

Une nouvelle espèce de tortue Testudininei (*Testudo kenitrensis* n. sp.) de l'inter Amirien-Tensiftien de Kénitra (Maroc)

Saloua GMIRA

Résumé — Une nouvelle espèce, *Testudo kenitrensis* (Chelonii, Cryptodira), est reconnue dans l'inter Amirien-Tensiftien (Sicilien moyen) de Kénitra. Elle se situe dans le groupe des espèces actuelles à charnière hypoxiphylastrale constituant le genre *Testudo* s.s. nouvelle acception, où elle est le groupe-frère soit de *T. graeca*, soit de *T. marginata* et *T. kleinmanni*. Les espèces *hermanni* et *horsfieldii* sont incluses dans le genre *Agrionemys*.

A new species of Testudininei tortoise (*Testudo kenitrensis* n. sp.) from the inter Amirian-Tensiftian of Kenitra (Morocco)

Abstract — A new species *Testudo kenitrensis* (Chelonii, Cryptodira) is described from the inter Amirian-Tensiftian (middle Sicilian) of Kenitra. It belongs to the group of recent species that presents a hypoxiphylastral mobility which constitutes the genus *Testudo* new acception, within which it is either the sister group of *T. graeca* or of *T. marginata* and *T. kleinmanni*. The species *hermanni* and *horsfieldii* are included in the genus *Agrionemys*.

Abridged English Version — *Testudo kenitrensis* n. sp. was discovered by Lecoindre in 1914 ([1], [2]) in the large indurated dunes of Kenitra, near Rabat (Western Morocco) which are intermediate in age between the Amirian and the Tensiftian, i.e. middle Sicilian (middle Pleistocene). Its current identification is based on a comparative study of its skeleton with those of the five species of small terrestrial tortoises (*Testudo* s.s.) which inhabit the Mediterranean Basin [6] and on a biometric study (the Simpson method [8] and distribution diagrams that we prepared previously [7]). Finally, a phylogenetic analysis of 24 characters (by the cladistic method) led us [7] to redefine the genus *Testudo* and to propose a scheme of relationships between the taxa studied. These were: *T. horsfieldii*, *T. hermanni* with two sub-species (*T. h. hermanni* and *T. h. boettgeri*), *T. marginata*, *T. kleinmanni* and *T. graeca* with several sub-species of which only *T. g. graeca*, *T. g. iberica* and *T. g. terrestris* could be studied. Others such as *T. g. zarudnyi* do not exist in the Paris collections, so recourse was made to the literature, where unfortunately only the external features such as colour are given. The polarity of characters was determined by using several groups of Testudininae [9] within the framework of cladistic studies by Bour [10], Crumly [11], Hirayama [12] and above all by Gaffney and Meylan [13] whose scheme we have followed here.

Our cladistic analysis prompts us on the one hand to raise the sub-species of *T. graeca* to species rank, and on the other to subdivide the genus *Testudo* into two genera: *Agrionemys* for the species *Agrionemys horsfieldii* and *Agrionemys hermanni* new combination; *Testudo* s.s. new acception, containing the sub-genus *Chersus* for the species *T. kleinmanni* and *T. marginata* and the sub-genus *Testudo* at least for the species *T. graeca*; *T. terrestris* and *T. iberica* could not be situated in the sub-genus *Testudo* on account of a lack of sufficient material [7]. As for *T. kenitrensis*, its position relative to the living species remains imprecise because many of the characters used in defining the living forms are not preserved in fossils,

Note présentée par Yves COPPENS.

0764-4450/93/03160701 \$ 2.00 © Académie des Sciences

C. R., 1993, 1^{er} Semestre (T. 316)

Série II — 50

including the caudal spur, femoral tubercles and carapace scutes. It belongs to the genus *Testudo* s. s. new acceptance, with which it shares the following characters: the presence of the hypoxiphiplastral hinge running from the contact of the abdomino-femoral groove and the hypoxiphiplastral suture laterally (males and females); the posterior lobe consisting uniquely of xiphiplastral plates (because of the hinge), elongated as far as the posterior peripheral border of the dorsal carapace ventrally; the short anterior lobe, of the order of 24% of the length of the plastron. To these characters are added the symplesiomorphies (derived in *Agrionemys*) such as the gulars clearly sticking out at the contact with the humerals; the two trochanters of the humerus close together between which is a deep intertrochanteric fossa. It is either the sister group of *T. kleinmanni* and *T. marginata* in connection with its medially short abdominal scutes, or that of *T. graeca* in connection with the mid-length rounding of the first vertebral scute. It belongs to a new species principally [7] characterized by the following apomorphies: — small size, a character achieved in parallel with *T. kleinmanni*; — the first vertebral rounded at mid-length, a character achieved in parallel with *T. graeca* if *T. kenitrensis* is reunited with *T. kleinmanni* and *T. marginata*; this scute is longer than large compared with all the other species of *Testudo* and is reflexed into a lyre shape with a peculiar anterior prolongation; — trapezoidal nuchal notch; — vertebrals 2, 3 and 4 are narrower than the costals, a character achieved in parallel with *A. hermanni*; — dorsal epiplastral lip long, concave and hiding the anterior half of the entoplastron dorsally; — abdominal scutes shortened, a character acquired in parallel with *T. kleinmanni* and *T. marginata* if *T. kenitrensis* is attached to *T. graeca*; — posterior part of the prootic enlarged by reversion.

INTRODUCTION. — Dans les grandes dunes consolidées de Kénitra (près de Rabat), Lecoindre a découvert en 1914 ([1], [2]) une faunule du Quaternaire inférieur comportant pour lui *Testudo ibera* var. *mauritanica* [2], le taxon décrit ici, *Helix pisana* var. *dehnei* et *Rumina decollata*. Roch [3] place cette faunule dans le cycle Milazzien. D'après les travaux récents ([4], [5]), le cycle Milazzien correspond à l'inter Amirien-Tensiftien, c'est-à-dire au Sicilien moyen (Pléistocène moyen).

SYSTÉMATIQUE :

Famille Testudinidae Batsch, 1788
Infra-famille Testudininei Batsch, 1788
Genre *Testudo* Linné, 1758
Testudo kenitrensis n. sp.

Etymologie : de Kénitra, ville située à proximité du gisement.

Matériel : holotype, MOC 149 (Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, Paris), carapace dorsale avec plastron, crâne très incomplet et quelques os du squelette appendiculaire, mâle adulte. Paratype, sans numéro (Faculté des Sciences, Rabat), carapace dorsale, mâle adulte.

Localité-type et âge : grandes dunes consolidées de Kénitra (Maroc occidental).

Holotype : carrière dite Guilloux; *paratype* : carrière indéterminée. Inter Amirien-Tensiftien.

Diagnose : carapace de dimension réduite (ne dépassant pas 132 mm de longueur), massive, à plaques relativement épaisses, et fortement convexe dans sa partie médio-postérieure mais non à l'avant sous l'écaille vertébrale 1; écaille cervicale très réduite en longueur; écaille vertébrale 1 plus longue que large, en forme de lyre, et resserrée à la

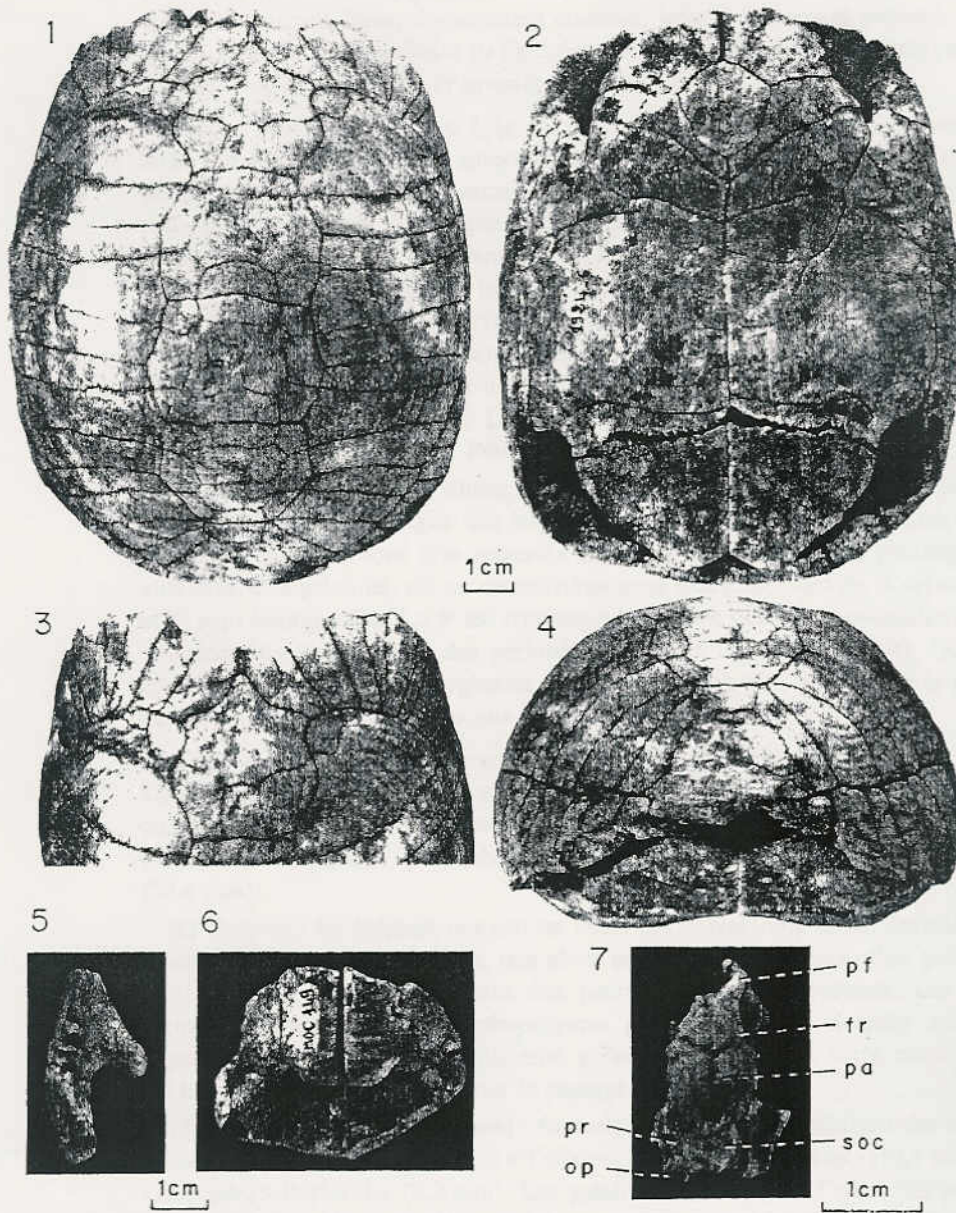


Fig. 1. — *Testudo kenitrensis* n. sp., MOC 149, holotype : 1, carapace dorsale, vue dorsale; 2, plastron, vue ventrale; 3, carapace dorsale, vue antérieure; 4, carapace, vue postérieure; 5 et 6, lobe antérieur, vues latérale gauche et dorsale; 7, crâne, vue dorsale. fr, frontal; op, opisthotique; pa, pariétal; pr, préfrontal; pr, prootique; soc, supraoccipital.

Fig. 1. — *Testudo kenitrensis* n. sp., MOC 149, holotype : 1, dorsal carapace, dorsal view; 2, plastron, ventral view; 3, dorsal carapace, anterior view; 4, carapace, posterior view; 5 and 6, anterior lobe, left lateral and dorsal views; 7, skull, dorsal view. fr, frontal; op, opisthotic; pa, parietal; pf, prefrontal; pr, prootic; soc, supraoccipital.

hauteur des coins latéro-postérieurs de la plaque nucale; encoche nucale large et très profonde, trapézoïdale; plaque nucale à bords postéro-latéraux très sinueux. Bourrelet épiplestral dorsal épais, dorsalement concave, long et fortement redressé à l'arrière, au-dessus de la moitié antérieure de l'entoplastron réduit; poche gulaire très profonde. Crâne à pariétal court à l'arrière et prootique large à l'arrière.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE (fig. 1). — *Carapace dorsale*. — (1) *Plaques* : nucale plus large que longue. Son bord antérieur, large et rectiligne, est en retrait, formant avec les périphériques 1 une encoche nucale trapézoïdale très profonde. Son bord postérieur a un contour très sinueux de chaque côté. Huit neurales : la 1^{re} rectangulaire; les 2^e et 4^e octogonales; les 3^e et 5^e quadrangulaires; les 6^e, 7^e et 8^e hexagonales à petits côtés latéro-antérieurs. Deux suprapygaux formant ensemble un trapèze : la 2^e est à moitié embrassée par la 1^{re}. La pygale, préservée uniquement chez le paratype, est lisse, sans sillon médian ce qui implique la présence d'une supracaudale simple (marginales 12 fusionnées). Pleurales : huit paires : la 1^{re} à bord antérieur présentant une encoche due à l'allongement postéro-latéral de la nucale. Les suivantes sont alternativement longues et courtes, médialement et latéralement. Périphériques : onze paires.

(2) *Écailles* (d'après les sillons) : cervicale très courte et étroite. Vertébrales : la 1^{re}, pentagonale, est plus longue que large et ne recouvre pas la nucale postéro-latéralement. Ses bords latéraux sont très resserrés en lyre à l'avant avec un prolongement médian antérieur, exceptionnel, dû au raccourcissement très important de la cervicale. Les 2^e, 3^e et 4^e sont hexagonales. La 5^e est trapézoïdale, à bord postérieur coïncidant avec la suture antérieure de la pygale et des périphériques 11 et 10 (partiellement). Quatre paires de costales. Onze paires de marginales : la 1^{re} est un peu plus courte que la périphérique 1; les suivantes sont aussi larges que les périphériques.

Plastron. — Il présente une concavité longitudinale médiale, caractéristique des mâles. Le lobe antérieur est arrondi en demi-cercle, le postérieur étreint vers l'arrière avec une courte encoche anale relativement étroite. Le pont sternal est long. Longueur du pont (62,5 mm) > Longueur du lobe postérieur (34 mm) > Longueur du lobe antérieur (30,4 mm).

(1) *Plaques* : les épiplestrons ont un bourrelet dorsal long, épais, dorsalement concave, soulevé en corniche à l'arrière, très élevé et prolongé au-dessus d'un petit entoplastron qu'il cache à moitié en formant une poche gulaire très profonde. Les xiphiplastrons viennent jusqu'à la bordure périphérique postérieure de la dossière au contact de la suprapygale 2. De ce fait, le plastron présente une mobilité entre ces xiphiplastrons et les hypoplestrons afin de faciliter le passage de la queue.

(2) *Écailles* (d'après les sillons) : formule de la longueur médiane des écailles : Abdominales (37,5 mm) > Humérales = Gulaires (21,7 mm) > Anales (19,1 mm) > Fémorales (15,5 mm) > Pectorales (9,2 mm). Les gulaires sont nettement en saillie par rapport aux humérales. Les sillons huméro-pectoraux passent en arrière de l'entoplastron. Les sillons abdomino-fémoraux coïncident latéralement avec la suture hypoxiphiplastrale du fait de la présence d'une charnière hypoxiphiplastrale. Les axillaires sont longues et étroites, de forme trapézoïdale. Les inguinales sont larges antérieurement et unissent une partie de la 8^e marginale au côté latéral du sillon abdomino-fémoral.

Crâne. — Sa partie préservée présente des pariétaux courts en arrière, étant exclus de la crête supraoccipitale; postéro-latéralement, en vue dorsale, chaque pariétal joint d'abord le carré à l'avant puis le prootique, dont il est séparé par une suture très nette et large

(équivalent à presque la moitié de la largeur du pariétal), puis se prolonge médialement et postéro-médialement en bordant le supraoccipital. Le prootique est donc réduit antérieurement et large postérieurement.

POSITION SYSTÉMATIQUE ET PHYLOGENÈSE (fig. 2). — La position systématique de *T. kentrensis* a été recherchée par comparaison avec les cinq espèces actuelles de petites

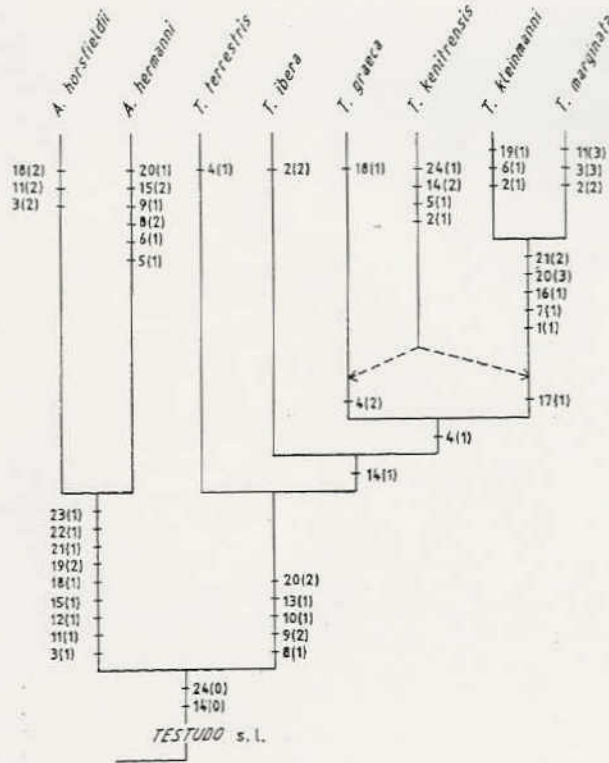


Fig. 2. — Relations phylogénétiques des espèces actuelles de *Testudo* et de l'espèce fossile *T. kentrensis*. Liste des caractères, voir [7] : 1, périphériques du pont; 2, longueur de la carapace; 3, largeur de la carapace; 4, vertébrale 1; 5, vertébrales 2, 3 et 4; 6, suprapygales 1 et 2; 7, pygale; 8, supracaudale; 9, charnière hypoxiphilastrale; 10, xiphilastrons; 11, lobe postérieur; 12, fémorales et anales; 13, lobe antérieur; 14, bourrelet épipilastral dorsal; 15, gulaires; 16, pectorales; 17, abdominales; 18, position du sillon huméropectoral; 19, étui caudal; 20, tubercules fémoraux; 21, ornementation du plastron; 22, processus ptérygoidien externe; 23, tubérosités de l'humérus; 24, prootique. Lorsque le caractère est plésiomorphe au stade de départ du genre *Testudo* (plésiomorphie pouvant être très ancienne chez les tortues ou non), il est noté (0); lorsqu'il est considéré comme apomorphe au sein de *Testudo*, il est noté (1). Les éventuels états apomorphes alternatifs de 1 sont notés 2 et 3.

Fig. 2. — Phylogenetic relationships of extant species of *Testudo* and of the fossil species, *T. kentrensis*. List of characters, see [7] : 1, bridge peripherals; 2, carapace length; 3, carapace width; 4, vertebral 1; 5, vertebrals 2, 3 and 4; 6, suprapygals 1 and 2; 7, pygal; 8, supracaudal; 9, hypoxiphilastral hinge; 10, xiphilastrons; 11, posterior lobe; 12, femorals and anals; 13, anterior lobe; 14, epiplastral dorsal lip; 15, gulars; 16, pectorals; 17, abdominals; 18, position of humeropectoral sulcus; 19, caudal spur; 20, thigh tubercles; 21, colour of carapace; 22, external pterygoid processes; 23, trochanters of humerus; 24, prootic. When the character is plesiomorph in the *Testudo* basal condition (plesiomorphy that may or may not be primitive in tortoises) it is denoted as (0); when it is considered as an apomorphy for the genus *Testudo*, it is denoted as (1). Possible alternative apomorphic states of 1 are denoted as 2 and 3.

tortues terrestres du Bassin méditerranéen, généralement rassemblées dans le genre *Testudo* s. s. [6] : *T. horsfieldii* Gray, 1844, *T. hermanni* Gmelin, 1789, *T. marginata* Schoepff, 1792, *T. kleinmanni* Lortet, 1883 et *T. graeca* Linné, 1758 avec plusieurs sous-espèces dont seules *T. g. graeca* Linné, 1758, *T. g. iberica* Pallas, 1814 et *T. g. terrestris* Forskäl, 1775 ont pu être examinées [7].

Nous avons étudié par la méthode cladistique 24 caractères retenus [7] des études ostéologique et biométrique (par la méthode de Simpson [8] et celle des diagrammes de répartition que nous avons réalisée préalablement). La polarité des caractères a été déterminée par l'emploi de plusieurs groupes de comparaison de Testudininae [9] d'après les études cladistiques de Bour [10], Crumly [11], Hirayama [12] et surtout de Gaffney et Meylan [13] dont nous avons suivi le schéma phylogénétique global.

Notre étude cladistique nous amène, d'une part à élever les sous-espèces de *T. graeca* au rang d'espèces et d'autre part à diviser le genre *Testudo* Linné, 1758 (espèce-type *T. graeca*) en deux genres : *Agrionemys* Khosatsky et Mlynarski, 1966 (espèce-type *T. horsfieldii*) pour *Agrionemys horsfieldii* et *Agrionemys hermanni* nouvelle combinaison; *Testudo* s. s. nouvelle acception, contenant le sous-genre *Chersus* Wagler, 1830 (espèce-type *T. marginata*) pour *T. kleinmanni* et *T. marginata* et le sous-genre *Testudo* au moins pour *T. graeca*; *T. terrestris* et *T. iberica* n'ont pu être situées dans le sous-genre *Testudo* faute de matériel suffisant [7]. Quant à *T. kenitrensis*, sa place reste imprécise par rapport aux précédentes en raison de certains caractères largement utilisés dans la systématique des espèces actuelles, mais non fossilisables : étui caudal, tubercules fémoraux et couleur de la carapace. Elle fait partie du genre *Testudo* s. s. nouvelle acception, avec lequel elle partage les caractères dérivés suivants : présence d'une charnière hypoxiphiplastrale; lobe postérieur constitué uniquement par les xiphiplastrons et allongé jusqu'à la bordure périphérique postérieure de la dossière; lobe antérieur court, de l'ordre de 24% de la longueur du plastron. A ces caractères s'ajoutent des symplésiomorphies (apomorphies chez *Agrionemys*) : gulaires nettement saillantes au contact des humérales; tubérosités (interne et externe) de l'humérus rapprochées l'une de l'autre et formant une gouttière profonde. Elle est le groupe-frère soit de *T. kleinmanni* et *T. marginata* par les abdominales courtes médialement, soit de *T. graeca* par l'arrondi à mi-longueur de la vertébrale 1. Elle constitue une nouvelle espèce caractérisée par les apomorphies suivantes : - taille réduite, caractère acquis parallèlement chez *T. kleinmanni*; - encoche nucale trapézoïdale; - cervicale réduite, caractère acquis parallèlement chez d'autres Testudininei; - vertébrale 1 de forme arrondie à mi-longueur, caractère acquis parallèlement chez *T. graeca* dans le cas où *T. kenitrensis* serait réunie à *T. kleinmanni* et *T. marginata*. Cette écaille est plus longue que large comparativement à toutes les espèces de *Testudo* et resserrée en lyre, avec un prolongement antérieur particulier; - vertébrales 2, 3 et 4 plus étroites que les costales, caractère acquis parallèlement chez *A. hermanni*; - bourrelet épiplastral le plus long et concave; - abdominales raccourcies, caractère acquis parallèlement chez *T. kleinmanni* et *T. marginata* dans le cas où *T. kenitrensis* serait réunie à *T. graeca*; - partie postérieure du prootique élargie par réversion.

Je remercie sincèrement tous ceux qui m'ont dirigée et aidée dans mon travail et en particulier M^{me} F. de Broin et MM. P. Taquet, directeur de l'Institut de Paléontologie, R. Bour, A. Debenath, L. Ginsburg, A. de Ricqlès, M. Pickford, tous mes collègues du Muséum et des Universités Paris-VI et VII, D. Serrette (photographie), F. Pilard et N. Kinefuchi (illustration).

Note remise le 12 octobre 1992, acceptée après révision le 6 janvier 1993.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] G. LECOINTRE, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 162, 1916, p. 719-722.
- [2] G. LECOINTRE, *Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc*, 14, 1926, p. 1-158.
- [3] E. ROCH, *Notes et Mém. serv. géol. France*, 80, 1950, p. 1-435.
- [4] J. P. TEXIER, J. P. RAYNAL et D. LEFEVRE, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 301, série II, 1985, p. 183-188.
- [5] J. P. RAYNAL, J. P. TEXIER et D. LEFEVRE, *Revue géol. dynam. géogr. phys. Paris*, 27, (2), 1986, p. 141-147.
- [6] R. BOUR, Secrétariat de la Faune et de la Flore, MNHN éd., Paris, 1983, p. 1-11.
- [7] S. GMIRA, *Mém. thèse Doctorat*, Univ. Paris-VII, 1992, p. 1-248.
- [8] G. G. SIMPSON, *Amer. Mus. Nat. Hist. Novitates*, 1136, 1941, p. 1-27.
- [9] R. BOUR et A. DUBOIS, *Bull. Mus. Soc. Linn. Lyon*, 55, (3), 1986, p. 87-90.
- [10] R. BOUR, *Stud. geol. Salm.*, vol. spéc. 1. (Studia Palaeochel. I), 1985, p. 115-124.
- [11] C. R. CRUMLY, *Stud. geol. Salm.*, vol. spéc. 1 (Studia Palaeochel. I), 1985, p. 115-124.
- [12] R. HIRAYAMA, *Stud. geol. Salm.*, vol. spéc. 1 (Studia Palaeochel. I), 1985, p. 141-157.
- [13] E. S. GAFFNEY et P. A. MEYLAN, *Amer. Mus. Nat. Hist. New York, GBR*, 35 A, 1988, p. 157-219.

*Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle,
8, rue Buffon, 75005 Paris, France.*