antérieure, les trabeculae n'étant pas fusionnés: c'est une morphologie semblable à celle de *Bothremys* (voir GAFFNEY & ZANGERL, 1968, p. 225) et des petits pélo-médusoïdes non spécialisés, tels *Pelusios*, *Pelomedusa* WAGLER, 1830, les petits *Podocnemis* tel *P. lewyana* DUMÉRIL, 1855-1856 jeune; il n'est pas possible de constater si, comme cela semble le cas chez un *Bothremys* sp. du New Jersey (GAFFNEY, 1977, fig. 2), les

ptérygoïdes viennent recouvrir le rostrum basisphenoidale sur les côtés(?); un recouvrement du rostrum existe chez le seul *Peltocephalus* (le rostrum lui-même étant très allongé et à section ronde par suite de la fusion des trabécules comme chez d'autres podocnémidés) mais il est consécutif à l'important développement de la fosse musculaire carotidienne qui a érodé tout le plancher du sulcus cavernosus, fosse propre aux podocnémidés (voir face ventrale). Les divers forams des nerfs et artères (nerf vidien, carotides) ne sont pas visibles de l'extérieur mais ils doivent être conformes à *Bothremys* (voir GAFFNEY & ZANGERL, 1968): en effet, on peut suivre la carotide interne à partir de son entrée dans le crâne entre le ptérygoïde et le basisphénoïde (f.c.i, fig. 7); de là, elle suit un canal entre le basisphénoïde et le ptérygoïde (c.i, fig. 8) qui aboutit en principe dans le basisphénoïde, d'une part médialement dans la selle turcique sous le dorsum sellae (foramen anterior canalis carotici interni) et d'autre part latéralement dans le sulcus cavernosus à côté du processus clinoides (foramen caroticum laterale) comme chez les pélo-médusoïdes et certains podocnémidés (ceux dont le plancher du sulcus n'a pas été érodé par l'approfondissement de la fosse musculaire carotidienne ou canal carotidien élargi, tels *Podocnemis cayennensis* (SCHWEIGGER, 1812) et *P. lewyana*). De chaque côté du rostrum basisphenoidale, on aperçoit que le sulcus cavernosus reste étroit, comme chez *Bothremys* et les pélo-médusoïdes: il n'est pas secondairement élargi comme chez les podocnémidés.

Le basisphénoïde est court dans sa partie supportant la base de l'encéphale; on y voit le foramen nervi abducentis (du nerf VI), à mi-longueur de cette partie de l'os (c'est à dire en position primitive comme chez la plupart des pleurodires et non en position marginale antérieure comme chez quelques podocnémidés); la suture basisphénoïde-basioccipital est située juste en arrière du foramen nervi trigemini (du nerf V), à la transversale des piliers médio-antérieurs de la cavité otique interne: constitués de chaque côté par le supraoccipital antérodorsalement et le prootique ventralement et postérieurement, ces piliers supportent les canaux semi-circulaires antérieur et horizontal (fig. 8, c.s.a, c.s.h); ils terminent médialement la cloison antérieure et latérale du cavum labyrinthicum (c.l); devant chaque pilier s'ouvre donc, dans le pariétal, le foramen nervi trigemini (f.V) et, à sa base, s'ouvre le canalis cavernosus débouchant dans le sulcus cavernosus (on aperçoit la dépression où débouche le canal, au pied du pilier). La fig. 6 montre le basioccipital (Bo) avancé au-dessus et en avant du basisphénoïde (Bs), sa partie postérieure se retrouvant à la transversale de l'avant du cavum labyrinthicum (c.l) au lieu de correspondre à la moitié postérieure de celui-ci et de se prolonger en arrière comme chez les autres pleurodires, les bothrémydés à arrière crâne raccourci exceptés.

La partie antérieure de la région otique est visible à gauche sur le crâne: médialement, correspondant avec la cavité cérébrale par le hiatus acusticus non osseux, se trouve l'oreille interne: le cavum labyrinthicum se trouve conservé en avant seulement avec les deux orifices du canal semi-circulaire antérieur (c.s.a), l'un dans le supraoccipital en position avancée, l'autre dans le prootique, et l'orifice antérieur du canal semi-circulaire horizontal (c.s.h) dans le prootique; la paroi antérieure prootique du cavum labyrinthicum repose sur le ptérygoïde et son plancher est constitué médialement par le basisphénoïde (encadrant ici le basioc-

capital) et latéralement par le carré; la partie postérieure du cavum labyrinthicum, dont le plancher est constitué normalement par le basioccipital et les parois supérieure et postérieure (avec les autres parties des canaux semi-circulaires) par l'opisthotique, le supraoccipital et l'exoccipital, fait défaut: on peut estimer que, comme chez *Nigeremys*, le basioccipital était réduit latéralement et c'est seulement le carré qui faisait le plancher arrière du cavum labyrinthicum.

Latéralement, le cavum labyrinthicum s'ouvre sur le cavum acusticojugulare, les deux communiquant par la fenestra ovalis (fig. 6, fe. ov); cette fenêtre ovale est entourée par le prootique à l'avant et l'opisthotique à l'arrière (fig. 6); le cavum acusticojugulare est l'espace où se croisent le stapes (columelle) transversal et plusieurs vaisseaux et nerfs, longitudinaux et médiaux (voir leur définition in GAFFNEY, 1972, p. 7 et voir ci-dessous); le cavum acusticojugulare s'ouvre à l'arrière par la fenestra postotica (fig. 8, fe. pos); l'artère stapédiale (arteria stapedia), branche dorsale de la carotide, entre par cette fenêtre dans le cavum, le traverse en longueur et pénètre en face dans le prootique dans un orifice (non visible sur les figures) situé juste latéralement à la fenêtre ovale, en avant dans le cavum acusticojugulare; cet orifice s'ouvre au confluent: — du canalis cavernosus, qui part médialement (vers la droite sur la figure) pour aboutir au pied du pilier décrit plus haut, sous le foramen nervi trigemini, et qui reçoit la veine cérébrale postérieure (vena cerebialis posterior) issue du sulcus cavernosus, — de l'aditus du canalis stapediotemporalis, qui part plus en avant dans la même paroi, pour aboutir au foramen stapediotemporalis, s'ouvrant dans le fond de la fosse temporale musculaire (fig. 3 et 5, f. st); contrairement à la plupart des autres formes de pleurodires, ce foramen s'ouvre (voir face dorsale) assez bas dans la paroi antérieure otique, à la hauteur du foramen nervi trigemini, entre le prootique dorsalement et le carré ventralement.

Chez les tortues, l'opisthotique envoie vers le bas le processus interfenestralis séparant en partie le cavum labyrinthicum et le cavum acusticojugulare et formant le bord postérieur de la fenêtre ovale; il isole en fait un diverticule du cavum acusticojugulare derrière le cavum labyrinthicum, appelé recessus scalae tympani, par où passent la veine cérébrale postérieure et le nerf vague (voir sa définition chez GAFFNEY, 1972, p. 31); chez les podocnémidoïdes, ce processus, plus ou moins épaissi et plus ou moins incliné, joint ou non le plancher constitué par le carré; chez *Rosasia*, nous pensons que du fait des modifications propres aux formes de bothrémydés à arrière crâne raccourci, ou bien le processus interfenestralis n'est pas en place et non conservé, ou bien il est fusionné avec l'exoccipital (derrière «Ex» à gauche, fig. 6 et 8) et dans ce cas, le recessus scalae n'existe pas en tant que tel. La fenêtre otique est réduite à un orifice postérieur bien délimité (fe. pos, fig. 3 et 8) dont la paroi postérieure est incomplète ici: elle est ronde chez *Nigeremys*; elle fait entrer l'artère stapédiale et fait sortir la veine latérale de la tête (vena capitis lateralis) et la branche hyomandibulaire du nerf facial (qui a rejoint la veine dans le cavum acusticojugulare). Latéralement à la fenêtre postotique (à gauche ici) l'opisthotique est descendu avec le carré pour se replier autour du stapes, que l'on voit aboutir dans le cavum tympani: comme on l'a vu ci-dessus, l'incisure columellaire (in) est en fait ici un canal tubulaire propre aux bothrémydés, entre le cavum tympani et le cavum acusticojugulare; dans ce cavum, la columelle croise l'artère

stapédiale et la veine latérale de la tête et aboutit par la fenêtre ovale au cavum labyrinthicum. On peut estimer que, comme chez *Nigeremys*, latéralement à la cloison opisthotico-exoccipitale (Ex, fig. 8) limitant médialement la fenêtre postotique, se prolongeait la cloison fermant à l'arrière le cavum labyrinthicum, au moyen de l'exoccipital; cette cloison était à son tour percée par un foramen jugulare posterius pour la veine cérébrale postérieure et les nerfs vague (X) et accessoire (XI); d'autre part, il faut estimer que, au-dessus de la fenestra postotica et de la cloison postérieure du canal columellaire, se trouvait un antrum squamosum, probablement petit comme chez *Nigeremys*.

Écailles du crâne (pl. IV-V; fig. 3, 4, 5, 6)

Les écailles sont ici nommées d'après la terminologie de WILLIAMS, 1954a (voir aussi la terminologie de BOUR, 1983).

Certains sillons de jonction des écailles cornées sont très nets; d'autres sont vagues et plus ou moins hypothétiques.

Sont très nettement visibles: — les sillons bordant la ramphothèque (bec corné) sur les maxillaires; — les sillons limitant une grande écaille paire longitudinale, en-dessous de l'orbite et au-dessus du bec corné. Le sillon postérieur de cette écaille n'est pas marqué mais son sillon supérieur est visible sur le jugal (son sillon inférieur est aussi celui du bord supérieur du bec): il s'agit d'une écaille résultant de la fusion de la suboculaire et de la massétérienne, comme chez les podocnémidoïdes *Peltocephalus* et *Erymnochelys*.

Est imperceptible: — un sillon sur chaque postorbitaire (Por) plus ou moins dans l'alignement d'une dépression coupant transversalement les pariétaux (ligne de petits points); il s'ensuit que probablement une grande écaille interpariétale couvrait les pariétaux et une partie des postorbitaires; chez les pélomédusoïdes l'interpariétale chevauche également l'arrière des frontaux, sauf dans quelques cas de podocnémidoïdes où la limite de l'interpariétale vient se superposer à la suture frontopariétale (ex: *Peltocephalus*); les pariétales, de chaque côté de l'interpariétale, se prolongent jusqu'à l'orbite; d'ordinaire, les frontales (ou la frontale quand les deux sont fusionnées chez *Podocnemis*) rencontrent chacune la suboculaire en avant de la pariétale; mais, parfois, la pariétale joint l'orbite au moins en un point (*Erymnochelys*, *Peltocephalus*). En conclusion, le schéma des écailles de *Rosasia* lui est propre mais évolué dans un sens commun avec les podocnémidoïdes à couverture latérale secondaire de la joue (*Erymnochelys* et *Peltocephalus*); le schéma n'est pas connu chez *Nigeremys* et *Bothremys*.

3 — SQUELETTE POST-CRANIEN

Peu d'éléments post-craniens sont connus chez les bothrémydés: quelques os ont été décrits par ZANGERL (1948) et par GAFFNEY (1975b) dont l'humérus, plus robuste chez *Taphrosphys* que chez les autres pélomédusoïdes ce qui pourrait être en relation avec l'adaptation à la vie littorale; comme chez *Bothremys barberi*, l'extrémité distale est plus étroite, et la gouttière ectépicondylaire n'est pas fermée en canal; Gaffney décrit aussi le coracoïde, dont la lame est plus large (plus longue d'avant en arrière en fait) que celle des podocnémidoïdes, ce qui est un caractère primitif ou une réadaptation à la vie plus aquatique (une robustesse de la ceinture étant nécessaire pour supporter un bras plus nageur que chez les autres pélomédusoïdes); il y a encore des restes de scapula, de phalanges onguéales (larges et aplaties,

la patte formant probablement une sorte de rame), de vertèbres caudales et de fémur, cet élément pouvant seul être évoqué dans la description des os de *Rosasia*.

a — Vertèbres

Quatre fragments de vertèbres cervicales (V1 à V4) sont conservés: V1, une partie postérieure de centrum; V2, un centrum presque complet; V3, une portion longitudinale gauche de centrum avec la partie correspondante d'arc neural; V4, une vertèbre presque complète (moins les extrémités de trois zygapophysys dont les antérieures et moins l'apophyse transversale droite). Leur taille est différente, deux d'entre elles (V1 et V2) étant nettement plus grandes que les deux autres (V3 et V4) sans qu'il soit possible de dire s'il s'agit de deux individus. (ce qui est probable) ou plus.

Dimensions (en mm)

Largeur et hauteur du condyle postérieur convexe: V1, 16×12 ; V2, $13,5 \times 8,5$; V3, 10×6 ; V4, 10×5 . Largeur et hauteur de la protubérance sous-condyloire postérieure: V1, 10×12 ; V2, $9 \times 10,5$; V3, $7 \times 8,5$; V4, 6×7 . Longueur du centrum, de l'extrémité postérieure du condyle postérieur au bord antérieur de la cavité du condyle antérieur: V3, 30; V4, 27,5. Hauteur de l'arc neural, du centrum à l'extrémité dorsale de la protubérance sus-zygapophysaire: V4, 15. Longueur de la suture de l'arc neural sur le centrum: V3, 20; V4, 18. Ecart entre les post-zygapophysys: V3 (par estimation à partir de la mi-largeur conservée), 8; V4, 8.

Leur position sur la colonne cervicale est difficile à établir à cause de leurs particularités, propres à *Rosasia* et probablement communes aux bothrémydés (aucune vertèbre cervicale d'autre bothrémydés n'a encore été décrite).

Les quatre vertèbres ont en commun d'être procoeles comme les vertèbres 3 à 8 de tous les pélomédusoïdés, la deuxième étant biconvexe et la première procoele. Chez les chélidés, seule la sixième est procoele, les autres étant biconvexes (cinquième et huitième), opisthocoles (deuxième, troisième et quatrième) et amphicoeles (première et septième) (voir WILLIAMS, 1950; HOFFSTETTER & GASC, 1969); les facettes de la protubérance sous-condyloire postérieure (sous le condyle convexe) des pélomédusoïdés deviennent latérales à la base du centrum sur la vertèbre procoele (la sixième) des chélidés.

La morphologie de ces vertèbres attribuées à *Rosasia* se rapproche le plus de celle des pélomédusoïdés et particulièrement des podocnémidés les moins évolués, du groupe *Erymnochelys*, par opposition à celles du groupe *Podocnemis* à centums spécialisés (condyles en forme de selle de cheval et disparition corrélative de la protubérance sous-condyloire postérieure); mais elle s'en distingue par des caractères dérivés uniques chez les tortues.

Les caractéristiques de ces vertèbres sont: le centrum est bas, à condyles plus larges que hauts (caractère primitif permanent chez les vertèbres 2 à 8 des pélomédusoïdés et les vertèbres 2 à 6 d'*Erymnochelys*). La crête ventrale présente chez les autres pleurodires, quoique plus ou moins développée, est réduite à une mince ligne et se termine par une forte protubérance à facette unique et presque ronde, dirigée obliquement vers le bas, sous le condyle postérieur convexe, au lieu d'une basse protubérance avec deux facettes, juxtaposées sous le centrum chez les autres pélomédusoïdés (et

latérales à la base du centrum de la cervicale 6 des chélidés). La suture d'attache de l'arc neural au centrum est plus longue que chez les autres pleurodires: cette attache est elle-même plus courte chez les podocnémidés que chez les pélomédusoïdés, et elle est plus courte sur la cervicale 8 que sur la cervicale 7 (celle-ci étant la plus longue des vertèbres de la colonne chez les pélomédusoïdés). A l'avant, l'arc neural enveloppe le centrum de sorte que leur suture commence de chaque côté tout à fait à la base du second, et monte obliquement jusqu'en haut du centrum à l'apophyse transverse; une forte crête oblique souligne cette suture et se prolonge jusqu'à l'extrémité distale de l'apophyse transverse. Le canal neural est plus bas que chez les autres pleurodires. L'arc neural est redressé sur les deux fragments où il est conservé et davantage sur V4 que sur V3, comme sur les cervicales 7 et 8 des autres pleurodires mais particulièrement fortement; il est marqué d'une fine crête médiane longitudinale, brisée dorsalement mais apparemment plus haute que chez les autres pleurodires; il se termine dorsalement à l'arrière, au-dessus des post-zygapophysys, par une protubérance conservée sur V4 seulement: elle est ici arrondie et grossièrement en triangle isocèle, comme sur la cervicale 8 des autres pleurodires et non aplatie et ovalaire comme sur la cervicale 7; mais en-dessous de cette facette d'attache musculaire, les zygapophysys (conservées sur V3 et V4) ne sont pas jointives comme sur les cervicales 8 des autres pleurodires: sur les deux vertèbres, elles sont écartées comme sur les cervicales 7 d'*Erymnochelys* mais beaucoup plus saillantes; d'après la forme de la protubérance dorsale de V4, le degré de redressement respectif de l'arc neural de V3 et V4 et leurs proportions relatives, ces deux fragments apparaissent comme des cervicales 7 (V3) et 8 (V4), malgré l'écart des postzygapophysys de V4. Il est impossible de situer V1 et V2.

La forme particulière de ces vertèbres a amené la question de leur appartenance à un vertébré non chélonien. Il existe justement dans les gisements de Viso et d'Aveiro d'autres vertèbres extraordinaires qui ont été finalement attribuées à un squamate aquatique varanoïde encore indéterminé par J. C. Rage (communication orale); deux vertèbres de Viso avaient été attribuées à *Crocodylus blavieri* MATHERON, 1869 (voir SAUVAGE, 1897-1898, pl. VIII, fig. 8 et 12): elles sont semblables à celles du varanoïde d'Aveiro. Les vertèbres du squamate sont très grandes pour la plupart, avec des apophysys transverses beaucoup plus grandes et à implantation plus haute (et normale, en haut du centrum) que chez *Rosasia*; d'autre part, l'arc neural des fragments attribués à *Rosasia* est typiquement pleurodire. Enfin, dans le Crétacé supérieur du Mali, à Tagnout Chaggeret (fig. 9, cladogramme, forme A), il existe un reste de tortue attribuée pour le moment aux bothrémydés indéterminés (et éventuellement du groupe *Nigeremys*), représentée par des fragments de carapace de grande taille et très aplatie, accompagnés par un centrum de vertèbre procoele, avec des condyles bas et larges et une suture de l'arc neural en position basse sur le centrum à l'avant, la suture étant soulignée par une crête jusqu'à l'extrémité des apophysys transverses: ceci est conforme à *Rosasia*; des centums cervicaux de *Rosasia*, ce centrum diffère par la crête ventrale plus accentuée et resserrée à mi-longueur et par l'absence de protubérance sous-condyloire: après comparaison avec divers pélomédusoïdés, il s'agirait d'une vertèbre caudale d'après ces deux derniers caractères; la position de l'arc neural

comme chez *Rosasia* est donc considérée comme une spécialisation caractéristique des bothrémydés; la faiblesse de la crête ventrale sur les cervicales de *Rosasia* pourrait éventuellement être particulière à ce genre.

GAFFNEY (1975b) a aussi décrit (sans figure) une vertèbre caudale antérieure de *Taphrosphys*; mais il n'a parlé ni de la crête ventrale du centrum ni de son attache avec l'arc neural, de sorte qu'une comparaison avec *Rosasia* et le centrum du Mali n'apporte rien; toutefois, la morphologie particulière de cette vertèbre de *Taphrosphys* différente de *Podocnemis* confirme l'originalité de la colonne vertébrale des bothrémydés.

b — Fémurs

Trois fragments proximaux sont conservés. Un gauche et un droit de même taille (éventuellement d'un seul individu) et un gauche plus petit. La description des fémurs de *Taphrosphys*, sans figure, par GAFFNEY (1975b) n'apporte pas de points de comparaison. Gaffney mentionne que des fémurs avaient été décrits précédemment par HAY (1908) et COPE (1870) mais qu'il ne les a pas retrouvés. Par ailleurs les fémurs des pleurodires actuels n'ont pas été étudiés comparativement. De sorte que pour le moment aucun caractère propre aux bothrémydés ne peut être mis en évidence.

Dimensions (en mm)

Largeur maximum, d'un trochanter à l'autre: 26,5 pour les deux premiers; 18 pour le troisième.

Sur les trois fémurs, la diaphyse est brisée juste sous la jonction des deux trochanters. Or, les extrémités proximales de fémurs ne nous semblent pas assez spécialisées chez les pleurodires pour constituer de bons éléments de détermination. En outre les trois fragments ont été aplatis au cours de la fossilisation. Il apparaît toutefois que la tête n'était ni aussi redressée ni aussi arrondie que chez les podocnémidés connus par le fémur (*Erymnochelys*, *Neochelys arenarum* BROIN, 1977, *Podocnemis* et *Peltocephalus*); elle était comme chez les pélomédusidés actuels observés (*Pelusios castanoides* HEWITT, 1931, *Pelomedusa*), mais le redressement de la tête varie chez les chélidés et il en est peut-être de même chez les pélomédusidés et les podocnémidés. La fosse entre les deux trochanters est aussi longue que chez les podocnémidés et *Pelomedusa* et un peu plus longue que chez *Pelusios castanoides*; elle est un peu plus courte que chez les chélidés observés (*Phrynops* WAGLER, 1830, *Chelus* DUMÉRIL, 1806, *Elseya* GRAY, 1867). L'importance taxonomique de ces variations n'est pas établie.

D — Position systématique de *Rosasia*

La description de *Rosasia* s'est attachée surtout à mettre en valeur les ressemblances et différences de ce genre avec les autres taxons placés ici dans la même famille; elle a aussi abordé les différences essentielles avec les autres pleurodires inclus dans les Pelomedusidae s. l. des auteurs.

En ce qui concerne les ressemblances au niveau intra-familial, la plus frappante est celle de *Rosasia* avec *Bothremys* et concernant le développement extraordinaire, unique chez les pleurodires dans son mode de réalisation, de la région masticatrice, avec la formation des fosses bothrémydiennes. D'autres caractères propres aux deux genres sont le raccourcissement identique de l'arrière-crâne avec l'avancée du condyle occipital et la présence de l'encoche nuchale à la

carapace. Tous deux avaient donc un ancêtre commun en propre et forment un groupe monophylétique. Dans ce groupe, *Rosasia*, avec son sillon huméropectoral en arrière de l'entoplastron, son museau moins arrondi et moins développé, ses orbites plus grandes et moins rondes, son condyle occipital un peu moins avancé, est moins évolué que *Bothremys*; il en est le groupe frère; *Bothremys* est réellement un genre monophylétique, les espèces partageant la même avancée des écailles pectorales et, en ce qui concerne au moins celles dont le crâne et la mandibule sont préservés, le plus grand développement du museau et des fosses bothrémydiennes et l'arrondi des orbites (*B. cooki* et *B. parva*).

Par ailleurs, il a été montré que d'autres caractères relient particulièrement *Rosasia* et *Bothremys* à des genres de pleurodires placés auparavant soit dans les Pelomedusidae s. l., soit dans les Bothremyidae, tels *Taphrosphys* (et ses synonymes de Gafsa), *Elochelys*, *Apodichelys* PRICE, 1954, *Sokotochelys* et *Nigeremys*, ou à des genres non situés avec précision tel *Apertotemporalis*: ce sont ces caractères qui justifient la restauration de la famille; le plus important, sur le crâne, est l'exclusion de la trompe d'Eustache de l'incisure columellaire; ce caractère est présenté en premier dans la liste des caractères spécialisés de la famille, dans le chapitre suivant, liste accompagnant le cladogramme présenté ci-après (fig. 9); il s'agit du caractère 1 (C1); il est suivi de toute une série d'autres caractères craniens et postcraniens (C2 à C13) dont l'aplatissement antérieur du museau et ses conséquences (C3, C5), le recouvrement du prootique par le ptérygoïde (C4), l'aplatissement secondaire de la carapace sans carènes ni protubérances et le raccourcissement du lobe antérieur plastral (C6, C7). Plutôt que de reprendre la comparaison de *Rosasia* avec chaque espèce et caractère par caractère il est préférable de reporter le lecteur à ce chapitre. L'on constatera que certains caractères sont la manifestation de tendances propres à la famille mais se réalisant soit facultativement soit parallèlement et de manière identique ou non suivant les formes. C'est le cas du caractère de la formation de fosses musculaires larges et profondes autour du foramen postérieur de la carotide interne, sans développement d'ailes ptérygoïdiennes: il est commun, semble-t-il, à *Nigeremys* et *Sokotochelys* seulement et il ne s'accorde pas avec le caractère de raccourcissement de l'arrière crâne et l'avancée du condyle occipital, commun à *Bothremys* et *Rosasia* ainsi qu'à *Nigeremys* mais pas à *Sokotochelys*: étant donné la manière particulière dont le raccourcissement de l'arrière crâne est opéré chez *Nigeremys*, à cause de la présence des fosses musculaires autour du foramen carotidien, et chez *Bothremys* et *Rosasia*, dépourvus de fosses, c'est ce caractère de réduction de l'arrière crâne qui est considéré, dans l'état actuel des connaissances, comme une tendance propre à la famille mais facultative et apparue deux fois, indépendamment dans le groupe *Bothremys* et dans le groupe *Nigeremys*: il est corrélé par le fait que *Bothremys* et *Rosasia* ont en commun des caractères de la carapace, dont l'encoche nuchale et la morphologie des écailles dorsales, que ne présentent aucun des restes de carapaces trouvés dans le Crétacé supérieur marin du Niger, du Nigéria ou du Mali et susceptibles d'appartenir à *Nigeremys* ou à *Sokotochelys*: par opposition à *Bothremys* et *Rosasia*, tous ces restes proviennent de carapaces de grande taille, très aplaties et à bordure plutôt allongée annonçant par ailleurs éventuellement une origine commune de ces restes avec *Taphrosphys*. Enfin, le matériel de *Sokotochelys* étant considéré comme perdu, les

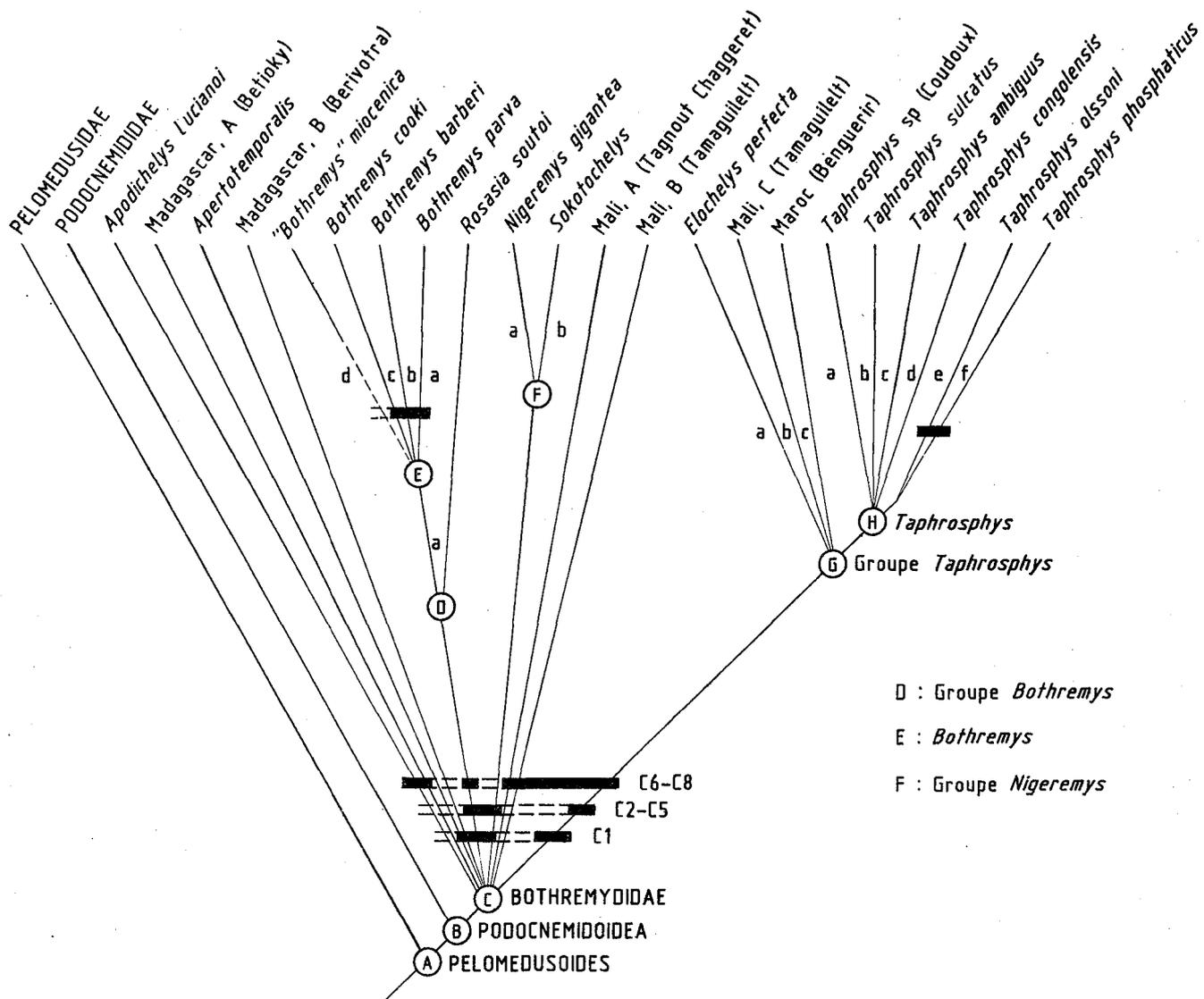


Fig. 9 — Cladogramme provisoire des relations phylétiques des Bothremyidae au sein de l'hyperfamille des Pelomedusoides

dessins (non accompagnés de photographies) qui en ont été donnés étant insuffisants pour être vraiment probants, il est bon de considérer le groupe *Nigeremys* comme provisoire et de le maintenir à part du groupe *Bothremys-Rosasia*.

D'autres caractères de *Rosasia* sont des tendances communes à la famille et se sont réalisés différemment ou non suivant les groupes; ce sont (caractère C2 du cladogramme): — la couverture secondaire de l'émargination latérale, réalisée chez *Rosasia* et chez *Nigeremys* (la partie intéressée du crâne n'étant pas connue chez *Bothremys* mais s'amorçant comme chez *Rosasia*), — le développement en largeur et longueur du museau et de la région masticatrice: avec élargissement des maxillaires en arrondi et formation des fosses bothrémydiennes dans le groupe *Bothremys*, tandis que chez *Nigeremys* il y a surtout élargissement interorbitaire et palatin et formation d'une profonde fosse ventrale prémaxillaire (pour un bec mandibulaire) sans élargissement et allongement particulier des maxillaires sous les orbites et à la surface triturante. Ces deux tendances sont constantes chez les bothrémydés connus par le crâne alors qu'elles sont exceptionnelles chez les podocnémidés: chez ceux-ci, il y a soit simplement allongement médian antérieur avec formation d'un petit bec et couverture secondaire de l'émar-

gination latérale chez *Peltocephalus* et *Erymnochelys*, soit formation d'un palais secondaire triturant par rapprochement médial des os du palais chez *Stereogenys* et *Schweboemys*. C'est pourquoi ces deux tendances sont importantes pour la détermination au niveau familial chez les bothrémydés et non chez les podocnémidés. En revanche, la tendance à l'allongement du pont chez *Rosasia*, certains *Bothremys* et certains *Taphrosphys*, comme chez divers podocnémidés et autres pleurodires est considérée comme spécifique.

L'étude de *Rosasia* a permis d'établir un premier schéma parental de la famille dans l'état actuel des connaissances, très insuffisantes; le cladogramme présenté ici (fig. 9) est donc provisoire; mais l'appartenance de *Rosasia* au groupe *Bothremys* est assurée et la création d'une sous-famille des bothrémydés pour le groupe pourra être envisagée lorsque les places relatives de *Nigeremys* et *Taphrosphys* auront été définies.

E — La famille des Bothremyidae

1 — INTRODUCTION

La famille des Bothremyidae a été créée par BAUR (1891, p. 424) comme famille de pleurodires fossiles du

Crétacé supérieur des Etats Unis d'Amérique, à partir de *Bothremys cooki* LEIDY, 1865: connu par les seuls crâne et mandibule partiels de l'espèce type, il présentait, vis à vis des autres pleurodires connus à l'époque, la particularité de la conjonction de la présence d'un vomer et de l'existence des fosses aux mâchoires. Baur y inclut *Taphrosphys* COPE, 1869, connu seulement par la carapace: on devine qu'il supposait que la carapace de *Taphrosphys* pouvait correspondre au crâne de *Bothremys*; cette supposition a été relevée par HAY (1908) qui soulignait à juste titre qu'elle n'était pas certaine. Baur considérait cette forme comme intermédiaire entre les Chelidae, probablement à cause du vomer présent chez ceux-ci (quoique plus complet à l'arrière) et les Podocnemididae, distingués ipso facto des Pelomedusidae. Dans les Podocnemididae, il reconnaissait (BAUR, 1888b) la division en trois genres de *Podocnemis* s.l. (sensu BOULENGER, 1889): *Podocnemis*, *Erymnochelys* et *Peltocephalus*, et les comparait à *Bothremys* pour la fusion des os de la mandibule (articulaire, préarticulaire, angulaire et surangulaire) en arrière des dentaires (eux-mêmes fusionnés) et des coronoides (ces os sont effectivement mieux individualisés chez les Pelomedusidae *Pelusios* et *Pelomedusa*).

Dans sa magistrale étude des tortues fossiles d'Amérique du Nord, HAY (1908) accepta la famille des Bothremydidae en ajoutant à *Bothremys* et *Taphrosphys* deux formes nouvelles: — *Amblypeza*, forme considérée à juste titre par GAFFNEY (1975b), comme composite et fondée en fait sur une portion de plastron de *Taphrosphys* (avec ses insertions pelviennes caractéristiques) et une bordure antérieure de carapace de cryptodire marin, à écaille cervicale présente, *Osteopygis* COPE, 1868b; et — *Naiadochelys ingravata*, constitué d'un fragment de xiphiplastron, considéré comme nomen dubium par GAFFNEY (1975b) et appartenant probablement d'après nous à *Bothremys*. Hay reprenait les critères de Baur (vomer, fosses aux mâchoires) et ajoutait à la diagnose de la famille les caractères de la carapace de *Taphrosphys*, *Amblypeza* et *Naiadochelys*; avec ses petits mésoplastrons, il la voit identique à celle des Pelomedusidae sensu Boulenger (sens des néontologistes, c'est à dire sensu lato pour nous) et comprenant les Pelomedusidae et Podocnemididae actuels, tels qu'ils sont reconnus dans ce travail, et correspondant aux trois familles de COPE, 1868a,c: les Pelomedusidae COPE, 1868a pour *Pelomedusa*; les Sternotheriidae COPE, 1868b pour *Sternotherus* (synonyme de *Pelusios*) et les Podocnemididae COPE, 1868c, pour *Podocnemis* sensu lato (= *Podocnemis* + *Peltocephalus* + *Erymnochelys*) (voir BAUR, 1888b et BROIN, 1977, p. 3). Avec les bothrémydés, et tous les autres genres fossiles de pélomédusoïdés inclus, le tout constitue les Pelomedusidae sensu lato des paléontologues actuels.

Justement, par ailleurs, d'autres genres fossiles étaient créés ou furent créés par la suite, et notamment *Elochelys* NOPCSA, 1931 et *Polysternon* PORTIS, 1882, du Campanien supérieur de France. Lors de la création de *Rosasia* sur la carapace dorsale seule, CARRINGTON DA COSTA (1940) vit des ressemblances avec *Elochelys* et s'inspira de NOPCSA, 1931 et de BERGOUNIOUX, 1934 (qui avait repris le genre *Polysternon*) en plaçant son nouveau genre dans les Bothremydidae, mais en les considérant seulement comme une sous-famille des Pelomedusidae sensu lato (quoique en leur laissant la terminaison familiale en «dae»).

Puis, en 1958, après la découverte du plastron partiel de *Rosasia*, et en fonction de nouveaux travaux dont celui de ZANGERL (1948), il plaça *Rosasia* dans la famille des Pelomedusidae, sous-famille des Pelomedusinae sensu ZANGERL (1948): dans cette acception, les bothrémydés sont inclus dans les Pelomedusidae sensu lato, comportant deux sous-familles, les Pelusiinae (pour le seul genre actuel *Pelusios*) et les Pelomedusinae (pour tous les autres genres fossiles et actuels). La nouvelle position de Carrington da Costa était logique puisque, dans l'oeuvre de Zangerl, la carapace de *Bothremys*, si proche de celle de *Rosasia*, y était décrite sous le nom de *Podocnemis* (*P. barberi* SCHMIDT, 1940). Ensuite, GAFFNEY & ZANGERL (1968) reconnurent l'appartenance du *Podocnemis* nord-américain au genre *Bothremys*, grâce à la découverte de l'association carapace plus crâne et mandibule; mais ils maintinrent l'inclusion de *Bothremys* dans les Pelomedusidae (s.l.).

Par la suite, GAFFNEY (1975b) reconnut au sein des Pelomedusidae (s.l.) une sous-famille des Bothremydinae pour les genres *Bothremys* et *Taphrosphys* (*Amblypeza* inclus, pro parte pleurodirae) en raison de caractères craniens communs évoqués mais non discutés dans son travail; il les précisa plus tard (GAFFNEY, 1979, p. 97) et il s'agit du carré clos autour de la seule columelle et excluant la trompe d'Eustache de l'incisure otique, caractère qu'il avait relevé pour *Bothremys* en 1975b. Il ne reprit pas cette sous-famille dans son article de 1984, limité au rang familial.

De son côté, BROIN (1977) inclut aussi les bothrémydés dans les Pelomedusidae (s.l.) mais en individualisant un groupe particulier pour *Bothremys* et *Nigeremys*, sur la base de caractères spécialisés propres aux deux genres: condyle occipital avancé, basicrâne raccourci, vomer très long et large, carré clos autour de la seule columelle: le restauration future de la famille des Bothremydidae était envisagée pour une série de formes marines littorales comprenant *Bothremys*, *Taphrosphys* (fide GAFFNEY, 1975b), *Nigeremys*, *Rosasia* (considéré à tort comme littoral) et éventuellement *Apodichelys*. Puis BROIN (1980) reconnut pour ces genres le rang de sous-famille des Bothremydinae au sein des Pelomedusidae s.l.

En fait, jusqu'à GAFFNEY (1975b, 1979) et BROIN (1977, 1980) pour les bothrémydés et tant que les familles étaient fondées sur un mélange de caractères spécialisés et primitifs, sans discrimination des synapomorphies et des parallélismes éventuels, les vraies relations possibles des taxons ne se détachaient pas et les auteurs intervertissaient à volonté les contenus des familles et sous-familles: c'est donc seulement en revoyant l'ensemble des pleurodires par la méthode cladistique et particulièrement les Pelomedusidae s.l., Bothremydidae inclus, l'ensemble étant devenu maintenant l'hyperfamille des Pelomedusoides (péломédusoïdés en français) voir BROIN (1987d, 1988a) qu'il a été possible de définir les liens de parenté possibles entre ses taxons et la place de *Rosasia* au sein d'une famille des Bothremydidae restaurée.

Rappelons enfin que la famille des bothrémydés inclut dans sa synonymie les Eusarkiidae BERGOUNIOUX, 1952, fondés sur *Eusarkia rotundiformis* BERGOUNIOUX, 1952: lequel a été mis en synonymie avec *Taphrosphys* in BROIN, 1977 et, ici-même, avec *T. phosphaticus* (DE STEFANO, 1903) (voir plus loin).

TABLEAU III

Répartition stratigraphique des Bothremyidae

EOCENE			↑ 24 <i>Taphrosphys olssoni</i>
			↑ 23 <i>Taphrosphys phosphaticus</i>
PALEOCENE	↑ 22 ? Indéterminé Pernambuco	↑ 19 aff. <i>Taphrosphys</i> sp. Benguerir	↑ 21 <i>Taphrosphys congolensis</i> ↑ 20 <i>Taphrosphys</i> sp. Mali C ↑ 18 <i>Taphrosphys ambiguus</i>
MAASTRICHTIEN	↑ 12 <i>Rosasia soutoi</i> ↑ 11 <i>Bothremys cooki</i>	? 15 Indéterminé Mali A ↑ 16 <i>Nigeremys</i> ↑ 17 <i>Sokotochelys</i>	↑ 14 <i>Taphrosphys sulcatus</i> ↑ 13 <i>Taphrosphys</i> sp. (Coudoux)
CAMPANIEN	<i>Bothremys barberi</i>	↑ 5 Indéterminé Madagascar B (Berivoitra)	↑ 10 <i>Elochelys perfecta</i>
SANTONIEN	↑ 9 C, Kansas ↑ 7 B, Alabama ↑ 8 B, Arkansas		
CONIACIEN	↑ 6 A, New Jersey		
TURONIEN		↑ 4 <i>Apodichelys lucianoi</i>	
CENOMANIEN	↑ 2 <i>Bothremys parva</i>	↑ 3 Indéterminé Madagascar A ? <i>Bothremys</i> sp. (Betloky)	
ALBIEN		↑ 1 <i>Apertotemporalis baharijensis</i>	

2 — RÉPARTITIONS STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE GÉNÉRALES (tableau III et fig. 10)

Crétacé inférieur à Eocène moyen inclus: — Turonien, Paléocène?, Eocène moyen d'Amérique du Sud. — Coniacien-Maastrichtien, Miocène? des Etats Unis. — Albien supérieur-Cénomanién à Yprésien inclus d'Afrique. — Cénomanién et Campanien de Madagascar. — Cénomanién inférieur d'Israël. — Campanien supérieur, Maastrichtien et Paléocène d'Europe. (Voir tableau III et fig. 10).

3 — LISTE DES GENRES ET ESPÈCES

GROUPE *Bothremys*: Crétacé moyen et supérieur

Bothremys LEIDY, 1865

— Espèce type: *Bothremys cooki* LEIDY, 1865; Maastrichtien, formation Hornestown ou Navesink, New Jersey, USA (GAFFNEY & ZANGERL, 1968).

— Autres espèces: *Bothremys barberi* (SCHMIDT, 1940), sous-espèces A, B, C in GAFFNEY & ZANGERL, 1968: a) sous-espèce A, province littorale atlantique, Santonien supérieur, formation Merchantville, New Jersey, USA; b) sous-espèce B, province littorale du Golfe, Santonien supérieur-Campanien inférieur, formation Selma, Mooreville Tongue, Alabama, USA (*Podocnemis alabamiae* ZANGERL,

1948) et Brownstown Marl, Arkansas, USA (*Podocnemis barberi* SCHMIDT, 1940); sous-espèce C, province épicontinentale, Campanien inférieur, formation Niobrara, Niobrara Chalk, *Hesperornis* beds, Kansas, USA. *Bothremys* sp., in GAFFNEY, 1977, Crétacé supérieur, Magothy Clay, Cliffwood, New Jersey, USA. *Bothremys parva* (HAAS, 1978a); Cénomanién inférieur, 'Ein Yabrud, Israël: *Podocnemis parva* HAAS, 1978a et *Podocnemis judaea* HAAS, 1978b sont considérés ici comme synonymes et appartenant au genre *Bothremys*: la différence utilisée pour séparer les deux espèces réside dans la jonction ou la non jonction de l'intergulaire et du sillon huméropectoral: c'est une variation individuelle fréquente chez les podocnémidoïdés et notamment chez les espèces de *Neochelys* (cf. BROIN, 1977). «*Bothremys*» *miocenica* (COLLINS & LYNN, 1936): Miocène, formation Calvert, zone 10, Maryland, USA, a été décrit comme *Taphrosphys miocenica* COLLINS & LYNN, 1936, et a été attribué à *Bothremys* par GAFFNEY & ZANGERL, 1968: cette espèce n'est connue que par un lobe antérieur plastral large et court, effectivement comme chez les Bothremydidés; mais aussi comme chez certains podocnémidoïdés du groupe indoafricain *Schweboemys* et certains du groupe *Podocnemis* du Vénézuéla et des Antilles (WOOD & DIAZ DE GAMERO, 1971); ses caractères particuliers, avancée

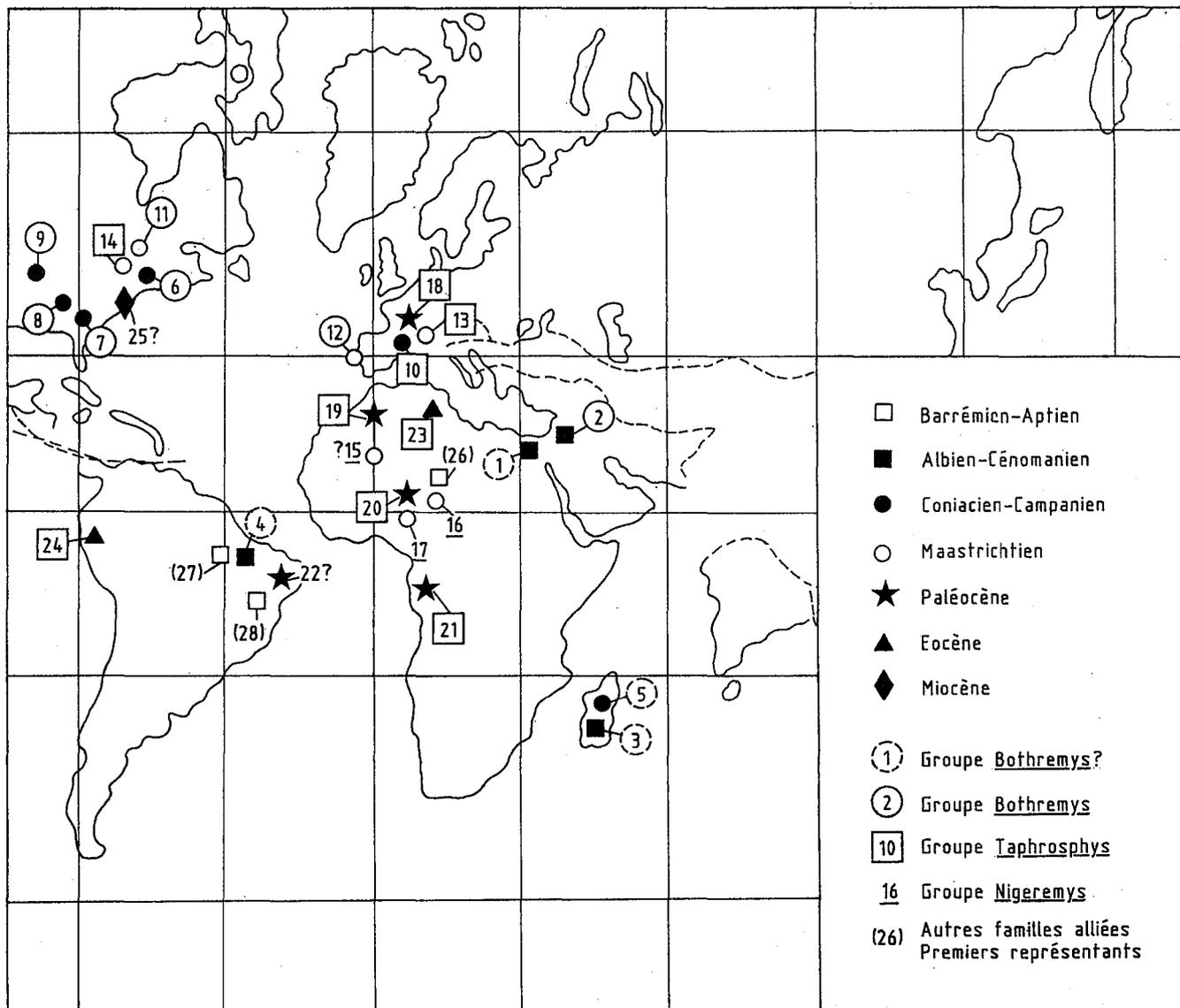


Fig. 10 — Carte de répartition paléobiogéographique des Bothremyidae. Continents au Paléocène moyen, d'après SMITH & BRIDEN (1977)

1, *Apertotemporalis baharijensis* STROMER, 1934, Egypte. 2, *Bothremys parva* (HAAS, 1978a), Israël. 3, ?*Bothremys* sp., Madagascar A, Betioky. 4, *Apodichelys luciano* PRICE, 1954, Rio Grande do Norte, Brésil. 5, Indéterminé, groupe *Bothremys*?, Madagascar B, Berivotra. 6-9, *Bothremys barberi* (SCHMIDT, 1940), USA: 6, New Jersey; 7, Alabama; 8, Arkansas; 9, Kansas. 10, *Elochelys perfecta* NOPCSA, 1931, Fuveau, France. 11, *Bothremys cooki*, LEIDY, 1865, New Jersey, USA. 12, *Rosasia soutoi* CARRINGTON DA COSTA, 1940, Aveiro, Portugal. 13, *Taphrosphys* sp., Coudoux, France. 14, *Taphrosphys sulcatus* (LEIDY, 1856), New Jersey, USA. 15, Indéterminé, Mali A. 16, *Nigeremys gigantea* (BERGOUNIOUX & CROUZEL, 1968), Niger. 17, *Sokotochelys umarumohammedi* et *S. lawanbungudui* HALSTEAD, 1979, Nigeria. 18, *Taphrosphys ambiguus* (GAUDRY, 1890), Mont-Aimé, France. 19, Indéterminé, phosphates de Benguerir, Maroc. 20, *Taphrosphys* sp., Mali C. 21, *Taphrosphys congolensis* (DOLLO, 1913), Cabinda, Angola. 22, ?Indéterminé, Pernambuco, Brésil. 23 *Taphrosphys phosphaticus* (DE STEFANO, 1903), phosphates de Gafsa, Tunisie. 24, *Taphrosphys olssoni* (SCHMIDT, 1931), Pérou. 25, ?*Bothremys miocenica* (COLLINS & LYNN, 1936). Maryland, USA. 26, plus anciens pélomédusidés connus (*Teneremys* BROIN, 1980; *Platycheloides* cf. *nyasae* HAUGHTON, 1928 in BROIN, 1980), Gadoufaoua, Niger. 27, plus ancien podocnémididé connu (aff. *Teneremys* sp., in BROIN & CAMPOS, 1988), Ceará, Brésil. 28, plus ancien pélomédusidés connu, indéterminé de Bahia, Brésil.

du sillon pectoroabdominal et du sillon huméropectoral, se produisent aussi chez les podocnémidés: c'est en raison de sa provenance (USA) et de son milieu (marin) que cette espèce est attribuée à *Bothremys*: reste à démontrer qu'une branche de *Podocnemis* ne se serait pas adaptée au milieu littoral pour remonter des Antilles au Maryland.

Rosasia CARRINGTON DA COSTA, 1940

— Espèce type: *Rosasia soutoi* CARRINGTON DA COSTA, 1940, Crétacé supérieur (Campanien terminal-Maastrichtien), Aveiro (localité type), Viso et Taveiro, Province de Beira litoral, Portugal. Voir aussi SAUVAGE, 1897-1898, CARRINGTON DA COSTA, 1958 et BROIN, 1977.

GROUPE *Nigeremys*: Crétacé supérieur d'Afrique (Maastrichtien)

Nigeremys BROIN, 1977

— Espèce type: *Potamochelys gigantea* BERGOUNIOUX & CROUZEL, 1968; Maastrichtien, Niger (voir BROIN, 1977).

Sokotochelys HALSTEAD, 1979

— Espèce type: *Sokotochelys umarumohammedi* HALSTEAD, 1979 et

— autre espèce: *S. lawanbungudui* HALSTEAD, 1979, Maastrichtien, formation Dakameje, Sud-Est de Gilbedi,

état de Sokoto, Nigeria. Les deux espèces sont probablement synonymes: la différence entre elles réside dans la surface ridée des pariétaux pour la deuxième espèce, au lieu d'une surface lisse: cela est peut-être dû à l'érosion, laquelle a visiblement fortement affecté les deux crânes par ailleurs. Voir aussi WALKER, 1979.

Bothrémydés indéterminés appartenant éventuellement au groupe *Nigeremys*

Indéterminé de Tagnout Chaggeret, Mali, forme A.

— Crétacé supérieur, récolte Petit-Maire et Riser, voir BROIN, 1983 et RISER, 1983. Un reste de carapace dépourvue des caractères typiques de *Taphrosphys*, de grande taille et très aplatie, avec un reste de vertèbre à structure particulière caractérisant les bothrémydés, d'après les vertèbres de *Rosasia* (voir plus haut). Collections MNHN, Paris.

Indéterminé de Samit, vallée du Tilemsi, Tamaguilelt, Mali, forme B.

— Yprésien, récolte Russell et Sigogneau-Russell. Inédit. Un reste de carapace plus petite que la précédente. Collections MNHN, Paris.

GROUPE *Taphrosphys*: Maastrichtien-Eocène moyen

Taphrosphys COPE, 1869

— Espèce type: *Platemys sulcatus* LEIDY, 1856; Maastrichtien, Tinton Falls et formation Hornestown, New Jersey, USA. Voir in GAFFNEY, 1975, la liste des espèces du New Jersey mises en synonymie avec *T. sulcatus* et leurs provenances précises.

— Autres espèces: *T. ambiguus* (GAUDRY, 1890): *Trosternum ambiguum* GAUDRY, 1890; Paléocène, Montien, Mont-Aimé (Vertus, Marne), France (voir BROIN, 1977). *T. congolensis* (DOLLO, 1913): *Podocnemis congolensis* DOLLO, 1913 (= *Bantuchelys congolensis* DOLLO, 1924, pro parte); Paléocène, Montien, falaises de Landana, Cabinda, Angola. Voir WOOD, 1975. *T. olsoni* (SCHMIDT, 1931): *Podocnemis olsoni*, SCHMIDT, 1931; Eocène moyen, Mogollon, Pérou. Voir ZANGERL, 1948. *T. phosphaticus* (DE STEFANO, 1903): *Gafsachelys phosphatica* DE STEFANO, 1903, *Gafsachelys neurirregularis* BERGOUNIOUX, 1952 (espèce type du genre *Crassachelys* MOODY, 1972), *Gafsachelys moularensis* BERGOUNIOUX, 1955a; *Euclastochelys interrupta* BERGOUNIOUX, 1955a; *Eusarkia rotundiformis* BERGOUNIOUX, 1952; Yprésien, phosphates de Gafsa, Tunisie. Voir BERGOUNIOUX, 1956; BROIN, 1977; MOODY, 1972, MOODY & BUFFETAUT, 1981: les spécimens ont été regroupés en trois lots par Moody: ceux à série neurale continue, ceux à série neurale interrompue par places, ceux dépourvus de neurales (d'après un spécimen attribué par lui à *Eusarkia rotundiformis*; en fait l'holotype et unique spécimen de cette «espèce» comporte les deux dernières neurales et constituerait donc un quatrième lot, c'est à dire une quatrième espèce au sens de Moody); il existe des espèces actuelles, aussi bien chez les pleurodires que chez les cryptodires, où le nombre de neurales est variable et la série continue ou discontinue; ainsi le cryptodire trionychidé *Cyclanorbis senegalensis* (DUMÉRIEUX & BIBRON, 1835); or, il n'y a jamais tous les intermédiaires entre le nombre maximum et le nombre minimum, argument utilisé par Moody pour démontrer la validité de ses trois espèces; par ailleurs, il a été mis en évidence que tous les spécimens suffisamment conservés (BROIN, 1977) comportaient les

caractères définissant le genre *Taphrosphys* (voir plus loin). *Taphrosphys* sp., Maastrichtien, Coudoux, France: une carapace avec plastron, inédite, montrant la face ventrale avec le lobe postérieur typique du genre (forme, insertions pelviennes).

Elochelys NOPCSA, 1931

— Espèce type: *Elochelys perfecta* NOPCSA, 1931; Campanien supérieur, Fuvélien, bassin à lignite de Fuveau-Valdonne, France. Voir BROIN, 1977.

Indéterminés dans le groupe *Taphrosphys*

?*Taphrosphys* sp., Paléocène, vallée du Tilemsi, Tamaguilelt, Mali, forme C: un lobe antérieur large et court et trapézoïdal, montrant le schéma des écailles typique du genre (voir plus loin), inédit. Quelques pièces indéterminées récoltées par Lavocat ou par Taquet et Buffetaut dans la même vallée et les mêmes couches pourraient appartenir à la même forme. Collections MNHN, Paris.

Aff. *Taphrosphys* sp., Paléocène, phosphates de Benguerir, Maroc: «probably a close relative of the genus *Podocnemis*» in MOODY, 1976. Il s'agit d'une très grande carapace dorsale, non dégagée du sol, présentant un caractère propre au groupe *Taphrosphys*: la forme ovoïde par allongement antérieur médian de la bordure et des premières pleurales et neurale (voir plus loin). Originale par la pygale, petite et encochée. Eventuellement intermédiaire entre le groupe *Bothremys* et le groupe *Taphrosphys*.

FORMES non situées dans un groupe

Formes soit probablement, soit certainement, primitives et encore proches du groupe (ou appartenant au groupe) *Bothremys*, éventuellement synonymes d'un autre taxon mieux défini.

Apertotemporalis STROMER, 1934

— Espèce type: *Apertotemporalis baharijensis* STROMER, 1934; Crétacé inférieur (Albien supérieur ou Cénomanién inférieur), Baharija, Egypte. Matériel considéré comme perdu au cours de la guerre en Allemagne. Le dessin du reste de crâne montre une morphologie et des dimensions compatibles avec *Bothremys* et *Rosasia*; d'après sa situation géographique et son âge, cette espèce pourrait avoir été en relation avec *B. parva*.

Apodichelys PRICE, 1954

— Espèce type: *Apodichelys luciano* PRICE, 1954; Turolien, membre supérieur de la série Apodi, Mossoro, état du Rio Grande do Norte, Brésil. Le moule interne de la carapace dorsale et du plastron montre une morphologie et des rapports de dimensions conformes à ceux de *Bothremys*. Le groupe *Taphrosphys* est exclu, la carapace n'étant pas allongée antérieurement (pas de forme ovoïde).

?*Bothremys* sp., Madagascar, forme A

— Cénomanién supérieur, vallée de la Menarandroy, près de Betsioky, région de Tuléar, sud-ouest de Madagascar. Récolte G. et H. Termier. Inédit: portion de carapace sans les parties antérieure et postérieure, conforme à *Bothremys*, le groupe *Taphrosphys* étant exclu.

Bothrémydés indéterminés, Madagascar, forme B

— Sénonien supérieur, probablement Campanien, région de Berivotra, à 50 km de Majunga, Madagascar, voir RUS-

SELL, TAQUET & THOMAS, 1976. Inédit: portion de crâne avec les carré, opisthotique et prootique partiels, montrant une structure de la région otique caractéristique des bothrémydés et conforme à celle de *Bothremys* et *Rosasia*; un centrum de vertèbre (caudale?). Taille modérée. Collections MNHN, Paris.

FORMES de Bothremyidae douteuses

Podocnémidoïde du Lutétien d'Avesa, Italie

— Envisagée comme appartenant à *Taphrosphys* sur la base de sa décoration accusée et de la longueur antérieure de la nuchale et des plaques contigües (BROIN, 1977), cette forme pourrait en fait appartenir à un autre genre; éventuellement *Palaeaspis* GRAY, 1870 (forme mal située de l'Eocène inférieur d'Angleterre, voir WILLIAMS, 1954b). L'absence de forme ovoïde nette et une grande similarité avec *Neochelys* BERGOUNIOUX, 1954 (voir BROIN, 1977), sauf en ce qui concerne la décoration, l'allongement antérieur et la taille, semblent l'exclure des bothrémydés et éventuellement la rapprocher de *Polysternon provinciale* PORTIS, 1882, du Crétacé supérieur de Provence (France) (voir NOPCSA, 1931 et BROIN, 1977), podocnémidoïde présumé dont elle pourrait être un descendant ou un proche parent.

Podocnémidoïde indéterminé de l'état de Pernambouc, Brésil

— Formation marine Maria Farinha, Paléocène (probable), inédit (voir CAMPOS & BROIN, 1981) (Collections du D.N.P.M., Rio de Janeiro). Une carapace de taille moyenne, étroite et élevée, pourrait appartenir aux bothrémydés d'après les caractéristiques de son plastron, voisines de celles de *Rosasia*; cette parenté reste hypothétique en l'absence de caractères dérivés de la famille vraiment probants.

FORME de Pelomedusidae ressemblant particulièrement aux Bothremyidae

Platycheloides cf. *nyasae* HAUGHTON, 1928 in BROIN, 1980

— Les spécimens du Crétacé inférieur de Gadoufaoua, Niger, provisoirement attribués à cette espèce, ressemblent aux bothrémydés par trois caractères dérivés: la présence d'une encoche nuchale comme dans le groupe *Bothremys*, la décoration accusée, les très forts contreforts plastraux; à cause de particularités concernant ces caractères absentes chez les bothrémydés (très courte bordure antérieure, bourrelet du contrefort axillaire se prolongeant sous la pleurale 2, décoration très fine), ces caractères de bothrémydés sont considérés comme des parallélismes avec une branche des pélomédusidés dans laquelle sont désormais situés «*Platycheloides* cf. *nyasae*» (pour lequel un nouveau nom va être proposé par ailleurs, voir BROIN, 1988b) et *Teneremys lapparenti* BROIN, 1980.

4 — CARACTÈRES SYSTÉMATIQUES PARENTAUX DE LA FAMILLE DES BOTHREMYDIDAE

Le cladogramme proposé ici (fig. 9) repose sur l'acquisition successive et partagée de caractères spécialisés, par les rameaux reliés ici au moyen de lettres en majuscules (A à H). Il apparaît que plusieurs branches partent d'un même point au lieu de deux seulement: c'est que bien des élé-

ments squelettiques, soit du crâne, soit de la carapace, font encore défaut pour définir la position précise de ces branches.

Les caractères ont été définis par l'un de nous (F. de BROIN) pour une étude plus extensive portant sur les pleurodires et particulièrement les pélomédusidés, étude présentée au deuxième congrès international sur les Tortues, à New York (Octobre 1987) (1987d, 1988a). Nous nous sommes attachés ici à détailler l'étude des bothrémydés, présentée différemment et plus succinctement dans l'autre travail.

Chez les pleurodires, beaucoup de caractères se réalisent parallèlement dans plusieurs groupes, aussi bien chez les chélidés que chez les pélomédusidés; mais ils se réalisent souvent d'une manière un peu différente chez chacun et les caractères associés ne sont pas les mêmes; de sorte que, même si tous les genres et espèces de Bothrémydés représentés ici n'offrent pas toute la panoplie des caractères (à cause de leur état de conservation incomplet), ceux qui sont conservés sont suffisants pour justifier au moins de la position provisoire présentée ici. Mais à cause des indéterminations restantes, il ne nous paraît pas souhaitable de créer encore des sous-familles ou tribus au sein des bothrémydés pour les trois groupes provisoirement reconnus: le groupe *Taphrosphys* (Crétacé supérieur-Tertiaire inférieur), le plus dérivé par sa carapace mais dont le crâne est peu connu; les groupes *Bothremys* et *Nigeremys*, fortement dérivés par leur crâne et chacun à sa manière, mais dont la carapace n'est pas connue chez les *Nigeremys*; dans une première hypothèse, l'origine du groupe *Taphrosphys* est proche de celle du groupe *Nigeremys*, pour des raisons paléogéographiques et morphologiques (si les restes indéterminés de grandes carapaces très aplaties du Crétacé supérieur et Paléocène du Mali appartiennent à ce groupe), le groupe *Nigeremys* ayant vraisemblablement dérivé quant à lui, à partir d'une forme proche de *Bothremys*; dans une seconde hypothèse, les groupes *Nigeremys* et *Bothremys* forment un groupe monophylétique, à cause de la tenance commune et unique chez les pleurodires à la réduction postérieure du crâne.

A. Hyperfamille PELOMEDUSOIDES COPE, 1868a

L'hyperfamille PELOMEDUSOIDES (péломédusidés en français; voir BOUR & DUBOIS, 1984) regroupe: — d'une part les PELOMEDUSIDAE COPE, 1868a (sensu BROIN, 1987d, 1988a, b) (avec *Pelomedusa* WAGLER, 1830, *Pelusios* WAGLER, 1830 et quelques formes fossiles de l'Aptien du Niger, *Platycheloides* cf. *nyasae* HAUGHTON, 1928 in BROIN, 1980, *Teneremys* BROIN, 1980 et une nouvelle espèce, tous africains et dulçaquicoles), — d'autre part, trois familles de PODOCNEMIDOIDEA COPE, 1868c: les PODOCNEMIDIDAE COPE, 1868c [avec le groupe *Podocnemis* sud-américain, les groupes *Erymnochelys* et *Neochelys* eurafricains, le groupe *Scheweboemys-Stereogenys* indoafricain (voir BROIN, 1977, 1988a)] les BOTHREMYDIDAE BAUR, 1891 et une troisième famille en cours de création pour une forme brésilienne crétacée (BROIN, 1988b).

Ses caractères sont donnés dans les publications citées plus haut (BROIN, 1988a, b). En bref, à partir de cette ramification des pleurodires, sont acquis une grande partie des caractères évolués suivants et généralement présents chez les bothrémydés (des modifications ultérieures ayant eu lieu chez ceux-ci après la naissance du premier genre) concernant: — le crâne (perte des nasaux et élargissement des préfrontaux, émargination postérieure ayant rompu l'arc

squamosal-pariétal, réduction du vomer à sa partie interchoanale) — la mandibule (formation d'un angle pointant vers l'avant au surangulaire) — le cou (flexion avec deuxième cervicale biconvexe et les suivantes procoeles — la carapace (une certaine élévation de sa hauteur, perte de l'écaille cervicale, tendance à l'allongement du bord antérieur, tendance à la réduction de la série neurale à l'arrière par jonction des dernières pleurales et formation d'une première neurale quadrangulaire, formation de mésoplastrons latéraux subquadrangulaires arrondis, élargissement du lobe plastral postérieur, raccourcissement des pointes xiphiplastrales et de l'encoche anale qui devient large et à bords rectilignes, position plus avancée de l'ischion sur les xiphiplastrons ayant, bien auparavant, déjà perdu leur processus postérieur dorsal). La plupart de ces caractères, pour la carapace seulement, ont été acquis parallèlement chez les chélidés, ceux du crâne, de la mandibule et du cou étant propres aux pélomédusoïdés.

Certains points primitifs de la carapace des premières formes triasiques et jurassiques avaient déjà évolué auparavant en commun avec les chélidés (perte des protubérances fortes, des écailles surnuméraires, des sinuosités latérales, réduction en largeur entraînant un certain étranglement de la nuchale et des vertébrales, insertion des contreforts plastraux sous l'extrémité des pleurales 1 et 5, réduction de l'insertion des ilions ne couvrant plus les périphériques postérieures, par exemple).

B. Superfamille PODOCNEMIDOIDEA COPE, 1868c

A partir de cette dichotomie sont réalisés de nouveaux caractères dérivés communs aux podocnémididés, aux bothrémydidés et à la nouvelle famille brésilienne et concernant — le crâne (contact ventral du processus médial du carré, recouvrant ventralement avec le prootique le passage cranio-carré, et du basioccipital en arrière du basisphénoïde) — la mandibule (allongement postérieur du processus rétroarticulaire, lequel devient visible dorsalement) — la carapace (allongement modéré de la bordure antérieure, développement puissant des contreforts plastraux sous les pleurales 1 et 5, avancée du sillon huméropectoral vers l'entoplastron et tendance à l'avancée du sillon pectoroabdominal, tendance au développement en largeur du lobe plastral postérieur et de l'allongement du pont, accroissement de taille).

C. Famille BOTHREMYDIDAE BAUR, 1891

Les divers membres connus de la famille ne présentent pas; chacun, tous les caractères déterminants: c'est pourquoi les caractères sont groupés sur le cladogramme en fonction de la conservation d'une petite partie du crâne (C₁), de tout le crâne avec la mandibule (C₂-C₅) ou de la carapace (C₆-C₈). Le caractère 1 est suffisant à lui seul et déterminant (autapomorphie des seuls bothrémydidés au sein des pleurodires). Les caractères C₉ à C₁₃ sont soit peu connus chez les membres de la famille, soit peu représentatifs à cause de parallélismes identiques chez d'autres pleurodires: ils ne sont pas portés sur la fig. 9 mais seulement dans le texte.

Caractères

C₁ — Modification de la région otique avec formation d'une cloison constituée par le carré (replié sur lui-même autour du seul stapes), par l'opisthotique et par l'exoccipital, excluant la trompe d'Eustache du foramen columellaire

(autapomorphie des bothrémydidés au sein des pleurodires) (valable pour *Taphrosphys*: fide GAFFNEY, 1975b, 1979; fide Wood, com. or.; de même, corrélativement, pour C₂ à C₅).

C₂ — Fort développement des mâchoires, en relation avec l'adaptation à un régime broyeur, entraînant un bon développement du vomer entre les choanes, éventuellement un développement de la cavité ventrale, postérieure et latérale des orbites et la couverture secondaire de l'émargination latérale du crâne par le quadratojugal et le maxillaire (en proportion réciproque variable) et en excluant le jugal. En contrepartie, tendance à la réduction de l'arrière-crâne et à l'avancée du condyle occipital jusqu'entre les processus articulaires des carrés (groupe *Bothremys*, *Nigeremys*) dont le processus articulaire est particulièrement bien dégagé (*Bothremys*, *Rosasia*, Madagascar forme B, *Nigeremys*; *Taphrosphys*?).

C₃ — Narines particulièrement basses (hauteur bien inférieure à leur largeur) (*Taphrosphys*?).

C₄ — Recouvrement ventral par contact direct du prootique par le ptérygoïde (autapomorphie des bothrémydidés au sein des pleurodires; présente chez *Taphrosphys*, fide Wood, com. or.).

C₅ — Aplatissement antérieur du museau (caractère lié à C₃) et élévation progressive postérieure vers la crête supraoccipitale (*Taphrosphys*?).

C₆ — Forme large, surbaissée de la carapace, pseudoquadrangulaire-arrondie, à profil transversal dorsal en arc de cercle (sans bombements ni carènes) et à profil ventral trapézoïdal.

C₇ — Lobe antérieur particulièrement court et large à sa base, subtrapézoïdal à trapézoïdal.

C₈ — Sculpture vasculaire de la carapace (sillons dichotomiques) bien accentuée; sillons d'autant plus accentués que les formes sont adaptées à la vie en milieu marin (groupe *Taphrosphys* particulièrement).

C₉ — Chevauchement fréquent des ilions sous la suprapygale chez *Taphrosphys sulcatus*, *T. phosphaticus* (type d'*Eusarkia rotundiformis*), certains spécimens de *Bothremys barberi* et un spécimen du Mali indéterminé (forme B; pas chez la forme A). La polarité de ce caractère, primitif et considéré comme réversif ici, est peut-être mal établie, la perte de ce chevauchement de la suprapygale pouvant avoir été acquise parallèlement chez certains pélomédusoïdés, les podocnémididés (sauf de rares individus) et quelques bothrémydidés. Le redéveloppement du chevauchement pourrait s'être produit ici en relation avec le déplacement du bassin vers l'arrière, consécutif à une meilleure adaptation à la motricité aquatique de certaines de ces formes devenues littorales.

C₁₀ — Réduction du nombre de neurales à 7 maximum (nombreux parallélismes chez les pleurodires).

C₁₁ — Réduction en largeur de la vertébrale 1 qui peut même ne pas couvrir toute la nuchale (*Bothremys*), et des vertébrales suivantes dont la largeur antérieure peut être inférieure ou, au plus, égale à la longueur médiane (nombreux parallélismes chez les pélomédusoïdés).

C₁₂ — Modification de la position du sillon pectoroabdominal (nombreux parallélismes chez les pélomédusoïdés): tendance à son avancée médiale et latérale; peut devenir rectiligne et antérieur aux mésoplastrons comme chez les podocnémididés. Un décrochement sur les mésoplastrons reste présent chez *Rosasia*, chez certains *Bothremys*, certaines espèces de *Taphrosphys* ou seulement certains spécimens

d'une espèce (*T. phosphaticus*). En revanche, il y a rapprochement médian du sillon et de la suture hyohyoplastrale chez *T. olsoni* (avec accentuation du décrochement latéral) et chez certains *T. phosphaticus* (avec atténuation ou disparition du décrochement).

C₁₃ — Vertèbres: connues seulement partiellement chez *Rosasia*, la forme A du Mali et *Taphrosphys*; chez les deux premiers, centrum très bas et large avec implantation antérieure de l'arc neural presque à la base du centrum, la suture étant soulignée par une crête se prolongeant sur l'apophyse transverse. Vertèbres cervicales de *Rosasia* dénuées d'une forte crête ventrale mais munies d'une grosse protubérance postérieure à grosse facette postéroventrale arrondie, au lieu de deux petites (*Taphrosphys*?).

D. Groupe *Bothremys*

D₁ — Elargissement maximum des surfaces masticatrices et de la partie antérieure du museau (corrélativement) avec formation de fortes fosses postérieures dites «bothrémydiennes» constituées à la mâchoire supérieure par les maxillaires, palatins et jugaux et à la mandibule par les dentaires, jusque sous les processus coronoides. Le museau devient très court, très large, à contour allant de presque à totalement semicirculaire, les orbites sont réorientées vers le haut; la paroi orbitaire interne est profonde et très large entre la gouttière ptérygoïdienne et les choanes, d'une part, et le bord orbitaire externe, d'autre part; le maxillaire est très haut sous l'orbite. (Crâne connu chez *Rosasia*, *Bothremys cooki*; un fragment chez *B. barberi*; un crâne non décrit chez *B. parva*; mandibule connue chez *Bothremys cooki*, *B. barberi* et *B. parva*).

D₂ — Couverture secondaire de l'émargination latérale par le prolongement postérieur du maxillaire, l'allongement ventral du quadratojugal et l'allongement antérieur du carré. (Connu chez *Rosasia*).

D₃ — Réduction de taille et avancée des os de l'arrière crâne, principalement du supraoccipital, du basisphénoïde et du basioccipital, le dernier chevauchant le précédent dorsalement et les pariétaux étant écourtés à l'arrière; le condyle occipital s'avance vers la transversale des facettes articulaires du carré. (Connu chez *Rosasia*, *Bothremys cooki* et *B. barberi*).

D₄ — Tendance à l'allongement du pont qui peut devenir plus long que le lobe postérieur (*Rosasia*, certains *Bothremys*); ce caractère se réalise parallèlement chez *Taphrosphys phosphaticus* (un spécimen), chez *Podocnemis* et chez *Platycheiloides* cf. *nyasae* de l'Aptien du Niger (BROIN, 1980).

D₅ — Formation d'une encoche nuchale plus ou moins forte affectant la plaque nuchale (parallèle chez *Platycheiloides* cf. *nyasae*).

Da — *Rosasia*

- Narine un peu étreécie sans pointe préfrontale médiane.
- Espace interorbitaire étreécie à l'avant seulement.
- Palais étreécie à la suture palatinoptérygoïdienne et choanes triangulaires petites.
- Pont secondairement plus long que le lobe postérieur (lui-même primitivement plus long que le lobe antérieur).
- Sillon huméropectoral touchant juste le bord postérieur de l'entoplastron.

E. *Bothremys*

E₁ — Avancée du sillon huméropectoral sur la partie postérieure de l'entoplastron.

E₂ — 6 ou 7 neurales.

Ea *Bothremys parva*

Variabilité de la longueur de l'intergulaire, très courte à très longue (et pouvant atteindre le sillon huméropectoral), parallèle avec le podocnémididé *Neochelys*. (Crâne et mandibule non décrits).

Eb, Ec *Bothremys cooki* et *B. barberi*

B. cooki (crâne et mandibules seuls connus) a un museau encore plus arrondi que *Rosasia*, avec la proéminence des prémaxillaires très atténuée, les choanes plus larges et plus rondes, un palais élargi à la suture palatinoptérygoïdienne, des petites orbites toutes rondes au dessus de maxillaires plus élevés et un espace interorbitaire court et uniformément large.

B. barberi (fragment de crâne, mandibule, carapaces): plus grande taille; réduction en largeur postérieure de la vertébrale 1 au point de ne pas couvrir toute la nuchale.

Ed «*Bothremys*» *miocenica*

— Avancée du sillon huméropectoral sur la moitié antérieure de l'entoplastron, de sorte qu'il coupe la suture épiphyoplastrale, et du sillon huméropectoral en avant des mésoplastrons (caractères acquis parallèlement chez *Elochelys* et les podocnémidinés eurafricains).

F. Groupe *Nigeremys* (crânes seuls connus)

F₁ — Profonde fosse prémaxillaire ventrale mais sans formation d'un bec recourbé vers le bas (différence avec le podocnémididé *Peltocephalus*).

F₂ — Profondes fosses musculaires «carotidiennes» ventrales et postérieures, entre l'arrière ventral des carrés et les parois postérieures du basisphénoïde (fosse dans laquelle s'ouvre le foramen posterior canalis carotici interni) (autapomorphie au sein des Chéloniens).

F₃ — Aplatissement et élargissement antérieurs du crâne plus prononcés et élévation postérieure aboutissant à un profil transversal subtectiforme (Fb) à tectiforme (Fa) à la transversale de l'avant de l'émargination postérieure dorsale.

F₄ — Fort accroissement de taille (à son parallèle chez *Taphrosphys*).

Fa *Nigeremys*

- Orbites modérées et espace interorbitaire large.
- Forte avancée du condyle occipital en avant des facettes articulaires du carré par réduction de l'arrière crâne: basisphénoïde et basioccipital principalement (parallèle avec le groupe *Bothremys*, tendance commune à la famille et autapomorphique au sein des pleurodires); les fosses carotidiennes viennent à la hauteur des racines des facettes articulaires du carré.

Fb *Sokotochelys* (très mal connu, par des schémas seulement)

— Fosses carotidiennes allongées postérieurement aux carrés et profonde fosse musculaire sur la surface ventrale du basioccipital.

G. Groupe *Taphrosphys*

G₁ — Allongement antérieur médian de la carapace dorsale, devenant ovoïde, par étirement progressif des périphériques antérieures et de la nuchale, de l'extérieur vers la ligne médiane, et des pleurales 1, surtout médialement, qui deviennent plus longues que les deux pleurales suivantes réunies. Allongement corrélatif des écailles.

G₂ — Elargissement du lobe postérieur et arrondissement de ses bords latéraux; l'encoche anale s'approfondit et forme un arc de cercle pouvant aller jusqu'au demi-cercle: les pointes xiphiplastrales se prolongent vers l'arrière en se recourbant vers le milieu.

G₃ — Jonction de l'intergulaire, devenant large à l'arrière avec le sillon huméropectoral, lequel s'est avancé sur la partie postérieure de l'entoplastron.

Ga *Elochelys perfecta*

— Perte de la suprapygaie (parallèle chez l'actuel *Podocnemis lewyana*).

— Avancée du sillon huméropectoral au-delà de la suture épiphyoplastrale, sauf latéralement et avancée du sillon pectoroabdominal en avant des mésoplastrons (parallèle avec «B». *miocenica* et les podocnémidés euroafricains et particulièrement *Neochelys* qui, d'autre part, parallélise aussi *Elochelys* par la possibilité de jonction de l'intergulaire avec le sillon huméropectoral avancé).

— Fort arrondissement des lobes antérieur (qui reste trapézoïdal) et postérieur, ce dernier original par la petite taille de son encoche anale arrondie.

H. *Taphrosphys*

H₁ — Forte sculpture de la carapace, les sillons dichotomiques se rejoignant et s'enfonçant, isolant des polygones allongés saillants (parallèle avec diverses tortues très aquatiques dont les cryptodires marins Cheloniidae).

H₂ — Structure particulière des insertions du pelvis sur le plastron (autapomorphie au sein des Chéloniens): suture du pubis très allongée; suture de l'ischion ronde, au bord de l'encoche anale (grande et arrondie) dans la pointe xiphiplastrale; une dépression d'attache musculaire semi-circulaire s'étend un peu à l'intérieur autour du bord de l'encoche (GAFFNEY, 1975).

Hb, Hc, Hd *T. sulcatus*, *T. ambiguus*, *T. congolensis*

Espèces les plus proches par:

— le lobe antérieur nettement trapézoïdal (bord antérieur subrectiligne), grandes gulaires atteignant l'entoplastron et le chevauchant chez *T. ambiguus*.

— les bords postérieurs du lobe encore un peu rectilignes au long des hypoplastrons avant l'arrondissement postérieur modéré, l'encoche anale étant encore large et assez courte.

He, Hf *T. olsoni* et *T. phosphaticus*

— Lobes antérieur et postérieur très élargis et encoche anale très approfondie et étreécie, en demi-cercle.

T. olsoni a des lobes fortement arrondis, une très profonde encoche anale en U, de petites gulaires.

T. phosphaticus: nom valable si l'on admet que le reste de fragment du type de DE STEFANO 1903 correspond bien aux autres grandes carapaces à série neurale continue et (voir la liste des Bothremydidae) que l'espèce est hautement multiforme; tendance à la réduction totale des neurales de 7 à 0. Elargissement de la suture du pubis, laquelle reste longue. Eventuellement un dimorphisme sexuel de taille prononcé.

5 — DIAGNOSE ET PHYLOGÉNIE DE LA FAMILLE DES BOTHREMYDIDAE

Famille de pleurodires podocnémidoïdés adaptée à la vie littorale, certains membres pouvant retourner à la vie dulça-

quicole (*Rosasia*, *Elochelys*), l'adaptation ayant entraîné des modifications anatomiques des membres, ceintures, vertèbres et du crâne et une sculpture plus prononcée de la carapace.

— Crâne à cloison particulière fermant à l'arrière la région otique modifiée, et constituée par l'exoccipital, l'opisthotique et le carré enroulé sur lui-même autour du seul stapes, excluant donc la trompe d'Eustache du foramen columellaire (C₁, autapomorphie au sein des pleurodires); fort développement des mâchoires en adaptation à un régime broyeur induisant un fort développement du museau dans les régions maxillaire, palatine et orbitaire, le vomer se développant bien entre les choanes, avec couverture secondaire de l'émargination latérale de la joue par le quadratojugal et le maxillaire, en proportion variable et avec exclusion éventuelle du jugal (C₂); le museau est aplati vers l'avant (C₃) avec des narines basses (C₃) plus larges que hautes, et le crâne s'élève postérieurement vers la crête supraoccipitale (C₃); le ptérygoïde recouvre ventralement avec contact le prootique (C₄). Tendance à la réduction de l'arrière-crâne principalement par avancée et réduction des os du palais postérieur (supraoccipital, basioccipital et basisphénoïde) et réduction postérieure des pariétaux et à l'avancée du condyle occipital vers la transversale des facettes articulaires du carré (D, groupe *Bothremys*; Fa, *Nigeremys*).

— Carapace large, surbaissée, à profil transversal dorsal en arc de cercle sans bombements ni carènes et à profil ventral en trapèze (C₆), à forme: — soit primitivement pseudo quadrangulaire arrondie (C₆), — soit secondairement ovoïde par l'allongement médian antérieur (G. groupe *Taphrosphys*). Nombre de neurales variant de 6 ou 7 maximum (cas général) à 0 (certains spécimens, Hf). Tendance à la réduction supplémentaire des vertébrales en largeur et particulièrement la première (C₁₁) qui peut même ne pas couvrir toute la nuchale à arrière (E). Sculpture vasculaire externe de la carapace formée de sillons dichotomiques bien accentués, d'autant plus que la forme est adaptée à la vie marine et particulièrement chez *Taphrosphys* (H) où les sillons se rejoignent en polygones allongés et en relief; les sillons chevauchent fréquemment l'avant latéral de la suprapygaie (au moins Hb, Hf et certains Eb). Primitivement, le lobe postérieur est plus long que le pont, lui-même plus long que le lobe antérieur et secondairement, soit le pont s'allonge (Da, *Rosasia*; certains spécimens de *Taphrosphys*, Hf), soit le pont s'écourte (certains *Taphrosphys*, Hc). Le lobe antérieur plastral est toujours particulièrement court et large à sa base (C₇), subtrapézoïdal à trapézoïdal; le lobe postérieur, primitivement étroit et à bords rectilignes convergents vers l'arrière, devient large et à bords arrondis secondairement (groupe *Taphrosphys*, G), l'encoche anale passant de large, courte et à bords rectilignes à arrondie jusqu'en demi-cercle, avec des modifications annexes de la forme des sutures du pelvis (*Taphrosphys*, H). Le sillon pectoroabdominal a tendance à modifier son trajet (C₁₂): — soit en s'avancant médialement et latéralement en maintenant un décrochement sur les mésoplastrons (D, groupe *Bothremys*; certains *Taphrosphys*, H) ou en le supprimant (Ga, *Elochelys*; *Bothremys*?, Ed), — soit en se rapprochant de la suture hyohypoplastrale avec accentuation du décrochement latéral (certains *Taphrosphys*, He) ou atténuation ou disparition du décrochement (certains *Taphrosphys*, Hf); le sillon huméropectoral s'avance en s'arrêtant: — soit au bord postérieur de l'entoplastron (*Elochelys*, Da), — soit sur le tiers postérieur de l'entoplastron (*Bothremys*, E), — soit dans le tiers antérieur

(groupe *Taphrosphys* G; *Bothremys*?, Ed), avec jonction de l'intergulaire et de ce sillon (groupe *Taphrosphys*, G).

— Vertèbres (C_{13}) à centrum bas, large, à cavité antérieure large et ovale, avec implantation de l'arc neural très basse à l'avant du centrum, la suture étant soulignée par une crête oblique se prolongeant sur les apophyses transverses, la crête médiale ventrale étant très réduite (cervicales) ou absente (caudale?); une seule forte protubérance à facette postéroventrale ronde légèrement concave, sous l'arrière du centrum des cervicales (connues seulement chez *Rosasia*, et la forme A du Mali).

Répartition: du Crétacé inférieur à l'Yprésien en Afrique, Israël, Amériques du Sud et du Nord, Europe.

Phylogénie: trois groupes sont provisoirement reconnus, les groupes *Bothremys* (*Bothremys* et *Rosasia*), *Nigeremys* (*Nigeremys* et *Sokotochelys*) et *Taphrosphys* (*Taphrosphys* et *Elochelys*). Deux hypothèses sont envisagées: dans la première, *Taphrosphys* est issu d'une forme proche de *Nigeremys*, la carapace pouvant s'aplatir et s'agrandir dans ces deux groupes, et *Nigeremys* lui-même est issu d'une forme proche de l'origine de *Bothremys*, à carapace plus primitive; dans la seconde, *Taphrosphys* est issu de l'ancêtre commun à *Bothremys* et *Nigeremys*, ces deux derniers groupes partageant la tendance à la réduction de l'arrière crâne avec avancée du condyle occipital.

6 — ORIGINE GÉOGRAPHIQUE DE *ROSASIA* ET PALÉOBIOGÉOGRAPHIE DES BOTHREMYDIDAE

L'étude cladistique des pélomédusoides montre que bothrémydés et podocnémidés ont un ancêtre commun en propre, lui-même parent du premier pélomédusidé. Or, les plus anciens représentants connus actuellement de l'hyperfamille et de chacune de ces trois familles proviennent du Crétacé inférieur du bloc Brésil nord-oriental-Afrique nord-occidentale: le premier pélomédusoides, encore indéterminé, provient du Barrémien-Aptien de l'état de Bahia (Brésil) (voir CAMPOS & BROIN, 1981); les plus anciens pélomédusidés (déjà spécialisés par rapport à *Pelomedusa*), sont *Teneremys lapparenti* BROIN, 1980 et *Platycheloides cf. nyasae* in BROIN (1980), de l'Aptien du Niger; le plus ancien pré-podocnémidé est aff. *Teneremys* sp. in BROIN & CAMPOS (1985, 1988), de l'Aptien de l'état de Ceará, (Brésil) (voir BROIN, 1988a,b); enfin le plus ancien bothrémydés connu actuellement est *Apertotemporalis bahariensis*, de l'Albien supérieur d'Égypte. Il a été montré par ailleurs (BROIN, 1977, 1980, 1987a,b,c, 1988a; BROIN & CAMPOS 1985, 1988) comment les pleurodires se sont développés à partir d'un ancêtre européen au Trias (Allemagne) pour diffuser ensuite au Jurassique en Europe (Suisse, Portugal) et dans les territoires du Gondwana, en Afrique-Amérique du Sud. De là, en terrain continental, deux centres de dispersion se sont établis; l'un, austral, pour les chélidés (Patagonie orientale et sûrement Antarctique-Australie) et l'autre, pour les pélomédusoides et les Araripemydidae, dans le bloc Brésil nord-oriental et Afrique saharienne, celle-ci reliée à l'époque à l'Afrique orientale, l'Inde et Madagascar. L'origine continentale dulçaquicole, et afrobrésilienne, des bothrémydés est difficilement contestable actuellement. Mais à partir du Cénomanien jusqu'à leur disparition à la fin de l'Eocène et sauf deux exceptions (*Rosasia* et *Elochelys*) les bothrémydés sont toujours trouvés dans des gisements

marins, soit seuls, soit en association avec des animaux dont l'adaptation à une vie marine ou tout au moins littorale est prouvée: à Madagascar, la forme A portait incrustée une rhynchonelle. Dans les phosphates de Tunisie (Gafsa) et du Maroc comme dans les formations paléogènes du Mali, les bothrémydés sont accompagnés, ou contemporains (localités différentes dans les mêmes bassins) de tortues marines chéloniides et dermochélyides, de crocodiles dyrosauridés, de poissons marins, d'invertébrés divers tels oursins et nautilus, etc. (BERGOUNIOUX, 1952, 1955a,b, 1956; MOODY, 1972; MOODY & BUFFETAUT, 1981) et en outre de reptiles marins divers, varanoïdes, plésiosaures, mosasaures au Maroc (ARAMBOURG, 1952). En Europe, au Mont-Aimé, *Taphrosphys* est accompagné du crocodile piscivore longirostre *Thoracosaurus* LEIDY, 1852, trouvé par ailleurs en milieu marin, notamment aux États Unis dans le New Jersey (Crétacé supérieur, Greensands supérieurs); dans diverses formations littorales des États Unis, *Bothremys* et *Taphrosphys* sont trouvés (voir GAFFNEY, 1975b) avec des tortues marines ostéopygides ou autres, des plésiosaures et autres reptiles marins, des poissons marins, des ammonites et bien d'autres animaux de milieu littoral; par exemple en Alabama (ZANGERL, 1948, 1953, 1960; LANGSTON, 1960; RUSSELL, D. A. 1967, 1970; APPLIGATE, 1970), *Bothremys* est accompagné notamment de mosasaures, de dinosaures dont un ankylosaure, de tortues marines prototégides et toxochélyides, de poissons élasmobranchés et téléostéens marins, de mollusques divers (huîtres, etc.); les carapaces de *B. barberi* hébergeaient même des bryozoaires et des bernacles. Il en est de même au Congo pour *T. congolensis* (voir DOLLO, 1913; WOOD, 1973; 1975) et en Israël pour *B. parva* (HAAS, 1978a) (et voir HAAS 1978b), etc.

Il est donc admis qu'à partir de l'Afrique continentale une forme de podocnémidoïde s'est adaptée à la vie littorale et a pu ainsi essaimer partout dans les mers épicontinentales environnantes, gagnant ainsi Israël, l'Europe et l'Amérique du Nord par les côtes du jeune Atlantique, soit par une voie nordique européenne, soit par une voie méridionale brésilienne: la non pénétration en Amérique du Nord des autres formes dulçaquicoles diverses du Crétacé et du Tertiaire d'Eurafric-Brazil (podocnémidés du groupe sud-américain *Podocnemis* et du groupe *Erymnochelys* africain et européen, des pélomédusidés africains, des émydés européens du groupe *Palaeochelys* MEYER, 1847, des trionychoïdes européens des genres *Trionyx* GEOFFROY SAINT-HILAIRE, 1809 s.s. et *Allaechelys* NOULET, 1867, etc., voir BROIN, 1977) montrent bien que seule cette adaptation à la vie littorale a permis à une branche de tortues continentales de venir en Amérique du Nord. Bien que peu connue, l'anatomie post-cranienne des bothrémydés conforte cette affirmation: outre la forme basse et sans carènes des carapaces, la sculpture prononcée de celles-ci (surtout chez *Taphrosphys*) traduisant une irrigation vasculaire des écailles comme chez les tortues marines actuelles chéloniides, a été évoquée la modification des membres et autres éléments pour une meilleure qualité natatoire (humérus, ceintures, phalanges onguéales, vertèbres); celle-ci ayant pu se développer au cours de l'évolution de la famille, puisque *Taphrosphys* paraît mieux adapté que *Bothremys*.

La carte de répartition des bothrémydés, entre le Crétacé inférieur et l'Eocène supérieur, montre bien l'expansion littorale de la famille par les côtes de mers épicontinentales

existant autrefois et aujourd'hui disparues ou régressées. Notamment au Crétacé supérieur et au Paléocène dans un couloir africain épicontinental, entre le bloc saharien occidental et la partie centro-orientale, de l'Égypte au Congo; vers Madagascar (par une voie à rechercher); dans les mers du centre sud des États-Unis (de l'Alabama au Kansas); dans le fond du golfe du Bassin Parisien (Mont-Aimé) et en bordure de Méditerranée (Provence).

En ce qui concerne *Rosasia*, l'étude minutieuse de son milieu environnant (chapitre IV) a montré que le genre était dans un milieu d'eau douce, proche de la mer. Il en est de même pour *Elochelys* trouvé dans les lignites du bassin de Fuveau en Provence (France). Il faut donc estimer que ces deux bothrémydés proviennent de formes ou d'individus qui se sont réadaptés à la vie dulçaquicole, ce qui ne saurait étonner les spécialistes de reptiles. Le problème pour *Rosasia* est celui de son origine géographique précise; deux solutions sont possibles, étant donné son appartenance au groupe *Bothremys*: soit une origine africaine directe, le Portugal n'étant pas loin de l'Afrique du Nord, soit une origine nord-américaine. Or, il ne faut oublier que *Rosasia*, bien qu'étant d'un Crétacé supérieur tardif (Campanien terminal-Maastrichtien probablement) n'est que le groupe frère des *Bothremys* connus depuis le Cénomaniens (et même peut-être dès l'Albien supérieur avec *Apertotemporalis*?): il ne saurait en être issu puisque son développement plastral et cranien est moins poussé que chez *Bothremys* aussi bien aux États Unis (*Bothremys cooki* et *B. barberi*) qu'en Israël (*B. parva*). Il est donc raisonnable que *Rosasia* provienne directement de l'ancêtre commun africain: — soit que celui-ci ait pénétré au Portugal dès le Crétacé inférieur et y soit resté jusqu'au Campanien supérieur en donnant *Rosasia* avec réadaptation à l'eau douce, — soit que *Rosasia* soit arrivé directement d'Afrique vers le Campanien supérieur ou début du Maastrichtien: cette dernière hypothèse est vraisemblable étant

donné la présence d'une faune de vertébrés et d'invertébrés marins du Maastrichtien à l'Yprésien dans les phosphates du Maroc (et notamment à Benguerir avec un bothrémydés du groupe *Taphrosphys* dans le Paléocène), où un membre du groupe de *Bothremys* et de *Rosasia* sera peut-être trouvé un jour.

Un autre problème se pose: la non pénétration des bothrémydés en Asie via l'Inde à partir de l'Afrique; un essai a-t-il eu lieu? et échoué par suite de la concurrence avec le podocnémidés présumé *Schweboemys* attesté dès le Crétacé supérieur indien (WOOD, 1970; JAIN, 1978, 1986, BROIN, 1987a, b, 1988a)? Ce genre, dont l'appartenance au groupe de podocnémidés *Stereogenys* a été postulée à cause de son palais secondaire si semblable à celui de ce dernier (BROIN, 1977), est considéré comme dulçaquicole en Inde; mais il est éventuellement littoral (présence de *Schweboemys* en bordure de mer au Burdigalien d'Arabie Saoudite, voir BROIN in THOMAS *et al.*, 1982, et à l'Éocène supérieur du Fayum, voir WOOD, 1970; éventuellement en Somalie: hypothèse de la synonymie *Podocnemis somaliensis* WALKER, 1966 = *Schweboemys somaliensis*) et il avait probablement un régime conchyophage voisin de celui des bothrémydés, d'après son palais secondaire broyeur.

Enfin, un dernier problème concerne la régression puis la disparition des bothrémydés à l'Éocène supérieur: étant donné que ce sont des pleurodires, lesquels n'ont jamais montré d'adaptation au froid, il est vraisemblable qu'elles sont dues à une détérioration de la température des eaux côtières; peut-être cette cause est-elle liée à la concurrence avec les chéloniides; ces derniers sont des tortues marines cryptodires (groupe sachant s'adapter aux climats tempérés) à régime probablement identique à ou voisin de celui des bothrémydés d'après leur palais secondaire broyeur, et ils se sont fortement développés au Paléogène d'Europe (RUSSELL, D. E., 1982) et des États-Unis.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBRECHT, P. W. (1967) — «The cranial arteries and cranial arterial foramina of the turtle genera *Chrysemys*, *Sternotherus* and *Trionyx*: a comparative study with analysis of possible evolutionary implications». *Tulane Studies Zool.*, vol. 14, no. 3, pp. 81-89, 3 fig., New-Orleans.
- ANDREWS, C. W. (1901) — «Preliminary note on some recently discovered extinct Vertebrates from Egypt». *Geol. Mag.*, Dec. IV, vol. 8, part II, no. 448, pp. 440-444, 2 fig., London.
- (1906) — «A descriptive Catalog of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt». Pp. I-XXXVII, 1-324, 98 fig., 26 pl. Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- ANTUNES, M. T. (1979) — «Ensaio de síntese crítica acerca do Cretácico terminal e do Paleogénico de Portugal». *Ciências da Terra*, n.º 5, pp. 145-174, 5 tab., Lisboa.
- ANTUNES, M. T. & PAIS, J. (1978) — «Notas sobre depósitos de Taveiro. Estratigrafia, Paleontologia, Idade, Paleocologia». *Ciências da Terra*, n.º 4, pp. 109-128, 1 fig., 1 pl., Lisboa.
- ANTUNES, M. T., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & RUSSELL, D. E. (1986) — «Sur quelques dents de Mammifères du Crétacé supérieur de Taveiro, Portugal (Note préliminaire)». *C. R. Acad. Sc. Paris*, 303, Sér. 2, t. 13, pp. 1247-1250, 12 fig.
- APPLEGATE, S. P. (1970) — «The Vertebrate Fauna of the Selma Formation of Alabama. Part VII, The Fishes». *Fieldiana: Geol. Mem.*, vol. 3, no. 8, pp. 385-433, Chicago.
- ARAMBOURG, C. (1952) — «Les Vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie)». *Serv. Géol. Maroc, Notes Mém.*, no. 92, pp. 1-372, 44 pl., 62 fig., tab., Paris.
- BAUR, G. (1888a) — «Osteologische Notizen über Reptilien». *Zool. Anz.*, II Wissensch. Mitt., Jahr. 11, no. 269-296, Fortsetz. III, Jun. 1888, pp. 417-424, Leipzig.
- (1888b) — «Osteologische Notizen über Reptilien». *Zool. Anz.*, II Wissensch. Mitt., Jahr. 11, no. 269-296, Fortsetz. V, Oct. 1888, pp. 736-740, Leipzig.
- (1891) — «Note on some little known American fossil tortoises». *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, pp. 411-430, 1 fig.
- BERGOUNIUX, F. M. (1952) — «Les Chéloniens fossiles des Phosphates de Gafsa». *Serv. Géol. Maroc, Notes Mém.*, no. 92, Appendice, pp. 377-396, pl. 45-46, Paris.
- (1954) — «Les Chéloniens fossiles des terrains tertiaires de la Vénétie». *Mem. Ist. Geol. Miner. Univ. Padova*, vol. 18, pp. 1-115, 20 pl., 43 fig.
- (1955a) — «La Famille des Eusarkiides». *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 240, pp. 1455-1457.
- (1955b) — «Les Crocodiliens fossiles des dépôts phosphatés du Sud-Tunisien». *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 240, pp. 1917-1918.
- (1956) — «Les Reptiles fossiles des dépôts phosphatés Sud-tunisiens». *Ann. Mimes Géol. Tunis*, no. 15, pp. 1-105, 32 fig., 17 pl.

- BERGOUNIOUX, F. M. & CROUZEL F. (1968) — «Deux Tortues fossiles d'Afrique». *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t. 104, fasc. 1-2, pp. 179-186, 3 fig.
- BOULENGER, G. A. (1889) — «Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History)»: pp. 1-IX, 1-311, fig. 1-73, pl. 1-6. Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- BOUR, R. (1983) — «Trois populations endémiques du genre *Pelusios* (Reptilia, Chelonii, Pelomedusidae) aux îles Seychelles; relations avec les espèces africaines et malgaches». *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 4e sér., 5, Sect. A, no. 1, pp. 343-382, 5 fig., 6 pl. 3 tab.
- BOUR, R. & DUBOIS, A. (1984) — «Nomenclature ordinale et familiale des Tortues (Reptilia)». *Stud. Geol. Salm.*, vol. spéc. 1, *Stud. Paleochel.*, vol. 1, pp. 77-86, Salamanca.
- (1984) — «Nomenclature ordinale et familiale des Tortues (Reptilia). Note Complémentaire». *Bull. mens. Soc. Lin. Lyon*, vol. 55, no. 3, pp. 87-90.
- BROIN, F. de (1977) — «Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France». *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, Sér. C, t. 38, pp. 1-IX, 1-366, 115 fig., 38 pl.
- (1980) — «Les Tortues de Gadoufaoua (Aptien du Niger); aperçu sur la paléogéographie des Pelomedusidae (Pleurodira)». *Mém. Soc. Géol. Fr.*, NS, no. 139, pp. 39-46, 3 pl., Paris.
- (1983) — «Sahara ou Sahel? Quaternaire récent du Bassin de Taoudenni (Mali). Ch. IV — Paléofaunes. 6 — Chéloniens». Pp. 211-235, fig. 50, tab. 17, pl. 22-29. N. Petit-Maire et J. Riser éd., Marseille.
- (1987a) — «Lower Vertebrates from the early-middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan): Chelonia». *Contr. Mus. Paleont., Univ. Michigan*: vol. 27, no. 7, pp. 169-185, 3 pl., 1 fig., 1 tab., Ann Arbor.
- BROIN de LAPPARENT, F. de (1987b) — «Les Tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana au Crétacé et la dispersion géographique des tortues pleurodires». Groupe français d'étude du Gondwana. *Bull.* 10, Paris, pp. 71-86, 8 cartes. (Diffusion restreinte).
- BROIN, F. de (1987c) — «The late Cretaceous Fauna of Los Alamos, Patagonia, Argentina. Part IV. Chelonia». *Rev. Mus. Arg. Ci. Nat. «Bernardino Rivadavia»*, Paleontologia, t. 3, no. 3, pp. 131-139, 1 pl., Buenos Aires.
- (1987d) (sous-pressé 1988-1989) — «A Phylogeny of the Hyperfamily Pelomedusoides (Pelomedusidae s.l.)». IId International Symposium on Turtles, New York, Oct. 1987.
- (1988a) — «Les Tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé». *Stud. Geol. Salm.*, vol. spéc. 2. *Stud. Paleochel.*, vol. 2, no. 5, pp. 103-142, 9 fig., Salamanca.
- (1988b) — «Définition de trois nouveaux genres et de trois nouvelles espèces de Chéloniens du Crétacé inférieur du Gondwana (Brésil-Niger) et nouvelle classification phylogénétique des Pelomedusidae s.l.». (Note soumise aux *C. R. Acad. Sc. Paris*).
- BROIN, F. de & CAMPOS, D. de Almeida (1985) — «*Avaripemys barretoii*, uma tartaruga pleurodira do Cretáceo Inferior da Chapada da Araripe, Nordeste do Brasil». IX Congresso brasil. Paleont., Res. Com., p. 14, Soc. Brasil. Paleont. éd., Rio de Janeiro.
- BROIN, F. de & CAMPOS, D. (1988) (sous-pressé) — «*Avaripemys barretoii*, tartaruga pleurodira do Cretáceo Inferior da Chapada da Araripe, Nordeste do Brasil». IX Congresso Brasil. Paleont., Fortaleza 1985. *Ser. Geol.*, Seg. Paleont. Estratigraf., Brasília, 12 pp. manusc., 2 fig., 2 pl., 1 tab.
- BRONGNIART, A. (1800) — «Essai d'une classification naturelle des Reptiles». *Bull. Sc. Soc. phil. Paris*, vol. 3, no. 2, fasc. 11 (=35), fasc. 12 (=36), pp. 81-82, 88-91, 1 pl.
- CAMPOS, D. de Almeida & BROIN, F. de (1981) — «Tartarugas fósseis do Brasil». *Anais Acad. Brasil. Ci.*, Res. Com., vol. 53, no. 1, pp. 210-211, Rio de Janeiro.
- CARRINGTON DA COSTA, J. (1937) — «O Neocretácico da Beira Litoral». *Publ. Mus. Lab. Miner. Geol. Fac. Ciências Porto*, t. 5, pp. 1-34, 6 fig., 1 carte.
- (1940) — «Um novo quelónio fóssil». *Com. Serv. Geol. Portugal*, t. 21, pp. 107-125, 3 pl., Lisboa.
- (1958) — «Novos metatipos para o género *Rosasia* (Testudinata, Pelomedusidae)». *Com. Serv. Geol. Portugal*, t. 62, pp. 5-30, 2 fig., 6 pl., Lisboa.
- CHOFFAT, P. (1900) — «Recueil de monographies stratigraphiques sur le système Crétacique du Portugal. Le Crétacique supérieur au Nord du Tage». *Dir. Serv. Geol. Portugal*, pp. 1-287, 4 pl., Lisboa.
- COLLINS, R. L. & LYNN, W. G. (1936) — «Fossil turtles from Maryland». *Proc. Amer. Phil. Soc.*, vol. 76, 2, pp. 151-174, 4 pl., Philadelphia.
- COPE, E. D. (1864) — «On the Limits and Relations of the Raniformes». *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, vol. 16, pp. 181-183.
- (1868a) — «An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Equator and the Upper Amazon, with notes on other species». *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, vol. 20, pp. 96-140.
- (1868b) — (*Osteopygis emarginatus*). *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, vol. 20, p. 147.
- (1868c) — «On the origin of Genera». *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, vol. 20, pp. 242-300.
- (1869) — «Synopsis of the extinct Reptilia found in the Mesozoic and Tertiary strata of New Jersey». In Cook, G. H., «Geology of New Jersey». New Jersey Geol. Survey, appendice B, pp. 733-738.
- (1870) — «The fossil of New Jersey». Part II. *Amer. Nat.*, vol. 3, pp. 84-91, Salem (Mass.).
- (1871) — «Synopsis of the extinct Batrachia and Reptilia of North America». Part II. *Trans. Amer. Phil. Soc. Philadelphia*, vol. 14, N.S., part 1, art. 1, pp. 1-252, 55 fig., 14 pl.
- DE STEFANO, G. (1903) — «Nuovi Rettili degli strati a fosfato della Tunisia». *Boll. Soc. ital. Geol.*, t. 22, pp. 51-80, 1 pl., Roma.
- DOLLO, L. (1913) — «*Podocnemis congolensis*, tortue fluviatile nouvelle du Montien (Paléocène inférieur) du Congo et l'évolution des Chéloniens fluviatiles». *Ann. Mus. Congo Belge*, vol. 3, no. 1, pp. 47-65, pl. 7, Bruxelles.
- (1924) — «*Bantuchelys*, genre nouveau de Tortues, découvert dans le Paléocène du Congo». *Bull. Acad. Roy. Belgique*, 5^e sér., t. 10, pp. 613-634, 1 pl., Bruxelles.
- DUMERIL, A. M. C. (1806) — «Zoologie analytique ou Méthode naturelle de Classification des Animaux, rendue plus facile à l'aide de Tableaux synoptiques, pp. I-XXXIII, 1-344, Allais, Paris.
- (1855-1856) — «Description des reptiles nouveaux ou imparfaitement connus de la collection du Muséum d'Histoire Naturelle et Remarques sur la classification et les caractères des reptiles. Premier Mémoire. Ordre des Chéloniens et premières familles de l'ordre des Sauriens (Crocodyliens et Caméléoniens). *Arch. Mus. Hist. Nat. Paris*, t. 6, pp. 209-264, pl. 14-22.
- DUMERIL, A. M. C. & BIBRON, G. (1835) — «Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des reptiles. Chéloniens». T. 2, pp. 1-680, Atlas. Lib. encycl. Roret, Paris.
- ESTES, R. (1964) — «Fossil Vertebrates from the Late Cretaceous Lance Formation, Eastern Wyoming». *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, t. 49, pp. 1-180, 73 fig., 5 pl., 5 tab.
- GAFFNEY, E. S. (1972) — «An illustrated Glossary of Turtle Skull Nomenclature». *Am. Mus. Nov.*, no. 2486, pp. 1-33, 21 fig., New York.
- (1975a) — «A Phylogeny and Classification of the Higher Categories of Turtles». *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 155, art. 5, pp. 389-436, New York.
- (1975b) — «A Revision of the Side-Necked Turtle *Taphrosphys sulcatus* (Leidy) from the Cretaceous of New Jersey». *Amer. Mus. Nov.*, no. 2571, pp. 1-24, 19 fig., 1 tab., New York.
- (1977) — «An Endrocranial Cast of the Side-Necked Turtle *Bothremys*, with a New Reconstruction of the Palate». *Amer. Mus. Nov.*, no. 2639, pp. 1-12, 8 fig., New York.
- (1979) — «Comparative Cranial Morphology of Recent and Fossil Turtles». *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 164, art. 2, pp. 65-376, 273 fig., 1 tab., New York.
- (1984) — «Historical Analysis of Theories of Chelonian Relationship». *Syst. Zool.*, vol. 33, no. 3, pp. 283-301, 9 fig., Washington.

- GAFFNEY, E. S. & MEEKER, L. (1983) — «Skull morphology of the oldest Turtle: a preliminary description of *Proganochelys quenstedti*». *Journ. Vert. Pal.*, vol. 3, no. 1, pp. 25-28, 2 fig., Univ. Oklahoma, Norman.
- GAFFNEY, E. S. & MEYLAN, P. A. (1988) — «A Phylogeny of Turtles». (Diffusion restreinte à New York, 1987, in press).
- GAFFNEY, E. S. & ZANGERL, R. (1968) — «A Revision of the Chelonian Genus *Bothremys* (Pleurodira: Pelomedusidae)». *Fieldiana, Geol.*, vol. 16, no. 7, pp. 193-239, 22 fig., Chicago.
- GAUDRY, A. (1890) — «Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. Fossiles secondaires», pp. 1-323, 403 fig., Libr. F. Savy, Paris.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E. F. (1809) — «Mémoire sur les tortues molles, nouveau genre sous le nom de *Trionyx*, et sur la formation des carapaces». *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, t. 14, pp. 1-20, pl. 1-5.
- GRAY, J. E. (1867) — «Description of a new Australian Tortoise (*Elseya latisternum*)». *Ann. Mag. Nat. Hist. London*, t. 3, vol. 20, art. 7, pp. 43-45.
- (1870) — «Catalogue of Shield Reptiles in the Collection of the British Museum». Part. I: Testudinata. Supplement, pp. 1-119, 40 fig. Trust. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.
- GUTTIEREZ, G. & LAUVERJAT, J. (1978) — «Les Charophytes du Sénonien supérieur de la Beira Littorale, Portugal». C.R. 103^{ème} Congr. Nat. Soc. sav., Nancy, Sec. Sci., 2, Paléobotanique, pp. 105-117, 2 pl.
- HAAS, G. (1978a) — «A Cretaceous Pleurodire Turtle from the Surroundings of Jerusalem». *Isr. J. Zool.*, vol. 27, pp. 20-33, 9 fig., Jerusalem.
- (1978b) — «A New Turtle of the genus *Podocnemis* from the lower Cenomanian of 'Ein Yabrud». *Isr. J. Zool.*, vol. 27, pp. 169-175, 4 fig., Jerusalem.
- HALSTEAD, L. B. (1979) — «A Taxonomic Note on New Fossil Turtles». *Nigerian Field*, Monogr. 1, Suppl. vol. 44, pp. 48-50, London.
- HAUGHTON, S. H. (1928) — «On some reptilian remains from the dinosaur beds of Nyasaland». *Trans. Roy. Soc. S. Africa*, vol. 16, pp. 67-75, 4 pl., Cape Town.
- HAY, O. P. (1908) — «The Fossil Turtles of North America». *Pub. Carnegie Inst.*, no. 75, pp. 1-568, 704 fig., 113 pl., Washington.
- HEWITT, J. (1931) — «Descriptions of some African Tortoises». *Ann. Natal Mus.*, vol. 6, pp. 461-506, 2 pl., Pietermaritzburg.
- HOFFSTETTER, R. & GASC, J. P. (1969) — «Vertebrae and ribs of modern reptiles». *Biology of the Reptilia*, 1, ch. 5, pp. 201-310, 82 fig. Academic Press, London-New York.
- JAIN, S. L. (1978) — «A new fossil Pelomedusid Turtle from the Upper Cretaceous Pisdura sediments, Central India». *Jr. Palaeont. Soc. India*, vol. 20, 1977, pp. 360-365, 6 fig. 1 pl., Lucknow.
- (1986) — «New pelomedusid turtle (Pleurodira: Chelonia) remains from Lameta Formation (Maastrichtian) at Dongargaon, Central India, and a review of Pelomedusids from India». *Jr. Palaeont. Soc. India*, vol. 31, pp. 63-75, 7 fig., 3 pl., Lucknow.
- JIMENEZ-FUENTES, E. (1971) — «Los reptiles fosiles del Valle del Duero: *Podocnemis carbajosai*, nov. sp., del Eoceno de Salamanca». *Estudios Geol.*, vol. 27, pp. 85-93, 6 fig., Madrid.
- LANGSTON, W. Jr. (1960) — «The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. VI. The Dinosaurs». *Fieldiana: Geol. Mem.*, vol. 3, no. 6, pp. 313-360, fig. 146-163, pl. 34, Chicago.
- LAPPARENT, A. F. de & ZBYSZEWSKI, G. (1957) — «Les dinosauriens du Portugal». *Mém. Serv. Géol. Port.*, N. S., no. 2, pp. 1-63, 12 fig., 36 pl., Lisboa.
- LEIDY, J. (1852) — (*Thoracosaurus grandis*). *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 6, p. 35.
- (1856) — «Notices of remains of extinct turtles of New Jersey, collected by Prof. Cook, of the State Geological Survey, under the direction of Dr. W. Kitchell». *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 8, pp. 303-304.
- (1865) — «Memoir on the extinct reptiles of the Cretaceous formation of the United States». *Smith. Contr. Knowl.*, vol. 14, no. 6, pp. 1-135, Washington.
- MCDOWELL, S. B. (1961) — «On the major arterial canals in the ear region of testudinid turtles and the classification of the Testudinoidea». *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 125, no. 2, pp. 23-39, Harvard.
- MATHERON, P. (1869) — «Notice sur les reptiles fossiles des dépôts fluviolacustres du bassin à lignite de Fuveau». *Mém. Acad. Imp. Sci. Inscript. B. L. Marseille*, pp. 5-39, 5 pl.
- MEYER, H. von (1847) — «*Palaechelys bussonensis* im ältern Süßwasser-kalk». *Jahr. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, vol. 2, no. 1, pp. 167-168, fig. 11.
- MITTERMEIER, R. A. & WILSON, R. A. (1974) — «Redescription of *Podocnemis erythrocephala* (Spix, 1824), an Amazonian Pelomedusid Turtle». *Papéis Avulsos. Zool. S. Paulo*, vol. 28, n.º 8, pp. 147-162, 6 fig., 1 pl.
- MOODY, R. T. J. (1972) — «The Turtle fauna of the Eocene Phosphates of Metlaoui, Tunisia». *Proc. Geol. Assoc.*, vol. 83, part. 3, pp. 327-336, 3 fig., 2 pl.
- (1976) — «The discovery of a large pelomedusid turtle from the phosphates of Morocco». *Tertiary Res.*, vol. 1, no. 2, pp. 53-58, 1 fig., 2 pl., Rotterdam.
- MOODY, R. T. J. & BUFFETAUT, E. (1981) — «Notes on the systematics and palaeoecology of the crocodiles and turtles of the Metlaoui Phosphates (Eocene) of Southern Tunisia». *Tertiary Res.*, vol. 3, no. 3, pp. 125-140, 3 fig., 4 pl., Rotterdam.
- MULLER, L. (1935) — «Ueber eine neue *Podocnemis*-Art (*P. vogli*) aus Venezuela nebst ergänzenden bemerkungen über die systematischen Merkmale der ihr nächstverwandten Arten». *Zool. Anz.*, no. 110, pp. 97-109, 3 fig., Leipzig.
- NOPCSA, F. (1931) — «Sur des nouveaux restes de Tortues du Danien du Midi de la France». *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 5e sér., no. 3-4, pp. 223-235, 1 fig., 2 pl., Paris.
- NOULET, J. B. (1867) — «Nouveau genre de Tortues fossiles proposé sous le nom d'*Allaechelys*». *Mém. Acad. Imp. Sci. Inscript. B. L. Toulouse*, 6e sér., t. 5, pp. 172-177.
- OGUSHI, K. (1911) — «Anatomische an der japanischen dreikralligen Lippenschildkröte (*Trionyx japonicus*)». *Morphol. Jb.*, Bd 43, pp. 1-106, 1 pl., Leipzig.
- POMEROL, Ch. (1975) — «Stratigraphie et Paléogéographie. Ere Mésozoïque». Pp. 1-383, 360 fig., Doin éd., Paris.
- PORTIS, A. (1882) — «Les Chéloniens de la Molasse Vaudoise conservés dans le Musée géologique de Lausanne». *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, vol. 9, pp. 1-78, 29 pl., Genève.
- PRICE, L. I. (1954) — «Um *Quelonio Pleurodoro* no Calcario da serie Apodi, Cretaceo do Estado do Rio Grande do Norte». *Notas prelim. Estud. Div. Geol. Min. Bras.*, n.º 85, pp. 1-12, 3 pl., Rio de Janeiro.
- RIBEIRO, A., et al. (1979) — «Introduction à la Géologie générale du Portugal». Pp. 1-114, nombreuses fig., Serv. Geol. de Portugal, Lisboa.
- RISER, J. (1983) — «Sahara ou Sahel? Quaternaire récent du bassin de Taoudenni (Mali). Ch. II, Géologie et Morphologie. I, Le cadre morphostructural et les grands types de formations quaternaires». Pp. 49-55, fig. 4-5. N. Petit-Maire et J. Riser Ed., Marseille.
- RUSSELL, D. A. (1967) — «Systematics and Morphology of American Mosasurs». *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ.*, vol. 23, pp. I-VII, 1-241, 99 fig., 3 pl., 7 tab., New Haven (Conn.).
- (1970) — «The Vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. VII. The Mosasurs». *Fieldiana: Geol. mem.*, vol. 3, n.º 7, pp. 365-380, Chicago.
- RUSSELL, D. E.; BONDE, N.; BONE, E.; BROIN, F. de; BRUNET, M.; BUFFETAUT, E.; CORDY, J. M.; CROCHET, J.-Y.; DINEUR, H.; ESTES, R.; GINSBURG, L.; GODINOT, M.; GROESSENS, M.-Cl.; GIGASE, P.; HARRISON, C. J. O.; HARTENBERGER, J.-L.; KOCH, E.; HOOKER, J. J.; INSOLE, A. N.; LANGE-BADRE, B.; LOUIS, P.; MOODY, R.; RAGE, J.-Cl.; REMY, J.; ROTHAUSEN, K.; SIGE, B.; SIGOGNEAU-RUSSELL, D.; SPRINGHORN, R.; SUDRE, J.; TOBIEN, H.; VIANEY-LIAUD, M.; VINKEN, R.; WALKER, C. A. (1982) — «Tetrapods of the Northwest European Tertiary Basin». I. G. C. P., Project 124: the Northwest European Tertiary Basin. *Geol. Jb.*, Ser. A, Heft 60, pp. 5-74, tab., Hannover.

- RUSSELL, D. E.; TAQUET, P. & THOMAS, H. (1976) — «Nouvelles récoltes de Vertébrés dans les terrains continentaux du Crétacé supérieur de la région de Majunga (Madagascar)». *C.R. Somm. S.G.F.*, fasc. 5, pp. 204-208, Paris.
- SAUVAGE, H. E. (1897-1898) — «Vertébrés fossiles du Portugal. Contribution à l'étude des Poissons et des Reptiles du Jurassique et du Crétacique». *Com. Dir. Trav. Géol. Portugal*, pp. 1-47, 10 pl., Lisboa.
- SCHMIDT, K. P. (1931) — «A fossil Turtle from Peru». *Field Mus. Nat. Hist., Geol. Ser.*, vol. 4, no. 8, pp. 249-254, 2 pl., Chicago.
- (1940) — «A new turtle of the genus *Podocnemis* from the Cretaceous of Arkansas». *Field. Mus. Nat. Hist., Geol. ser.*, vol. 8, no. 1, pp. 1-12, 5 fig., Chicago.
- SCHUMACHER, G. H. (1954) — «Beiträge zur Kiefern Muskulatur der Schildkröten». Part. I. *Mitt. Wiss. Zeitschr. Univ. Greifswald, Math.-Naturw.*, Jahr. 3, pp. 149-210.
- (1955a) — «Beiträge zur Kiefern Muskulatur der Schildkröten». Part. II. *Mitt. Wiss. Zeitschr. Univ. Greifswald, Math.-Naturw.*, Jahr. 4, pp. 501-518.
- (1955b) — «Beiträge zur Kiefern Muskulatur der Schildkröten». Part. III. *Mitt. Wiss. Zeitschr. Univ. Greifswald, Math.-Naturw.*, Jahr. 4, pp. 559-587.
- SCHWEIGGER, A. F. (1812) — «Prodromus Monographiae Cheloniorum». *Königsb. Arch., Math.-Naturw.*, vol. 1, pp. 271-368, 406-458, Königsberg.
- SIEBENROCK, F. (1897) — «Das Kopfskelet der Schildkröten». *Sitzungber. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw.* vol. 106, Heft 7, 1re part., pp. 245-328, 6 pl.
- SMITH, A. G. & BRIDEN, J. C. (1977) — «Mesozoic and Cenozoic paleocontinental maps», pp. 1-11, 52 cartes. Cambridge Univ. Press, Earth Sc. Ser., Cambridge.
- SPIX, J. B. de (1824) — «Animalia nova sive Species novae Testudinum et Ranarum, quas in Itinere per Brasiliam Annis MDCCCXVII-MDCCCXX Jussu et Auspiciis Maximiliani Josephi I Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J. B. de Spix». I-II, pp. 1-53, pl. I-XVII + I-XXII, F. S. Hübschmann, Monachii (München).
- STROMER, E. (1934) — «Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromer's in den Wüsten Aegyptens. II. Wirbeltier der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman), 14, Testudinata». *Abb. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturw.* Bd 25, pp. 1-26, 1 pl., München.
- SWINTON, W. E. (1930) — «On fossil Reptilia from Sokoto Province». *Chelonia. Geol. Surv. Nigeria, Bull.* 13, pp. 48-49, 1 pl., London.
- (1939) — «A new fresh-water tortoise from Burma». *Rec. Geol. Surv. India*, vol. 74, pp. 548-551, 2 fig., Calcutta.
- TEIXEIRA, C. & ZBYSEWSKI, G. (1976) — «Carta Geológica de Portugal na escala de 1/50 000. Notícia Explicativa de folha 16-A/Aveiro». Pp. 1-39, Serv. Geol. Portugal, Lisboa.
- THOMAS, H.; SEN, S.; KHAN, M.; BATTAIL, B. & LIGABUE, G. C. (1982) — «The Lower Miocene Fauna of Al-Sarrar (Eastern Province, Saudi Arabia)». *Atlat. Journ. Saudi Arab. Archaeol.*, vol. 5, part III, pp. 109-136, 2 pl., Riyadh.
- WAGLER, J. (1830) — «Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel», pp. I-VI, 1-354, 2 pl., J. G. Cotta, München, Stuttgart und Tübingen.
- WALKER, C. (1966) — «*Podocnemis somaliensis*, a new Pleurodiran Turtle from Middle Eocene of Somalia». *Paleontology*, t. 9, n.º 3, pp. 511-516, 5 fig., 1 pl., London.
- (1979) — «New Turtles from the Cretaceous of Sokoto». *Niger. Field. Monogr.* 1, Supp. vol. 44, pp. 42-47, London.
- WILLIAMS, E. E. (1950) — «Variation and Selection in the cervical central articulations of living turtles». *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 94, art. 9, pp. 505-562, 20 fig., New York.
- (1954a) — «A key and description of the living species of the genus *Podocnemis* (sensu Boulenger), Testudines, Pelomedusidae». *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, vol. 111, pp. 277-295, Cambridge (Mass).
- (1954b) — «Fossils and the Distribution of Chelyid Turtles. 2 — Additional Reputed Chelyid Turtles on Northern Continents: *Palaeaspis conybearii* (Owen) — a Pelomedusid». *Breviora*, no. 32, pp. 1-6, 4 fig., Cambridge (Mass).
- WOOD, R. C. (1970) — «A review of the fossil Pelomedusidae (Testudines, Pleurodira) of Asia. *Breviora*, no. 357, pp. 1-24, 3 fig., 4 pl., Cambridge (Mass).
- (1973) — «Fossil Marine Turtle remains from the Paleocene of the Congo». *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sc. Géol.*, no. 75, pp. 1-28, 2 fig., 3 pl., Tervuren.
- (1975) — «Redescription of «*Bantuchelys*» *congolensis*, a fossil Pelomedusid Turtle from the Paleocene of Africa». *Rev. Zool. Afr.*, vol. 89, fasc. 1, pp. 127-144, 2 fig., 6 pl., Tervuren.
- WOOD, R. C. & DIAZ DE GAMERO, M. L. (1971) — «*Podocnemis venezuelensis*, a new pelomedusid (Testudines, Pleurodira) from the Pliocene of Venezuela and a review of the history of *Podocnemis* in South America». *Breviora*, n.º 376, pp. 1-23, 2 fig., 5 pl., Cambridge (Mass).
- ZANGERL, R. (1947) — «Redescription of *Taphrosphys olsoni*, a fossil Turtle from Peru». *Fieldiana, Geol.*, vol. 10, no. 5, pp. 29-40, 4 fig., Chicago.
- (1948) — «The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. I. Introduction. II. The pleurodiran turtles». *Fieldiana: Geol. Mem.*, vol. 3, no. 1-2, pp. 1-56, 16 fig., 4 pl., Chicago.
- (1953) — «The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. III. The Turtles of the family Protostegidae. IV. The Turtles of the family Toxochelyidae». *Fieldiana: Geol. Mem.*, vol. 3, no. 3-4, pp. 57-277, fig. 17-124, pl. 5-29, Chicago.
- (1960) — «The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. V. An advanced cheloniid sea turtle». *Fieldiana: Geol. Mem.*, vol. 3, no. 5, pp. 281-312, fig. 125-145, pl. 30-33, Chicago.
- ZBYSEWSKI, G.; ALVES, A. M. & CHAVES, J. B. (1972) — «Contribuição de algumas sondagens de pesquisa e captação de água para o conhecimento hidrogeológico da região de Aveiro». *Congr. Hispano-Luso-Americano de Geologia Económica*, 2, pp. 793-814, Sec. 3., Lisboa.

**DOCUMENTAÇÃO
FOTOGRAFICA**

PLANCHE I

Exploitation d'argiles de l'«Empresa Cerâmica Vouga, Lda.» à Vilar, Aveiro. Coupe Septembre 1968
(Photos M. T. Antunes)

- Fig. 1 — Aspect général. Sous des galets et sables quaternaires (Q) on voit les assises du Neocrétacé (Campanien supérieur-Maastrichtien).
Sont signalés: la partie supérieure correspondant à la fig. 2, un détail de la partie intermédiaire (fig. 3), et l'endroit où été récoltés les spécimens de carapaces de *Rosasia* et deux crânes de crocodiliens (flèches).
- Fig. 2 — Détail, partie supérieure; Q, quaternaire. Les numéros se rapportent aux échantillons (voir fig. 2 du texte).
- Fig. 3 — Détail montrant la couche ayant livré les carapaces de *Rosasia* et crânes de crocodiliens (8), le chenal avec remplissage de galets, sables à vertébrés (dont le crâne de *Rosasia*) et argiles ligniteuses (7), l'alternance de lits de sables blancs et d'argiles (6), le tout surmontant les pélites à *Corbicula* (9).

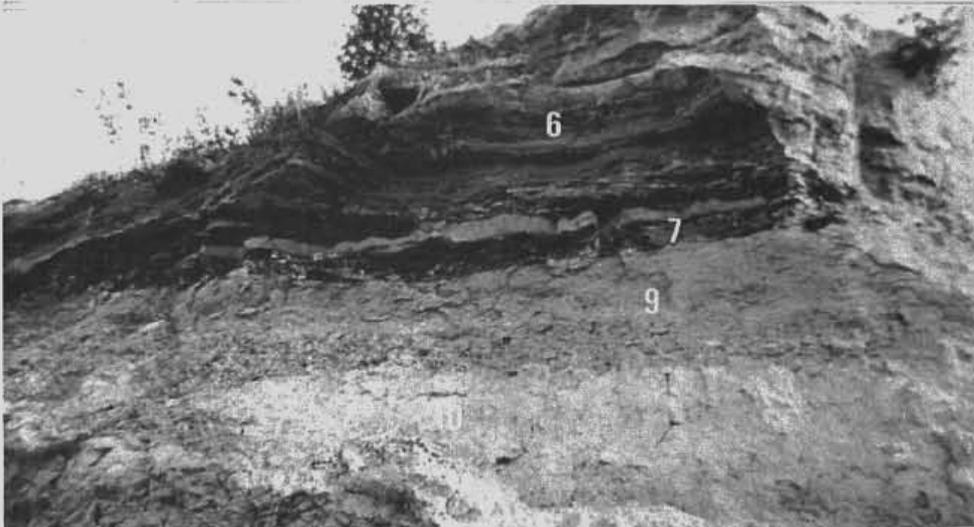
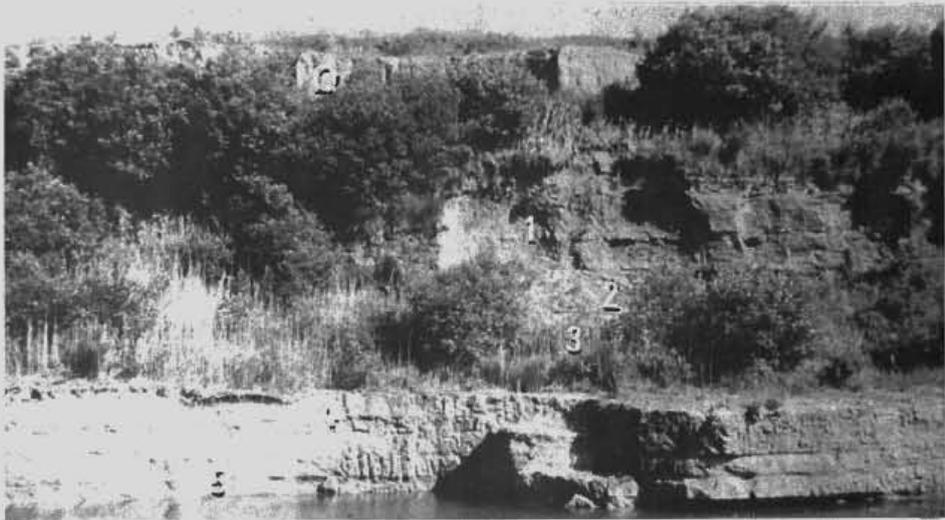
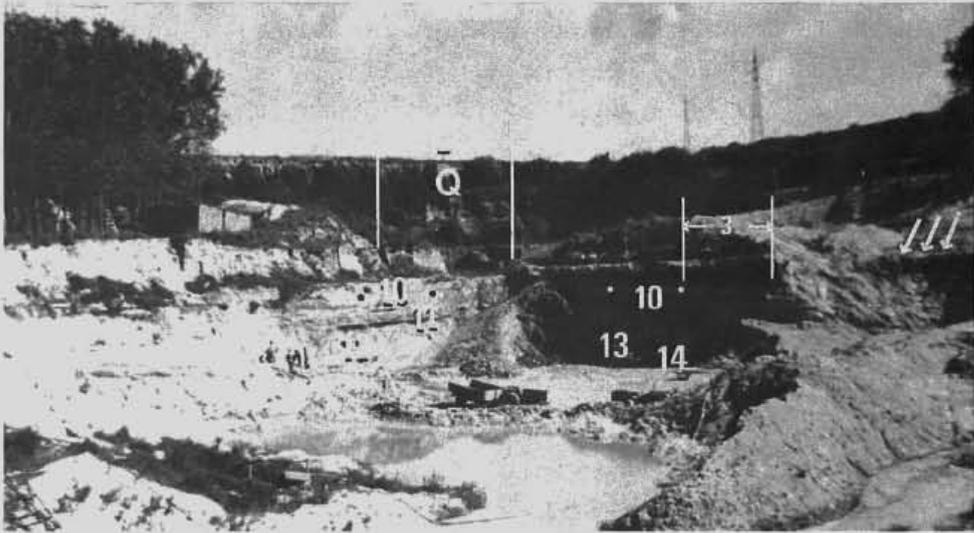


PLANCHE II

Exploitation d'argiles de l'«Empresa Cerâmica Vouga, Lda.» à Vilar, Aveiro.

Quelques fossiles du Neocrétacé (Campanien supérieur-Maastrichtien):

- Fig. 1 — Lépisosteidé de grand taille, peut-être un *Atractosteus* (forme la plus commune), série de vertèbres du même sujet, en connexion.
- Fig. 2 — *Idem*, écailles dispersées mais vraisemblablement d'un seul individu.
- Fig. 3 — Dent de crocodilien.
- Fig. 4 — *Rosasia santonii*, détail de la partie postérieure de la carapace en vue dorsale, pour montrer des morsures de crocodilien ayant attaqué l'animal en fuit. Les flèches signalent les empreintes des 4 premières dents prémaxillaires, gauches et droites, correspondant à l'une des morsures.
- Fig. 5 — Plaque d'argile, niveau correspondant à l'échantillon 6 (voir fig. 2 du texte) avec des feuilles et galbules de conifère semblable à *Taxodium*.

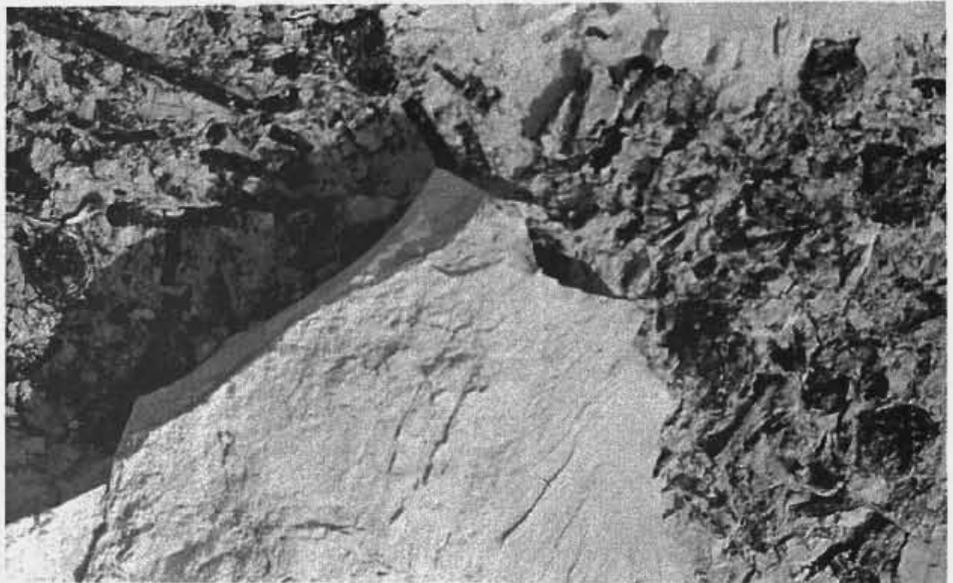
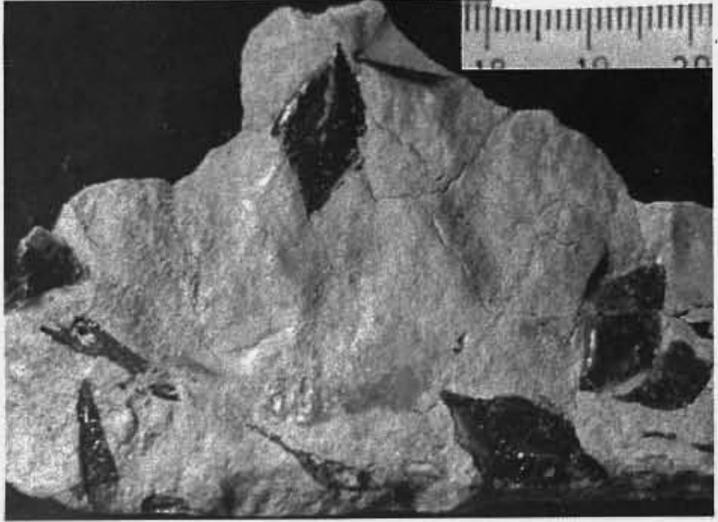
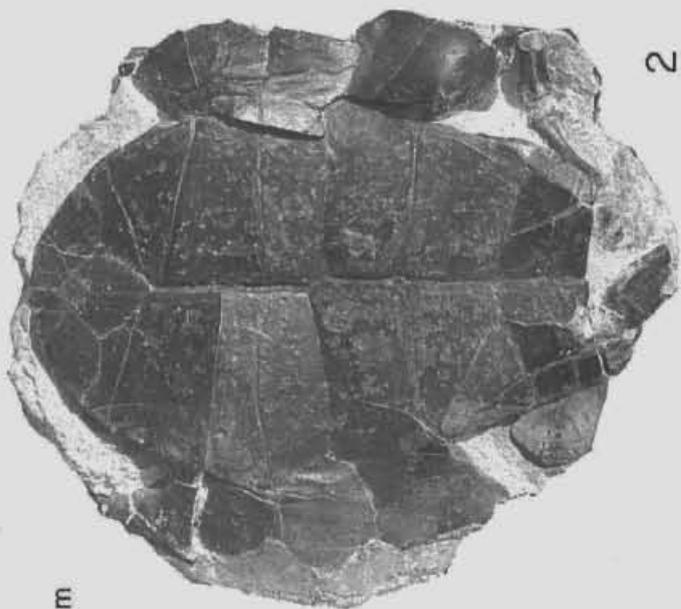


PLANCHE III

Rosasia sottoi CARRINGTON DA COSTA, 1940, Crétacé supérieur d'Aveiro, Portugal; coll. Univ. Nova de Lisboa.

Fig. 1. 2, MTA1, carapace, faces dorsale et ventrale.

Fig. 3, crâne, face ventrale, vue stéréoscopique.



0 5cm



3



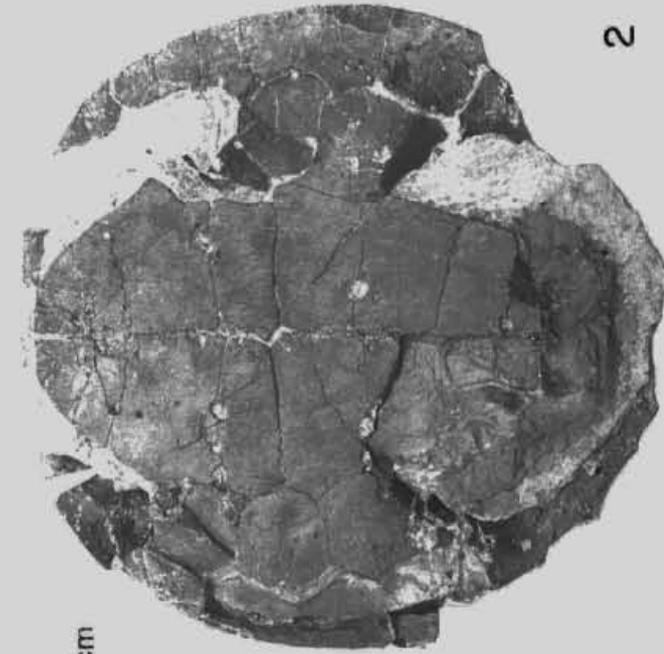
0 5cm

PLANCHE IV

Rosalia satoi CARRINGTON DA COSTA, 1940. Crétacé supérieur d'Aveiro, Portugal; coll. Univ. Nova de Lisboa.

Fig. 1, 2, MTA2, carapace, faces dorsale et ventrale.

Fig. 3, crâne, face latérale, gauche.



2

0 5 cm



1

0 3cm

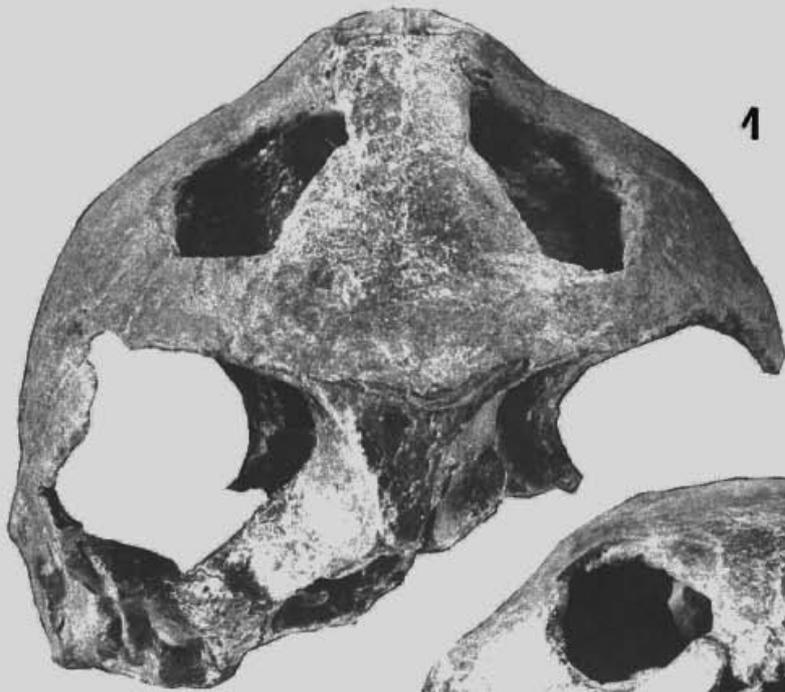


3

PLANCHE V

Rosasia sotoi CARRINGTON DA COSTA, 1940, Crétacé supérieur d'Aveiro, Portugal; coll. Univ. Nova de Lisboa.

Fig. 1, 4, crâne, faces dorsale, antérieure, postérieure, latérale gauche.



0 3 cm



A horizontal scale bar with a vertical tick at the left end labeled '0' and a vertical tick at the right end labeled '3 cm'. There are three smaller vertical tick marks between the 0 and 3 cm marks, dividing the 3 cm into four equal segments of 0.75 cm each.