

LES TORTUES TERRESTRES GÉANTES DES ÎLES DE L'Océan Indien Occidental: DONNÉES GÉOGRAPHIQUES, TAXINOMIQUES ET PHYLOGÉNÉTIQUES

ROGER BOUR *

RESUMEN. — Las islas del océano Índico occidental han sido pobladas hasta hace poco tiempo por dos géneros bien diferenciados; *Dipsochelys* habitó en las Seychelles (islas graníticas y coralinas) y en Madagascar, mientras que *Cylindraspis* vivió en las Mascareñas.

Los antiguos testimonios y el descubrimiento de vestigios subfósiles prueban su pasada existencia y precisan su distribución geográfica. Estos vestigios y algunos especímenes naturalizados permiten distinguir diferentes especies, comprender la evolución de cada género y estudiar sus afinidades. *Dipsochelys* posee probablemente un común antepasado con las grandes tortugas malgaches actuales (género *Astrochelys*); *Cylindraspis* lo tendría con las de África continental (género *Geochelone*) y más concretamente con *G. pardalis*.

ABSTRACT. — Western Indian Ocean islands housed two well differentiated genera of giant Tortoises: *Dipsochelys* lived on the Seychelles (granitic and coral islands) and Madagascar, *Cylindraspis* on the Mascarenes. Geographical records are brought by early travellers' accounts and discoveries of fossil remains. Those remains, as well as some old Museum specimens, allow us to recognize about half a dozen of species in each genus, all but one now extinct. A better morphological and anatomical knowledge of these Tortoises yields a reasonably correct understanding of the evolution of both genera and a good apprehension of their affinities. *Dipsochelys* probably shares a common ancestor with the Malagasy Tortoises of the genus *Astrochelys*, *Cylindraspis* with the African Tortoises of the genus *Geochelone* (s.s.), especially with the Leopard Tortoise *Geochelone pardalis*.

RÉSUMÉ. — Deux genres bien distincts de Tortues terrestres géantes ont peuplé naguère les îles de l'océan Indien occidental: *Dipsochelys* les Seychelles (granitiques et coralliennes) et Madagascar, *Cylindraspis* les Mascareignes. Les témoignages anciens et la découverte de vestiges subfossiles prouvent leur existence passée et précisent leur répartition géographique. Ces vestiges et quelques spécimens naturalisés permettent d'autre part de distinguer différentes espèces, de comprendre ainsi l'évolution de chacun des genres et d'appréhender leurs affinités. *Dipsochelys* possède probablement un ancêtre commun avec les grandes Tortues malgaches actuelles (genre *Astrochelys*), *Cylindraspis* avec celles d'Afrique continentale (genre *Geochelone*), plus précisément avec *Geochelone pardalis*.

* Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle, 25 rue Cuvier, F-75005 Paris.

La présence d'une colonie maintenant prospère de Tortues éléphantines sur l'atoll d'Aldabra ne doit pas faire oublier qu'il existait naguère une douzaine au moins d'espèces distinctes de Tortues terrestres de grande taille, appartenant à deux genres bien individualisés, sur la presque totalité des îles du Sud-Ouest de l'Océan Indien (Madagascar, Seychelles, Mascareignes). Le présent travail tente de faire une mise au point sur nos connaissances actuelles à propos de ces Tortues disparues, qui furent contemporaines et aussi victimes des premiers visiteurs et des premiers colons des îles. Cette mise au point, tout en révélant de nombreuses lacunes, reprend en partie des résultats déjà présentés dans des travaux antérieurs (cf. la bibliographie).

I. HISTOIRE ET GÉOGRAPHIE DES ÎLES

La «préhistoire» de Madagascar demeure encore obscure, par manque de documents. On estime aujourd'hui que la Grande Ile est peuplée peu à peu par des vagues successives d'immigrants, durant le premier millénaire de notre ère. Les navigateurs Arabes fréquentent ses côtes depuis le IX^e ou le X^e siècle, mais ce n'est qu'en l'an 1500 que les Européens découvrent Madagascar. Les Seychelles et les Mascareignes, également connues des Arabes, mais demeurées désertes, sont comme Madagascar découvertes par les Européens au début du XVI^e siècle, puis, beaucoup plus tard, progressivement colonisées.

Madagascar (587000 km²; point culminant: 2880 m) est formé schématiquement par un socle cristallin (schistes, gneiss, massifs granitiques), percé de quelques épanchements volcaniques (basaltes) et bordé à l'Ouest d'une succession de plateaux sédimentaires. Certains granites auraient 3 milliards d'années d'âge. La forêt, qui ne couvre actuellement que les pentes orientales et le Nord de l'île, s'étendait avant sa destruction par l'Homme sur l'ensemble de Madagascar.

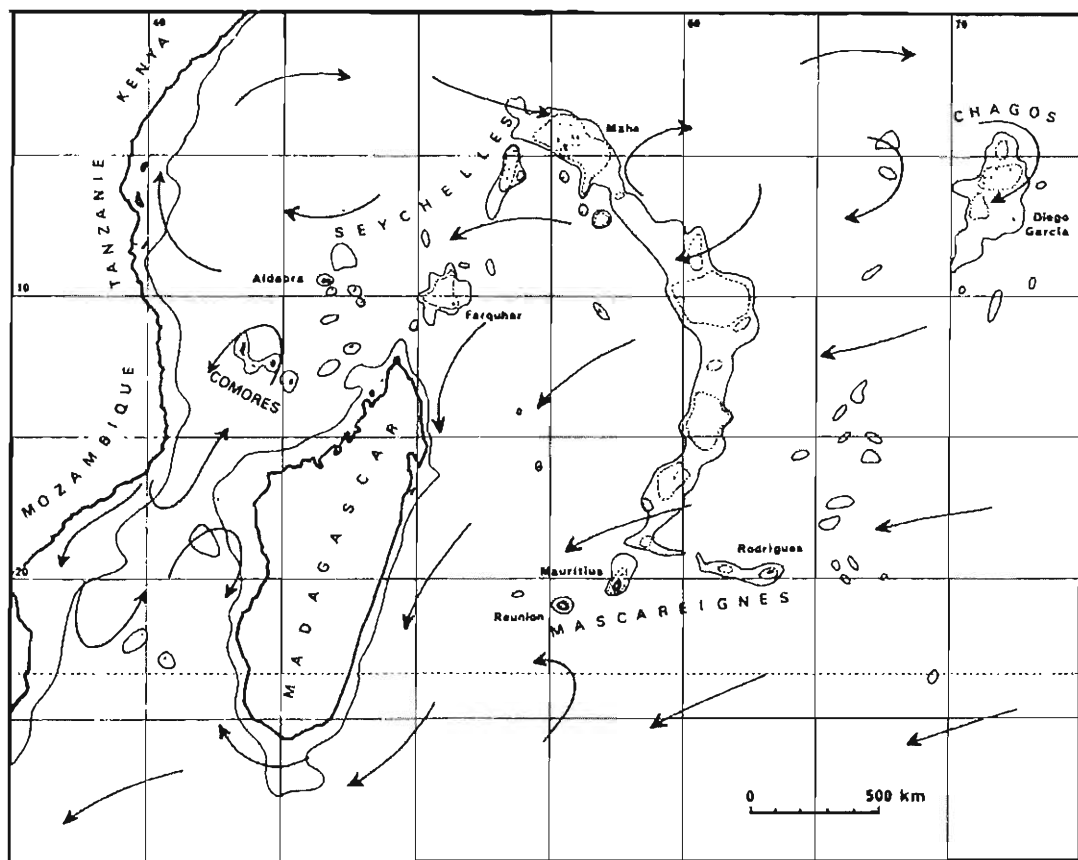
Les Mascareignes (4480 km²) formées par la Réunion («Bourbon»; 2510 km²; point culminant 3070 m), Maurice («Île de France»; 1860 km²; point culminant 827 m) et Rodrigues (110 km²; point culminant 396 m), sont des îles volcaniques surgies il y a 2 à 8 millions d'années du fond de l'océan. Comme Madagascar, elles étaient naguère couvertes de forêts, maintenant presque complètement détruites. Les Comores (2025 km²; point culminant: 2360 m) ont aussi une origine volcanique; elles ne nous intéressent pas particulièrement ici car, bien que vraisemblable, la présence de Tortues géantes indigènes n'y a pas été prouvée.

Les Seychelles (445 km²; point culminant: 910 m) comprennent trois types «morphologiques» d'îles: les îles granitiques (Mahé et ses satellites), sommets d'un plateau granitique submergé d'environ 40000 km², d'origine ancienne (700 millions d'années); les atolls «surélevés» (uplifted atolls: Aldabra et les îlots voisins, auxquels on peut assimiler les Glorieuses, politiquement françaises), beaucoup plus récents (ca. 300-400 milliers d'années), d'origine corallienne; les bancs de sable («sand cays», comprenant notamment les Amirantes), très récents (quelques milliers d'années), également coralliens. A l'exception des îles Denis et Bird, sablonneuses mais proches des îles granitiques, seules les îles des deux premiers groupes ont hébergé des populations indigènes de Tortues terrestres.

(Abréviations. BMNH: British Museum, Natural History, Londres.

MNHN: Muséum National d'Histoire naturelle, Paris.

RMNH: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leyde).



Carte 1.— Îles de l'océan Indien occidental et direction des courants marins en décembre.— isobathe 2000 m; — isobathe 60 m: les hauts-fonds délimités seraient émergés lors d'une régression marine.

D'après la carte marine 6673 (Anon., 1979a) et l'Atlas of Pilot Charts Indian Ocean (Anon., 1979b).

	MADAGASCAR 587000 km ²	ATOLLS CORALLIENS (SEYCHELLES) 185 km ²	I L E S GRANITIKES (SEYCHELLES) 230 km ²
Découverte par les Européens	Diogo Dias (Portugal) Août 1500	João de Nova (Portugal) 1504	Vasco de Gama (Portugal) 1502
Occupation permanente	? ca. 1500 ans B.P.	1822 (Farquhar)	1770 (Sainte-Anne)
Première mention des Tortues	? Flavius Arrien (Périple de la Mer Erythrée) I ou II siècle ap. J.C.	Lazare Picault 1742	John Jourdain 1609
Exploitation intensive des Tortues	Premier millénaire (premiers immigrants)	1768-1875 (Mauriciens, Réunion- nais, Seychellois; Baleiniers)	1770 - 1820 (premiers colons, navires de passage)
Extinction des Tortues	? ca. 1250 ans B.P. (plus récente datation)	ca. 1830 (Providence) rares de 1880 à 1900 (Aldabra)	ca. 1850 (1874: Tortue introduite sur Sainte-Hélène)
Premières décou- vertes de vestiges fossiles	1867 et 1868, A. Grandidier (Itsera et Ambolisatra)	1908, J. Fryer (Bassin Cabri, Aldabra; Saint- Pierre)	1895, Bruce (Mahé) 1905, Percy Sladen Trust Expedition
Espèces de Tortues connues	<i>D. grandidieri</i> <i>D. abrupta</i>	<i>D. elephantina</i> <i>D. sumeirei</i>	<i>D. daudinii</i> <i>D. hololissa</i> <i>D. arnoldi</i>

TABLEAU 1. Grandes dates de l'histoire des Tortues de Madagascar et des Seychelles.

	LA RÉUNION 2510 km ²	MAURICE 1865 km ²	RODRIGUES 110 km ²
Découverte par les Européens (d'après NORTH- COOMBES, 1980)	Diogo Dias (Portugal) Août 1500	Diogo Dias (Portugal) Juillet 1500	Diogo Rodrigues (Portugal) Février 1528
Occupation permanente	1663, Français (Saint-Paul)	1638, Néerlandais (Grand-Port)	1735 Français (Port-Mathurin)
Première mention des Tortues	1611, Amiral Verhooven	1598, Amiral Van Warwyck	1627, Thomas Herbert (+)
Exploitation intensive des Tortues	1675-1750 (Français)	1638-1710 (Néerlandais)	1735-1770 (Colons mauri- ciens, navires)
Extinction des Tortues	ca. 1775 (littoral: Saint- Philippe) ca. 1840 («hauts»: Cilaos)	ca. 1735 (Ile Plate)	ca. 1795 («ravines»)
Premières découver- tes de vestiges fossiles	1854, Maillard (Cap La Houssaye) ca. 1960, E. Hugot (Saint-Paul, étang)	ca. 1780, Cossigny (Palma) 1865, G. Clark (Mare aux Songes)	1786, Labistour 1831, Eudes 1865, E. Newton (Cavernes)
Espèces de Tortues connues	<i>C. borbonica</i> ? <i>C. indica</i>	<i>C. inepta</i> (= <i>T. neraudii</i>) <i>C. triserrata</i> (= <i>T. graii</i> ?)	<i>C. peltastes</i> <i>C. vosmaeri</i>

(+) Selon VISDELOU-GUIMBEAU (1948: 19), l'un des premiers noms de Rodrigues, «Don Galopes», utilisé par le cartographe italien P. FORLANI (1562) et par MERCATOR (1569), signalerait la présence de tortues sur cette île. Galopes signifie Tortue en vieux italien (à rapprocher de l'espagnol Galápagos). NORTH-COOMBES (1980: 40) estime que cet ancien nom de Rodrigues n'est qu'une corruption de celui de Diogo Lopes de Sequeira, navigateur portugais qui vit l'île en 1509.

TABLEAU 2. Grandes dates de l'histoire des Tortues des Mascareignes.

La carte 1 montre la situation géographique des principales îles et la direction des courants en décembre dans l'océan Indien occidental. Les tableaux 1 et 2 rappellent les grandes étapes de l'histoire de ces îles et de celle de leurs Tortues.

II. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES TORTUES

(d'après BOUR, 1981 b; 1984a-c)

Les témoignages historiques (premiers colons, navigateurs...) et la découverte de vestiges fossiles (ossements, oeufs...) ont permis de préciser l'aire de répartition des Tortues terrestres de l'océan Indien, et parfois de les identifier. Les localités ne sont données que pour les îles les plus importantes (Madagascar, Mascareignes); les dates sont celles de l'observation ou de la découverte.

— MADAGASCAR (VESTIGES FOSSILES UNIQUEMENT)

1: Grande Glorieuse (1971). 2: Grotte d'Andranoboka (1938). 3: Amparihindro (1961; 1962-1964). 4: Ampasambazimba (1902; 1904; 1908-1910; 1912; 1915; 1922; 1924-1925, etc...). 5: Antsirabe et environs (1872; 1880; 1892; 1895; 1897-1898; 1913; 1917-1918). 6-7: Ankevo et Belo-sur-mer (1894; 1898; ca. 1908). 8: Tsirave (1926; 1931). 9: Ampoza (1897; 1922; 1924-1926; ca. 1970). 10: Etsere = Itsere (1867). 11: Ambatomifoka (1892). 12: Ambolisatra (1868; 1892; 1898-1901; 1904; 1909; 1933 ...). 13: Manasoa (1891). 14: Taolambiby (ca. 1900; 1907; 1933; 1965; ca. 1970). 15: Grotte de Mito-ho (1933). 16: Grotte d'Ankazoabo (ca. 1930; 1936). 17-18-19: Bemafandry, Behavao-Nord, Bevoalavo-Ouest (1932; 1936; ca. 1970). 20-21-22-23 (Bas Menarandra): Elesia, Ampotaka, Ereha, Si-hanakamba ... (ca. 1900; 1907; 1925-1930). 24: Ambovotsimahay (1926). 25: Ambovombe (1925-1926). 26: Grottes d'Andrahomana (1899-1901; 1906; 1926).

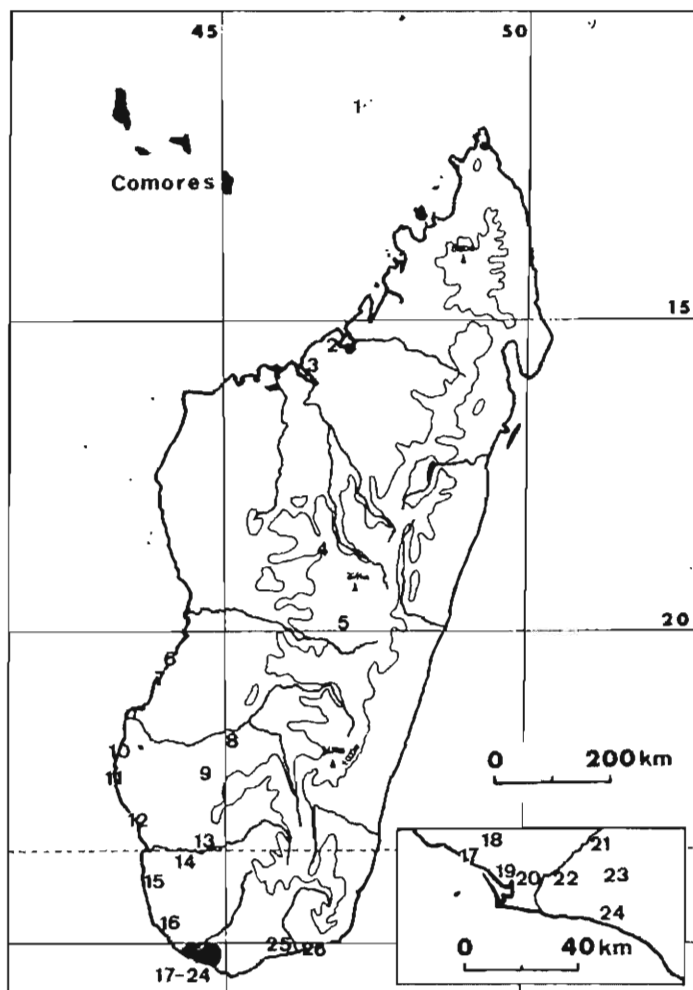
L'altitude de ces localités s'étend du niveau de la mer à 1500 m. Les deux espèces de Tortues géantes actuellement reconnues étaient largement sympatriques, leurs vestiges ayant été retrouvés ensemble dans plusieurs localités; toutefois, l'une des espèces (*D. abrupta*) n'a pas encore été identifiée au Sud du fleuve Onilahy. Enfin, aucun vestige de Tortue n'a été retrouvé dans le Nord ou dans l'Est de Madagascar.

— SEYCHELLES, TÉMOIGNAGES

1: Mahé (1609; 1742; 1756; 1768, une douzaine d'endroits distincts; 1769; 1773; 1775). 2: Sainte-Anne (1768; 1773; 1787). 3: Moyenne (1768; 1787). 4: Cerf (1768; 1779). 5: Sud-Est (1768). 6-7-8-9: Anonyme, Longue, Ronde, Sèche (1768). 10: Mamelles (1768). 11: Thérèse (1776). 12: Conception (1776; 1787). 13: Silhouette (1771; 1787). 14: Nord (1609; 1787). 15: Praslin (1744; 1768, une demi-douzaine d'endroits distincts; 1773; 1775; 1785; 1787; 1790). 16: Curieuse (1768; 1773). 17: La Digue (1771; 1787). 18-19-20-21: Aride; Félicité; Les Soeurs; Marianne (1787). 22-23-24: Frégate; Récifs; Bird = Vaches marines (1787). 25: Denis (1773). 26: Providence (1775; 1815; 1826). 27: Astove (1742). 28: Aldabra (1742, etc. ...).

ILES CENTRALES (1905). 1: Mahé (1895; 1899). 25: Denis (1927). 27: Astove (1910; 1968). 28: Aldabra (1908; 1967; 1968, etc. ...). 29: Saint-Pierre (1908; 1968). 30: Cosmoledo (1908; 1968). 31: Assomption (1908; 1964; 1968; 1977). 32: Grande Glorieuse (1971; cf. Madagascar, ci-dessus).

Divers éléments, complémentaires (données historiques, biogéographiques, morphologiques ...) montrent que les Tortues «allégées» peuplaient les Seychelles granitiques, les Tortues massives les atolls coralliens: cf. BOUR, 1984c.

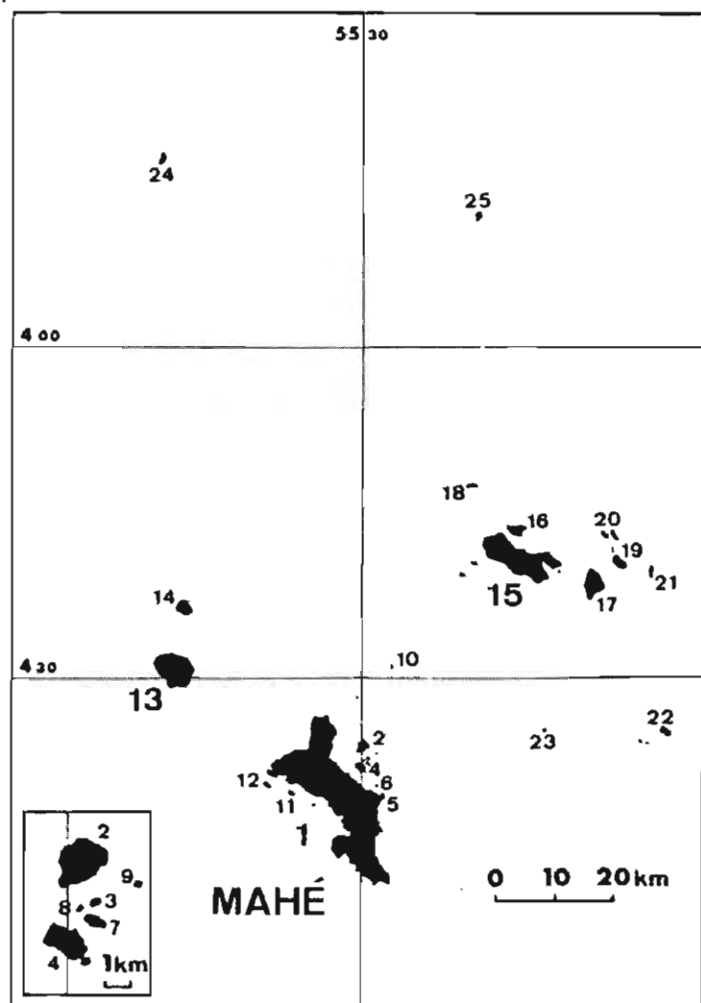


Carte 2. — Distribution des Tortues géantes (genre *Dipsosaurus*) à Madagascar, d'après leurs vestiges fossiles (cf. texte).

— LA RÉUNION, TÉMOIGNAGES

1: Ravine de la Montagne Saint-Bernard (ca. 1690). 2: Massif de la Montagne (ca. 1790). 3: La Possession (du Roi) (1689). 4-5-7: Environs de Saint-Paul: l'Étang, Bernica, l'Éperon (1666; 1703; 1705). 9-10: Environs de Saint-Gilles: Boucan Canot, rivière Saint-Gilles (1667; 1671; 1689). 14: Saint-Leu («Boucan de Laleu») (1689; 1709). 15: Saint-Louis (1728). 16: Rivière Saint-Etienne (1709). 17-18: Cirque de Cilaos: Cilaos, Ilet-à-Cordes (ca. 1830-1840). 19-20: Environs de Saint-Joseph: Pointe des Grands Bois, Pointe de Saint-Joseph (1689; 1722). 21-22-23: Environs de Saint-Philippe: Pays brûlé, Mare d'Arzule, Côte Est (1613; 1671; 1777).

L'absence de Tortues dans le «quartier» Saint-Denis (côte Nord de l'île) est signalée dès 1694.



Carte 3.— Distribution des Tortues géantes (genre *Dipsosaurus*) sur les îles Seychelles centrales (îles granitiques, Bird et Denis), d'après les témoignages historiques (cf. texte).

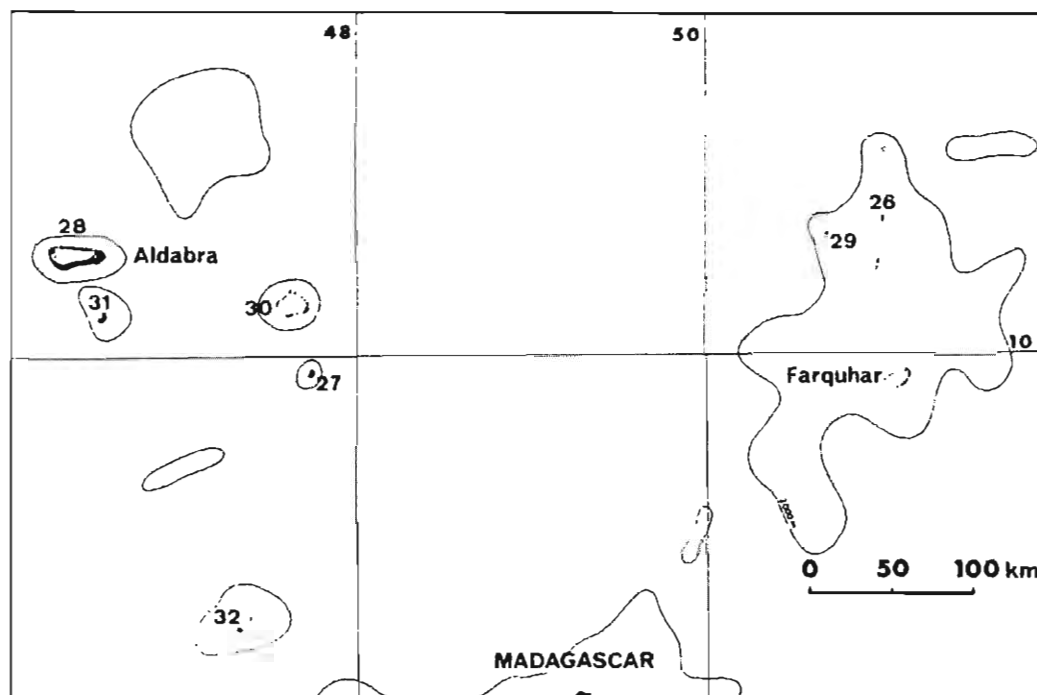
— LA RÉUNION, VESTIGES FOSSILES

4: Etang de Saint-Paul (ca. 1960). 6: Saint-Paul: Grotte des Premiers Français, grotte des Malabars (1974; 1980). 8: Cap La Houssaye (1854). 11-12: Saint-Gilles: Grotte «au sable», grotte «de l'Autel» (1980). 13: La Saline, «caverne Vergoz» (1974). 14: Saint-Leu, caverne de la Surprise (1980).

Les localités ayant révélé des vestiges fossiles confirment, pour l'instant, l'absence de Tortues au Nord de l'île. Aucune explication satisfaisante ne peut actuellement être donnée justifiant cette étonnante distribution.

— MAURICE, TÉMOIGNAGES

1: Port-Sud-Est et environs (1598; 1628; 1677-1681). 2: Ile aux Cerfs et îlots voisins (1670). 3: Baie des Tortues (1601; 1664; 1721). 4: Environs de Port-Louis: «Plaine du Camp» (1735). 5: Baie de la Grande rivière Nord-Est (1607). 6: Baie de la Grande rivière noire (1681). 7: Coin de Mire (1722). 8: Ile Plate (1672; 1674; 1702-1703; 1722; 1732). 9: Ile Ronde (1732).

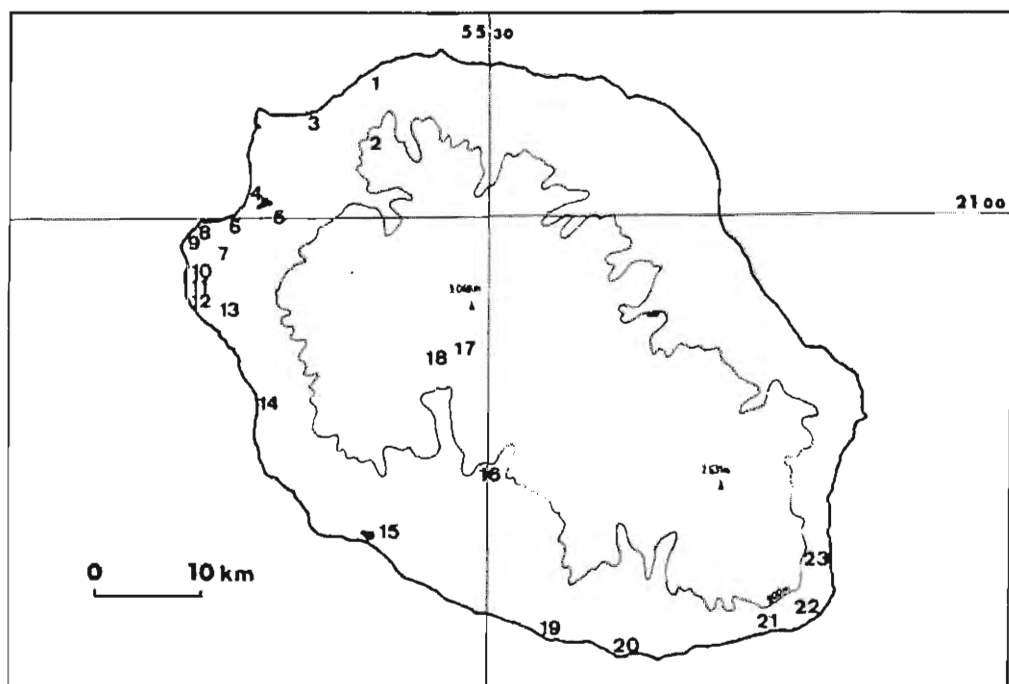


Carte 4. — Distribution des Tortues géantes (genre *Dipsosaurus*) sur les îles Seychelles coralliennes (atolls surélevés), d'après leurs vestiges fossiles et les témoignages historiques (cf. texte).

— MAURICE, VESTIGES FOSSILES

10: Palma (ca. 1780). 11: Corps de Garde (ca. 1818; ca. 1900). 12-13-14: Le Pouce, Anse Courtois, Vallée des Prêtres (ca. 1900). 9: Ile Ronde (1906). 15: Mare Sèche (1973). 16: Quatre Cocos (ca. 1800). 17: Mare du Puits (ca. 1825; 1827). 18: Mare la Chaux (1827; ca. 1832). 19: Camp de Masque (1829). 20: Mare Pantin (1832). 21: Riche Mare (ca. 1872). 22: Mare aux Songes (1865-1877; 1889-1892; ca. 1905).

Les Tortues mauriciennes habitaient vraisemblablement toute l'île, ainsi que les principaux îlots satellites.

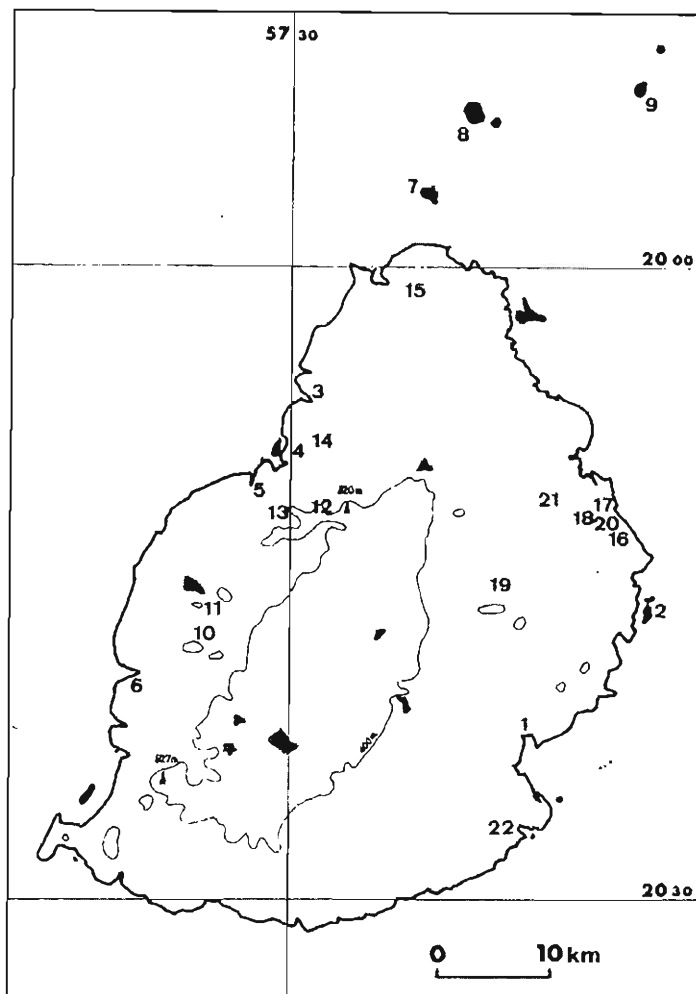


Carte 5.— Distribution des Tortues géantes (genre *Cylindraspis*) à la Réunion, d'après leurs vestiges fossiles et les témoignages historiques (cf. texte).

— RODRIGUES, TÉMOIGNAGES

(ÎLE PRINCIPALE)

1: Port-Mathurin («Enfoncement de François Le Gac») (1691; 1735). 2: Mont Cabris («Montagne qui conduit à la pointe de coraille») (1786). 3: Anse Quittor («Baie à l'Est de la pointe des pierres à chaux») (ca. 1735). 4: Parc à Tortues près de Port-Sud-Est (ca. 1750). «Ravines» (1795; dernière mention de Tortues vivantes à Rodrigues) 5: Baie de l'Est («Enfoncement des pierres à chaux») (1761).



Carte 6. — Distribution des Tortues géantes (genre *Cylindraspis*) à Maurice (Mauritius), d'après leurs vestiges fossiles et les témoignages historiques (cf. texte).

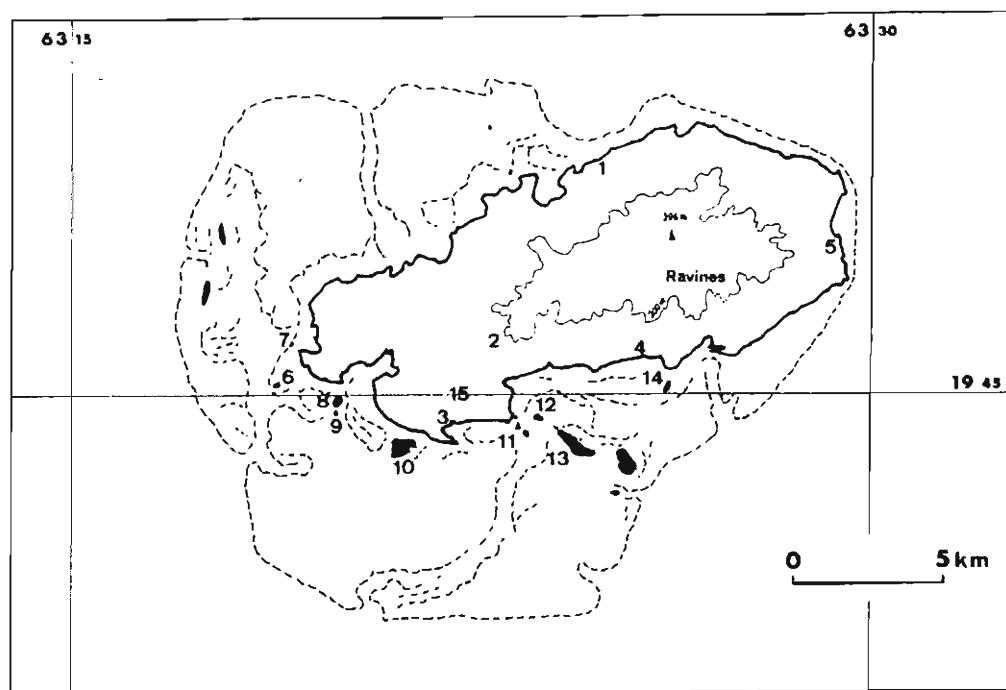
(ILOTS SATELLITES: TÉMOIGNAGE DE J. TAFFORET, 1726; NOMS ORIGINAUX DONNÉS ENTRE PARENTHÈSES)

6: Catherine (île aux Frégates). 7: Marianne (île au NNE de l'île aux Frégates). 8: Frégate (île Désirée). 9: Dessinée, ou Destinée (sa camarade). 10: Crabe (grande île). 11-12: Pintades et Paille-en-queue (les sept îles... sur les plus grandes). 13: Gombrani (île au Mât). 14: Hermitage (île de Roche).

— RODRIGUES, VESTIGES FOSSILES

L'ensemble des vestiges retrouvés sur l'île Rodrigues l'a été dans l'important réseau de cavernes qui creuse le sous-sol de la plaine Corail (15): Grande Caverne, Caverne Patate, Caverne Mapou, Caverne Bouteille, Caverne Papaye... (1786; 1831; 1865; 1866-1871; 1874-1875; 1881... 1974; 1981...).

Toute l'île Rodrigues, même ses «plus inaccessibles ravines» (MARRAGON), ainsi que les moins inhospitaliers des îlots satellites abritaient des Tortues terrestres.



Carte 7.— Distribution des Tortues géantes (genre *Cylindraspis*) à l'île Rodrigues, d'après leurs vestiges fossiles et les témoignages historiques (cf. texte).

III. SYSTÉMATIQUE

— *CYLINDRASPIS* et *DIPSOCHELYS*

C'est à partir des quelques individus rapportés en Europe, puis des vestiges subfossiles que l'on a étudié les différentes espèces de Tortues insulaires de l'océan Indien; le tableau 3 donne une liste approximative du matériel actuellement connu, ne comprenant pas les os des membres et les vertèbres.

Dès 1875, A. GÜNTHER, sans utiliser une nomenclature particulière, remarque que ces Tortues appartiennent à deux groupes bien distincts, l'un, au front plat, originaire des Mascareignes, l'autre, au front fortement bombé, originaire des Seychelles (précisément, selon GÜNTHER, d'Aldabra). VAILLANT (1885) et BOULENGER (1894) montrent que l'une et l'autre des espèces géantes de Madagascar sont apparentées aux Tortues seychelloises. Aujourd'hui, bien qu'encore très incomplète, notre connaissance des Tortues terrestres de l'océan Indien est suffisante pour que l'on puisse distinguer deux genres (correspondant aux groupes remarquables par GÜNTHER), *Cylindraspis* Fitzinger pour comprendre les Tortues des Mascareignes, *Dipsochelys* Bour pour celles de Madagascar et des Seychelles. Les tableaux 4 et 5 présentent plusieurs particularités, morphologiques et anatomiques, distinguant les deux genres.

— LES TORTUES DES MASCAREIGNES: GENRE *CYLINDRASPIS*

Cylindraspis Fitzinger, 1835. Espèce-type: *Testudo vosmaeri* Fitzinger, 1826 (désignation de FITZINGER, 1843).

Testudo Linnaeus, 1758 (partim); *Chersine* Merrem, 1820 (partim); *Chersina* Gray, 1831 (partim); *Chelonura* Rafinesque, 1832 (nec Fleming, 1822); *Cylindraspis* Fitzinger, 1835; *Geochelone* Fitzinger, 1835 (partim); *Megalochelys* Fitzinger, 1843 (partim; nec Falconer & Cautley: 1837); *Aldabrachelys* Loveridge & Williams, 1957 (partim).

	NON FOSSILES				FOSSILES						
	spécimen naturalisé	spécimen en alcool	squelette	carapace	carapace	dossière	frag. de dossière	plastron	frag. de plastron	crâne	frag. de crâne
<i>Cylindraspis</i>											
<i>C. indica</i>	(perdu)			1 dossière			1?				
<i>C. graii</i>				1							
« <i>Testudo</i> »											
<i>schweigeri</i>				1							
<i>C. inepta</i>					1	5	+	5	+	ca. 100	ca.35
<i>C. triserrata</i>							1		5	ca. 20	ca.24
<i>C. borbonica</i>						1	+		4	1	
<i>C. vosmaeri</i>	1		1, sans plastron	3	1		+				
<i>C. peltastes</i>			perdu —	1	5	1	+	2	+	ca. 20	ca.17
<i>Dipsochelys</i>											
<i>D. abrupta</i>					1		+	3?	+	?	1
<i>D. grandidieri</i>									+	4?	+
<i>D. daudinii</i>		1	1, sans crâne		8	3	+	+			
<i>D. hololissa</i>				2, perdues			+				
<i>D. arnoldi</i>	3			1							

TABLEAU 3. Matériel actuellement répertorié des Tortues éteintes des Mascareignes, de Madagascar et des Seychelles granitiques.

	<i>Cylindraspis</i>	<i>Dipsochelys</i>
Bordure labiale du maxillaire	Fortement dentée; importants tubercules odontoïdes sur sa face interne	Faiblement dentelée ou lisse; pas de tubercules odontoïdes distincts
Surface triturante complémentaire sur la mandibule	Présente le long du bord externe du dentaire, plus ou moins dentelée	Absente, sauf chez <i>D. grandidieri</i>
Chambre nasale et ouverture externe des narines	Normalement développées; choanes débouchant vers l'avant du palais	Très agrandies, correspondant à une adaptation écologique à la sécheresse (les Tortues peuvent boire par le nez). Nombreuses modifications des structures avoisinantes: frontal exclu du bord de l'orbite, prémaxillaires participant à la voûte palatine, choanes débouchant vers le milieu des surfaces triturantes maxillaires ...
Crête pariétale latérale	Saillante, continue du postorbitaire au processus articulaire du carré et séparant la branche maxillaire (V2) du tronc commun du nerf trijumeau	Discontinue, interrompue vers le <i>foramen nervi trigemini</i>
Crête supraoccipitale	Longue et large, régulière	Courte, bordée par des expansions pariétales pour l'insertion des muscles rétracteurs de la tête
<i>Cavum tympani</i>	Profond, incisure columellaire en position centrale, bordée par une crête osseuse saillante	Peu profond, incisure columellaire en position postérieure et superficielle, sans crête osseuse

TABLEAU 4. Caractères diagnostiques et différentiels des crânes de *Cylindraspis* et de *Dipsochelys*

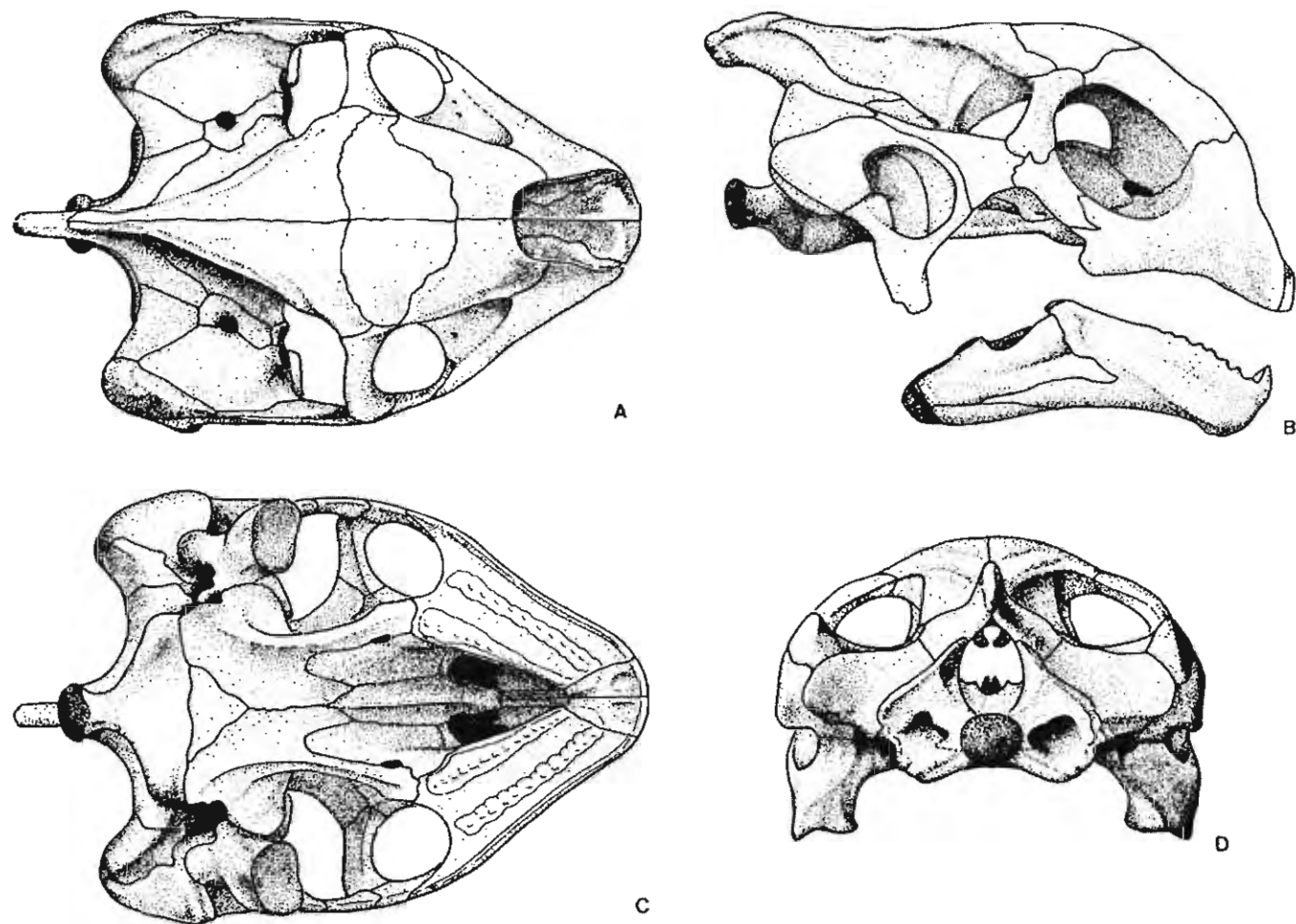


FIG. 1.— Crâne d'une espèce du genre *Dipsochelys*: *Dipsochelys daudinii* (DUMÉNIL & BIBRON, 1835), d'après CUVIER (1824, pl. XI, Fig. 17-20).

A: vue dorsale. B: vue latérale. C: vue ventrale. D: vue postérieure.

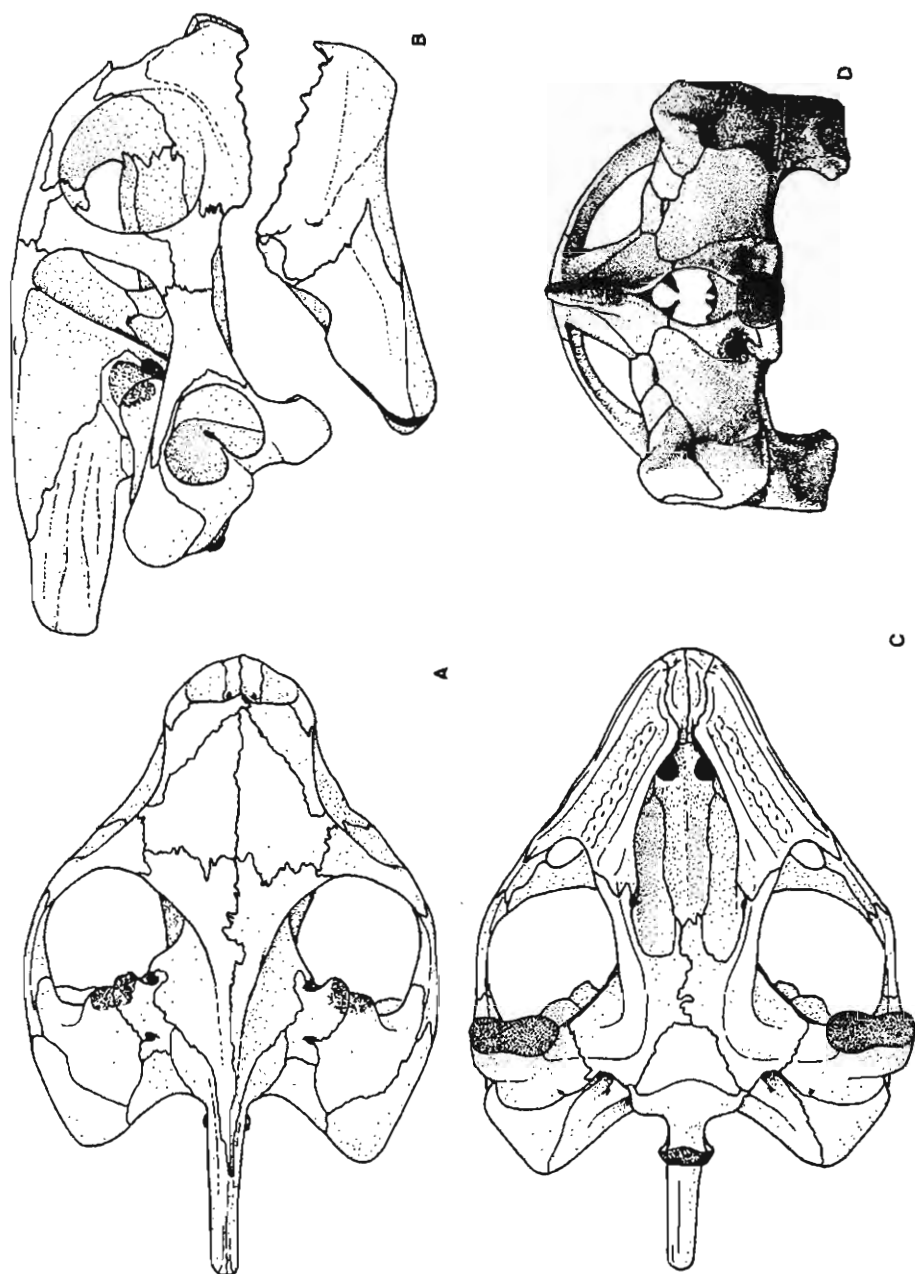


FIG. 2.— Crâne d'une espèce du genre *Cylindraspis*: *Cylindraspis vosmaeri* (FITZINGER, 1826), d'après les spécimens MNHN (AC) A-5222 et BM (NH) 76.11.1.4 (mandibule). Longueur condyle-prémaxillaire: 107 mm.

A: vue dorsale. B: vue latérale. C: vue ventrale. D: vue postérieure.

Vertèbre cervicale normalement biconvexe	Quatrième (pas d'exception connue)	Troisième (exception: le type de <i>D. abrupta</i> , à confirmer)
Série des plaques neurales	Peu différenciée, 4 à 5 plaques hexagonales, 1 seule octogonale (2ème, 4ème ou 6ème)	Différenciée, plaques alternativement tétra et octogonales, au moins 2 octogonales (2ème et 4ème ou 2ème et 6ème)
Profil transversal de la carapace	Régulièrement arrondi sur les flancs et le pont	Anguleux à la hauteur du pont
Ecaillés gulaires	Distinctes ou soudées	Toujours distinctes
Ecaille cervicale («nuchale»)	Toujours absente	Présente ou absente
Ecaillure frontale	Nombreuses petites écailles préfrontales, suivies d'une large frontale (connue seulement pour deux individus de <i>C. vosmaeri</i>)	Deux très longues préfrontales, divisées ou non transversalement, suivies d'une étroite frontale plus ou moins fragmentée
Ecaillure de la face antérieure des avant-bras	Plusieurs grandes plaques arrondies sur une peau couverte d'écailles polygonales peu épaisses.	Ecaillés polygonales ou arrondies juxtaposées, plus ou moins sailantes, formant un revêtement régulier

TABLEAU 5. Caractères diagnostiques et différentiels (non crâniens) de *Cylindraspis* et de *Dipsochelys*

Cylindraspis indica (Schneider, 1783).

Testudo indica Schneider, 1783: 355. Type: «Grande Tortue des Indes» in PERRAULT, 1676: 193. Dossière MNHN 7819. Localité: «Côte de Coromandel».

Testudo gigantea Schweigger, 1812: 327, 362. Type: spécimen naturalisé. Musée de Lisbonne, puis MNHN; actuellement perdu. Localité: «Brésil».

Testudo (Chersine) retusa Merrem, 1820: 29 (partim). Nomen novum p. *Testudo indica* Schneider, 1783.

Testudo perraultii Duméril & Bibron, 1835. Nomen novum p. *Testudo indica* Schneider, 1783.

MATÉRIEL. Seule la carapace dorsale de la Tortue décrite et figurée par PERRAULT subsiste. La description mentionne et la figure montre le bec fortement dentelé caractéristique du genre *Cylindraspis*, et elles précisent que l'individu est un mâle. La description, fort détaillée, de *Testudo gigantea* par SCHWEIGGER se rapporte probablement à une femelle.

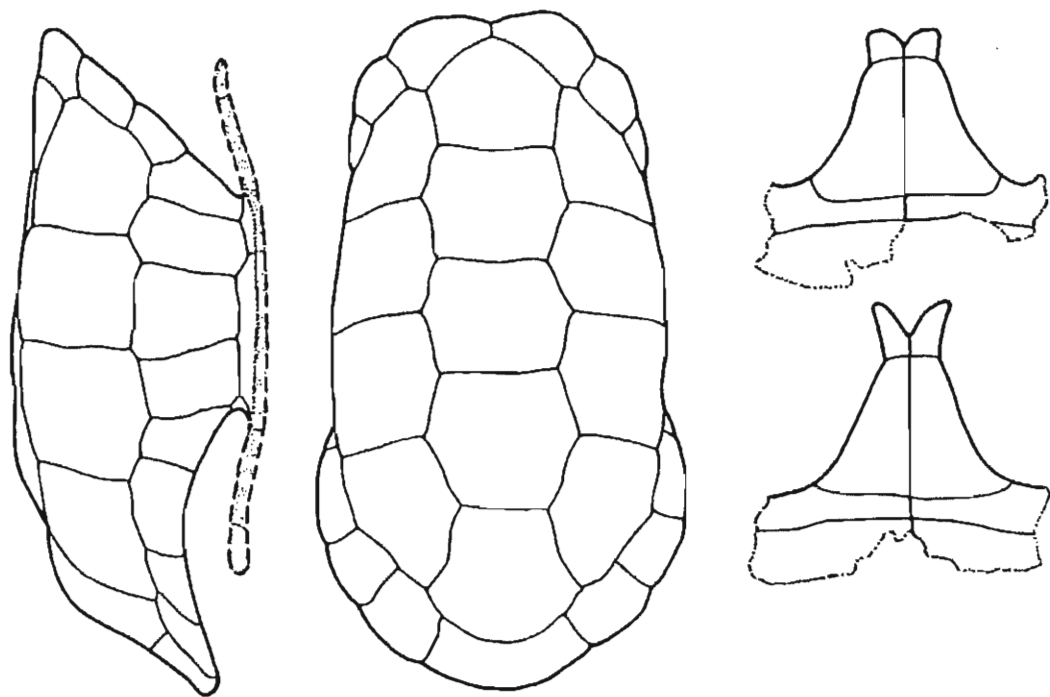


FIG. 3. — Carapace de *Cylindraspis indica* (Schneider, 1783), type (MNHN 7819). Longueur: 75 cm. Vue latérale (le plastron, perdu, est interprété d'après SCHWEIGGER, 1812).
vue dorsale.

Fragments de plastron de «*Testudo gadowi*» Van Denburgh, 1914, syntypes (BM(NH) R. 4138 et MNHN (P) 1943.3), = *Cylindraspis triserrata* (Günther, 1873). Même échelle.

vue ventrale.

PARTICULARITÉS. La dossière est extrêmement basse et étroite; son profil longitudinal est horizontal vers l'avant mais, en raison de la hauteur très faible, ne donne pas un aspect de Tortue «saddle-backed». L'arrière est particulièrement «étiré», les 4ème et 5ème vertébrales, longues et bombées, étant séparées par une dépression. Les gulaires ne sont pas soudées. La Tortue décrite par PERRAULT, certainement âgée, mesure 75 cm, celle décrite par SCHWEIGGER environ 67 cm.

ORIGINE. Il s'agit manifestement d'une Tortue du genre *Cylindraspis*, donc originaire presque sûrement des Mascareignes, plus précisément de Maurice ou de la Réunion. Le seul matériel subfossile attribuable à cette espèce est une bordure postérieure de dossière provenant de la Mare aux Songes (Maurice); mais ce fragment pourrait également appartenir à l'une des espèces mauriciennes décrites plus loin, leur carapace étant encore fort mal connue.

— *Cylindraspis graii* (Duméril & Bibron, 1835).

Testudo tabulata var. *africana* Schweigger, 1812: 322. Nec *Testudo africana* Hermann, 1804. Type: carapace MNHN 9374. Localité: «Africa»?

Testudo angulata Schweigger, 1812 (partim), GRAY, 1831; 15.

Testudo graii Duméril & Bibron, 1835: 135. Nomen novum p. *Testudo tabulata africana* Schweigger, 1812.

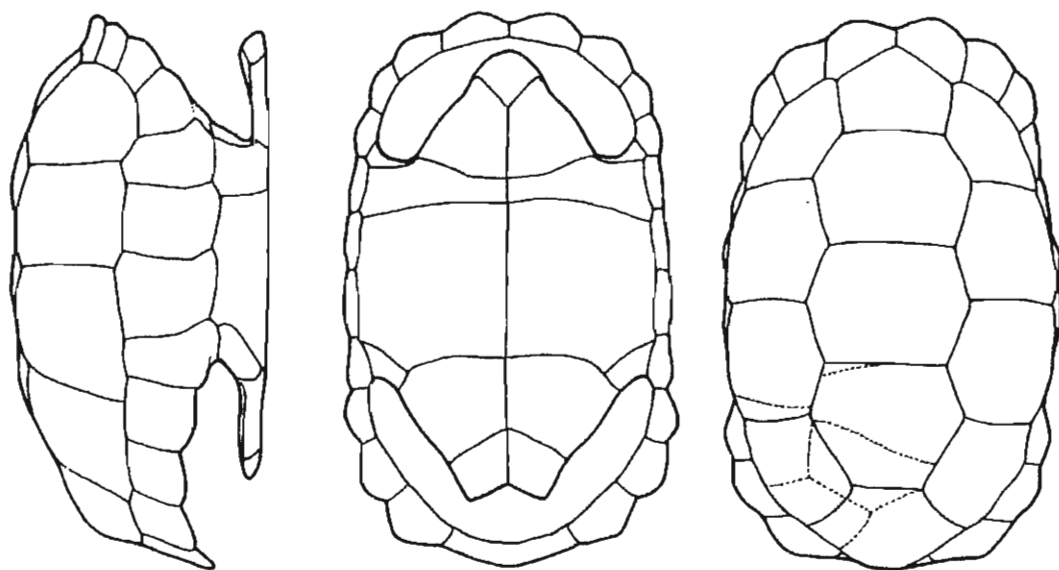


FIG. 4. — Carapace de *Cylindraspis graii* (DUMÉRIL & BIBRON, 1835), type (MNHN 9374). Longueur: 32,7 cm.; vue latérale; vue ventrale; vue dorsale.

MATÉRIEL. Cette espèce n'est connue que par la carapace type, celle d'une femelle non adulte.

PARTICULARITÉS. Cette carapace est celle d'une Tortue encore jeune, comme le montrent les caractères suivants: os épais, fontanelles pleuro-périphériques larges, sutures bien visibles, bord libre fortement dentelé et, surtout, échancrure anale profonde et anguleuse. L'étirement postérieur du profil longitudinal est analogue à celui montré par *C. indica*. La seconde écaille costale est en contact avec 3 marginales (M4, M5, M6), et non deux (M5, M6), comme chez les autres espèces du genre pour lesquelles cette région est connue, et même chez toutes les grandes Tortues terrestres actuelles (genres *Geochelone*, *Astrochelys*, *Dipsochelys*, *Chelonoidis*), à l'exception de *G. sulcata*. Le soc gulaire est étroit, triangulaire et épais; les écailles gulaires sont soudées en vue ventrale, mais il subsiste un sillon dorsal médian. La carapace mesure 32,7 cm de long, ce qui, compte tenu des caractères juvéniles montrés, laisse penser que cette espèce atteignait des dimensions relativement importantes (plus de 70 cm de longueur).

ORIGINE. Comme *C. indica*, *C. graii* est presque certainement originaire de la Réunion ou de Maurice; il peut s'agir d'un synonyme (senior) de *C. triserrata*, dont la carapace n'est connue que par des fragments de plastron. Dans ce cas, l'espèce montrerait un important dimorphisme sexuel, les gulaires étant partiellement soudées chez la femelle et bien séparées, fourchues, chez le mâle.

— *Cylindraspis inepta* (Günther, 1873).

? *Testudo neraudii* Gray, 1831: 14. Type: 1 humérus, 1 tibia, MNHN 8383, 8385. Localité: Quatre Cocos, Flacq, Maurice.

Testudo inepta Günther, 1873: 397. Type: 1 crâne BMNH 39927, 1 dossière BMNH 77.11.13.1, 6 os ou fragments (BMNH 39931, 39937, 39938, 39943, 39944, 39963). Localité: Mare aux Songes, Grand Port, Maurice.

Testudo boutonii Günther, 1875: 297. Type: 1 scapula, 1 humérus, BMNH 39936, 39943 (également syntype de *T. inepta*). Localité: Mare aux Songes, Grand Port, Maurice.

Testudo sauzieri Gadow, 1894: 315. Type: 1 carapace incomplète BMNH R. 4676. Localité: Mare aux Songes, Grand Port, Maurice.

MATÉRIEL. Cette espèce n'est connue que par des vestiges subfossiles, recueillis à l'île Maurice, principalement à la Mare aux Songes. Elle est maintenant identifiée par une série de crânes (plus d'une centaine) à laquelle on associe une demi-douzaine de carapaces incomplètes et de nombreux os.

PARTICULARITÉS. Les os des crânes comme ceux des carapaces sont relativement robustes et intimement soudés entre eux, ce qui justifie l'association de matériel adoptée. Le profil longitudinal de la dossière est convexe, puis étiré et bossu vers l'arrière comme celui de *C. indica*. Les gulaires sont soudées, leur bord libre, peu épais, est arrondi. Le crâne est essentiellement caractérisé par une complète exposition de la fenêtre postotique en vue postérieure; cependant, nous avons relevé une quinzaine de caractères permettant de le distinguer de celui de l'espèce sympatrique *C. triserrata*.

Les carapaces les mieux conservées, apparemment toutes d'individus femelles, mesurent de 50 à 56 cm; si l'on adapte les proportions rencontrées parmi les Tortues de Rodrigues aux dimensions des crânes retrouvés (longueur 100-110 mm, maximum 116 mm), les carapaces devaient atteindre une longueur nettement supérieure (63-70 cm, jusqu'à 74 cm); la dossière incomplète attribuée par GÜNTHER (1877; pl. XX, D) à *C. triserrata*, longue de 76 cm, est probablement celle d'un grand individu de *C. inepta*.

ORIGINE. *C. inepta* vivait à l'île Maurice, et ses vestiges ont été retrouvés non seulement à la Mare aux Songes (à partir de 1865), mais aussi dans le district de Flacq et les environs de Port-Louis, chaque fois avec ceux de *C. triserrata*: les deux espèces étaient à la fois sympatriques et contemporaines. D'après les crânes et les fragments de crânes recueillis à la Mare aux Songes, il y avait à cet endroit à peu près trois fois plus de *C. inepta* (ca. 135) que de *C. triserrata* (ca. 44). Toutefois, ces chiffres ne

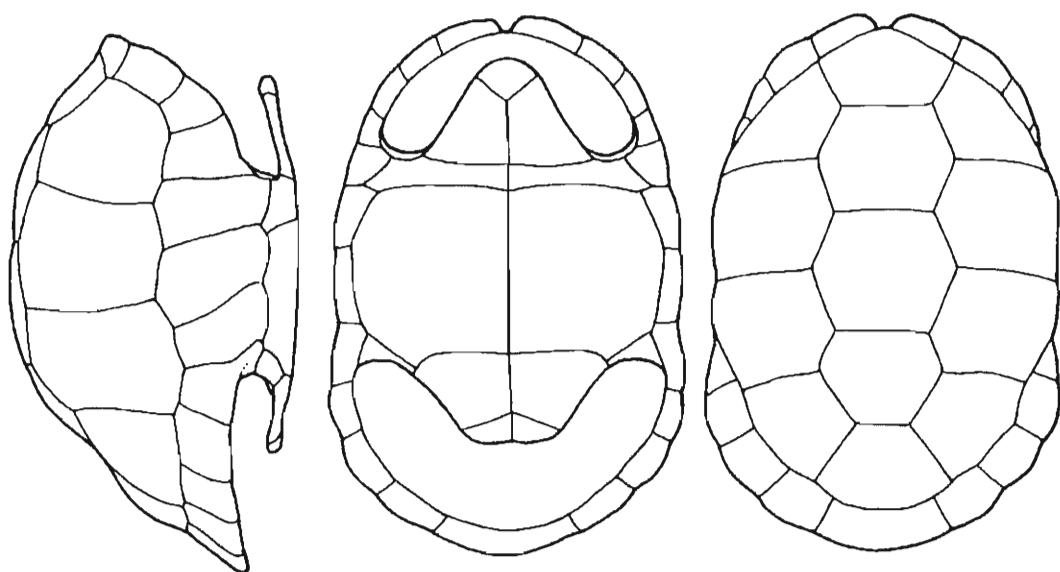


FIG. 5. — Carapace de *Cylindraspis inepta* (Günther, 1873), d'après plusieurs spécimens: type (BM(NH) 77.11.13.1), longueur: 56 cm, type de «*Testudo*» *sauzieri* GADOW, 1894, longueur 51,5 cm, et divers plastrons (BM (NH), MNHN).
vue latérale; vue ventrale; vue dorsale.

peuvent être cités comme représentant la proportion qu'il y avait entre les populations vivantes, pour deux raisons: nous ignorons tout de la biologie de ces animaux et des circonstances de leur fin à la Mare aux Songes; les crânes de l'une des espèces (*C. inepta*) sont manifestement plus robustes que ceux de l'autre (*C. triserrata*).

— *Cylindraspis triserrata* (Günther, 1873).

Testudo triserrata Günther, 1873: 397. Type: mandibule et un fragment de crâne, BMNH 39928, 39929, 12 os ou fragments, BMNH 39932-39935, 39939-39942, 39945-39947, 39964. Localité: Mare aux Songes, Grand Port, Maurice.

Testudo leptocnemis Günther, 1875: 297. Type: 8 os ou fragments, BMNH 76.11.4.10-76.11.4.17. Localité: Riche Mare (probablement), Flacq, Maurice.

Testudo microtypanum Boulenger, 1891: 4. Type: 1 crâne au Royal College of Surgeons, actuellement perdu.

Localité: «probably from Mauritius or some neighbouring island».

Testudo sumeirei Sauzier, 1892 (partim), GADOW, 1894: 317.

Testudo guentheri Gadow, 1894: 320. Nec *Testudo guentheri* Baur, 1889. Type: 4 fragments de plastrons, UMZ (Cambridge, G.B.) et BMNH R. 4138-4140, MNHN 1943.3. Localité: Mare aux Songes, Grand Port, Maurice.

Testudo gadowi Van Denburgh 1914: 257. Nomen novum p. *Testudo guentheri* Gadow, 1894.

MATÉRIEL. Cette espèce est essentiellement connue par son crâne subfossile, dont on a retrouvé plus de 40 spécimens plus ou moins complets. Certains os, une portion de dossière identifiée par Gadow (1894, pl. XLII, 9) comme *T. indica*, ainsi que les lobes de plastrons à gulaires fourchues figurés par le même auteur (1894, pl. XLII, 12-13) sont attribués à *C. triserrata*.

PARTICULARITÉS. A l'inverse de ce qui a été signalé pour *C. inepta*, les os du crâne et de la carapace attribuée à cette espèce sont fragiles, reliés par des sutures visibles et souvent lâches, ce qui explique l'état fragmentaire du matériel connu. En admettant cette association crâne-carapace, *C. triserrata* possède, en commun avec *C. indica*, une dossière non abaissée mais horizontale au dessus du cou et un plastron à douze écailles principales, les gulaires n'étant pas soudées. La particularité, unique (pour le genre), de *C. triserrata* est la présence d'une seconde crête osseuse sur la surface triturante maxillaire, à laquelle répond une surface triturante supplémentaire sur le bord interne de l'os dentaire: la mandibule possède ainsi trois crêtes osseuses, d'où l'épithète *triserrata*. Une telle particularité se retrouve, quoiqu'avec une conformation différente, chez l'Emydide *Batrachur baska* et aussi (F. GAFFNEY, com. pers.) chez le Testudinidé fossile *Hesperotesudo impensa**. La crête supraoccipitale est renforcée par de puissantes carènes longitudinales, dissymétriques.

Les crânes recueillis mesurent, comme ceux de *C. inepta*, 100-110 mm de longueur, maximum 112 mm. A de tels crânes correspondaient vraisemblablement des carapaces longues de 63 à 71 cm. Certains os, des fragments de plastrons appartiennent peut-être à des individus plus grands: Tableau 6.

ORIGINE. Cette espèce était contemporaine et sympatrique de *C. inepta* à Maurice et d'une grandeur analogue. La morphologie bien différente des crânes respectifs reflète certainement une profonde différence éthologique.

* Le crâne et la mandibule des *Hesperotesudo* Williams sont apparemment très proches de ceux de *Manouria emys*; il s'agit probablement de similitudes par symplesiomorphie.

— *Cylindraspis borbonica* Bour, 1978.

Cylindraspis borbonica, Bour, 1978: 492. Type: crâne décrit et figuré in PETIT, 1741 (1737); pl. 7, III, VI. Actuellement perdu. Localité: Bourbon = la Réunion.

MATÉRIEL. Nous avons rattaché à cette espèce un ensemble de vestiges recueillis récemment à la Réunion, dont un crâne apparemment semblable à celui du type, une carapace et plusieurs fragments, une vingtaine d'os.

PARTICULARITÉS. La particularité de *C. borbonica*, telle que cette espèce est actuellement comprise, est... de ne montrer pratiquement aucune particularité. Les écailles gulaires sont soudées, leur bord libre antérieur décrit un arc de cercle. Le crâne possède de vastes *foramina orbito-nasalia* («anterior palatine foramina»); les bords linguaux des surfaces maxillaires ne se rencontrent pas dans la région prémaxillaire en formant un angle aigu, mais ils sont légèrement écartés, laissant apparaître en vue ventrale les *foramina praepalatina*.

La carapace reconstituée, longue de 36,5 cm, possède encore des fontanelles pleuro-périphériques, mais les anales ne sont plus échancrées. Une série de xiphiplastrons montre bien la modification ontogénétique de ce dernier caractère: les anales forment une échancrure anguleuse médiane chez les très jeunes Tortues, puis cette échancrure se comble peu à peu pour laisser finalement apparaître une saillie chez l'animal âgé. Il semble que les femelles de *C. borbonica* n'atteignaient pas 50 cm de longueur. Le crâne retrouvé mesure 64 mm de long; il est possible mais non prouvé qu'il appartenait à la Tortue longue de 36,5 cm.

ORIGINE. Les restes attribués à cette espèce proviennent de Saint-Paul, Saint-Gilles et Saint-Leu (la Réunion). La taille relativement modeste de *C. borbonica* permet de supposer qu'il existait à la Réunion, comme à Maurice et à Rodrigues, au moins deux espèces sympatriques: les témoignages anciens parlent de Tortues beaucoup plus grandes (nommées «Carosses», comme à Rodrigues); cette hypothèse est renforcée par la récente découverte de quelques os d'une Tortue encore jeune et pourtant de grande taille.

— *Cylindraspis vosmaeri* (Fitzinger, 1826).

Testudo graeca Linnaeus, 1758 (partim), LACEPÈDE, 1788: 142.

Testudo indica SCHNEIDER, 1783 (partim), SCHOEPPF, 1792: 103.

Testudo (*Chersine*) *retusa* MERREM, 1820: 29 (partim). Nomen novum p. *Testudo indica* SCHNEIDER, 1783, sensu SCHOEPPF, 1792.

Testudo vosmaeri FITZINGER, 1826: 44. Lectotype: RMNH 6001 (VAILLANT, 1893: 18)¹. Localité: «Cap de Bonne Espérance».

Testudo rodericensis GÜNTHER, 1873: 397. Type: 10 os, BMNH 76.11.4.1-76.11.4.9 (2 os ont le même n°). Localité: Rodrigues.

Testudo commersoni VAILLANT, 1898: 139. Type: Tortue dessinée par Paul de Jossion pour Ph. COMMERSON à Maurice ca. 1770 («Tortue de terre de Rodrigue»; 3 vues d'une femelle vivante et vue d'un crâne; Bibliothèque MNHN, MS n° 282-I). Localité: Rodrigues.

MATÉRIEL. La relative «abondance» du matériel non fossile conservé, dont un squelette (MNHN A. 5222) et un spécimen naturalisé (MNHN 1883-558), quelques dessins (cf. ci-dessus) et un vélin (C. AUBRIET, «Tortue des Indes», ca. 1730; Bibliothèque MNHN, Vélins vol. 87, n° 5), font que cette es-

¹ FITZINGER (1826: 44) fait référence à «*Testudo indica*. α SCHWEIGER», c'est-à-dire à SCHWEIGER (1812: 457) citant lui-même SCHOEPPF (1792): 103 et pl. 22, B) et décrivant les spécimens du Muséum de Paris (paralectotypes).

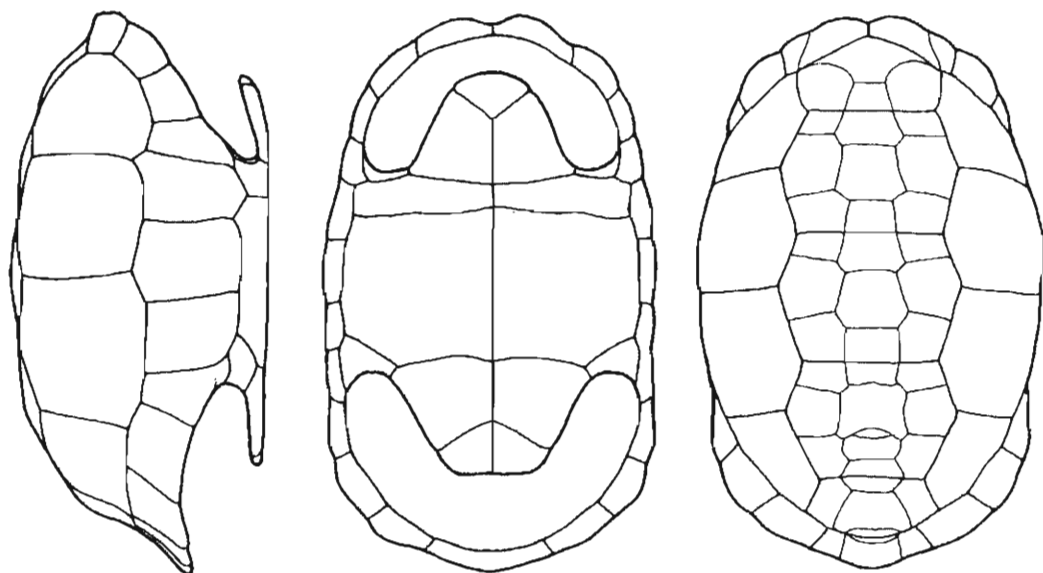


FIG. 6.— Carapace de *Cylindraspis borbonica* Bour, 1978 (MNHN 1978-3000). Longueur: 36,5 cm.
vue latérale; vue ventrale; vue dorsale (avec représentation des plaques osseuses médianes).

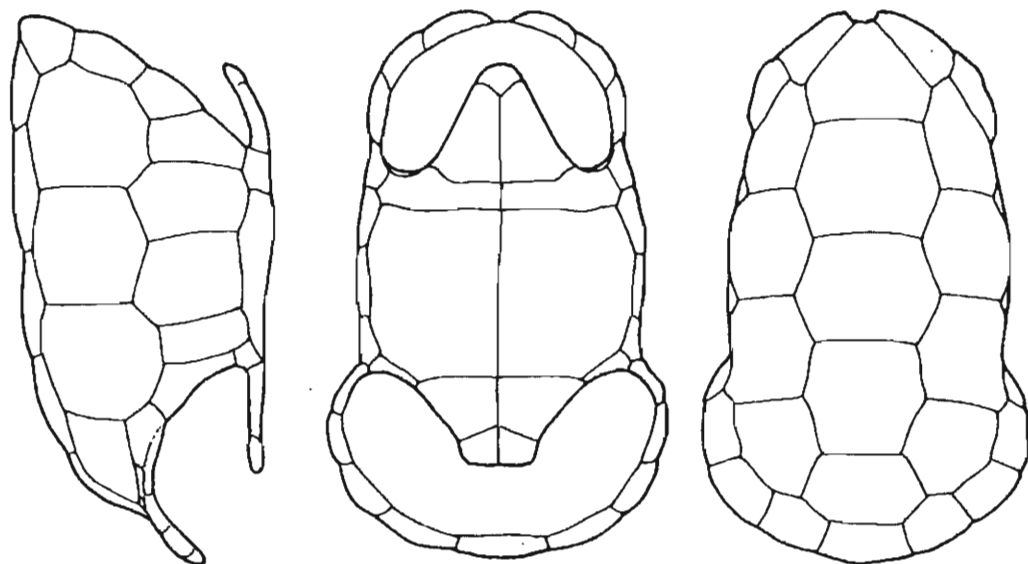


FIG. 7.— Carapace de *Cylindraspis vosmaeri* (Fitzinger, 1826), paralectotype (MNHN 7832).
Longueur: 56 cm.; vue latérale; vue ventrale; vue dorsale.

A. *Cylindraspis* sp., Maurice (dimensions des os d'après HADDON, 1879).

		<i>C. vosmaeri</i> , L = 68	<i>D. elephantina</i> , L = 70	<i>Ch. darwini</i> , L = 79	
		(MNHN)	(Type de <i>T. ponderosa</i>)	(type; Galápagos)	L'extrapolée
Longueur des os, mm					
Humérus	250	170!	180	216	100- 97- 91
Radius	175	110	112	121	108-109-114
Fémur	194	143	148	169	92- 92- 91.

B. *Cylindraspis vosmaeri*, Rodrigues (os BMNH 76.11.4.2 et 3, syntypes de *T. rodericensis*).

		<i>C. vosmaeri</i> , L = 68/88	<i>D. elephantina</i> , L = 70	<i>Ch. darwini</i> , L = 79	
		(MNHN)	(type de <i>T. ponderosa</i>)	(type; Galápagos)	L'extrapolée
Longueur des os, mm					
Vertèbre cervicale C7					
(centrum)	112	60/91	57	74	127/108-138-120
Tibia	198	128/?	113	136	105/?-123-115

TABLEAU 6. Longueurs extrêmes de carapace atteintes probablement par quelques Tortues des Mascareignes, d'après les dimensions gigantesques de certains os comparées à celles d'os de squelettes complets de Tortues géantes insulaires.

L: longueur en ligne droite des carapaces, en cm.

pèce est, de loin, la mieux connue des Tortues des Mascareignes. La récolte, elle-même copieuse, de vestiges subfossiles à Rodrigues a permis de fixer sa patrie d'origine, d'améliorer notre connaissance de son anatomie, et de la distinguer (étude en cours) de l'espèce sympatrique *C. peltastes*.

PARTICULARITÉS. *C. vosmaeri*, même jeune, possède une carapace de type «saddle-backed», le profil longitudinal de la dossière étant rectiligne, horizontal ou même relevé, du milieu du dos au bord antérieur. Le petit échantillonnage disponible montre: 1) que la coloration des écailles varie du brun grisâtre au brun foncé; 2) que les deux marginales antérieures ont tendance à se séparer, ménageant une échancrure cervicale; 3) que les gulaires sont étroites, soudées; 4) que les plaques osseuses sont relativement peu épaisses et conservent des sutures distinctes; toutefois, le spécimen naturalisé, vraisemblablement âgé, possède des plaques osseuses massives, notamment celles du plastron, et les sutures sont difficilement discernables. La morphologie singulière de *C. vosmaeri* (carapace «saddle-backed», long cou, ces caractères étant particulièrement accentués chez quelques mâles dominants, les «Carosses») a vraisemblablement pour cause un partage des niches écologiques, cette espèce pouvant se nourrir du feuillage et des fruits des arbres et *C. peltastes*, plus petit, à dossière non relevée, broutant sur le sol même (ARNOLD, 1979: 133).

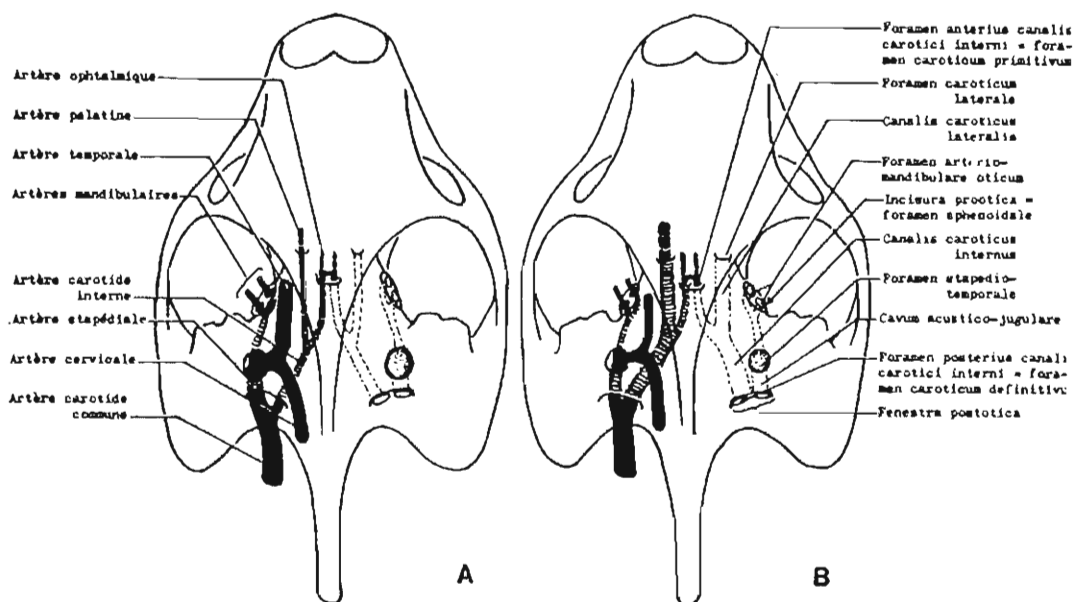


FIG. 7bis Représentation schématique de la circulation artérielle crânienne dans le genre *Cylandraspis*.

A: schéma «primitif» (*C. inepta*, *C. triserrata*, *C. borbonica*).

B: schéma «spécialisé» (*C. peltastes*, *C. vosmaeri*).

Le crâne de *C. vosmaeri*, comme celui de *C. peltastes*, montre une particularité que ne possèdent pas les autres espèces de *Cylindraspis*. Les diamètres des canaux artériels osseux révèlent que chez les Tortues de Rodrigues la circulation carotidienne interne était au moins aussi importante que la circulation stapédio-temporale. Le *foramen stapedio-temporale* est modéré, l'empreinte de l'artère temporale sur le pariétal est étroite, tandis qu'il existe, communiquant avec le *canalis caroticus internus*, un vaste *foramen caroticum laterale* percé à la base du *processus inferior parietalis* en avant du *cavum cranii*. Ce dernier orifice est indistinct sur les autres crânes connus de *Cylindraspis* (sauf aberration individuelle et unilatérale, notée chez *C. inepta*), qui montrent par contre un vaste orifice dans la fenêtre postotique pour le *canalis stapedio-temporalis*; voir la Figure 2. En revanche, nous avons remarqué une réduction des proportions de l'artère stapédio-temporale au bénéfice de l'artère palatine, avec une disposition plus ou moins analogue, parmi plusieurs espèces de Tortues terrestres: *Chelonoidis carbonaria*; *Manouria emys*; *Pyxis arachnoides* et *Pyxis planicauda* (cf. BOUR, 1981a: 136); *Hemopus areolatus*... Il s'agit sûrement de convergences. Ces Tortues font ainsi exception à la «règle», n'adoptant pas la disposition primitive de la circulation artérielle crânienne considérée comme normale parmi les Testudinoidea (McDOWELL, 1961: 34; GAFFNEY, 1975: 429; ALBRECHT, 1976: 178, 180).

Les crânes subfossiles ont une longueur comprise entre 43 et 115 mm. La carapace du grand spécimen naturalisé, un mâle, mesure 88 cm en ligne droite, son crâne 140 mm; quelques os recueillis à Rodrigues, de dimensions gigantesques, permettent par extrapolation d'estimer que certains individus atteignaient une longueur d'environ 110 cm. *C. vosmaeri* est très probablement la plus grande espèce du genre *Cylindraspis*.

ORIGINE. On sait depuis un peu plus d'un siècle (GÜNTHER, 1877: 53) que cette espèce habitait l'île Rodrigues et sans doute aussi, comme le laissent supposer les témoignages anciens, les îlots alentour. L'immensité des troupeaux observés et décrits par F. LÉGUAT («troupes de deux ou trois mille»), qui vécut sur Rodrigues en 1691-1692, et le nombre considérable de Tortues importées vers Maurice ou prélevées par les navires (sans doute plus de 10000 annuellement, de 1735 à 1770; cf. NORTH-COOMES, 1971: 43-46) laissent estimer que plusieurs centaines de milliers d'individus cohabitaient sur la plus petite des Mascareignes avant la venue de l'Homme.

— *Cylindraspis peltastes* (Duméril & Bibron, 1835).

Testudo peltastes Duméril & Bibron, 1835: 138. Type: 1 squelette incomplet, MNHN 7831. Localité: inconnue.

Testudo vosmaeri Fitzinger, 1826 (partim), GÜNTHER, 1877: 53.

MATÉRIEL. Lorsque DUMÉRIL et BIBRON (1835) décrivent cette espèce, ils disposent d'un squelette presque complet (le crâne manque). Par la suite, ce spécimen est démonté, et seule la carapace subsiste aujourd'hui; nous n'avons pas retrouvé les autres os dans les collections du MNHN. A partir de 1865, avec de nombreux os, 6 carapaces plus ou moins complètes et 2 plastrons isolés sont recueillis dans les cavernes de Rodrigues, ce qui permet de préciser que *C. peltastes* est originaire de cette île. Ce n'est que tout récemment que nous avons identifié, dans les collections du BMNH, un crâne de cette espèce.

PARTICULARITÉS. *C. peltastes* ne peut être considérée comme étant une véritable Tortue géante: la plus grande des carapaces connues, qui appartiennent pourtant à des individus adultes, ne mesure

que 41 cm de long. Ces carapaces sont formées d'os très minces, les sutures ne peuvent être distinguées. Le profil longitudinal de la dossière est régulièrement convexe. La crâne mentionné, long de 54,5 mm, se distingue de celui de *C. vosmaeri* de même longueur par ses proportions (largeur supérieure), la conformation des surfaces triturantes maxillaires, sinueuses, la courte crête supraoccipitale, les prémaxillaires nettement saillants par rapport à l'ouverture externe des narines, l'épaisseur et la rugosité des os... Ainsi, le rapport *largeur max. du crâne / longueur de la crête supraoccipitale* (jusqu'au *foramen magnum*) est de 2,1-2,3 pour *C. vosmaeri*, 3,4 pour *C. peltastes*.

L'une des carapaces subfossiles recueillies à Rodrigues, longue de 31 cm (individu adulte), a une morphologie différente (proportions, écaillure ...) de celle de *C. vosmaeri* et de *C. peltastes*; s'agit-il d'un représentant d'une troisième espèce rodriguaise, déjà mentionnée par F. LEGUAT dès 1709, puis par J. TAFFORET en 1726? (cf. NORTH-COOMBES, 1971: 40). L'étude de ces Tortues est en cours (ARNOLD & BOUR).

ORIGINE. *C. peltastes* était contemporaine et sympatrique de *C. vosmaeri* à Rodrigues; il est probable que les deux espèces vivaient également ensemble sur les îlots satellites. Les os retrouvés dans les cavernes laissent penser, d'après les quantités attribuées à chacune des espèces, que celles-ci, au moins dans cette région, étaient représentées par un nombre à peu près identique d'individus.

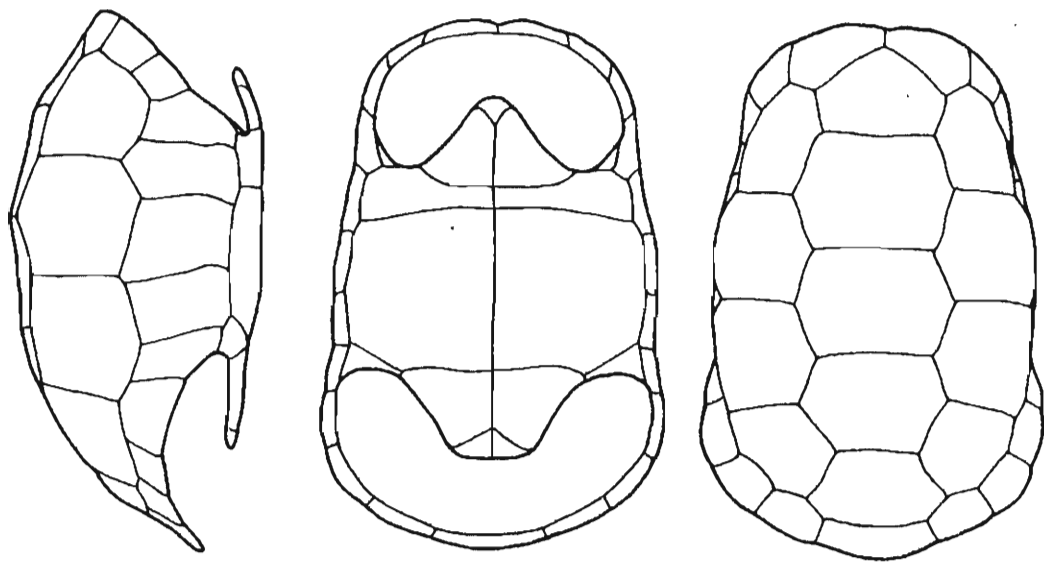


FIG. 8.— Carapace de *Cylindraspis peltastes* (DUMÉRIL & BIBRON, 1835), type (MNHN 7831).
Longueur: 39 cm.
vue latérale; vue ventrale; vue dorsale.

— «*Testudo*» *schweigeri* Gray, 1831.

Testudo schweigeri Gray, 1831: 10 (nec *Testudo schweigeri* FITZINGER, 1826, nomen nudum). Type: carapace, BMNH 1947. 3.5.5. Localité: inconnue.

MATÉRIEL. Il s'agit encore d'une espèce décrite à partir d'un spécimen unique. La carapace est figurée par BOULENGER (1889, pl. II-III).

PARTICULARITÉS. Le très vaste plastron, les gulaires séparées, courtes, recourbées, le profil bas de la carapace, le contour large et festonné de la dossière, la coloration jaunâtre mouchetée de brun sont autant de caractères qui singularisent cette Tortue. La carapace mesure 21 cm de long.

ORIGINE. *Testudo schweigeri* ne ressemble à première vue à aucune espèce actuelle, et l'on est ainsi conduit à comparer cette espèce aux Tortues des Mascareignes; aucune similitude déterminante avec les espèces connues n'apparaît, et l'importante largeur relative (76 % de la longueur, contre 55 à 62 %) distingue immédiatement cette étrange carapace.

BOULENGER (1889: 157) suppose à *T. schweigeri* des affinités avec le genre *Gopherus* Rafinesque (Amérique du Nord), WERMUTH & MERTENS (1977: 80) avec les Tortues des Galápagos. La connaissance relativement bonne que l'on a maintenant de la morphologie des espèces du genre *Gopherus*, de ses anomalies et de ses variations (AUFFENBERG, 1976) nous amène à nous rallier, en l'étayant, à l'opinion de BOULENGER. La largeur de la carapace des Tortues du genre *Gopherus* atteint de 75 % à plus de 88 % de sa longueur. *Testudo schweigeri* désigne probablement le subadulte, aberrant, de l'une des espèces de ce genre, montrant les particularités suivantes: écaille cervicale absente; première costale étirée vers l'arrière jusqu'à contacter la 5ème marginale; 8ème marginale exclue du pont; plaques neurales imparfaitement différenciées. L'écaille cervicale est absente chez 3 *G. berlandieri* sur 35 (AUFFENBERG, 1976: 67); la première costale est souvent étirée chez cette espèce; la 8ème marginale est toujours plus ou moins exclue du pont; les neurales sont imparfaitement différenciées chez 25 % des 112 Tortues examinées par AUFFENBERG (1976: 100).

LES TABLEAUX 7 et 8 présentent les caractères différentiels des carapaces et des crânes connus des espèces du genre *Cylindraspis*. Le tableau 9 donne les proportions caractéristiques de ces carapaces: N = nombre de spécimens mesurés; L max = longueur maximale, cm; L = moyenne des longueurs des spécimens mesurés, cm; Lc % = longueur de la dossière selon sa courbure (de la région cervicale à la supracaudale), par rapport à la longueur en ligne droite, moyenne pour les spécimens mesurés, multipliée par 100; l % = largeur de la carapace, même calcul de la moyenne de la proportion par rapport à la longueur en ligne droite; H % = hauteur de la carapace, même calcul; Lp % = longueur du plastron, même calcul; Lpt % = longueur du pont, même calcul.

Ce calcul met en évidence le peu de hauteur et l'étroitesse relative des Tortues des Mascareignes, un plastron et un pont courts.

	longueur maxi- male connue, en cm. (): proba- ble	gulaires soudées (face ventrale)	profil longitudinal de la dossière	marginales antérieures séparées	vertébrales 4 et 5 étirées	marginale 7 en contact avec la costale 2
<i>C. indica</i>	75	—	horizontal en avant	—	+	—
<i>C. graii</i>	32,5 (75)	+	convexe, déprimé	—	+	+
<i>C. inepta</i>	56 - 76 (— 100?)	+	convexe en dôme	+	+	—
<i>C. triserrata</i>	(75) (— 100?)	—	horizontal	+ ?	?	—
<i>C. borbonica</i>	36,5 (50)	+	convexe, déprimé	—	—	—
<i>C. vosmaeri</i>	88 (— 110?)	+	«saddle-backed»	±	—	—
<i>C. peltastes</i>	41	+	convexe en dôme	—	—	—

TABLEAU 7. Caractères différentiels des carapaces des Tortues du genre *Cylindraspis*.

	<i>C. inepta</i> N = 100	<i>C. triserrata</i> N = 20	<i>C. borbonica</i> N = 1 (sans mandibule)	<i>C. vosmaeri</i> N = 20	<i>C. peltastes</i> N = 1 (sans mandibule)
Présence de deux crêtes osseuses sur la surface triturante maxillaire, et d'une surface triturante interne sur la mandibule	—	+	—	—	—
Surface ventrale du vomer lisse entre les <i>foramina praepalatina</i> et les choanes	+	avec 1 tubercule allongé, saillant	+	+	carénée
Surfaces triturantes maxillaires se joignant presque en avant, formant un angle aigu au-dessus des <i>foramina praepalatina</i> plus ou moins cachés en vue ventrale	+	+	—	+	+
Présence d'un large <i>foramen carotico-laterale</i> dans ou le long du bord médial du <i>processus inferior parietalis</i>	—	—	—	+	+
Fenêtre postotique bien exposée en vue postérieure, non dissimulée par un développement vers le bas de l'opisthotique	+	cachée	cachée	presque cachée	cachée
Tubercules odontoïdes sur le maxillaire	+	—	—	+	+

TABLEAU 8. Caractères différentiels des crânes des Tortues du genre *Cylindraspis*

	<i>C. vosmaeri</i>		<i>C. peltastes</i>	<i>C. indica</i>	<i>C. graii</i>	<i>C. inepta</i>	<i>C. borbonica</i>
Sexe	♂	♀	♀	♂	♀	♀	♀
N	3	3(+)	4	1	1, juv.	(+++)	1
L max, cm	88 (110)	68	41	75	(75)	56-76	(50)
L, cm	75	57	38,5	75	32,7	53,5	36,4
Lc %	113,5	112	119,5	113	122	118	114
l %	57	57,5	61	55	62	59	61,5
H %	46	45	46,5	36	40	49	42
Lp %	73,5	69	68,5	79 (++)	79	70	71,5
Lpt %	35,5	36,5	38,5	30	38,5	36	36,5

TABLEAU 9. Proportions caractéristiques des carapaces des Tortues des Mascareignes (genre *Cylindraspis*).

L = longueur en ligne droite; Lc = longueur selon la courbure; l = largeur; H = hauteur; Lp = longueur du plastron; Lpt = longueur du pont. (% = moyennes)

+: 2 pour Lp; ++: d'après le type de *T. gigantea*, probablement une femelle; +++ d'après les mesures de trois spécimens incomplets.

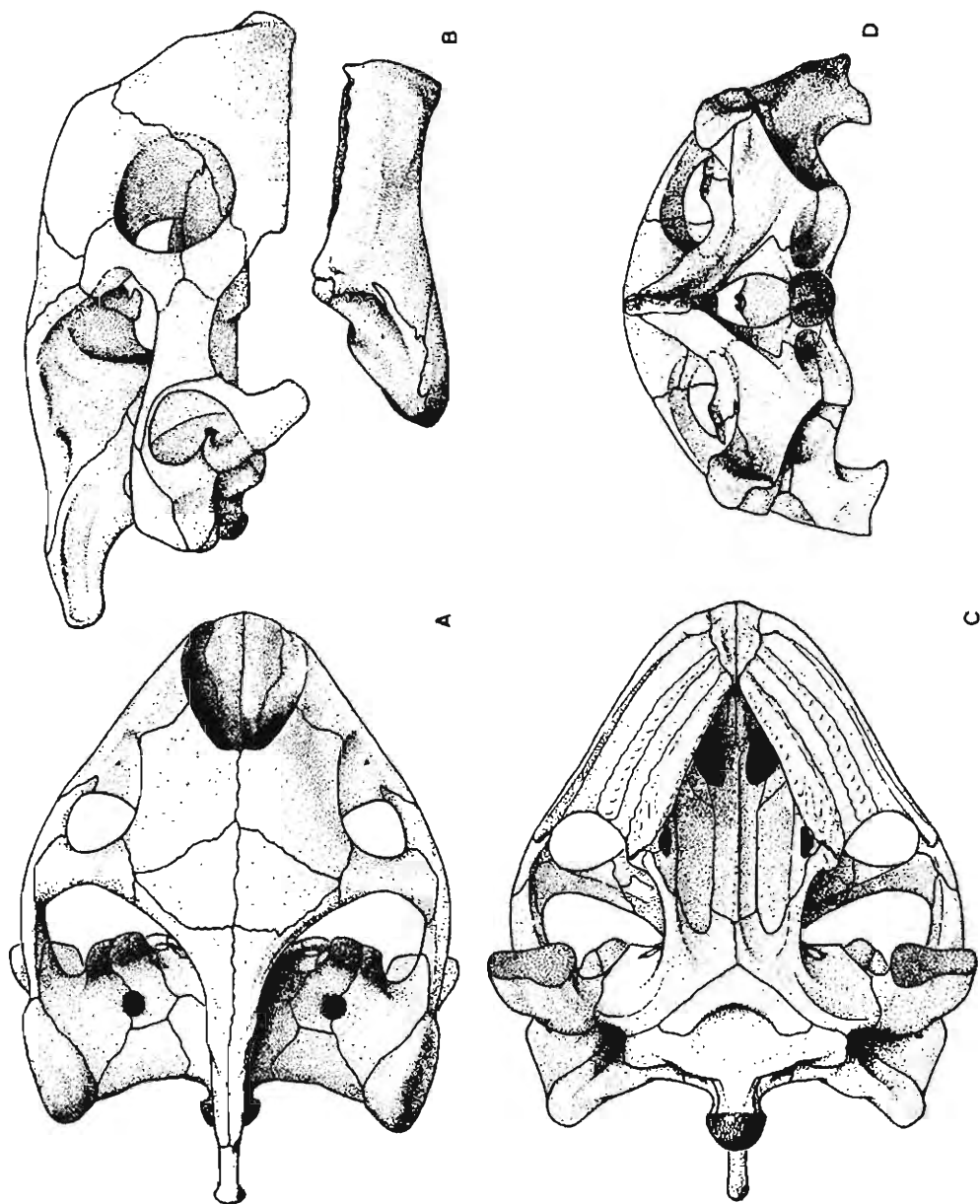


FIG. 9.— Crâne de *Dipsochelys grandidieri* (Vaillant, 1885), d'après de spécimen de Londres (BM(NH) R. 1972) découvert à Ambatomifoka, longueur condyle-prémaxillaire: 121 mm, et celui de Tananarive («Beloha, 1932») découvert probablement dans les gisements de la baie de Bevoalavo, longueur condyle-prémaxillaire: 202 mm.

A: vue dorsale. B: vue latérale. C: vue ventrale. D: vue postérieure.

— LES TORTUES DE MADAGASCAR ET DES SEYCHELLES:
GENRE *DIPSOCHELYS*

Dipsoschelys Bour, 1982. Espèce-type: *Testudo elephantina* Duméril & Bibron, 1835 (désignation originale).

Testudo Linnaeus, 1758 (partim); *Geochelone* Fitzinger, 1835 (partim); *Psammobates* Fitzinger, 1835 (partim); *Megalochelys* Fitzinger, 1843 (partim; nec Falconer & Cautley, 1837); *Asterochelys* Gray, 1874 (partim); *Aldabrachelys* Loveridge & Williams, 1957 (partim); *Dipsoschelys* Bour, 1982.

Le Tableau 10 donne un clé de détermination pour ces Tortues; le Tableau 11 présente leurs proportions caractéristiques.

— *Dipsoschelys grandidieri* (Vaillant, 1885).

Emys gigantea A. Grandidier, 1868: 377. Type: 1 carapace, 1 dossière, MNHN 1884-30 A et B; fragments de carapaces, 8 os ou fragments, MNHN sans n°; lectotype = carapace (BOULENGER, 1894: 306. Localité: «Etsérè» (Itseré) = Belavenoka, Morombe, Madagascar.

Testudo grandidieri Vaillant, 1885: 1165. Nomen novum p. *Emys gigantea* Grandidier, 1868 (*gigantea* préoccupé dans le genre *Testudo*).

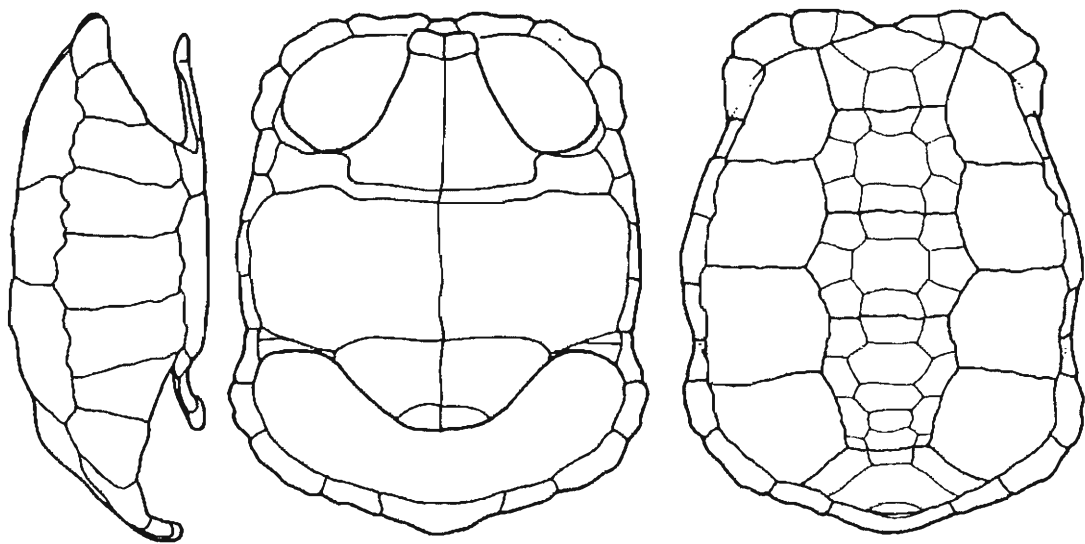


FIG. 10.— Carapace de *Dipsoschelys grandidieri* (Vaillant, 1885), lectotype (MNHN (P) 1884-30 A), longueur: 121 cm, et paralectotype (MNHN (P) 1884-30 b), longueur: ca. 127 cm. vue latérale (lectotype); vue ventrale (lectotype); vue dorsale (paralectotype; les sutures des plaques osseuses médianes sont figurées).

MATÉRIEL. Cette Tortue gigantesque est représentée hors de Madagascar par une dizaine de carapaces ou de dossières. Un nombre au moins égal de carapaces, si l'on se réfère aux rapports des différentes fouilles, devrait exister dans les collections de l'Académie malgache à Tananarive. Le nombre exact de crânes retrouvés, certainement plus d'une demi-douzaine, ne peut non plus être précisé actuellement.

PARTICULARITÉS. La carapace de *D. grandidieri* pourrait être identifiée à partir d'un simple fragment, l'épaisseur des plaques osseuses (15 à plus de 30 mm) et leur surface grenue, irrégulière, étant tout à fait caractéristiques. Cette carapace est très déprimée et large (à peu près deux fois plus large que haute); il en est, curieusement, de même pour le crâne. Celui-ci se distingue également par son aspect massif; le bord labial des maxillaires et celui des narines externes sont à peu près rectilignes; la mandibule porte une surface triturante complémentaire externe, analogue, bien que moins développée, à la surface dentaire complémentaire des *Cylindraspis*.

Selon BOULENGER (1894: 310), cette espèce possède probablement des ossifications dermiques (sur les avant-bras), condition unique et certainement primitive parmi les Tortues «insulaires». La plus grande dossière connue mesure 127 cm de longueur, le plus grand crâne 202 mm; quelques os gigantesques permettent de penser que certains individus atteignaient 150 cm de longueur.

ORIGINE. Des vestiges de *D. grandidieri* ont été trouvés un peu partout à Madagascar, de l'extrême Sud jusqu'au Nord de Majunga et à Antsirabe (1500 m d'altitude). La datation des vestiges donne comme âge le plus récent 1250 $\pm$ 50 ans B.P. (vestiges recueillis à Ambatomifoka).

— *Dipsochelys abrupta* (Grandidier, 1868).

Testudo abrupta A. Grandidier, 1868: 377. Type: 1 carapace très incomplète, MNHN 1884-30 C. Localité: «Ambolisatra» (Ambohisatrana), Tuléar (Toliary), Madagascar.

MATÉRIEL. Pendant longtemps cette espèce n'a été connue que par la carapace fragmentaire (il manque presque toute la dossière) du spécimen-type. Récemment, ARNOLD (1979: 137) a rapporté à *D. abrupta* une belle carapace recueillie à Ampoza. Comme pour *D. grandidieri*, il est certain, d'après les comptes-rendus de fouilles, que davantage de matériel (plastrons, crânes ...) appartenant à cette Tortue a été retrouvé, mais il n'est pas localisé actuellement. Nous n'avons pu examiner que quelques photographies d'un crâne en mauvais état appartenant aux collections de l'Académie Malgache.

PARTICULARITÉS. Les plaques osseuses sont à peu près lisses et peu épaisses (au plus 10 mm). Par ses proportions, *D. abrupta* ressemble aux Tortues d'Aldabra (*D. elephantina*) et de Providence, groupe de Farquhar (*D. sumeirei*); l'individu d'Ampoza se rapproche davantage de ces dernières par son profil un peu déprimé et par l'absence d'écaille cervicale; comme chez ces Tortues, les anales sont échancrées. Par contre, la configuration des pectorales, très courtes et brusquement élargies distalement, est analogue à celle montrée par *D. grandidieri*.

Le crâne incomplet, proportionnellement large, est celui d'une Tortue du genre *Dipsochelys*. Les photographies montrent un vomer très large entre les choanes, encoché par les *foramina praemaxillaria*, une profonde fossette basioccipitale en avant du condyle, un profil maxillaire très incliné antérieurement vers le bas. Ce crâne mesure 143 mm de long, la carapace d'Ampoza 121 cm.

ORIGINE. Des vestiges attribués à cette espèce ont été retrouvés près de Majunga (Amparihingidro), dans le Centre (Ampasambazimba, Ampoza) et le Sud-Ouest (Ambolisatra) de Madagascar, parfois associés à ceux de *D. grandidieri*. L'âge le plus récent donné par les datations est de 1910 $\pm$ 110 ans B.P. (Ampoza).

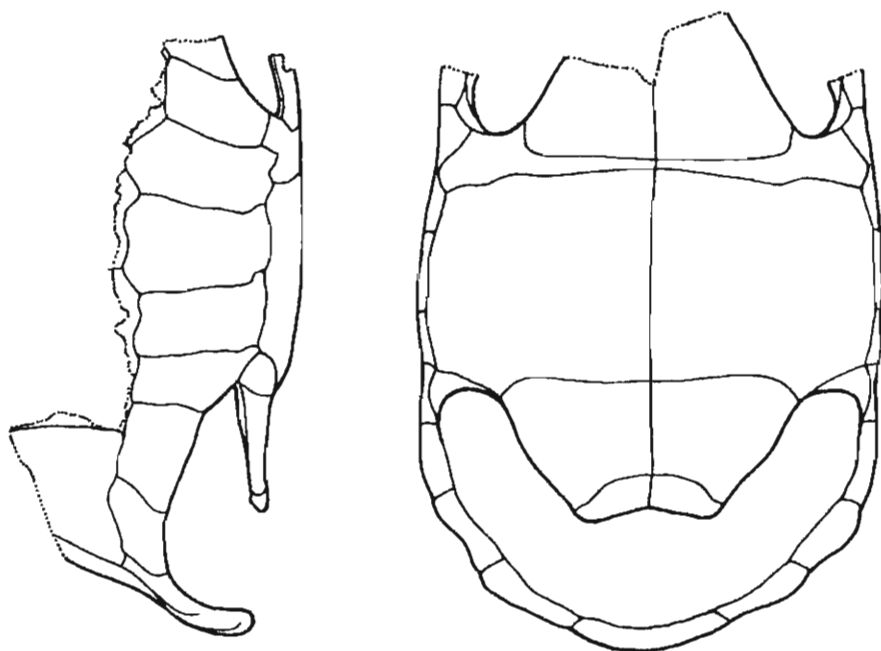


FIG. 11.— Carapace (fragmentaire) de *Dipsochelys abrupta* (GRANDIDIER, 1868), type (MNHN (P) 1884-30 c), longueur maximale: ca. 94 cm.
vue latérale; vue ventrale.

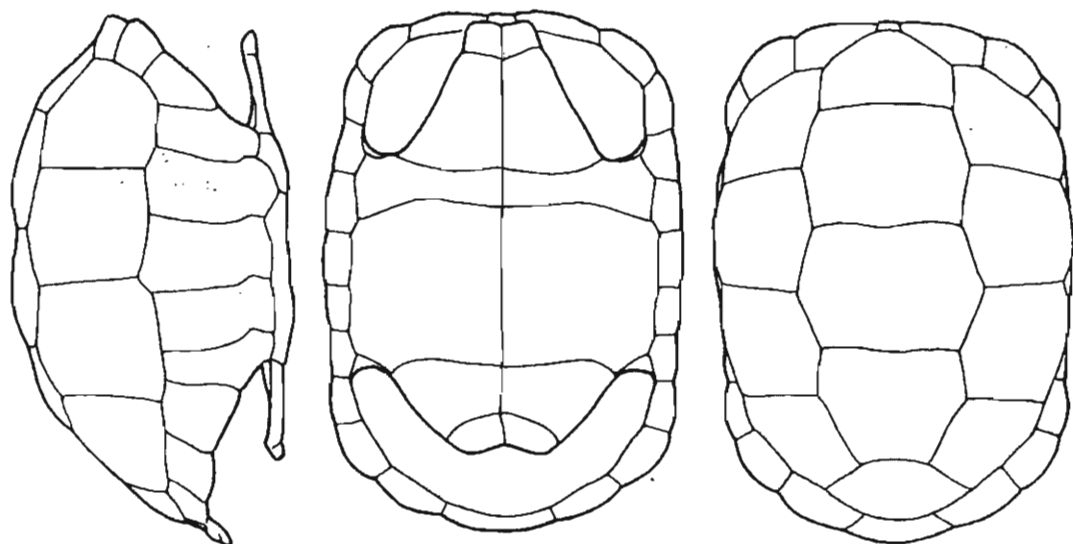


FIG. 12.— Carapace de *Dipsochelys elephantina* (DUMÉRIL & BIBRON, 1835), lectotype (MNHN 7874), longueur: 90 cm.
vue latérale; vue ventrale; vue dorsale.

— *Dipsochelys elephantina* (Duméril & Bibron, 1835).

Testudo indica Schneider, 1783 (ex errore), DEKAY in HARLAN, 1827: 292.

Testudo dussumieri Gray, 1831: 8 («SCHLEGEL, MS»). Type: juvénile, RMNH 3231. Localité: Aldabra.

Testudo elephantina Duméril & Bibron, 1835: 110 (partim). Type: 8 spécimens, MNHN 1942, 7873, 7874, 7875, 9314, 9562, 9563, DD-61; lectotype: MNHN 7874 (ROTHSCHILD, 1915: 425). Localité: «îles qui sont situées dans le canal de Mosambique, telles que Anjouan, Aldebra, les Comores ...»; restreinte à Aldabra par GÜNTHER, 1877: 21, puis à l'île Malabar, atoll d'Aldabra, par BOUR, 1984a: 291.

Testudo gigantea Schweigger, 1812 (ex errore), DUMÉRIL & BIBRON, 1835: 120.

Testudo ponderosa Günther, 1877: 35. Type: squelette BMNH 64.12.20.27. Localité: «Aldabra Tortoise».

Testudo hololissa Günther, 1877: 39 (partim). Cf. *D. hololissa*.

? *Testudo gouffei* Rothschild, 1906: 753. Type: spécimen BMNH 1949.1.4.66. Localité: «Thérèse Island race, or ... more likely, came from Juan de Novo or Farquhar Island».

Testudo daudinii Duméril & Bibron, 1835 (ex errore), SAUZIER, 1895: 2.

MATÉRIEL. La copieuse synonymie présentée ici met en évidence la complexe histoire nomenclaturale de cette espèce. *D. elephantina*, c'est la Tortue géante ou éléphantine d'Aldabra, la seule espèce survivante parmi la douzaine connue qui habitait naguère les îles de l'océan Indien. Le nom *T. dussumieri* a priorité, mais est actuellement considéré comme un nomen oblitum; le type, un juvénile en alcool, a été récolté par DUSSUMIER en Aldabra. Le type de *T. elephantina*, un mâle naturalisé (en mauvais état), expédié par MATHIEU depuis l'île Maurice, provient également d'Aldabra.

Nous avons montré (BOUR, 1982; 1984b) que *Testudo gigantea* Schweigger est une Tortue des Mascareignes (genre *Cylindraspis*) et que par conséquent ni l'épithète *gigantea*, ni le nom de genre *Aldabrachelys* (heureusement à peu près inusité) ne peuvent être utilisés pour désigner la Tortue d'Aldabra.

PARTICULARITÉS. La morphologie et l'anatomie de cette Tortue sont relativement bien connues, bien que les études récentes s'intéressent plutôt à son éthologie. La dossière est régulièrement convexe, davantage chez les femelles. Les écailles, gris noirâtre, sont striées concentriquement puis deviennent peu à peu lisses avec l'âge. L'écaille frontale est courte et fragmentée, les préfrontales extrêmement longues sont, comme les temporales, entières. L'écaille cervicale est normalement présente (absente chez environ 1,4 % des individus sur Aldabra); la supracaudale est divisée (irrégulièrement) chez 1 individu sur 2 (GAYMER, 1968).

Les femelles mesurent de 60 à 80 cm (jusqu'à 100 cm), les mâles de 80 à 110 cm (jusqu'à 135 cm). En captivité cette Tortue peut montrer d'extraordinaires modifications de la morphologie de sa carapace, de grandes variations dans les dimensions atteintes par les adultes. Le crâne d'un individu long de 122,5 cm mesure 158 mm des prémaxillaires au condyle occipital.

ORIGINE. L'existence de grandes Tortues terrestres sur Aldabra est connue par les Européens depuis 1742 (expédition de Lazare PICAULT); une exploitation intensive (exportation vers les Mascareignes, puis prélèvements par les baleiniers) commence vers 1820, et les Tortues sont rares à la fin du siècle dernier. La protection qui leur est alors accordée, leur prolificité font que l'on estime actuellement leur population à 150000 individus environ. Les Tortues se rencontrent principalement à l'Est de l'île de Grande Terre, ainsi que sur les îles Malabar, Picard et sur quelques îlots à l'Est du lagon (BOURN & COE, 1978).

— *Dipsoschelys sumeirei* (Sauzier, 1892).

Testudo indica Schneider, 1783 (ex errore), TELFAIR, 1833: 81.

Testudo sumeirei Sauzier, 1892: 385. Type: 1 spécimen, BMNH 1929.12.27.1. Localité: «Port-Louis, Maurice».

Testudo gigantea Schweigger, 1812 (ex errore), ROTHSCILD, 1906: 753.

MATÉRIEL. Le spécimen-type et les autres exemplaires attribués à cette espèce appartiennent selon ROTHSCILD (1915: 426) à une même lot de Tortues rapporté à Maurice par l'expédition aux Seychelles commanditée par MARION DUFRESNE en 1769. Plusieurs raisons: données historiques, affinités avec *D. elephantina* ... (cf. BOUR, 1984a: 289) nous font estimer que *D. sumeirei* vivait précisément sur les îles du groupe de Farquhar.

PARTICULARITÉS. *D. sumeirei* est morphologiquement proche de *D. elephantina*, dont elle ne présente peut-être qu'une sous-espèce géographique. La dossière est apparemment moins régulièrement convexe, le plastron plus court. La particularité remarquable de ce taxon est toutefois l'absence d'écaille cervicale, constatée chez les spécimens mentionnés plus haut. Ce caractère, exceptionnel chez les Tortues d'Aldabra, s'observe plus fréquemment parmi les spécimens naturalisés des anciennes collections (ARNOLD, 1979) et parmi les populations actuelles de Tortues «domestiques», à Maurice et aux Seychelles, où la fréquence de Tortues sans cervicale atteint, dans certains troupeaux homogènes (même portée), 23, 33 et jusqu'à 67 %. Dans le premier cas, il se peut que certains des spécimens sans cervicale soient des *D. sumeirei* non identifiés; dans le second, les individus observés sont probablement issus de croisements entre *D. elephantina* et *D. sumeirei* importées.

LOVERIDGE et WILLIAMS (1957: 259) ont noté une incisure columellaire non fermée sur le crâne du spécimen-type de cette espèce.

ORIGINE. Cette espèce habitait probablement les îles coralliennes du groupe de Farquhar, peut-être Saint-Pierre ou Providence, d'où elle disparut vers 1830.

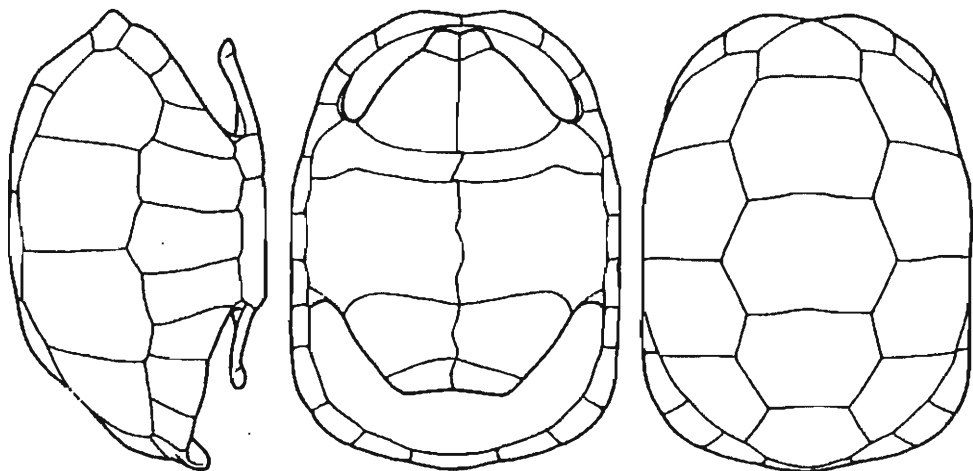


FIG. 13.— Carapace de *Dipsoschelys sumeirei* (SAUZIER, 1892), d'après ROTHSCILD (1915, pl. XL), spécimen BM (NH) «Tring 145» (dossière figurée), longueur: 95 cm, et d'après GADOW (1894, pl. XLIV, Fig. 18), type (BM (NH) 1929. 12.27.1) (plastron figuré), longueur (de la carapace): 108 cm.

vue latérale; vue ventrale (type); vue dorsale.

— *Dipsochelys daudinii* (Duméril & Bibron, 1835).

Testudo indica Schneider, 1783 (ex errore), CUVIER, 1824: 209.

Testudo elephantina Duméril & Bibron, 1835: 110 (partim).

Testudo daudinii Duméril & Bibron, 1835: 125. Type: 1 squelette, MNHN A. 11819, les écailles montées sur une armature séparée, MNHN 7640. Localité: «Indes Orientales».

Testudo gigantea Schweigger, 1812 (ex errore), ROTHSCILD, 1906: 753.

MATÉRIEL. CUVIER (1824) a figuré le crâne, aujourd'hui perdu, du spécimen type. Nous avons récemment rattaché à cette espèce un jeune individu en alcool rapporté des Seychelles (îles granitiques) par J.J. DUSSUMIER vers 1830.

PARTICULARITÉS. *D. daudinii* possède, comme les autres espèces des îles granitiques, une carapace «allégée», remarquable par sa faible hauteur. Les écailles dorsales sont convexes, le contour est fortement lobé, les écailles marginales antérieures sont nettement prééminentes. D'après les illustrations de CUVIER (1824), le crâne, proportionnellement étroit, montre plusieurs particularités: région prémaxillaire fortement inclinée vers le bas; profil mandibulaire lui-même incurvé; prootique étroit en vue dorsale; antrum postoticum étendu en hauteur, sensiblement plus haut que le diamètre vertical du méat auditif ... La carapace du spécimen-type, un mâle âgé, est longue de 79 cm.

Le jeune spécimen est entièrement de couleur brun clair; il l'était déjà en 1835, selon DUMÉRIL et BIBRON, et n'est donc pas décoloré. L'écailure céphalique est bien différente de celle de *D. elephantina*: préfrontales relativement courtes et divisées transversalement; grande frontale; temporales fractionnées.

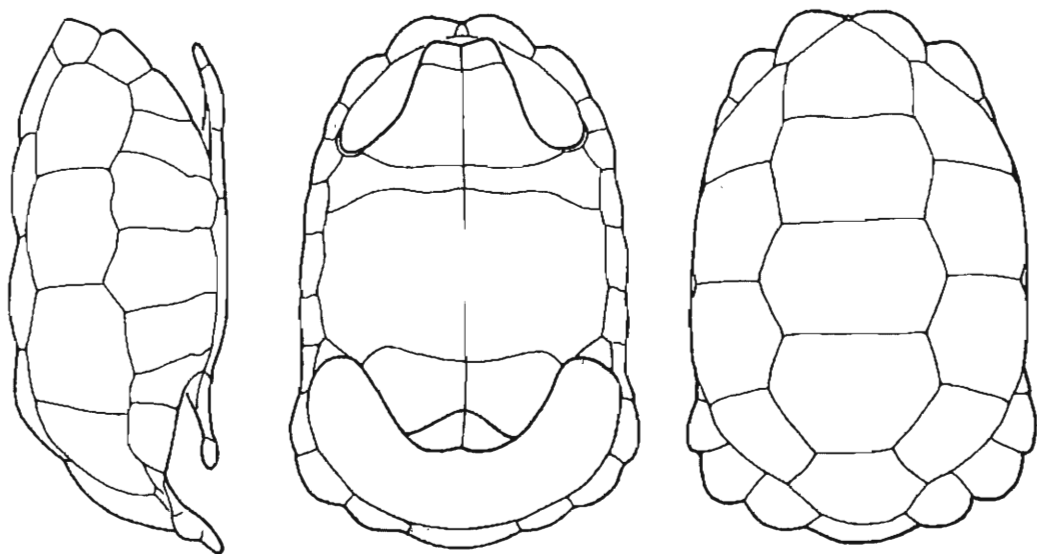


FIG. 14. — Carapace de *Dipsochelys daudinii* (DUMÉRIL & BIBRON, 1835), type (MNHN 7640). Longueur: 79 cm., vue latérale, vue ventrale, vue dorsale.

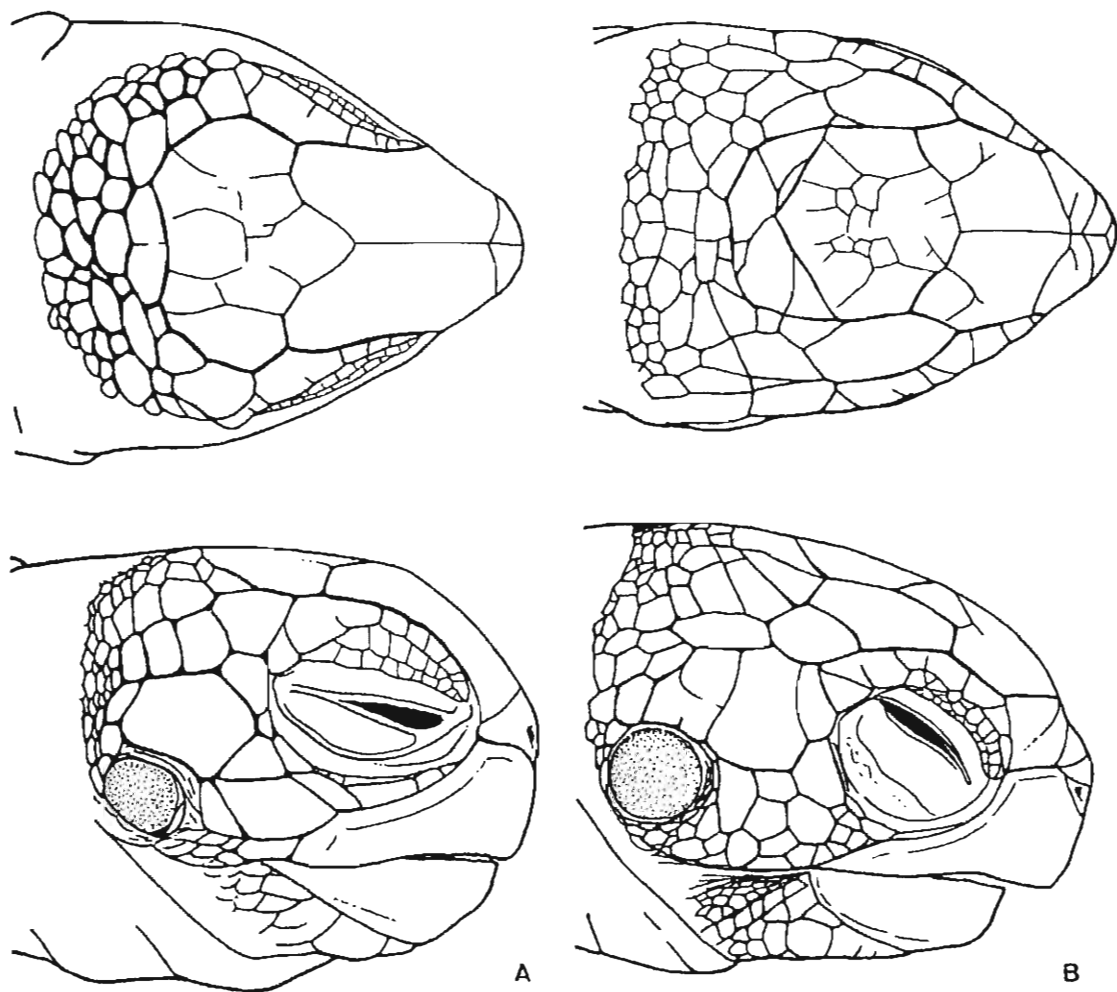


FIG. 15.— Ecaillure de la tête de *Dipsochelys* juvéniles

A: *Dipsochelys elephantina* (MNHN 09-221), Aldabra; B: *Dipsochelys daudinii* (MNHN 1942), Seychelles granitiques.

ORIGINE. Comme les autres Tortues «allégées», *D. daudinii* vivait sur les îles Seychelles granitiques; seule la découverte de vestiges subfossiles permettrait de préciser la distribution précise sur l'archipel de chacune des espèces reconnues.

— *Dipsochelys hololissa* (Günther, 1877).

Testudo hololissa Günther, 1876: 526 (nomen nudum).

Testudo hololissa Günther, 1877: 39 (partim). Types: 2 carapaces, Royal College of Surgeons, n° 1020-1021, 1 femelle alors en vie, puis naturalisée, BMNH, 88.3.20.1; lectotype: n° 1021 (ROTHSCHILD, 1915: 431). Localité: Seychelles centrales (cf. SAUZIER, 1899).

Testudo gigantea Schweigger, 1812 (ex errore), ROTHSCHILD, 1897: 407.

MATÉRIEL. Les deux spécimens appartenant réellement à cette espèce ont malheureusement été détruits pendant la seconde guerre mondiale; il n'en reste que la description et l'illustration par GÜNTHER (1877).

PARTICULARITÉS. La largeur modérée de la carapace, la configuration du plastron sont des caractères qui rattachent cette espèce au groupe des Tortues allégées des Seychelles granitiques. La carapace mesure 91,5 cm de long.

ORIGINE. Le catalogue du Royal College of Surgeons indiquait l'origine du spécimen n° 1021, «Seychelles Islands», mais GÜNTHER ne croyait pas à l'existence de Tortues indigènes sur ces îles. SAUZIER (1899) a retracé d'une manière circonstanciée l'histoire de cette Tortue depuis sa capture sur les Seychelles centrales en 1808. Le second spécimen, n° 1020, a été enregistré dans les collections en 1810. Il est donc à peu près certain que *D. hololissa* habitait les Seychelles granitiques, et ce fut peut-être la première espèce seychelloise à être exterminée.

— *Dipsochelys arnoldi* Bour, 1982.

Testudo elephantina Duméril & Bibron, 1835 (ex errore), DUMÉRIL, 1854: 197.

Testudo indica Schneider, 1783 (ex errore), GRAY, 1855: 6.

Testudo vosmaeri Fitzinger, 1826 (ex errore), GRAY, 1855: 6.

Testudo daudinii Duméril & Bibron, 1835 (ex errore), GÜNTHER, 1877: 33.

Testudo gigantea Schweigger, 1812 (ex errore), ROTHSCHILD, 1906: 753.

Dipsochelys arnoldi Bour, 1982: 121. Type: 3 spécimens naturalisés, MNHN 7872, 9564, BMNH 74.2.6.5; holotype: MNHN 9564.

Localité: Seychelles granitiques.

MATÉRIEL. En plus des 3 individus (mâles) types de l'espèce, nous avons rapporté à *D. arnoldi* la carapace d'une femelle, celle de la Tortue «de Sainte-Hélène». Le crâne et quelques os du spécimen britannique (BMNH 74.2.6.6.) sont actuellement égarés.

PARTICULARITÉS. Cette espèce se distingue immédiatement par la forme «cylindroïde» de sa carapace, le pont très court, le plastron également très court et comme tronqué à l'arrière. Par ses proportions, *D. arnoldi* se rapproche des Tortues des Mascareignes. Les trois individus mâles ont un plastron fortement concave; la carapace du plus grand est longue de 87,5 cm.

ORIGINE. L'origine seychelloise de *D. arnoldi*, quoique non prouvée, est presque certaine; comme quelques individus étaient encore vivants vers 1850, on peut penser qu'ils provenaient de l'une des plus périphériques, des moins fréquentées des îles de l'archipel granitique.

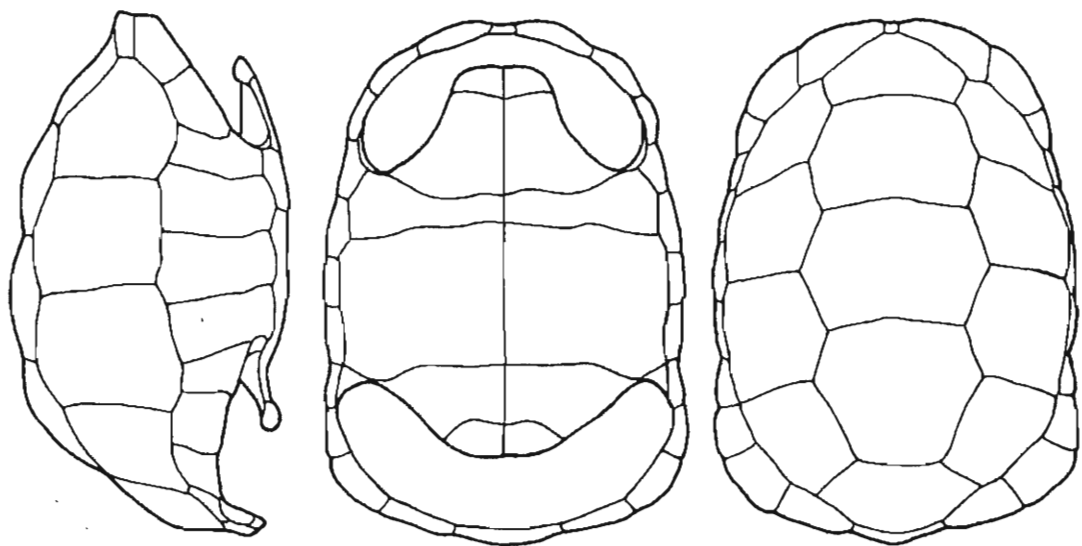


FIG. 16.— Carapace de *Dipsochelys hololissa* (GÜNTHER, 1877), lectotype (Royal College of Surgeons, n° 1021) d'après GÜNTHER (1877, pl. VII). Longueur: 91,5 cm., vue latérale, vue ventrale, vue dorsale.

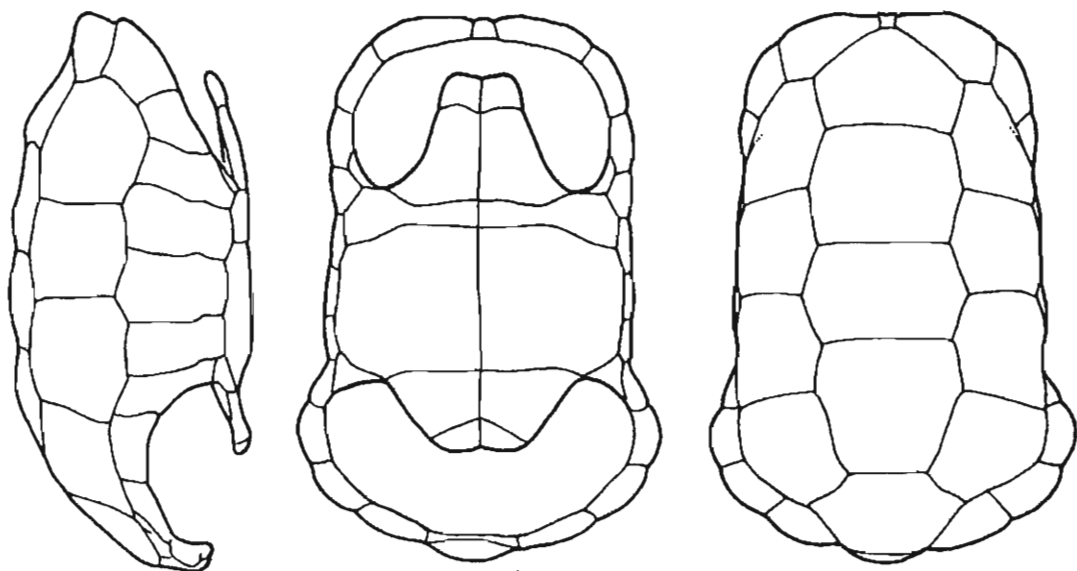


FIG. 17.— Carapace de *Dipsochelys arnoldi* Bour, 1982, paratype (MNHN 7832). Longueur: 72,5 cm., vue latérale, vue ventrale, vue dorsale.

TABLEAU 10. Clé de détermination des carapaces (adultes)
des Tortues des Seychelles et de Madagascar (genre *Dipsochelys*)

1.— Tortues de Madagascar (subfossiles uniquement): sillon huméro-pectoral coudé distalement à angle droit; pectorales très courtes, leur sillon commun médian contenu 6 à 12 fois dans le sillon huméral; sillon costo-marginal sinueux à très sinueux.

— carapace de proportions «normales» ($H = 48\%$, $l = 70\%$ de L); surface des plaques osseuses lisse; cervicale absente (constamment?); anales échancrées; sillons des écailles du disque rectilignes: ***Dipsochelys abrupta***

— carapace large et fortement déprimée ($H < 48\%$, $l > 73\%$ de L); plaques osseuses épaisses, leur surface très inégale; cervicale présente; anales à bord postérieur non échancré; sillons des écailles du disque sinueux, particulièrement vers l'arrière de la carapace: ***Dipsochelys grandidieri***

2.— Tortues des Seychelles: sillon huméro-pectoral plus ou moins largement arqué distalement; pectorales modérément courtes, leur sillon commun contenu 3 à 5 fois dans le sillon huméral; sillon costo-marginal peu ou pas sinueux, mais en ligne brisée.

— carapace nettement convexe, de proportions «normales» ($H \geq 48\%$; $l \geq 65\%$; $L_p \geq 74\%$ de L); anales échancrées; couleur grise à noirâtre: **Tortues des atolls**
= courbure du profil longitudinal du dos régulière; cervicale le plus souvent présente: ***Dipsochelys elephantina***

= profil dorsal un peu aplati au milieu, brusquement incliné vers l'avant; cervicale absente: ***Dipsochelys sumatrensis***

— carapace allégée, ne montrant pas simultanément ces proportions; anales tronquées; couleur brune: **Tortues des îles granitiques**

= bord libre festonné; $H = 40\%$ de L : ***Dipsochelys daudinii***

= profil convexe; $l = 61\%$ de L : ***Dipsochelys hololissa***

= aspect cylindroïde, la vertébrale médiane plus courte que celles qui la bordent; toutes les proportions réduites: $l \leq 61\%$, $H \leq 46\%$, $L_p \leq 71\%$ de L : ***Dipsochelys arnoldi***

	<i>D. elephantina</i>		<i>D. sumeirei</i>		<i>D. hololissa</i>		<i>D. daudinii</i>		<i>D. arnoldi</i>		<i>D. abrupta</i>		<i>D. grandidieri</i>	
Sexe	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
N	63	43	2	2	1	3	1	1	1	1	1	1	2	2
L max, cm	135	95	108	91,5	79	87,5	83,5	127	127	127	127	115	115	115
L, cm	94	76	101,5	75	79	73,5	83,5	121	121	121	121	106	106	106
Lc %	133	134	130,5	128	124	120,5	124,5	120	122	122	127	127	127	127
l %	68	71	68	61	66	58	62,5	70	79	79	74	74	74	74
H %	53	55,5	49,5	46,5	41	44,5	45,5	48	37	37	43,5	43,5	43,5	43,5
Lp %	80	85,5	74	72,5	80	68	75	78	78	78	82	82	82	82
Lpt %	40,5	43	38	39,5 (+)	40	34	36	36,5	40	40	39,5	39,5	39,5	39,5

TABLEAU 11. Proportions caractéristiques des carapaces des Tortues des Seychelles et de Madagascar (genre *Dipsochelys*).

L = longueur en ligne droite; Lc = longueur selon la courbure; l = largeur; H = hauteur; Lp = longueur du plastron; Lpt = longueur du pont
2: d'après la planche (GÜNTHER, 1877: pl. VII) représentant le spécimen long de 91,5 cm.

IV. ESSAI DE PHYLOGÉNÈSE

— LES TORTUES INSULAIRES

Trois groupes de Tortues géantes insulaires, actuelles ou subactuelles, sont connus: les Tortues des Galápagos, les Tortues des Seychelles, les Tortues des Mascareignes. Curieusement, toutes ces Tortues montrent un certain nombre de caractères communs:

- grandes dimensions (jusqu'à plus de 100 cm de longueur de carapace);
- marginales 5 et 6 considérablement développées, plus hautes et plus larges que les marginales adjacentes qu'elles excluent d'un contact avec la costale 2;
- plastron proportionnellement réduit: lobes antérieur et postérieur étrécis, gu-laires, anales et pectorales courtes;
- protections cornées (écailles saillantes des avant-bras, éperons des cuisses) et ostéodermes absents;
- carapace osseuse plus ou moins allégée, possibilité d'un allongement du cou, d'un relèvement de la dossière (carapace «saddle-backed»);
- coloration uniforme, brunâtre à noirâtre.

L'absence de prédateurs et de compétiteurs sur les îles et le relief accidenté de ces îles, facteurs indépendants mais complémentaires, permettent d'expliquer la plupart de ces caractères, certainement acquis par convergence: une étude moins superficielle de ces Tortues montre qu'elles ne sont pas spécialement appare-tées. Les Tortues des Galápagos * ont probablement des affinités avec les Tor-tues continentales Sud-américaines, les Tortues des Mascareignes (*Cylindraspis*) avec les Tortues continentales africaines, les Tortues des Seychelles (*Dipsochelys*) avec les Tortues «continentales» malgaches. Il est toutefois nécessaire, afin de préciser ces affinités, de réviser et de présenter les relations phylétiques qui relient les différentes espèces actuelles de grandes Tortues terrestres, généralement ras-semblées dans le genre *Geochelone* Fitzinger. Ces espèces appartiennent très vrai-semblablement à une même lignée évolutive, incluant également de nombreuses formes fossiles, qui correspond dans la systématique classique à une tribu. Le nom de tribu «Chelonoidina» GRAY, 1874 (genre-type *Chelonoides* Agassiz, no-men substitutum pour *Chelonoidis* Fitzinger), éméndé en «Chelonoidini», con-viendrait tout à fait pour la désigner. Néanmoins, dans l'attente d'une révision systématique de la famille des Testudinidae, nous ne préjugeons pas du rang taxin-omique de cette lignée et préférons nous servir du terme moins formel de groupe pour la désigner.

* En accord avec P. PRITCHARD, nous adoptons l'épithète «*nigra*» pour désigner le complexe (es-pèces et sous-espèces) des Tortues des Galápagos. Le type de *Testudo nigra* QUOY & GAIMARD, 1824, existe encore dans les collections du Muséum de Paris (MNHN 9550); ce nom n'est pas *nomen obli-tum* et précède de 3 ans la description de *Testudo elephantopus* Harlan, 1827, dont le type est mainte-nant perdu.

— LE GROUPE DES «CHELONOIDINA» GRAY.

La Figure 18 représente un cladogramme hypothétique de ce groupe, ne comprenant que les espèces actuelles, établi à partir des apomorphies énumérées plus loin (B à W). Nous considérons que la Tortue ancestrale (peut-être proche de «*Testudo*» *ammon* Andrews, de l'Oligocène inférieur d'Égypte) montrait les caractères (plésiomorphes ou apomorphes pour l'ensemble des Testudinidae, plésiomorphes pour le groupe) suivants (A): (crâne)

- ptérygoïde recouvrant le *processus interfenestralis* de l'opisthotique;
- forte crête sur la surface triturante maxillaire;
- crête le long de la suture ventrale maxillaire-prémaxillaire;
- bordure labiale prémaxillaire tricuspidée, bordure maxillaire denticulée;
- suture médiane des os frontaux allongée, celle des préfrontaux beaucoup plus courte;
- *commisura quadrati* (surface de fermeture du carré sur lui-même, en arrière de l'incisure columellaire) étroite, non fermement suturée;
- encoche post-columellaire latérale du carré (portion distale de l'*incisura tubae auditivae*) profonde;
- fenêtre postotique exposée postérieurement;
- *apertura nervi glossopharyngei* exposée postérieurement;
- foramen postérieur de la carotide interne proche de la suture carré-ptérygoïde;
- circulation artérielle palatine infime par rapport à la circulation stapédo-temporale;
- *foramen arterio-mandibulare oticum* isolé présent dans l'incisure prootique. (caractères non crâniens)
- 4^e vertèbre cervicale biconvexe;
- neurales un peu différenciées, au moins une octogonale;
- arrangement des suprapygaux de type «*Geochelone*»: la vaste suprapygaux 1 embrasse la suprapygaux 2, fusiforme, traversée à peu près selon son grand axe par le sillon antérieur de la supracaudale;
- cervicale présente;
- marginales M4 à M6 agrandies, la costale C2 probablement en contact avec M5 et M6 seulement;
- supracaudale entière et très large
- gulaires nettement proéminentes;
- pectorales courtes, à sillons antérieur et postérieur parallèles, l'antérieur brusquement coudé vers l'avant près des axillaires;
- inguinale étendue, son contact fémoral bien visible ventralement;
- profonde encoche latérale à la jonction fémorale-anale;
- anales courtes, épais bourrelet anal chez le mâle adulte;
- 2 grandes écailles préfrontales;
- écailles des avant-bras fortement différenciées, les plus grandes bien saillantes;
- écaille particulièrement élargie et épaisse présente à l'angle interne du coude *;
- 2 à 4 gros éperons cornés, isolés, sur l'arrière des cuisses.

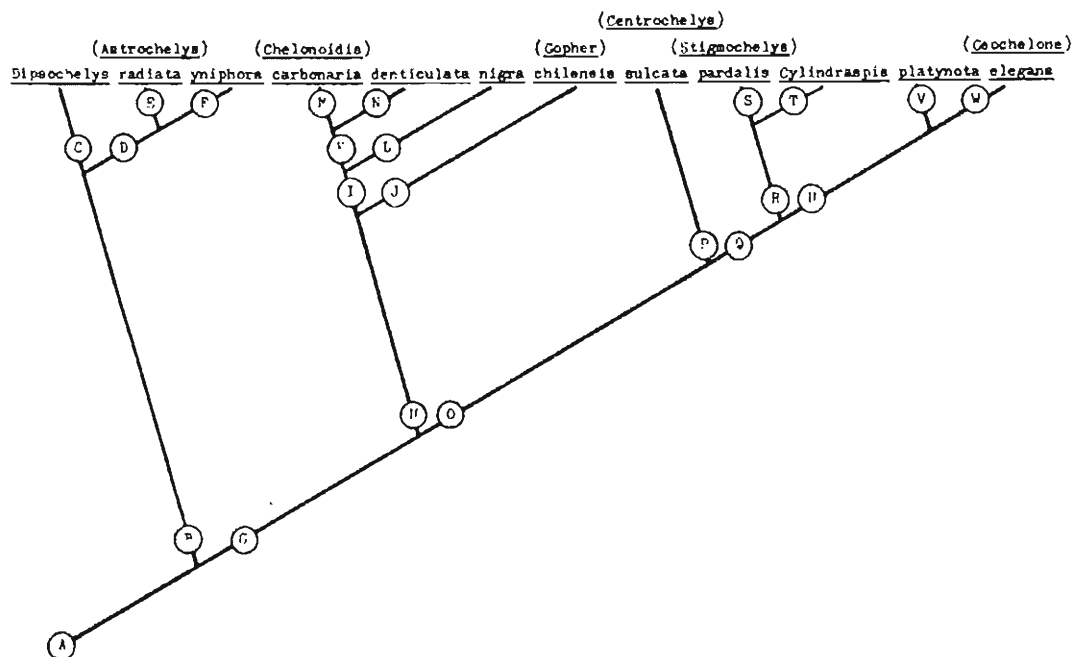


FIG. 18.— Relations phylogénétiques supposées des espèces actuelles de phylum des «Chelonoidina» Gray.

* La recherche de ce caractère parmi les Tortues terrestres actuelles nous montre qu'il est certainement plésiomorphe pour le groupe: l'écaille est présente dans les genres *Astrochelys* Gray, *Chelonoidis* Fitzinger (particulièrement développée chez *Ch. chilensis* et *Ch. complexe nigra*), *Chersina* Gray, *Gopherus* Rafinesque, *Homopus* Duméril & Bibron, *Indotestudo* Lindholm, *Kinixys* Bell (en régression chez *K. belliana*), *Manouria* Gray (bordée par les autres grandes écailles antébrachiales), *Psammobates* Fitzinger; elle est en régression (réduction de l'étendue et de l'épaisseur, présence inconstante) dans les genres *Dipsochelys* Bour, *Pyxis* Bell (incl. *Acinixys* Siebenrock) et *Testudo* Linnaeus, et absente (indistincte) chez *Cylandraspis* Fitzinger et *Geochelone* Fitzinger; nous n'avons pas examiné *Malacochersus* Lindholm.

Les caractères dérivés suivants sont considérés comme diagnostiques des différentes lignées:

- (B) — foramen postérieur de la carotide interne bordé en dehors par une large cloison du ptérygoïde et bien séparé du carré;
 - 3ème vertèbre cervicale biconvexe.
- (C) — développement de la chambre nasale;
 - «insularisation»;
 - dernières vertèbres caudales fusionnées, ongle corné à l'extrémité de la queue.
- (D) — prémaxillaire sans dent médiane, bord labial maxillaire non denticulé;
 - perte des éperons cornés des cuisses;
 - écailles des avant-bras encore différenciées mais les plus grandes peu saillantes;
- (E) — raccourcissement de la crête supraoccipitale;
 - allongement de la portion distale des pectorales.
- (F) — fenêtre postotique cachée en vue postérieure;
 - carré séparant le supratemporal de l'opisthotique (constant?);
 - gulaire fusionnées.
- (G) — large suture de la commissa quadrati (plus large que le condyle mandibulaire du carré);
 - comblement de l'encoche post-columellaire latérale du carré (l'incisure de la columelle est profonde dans le *cavum tympani*);
 - disparition de l'écaille cervicale.
- (H) — enfoncement de l'*apertura nervi glossopharyngei* dans la fenêtre postotique;
 - réduction antérieure de la crête dentaire interne (réduction minime mais brusque chez *Ch. complexe nigra*);
 - allongement de la portion distale des pectorales;
 - perte des éperons cornés isolés (écailles subconiques saillantes homologues chez *Ch. chilensis*).
- (I) — fenêtre postotique cachée en vue postérieure.
- (J) — réduction des inguinales:
 - exagération des protections cornées (avant-bras, talons, cuisses).
- (K) — effacement de la crête maxillaire-prémaxillaire sur la surface triturante;
 - carapace allongée, cylindroïde;
 - étrécissement du lobe postérieur du plastron: encoche latérale fémoro-anale infime ou nulle;
 - écailles occipitales minces et élargies.
- (L) — «insularisation»;
 - bord labial maxillaire osseux non denticulé.
- (M) — vaste *foramen carotico-laterale* (le plus souvent);
 - raccourcissement de la portion caudale de la suprapygale 2.
- (N) — *foramen posterius canalis carotici interni* bordé latéralement par une large portion du ptérygoïde (inconstant?);
 - gulaire subdivisées en vue dorsale;
 - réduction des inguinales.

- (O) — incisure de la columelle tout à fait *profonde* dans le *cavum tympani*; cette incisure, en position *centrale* par rapport au *limbus tympani*, est bordée postérieurement par une forte crête osseuse qui s'étend depuis la *commissura quadrati* et l'encoche post-columellaire jusqu'à la région du *processus trochlearis oticus* qu'elle renforce; la branche antérieure peut être divisée;
 - écaille élargie de l'angle interne du coude indistincte.
- (P) — vomer élargi antérieurement, formant une palette en vue ventrale;
 - développement de la marginale M4 aux dépens de M5;
 - gulaires divergentes chez le mâle adulte;
 - exagération du développement des écailles antébrachiales.
- (Q) — bordure labiale du maxillaire régulièrement dentelée, au moins chez l'adulte;
 - enfoncement de l'*apertura nervi glossopharyngei* dans la fenêtre postotique.
- (R) — développement d'une crête «cylindraspidienne» (pariéto-carrée);
 - écailles frontales tendant à fusionner;
 - allongement des vertébrales V4 et V5, séparées par une dépression; ce caractère apparaît précocement, et non pas, comme pour certains taxons, chez les vieux individus;
 - arrondissement sur les flancs du profil transversal.
- (S) — crête triturante maxillaire arquée antérieurement, rejoignant l'angle antéro-interne de la surface alvéolaire maxillaire;
 - effacement de la crête maxillaire-prémaxillaire.
- (T) — présence de tubercules odontoïdes sur le maxillaire, contre la face interne de la bordure labiale;
 - bord labial maxillaire fortement denté;
 - crête «cylindraspidienne» complète, saillante;
 - surface triturante dentaire complémentaire externe;
 - «insularisation»;
 - fusion plus ou moins complète des dernières vertèbres caudales, couvertes par un ongle corné caudal.
- (U) — (crâne de *G. platynota* non examiné)
 - important étrécissement antérieur de la surface alvéolaire dentaire;
 - exoccipital bien exposé latéralement en arrière de l'opisthotique;
 - raccourcissement de la crête supraoccipitale;
 - réduction des inguinales;
 - queue terminée par un ongle corné.
- (V) — convexité des écailles du disque (vertébrales et costales);
 - écailles préfrontales fractionnées.
- (W) — raccourcissement des gulaires;
 - importante réduction des éperons cornés.

Il est évident que certaines diagnoses de ce cladogramme ont besoin d'être consolidées, et il se peut aussi que la position de quelques taxons soit modifiée; les Tortues néotropicales, en particulier, n'ont pas été profondément étudiées. Néanmoins, cette tentative montre les affinités probables des Tortues géantes insulaires, notamment celles de *Cylindraspis* et de *Dipsochelys* (la parenté des Tortues des Galápagos avec *Ch. chilensis* est amplement argumentée par AUFFEN-

BERG, 1971: 110 *). Ce cladogramme montre également que le genre *Geochelone* (s.s.) est paraphylétique; une stricte application du principe exigeant que la nomenclature reflète la phylogénèse implique de modifier certaines combinaisons. L'action la plus conservatrice, celle qui respecte au mieux la stabilité de la nomenclature, consiste à reconnaître des sous-genres: le genre *Geochelone* (s.s.) comprend ainsi le sous-genre *Geochelone* (*G. (G.) elegans*, *G. (G.) platynota*), le sous-genre *Centrochelys* Gray, 1872 (*G. (C.) sulcata*), le sous-genre *Stigmochelys* Gray, 1873 (*G. (S.) pardalis*), le sous-genre *Cylindraspis* (Tortues des Mascareignes). Nous utilisons toutefois *Cylindraspis* au rang de genre, pour simplifier la nomenclature tout en rappelant l'originalité des Tortues des Mascareignes. Notons enfin que le genre comprenant les Tortues de Madagascar est *Astrochelys* Gray, 1873 et non *Astrochelys* Gray, 1874.

— EVOLUTION DE CYLINDRASPIS.

Les affinités de *Cylindraspis* avec les «*Geochelone*» africains, plus particulièrement avec *G. pardalis*, peu apparentes à première vue, sont somme toute logiques, puisque cette dernière espèce est actuellement représentée dans toute l'Afrique orientale (littoral de l'océan Indien), depuis l'Ethiopie jusqu'à l'Afrique du Sud. En réalité, la plupart des spécialisations de *Cylindraspis* sont déjà ébauchées chez *G. pardalis* (parfois chez la plupart des spécimens examinés seulement, comme la crête cylindraspidienne) et l'étaient chez leur ancêtre commun; l'«insularisation» a masqué certains caractères: ainsi, les écailles fortement saillantes des avant-bras, les éperons des cuisses se sont effacés, mais l'écaillure de la face antérieure des avant-bras demeure nettement hétérogène. Un point délicat dans ce rapprochement phylogénétique réside dans la différence d'évolution des plaques neurales: celles des *G. pardalis* actuelles sont toujours, semble-t-il, régulièrement tétra et octogonales, celles des *Cylindraspis* «actuels» sont davantage indifférenciées: les quelques spécimens sur lesquels on peut examiner ce caractère présentent une seule plaque octogonale (la 2ème: *C. graii*; la 4ème: *C. vosmaeri*; la 6ème: *C. borbonica*!). Mais il se peut 1) que le caractère «plaques bien différenciées» était mal fixé chez le ou les ancêtres de *Cylindraspis* ou bien 2) que ce caractère ait régressé chez les Tortues des Mascareignes. Un peuplement insulaire établi à partir d'une population infime d'immigrants, dont les premiers descendants n'ont plus d'échanges génétiques régulateurs, peut montrer d'importantes modifications apparemment «aberrantes». Il se pourrait enfin, mais c'est peu vraisemblable, que *Cylindraspis* ait une histoire et un isolement beaucoup plus

* Cet auteur montre ainsi nettement l'existence d'un groupe monophylétique incluant *Ch. chilensis* et *Ch. complexe nigra*; si cette monophylie est confirmée, il apparaît que la fermeture postérieure de la fenêtre postotique s'est cette fois encore développée indépendamment dans deux groupes d'une même lignée, *Ch. complexe nigra* d'une part, *Ch. carbonaria-denticulata* d'autre part.

FIG. 19. Relations phylogénétiques présumées des espèces du genre *Cylindraspis*

- I — Cladogramme établi à partir de caractères crâniens.
- II — Cladogramme établi à partir de caractères non crâniens.
- III — Cladogramme définitif tenant compte de l'ensemble des caractères.

Caractères dérivés diagnostiques

- A: maxillaire denté; tubercules odontoïdes; surface dentaire complémentaire; soc épiplastral, gulaires non fusionnées; profil de la dossière étiré et déprimé entre V4 et V5; ongle caudal (*Cylindraspis* ancestral).
- B: profil antérieur de la dossière horizontal.
- C: fenêtre postotique cachée en vue postérieure (par l'opisthotique).
- D: surface dentaire complémentaire externe; 3 crêtes triturantes dentaires, 2 maxillaires.
- E: gulaires divergentes (σ uniquement?); allègement de la carapace.
- F: fusion ventrale des gulaires.
- G: développement considérable de M7, aux dépens de M6.
- H: effacement de la crête du *cavum tympani* en avant de l'incisure du stapes.
- I: fusion complète des gulaires, perte du soc épiplastral.
- J: perte des carènes de la crête supraoccipitale.
- K: séparation des marginales antérieures.
- L: perte de l'étiement V4-5; bord postérieur des anales (adultes) non échancré et même saillant.
- M: écartement antérieur des surfaces maxillaires; perte des tubercules odontoïdes (constant?); dents maxillaires subégales et régulièrement espacées.
- N: allongement des anales (sillon médian, par rapport à la suture xiphiplastrale médiane).
- O: augmentation de l'importance de la circulation palatine: vaste *foramen carotico-laterale*; allongement antérieur de la région prémaxillaire.
- P: réduction (longueur, largeur) de la gulaire; sillon dorsal médian, le long des neurales; allègement de la carapace.
- Q: crête maxillaire sinueuse; courte crête supraoccipitale.
- R: «nanisme»; écailles dorsales plus ou moins déprimées près de leur pourtour.
- S: arcade quadrato-jugale étroite et allongée.
- T: carapace. «saddle-backet».

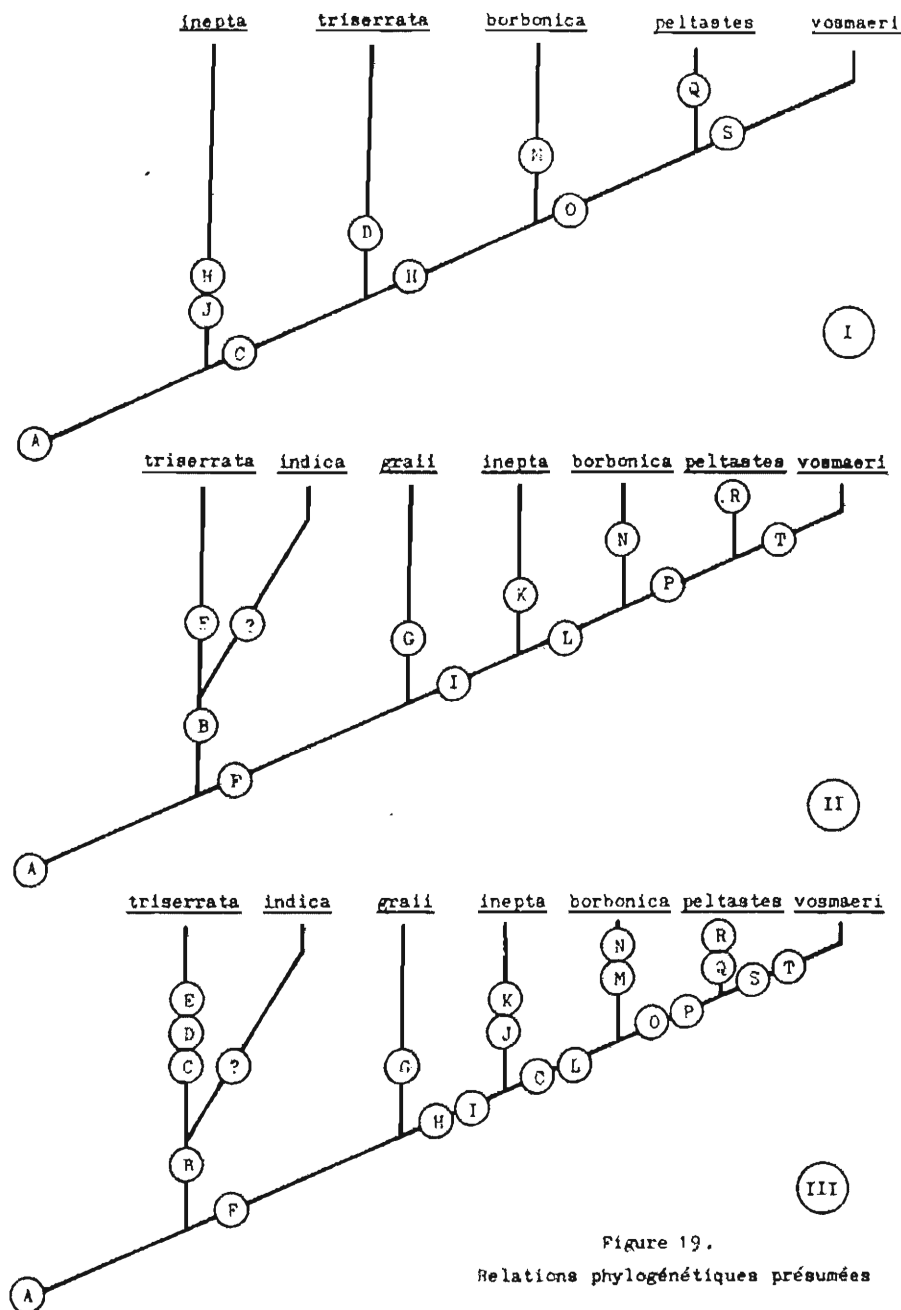


Figure 19.
Relations phylogénétiques présumées
des espèces du genre *Cylindraspis*.

anciens (Eocène), et qu'il ait évolué indépendamment depuis le stock primitif des Testudinidae, dont les neurales étaient peu différenciées (genres *Hadrianus* Cope, *Cheirogaster* Bergounioux ...). La géologie des îles Mascareignes d'une part, le caractère plastique de la différenciation des plaques neurales (elle s'est faite indépendamment dans plusieurs lignées, et demeure fréquemment instable, même actuellement) d'autre part s'opposent, comme le fait aussi la recherche des caractères communs dérivés, à cette dernière éventualité.

De nouvelles questions se posent quand on envisage les modalités de la colonisation insulaire. L'âge connu des Mascareignes (au plus 8 millions d'années pour Maurice, la plus ancienne) indique que cette colonisation est relativement récente. Comment les Tortues ont-elles pu migrer d'Afrique vers les Mascareignes 1) alors que Madagascar est en travers de la route directe, et que ces Tortues ne s'y sont pas établis; 2) alors que les courants marins, notamment le puissant courant sud-équatorial qui baigne les Mascareignes, se dirigent d'est en ouest et qu'ils ont probablement toujours eu la même direction, leur mouvement étant lié à la rotation terrestre? La recherche d'un itinéraire moins direct permet de répondre à cette double question. Le départ d'une Tortue depuis la côte africaine est favorisé en hiver (boréal) par le courant de Mousson de Nord-Est qui, relayé par le courant contre-équatorial, peut entraîner l'animal jusqu'aux Seychelles et au-delà. Ces îles servent éventuellement d'étape, surtout si le vaste plateau granitique qui les supporte est émergé, comme c'est le cas lors des régressions marines. De là, deux aides à la migration se complètent: toujours pendant l'hiver boréal (= été austral), des vents irréguliers mais puissants, ou même de providentiels cyclones, fréquents en cette saison, soufflent vers le Sud-Est, en direction des Mascareignes; le courant Sud-équatorial corrige une éventuelle dérive vers l'Est. Et le trajet est jalonné par plusieurs vastes bancs de hauts-fonds (Fortune, Saya de Malha, Nazareth, Cargados Carajos, Soudan) qui émergent, comme celui des Seychelles, pendant les régressions marines. La crête sous-marine des Mascareignes («Mascarene Ridge») indique donc, vraisemblablement, l'itinéraire suivi par la ou les Tortues migrantes.

L'échec d'une éventuelle colonisation de Madagascar et des Seychelles s'explique par la présence sur ces îles d'un peuplement déjà bien établi d'autres Tortues (*Astrochelys*, *Dipsochelys*): «Si l'aptitude à atteindre l'île n'est pas en défaut et si les biotopes ne manquent pas sur les îles, c'est que l'opposition à la colonisation est d'une autre nature, d'ordre écologique, les candidats à la conquête, étant écartés par quelque facteur puissant lié à l'organisation même des communautés...» (notion de communauté «totalement fermée» thèse de LACK, 1976, citée et étayée par BLONDEL, 1979: 134). Le seul point difficilement explicable, dans cette série d'hypothèses, est l'échec d'une éventuelle colonisation des Mascareignes par *Dipsochelys*, surtout quand l'on connaît les possibilités de disper-

sion (flottaison) de ces Tortues. L'arrivée à Maurice de l'ancêtre des *Cylindraspis* est peut-être l'aboutissement d'un voyage exceptionnel ou unique, dont la probabilité de réussite était infime. Toutefois, bien que les courants à l'Est de la Grande Ile ne soient guère favorables à un tel voyage, un autre vertébré terrestre a réussi lui aussi à quitter Madagascar ou les Seychelles pour s'établir aux Mascareignes: il s'agit d'un Lézard du genre *Phelsuma*, représenté maintenant par plusieurs espèces affines sur cet archipel.

Une fois établis, les *Cylindraspis* ont évolué, le volcanisme favorisant certainement les isolements propices à la spéciation. Les spécialisations extrêmes (cf. crâne de *C. triserrata*) sont apparues certainement très tôt, les changements ultérieurs étant plus subtils (population dense). La surrection de Rodrigues et de la Réunion a permis au genre *Cylindraspis* de s'épanouir définitivement. Les cladogrammes de la figure montrent son évolution probable, en envisageant d'abord séparément celle des crânes et celle des carapaces: pour concilier l'une et l'autre, nous devons admettre que la fermeture de la fenêtre postotique est apparue à deux reprises (ce qui n'a rien d'in vraisemblable, puisqu'il s'agit encore d'un caractère plastique apparu indépendamment dans différentes lignées). Il se révèle que le relèvement de la dossière s'est fait de même indépendamment chez *C. indica* et chez *C. vosmaeri*; la carapace de la première espèce est demeurée peu élevée, et seule la Tortue de Rodrigues est vraiment «saddle-backed».

— EVOLUTION DE *DIPSOCHELYS*.

L'origine de *Dipsoschelys* est plus obscure que celle de *Cylindraspis*, parce que certainement ancienne. Les affinités de ce genre avec *Astrochelys*, à peu près certaines, sont difficiles à démontrer, l'un comme l'autre présentant des caractères symplesiomorphes associés, pour le premier, à une modification de certaines structures crâniennes dont le degré de spécialisation est unique parmi les Tortues terrestres. *Astrochelys* s'est probablement réfugié très tôt à Madagascar, où il a simplement acquis, par la suite, une modification que l'on peut qualifier de «semi-insulaire»: perte des différentes excroissances protectrices cornées (écailles proéminentes des avant-bras, éperons des cuisses), mais conservation d'un plastron «continental», non réduit.

L'évolution de *Dipsoschelys* comprend deux phases, synchrones ou non. L'une concerne la modification de la chambre nasale, et s'est vraisemblablement produite sous un climat particulièrement aride. L'autre, qui se rapporte à l'«insularisation», s'est logiquement opérée sur une île! Que l'ancêtre, commun avec

Astrochelys, vient directement d'Afrique ou bien de Madagascar (comme tend à le prouver les caractères dérivés communs, la large bordure latérale ptérygoïdienne du foramen postérieur de la carotide interne notamment), nous supposons que cette évolution s'est faite aux Seychelles, milieu insulaire suffisamment ancien, accidenté, et relativement proche de ces deux «continents». Les émergences du vaste plateau continental seychellois ont plus tard favorisé l'expansion des *Dipsochelys* et les immersions qui suivaient leur dispersion par l'océan. Le genre a pu coloniser la Grande Ile (d'où provenaient peut-être ses ancêtres), les facteurs étant dans ce cas favorables: courants saisonniers propices, vaste surface, biotopes disponibles, absence de compétiteurs directs établis... Il n'a pu en revanche s'installer en Afrique, malgré des tentatives possibles (selon P. MEYLAN, com. pers., des vestiges attribuables à des Tortues de ce genre ont été recueillis en Afrique orientale). L'invasion de Madagascar a certainement été précoce, puisque l'une des espèces subactuelles de cette île (*D. grandidieri*) possède des ostéodermes (caractère primitif), perdus par les représentants seychellois du genre. Une autre vague colonisatrice, plus récente, a pu permettre à la seconde espèce malgache, *D. abrupta*, de s'établir.

Cette reconstitution, qu'aucun vestige fossile ne vient étayer, frôle parfois la fiction; ce qui est connu avec certitude, c'est l'étonnant pouvoir de dispersion de ces Tortues. Des observations de Tortues ayant migré d'une île à l'autre ont été faites aux Seychelles (VAILLANT, 1899), et l'on sait qu'Aldabra, atoll récent, a été colonisé par les Tortues, submergé entièrement au cours d'une transgression marine, recolonisé, submergé à nouveau, et encore une fois colonisé, ceci en quelques centaines de milliers d'années (TAYLOR & al., 1979). Les Tortues colonisatrices provenaient forcément d'un site continuellement émergé (Seychelles granitiques, Comores, Madagascar?), donc éloigné, et supportaient le voyage. Le nombre de réinstallations en si peu de temps permet d'appréhender le nombre formidable de mouvements et d'échanges de populations de Tortues dans ce secteur de l'océan Indien en plusieurs millions d'années *. Comment peut-on alors espérer aujourd'hui retracer, sans aucun document paléontologique, tous les itinéraires suivis par ces Tortues depuis leur lointain départ d'Afrique?

Enfin, la méconnaissance presque totale de leur ostéologie fait qu'il est encore trop tôt pour tenter d'établir une phylogénèse vraisemblable des espèces du genre *Dipsochelys*. En comparant la carapace des Tortues de Madagascar à celle des Tortues des atolls et à celle des Tortues des îles granitiques, on peut simplement noter une réduction des proportions et un allègement depuis le Sud vers le

* CHEKE (1984: 342) a été contraint d'envisager de la même façon des itinéraires complexes pour expliquer la spéciation des Lézards du genre *Phelsuma* aux Seychelles, après avoir noté: «The radiation of *Phelsuma* in the Seychelles has presented students of the genus with considerable problems, both in terms of classification and understanding of the distribution».

Nord. La clé de détermination proposée (Tableau 8) rappelle et précise les différences observées.

V. CONCLUSION

Ces quelques résultats, encore bien fragmentaires, nous montrent que sur les archipels des Seychelles et des Mascareignes les Tortues terrestres avaient pu, comme aux Galápagos, prospérer et s'épanouir. Soumises à une spectaculaire évolution rayonnante, ces Tortues ont montré qu'elles pouvaient ne pas être — contrairement à cette opinion que l'on a trop généralement à leur endroit — ces animaux incapables de se transformer, à la morphologie désespérément stable, sans avenir évolutif. Malheureusement, l'Homme est arrivé encore trop tôt sur ces îles longtemps ignorées, et il y a maintenant à peu près entièrement détruit cette merveilleuse mais fragile création de la Nature.

VI. REMERCIEMENTS

Nous remercions ben sincèrement tous ceux qui nous ont aidé dans la réalisation de cette étude, notamment F. DE BROIN (Paris), E.N. ARNOLD (Londres), E.R. BRYGOO (Paris) et E. JIMÉNEZ-FUENTES (Salamanque), ainsi que tous nos collègues et amis du «Premier Colloque sur les Tortues Fossiles», en particulier E. GAFFNEY, R. HIRAYAMA, T. KOTSAKIS, P. MEYLAN, M. MŁYNARSKI, P. PRITCHARD, H. SCHLEICH et R. WOOD.

BIBLIOGRAPHIE

Les chiffres entre parenthèses renvoient aux chapitres concernés.

- ANONYME (1979a): Carte marine n° 6673, «De l'Archipel des Chagos à Madagascar», 1/3.500.000ème, ex n° INT.702 britannique modifiée (1977). Paris, SHDM (I).
- ANONYME (1979b): Atlas of Pilot Charts Indian Ocean. Washington, Defense mapping Agency, n° 109, 12 cartes. (I, IV).
- ALBRECHT, Ph. W. (1976): The cranial arteries of Turtles and their evolutionary significance. *J. Morph.*, 149: 159-182 (IV).
- ARNOLD, E.N. (1979): Indian Ocean giant Tortoises: their systematics and island adaptations. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B. 286: 127-145 (III).
- ARNOLD, E.N. & R. BOUR, (en préparation): The extinct Tortoises of the Mascarene Islands. *J. Zool.*, London. (III).
- AUFFENBERG, W. (1976): The genus *Gopherus* (Testudinidae). Pt. I. Osteology and relationships of extant species. *Bull. Florida St. Mus., Biol.*, 20 (2): 47-110. (III).

- AUFFENBERG, W. (1971): A new fossil Tortoise, with remarks on the origin of South American Tortoises. *Copeia* (1971) 1: 106-117. (IV).
- BATTISTINI, R., F. LE BOURDIEC & R. LE BOURDIEC (1971): Atlas de Madagascar. *Tananarive, BDA*. PL. 1-60 bis. (I).
- BLONDEL, J. (1979): Biogéographie et Ecologie. *Paris, Masson*. I-X, 1-173. (IV).
- BOULENGER, G.A. (1889): Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Natural History). *London, British Museum*. I-IX, 1-311. (III).
- (1894): On Remains of an Extinct Gigantic Tortoise from Madagascar (*Testudo grandidieri*, Vailant). *Trans. zool. Soc. London*, XIII, VIII: 305-311, pl. XXXIX-XLI. (III).
- BOUR, R. (1978): Les Tortues des Mascareignes: description d'une espèce nouvelle d'après un document (Mémoires de l'Académie) de 1737 dans lequel le crâne est figuré. *C.r. hebd. Séances Acad. Sc.*, Paris, 287 D: 491-493, 1 pl. (III).
- (1981a): Etude systématique du genre endémique malgache *Pyxis* Bell 1827 (Reptilia, Chelonii). *Bull. Soc. linn. Lyon*, 50, 4: 132-134 et 5: 154-176. (IV).
- (1981b): Histoire de la Tortue terrestre de Bourbon. *Bull. Acad. I. Réunion*, 25 (1979-1980): 97-147. (II).
- (1982): Contribution à la connaissance des Tortues terrestres des Seychelles: définition du genre endémique et description d'une espèce nouvelle probablement originaire des îles granitiques et au bord de l'extinction. *C.r. hebd. Séances Acad. Sc.*, Paris, 295 III: 117-122 (III).
- (1984a): Taxonomy, History and Geography of Seychelles Land Tortoises and Fresh-water Turtles, in *Biogeography and Ecology of the Seychelles Islands*, D.R. STODDART ed. The Hague, Junk, p. 281-307 (II, III).
- (1984b): L'identité de *Testudo gigantea* SCHWEIGGER, 1812 (Reptilia, Chelonii). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4, 6, A, 1: 159-175. (III).
- (1984c): Les Tortues terrestres géantes des îles Seychelles granitiques. *Amphibia-Reptilia*, 4, 2 (sous presse). (II, III).
- (1984d): Données sur la répartition géographique des Tortues terrestres et d'eau douce aux îles Maurice et Rodrigues. *Mauritius Inst. Bull.*, 10, 1: 75-102. (II).
- (1984e): Les Tortues géantes subfossiles de Madagascar: étude historique. MS 50 p. (II).
- BOURN, D. & M.J. COE (1978): The size, structure and distribution of the giant Tortoise population of Aldabra. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B. 282: 139-175. (III).
- BRAITHWAITE, C.J.R., J.D. TAYLOR & W.J. KENNEDY (1973): The evolution of an atoll: the depositional and erosional history of Aldabra. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B. 266: 307-340, pl. 33-38, 1 carte h.t. (IV).
- BURLEIGH, R., K. MATTHEWS & J. AMBERS (1982): British Museum Radiocarbon Measurements XIV. *Radiocarbon*, 24, 3: 229-261. (III).
- CHEKE, A.S. (1984): Lizards of the Seychelles, in *Biogeography and Ecology of the Seychelles Islands*, D.R. STODDART ed. The Hague, Junk, p. 331-360. (IV).
- CUVIER, G. (1824): Recherches sur les Ossements fossiles. 2ème éd. Paris, Dufour et d'Ocagne. V, II: 1-547, pl. I-XXXIII. (III).
- DEPOS DU RAU, J., J.F. DUPON, D. LEFÈVRE & W. BERTILE (éd.) (1979): Atlas des Départements Français d'Outre-mer. I. La Réunion. Bordeaux-Talence, CNRS et Paris, IGN. Pl. 1-37. (I).
- DESCHAMPS, H. (1972): Histoire de Madagascar. Paris, Berger-Levrault. 1-358, pl. h.t. (I).
- DUMÉRIL, A.M.C. & G. BIBRON (1835): *Erpétologie générale ou Histoire naturelle des Reptiles*. Paris, Roret. II. i-ii, 1-680. (III).
- DUPON, J.F. (1969): Recueil de documents pour servir à l'histoire de Rodrigues. Mauritius Archives Publications, n° 10. Port-Louis, R. Coquet. 1-100, cartes 1-2, pl. 1-3. (I, II).

- FAUVEL, A.A. (1909): Unpublished documents of the history of the Seychelles Islands anterior to 1810. Mahé, Government Printing Office. I-XXXI, 1-417 (+ 1-5). (I, II).
- FILLIOT, J.M. (1983): Histoire des Seychelles. Paris, République française. 1-225, 1 carte h.t. (I).
- FRAZIER, J.G. (1971): Behavioral and ecological observations on giant Tortoises on Aldabra atoll. Ph. D. thesis, unpublished. Oxford, Merton College. I-XIX, 1-175. (III).
- GADOW, H. (1894): On the Remains of some Gigantic Land Tortoises, and of an extinct Lizard recently discovered in Mauritius. *Trans. Lin. Soc. London*, 2 (Zoology), XIII, VIII: 313-324, pl. XLII-XLIV. (III).
- GAFFNEY, E.S. (1975): A phylogeny and classification of the higher categories of Turtles. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 155, 5: 387-436. (IV).
- (1979): Comparative cranial morphology of recent and fossil Turtles. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 164, 2: 65-376. (IV).
- GAYMER, R. (1968): The Indian Ocean giant Tortoise *Testudo gigantea* on Aldabra. *J. Zool.*, London, 154: 341-363. (III).
- GRAY, J.E. (1874): On the Skulls and Alveolar Surfaces of Land-Tortoises (*Testudinata*). *Proc. Zool. Soc. London* (1873): 722-728, pl. LX. (IV).
- GUET, M.I. (1888): Les origines de l'île Bourbon et la colonisation française à Madagascar. Paris, Ch. Bayle. I-XLVII, 1-303. (I, II).
- GÜNTHER, A.C.L.G. (1875): The gigantic land Tortoises of the Mascarene and Galapagos Islands. II. *Nature*, London (29.VII.1875): 259-261. (III).
- (1877): The gigantic land Tortoises (living and extinct) in the Collection of the British Museum. London, British Museum. I-VI, 1-96, pl. I-LIV. (II, III).
- (1898): The President's Anniversary Address. *Proc. Linn. Soc. London* (1897-1898 session): 14-29. (II).
- HADDON, A.C. (1881): On the Extinct Land-Tortoises of Mauritius and Rodriguez. *Trans. Linn. Soc. London*, 2 (Zoology), II, IV: 155-163, pl. XIII. (III).
- LIONNET, J.F.G. (1972): The Seychelles. Newton Abbot, David & Charles. 1-200. (I).
- (1984): Observations d'histoire naturelle faites aux Seychelles en 1768 au cours de l'expédition Marion Dufresne. *Mauritius Inst. Bull.*, 10, 1 (sous presse). (II).
- LOUGNON, A. (1970): Sous le signe de la Tortue. Voyages anciens à l'île Bourbon (1611-1725): 3ème éd. Saint-Denis, J. Gérard. 1-284. (II).
- LOVERIDGE, A. & E.E. WILLIAMS (1957): Revision of the African Tortoises and Turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. comp. Zool.*, Harvard, 115: 161-557, pl. 1-18. (III, IV).
- LOW-NAM, A. & D. LEBON (éd.) (1983). Atlas for Seychelles. London, Macmillan. 1-41. (I).
- MCDOWELL, S.B. (1961): On the major arterial canals in the ear region of testudinoid Turtles and the classification of the Testudinoidea. *Bull. Mus. comp. Zool.*, Harvard, 125, 2: 23-39. (IV).
- NORTH-COOMBES, A. (1971): The Island of Rodrigues. Port-Louis, A. North-Coombes. I-X, 1-337, pl. et 3 cartes h.t. (I, II).
- (1979): The vindication of François Leguat. Port-Louis, Service Bureau. I-XXXVII, 1-254. (I, II).
- (1980): La découverte des Mascareignes par les Arabes et les Portugais. Port-Louis, Service Bureau. I-X, 1-175, Pl. 1-14. (I).
- PITOT, A. (1905): T'Eylandt Mauritius. Esquisses historiques (1598-1710). Port-Louis, Coignères. I-III, 1-372, I-XV, pl. 1-20. (I, II).
- ROTHSCHILD, W. (1915): On the gigantic land Tortoises of the Seychelles and Aldabra-Madagascar group with some notes on certain forms of the Mascarene group. *Nov. Zool.*, XXII: 418-442, pl. XXIII-LXXVI. (II, III).
- SAUZIER, Th. (1893): Les Tortues de terre gigantesque des Mascareignes et de certaines autres îles de la mer des Indes. Paris, Masson. 1-32. (II).

- (1899): Notes sur l'origine de la Tortue terrestre géante *T. hololissa* Günther. *Bull. Soc. zool. France*, XXIV: 138-142. (II).
- STODDART, D.R. & J.F. PEAKE (1979): Historical records of Indian Ocean giant Tortoises populations. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B. 286: 147-158, appendix: 159-160. (II).
- TAFFORET, J. (1726): Relation de l'Isle Rodrigue. MS, Archives nationales, Paris, et in Nouveaux documents sur l'époque de la disparition de la faune ancienne de l'île Rodrigue, A. MILNE EDWARDS, 1875. *Ann. Sc. nat.*, Paris, (6), II, 4: 1-20. (II).
- TAYLOR, J.D., C.J.R. BRAITHWAITE, J.F. PEAKE & E.N. ARNOLD (1979): Terrestrial faunas and habitats of Aldabra during the late Pleistocene. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B. 286: 47-66, pl. 1. (IV).
- TOUSSAINT, A. (1961): Histoire de l'Océan Indien. Paris, PUF. 1-286. (I).
- (1972): Histoire des Iles Mascareignes. Paris, Berger-Levrault. 1-351. (I).
- VAILLANT, L. (1885): Remarques complémentaires sur les Tortues gigantesques de Madagascar. *C.r. hebdomadaire des Séances Acad. Sc.*, Paris, 100: 874-877. (III).
- (1893): Les Tortues éteintes de l'île Rodriguez d'après les pièces conservées dans les galeries du Muséum. Paris, Imprimerie nationale. 1-37, pl. 1-III.
- (1899): Nouveaux documents historiques sur les Tortues terrestres des Mascareignes et des Seychelles. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 5: 18-23. (IV).
- VENKATASAMY, D. (ed.) (1978): Atlas for Mauritius. London, Macmillan. 1-33 (I).
- VISDELOU-GUIMBEAU, G. DE (1948): La découverte des îles Mascareignes. Port-Louis. I-XII, 1-65, pl. I-VIII, front. (I, II).
- WERMUTH, H. & R. MERTENS (1977): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. *Das Tierreich*, Berlin, 100: 1-XXVII, 1-174. (III).
- WILLIAMSON, M. (1981): Island Populations. Oxford, Oxford University Press. 1-XI, 1-286. (IV).