

Euclastidae n. fam. (Chelonioidea)  
et première mention d'*Euclastes* Cope, 1867  
dans le Paléocène du bassin de Paris (France)

France de LAPPARENT DE BROIN, Hugo MAREK,  
Pascal BARRIER & Cyril GAGNAISON



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Gilles Bloch,  
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Didier Merle

RÉDACTEUR ASSOCIÉ / *ASSOCIATE EDITOR*: Sylvain Charbonnier

ASSISTANT DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Emmanuel Côté (geodiv@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Emmanuel Côté

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Christine Argot (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)  
Beatriz Azanza (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid)  
Raymond L. Bernor (Howard University, Washington DC)  
Henning Blom (Uppsala University)  
Gaël Clément (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)  
Ted Daeschler (Academy of Natural Sciences, Philadelphie)  
Cédric Del Rio (Muséum national d'Histoire naturelle)  
Gregory D. Edgecombe (The Natural History Museum, Londres)  
Ursula Göhlich (Natural History Museum Vienna)  
Jin Meng (American Museum of Natural History, New York)  
Brigitte Meyer-Berthaud (CIRAD, Montpellier)  
Zhu Min (Chinese Academy of Sciences, Pékin)  
Isabelle Rouget (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)  
Sevket Sen (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, retraité)  
Stanislav Štamberg (Museum of Eastern Bohemia, Hradec Králové)  
Paul Taylor (The Natural History Museum, Londres, retraité)

COUVERTURE / *COVER*:

Réalisée à partir des Figures de l'article/*Made from the Figures of the article.*

*Geodiversitas* est indexé dans / *Geodiversitas is indexed in*:

- Science Citation Index Expanded (SciSearch®)
- ISI Alerting Services®
- Current Contents® / Physical, Chemical, and Earth Sciences®
- Scopus®

*Geodiversitas* est distribué en version électronique par / *Geodiversitas is distributed electronically by*:

- BioOne® (<http://www.bioone.org>)

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Geodiversitas* sont référencés par /  
*Articles and nomenclatural novelties published in Geodiversitas are referenced by*:

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

*Geodiversitas* est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris  
*Geodiversitas is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris*

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish: Adansonia, Zoosystema, Anthropozoologica, European Journal of Taxonomy, Naturae, Cryptogamie sous-sections Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol*

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle  
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)  
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40  
diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2025  
ISSN (imprimé / *print*): 1280-9659/ ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9395

# Euclastidae n. fam. (Chelonioidea) et première mention d'*Euclastes* Cope, 1867 dans le Paléocène du bassin de Paris (France)

France de LAPPARENT DE BROIN

Département Origines et Évolution, CR2P UMR 7207 (MNHN, CNRS, Sorbonne Université),  
Muséum national d'Histoire naturelle, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
france.lapparent@sfr.fr (auteur correspondant)

Hugo MAREK

Université de Lorraine, UMR-CNRS 7359 GeoRessources,  
boîte postale 239, F-54506 Vandœuvre-les-Nancy (France)  
hugo.marek@univ-lorraine.fr

Pascal BARRIER  
Cyril GAGNAISON

Institut Polytechnique UniLaSalle Beauvais, Collège Géosciences,  
Unité Bassins-Réservoirs-Ressources (B2R [GeNumEr] U2R 7511),  
UniLaSalle-Université de Picardie Jules Verne, boîte postale 30313,  
19 rue Pierre Waguët, F-60026 Beauvais cedex (France)  
pascal.barrier@unilasalle.fr/cyril.gagnaison@unilasalle.fr (auteur correspondant)

Soumis le 17 juillet 2023 | accepté le 29 mai 2024 | publié le 19 juin 2025

urn:lsid:zoobank.org:pub:BCB36010-80BF-4862-B611-7B6561431B78

Lapparent de Broin F. de, Marek H., Barrier P. & Gagnaison C. 2025. — Euclastidae n. fam. (Chelonioidea) et première mention d'*Euclastes* Cope, 1867 dans le Paléocène du bassin de Paris (France). *Geodiversitas* 47 (10): 409-464. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2025v47a10>. <http://geodiversitas.com/47/10>

## RÉSUMÉ

Deux nouveaux dentaires de tortues marines Chelonioidea Opper, 1811, provenant de deux sites du Paléocène du bassin de Paris (Oise), représentent la plus ancienne occurrence européenne du genre *Euclastes* Cope, 1867, avec *Eu. wielandi* (Hay, 1908) à Laversines (Danien), et *Eu. montenati* n. sp. à Therdonne (Thanétien). La famille des Euclastidae n. fam. est érigée et comprend les genres *Euclastes* Cope, 1867 (espèce type *Eu. platyops* Cope, 1867), *Mexichelys* Parham & Pyenson, 2010 (espèce type *Mexichelys coahuilaensis* (Brinkman, Aquillon-Martinez, De Leon da Vila, Jamniczky, Eberth & Colbert, 2009) et *Pacificchelys* Parham & Pyenson, 2010 (espèce type *Pacificchelys hutchisoni* (Lynch & Parham, 2003), *Erquelinnesia* Dollo, 1887 (espèce type *Erquelinnesia gosseti* (Dollo, 1886)) et *Glossochelys* Seeley, 1871 (espèce type *Glossochelys planimentum* (Owen, 1842)). Elle correspond au « groupe Euclastes » de Jalil *et al.* (2009) et au « clade Euclastes » de Parham (2005) et inclut des taxons précédemment placés dans les Osteopyginae Zangerl, 1953 (genre type *Osteopygis* Cope, 1868) qui est une sous-famille chimère. En effet, Zangerl (1953) a inclus dans l'espèce type *Osteopygis emarginatus* Cope, 1869 (dont l'holotype est un postcrânien non chélonioïde) des espèces de mêmes niveaux (Paléocène, New Jersey) mais fondées sur des crânes chélonioïdes. Au sein de la nouvelle famille, sont reconnus deux groupes informels, ceux d'*Euclastes* et d'*Erquelinnesia*, genre également présent dans le Paléocène du bassin de Paris. Parmi les Chelonioidea, dont les différents types de palais secondaire sont examinés, les Euclastidae n. fam. sont différenciés des Toxocheyidae Baur, 1895 *sensu* Zangerl (1953), et des Cheloniidae Opper, 1811. Les sites de récolte sont étudiés : pour la première

**MOTS CLÉS**  
Osteopygis-Euclastes,  
Erquelinnesia,  
Euclastidae,  
Pleurodira,  
palais secondaire,  
régime,  
bassin de Paris,  
Danien,  
Thanétien,  
corrélations  
lithologiques,  
paléoenvironnement,  
famille nouvelle.

fois sont mises en évidence les corrélations lithologiques entre les couches du calcaire du Danien de Laversines et des sables de Bracheux du Thanétien de Bracheux (Butte de la Justice), de Therdonne (Oise) et de Rollot (Somme). Sont montrées les transgressions successives de la mer au Danien et au Thanétien dans le bassin de Paris. Les contextes stratigraphique, lithologique, paléogéographique et environnemental (faunes associées, régime alimentaire broyeur) sont étudiés. Le niveau marin franc à Bracheux et Rollot, à *Erquelinnesia*, est distingué de celui à *Euclastes* de Laversines et Therdonne, ce dernier plus littoral à apports continentaux, dont un pleurodire nouveau ?cf. Bothremydidae. La distribution mondiale des Euclastidae n. fam. est examinée.

#### ABSTRACT

*Euclastidae n. fam. (Chelonioidea) first occurrence of Euclastes Cope, 1867 in the Paleocene of the Paris Basin (France).*

Two new Chelonioidea Oppel, 1811 marine turtle dentaries from two Paleocene sites in the Paris Basin (Oise) represent the oldest European occurrences of the genus *Euclastes* Cope, 1867, along with *Eu. wielandi* (Hay, 1908) from Laversines (Danian), and *Eu. montenati* n. sp. from Therdonne (Thanetian). The family Euclastidae n. fam. is erected and includes the genera *Euclastes* Cope, 1867 (type species *Eu. platyops* Cope, 1867), *Mexichelys* Parham & Pyenson, 2010 (type species *Mexichelys coahuilaensis* (Brinkman, Aquillon-Martinez, De Leon da Vila, Jamniczky, Eberth & Colbert, 2009)) and *Pacifichelys* Parham & Pyenson, 2010 (type species *Pacifichelys hutchisoni* (Lynch & Parham, 2003)), *Erquelinnesia* Dollo, 1887 (type species *Erquelinnesia gosseleti* (Dollo, 1886)) and *Glossochelys* Seeley, 1871 (type species *Glossochelys planimentum* (Owen, 1842)). It corresponds to the “Euclastes group” of Jalil *et al.* (2009) and the “Euclastes clade” of Parham (2005) and includes taxa previously placed in the Osteopyginae Zangerl, 1953 (type genus *Osteopygis* Cope, 1868), which is a chimaeric subfamily. Indeed, Zangerl (1953) included in the type species *Osteopygis emarginatus* Cope, 1869 (whose holotype is a non-chelonioid postcranial) species from the same levels (Paleocene, New Jersey) but with chelonioid skulls. Within the new family, two informal groups are recognized, those of *Euclastes* and *Erquelinnesia*, a genus also present in the Paleocene of the Paris Basin. Among the Chelonioidea, whose various secondary palate types are examined, the Euclastidae n. fam. is differentiated from the Toxocheyidae Baur, 1895 *sensu* Zangerl (1953) and the Cheloniidae Oppel, 1811. The Euclastidae sites are studied: for the first time, lithological correlations are highlighted between the Danian limestone beds from Laversines and the Thanetian Bracheux sands from Bracheux (Butte de la Justice), Therdonne (Oise) and Rollot (Somme). The successive transgressions of the Danian and Thanetian seas in the Paris Basin are illustrated. Stratigraphic, lithological, paleogeographic and environmental contexts (associated faunas, crushing diet) are studied. The distinctly marine level at Bracheux and Rollot, with *Erquelinnesia*, is distinguished from that with *Euclastes* from Laversines and Therdonne, the latter more littoral with continental inputs, including a new pleurodire ?cf. Bothremydidae. The worldwide distribution of Euclastidae n. fam. is examined.

#### EXTENDED ABSTRACT

#### INTRODUCTION

Here are described two new specimens of turtles from France (Europe), of the superfamily Chelonioidea Oppel, 1811, hyperfamily Chelonioides Oppel, 1811, this including separated Chelonioidea Oppel, 1811 and Dermochelyoidea Fitzinger, 1843. They proceed from two localities of the Paleogene (Paleocene): Beauvais area, Oise, department, Picardie province, Hauts-de-France region, Paris Basin, France (Figs 2; 3) (Appendices 1; 2) (precise locations in French version). One specimen, a dentary part from the Danian of Laversines, is attributed to *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) from New Jersey (United States), early Paleocene, Danian. The second one, a dentary part with some shell parts from the Thanetian Sables de Bracheux, Bracheux Formation, Mont Bourguillemont, at Therdonne, is dedicated to our colleague Christian Montenat (1941-2020) (Fig. 1): *Euclastes montenati* n. sp. Both taxa are attributed to a new family Euclastidae n. fam. including the genera *Euclastes* Cope, 1867 (type species *Eu. platyops* Cope, 1867), *Mexichelys* Parham & Pyenson, 2010 (type species *Mexichelys coahuilaensis* (Brinkman, Aquillon-Martinez, de Leon Davila, Jamniczky, Eberth & Colbert, 2009)) and *Pacifichelys* Parham & Pyenson, 2010 (type species *Pacifichelys hutchisoni* (Lynch & Parham, 2003)), *Erquelinnesia* Dollo, 1887 (type species *Erquelinnesia gosseleti* (Dollo, 1886)) and *Glossochelys* Seeley, 1871 (type species *Glossochelys planimentum* (Owen, 1842)). The new family corresponds to the ‘Euclastes clade’ of Parham (2005) or ‘Euclastes group’ of Jalil *et al.* (2009) and includes taxa previously placed in the Oste-

opyginae Zangerl, 1953 (type genus *Osteopygis* Cope, 1868) which is a waste-basked subfamily. In fact, Zangerl (1953) included in the type species *Osteopygis emarginatus* Cope, 1869 (whose holotype is a non-chelonioid postcranial) species from the same levels (Paleocene, New Jersey) but with chelonioid skulls. Within the new family, two informal groups are recognised, those of *Euclastes* and *Erquelinnesia*, a genus also present in the Paleocene of the Paris Basin.

As type species of his sub-family, Zangerl (1953) chose *Osteopygis emarginatus* Cope, 1869, from the Paleocene of New Jersey. However, to the postcranial material constituting the holotype of the species of Cope (1869b), Zangerl (1953) added skull material of several other species from the Paleocene of New Jersey, among which *Lytoloma wielandi* Hay, 1908 (he situated, under the genus name of *Osteopygis*, in the family Thalassemydidae Rüttimeyer, 1873). Lynch & Parham (2003) and Parham (2005) demonstrated the type species of the subfamily of Zangerl was thus a mixture of a not chelonioid taxon (the holotype of *Os. emarginatus* Cope, 1869, actually related to a Eucryptodira incertae sedis cf. “Macrobaenidae” Sukhanov, 1964), and of chelonioid species, constituted of skulls related to *Euclastes platyops* Cope, 1867 (Thanetian of New Jersey): the cranial material attributed by Zangerl to his taxon “*Os. emarginatus*” was neither congeneric nor cofamilial-group with the postcranial assemblage which constituted the original type of *Os. emarginatus*. Parham (2005) reassigned the Danian cranial material part of *Os. emarginatus sensu* Zangerl (1953) to *Lytoloma wielandi*, that then becomes *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) (*Lytoloma* Cope, 1869a being a junior synonym of *Euclastes*). All the cranial part included in the taxon “Osteopyginae”/“Osteopygidae”, and closely related material of other world turtles, have been notably united in “durophagous stem cheloniids” (Parham 2005) (see French version).

The new French material is described and particularly compared to the historical *Euclastes wielandi* material (Hay 1908; Zangerl 1953) and to other taxa (Table 1) which are associated in the Euclastidae n. fam. Also including the genus *Erquelinnesia* Dollo, 1887 (Parham & Fastovsky 1997; Zangerl 1971), known from Erquelinnes (Belgium, Hainaut), and a *Euclastes* skull from the Maastrichtian from Morocco (*Rhetechehys* sp. in Gmira 1995: Fig. 14) (MNHN.F.MOC150, firstly figured). *Erquelinnesia* has also been previously attested in the Paleocene (Thanetian) of France, at Butte de la Justice of Bracheux in Beauvais (Oise) (specimen MNHN.F.BPT60) and Rollot (Somme) (specimen MNHN.F.BPT46 (Lapparent de Broin 2001) (Figs 2-14). These reports were the first known European Euclastidae n. fam. before the present discovery of *Euclastes* at Laversines and Therdonne.

Differences and conformities between the members of the new family and other morphologically related Chelonioidea, basing on the presence of a cranial secondary palate, are given, being focused here on enough known skulls. The compared morphology of the specimens and elevation of the “*Euclastes* clade” to Euclastidae n. fam. are developed, the diagnosis of the group is emended, as far as the snout and lower jaw material is concerned, and other skeletal parts characters (already known) are briefly examined. The aim is not to reconsider the content in genera and species of the new family. The family, being newly nominated by partial substitution to the taxon “Osteopyginae”, the emended diagnosis follows that of “Osteopyginae”, as notably reconsidered from the type species *Euclastes wielandi* by Hirayama & Tong (2003) (as “*Osteopygis emarginatus*”), species to which we attribute the new Danian French material, after comparison with the New Jersey type material of the species in Hay (1908) and Zangerl (1953). The geology of the localities, the fossil assemblages, eventually including associated tetrapods (crocodile, *Trionyx* Geoffroy Saint-Hilaire, 1809, and including a new Podocnemidoid turtle and an indetermined mammal at Therdonne) are examined. Considering the distribution of the new family in the world according to the stratigraphical data, paleoenvironmental and paleogeographical considerations are given (references in French version).

## GEOLOGICAL AND STRATIGRAPHICAL SETTING (Figs 2-6; Appendix 3)

The new turtle fossils of this study, come from Paleogene formations of the north of the Oise valley (Picardie), in the north of the sedimentary Paris Basin. The French Paleogene formations (dating from the Danian and the Thanetian) can be observed in an area situated between the cities of Beauvais, Compiègne and Montdidier (Figs 2; 3). They outcrop north of several valleys, or as witness buttes on the chalky “plateau picard”. In this studied area, the Danian formations are rare and the Laversines site is one of them (Montenat & Merle 2018). The fossil of *Euclastes*

*wielandi* has been found in a layer of bioclastic limestone with *Lima carolina* d'Orbigny, 1850 shells. The Danian is not complete there, lacking the base and the top, and it includes several facies (Fig. 5). The series is positioned in unconformity on the top of the Campanian chalk, and it underlies the sands of the Bracheux Formation. The paleontological assemblage suggests a marine environment of the upper infralittoral zone with reef patches. In the North of the sedimentary Paris Basin, the Thanetian includes several marine and continental facies. The marine facies include the Bracheux Formation. The fossils turtles from Therdonne, Bracheux (Beauvais, at Butte de la Justice, Oise), and Rollot (Somme) (Fig. 2), have been found in the terrigenous sands of the lower part of this formation. On the three sites, the Bracheux sands are also in unconformity on the top of the Campanian chalk. Those sands have been deposited in environments varying from the backshore (Therdonne) to more frankly marine ones (Bracheux, Rollot) (Fig. 6). Some of their geological strata are highly fossiliferous, where the turtle fossils have been found, and particularly display a large variety of elasmobranchs and notably a variable quantity of preserved mollusks (Appendix 3[Tables S1-S3]). The upper part of the Bracheux Formation is composed of carbonated facies resulting from the regression of the Thanetian sea.

In parallel to the French basin, the Paleogene formations of the Belgian basin start with the carbonated formations of the Mons sedimentary basin which correspond to the Danian, followed by marine sands and continental clays and sands of the Landenian. The early Landenian marine sands of Erquelinnes (Belgium), where the genus of *Erquelinnesia* has been firstly described, are equivalent to the Thanetian marine sands of the Bracheux Formation in the sedimentary Paris Basin, i.e. those of the sites of the Butte de la Justice (Bracheux, Beauvais) and of Rollot, which provided *Erquelinnesia*, and the more continentally marked site of Therdonne, which provided *Euclastes montenati* n. sp. and the new pleurodiran turtle. In Belgium, the upper Landenian continental clays and sands are equivalent to the Sparnacian local stage, early Ypresian (beginning of the Lower Eocene) of the sedimentary Paris Basin which both provided numerous continental turtles.

## SYSTEMATICS

Order TESTUDINES Linnaeus, 1758  
Suborder CRYPTODIRA Cope, 1868  
Hyperfamily CHELONIOIDES Oppel, 1811  
Superfamily CHELONIOIDEA Oppel, 1811

Family EUCLASTIDAE n. fam.

TYPE GENUS. — *Euclastes* Cope, 1867 (type species *Euclastes platyops* Cope, 1867).

INCLUDED GENERA. — *Euclastes* Cope, 1867, *Mexichelys* Parham & Pyenson, 2010, *Pacificchelys* Parham & Pyenson, 2010, *Erquelinnesia* Dollo, 1887, and *Glossochelys* Seeley, 1871 (Table 1; Appendix 1).

### DIAGNOSIS

Chelonioidea with a broad skull, dorsally covered throughout, without nasals. Family characterized by the presence of a secondary palate; the arrangement of the constituting bones is basically in the line of the morphotype of the extant cheloniids (premaxillae, maxillae, lowered vomer ventrally, sutured to palatines, with vomero-palatines choanae).

Autapomorphic characters: Wide skull due to a snout inscribed in a triangle c. equilateral, with flattened lateroanterior faces; wide snout for its length, striking by the large place it occupies in the whole skull (due to the development of the secondary palate both in width and length); palate with extroversed tomial border (low and sloping); undulated palate surface, due to a lateroanterior weak blunt swelling, framing along a curve a weakly concave to flat medioposterior part, corresponding to the opposite reliefs of the lower jaw symphysis, and devoid of triturating crests. Choanae border reaching or beyond the anterior edge of the palatine fossae; triturating surface also developed at the lateroposterior part of the secondary palate, so that the external pterygoid processes are partly up to completely integrated. Mandible wide and posteriorly short for a Chelonioidea; according to the triangular snout, long symphyseal anterior part, short due to the reduction of the dentary branches between symphysis and coronoid process. Symphysis long and wide, overall pentagonal, low, and

tapering in height anteriorly, characteristically ventrally flat, with a regularly short posterior border height between the coronoid processes, devoid of crests and rugosities.

#### INFORMAL SUBDIVISIONS

##### *Informal group Euclastes*

Symphyseal posterior margin close to coronoid process but anterior, due to its relatively shorter length compared to *Erquelinnesia*, and foramen mentale also anterior to this process. The symphyseal dorsal surface is weakly concave and smooth or with a mediodorsal bulge narrowing anteriorly, varying from weak to slightly elevated; the dorsal symphysis is not crested, rarely posteriorly very slightly lowly and finely crested, crests not reaching the posterior edge dominating Meckel's canal; morphotype of secondary palate without junction of the palatines posterior to the vomer.

Genera included: *Euclastes* Cope, 1867, *Mexichelys* Parham & Pyenson, 2010, *Pacificchelys* Parham & Pyenson, 2010 (Table 1; Appendix 1).

##### *Informal group Erquelinnesia*

Symphysis elongated, exceeding the transverse level of the coronoid process. The secondary palate is longer because the palatines are ventrally prolonged, united medially behind the vomer. As a result: choanae very posterior to the front of the palatine fossae, situated at the transverse level of the otic trochlear processes, posteriorly prolonged palatine triturating surfaces, not laterally covering the entire surface of the external pterygoid processes (unknown in *Glossochelys*). Posterior edge of symphysis posterior to coronoid process, but foramen mentale clearly anterior to this posterior edge of the symphysis and more distant relative to it.

Genera included: *Erquelinnesia* Dollo, 1887, *Glossochelys* Seeley, 1871 (Table 1; Appendix 1).

#### DISCUSSION

Some characters of the skull are shared with certain Chelonioida, including extant Cheloniidae: coronoid process very slightly to slightly protruding laterally above the dentary, in relation to the maximal height of the dentary at this point; very small to large dentofacial foramen majus (foramen mentale), situated between a third and a half the height of the dentary.

Other characteristics of the new family require further research. Little is known about the cranial roof at its posterior edge, the large squamosal bones being loosely sutured and not preserved. Little is known about the pattern of the dorsal skull scales. It is known in *Eu. wielandi* (*Osteopygis emarginatus* in Hirayama & Tong 2003) and *Eu. acutirostris* Jalil, Lapparent de Broin, Bardet, Vacant, Bouya, Amaghazaz & Mesloul, 2009, from a transversely divided fronto-parietal scale that elongates postero-medially, at the expense of the shortened median parietal, between the two lateral parietals (Lapparent de Broin *et al.* 2014, 2018: text and supplementary information). The new family Euclastidae n. fam. is identified as distinct from other chelonioid familial taxa. The postcranium links the Euclastidae n. fam. to the Toxochelyidae and the skull (with the mandible) separates it from the Toxochelyidae. The cranial part differs from Toxochelyidae (*s.l.*) principally by the secondary palate presence (exceptionally barely sketched in Toxochelyidae). Postcranial, shell and limbs, is partially known in several euclastid species to be, for the most part, essentially sharing primitive characters known from Toxochelyidae: wide carapace and wide plastron for their length, with short and low plastral processes and short bridges. The cranial part differs from Cheloniidae (*s.l.*) including all the other chelonioid forms having a secondary palate, but it is distinct by its diagnostic characters (Tables 2; 3). Although the base of the secondary palate is made up of the same bones as in the Cheloniidae, the morphotypes differ being in Euclastidae n. fam. derived in its way as soon as the Late Cretaceous at the beginning of these families. In Cheloniidae, the secondary palate is shorter, the external pterygoid processes are posteriorly situated, notably much posterior and reduced in Miocene-extant forms, and they are not integrated in the triturating surface process; cheloniid basicranium and postcranial skeleton are more derived: euclastid paddles are few developed, trochanters of the humerus less derived and less modified in shape, limbs elements relatively less elongated (Parham & Fastovsky 1997; Parham & Pyenson 2010; Zangerl 1971).

To sum up, the new family Euclastidae n. fam. differs from the other families of Chelonioida, notably by the morphology and great degree of development of its relatively long secondary palate, the triangular shape of its snout and mandibular symphysis, with the extroversed snout tomial borders, instead of verticals, and the triturating surfaces being undulated with swellings

without crushing crests, and the ventral symphysis face of the lower jaw being horizontally flat: the whole implicating a particular feeding pattern. The diet followed by the Euclastidae n. fam. is shown to be that of crushing but not strongly durophagous forms (Tables 2; 3).

Genus *Euclastes* Cope, 1867 (Figs 7-14)

DATA, SYNONYMY, DIAGNOSIS  
See French version.

*Euclastes wielandi* (Hay, 1908) (Figs 7; 8; 12; 13) (Appendix 2)

NEW JERSEY TYPE SERIES DATA, NEW JERSEY SPECIMENS  
See French version.

LAVERSINES MATERIAL

*Locality and age*

Laversines, Paleogene, early Paleocene, Danian, Laversines limestones: bioclastic limestone with *Lima carolina* d'Orbigny, 1850, (Montenat & Merle 2018), middle part (Figs 2-6).

MATERIAL EXAMINED

ULB-04A21-10, Lower jaw, dentary part, partial symphysis.

DESCRIPTION

*Material state*

A partial dentary, lacking the anterior part and the lateral posteriormost dentary parts.

*Measures (Table 2)*

By comparison with the New Jersey material (Hay 1908; Zangerl 1953), the Laversines symphysis could have reached a maximal length of 45 mm (Fig. 8 D).

*Comparative morphology*

Superposition of the dorsal dentary face (Figs 7-8, 12) on the New Jersey lower jaw material of “*Osteopygis*”, “*Lytoloma*” and “*Erquelinnesia*” figured in Hay (1908) and of “*Osteopygis emarginatus*” in Zangerl (1953) shows the identity of the Laversines dentary and *Euclastes wielandi* (Hay, 1908). Attribution of the Laversines specimen to the species *wielandi* is also justified by differences with the other species of the informal Euclastes group (*Euclastes s.l.*, *sensu* this paper).

*Euclastes montenati* n. sp. (Figs 9-13; Appendix 2)

ETYMOLOGY

Dedicated to Christian Montenat (1941-2020), UniLaSalle-Beauvais Institut, Geosciences (IGAL), for his great geological contribution, world field great knowledge, and particularly his works on the Paris Basin, among which the Danien stratotype definition, including the Laversines site (Montenat & Merle 2018).

TYPE LOCALITY

Therdonne (Figs 2-6), Mont Bourguillemont quarry, Oise department, Hauts-de-France region, France.

TYPE AGE

Paleocene, Thanetian, middle-upper part (not terminal). Bracheux Formation, Mont Bourguillemont sands, lower level (Fig. 5[4]) (HM discovery). The Formation is posterior to a deposit lacuna, eventual Selandian and/or-basal most Thanetian included.

## DIAGNOSIS

Small species of the family Euclastidae n. fam. known by its small and massive dentary with a relatively wide and short symphysis for its width. Low dentary branch at the coronoid process. Posterior symphyseal border opening into a very short acute angle at the apex, the angle then opening more widely posteriorly, in a rounded fashion. Particularly large foramen dentofaciale majus (foramen mentale), clearly visible by its large opening in front of the fossa masseterica, posterior to the posterior edge of the symphysis.

## DISCUSSION

The new species belongs to the informal *Euclastes* group (see the diagnosis of the family) notably: by its symphysis shorter than that of *Erquelinnesia*, its posterior margin being anterior to the coronoid process and angular in shape; by the foramen mentale being posterior to the posterior margin of the symphysis; and by the undulating dorsal symphyseal surface with a median bulge. The symphysis is shorter in width than in *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) from New Jersey, shown in the figures by Hay (1908), and by Zangerl (1953: pl. 16, fig. 1 as *Os. emarginatus*), whose holotype is YPM 913b, and from Laversines (Fig. 10), and than in all the other species of the family (Table 1), and the coronoid process is lower. The species shares with the mandible of *Eu. wielandi* from Laversines (Figs 8; 12) the general shape of this symphyseal dorsal bulge, broadly rounded without posterior ridges as in most specimens of *Eu. wielandi* from New Jersey, including the holotype YPM.913b of this species.

The holotype of *Euclastes montenati* n. sp. is an adult, the specimen being more massive for a size one third smaller than that of the adults of *Euclastes wielandi* from Laversines and New Jersey.

*Postcranial*

See French version (Fig. 11).

## EUCLASTES WIELANDI CONCEPT

Because several Moroccan Phosphates and other specimens are attributed to this species *Eu. wielandi* (*Os. emarginatus* in Hirayama & Tong 2003) (Parham & Pyenson 2010) with some variations but also differences which are not yet estimated at their exact taxonomic level (intraspecific variations, interspecific differences), the taxon *Euclastes wielandi* might represent a complex of close species, rather than a biological species: however, the jaw specimen of Laversines conforms the species *Euclastes wielandi* holotype of New Jersey, and the new species *Eu. montenati* n. sp. from Therdonne is different from all the other taxa of the family by its relative proportions.

## COMPARISONS OF FRENCH MATERIAL WITH OTHER TURTLES (SEE FRENCH VERSION)

They are particularly led concerning the secondary palate and the implicated diet process. They concern principally several “informal groups” in Cheloniidae beside the Cheloniidae s.s.:

*Allopleuron hofmanni* (Gray, 1831) (Maastrichtian of Maastricht, Netherlands, and of Belgium) and its presumed sister-taxon *Osonachelus decorata* Lapparent de Broin, Murelaga, Farrés & Altimiras, 2014 (Late Eocene, Spain): a very peculiar group by its elongated and highly neotenic shell skeleton.

Paleogene eastern Mesogean *Tasbacka* Nessov, 1987 and Northern European basins “Eochelyinae Moody, 1968” (*Eochelone* Dollo, 1903; *Argillochelys* Lydekker, 1889; and *Puppigerus* Cope, 1870) (Appendix 4). The two later (of Ypresian times) and *Tasbacka* (of Paleocene times) were recorded with *Euclastes wielandi* (*Osteopygis emarginatus* in Hirayama & Tong 2003) in Moroccan Phosphates (Tong & Hirayama 2002; Hirayama & Tong 2003).

Cheloniidae s.s. Miocene-extant forms, including the Miocene cosmopolitan *Trachyaspsis/Syllomus* (see Chesi *et al.* 2007; Hasegawa *et al.* 2005; Lapparent de Broin 2001; Lapparent de Broin *et al.* 2018), probably initiated as soon as Oligocene times and possibly originated in the previous Paleogene group.

Comparisons with extant species are given.

“*Euclastes*” *dowillei* De Stefano, 1902 (Ypresian, Tunisian Phosphates) is excluded from *Euclastes* (it needs a new genus). A morphological relationship with *Eochelone* is considered.

**KEY WORDS**  
*Osteopygis-Euclastes*,  
 Euclastidae,  
 Pleurodira,  
 secondary palate,  
 diet,  
 Paris Basin,  
 Danian,  
 Thanetian,  
 lithological correlation  
 paleoenvironment,  
 new family.

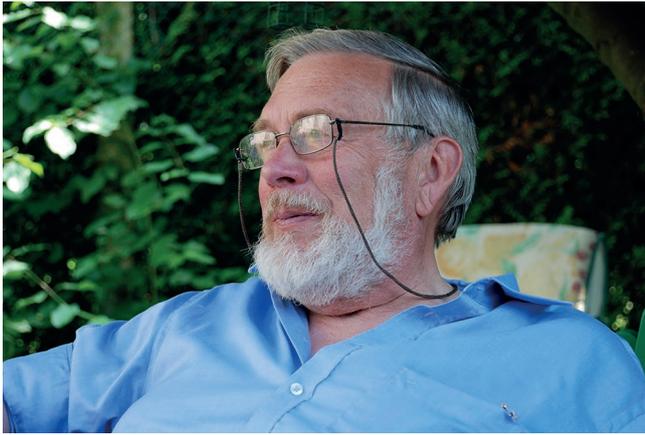


FIG. 1. — Christian Montenat (1941-2020), géologue et Directeur de l'Institut géologique Albert-de-Lapparent (IGAL), en la mémoire de qui nous attribuons le dentaire ULB-04A21-11 de Therdonne: *Euclastes montenati* n. sp. Cliché: Y. Vautier (document UniLaSalle).

## INTRODUCTION

Deux mandibules partielles de tortue, n'incluant que les dentaires, fusionnés en un seul selon la norme chez les chéloniens, ont été récemment découvertes par l'un des auteurs (HM). Les deux spécimens proviennent de deux sites paléogènes du département de l'Oise, région des Hauts-de-France, bassin de Paris, France (Fig. 2). L'un des spécimens, attribué ici à *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) provient du Danien de Laversines. L'autre est du Thanétien de la Formation des sables de Bracheux et des sables du Mont Bourguillemont, à Therdonne (PIC0100, site proche de Beauvais et de Laversines; Fig. 4C). Elle se révèle appartenir à une nouvelle espèce et nous la dédions à notre collègue Christian Montenat (1941-2020), récemment disparu (Fig. 1): *Euclastes montenati* n. sp.

Afin de mieux comprendre les contextes stratigraphiques et paléo-environnementaux de ces deux nouveaux spécimens, la géologie des sites de Laversines et de Therdonne a été détaillée. De nouvelles analyses sédimentologiques ont été effectuées et couplées avec les données bibliographiques. Pour compléter ces informations inédites, il fut pertinent d'y ajouter les contextes géologiques des anciennes carrières de sables thanétiens de Bracheux (PIC0019; Fig. 4B) à Beauvais (Oise) et de Rollot (Somme), d'où proviennent deux autres spécimens précédemment trouvés et appartenant à la même famille que les nouveaux spécimens (Lapparent de Broin 2001) (Annexe 1).

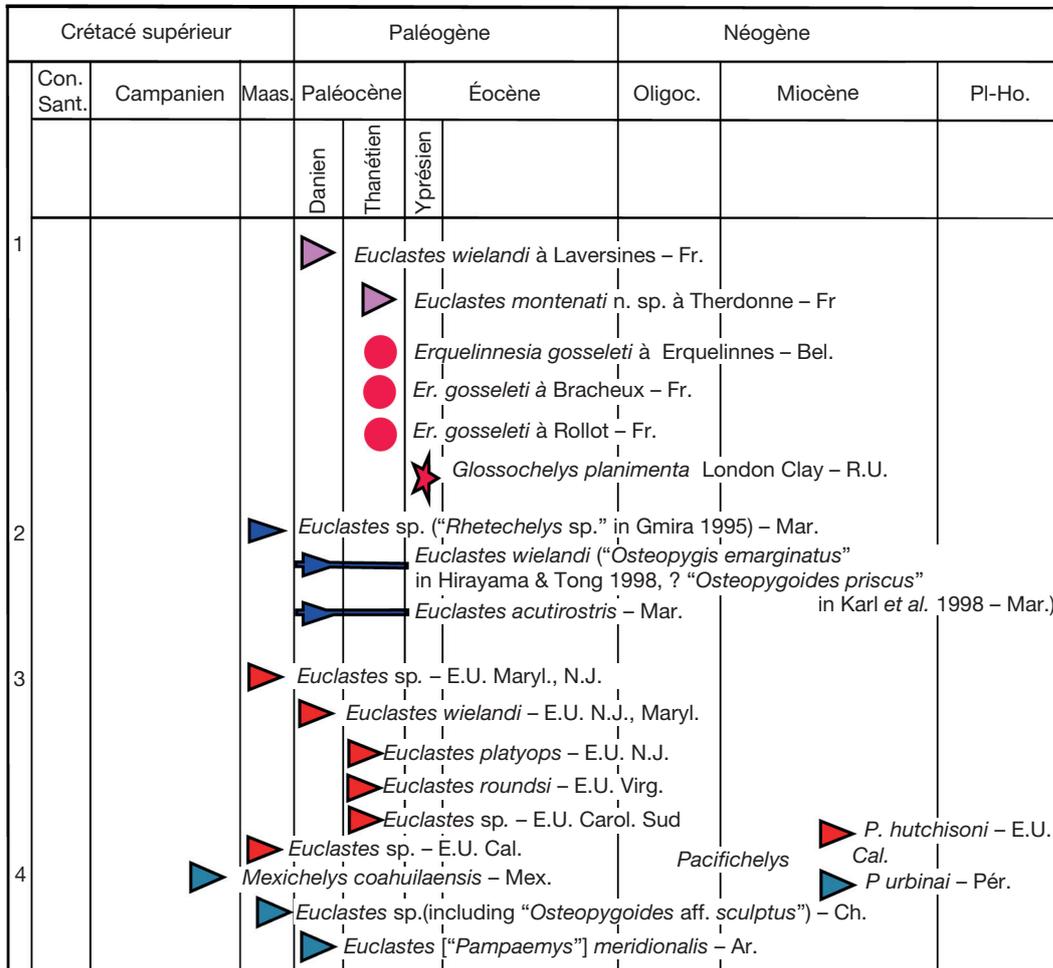
Bien qu'incomplets, les contours et volumes des nouveaux dentaires ne laissent aucun doute sur leur appartenance à l'hyperfamille des Chelonioides Oppel, 1811 (voir Bour & Dubois 1986), superfamille des Chelonioides Oppel, 1811, considérée comme séparée de la superfamille des Dermocheiloidea Fitzinger, 1843 (notamment in Lapparent de Broin *et al.* 2021). La comparaison est menée avec deux autres spécimens de tortues marines précédemment connus dans le bassin de Paris provenant des sables de Bracheux et de Rollot (Figs 2; 3), attribués au genre *Erquelinnesia* Dollo, 1887,

du Landénien inférieur (Thanétien) d'Erquelinnes, Belgique (Fig. 2), sous le nom d'*Er. gosseleti* (Dollo, 1886) (Lapparent de Broin 2001) et référés à un «clade Euclastes» (Parham 2005) ou «groupe Euclastes» (Jalil *et al.* 2009). Nous avons comparé les deux nouveaux spécimens avec d'autres membres de Chelonioides à palais secondaire, impliquant une symphyse mandibulaire allongée susceptible de correspondre à un régime dit «durophage», selon Parham (2005) pour le «clade Euclastes».

Dans le présent travail, les deux fossiles étudiés appartiennent à un ensemble bien identifié de formes, placées auparavant dans différentes familles ou sous-familles suivant les auteurs: Thalassemydidae Zittel, 1889 (Hay 1908), Osteopyginae Zangerl, 1953 (famille des Toxochelyidae), Osteopygidae (in Gaffney & Meylan 1988; Moody 1997; Lapparent de Broin 2001), «Osteopyginae au sein des Cheloniidae» (Fastovsky 1985; Hirayama & Tong 2003); Cheloniidae *sensu lato* (Bonaparte 1832 in Lynch & Parham 2003); «Clade Euclastes», «Durophagous group» (Parham 2005); «Euclastes group in Cheloniidae s.l.» (Jalil *et al.* 2009); Panchelonioides Joyce, Parham, and Gauthier, 2004 and Pan-Cheloniidae Joyce, Parham, and Gauthier, 2004 (PhyloCode classification) «Durophagous stem cheloniids» in Parham & Pyenson (2010), Parham *et al.* (2014). Nous sommes amenés à davantage mettre en évidence une distinction du «groupe» ou «clade» par rapport aux autres formes définies de Chelonioides, dont particulièrement celles de la famille des Cheloniidae actuels à morphologie palatale durophage mais seulement en partie comparable, pour ériger la nouvelle famille des Euclastidae n. fam. (Tableau 1).

Le genre type de la nouvelle famille des Euclastidae, *Euclastes* Cope, 1867, espèce type *Eu. platyops* Cope, 1867, est fondé sur un crâne du Paléocène supérieur (Thanétien) du New Jersey. Zangerl (1953) avait choisi *Osteopygis emarginatus* Cope, 1869b, du Paléocène du New Jersey comme espèce type de sa sous-famille Osteopyginae. Cependant, au matériel post-crânien constituant l'holotype de l'espèce de Cope (1869b), Zangerl (1953) a ajouté du matériel crânien (crâne, mandibule) de plusieurs autres espèces du Paléocène du New Jersey (Hay 1908), parmi lesquelles *Lytoloma wielandi* Hay, 1908. Lynch & Parham (2003) et Parham (2005) ont démontré que l'espèce type *Osteopygis emarginatus* ainsi constituée était une chimère, incluant: 1) un taxon non chélonioïdien (l'holotype d'*Os. emarginatus* Cope, 1869, lequel serait en fait un Eucryptodire *incertae sedis* «cf. Macrobaenidae» Sukhanov, 1964); et 2) des spécimens chélonioïdes crâniens apparentés à *Euclastes platyops* Cope, 1867 (Thanétien du New Jersey). Ainsi, le matériel crânien attribué par Zangerl (1953) à *Os. emarginatus* n'est ni congénérique ni confamilial (famille, groupe-famille) avec l'assemblage postcranien originel de l'holotype d'*Os. emarginatus*. Parham (2005) a réattribué la partie de matériel crânien d'*Os. emarginatus sensu* Zangerl (1953; Danien, New Kersey) à *Lytoloma wielandi* Hay, 1908, espèce placée alors en synonymie avec *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) (*Lytoloma* Cope, 1869 étant un synonyme junior d'*Euclastes*). Tous les spécimens crâniens inclus dans le taxon «Osteopyginae»/«Osteopygidae» *sensu* Zangerl (1953) et

TABLEAU 1. — Répartition des principaux Euclastidae, identifiés au moins au niveau du genre. Répartition géographique. Zone 1, Europe, Bassin anglo-franco-belge: **Bel.**, Belgique; **Fr.**, France; **GB.**, Grande-Bretagne (Angleterre). Zone 2: Afrique, gisements des Phosphates: **Mar.**, Maroc, bassins des Oulad Aboun (Oud Zem) et Ganntour (Benguerir). Zone 3: Amérique du Nord des États Unis: **Cal.**, Californie; **Maryl.**, Maryland; **N.J.**, New Jersey; **S.Carol.**, Caroline du Sud; **Vir.**, Virginie. Zone 4: Amériques du Nord et du Sud, du Mexique à l'Argentine: **Mex.**, Mexique; **Ar.**, Argentine; **Ch.**, Chili; **Pér.**, Pérou. Répartition stratigraphique des Euclastidae n. fam. reconnus: du Crétacé supérieur (Sénonien) au Miocène moyen. **Con.-Sant.**, Coniacien-Santonien; Maas, **Maastrichtien**; **Oligoc.**, Oligocène; **PI-Ho.**, Pliocène-Holocène. **Er.**, *Erquelinnesia*.



le matériel conforme d'autres tortues du monde, ont été, notamment, unis dans le « stem des chéloniides durophages » (Parham 2005).

La sous-famille « Erquelinnesinae Moody, 1970 », citée par Moody (1997: 265, issue d'une thèse inédite), est un *nomen nudum* (comm. pers. Pacaud). Quant à la famille des « Macrobaenidae » Sukhanov, 1964 (continental estuarien d'Asie), elle apparaît maintenant comme paraphylétique (Pérez-García 2020) et n'est pas définie de façon claire.

Du matériel crânien (museau et symphyse mandibulaire correspondante) de divers spécimens de divers sites du New Jersey a été attribué à divers genres : *Osteopygis* (*Os. emarginatus* inclus), *Lytoloma*, et *Erquelinnesia*, notamment in Hay (1908) et Wieland (1904), puis in Zangerl (1953), pour sa sous-famille des Osteopyginae, et ce matériel est attribué à *Euclastes*. Des noms nouveaux d'espèces et des nominations de genres nouveaux ont été créés à côté d'*Erquelinnesia* et de *Glossochelys* en Europe (Tableau 1 ; Annexe 1).

Nous avons été amenés à reconnaître chez les spécimens de mandibule de Laversines et de Therdonne les caractères de la mandibule d'*Euclastes* et particulièrement ceux de l'espèce *Eu. wielandi* du New Jersey, du même âge danien, pour le spécimen de Laversines. Tout le matériel de crâne et de mandibule du Danien du New Jersey réuni sous le nom d'« *Osteopygis emarginatus* » par Zangerl (1953), étant réattribué à *Eu. wielandi* par Parham & Pyenson (2010), nous en comparons ses éléments de mandibule figurés (Hay 1908 ; Zangerl 1953) avec les deux formes de Laversines et de Therdonne ; nous évaluons donc l'appartenance de ces deux dernières à ce genre *Euclastes* sur la base de la mandibule. Avant Lynch & Parham (2003), un nouveau crâne (sans mandibule) d'*Euclastes wielandi* (Hay, 1908) du New Jersey (NJSM 11872), avait été décrit (Fastovsky 1985) sous le nom d'*Osteopygis emarginatus*. Le museau de ce crâne est conforme à celui (YPM.913a) qui accompagne la mandibule holotype (YPM.913b) d'*Euclastes wielandi*: ce qui a permis de faire par comparaison, le lien taxonomique avec

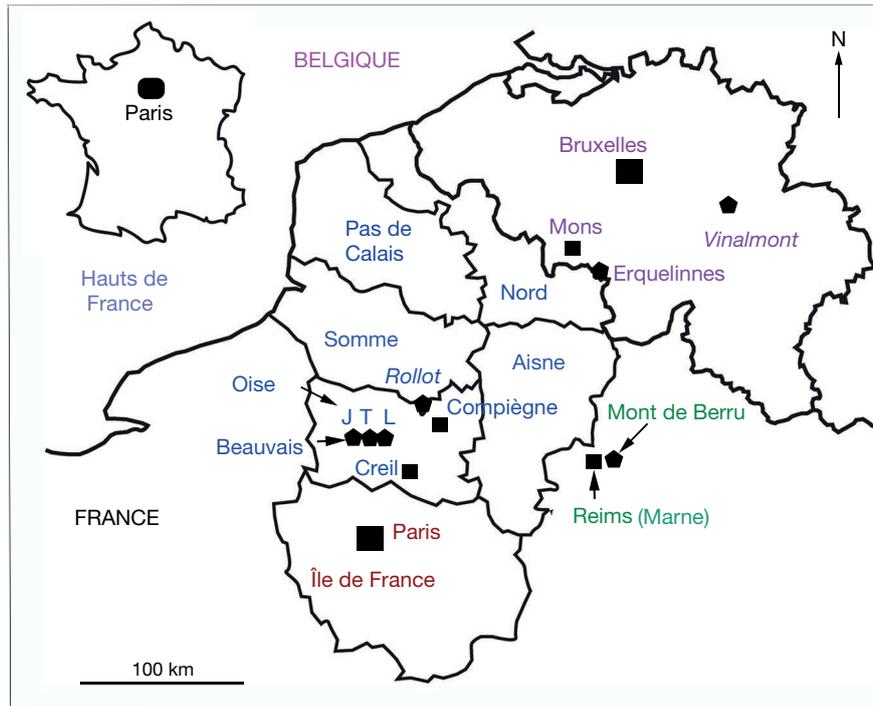


Fig. 2. — Localisation des sites marins-littoraux à Euclastidae n. fam. et de sites continentaux notables sur la carte géographique du Nord du Bassin Parisien et de la Belgique. France, région Hauts-de-France: Oise, Butte de la Justice (J, Thanétien) et Therdonne (T, Thanétien), Laversines (L, Danien); Somme, Rollot, Thanétien. Belgique: Erquelinnes (province du Hainaut), Thanétien (Landénien inférieur). Deux sites continentaux thanétiens: en France, le Mont de Berru (région du Grand-Est, Marne); en Belgique, Vainmout (province de Liège). Carte: France de Lapparent de Broin.

les autres restes de museaux et de mandibules du New Jersey décrits par Hay (1908) et rassemblés par Zangerl (1953) sous le nom d'*Os. emarginatus*, ainsi que d'autres spécimens trouvés et décrits plus récemment (dont Ullmann & Carr 2021). Le lien est aussi fait avec les spécimens des Phosphates paléogènes du Maroc, rapportés à *Os. emarginatus* par Hirayama & Tong (2003), et ceux inédits des mêmes Phosphates (mandibules de la coll. OCP DEK/GE, et crânes de la coll. MNHN.FAPH40 et MNHN.FAPH41); ils sont tous comparés aux éléments crâniens et mandibulaires d'*Erquelinnesia* (Figs 8; 10; 12; 13). Il n'a pas encore été établi quelles parties de postcrânien du New Jersey ou d'autres localités pouvaient appartenir soit aux « Macrobenidae » soit à d'autres Chelonioida, Euclastidae n. fam. inclus, tel *Catapleura* Cope, 1870, sauf dans quelques exceptions (Hirayama 2006; Ullmann & Carr 2021). À côté du matériel crânien, le postcrânien européen connu comme proche parent d'*Euclastes*, est celui du genre *Erquelinnesia* (carapace, os des membres et ceintures) d'Erquelinnes (Zangerl 1971) et de Bracheux (Oise) (carapace fragmentaire), et celui associé au matériel crânien d'*Euclastes* décrit ailleurs dans le monde (Tableau 1; Annexes 1, 3). Il permet de voir l'identité générique des quelques plaques de carapaces trouvées avec la nouvelle mandibule chelonioidienne de Therdonne et attribuée au taxon nouveau *Eu. montenati* n. sp.

Au cours de la comparaison, nous reprenons brièvement la morphologie du crâne d'Euclastidae n. fam. correspondant au morphotype des deux mandibules étudiées, en l'illustrant par des vues inédites du crâne d'*Erquelinnesia* de Bracheux (et sa symphyse mandibulaire) (Lapparent de Broin 2001; Jalil

*et al.* 2009) et d'un spécimen d'*Euclastes* sp. du Maastrichtien du Maroc (*Rhetechelys* sp. in Gmira 1995, première figuration, Fig. 14; nomination spécifique in prep.). Ce faisant, nous reconnaissons la diversité en taxons tant génériques que spécifiques au sein de la famille. Outre la comparaison des deux nouveaux spécimens de l'Oise avec les crânes fossiles donnés par les auteurs comme « Osteopygidae », nous examinons aussi, pour distinction, le palais secondaire et la mandibule des formes paléogènes de Cheloniidae du bassin Anglo-Franco-Belge, les « Eochelyinae Moody, 1968 » (Lapparent de Broin 2001, Lapparent de Broin *et al.* 2014, 2018) (Annexe 4) et *Tasbacka* Nessonov, 1987, du Paléocène du Kazakhstan (Nessonov 1986), pour quelques spécimens du Maroc attribués à ces genres (Tong & Hirayama 2002, 2008; Tong *et al.* 2012), où ils sont associés à *Euclastes wielandi*. À partir des données des deux nouvelles mandibules observées ici, d'après le matériel complémentaire d'*Erquelinnesia* et par les comparaisons avec les taxons du Tableau 1 (et Annexe 1), nous érigeons la nouvelle famille Euclastidae n. fam. pour le matériel crânien (crâne et mandibule) du New Jersey et tous les spécimens qui en partagent les caractères.

Le Tableau 1 rassemble les principaux fossiles nommés et inclus dans la famille dans le monde (liste dans l'Annexe 1). Par ailleurs l'holotype d'« *Euclastes* » *dowillei* De Stefano, 1902, des Phosphates yprésiens de Gafsa (Tunisie), attribué indûment à ce genre, est brièvement évoqué.

À la mandibule d'*Eu. montenati* n. sp. de Therdonne est adjoint un peu de matériel de postcrânien de tortue (restes

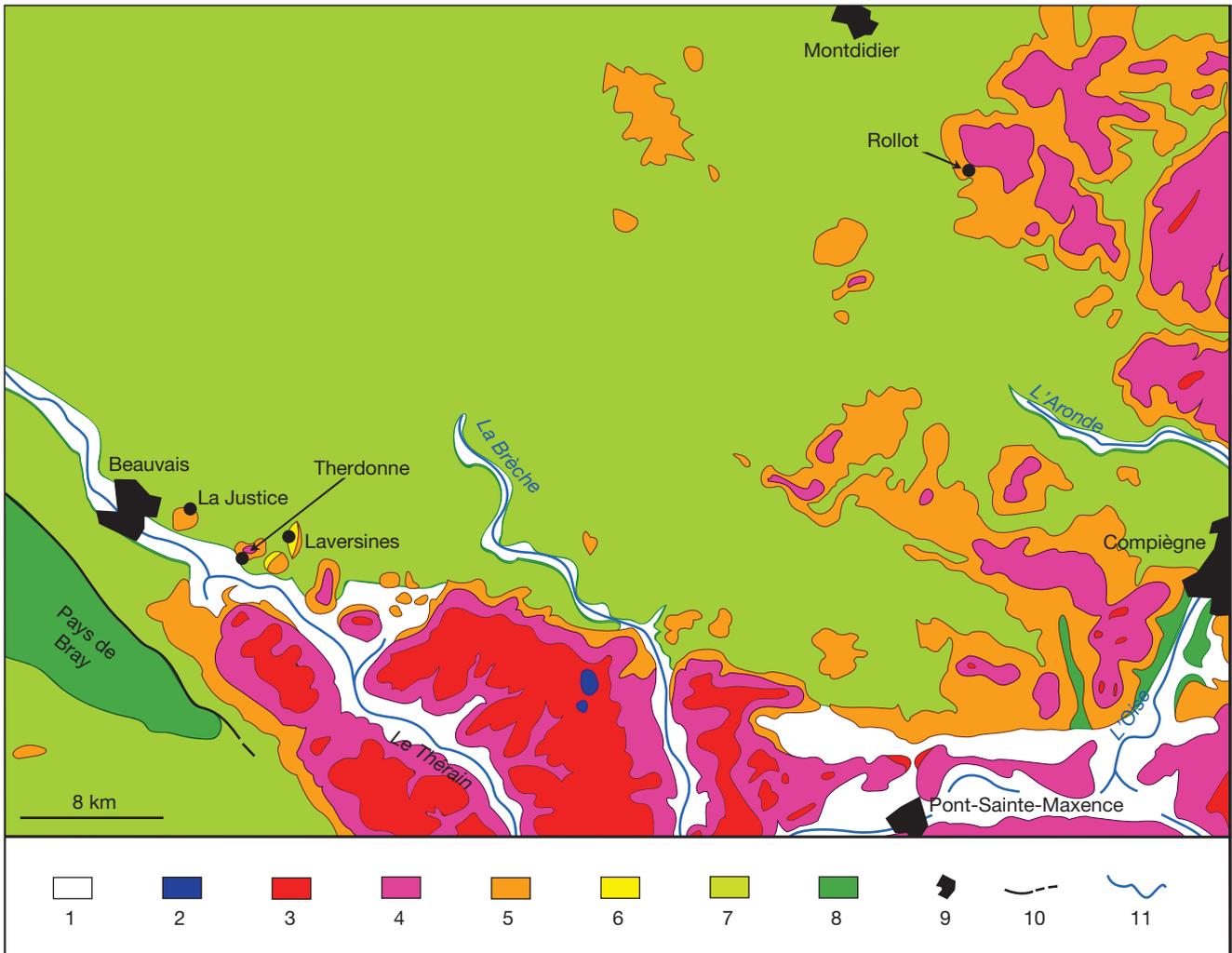


FIG. 3. — Carte géologique simplifiée indiquant la localisation des quatre sites de spécimens d'*Euclastidae* n. fam. présentés dans ce travail : 1, alluvions modernes; 2, sables de l'Éocène supérieur; 3, calcaires du Lutétien; 4, argiles et sables de l'Éocène inférieur; 5, sables du Thanétien; 6, calcaires du Danien; 7, craies du Crétacé supérieur; 8, argiles et sables du Crétacé inférieur; 9, principales villes; 10, faille du Pays de Bray; 11, réseau fluvial principal. Carte: Cyril Gagnaison et Julie Sierra.

de carapace) correspondant à cette espèce (Fig. 11), et sont associés quelques éléments de crocodiles (dents, jugal, centrum de vertèbre), et deux dents de mammifère indéterminé (Solé, comm. orale). Une autre partie du matériel de Therdonne correspond à un pleurodire *Podocnemidoidea* inédit. C'en est la première et la plus ancienne découverte en Europe au Paléocène, après les récoltes antérieures de pleurodires *Podocnemidoidea* européens : celles du Crétacé supérieur (*Bothremydidae*) et celles de l'Éocène inférieur (*Bothremydidae* et *Podocnemididae*). Ce taxon pleurodire, d'origine gondwanienne, dont la présence à Therdonne avec un *Euclastidae* n. fam. marin est importante sur le point de vue du paléoenvironnement et sur l'origine géographique des spécimens étudiés, est présenté ici.

Grâce à l'étude géologique des sites étudiés et aux associations fauniques, nous pouvons identifier les considérations paléoenvironnementales des sites à *Euclastidae*. Nous donnons la distribution paléogéographique de la famille dans le monde.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Depuis 2007, de nombreuses reconnaissances de terrain ont été effectuées par l'équipe de géologues d'UniLaSalle dans le cadre de la rédaction de plusieurs publications sur la géologie de l'Oise (Vautier *et al.* 2021). C'est ainsi que des levés de colonnes lithostratigraphiques et des échantillonnages (fossiles et sédiments) ont été effectués dans les anciennes carrières de Laversines (Gagnaison *et al.* 2014; Montenat & Merle 2018) et de Therdonne. En revanche, les anciennes carrières de la « Butte de la Justice » de Bracheux à Beauvais et de Rollot étant complètement comblées, les observations géologiques proviennent des données bibliographiques ainsi que des échantillons conservés dans les collections historiques de stratigraphie du bassin de Paris conservées à UniLaSalle (Beauvais, France).

Le matériel sédimentologique utilisé et les spécimens fossiles étudiés, appartenant à l'Université UniLaSalle (ULB), sont inventoriés ci-dessous, au cours de la partie géologique

et dans la partie systématique (Annexes 2; 3). Les échantillons de sédiments ont été traités au sein de la plateforme géosciences d'UniLaSalle. Une série de 12 lames minces a été réalisée au sein du calcaire danien de Laversines afin de faire des observations microfaciologiques à l'aide d'un microscope optique Leica DM4500-P avec un grossissement  $\times 5$  et  $\times 10$ . Les cinq échantillons de sables thanétiens de Therdonne ont été observés à la loupe binoculaire (grossissement  $\times 10$ ). La mandibule d'*Euclastes wielandi* de Laversines ULB-04A21-10 et les sept fossiles de chéloniens de Therdonne ULB-04A21-11 à ULB-04A21-17 ont été déposés dans les collections paléontologiques d'UniLaSalle (Beauvais, France). Un moulage de chacun de ces fossiles en résine a été déposé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris sous les numéros de collection MNHN.F.BPT52 et MNHN.F.BPT53.

Le Sélandien est une période géologique définie en Europe, intermédiaire entre le Danien et le Thanétien (–61,7 à –58,7 Ma), recouvrant plutôt le Thanétien inférieur classique (Montenat & Merle 2018). Comme ses limites sont peu repérables, de fait, dans les formations à restes d'Euclastidae n. fam., cette période n'apparaît pas dans le tableau de distribution mondiale de la famille (Tableau 1).

#### ABRÉVIATIONS

##### Institutions

AMNH	American Museum of Natural History, New York;
ANSP	Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Pennsylvania;
BRGM	Bureau de Recherches géologiques et minières, Orléans;
MAE	Musée d'Elbeuf (Seine-Maritime), France;
MDE	Dinosauria, Musée des Dinosauriens d'Esperaza (Aude), France;
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris;
MNHN.F	MNHN, collection de Paléontologie;
MNHN.F.REP	Collection de recherche, dépôt au MNHN.F;
MNHN.RA (AC)	MNHN, collection des Reptiles et Amphibiens (anatomie comparée);
NHMUK, BM(NH)	Natural History Museum, British Museum (Natural History), ex British Museum (Natural History), Londres;
NJSM	New Jersey State Museum, États-Unis;
OCR, OCR.DEK/GE	Office chérifien des Phosphates, Khouribga, Maroc, collection de géologie;
ULB	UniLaSalle Beauvais (Géosciences), France;
YPM	Yale Peabody Museum, New Haven, Connecticut.

#### CONTEXTE GÉOLOGIQUE

##### LE PALÉOCÈNE SUR LA RIVE DROITE DE LA VALLÉE DE L'OISE (PICARDIE)

Les fossiles d'Euclastidae n. fam. présentés dans ce travail proviennent des formations paléocènes affleurantes nord de la vallée de l'Oise. Les fossiles étudiés ici sont attribués à *Euclastes wielandi* (Laversines), et à *Euclastes montenati* n. sp. (Therdonne), ainsi que les spécimens d'*Erquelinnesia* (précédemment d'Osteopygidae) de Bracheux (Beauvais) et Rollot (Figs 2; 3) (Lapparent de Broin 2001). Entre les villes de Beauvais, de Compiègne (Oise) et de Montdidier

(Somme) (Figs 2; 3), les formations sédimentaires paléocènes affleurent sur les bords des vallées de l'Oise et de ses tributaires le Thérain, la Brèche, l'Aronde et l'Automne. Quelques pointements de sables thanétiens affleurent aussi en buttes-témoins posées sur le plateau picard (Fig. 3).

L'observation géologique du Paléocène sableux n'est guère possible qu'à la faveur de carrières ouvertes pour extraire le sablon. Dans le bassin sédimentaire franco-belge, les formations sédimentaires paléocènes débutent par la série carbonatée danienne du bassin de Mons (Hainaut, Belgique, Fig. 2) (Montenat & Merle 2018) suivie par une succession de sables marins puis d'argiles et sables continentaux du Landénien. Les faciès marins du Landénien inférieur d'Erquelinnes (Hainaut, Fig. 2) (où le genre d'Euclastidae n. fam. *Erquelinnesia* a été défini) sont un équivalent des sables marins thanétiens de la Formation de Bracheux (De Coninck *et al.* 1981). L'ensemble de sables et d'argiles continentaux du Landénien supérieur est équivalent aux faciès continentaux sparnaciens du début de l'Éocène inférieur (Yprésien inférieur) du bassin de Paris (Missiaen *et al.* 2013). Les niveaux paléocènes marins et continentaux du nord de la France (Somme, Oise, Marne) et des régions limitrophes en Belgique (provinces de Liège [à Vinalmont], Hainaut [à Erquelinnes, Leval et Hainin] et Brabant [à Orp-le-Grand]) ont en commun de nombreux taxons de tortues autres que cette famille, de même pour les niveaux continentaux éocènes (Broin 1977; Groessens-Van Dyck 1982, 1983; Pérez-García 2020) (Fig. 2).

##### LE DANIEN DU PLATEAU PICARD

Les formations paléocènes les plus anciennes correspondent aux calcaires daniens, deux petits pointements sont connus au nord-est de la ville de Beauvais: les anciennes carrières de Laversines (Fig. 3) et l'affleurement en « pierres volantes » de Rochy-Condé (Blondeau & Cavelier 1970). Ce sont des calcaires bioclastiques marins dont l'âge danien a été fixé à partir du croisement de plusieurs données biostratigraphiques (*Lima carolina* d'Orbigny, 1850, *Spondylus aonis* d'Orbigny, 1850, *Cidaridites forschammeri* Desor, 1846, *Conicovalvulina keijzeri* (Van Bellen, 1966), *Terebratulina cilpyensis Hanstein, 1879*) (Gagnaison *et al.* 2014). Même si ces calcaires sont en contact direct avec la craie campanienne, la série danienne n'est que partielle. Comme pour le site de Vigny (Val d'Oise), le Danien inférieur est lacunaire et la partie sommitale du Danien supérieur est érodée par les formations du Thanétien. La transgression danienne dans le bassin de Paris s'est produite du Nord vers le Sud-Est par une mer peu profonde bordée de lagunes et de lacs (Montenat & Merle 2018; Fig. 6). Aucun faciès sélandien n'a été répertorié au nord de la vallée de l'Oise dans le bassin de Paris (Briais 2015).

##### LE THANÉTIEN DANS LE NORD DU BASSIN DE PARIS

La série sédimentaire thanétienne présente une riche diversité de faciès marins et continentaux appartenant à deux formations géologiques bien distinctes: la Formation de Bracheux (Thanétien inférieur à supérieur) ainsi que le début de la Formation du Soissonnais (Thanétien terminal) (Aubry



Fig. 4. — Illustrations des affleurements ayant livrés les fossiles d'Euclastidae n. fam. : **A**, calcaires daniens du lavoir de Laversines (document UniLaSalle, auteur: Cyril Gagnaison); **B**, une des sablières de la « Butte de la Justice » (Beauvais) dans les années 1960 (document historique UniLaSalle, auteur: A.-F. de Lapparent); **C**, détail du site de Therdonne (**E**, vue générale du site PIC0100) de l'unité des Sables de Bourguillemont (Thanétien) (document UniLaSalle, auteur: Hugo Marek); **D**, sablière de Rollot (Baut & Genault 1994, modifiée).

*et al.* 2005). La Formation de Bracheux se divise en deux parties : une partie basale formée de sables de milieu marin. Elle porte le nom des localités où ils ont été définis : Sables de Bracheux, Sables de Criel», Sables de Bourguillemont, Sables verts du Quesnoy. Ces sables sont coiffés par le Conglomérat de Coye-la-Forêt. La seconde partie est de faciès carbonaté de milieux saumâtre (les Marnes de Marquéglise) et continental (calcaires lacustres, paléosols, connus sous le nom du Calcaire de Mortemer) (Aubry *et al.* 2005). Le cortège de faciès de la Formation de Bracheux marque un épisode transgressif. La transgression s'opère du Nord vers le Sud, sous une mer peu profonde (Wyns *et al.* 1981). Elle recouvre au Thanétien, l'Artois, le plateau picard, le Pays de Bray, le nord du Vexin français, le Soissonnais, le Laonnais et la partie est de la Champagne (Leroy *et al.* 2014; Mégien *et al.* 1980; Pacaud 2007). Il en résulte la disposition suivante : les faciès littoraux (les Sables de Bracheux, les Sables de Criel, les Sables de Bourguillemont; Fig. 5) se répartissent à proximité de l'anticlinal du Pays de Bray (Fig. 3) ainsi que sur le rivage Est de la mer thanétienne (Fig. 6). Au large, en domaine marin ouvert, se déposent les Sables verts du Quesnoy (entre les villes de Creil et de

Compiègne) (Dutheil *et al.* 2006) (Figs 2; 3; 6). Le Conglomérat à galets de silex de Coye-la-Forêt (au Sud de Chantilly) marque le rivage sud de la mer thanétienne par un cordon de galets (Vautier *et al.* 2021). À la fin du Thanétien, des faciès continentaux (marnes et calcaires lacustres, paléosols) traduisent une tendance régressive (Blondeau 1970). Entre les villes de Creil et de Compiègne (Fig. 2), la Formation du Soissonnais (base des Sables et argiles à lignites) correspond à un équivalent latéral des faciès carbonatés continentaux de la fin de la Formation de Bracheux (Smith *et al.* 2014). Les faciès continentaux (calcaires lacustres, sables et argiles fluvio-lacustres, paléosols) des Formations de Mortemer et du Soissonnais datent déjà du Sparnacien (Éocène inférieur, Yprésien inférieur) (Thiry *et al.* 2006).

#### CONTEXTE GÉOLOGIQUE DES SITES À TORTUES

Quatre sites paléontologiques distincts ont fourni les fossiles d'Euclastidae n. fam. étudiés ici : un du Danien et trois du Thanétien.

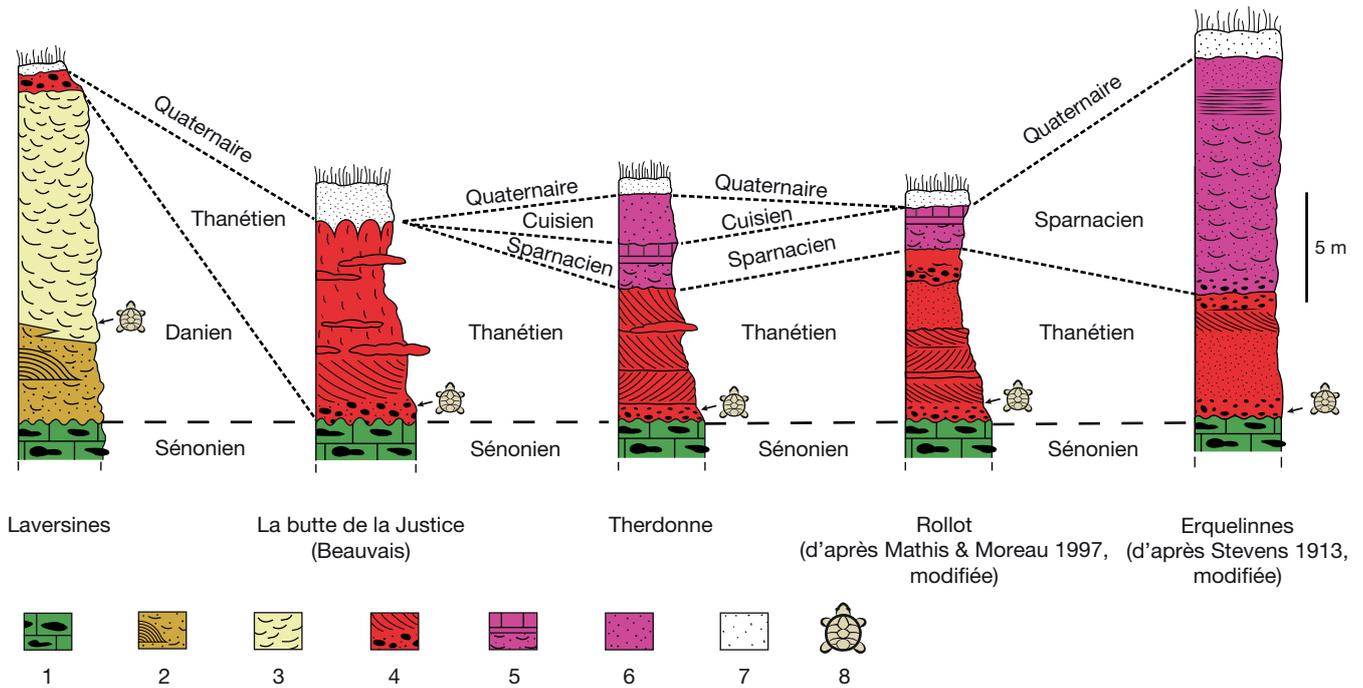


FIG. 5. — Corrélation stratigraphique des quatre affleurements étudiés dans ce travail et le site d'Erquelinnes en Belgique: 1, craie du Campanien; 2, faciès détritiques et bréchiqes de l'ensemble inférieur (Danien); 3, faciès calcaires bioclastiques marins de l'ensemble supérieur (Danien); 4, sables de la Formation de Bracheux (Thanétien); 5, calcaires et argiles du Sparnacien (Éocène inférieur, Yprésien inférieur); 6, sables glauconieux marins du Cuisien (Éocène inférieur, Yprésien supérieur); 7, formations superficielles (Quaternaire); 8, positions stratigraphiques des différents fossiles d'Euclastidae. Dessin: Cyril Gagnaison et Julie Sierra.

### LES CALCAIRES DANINIENS DE LAVERSINES (Figs 2; 3; 6)

Le lambeau de calcaire danien de Laversines forme un escarpement sous l'église Saint-Germain, en bordure du ruisseau « La Veine » (49°25'29,21"N, 2°11'44,10"E; alt. 74 m) (Blondeau & Cavelier 1970). Les affleurements sont visibles le long du ruisseau ainsi que dans une des galeries de la carrière souterraine située sous l'église (Fig. 4). La puissance maximale de cette série de calcaire avoisine les 8 mètres.

### HISTORIQUE DES OBSERVATIONS STRATIGRAPHIQUES

L'affleurement de calcaires danien (les faciès détritiques et bréchiqes suivis par les faciès bioclastiques) de Laversines a été repéré pour la première fois au début des années 1830 (Blondeau & Cavelier 1970). Graves (1847) signale la présence de restes de vertébrés fossiles dans les calcaires coquilliers de Laversines: tortue « *Trionyx* Geoffroy Saint-Hilaire, 1809 » et crocodile: « *Crocodylus* Laurenti, 1768, associés à des dents de Lamniformes indéterminés (Montenat & Merle 2018). En parallèle, J. E. Desor (1847) considère que les couches de calcaires de Laversines correspondent à la fin du Crétacé. Il leur attribue un âge danien en les comparant aux calcaires de Faxe (Danemark). Ce Danien est alors inclus dans le Crétacé et c'est le Montien qui marque la base du Tertiaire, car la faune qu'il renferme est homogène (foraminifères, mollusques et échinodermes), identique à celle du calcaire de Mons, et présente de nettes affinités tertiaires (Blondeau & Cavelier 1970). En 1850, A. d'Orbigny reprend l'étude des mollusques du Danien européen (Belgique, Danemark et France). En décrivant

une faune entièrement nouvelle, il justifie ainsi l'unité biostratigraphique de l'étage Danien, indépendamment de toute considération sur un âge secondaire ou tertiaire. Dans son étude, A. d'Orbigny cite plusieurs taxons provenant des calcaires de Laversines dont *Lima carolina* et *Spondylus aonis* d'Orbigny, 1850. Cotteau (1862-1867) illustre un *Cidaris forschammeri* Desor, 1846 des calcaires de Laversines qu'il date du Sénonien supérieur. En 1973, C. Pomerol fait remarquer que la datation des différents affleurements du Danien et du Montien est un problème compliqué. L'auteur propose de le simplifier en créant le terme Dano-Montien pour désigner la base du Paléocène (Montenat & Merle 2018). En 1976, dans le cadre de sa thèse sur le Montien du bassin de Paris, Y. Guillemin cite à nouveau l'affleurement de Montien de Laversines. Il fait ressortir l'abondance du foraminifère *Conicovalvulina keijzeri* (Van Bellen, 1966) dans le calcaire à *Lima carolina* que l'auteur appelle le « tuffeau de Laversines » (Guillemin, 1976, 1977). En 1980, une corrélation stratigraphique entre les différents affleurements du Dano-Montien est proposée dans la synthèse de la géologie du bassin de Paris publiée par le B.R.G.M. (Mégny et al. 1980). Le calcaire de Laversines est alors daté du Dano-Montien moyen-supérieur. Il est considéré comme étant un équivalent latéral de différents faciès de la région parisienne: le calcaire de Bray et Lù, de Meulan, de Montainville; le calcaire de Meudon; le calcaire du Bois d'Esmans et le calcaire de Vigny. En 1981, P. Bouniol donne une stratigraphie précise du Paléocène en se basant sur l'étude des *Cerithidea*. En 1987, J. C. Meyer fait remarquer « l'absence du brachiopode *Terebratula cilypensis*

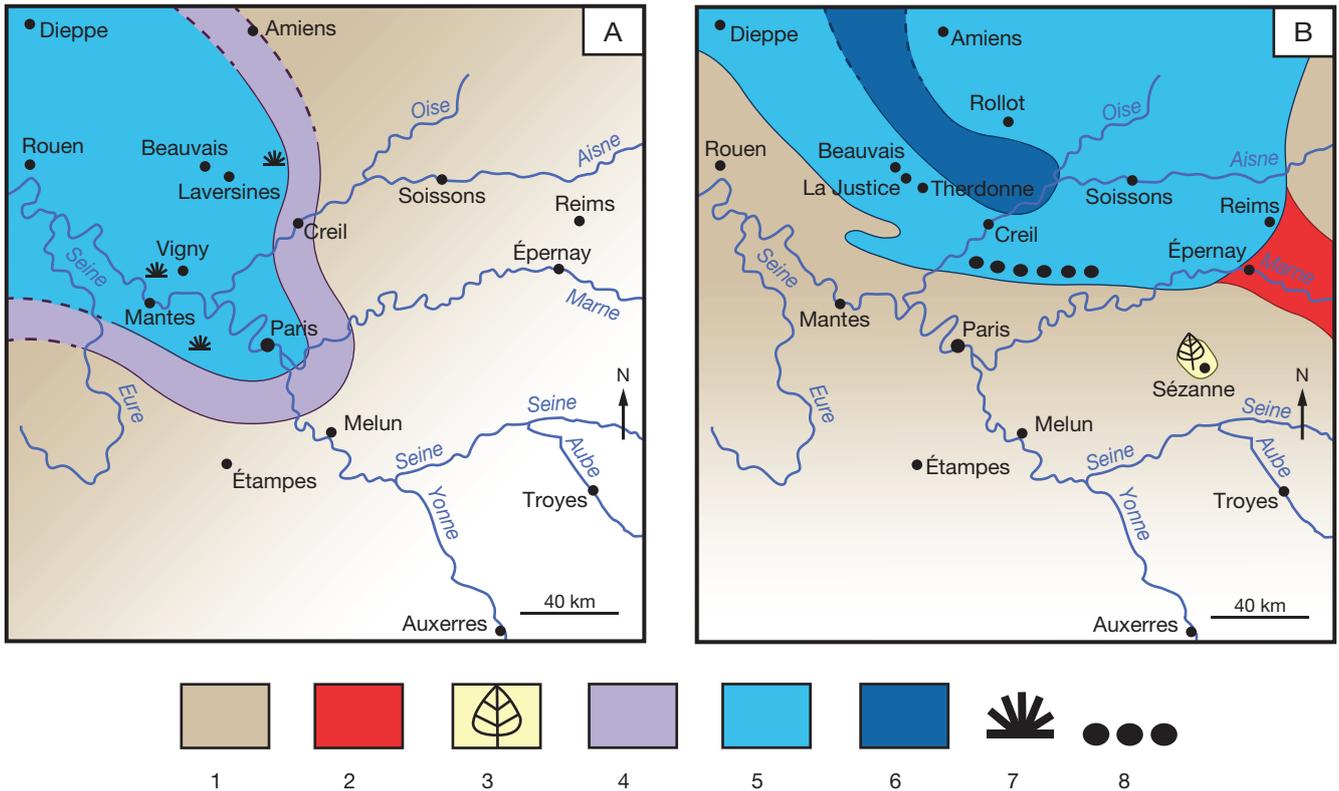


Fig. 6. — Cartes paléogéographiques du bassin de Paris pendant le Danien (A) (Montenat & Merle 2018, modifiée) et pendant la transgression thanétienne (B) (Gély 2016, modifiée): 1, terres émergées; 2, domaine fluvial; 3, travertin de Sézanne; 4, domaine laguno-lacustre; 5, domaine marin franc; 6, domaine marin ouvert; 7, récifs de coraux; 8, cordons de galets littoraux. Dessin: Cyril Gagnaison et Julie Sierra.

*Hanstein*, 1879 à Laversines; alors que c'est une espèce classique dans le calcaire de Faxö (*Danemark*) ». Cette information confirme que le Danien est bien individualisé dans le bassin de Paris. Lors du travail de synthèse effectué dans le cadre de l'ouvrage « Stratotype Danien » (Montenat & Merle 2018), les calcaires de Laversines ont été intégrés parmi les rares faciès daniens du Nord-Ouest du bassin de Paris.

DESCRIPTIONS FACIOLOGIQUES ET LOCALISATION DU FOSSILE D'*EUCLASTES WIELANDI*

Les affleurements de calcaires daniens sont positionnés directement sur la craie du Campanien (Fig. 5). Ils sont recouverts par les sables marins du Thanétien (Gagnaison *et al.* 2014). À Laversines, le Danien est adossé à un plan faillé de craie du Campanien supérieur (plan de glissement ?). La Formation des calcaires daniens de Laversines se divise en deux ensembles de faciès bien distincts (Fig. 5) : un ensemble inférieur composé de faciès détritiques et bréchiques; et un ensemble supérieur composé de calcaires bioclastiques marins comprenant: un calcaire récifal, un calcaire organogène graveleux à débris de *Cidaris forschammeri*, un calcaire friable à *Lima carolina* (à *Euclastes wielandi*).

*Les faciès détritiques et bréchiques de l'ensemble inférieur*

Cet ensemble de faciès n'est visible que dans la carrière souterraine. Deux niveaux stratiformes de sables gris – légèrement pentés (3 à 5°) vers l'Ouest – bien distincts,

sont visibles au niveau du puits d'accès à la carrière souterraine. Le premier niveau est en contact direct avec la craie à silex du Campanien. Le second se situe au-dessus du premier niveau bioclastique. Leurs puissances varient entre 3 et 26 cm. Ce sable est composé principalement de débris de sparite ou de craie remaniée (35%). Des bioclastes roulés sont aussi visibles: foraminifères remaniés de la craie, foraminifères benthiques, débris de mollusques, fragments échinodermiques (25%). Des intraclastes (pellètes, pelloïdes) sont aussi présents (15%). D'autres grains plus particuliers représentent les 25% restants: des grains de glauconie. Un niveau de calcaire bioclastique jaune et granuleux est intercalé entre les deux niveaux de sables gris. Sa puissance n'excède pas 45 cm. L'analyse microfaciologique montre de nombreux bioclastes: algues rouges, foraminifères, mollusques, échinodermes (Gagnaison *et al.* 2014). Un niveau bréchique est visible au-dessus du second niveau de sable gris dans le fontis de la carrière souterraine. Ce faciès – dont la puissance est de 15 cm au maximum, – est composé d'une brèche à éléments anguleux pluricentimétriques de craie campanienne. Ces éléments ne sont pas cimentés. Cependant, du sable gris et des fragments de calcaire jaune sous-jacent sont injectés dans cette brèche. Cet aspect bréchique et les injections sableuses peuvent aussi être interprétés comme étant liés à des glissements sous-marins syn-daniens ou post-daniens (Thanétien ?) (Montenat & Merle 2018).

*Les faciès calcaires bioclastiques marins de l'ensemble supérieur*  
Deux patches de calcaire bioconstruit algaires sont visibles à Laversines (Fig. 5). Ils se situent respectivement au niveau de deux anciennes entrées de carrières souterraines creusées sous l'église Saint-Germain. Ils ont une forme en dôme et une hauteur maximale de 1,20 m ainsi qu'un diamètre avoisinant les 2 mètres (Gagnaison *et al.* 2014). Juste au-dessus de ce calcaire bioclastique, un sable calcaire bioclastique à débris de *Cidaris forschammeri* est visible sur une puissance ne dépassant pas les 40 cm : c'est le « calcaire bioclastique à *Lima carolina* ». Il s'agit du faciès daniens typique de Laversines (Blondeau & Cavelier 1970). Trois affleurements présentent ce faciès le long du ruisseau « La Veine ». La puissance maximale de ce calcaire jaune est de 6 mètres. Il est composé d'une multitude de moules internes et externes de *Lima carolina* d'Orbigny, 1850. Les bioclastes sont nombreux : algues rouges cassées, coraux isolés, débris d'échinodermes, bivalves, serpules, foraminifères. Quelques pellètes et pellesoïdes sont visibles en lame mince. C'est à la base de ce faciès que la mandibule d'*Euclastes wielandi* a été trouvée par l'un des auteurs (HM) en 2020 (Fig. 5). Tous les autres fossiles de vertébrés – associés à *Lima carolina*, signalés dans le calcaire de Laversines (Graves 1847) et cités ci-dessus – proviennent de cette même portion stratigraphique. Comme les anciens auteurs l'avaient déjà décrit et comme cela a été repris par Guillevin (1976), ces faciès calcaires daniens indiquent un environnement de dépôt marin franc, de milieu infralittoral supérieur, avec des petits patches récifaux et des faciès bioclastiques drainés par les courants sous-marins.

*Les sablières de la « Butte de la Justice » à Bracheux (Beauvais)*  
(Figs 2; 3)

Ce site est situé à Bracheux Marissel (Est de Beauvais) (49°25'50,67"N, 2°7'19,81"E; alt. 80 m) (Figs 2-6). Il s'agit d'une ancienne carrière sur la « Butte de la Justice ». Elle est connue dès la fin du 18<sup>ème</sup> siècle (Graves 1847) pour fournir des sables pour les travaux routiers et agricoles. Les sables marins de Bracheux reposent directement sur une surface d'érosion de la craie campanienne (Vautier *et al.* 2021). La puissance totale de la série sédimentaire pouvait atteindre 8 mètres. Ces sables sont fins, jaunâtres, à grains de glauconie. La base est armée de galets centimétriques de silex à patine noire et lisse (galets avelanaires) (Janet & Bergeron 1833). Ils ont livré une faune abondante et variée de mollusques marins (*Cucullaea crassatina* Lamarck, 1801, *Cardita pectuncularis* Bruguière, 1792, *Ostrea bellovacina* Lamarck, 1806, *Turritella bellovacensis* Deshayes, 1861, pour les plus classiques) et de dents de requins (Dutheil *et al.* 2006; Annexe 3[S1-S3]) qui se retrouvent dans toutes les grandes collections paléontologiques de France et pays voisins, ainsi (d'après Graves 1847: 586) que la tortue *Trionyx*: ce taxon ne fait pas partie des collections institutionnelles inventoriées, mais nous estimons que Graves savait le déterminer d'après ses écrits et son don d'une carapace de *Trionyx* de Muirancourt (Sparnacien) au Muséum (MNHN.F.coll). Le fossile d'*Erquelinnesia gosseti* (Dollo, 1886), MNHN.F.BPT60, trouvé et donné au MNHN par Paul Ellenberger (Lapparent de Broin 2001), provient très

probablement d'un niveau très fossilifère riche en graviers de silex avelanaires à patine noire situé à la base de la série (Fig. 5). Vers la partie supérieure, de véritables lumachelles à *Ostrea bellovacina* Lamarck, 1806 se développent, indiquant une tendance régressive de la mer thanétienne. La Formation de Mortemer (Sparnacien, Éocène basal) est absente sur cet affleurement (Pomerol & Feugueur 1974; Vautier *et al.* 2021).

*Les sables thanétiens du Mont Bourguillemont à Therdonne*  
(Figs 2-4)

Les formations du Paléocène sont visibles dans l'ancienne carrière du Mont Bourguillemont (49°24'52.2"N, 2°10'03.5"E; alt. 74 m), se situant sur la commune de Therdonne et sur la rive gauche de la vallée du Thérain (Figs 3; 4). Jusque dans les années 1970, les sables et les argiles paléocènes et éocènes étaient exploités pour les travaux routiers (Blondeau & Cavelier 1970). Le front de taille, d'une vingtaine de mètres de hauteur à l'origine, est désormais en grande partie caché sous un talus d'éboulis. Aujourd'hui, les faciès de la Formation de Bracheux sont en grande partie inaccessibles. Une première série de sables rapportés aux « sables de Bracheux » repose en discordance sur la craie campanienne à silex noirs et à *Offaster pilula* (Lamarck, 1816). Ces sables constituent la partie basse du front de taille sur une puissance variant de 1 à 5 mètres. Un banc de sable glauconieux (à grains grossiers et induré par endroits) repose sur ces sables. Ce faciès a été nommé les « sables de Bourguillemont » (Dutheil *et al.* 2002). Ce niveau, dont la puissance n'excède pas les 70 cm au maximum, est particulièrement riche en débris de mollusques, de vertébrés et de lignite. La faune de mollusques comprend les espèces classiques du Thanétien du Nord de la vallée de l'Oise avec notamment *Cucullaea crassatina* Lamarck, 1801, *Turritella bellovacensis* Deshayes, 1861 et *Cyprina scutellaria* (Deshayes, 1856) (Blondeau & Cavelier 1970). Les vertébrés sont représentés par une riche faune de poissons cartilagineux, des chondrichthyens (10 taxons), ainsi que par des poissons osseux, ostéichthyens actinoptérygiens (5 taxons) et par la présence de crocodiliens (voir ci-dessous et au paragraphe du paléoenvironnement) (Annexe 3[S1-S3]), mélangés avec des galets de silex verdis résultant de l'érosion de la craie avoisinante. C'est dans ce niveau fossilifère (Figs 3, 5) que furent trouvés (HM) en 2021 les fossiles de chéloniens, dont la mandibule d'*Euclastes montenati* n. sp., et de crocodiles. L'ichtyofaune (Annexe 3[S2]) permet d'attribuer un environnement d'arrière-plage à ce faciès sableux bioclastique lié à la transgression thanétienne (Dutheil *et al.* 2006). Cette série marine correspond à un passage latéral de faciès avec les sables littoraux francs du site voisin de la « Butte de la Justice » (Beauvais). Le faciès des Sables de Bourguillemont est surmonté de plusieurs niveaux sableux et argileux à stratifications obliques marquant le dernier pulse transgressif-régressif du Thanétien (Dutheil *et al.* 2002). Ce cycle régressif va se poursuivre pendant le Sparnacien (Éocène basal, Yprésien inférieur) avec les argiles continentales à lignite dont la puissance avoisine les 2 mètres (Thiry *et al.* 2006). La dernière formation géologique visible sur cet affleurement correspond aux sables glauconieux azoïques et marins du Cuisien (Yprésien supérieur), dont seule la base est visible au sommet de l'ancien front de taille (Fig. 5).

*Les sables thanétiens de l'ancienne carrière de Rollot (Figs 2; 3)*  
Au Sud du village de Rollot dans la Somme à la limite de l'Oise (49°34'43,45"N, 2°38'55,53"E; alt. 97 m), une carrière a exploité les sables de Bracheux jusqu'à la fin des années 1990 (Fig. 4).

Le plancher de la carrière correspond à la craie campanienne à silex branchus et à *Echinocorys ovata* Lambert, 1903 (Pomerol & Feugueur 1974). La série paléogène a une puissance variant de 6 à 8 mètres. Elle comprend des faciès des Sables de Bracheux (Thanétien) et de Mortemer (Sparnacien, Éocène basal, Yprésien inférieur). La base de la Formation de Bracheux est représentée par un sable gris glauconieux et à stratifications obliques pouvant atteindre 6 mètres de puissance. Cette série sableuse peut-être rapprochée du faciès des Sables de Bracheux. Sa base est marquée par un conglomérat à galets de silex verdis (glauconie) riche en dents de chondrichthyens. C'est dans ce niveau que la mandibule partielle d'*Erquelinnesia gosseleti* (MNHN.F.BPT46) avait été trouvée par Didier Morlat (en 1985) (Lapparent de Broin 2001) (Fig. 13). Ce faciès littoral contient aussi de nombreuses coquilles de mollusques dont des taxons classiques du Thanétien: *Cucullaea crassatina* Lamarck, 1801, *Cardita pectuncularis* Bruguière, 1792, *Ostrea bellovacina* Lamarck, 1806, *Turritella bellovacensis* Deshayes, 1861 (Pomerol *et al.* 1976). La Formation de Bracheux finit par un ensemble régressif à sables et marnes lagunaires contenant de nombreuses coquilles d'*Ostrea bellovacina* Lamarck, 1806: les Marnes de Marquéglise (Mathis & Moreau 1997). La puissance de cet ensemble ne dépasse pas les 1,5 mètres. À sa base, un gravier a fourni une riche faune de chondrichthyens (Baut & Genault 1994). La série sédimentaire du site de Rollot finit par quelques décimètres de calcaires lacustres gris riches en oogones de charophytes de la Formation de Mortemer de l'Éocène basal (Thiry *et al.* 2006).

## PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Ordre TESTUDINES Linnaeus, 1758  
Sous-ordre CRYPTODIRA Cope, 1868b  
Hyperfamille CHELOINIOIDES Opper, 1811  
Superfamille CHELONIOIDEA Opper, 1811

Famille EUCLASTIDAE n. fam.

urn:lsid:zoobank.org:act:5E6E7F6B-869C-40BF-A85D-7A6958AFE078

GENRE TYPE. — *Euclastes* Cope, 1867 (espèce type *Euclastes platyops* Cope, 1867).

GENRES INCLUS. — *Euclastes* Cope, 1867, *Mexichelys* Parham & Pyenson, 2010, *Pacificchelys* Parham & Pyenson, 2010, *Erquelinnesia* Dollo, 1887, *Glossochelys* Seeley, 1871 (Tableau 1; Annexe 1).

### DIAGNOSE

Chelonioidea à crâne large, couvert tout au long dorsalement, sans nasaux. Famille caractérisée par un palais secondaire dont l'arrangement des os constitutifs est à la base celui des Cheloniidae actuels (prémaxillaires, maxillaires, vomer abaissé ventralement et suturé aux palatins, avec choanes voméro-palatines).

Caractères autapomorphiques: museau triangulaire (« triangle *c.* équilatéral »), à bords latéro-antérieurs en méplats, large pour sa longueur frappant par la grande taille qu'il occupe dans le crâne du fait du développement particulier du palais secondaire en largeur comme en longueur. Palais à bord tomial extroversé (bas et incliné), faiblement ondulé par une convexité latéro-antérieure, encadrant une dépression médiopostérieure en correspondance avec les reliefs de la symphyse mandibulaire, dépourvus de crêtes triturantes. Choanes atteignant à dépassant à l'arrière le bord antérieur des fosses palatines. Palais développé latéro-postérieurement avec surface triturante intégrant partie à tout des processus ptérygoïdes externes. Mandibule large et courte pour un Chelonioidea en rapport avec le museau triangulaire: partie antérieure symphysaire longue, les branches dentaires étant courtes à réduites entre la symphyse et le processus coronoïde, et la partie postérieure au processus coronoïde étant relativement courte. Symphyse longue et large, globalement pentagonale, basse et s'amincissant en hauteur à l'avant, plate ventralement avec bord postérieur de la symphyse de faible hauteur régulière entre les processus coronoïdes; sans crête ou rugosité sur son contour.

### SUBDIVISIONS INFORMELLES

#### Groupe informel *Euclastes*

Bord postérieur symphysaire proche du processus coronoïde mais antérieur, du fait de sa relative moindre longueur symphysaire par rapport à *Erquelinnesia*, et foramen mentale aussi antérieur à ce processus. La surface dorsale symphysaire, est faiblement concave et lisse ou avec un bourrelet médiodorsal s'étrécissant antérieurement, variant de faible à un peu élevé; la symphyse dorsale n'est pas crénelée, rarement postérieurement très légèrement basement et finement, crêtée sans que la crestation n'atteigne le bord postérieur dominant le canal de Meckel, morphotype de palais secondaire sans jonction des palatins en arrière du vomer.

**Genres inclus.** *Euclastes* Cope, 1867, *Mexichelys* Parham & Pyenson, 2010, *Pacificchelys* Parham & Pyenson, 2010 (Tableau 1; Annexe 1).

#### Groupe informel *Erquelinnesia*

Symphyse allongée, dépassant la transversale du processus coronoïde. Palais secondaire plus long du fait que les palatins sont ventralement prolongés, unis médialement en arrière du vomer. De ce fait, choanes très postérieures à l'avant des fosses palatines, se situant au niveau transversal des processus trochléaires otiques; surfaces triturantes palatines postérieurement prolongées ne couvrant pas latéralement toute la surface des processus ptérygoïdes externes (inconnu chez *Glossochelys*). Bord postérieur symphysaire postérieur au processus coronoïde, mais foramen mentale nettement antérieur à ce bord postérieur de la symphyse et plus éloigné relativement du processus coronoïde que dans le groupe informel *Euclastes*. Surface dorsale de la symphyse horizontale, complètement plate, lisse (non connu chez *Glossochelys*).

**Genres inclus.** *Erquelinnesia* Dollo, 1887, *Glossochelys* Seeley, 1871 (Tableau 1; Annexe 1).

## DISCUSSION

Des caractères du crâne sont partagés avec certains Cheloniodea donc certains Cheloniidae actuels: processus coronoïde très peu à un peu saillant latéralement au-dessus du dentaire, par rapport à la hauteur maximum du dentaire en ce point, foramen dentofaciale majus (foramen mentale) très petit à gros, situé entre le tiers et la moitié de la hauteur du dentaire. Des caractères de la nouvelle famille nécessitent plus de recherches. Le toit crânien est peu connu à son bord postérieur, les grands squamosaux étant lâchement suturés et non préservés. Le dessin des écailles dorsales du crâne est peu connu. Il l'est seulement par une écaille fronto-pariétale divisée transversalement en s'allongeant postéro-médialement, aux dépens de la pariétale médiane ainsi écourtée, entre les deux pariétales latérales chez *Eu. wielandi* (in Hirayama & Tong 2003) et *Eu. acutirostris* Jalil, L'apparent de Broin, Bardet, Vacant, Bouya, Amaghaz & Meslouh, 2009 (L'apparent de Broin *et al.* 2014, 2018: texte et informations supplémentaires). Le postcrânien (carapace et membres) est partiellement connu comme étant, pour l'essentiel, proche du morphotype primitif connu chez les Toxochelyidae: carapace large, à plastron large et processus plastraux courts et ponts courts, contrairement aux Cheloniidae. Les palettes natatoires sont moins développées que chez les Cheloniidae, par les trochanters de l'humérus moins dérivés et les éléments des membres moins allongés (Parham & Fastovsky 1997; Parham & Pyenson 2010; Zangerl 1971). Le postcrânien relie les Euclastidae n. fam. aux Toxochelyidae. Le crâne (avec la mandibule) l'en sépare par la présence du palais secondaire. Bien que constitué à la base des mêmes os que celui présent chez les Cheloniidae, le morphotype s'en distingue par ses caractères propres, dérivés dès le Crétacé supérieur par rapport à ceux des Cheloniidae.

Le morphotype du palais secondaire est, à la base, celui des Cheloniidae *Allopleuron hofmanni* (Gray, 1831) (Maastrichtien), *Osonachelus decorata* L'apparent de Broin, Murelaga, Farres & Altimiras, 2014 (Éocène), et autres taxons paléogènes (*Tasbacka* Nessov, 1987, « Eochelyinae Moody, 1968 »; voir Annexe 4) et Cheloniidae miocènes-actuels. L'agencement basal des os en une surface triturante se fait par l'union des prémaxillaires, du vomer (abaissé ventralement) des maxillaires et des palatins, il est élargi et agrandi par l'allongement des palatins jusqu'au vomer (avec suture vomer-palatin) et les choanes sont palatino-voméennes. Il se distingue par d'autres caractères diagnostiques.

Le palais des Euclastidae n. fam. est différent de tous les autres Cheloniodea par l'ensemble apomorphique de l'élargissement ventral du museau et de la symphyse; ses ondulations des surfaces masticatrices; l'extroversion du bord tomial qui n'est plus primitivement vertical; sa plus grande largeur pour sa longueur dans le large crâne, pour une mandibule à symphyse à la fois plus large et plus longue; la mandibule à surface ventrale plate au lieu d'anguleuse à arrondie; les choanes plus postérieures allant jusqu'à au moins la transversale de l'avant des fosses palatines à au-delà (Hirayama & Tong 2003) est un caractère partagé seulement avec quelques Cheloniidae paléogènes (*Puppigerus*, *Tasbacka*). La symphyse mandibulaire plus large, et plus longue du fait des choanes plus reculées (au

moins au niveau des fosses palatines) et les branches dentaires plus courtes leur sont particuliers. Pas de crêtes osseuses sur les surfaces triturantes du palais et de la mandibule (sauf minimales médiopostérieures, rares) et pas d'étrécissement antérieur secondaire ventral du vomer (ceci à la différence des genres actuels de Cheloniidae). Le basicrâne est proche de celui des Toxochelyidae *s.l.* (Zangerl 1953), moins dérivé que chez les actuels Cheloniidae: cavum cranii à dorsum sellae bas, légèrement concave entre les deux processus clinoides non fortement protubérants; dorsum se terminant à l'avant en dominant de peu et simplement la sella turcica, sans crête médiale fortement inclinée descendant vers elle, laquelle sella n'est pas étreinte, les foramens de chaque carotide (foramen anterius canalis carotici interni) étant moins proches que chez les genres actuels, aboutissant largement séparés dans la sella, entre, de chaque côté, les trabeculae bien séparés puis unis à l'avant en un double rostrum basiphénoïdale large et assez plat chez *Eu. acutirostris* Jalil, L'apparent de Broin, Bardet, Vacant, Bouya, Amaghaz & Meslouh, 2009 ou simple à l'extrémité arrondie (*Euclastes wielandi* partim, *Erquelinnesia*) (Foster 1980; Fastovsky 1985; Hirayama & Tong 2003; Jalil *et al.* 2009; matériel d'*Erquelinnesia* MNHN.F.BPT60); ainsi, le basicrâne ne présente pas le haut dorsum au dessus de la sella turcica étroite, les foramens des carotides proches séparés par une fine crête, les trabeculae proches se prolongeant en encadrant et formant un long et gros rostrum en baguette ronde (« rodlike ») des Cheloniidae actuels.

En résumé, la nouvelle famille des Euclastidae n. fam. se distingue des autres familles de Cheloniodea, notamment par la morphologie et le haut degré de développement de son palais secondaire avec la forme triangulaire de son museau à bords extrovertis et de sa symphyse mandibulaire à surface ondulée, le tout impliquant un mode de nutrition particulier, broyeur mais non durophage. Elle se différencie: 1) des Toxochelyidae *s.l.* principalement par la présence d'un palais secondaire (y étant exceptionnellement à peine ébauché); et 2) des Cheloniidae *s.l.* incluant toutes les autres formes de Cheloniodea à palais secondaire de morphotype différent et, notamment les Cheloniidae *s.s.* miocènes-actuels (Tableaux 2; 3) où le palais secondaire est plus court, les processus prétygoïdes externes postérieurs et non recouverts pas la surface triturante (non impliqués dans le palais secondaire) et le basicrâne et le squelette postcranien plus dérivés.

### Genre *Euclastes* Cope, 1867 (Figs 8-14)

*Euclastes* Cope, 1867: 41.

ESPÈCE TYPE. — *Euclastes platyops* Cope, 1867 by monotypy.

LOCALITÉ TYPE. — Hurffsville, Camden County, New Jersey, États-Unis.

ÂGE TYPE. — Formation Vincenton, Paléocène supérieur.

HOLOTYPE. — Spécimen ANSP.10187, crâne (incomplet) figuré par Cope (1870: pl. 6, 7, fig. 9); d'après Hay (1908: pl. 29, figs 2-3).

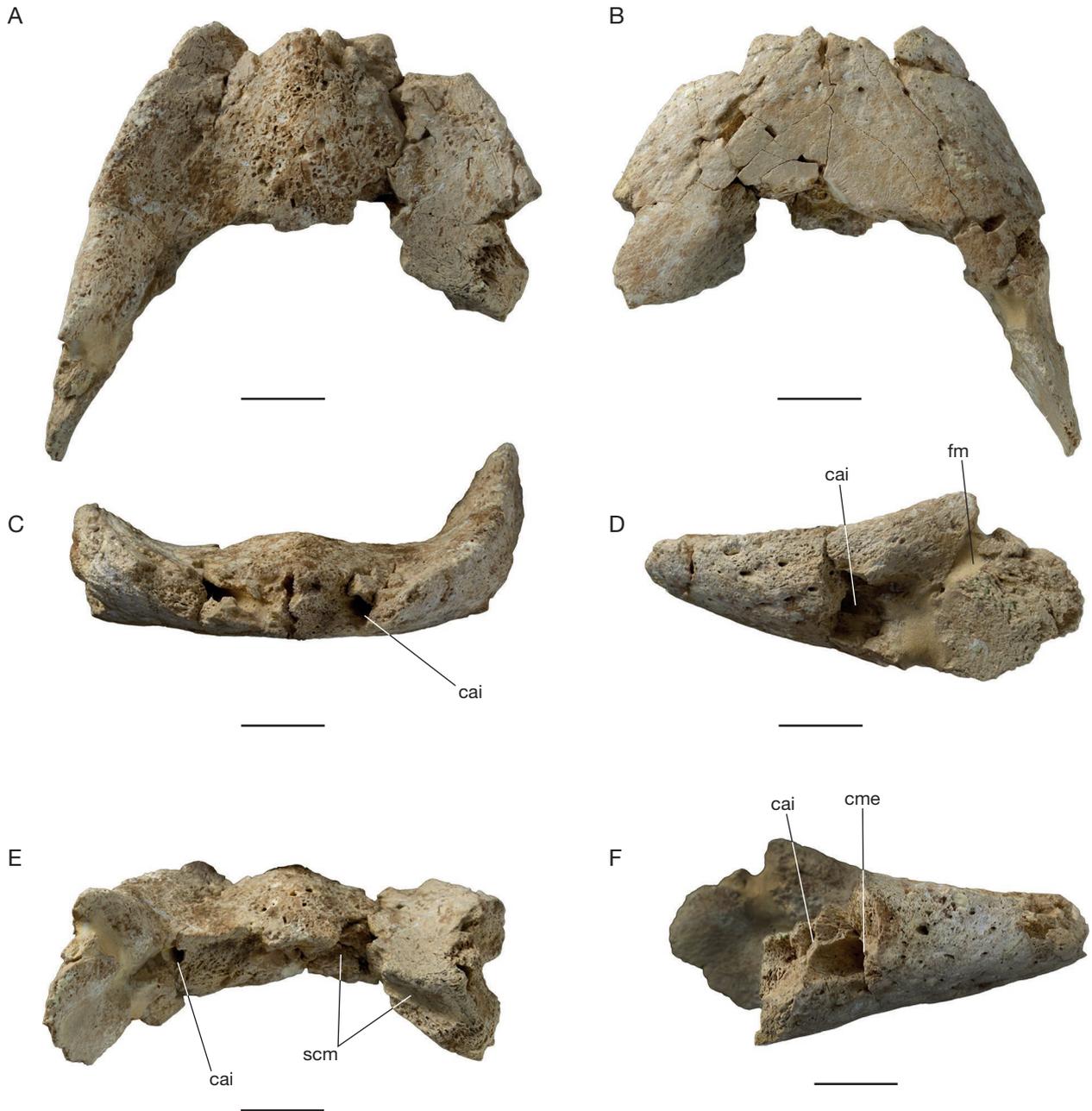


FIG. 7. — *Euclastes wielandi* (Hay, 1908), Danien, Laversines: **A-F**, reste de mandibule, dentaire ULB-04A21-10; vues: **A**, dorsale; **B**, ventrale; **C**, frontale; **D**, latérale gauche; **E**, postérieure; **F**, latérale droite. Abréviations: **cai**, canalis alveolaris inferior; **cme**, canalis mentale; **fm**, foramen dentofaciale majus (foramen mentale); **scm**, sulcus cartilaginii meckelii. Échelle: 1 cm. Clichés: Lilian Cazes (CR2P).

SYNONYMIE ET ESPÈCES INCLUSES. — Voir Parham & Pyenson (2010).

DIAGNOSE. — Voir Hirayama & Tong (2003: 846) pour *Osteopygis* Cope, 1868.

*Euclastes wielandi* (Hay, 1908)  
(Figs 7, 8, 12, 13; Annexe 2)

*Lytoloma wielandi* Hay, 1908: 157.

«*Osteopygis emarginatus*» – Zangerl 1953: 207, 208. — Fastovsky 1985: 2. — Hirayama & Tong 2003: 846. — Parham & Pyenson 2010: 234.

HORIZON TYPE. — «Upper Cretaceous greensand bed at Hornerstown, New Jersey» (États-Unis).

ÂGE TYPE. — Formation Hornerstown, New Jersey (États-Unis). Autrefois considérée comme étant du Crétacé terminal, la partie à vertébrés articulés des sables verts de la formation est désormais considérée comme étant du Danien inférieur (Gaffney *et al.* 2006).

MATÉRIEL TYPE (du New Jersey). — États-Unis • 1 spécimen (mandibule); New Jersey; Formation Hornerstown; holotype: YPN 913b (désignation *in* Hay 1908), Zangerl (1953: pl. 16, fig. 1a, «*Osteopygis emarginatus*» symphyse mandibulaire). Accompagné du museau crânien YPN 913a, «*Lytoloma wielandi*», Hay (1908: 157, pl. 28, figs 7-8, pl. 29, fig. 1).

TABLEAU 2. — Mesures des mandibules de Therdonne et Laversines. Abréviation : **càd**, c'est-à-dire.

Mesures en mm		Laversines (dentaires)	Therdonne (dentaires)
Longueur	sagittale préservée	62	28,5
	maximale préservée	68	42
	largeur au foramen dentale	c. 64 estimé	37
Symphyse	Longueur médiane préservée	26	14
	Longueur présumée	37 à 40 (45?)	17
	hauteur médiane maximale au bourrelet médian	13	8
	hauteur minimale latérale au bourrelet	7 (à l'avant), 11 (à l'arrière)	6 (à l'avant préservé càd à mi-longueur réelle)
Processus coronoïde	hauteur maximale	26 à la suture dentaire + coronoïde	14 (côté gauche)
	largeur au maximum de hauteur	demi-largeur gauche (dentaire à la suture + coronoïde): 35 (càd 66 à 70 estimée, manquant à droite)	40 (côté gauche)
	sa distance (parasagittale) jusqu'à la pointe antérieure	43 à suture dentaire – coronoïde sur 50 à 52 estimée	32 préservé sur 40 estimé
Foramen dentale	sa distance (suivant le bord préservé) jusqu'à la pointe antérieure	38 (bord gauche)	27 (gauche et droit)
	sa distance (parasagittale) jusqu'à la pointe antérieure	33 sur 48 estimée (bord gauche préservé)	15 sur 24 estimée

AUTRE MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — Matériel du New Jersey référé à « *Os. emarginatus* » figuré, comparé : symphyses mandibulaires (Figs 8; 10; 12).

AMNH.2216, Hay (1908: 145, fig. 170) : « *Osteopygis borealis* (Wieland, 1904) » ; Zangerl (1953: fig. 85 [« [...] mandible [...] Drawn from X-ray plate »], pl. 16, fig. 1b) : « *Osteopygis emarginatus* ».

YPM.490 : « *Os. emarginatus* », Zangerl (1953: pl. 16, fig. 1c).  
YPM.1001 : « *Os. emarginatus* » Zangerl (1953: pl. 16, fig. 1d).  
AMNH.1133 : *Lytoloma angusta* Hay (1908: pl. 28. × 3/5, fig. 5 ; « *Lytoloma angusta* Cope de Birmingham » = « *Os. emarginatus* » Zangerl (1953: pl. 15, fig. 4).

« *Osteopygis chelydrinus* Cope », Hay (1908: pl. 28, fig. 3).  
*Erquelinnesia molaria*, Hay 1908 (160, figs 198, 199) : Danien du New Jersey ; comme l'holotype de *Euclastes wielandi*, est référée à *Euclastes wielandi* par Parham & Pyenson (2010).

### Spécimen de Laversines

LOCALITÉ. — Laversines, département de l'Oise (60510), Hauts-de-France, bassin de Paris, France (49°25'29,21"N, 2°11'44,10"E).

ÂGE. — Paléogène, Paléocène inférieur, calcaires de Laversines : calcaire bioclastique à *Lima carolina* de l'ensemble supérieur, Danien (Montenat & Merle 2018), dans sa partie moyenne (Figs 2-6).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — ULB-04A21-10 (MNHN.F.BPT52, cast), mandibule, partie dentaire symphysaire partielle.

### DESCRIPTION (Figs 7; 8; 12; 13)

#### État du matériel

La symphyse dentaire est incomplète à l'avant et son bord arrière est un petit peu érodé par places, mais le point central du bord supérieur en est préservé, permettant d'envisager la totalité du tracé. La petite partie postéroventrale de la branche latérale gauche qui s'effritait a été approximativement reconstituée (partie lisse).

### Mesures (Tableau 2)

Par comparaison avec un des rares spécimens d'*Euclastes* associant crâne et mandibule (Hirayama & Tong 2003 : AMNH.30030, Phosphates du Maroc) la mandibule de Laversines pouvait appartenir à un crâne d'au moins 86 à 94 mm de longueur jusqu'au condyle occipital. La symphyse de Laversines (c. 37-40 mm) était moins longue que celle d'un des plus grands spécimens figurés d'*Eu. wielandi* du New Jersey : « *Osteopygis borealis* » AMNH.2216, dont la longueur symphysaire est préservée de 62 mm, pour une largeur de 92 mm au foramen mentale (foramen dentofaciale majus) (Hay 1908: 145 ; Zangerl 1953) (Figs 8D ; 10D) ; d'où un rapport de 67% permettant de supposer une longueur de symphyse atteignant 45 mm au maximum pour le spécimen de Laversines, d'après sa morphologie similaire (Fig. 8D).

### MORPHOLOGIE COMPARATIVE

La symphyse est large par rapport à sa longueur (Tableau 2), ce qui est une des caractéristiques majeures définissant le « groupe ou clade *Euclastes* », Euclastidae n. fam. À Laversines, les deux branches sont écartées à l'arrière de la symphyse en formant un angle important, proche de 90° (compte tenu du fait que le bord médial érodé des branches ne permet pas une mesure précise). La face dorsale, altérée surtout au milieu, y montre la ponctuation de gros foramens nutritifs sur une surface avec, en coupe, les petits vaisseaux nutritifs (Fig. 7A), pour un bec portant une rhamphothèque probablement épaisse. Cette surface est longitudinalement médialement bombée, le bombement (largeur 20 mm à l'arrière) s'étrécissant un peu à l'avant (16 mm au bord préservé). À partir de l'avant et au pourtour, une légère concavité en rigole se forme de chaque côté du bombement avant la très légère élévation des bords latéraux, jusqu'à la montée arrière vers le processus coronoïde :

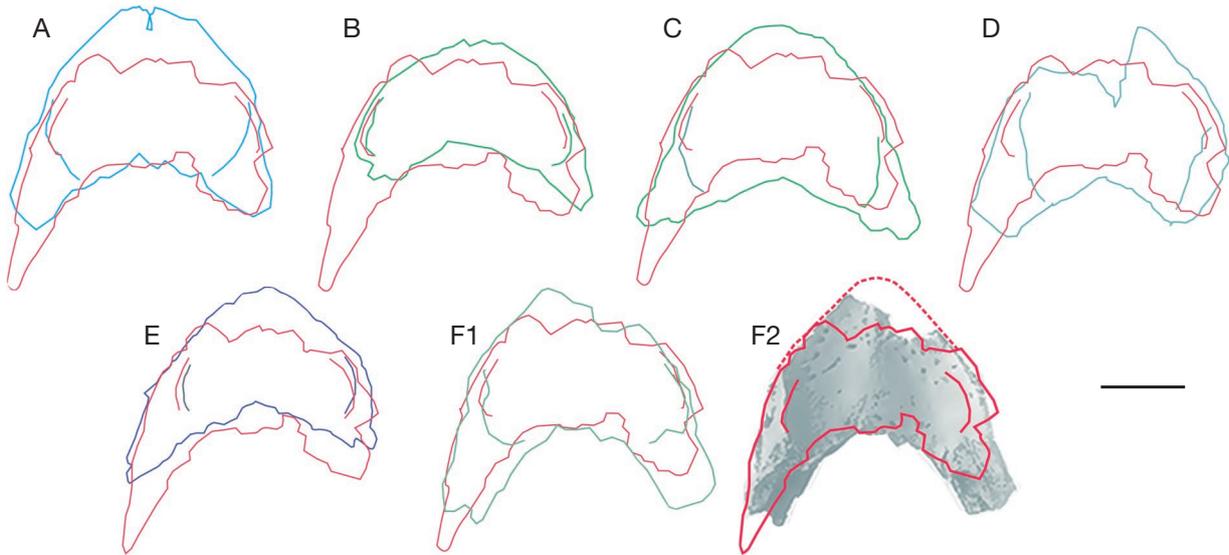


FIG. 8. — Comparaison schématique par superposition du dentaire d'*Euclastes wielandi* (ULB-04A21-10) du Danien de Laversines (traits rouges) et des dentaires des spécimens d'*Eu. wielandi* du Danien du New Jersey, figurés par Hay (1908) et par Zangerl (1953): A-F, vues dorsales, sur: A, YPM.1001, «*Osteopygis emarginatus*» in Zangerl (1953: pl. 16, 1d) (traits bleus); B, «*Osteopygis chelydrinus* Cope, 1869» in Hay (1908: 136, fig. 3, pl. 28, fig. 3) (traits verts); C, YPM.490, «*O. emarginatus*» in Zangerl (1953: pl. 16, 1c) (traits verts); D, AMNH.2216, «*O. borealis* Wieland, 1904» in Hay (1908: fig. 170) et «*O. emarginatus*» in Zangerl (1953: fig. 85, pl. 16, 1b) (traits verts); E, AMNH.1133, «*Lytoloma angusta* Cope, 1869» in Hay (1908: pl. 28, fig. 5) (traits violets) et «*O. emarginatus*» in Zangerl (1953: pl. 15, fig. 4) («not *angusta*»); F1, F2, YPM.913b, «*O. emarginatus*» in Zangerl (1953: pl. 16, 1a), dentaire holotype de l'espèce *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) (accompagnant le museau YPM.913a, figuré sous le nom de *Lytoloma wielandi* in Hay (1908: pl. 28, figs 7, 8, pl. 29, fig. 1) (traits verts); F2, en pointillés, reconstitution du contour de la symphyse d'*Eu. wielandi* de Laversines, d'après les figures de Hay (1908) et Zangerl (1953). Échelle d'*Eu. wielandi* de Laversines: 2 cm. Schémas: France de Lapparent de Broin

la concavité s'accroît vers l'arrière du fait que le bord latéral dentaire s'élève abruptement vers l'arrière de la symphyse, pour atteindre un maximum à la suture dentaire-coronoïde préservée. Le coronoïde fait défaut à Laversines. Chez les Euclastidae n. fam., le coronoïde ne dépasse pas ou très peu la suture avec le dentaire d'*Eu. wielandi* (Hirayama & Tong 2003; Lynch & Parham 2003; OCP.DEK/GE 497A) et d'*Erquelinnesia gosseleti* d'Erquelinnes (Dollo 1886: fig. 2), mais il dépasse un peu plus le dentaire d'*Er. gosseleti* de Bracheux (spécimen MNHN.F.BPT60) (Fig. 13A5), et encore plus celui d'*Er. gosseleti* de Rollot (spécimen MNHN.F.BPT46) (Figs 5B1; 13A3), ce processus coronoïde représentant le point le plus élevé de la mandibule. L'extrémité antérieure de la mandibule (pointe antérieure symphysaire) se devait d'être anguleuse-arrondie (en un angle d'environ 50°) et peu prolongée pour la partie manquante, d'après la direction régulière des bords latéraux en vues dorsale et latérale et par comparaison avec (et par superposition sur) la mandibule holotype YPM.913b d'*Eu. wielandi* et les autres spécimens suffisamment complets du New Jersey (Fig. 8A, C, D, F2). La face antérieure, incomplète (Fig. 7C), montre l'abaissement en rigole de chaque côté du bombement médian et, de chaque côté, le canalis alveolaris inferior en coupe. En vues dorsale et ventrale (Fig. 8A, B), le bord postérieur de la symphyse est incomplet, sauf dorsalement au bord supérieur du canal de Meckel, au milieu et à droite latéralement: ce qui permet de voir que le bord symphysaire formait une large concavité obtuse de forme grossièrement trapézoïdale entre les deux branches dentaires, le bord se terminant sous le niveau du processus coronoïde. Le bord postérieur supérieur du canal, préservé

partiellement, permet toutefois de constater l'absence de la petite échancrure semi-circulaire (en étroit U ouvert), visible au centre sur le spécimen AMNH.30030 des Phosphates du Maroc attribué à *Osteopygis emarginatus* c'est-à-dire à *Euclastes wielandi* (Hirayama & Tong 2003). Cette échancrure du bord symphysaire postérieur est absente chez les spécimens d'*Eu. wielandi* du New Jersey, le bord préservé (souvent incomplet) (Fig. 8), formant un large V ou un U irrégulier. Chez les autres spécimens paléogènes de mandibules d'*Eu. wielandi* ou cf. *Eu. wielandi* des Phosphates paléogènes du Maroc, le bord médian a un contour variant d'U très ouvert, sans échancrure, ou à peine, à une saillie médiane arrondie (collection OCP.DEK/GE 66, 65-7085, 7082, 504C, Nx; 0A-07-27-497A; 295 respectivement). D'après la partie préservée de ULB-04A21-10 de Laversines, le bord postérieur dorsal symphysaire est régulièrement de même hauteur basse entre les deux branches sur son pourtour, et ne présente pas les crêtes plus ou moins fortes, ou les rugosités (présentes chez les jeunes) des actuels Cheloniidae. La partie inférieure, ou bord inférieur, est incomplète et ne montre pas si celui-ci était aussi long que la partie supérieure, ce qui peut parfois varier spécifiquement chez les Cheloniidae actuels. Chez les spécimens de mandibules d'*Euclastes s.l.* (groupe informel Euclastes) et d'*Erquelinnesia* connues sur ce point, ces deux bords sont de même longueur, comme les deux bords osseux (sans la ramphothèque) chez trois des genres actuels, *Caretta* Rafinesque, 1814, *Chelonia* Brongniart, 1800 et *Lepidochelys* Fitzinger, 1843, tandis que le bord supérieur osseux est nettement plus court chez le seul *Eretmochelys* Fitzinger, 1843 (coll. MNHN.F.REP, MNHN.RA[AC]).

TABLEAU 3. — Index. Comparaison des museaux et palais secondaires d'Euclastidae, *Puppigerus* Cope, 1870 et *Caretta* Rafinesque, 1814 (jeune). Abréviations: **ant**, antérieur; **bvMx**, angle du museau au bord ventral postérieur du maxillaire; **FT<**, fosses temporales inférieures ou palatines; **Lr**, longueur; **md**, mandibule; **mx**, maxillaire; **pal**, palatin(s); **palais 2re**, palais secondaire; **pmx**, prémaxillaire; **post**, postérieur; **pter**, ptérygoïde; **pr pter ext**, processus ptergoïdeus externus (ptérygoïde externe); **vo**, vomer.

Base ventrale de la mandibule, largeur symphyse par rapport à sa Longueur	Taxons	Index angle-museau: Angle de la tangente au bord latéral du museau/transversale au bvMx et au bord ant des FT<. Inclinaison du bord ventral du museau au bec	Largeur du museau pour sa longueur (sa longueur apparente par rapport à la longueur du crâne). Palatins: couverture des pter aux processus ptérygoïdes externes, et Lr latérale du palais 2re: position des bords latéraux postérieurs du palais 2re aux FT<, position FT<	Position des choanes / à l'extrémité postérieure du bord ventral du Mx (bvMx), juste en avant du bord antérieur des Fosses Temporales inférieures (FT <): (d'où: Longueur relative du palais 2re au bord ventral choanal)
Base ventrale plate sans carène, large symphyse pour sa Lr	<i>E. wielandi</i> (Hay, 1908) – fig. in Parham & Fastovsky 1997 (« <i>Osteopygis emarginatus</i> Cope, 1869 cranial part») NJSM 11872	50°. Bord ventral du museau bas incliné vers l'extérieur	Moyennement large, moyennement long. Pal en arrondi sur les pr pter ext un peu couverts latéralement, situés ant à mi-Lr des FT< - sans md	Bord v choanal postérieur au niveau du bvMx et à l'avant des FT<
	« <i>Osteopygis emarginatus</i> Cope, 1869», figs (a) et (b) in Hirayama & Tong 2003, synonyme de <i>E. wielandi</i> (plusieurs spécimens, plusieurs niveaux stratigraphiques possibles)	c. 52°. Bord ventral bas incliné vers l'extérieur	Moyennement large, moyennement long. Pal en arrondi assez couvrant, plus ou moins, les pr pter ext. situés à mi-Lr ou au tiers environ des FT< – symphyses conformes à <i>Eu. wielandi</i> NJ. Sauf un spécimen à encoche médiale postérieure,	Bord v choanal à peine antérieur au bvMx et à l'avant des FT< ou au même niveau
	<i>E. platyops</i> Cope, 1867, fig. in Hay (1908)	50°. Bord ventral bas incliné vers l'extérieur	Large, court. Pal en arrondi peu couvrant les pr pter ext. situés très ant à mi-Lr des FT< - md non connue	Bord v choanal postérieur au niveau du bvMx et à l'avant des FT<
	« <i>Rhetechelys</i> » sp., in Gmira 1995 (voir Fig. 14, <i>Euclastes</i> sp. indet.)	50°. Bord ventral bas incliné vers l'extérieur	Moyennement large, moyennement long aux choanes, mais larges et longs Pal très couvrant les pr pter ext, situés à mi-Lr des FT< - md non connue	Bord v choanal au même niveau que le bvMx et que l'avant des FT<: palais 2re large
	<i>E. acutirostris</i> Jalil, Lapparent de Broin, Bardet, Vacant, Bouya, Amaghazaz & Meslouh, 2009	60°. Bord ventral bas incliné vers l'extérieur	Étroit vers l'avant, moyennement long. Pal peu couvrant, angle pr pter ext aigus situés à mi-Lr des FT< -md non connue	Bord v choanal au même niveau que le bvMx et que l'avant des FT<
	<i>Pacifichelys hutchisoni</i> (Lynch & Parham, 2003)	c. 50°. Bord ventral bas incliné vers l'extérieur	Moyennement large, modérément long. Pr pter ext peu saillants (?) situés à mi-Lr des FT<, symphyse md plus courte à l'arrière que chez <i>wielandi</i> NJ	Bord choanal antérieur au bvMx et à l'avant des FT<
	<i>Erquelinnesia gosseleti</i> (Dollo, 1886), MNHN.F.BPT60, Bracheux (see Fig. 13).	50°. Bord ventral bas incliné vers l'extérieur	Museau long puis large à arrière, surface triturante longue, Pal unis en arrière du vomer, en arrondi peu couvrant les pr pter ext. Latmt, vont à mi Lr des FT< et bord v choanal reculé vers les processus trochléaires otiques	À l'arrière du vomer: bord v choanal très post au bvMx et au bord ant des FT<: est constitué des palatins seuls, prolongés médialement vers les processus trochléaires otiques médialement et à leur niveau latéralement: palais 2re le plus long relativement mais pas le plus large aux pr pter ext
Base ventrale angulo-arrondie – symphyse étroite pour sa Lr	<i>Puppigerus camperi</i> collection IRSNB n°s 178402, 1618733, 19779, 198632	60°. Bord ventral haut, vertical	Étroit: à la fois étroit et long relativement/ aux autres espèces; museau très long par palais 2re à longs vo, mx et pmx en avant bvMx, Pal couvrant plus ou moins les pter au pr pter ext. bien ant à la mi-Lr des FT< où pter particulièrement étroits médialement	Bord v choanal un peu ant aux bvMx et à l'avant des FT<: palais 2re long par le museau antérieur, non postérieurement

Tableau 3. — Suite.

Base ventrale de la mandibule, largeur symphyse par rapport à sa Longueur	Taxons	Index angle-museau: Angle de la tangente au bord latéral du museau/transversale au bvMx et au bord ant des FT<. Inclinaison du bord ventral du museau au bec	Largeur du museau pour sa longueur (sa longueur apparente par rapport à la longueur du crâne). Palatins: couverture des pter aux processus ptérygoïdes externes, et Lr latérale du palais 2re: position des bords latéraux postérieurs du palais 2re aux FT<, position FT<	Position des choanes / à l'extrémité postérieure du bord ventral du Mx (bvMx), juste en avant du bord antérieur des Fosses Temporales inférieures (FT <): (d'où: Longueur relative du palais 2re au bord ventral choanal)
Base ventrale angulo-arrondie – symphyse étroite pour sa Lr	Caretta MNHN.F.REP82 jeune	62° (varie de 50° [adulte] à 60°). Bord ventral haut, vertical	Étroit; longues FT</ Lr crâne. Pal « courts » loin des pr pter ex.: Pr pter ext. très postérieurs au palais 2re, à mi-Lr des FT< et très réduits.	Bord choanal en avant du bvMx et des FT<: palais 2e court (occupant 1/3 Lr museau)

Le processus coronoïde est proche du bord postérieur de la longue symphyse, d'une distance non supérieure au tiers de la distance entre le processus et l'extrémité antérieure présumée (Fig. 12). Cette longue symphyse liée à une courte longueur des branches dentaires entre bord symphysaire et processus coronoïde constitue encore un des caractères majeurs des membres du « groupe ou clade *Euclastes* ». La face ventrale (Fig. 7B) montre que la symphyse est très plate sur toute sa largeur, dépourvue de carène anguleuse à arrondie: cette face ventrale plate constitue un caractère marquant du taxon Euclastidae n. fam., le distinguant des autres Chelonioida. Couverte qu'elle était par la ramphothèque (bec corné), la surface (un peu altérée) est percée de quelques forams vasculaires nutritifs du bec corné, prolongés en petites cuvettes ou en très courts sillons, produisant une surface osseuse un peu bourrelée. La partie supérieure de la face latérale montre la faible concavité d'une fossette dentaire latérale: la fossa masseterica gauche est bien dessinée par son contour conservé dorsalement (Fig. 7). Son bord arrondi (incomplet ici), ourlé, limitait la ramphothèque (cf. *Erquelinnesia* de Bracheux & Rollot; Fig. 13A3, A5, B4). À l'avant de la fossa, écornée ici, entre la mi-hauteur et le bord supérieur du dentaire, aboutissait le foramen dentofaciale majus ou foramen mentale; il ouvrait sur le canalis mentalis, dont on voit la paroi médiale (ouverte) avant que ce canal ne rejoigne vers l'avant le canalis alveolaris inferior (dont on voit plus médialement l'orifice à ce point) (Fig. 7D). Le bord du foramen en partie écorné sur le spécimen de Laversines ne permet pas de mesurer et d'estimer sa taille pour le comparer à d'autres spécimens: il devait être gros d'après sa paroi ouverte qui montre un canalis mentalis large. L'emplacement du foramen mentale correspond à la plus grande largeur de la symphyse (Fig. 12); sa position médio-supérieure et antérieure sur la fossa masseterica est celle des Euclastidae n. fam. (« groupe ou clade *Euclastes* ») mais aussi celle d'autres Chelonioida comme les actuels Cheloniidae, à palais secondaire. Mais la taille et position du foramen mentale en hauteur de branche varient avec les formes d'Euclastidae n. fam. des différentes localités. Chez les actuels Cheloniidae, sa position en hauteur varie spécifiquement (coll. MNHN.F.REP, MNHN.RA(AC)). À la différence

d'*Euclastes*, spécimen de Laversines inclus, chez *Erquelinnesia* de Bracheux, de Rollot et d'Erquelinnes (Figs 13A-13C), du fait de la longue symphyse dépassant à l'arrière la transversale du processus coronoïde, le foramen mentale est éloigné en avant du bord postérieur symphysaire et aussi relativement plus éloigné du processus coronoïde (se situant en avant de ce bord symphysaire au lieu d'en arrière). Chez les actuels dont la symphyse de la mandibule est plus courte (correspondant à un palais secondaire relativement moins long à l'arrière sur le museau, à choanes n'atteignant pas les fosses palatines et à surface triturante ne recouvrant pas les processus ptérygoïdes externes), le foramen mentale est situé en avant du processus coronoïde comme chez le groupe informel Euclastes, mais suivant une distance relativement plus longue par rapport au processus; elle varie avec l'espèce, d'après la longueur spécifiquement variable de la symphyse des actuels, laquelle est toujours plus courte que chez les Euclastidae n. fam. À Laversines, la branche dentaire droite de ULB-04A21-10 (Fig. 7D) est plus incomplète que la gauche (Fig. 7F), brisée avant la suture dentaire-coronoïde, de sorte que le contour exact de la fossa masseterica n'est pas conservé: ainsi apparaîtrait la paroi médiale du canalis mentalis vers l'extérieur et derrière, médialement, celle du canalis alveolaris inferior, avant que le premier ne joigne le second pour se poursuivre à l'avant (voir *Eu. wielandi*, AMNH.2216: « *Os. borealis* » in Hay 1908; Zangerl 1953: fig. 85) (Figs 12; 13). En vue arrière (Fig. 7E) le sulcus cartilaginis meckelii est apparent sur les deux tiers droits de la face postérieure symphysaire, son bord ventral et une partie de son bord dorsal étant érodés. Le bord postérieur est érodé à gauche, laissant voir le canalis alveolaris inferior. La face postérieure (Fig. 7E) montre, comme la face antérieure (Fig. 7C) le bombement médian symphysaire et la concavité de chaque côté, médialement au bord latéral dentaire légèrement élevé,

Les taxons des deux groupes informels d'Euclastidae n. fam. comme ceux des Cheloniidae *s.l.* à palais secondaire, ont des proportions relatives différentes entre les éléments constitutifs du palais secondaire (crâne) et de la mandibule, dont principalement les branches dentaires et la symphyse. Le bord postérieur de la symphyse d'*Euclastes wielandi* de Laversines (Fig. 13D),



FIG. 9. — *Euclastes montenati* n. sp., Thanétien, Therdonne: **A-D**, reste de mandibule, dentaire ULB-04A21-11; vues: **A**, dorsale; **B**, ventrale; **C**, frontale; **D**, latérale gauche; **E**, postérieure; **F**, latérale droite. Abréviations: **cai**, canalis alveolaris inferior; **fc ai**, foramen canalis alveolaris inferior; **fm**, foramen dentofaciale majus (foramen mentale); **prc**, emplacement du processus coronoïde; **scm**, sulcus cartilaginis meckelii; **sprc**, suture du coronoïde avec le dentaire. Échelle: 1 cm. Clichés: Lilian Cazes (CR2P).

est un peu en avant du processus coronoïde comme chez les autres spécimens connus d'*Euclastes s.l.* (groupe informel *Euclastes*) (Fig. 13E), contrairement à *Erquelinnesia gosseleti* où il se situe en arrière (Figs 13A-C).

La brièveté de la branche dentaire entre la symphyse et le processus, en relation avec la longue symphyse, est une caractéristique de la nouvelle famille. Chez les Cheloniidae actuels (formes à palais secondaire), la branche dentaire antérieure au processus est relativement plus longue, comme chez les Toxochelyidae (dépourvus de palais secondaire et à symphyse très courte): ainsi chez *Caretta*, genre qui a la plus longue symphyse des actuels, relativement. Toutefois, la distance entre le bord postérieur de la symphyse et le processus coronoïde est relativement plus grande chez les jeunes (MNHN.F.REP82) que chez les grands adultes chez qui la symphyse s'allonge (MNHN.F.REP118), et alors que son bord postérieur se rapproche de la fossa masseterica et du foramen mentale.

#### Foramen mentale

Que la branche dentaire soit courte ou longue, le processus coronoïde reste toujours relativement plus en arrière du foramen mentale que ce soit chez les Cheloniidae actuels (tels *Caretta*) ou chez les spécimens d'*Euclastes s.l.* (groupe informel *Euclastes*) (Hirayama & Tong 2003: fig. 1a; Hay 1908: pl. 28, figs 4, 170) (Figs 13D2, E2). Tandis que chez *Erquelinnesia*, le bord postérieur de la symphyse est allongé

pour égaler ou dépasser vers l'arrière la transversale du haut du processus coronoïde (relativement élevé à Rollot: Fig. 13B4) et le foramen mentale y est à la fois nettement antérieur au processus et au bord postérieur de la symphyse (Dollo 1887: fig. 2; Zangerl 1971: fig. 9B) (Figs 13A3, A5, B4).

#### Proportions relatives symphyse-crâne

Jeune ou adulte (figures in Parham & Pyenson 2010), la symphyse des *Euclastidae* n. fam. (*Euclastes s.l.* et *Erquelinnesia*) est toujours relativement plus large – pour un crâne relativement plus large – que chez les Cheloniidae actuels, dont *Caretta* (Tableau 3), les branches dentaires étant plus courtes chez les *Euclastidae* n. fam.

Le bord symphysaire postérieur a chez les *Euclastidae* n. fam. un angle variable du jeune à l'adulte (Lynch & Parham 2003: fig. 4.; Parham & Pyenson 2010: fig. 7); mais l'angle est toujours plus large que chez les actuels (telle *Caretta* jeune à adulte), dont le crâne est toujours relativement nettement plus étroit pour sa longueur.

#### Ramphothèque

À Laversines, la partie symphysaire antérieure (celle couverte latéro-inférieurement par la ramphothèque) faisait, en se terminant à la fossa masseterica, un bourrelet en avant, autour du foramen mentale. Une ramphothèque à surface « bourrelée » irriguée de gros pores vasculaires, devait donc être épaisse, en

correspondance avec un palais secondaire développé d'adulte ; par comparaison avec des spécimens actuels de *Caretta* jeune et adulte et les spécimens du groupe informel Euclastes, connus par leur mandibule jeune et adulte, il ressort de ces points d'anatomie que la mandibule de Laversines était bien un adulte affirmé.

#### *Surface du palais et régime*

L'absence de crêtes, protubérances ou rugosités osseuses sur la mandibule correspond à un crâne qui en est aussi dépourvu. La surface symphysaire triturante concave à plate (avec ou sans bombement médian et fines stries) correspond aux crânes d'Euclastidae n. fam. à palais ondulé et indique un régime particulier de compression des proies, différent de celui des Cheloniidae actuels, lesquels sont plus aptes à écraser des proies dures (voir le paragraphe sur le régime). Par ailleurs, le fort développement des processus trochléaires otiques (Figs 13A1 ; 14) indique la puissance des muscles de la mandibule permettant cette forte pression, en l'occurrence.

#### ATTRIBUTION DU SPÉCIMEN DE LAVERSINES À L'ESPÈCE

##### *EUCLASTES WIELANDI*

La Figure 8A-F montre la superposition en vue dorsale du contour de la mandibule de Laversines ULB-04A21-10 sur celui de six des spécimens d'*Euclastes wielandi* du New Jersey figurés par Hay (1908) et Zangerl (1953) dont la mandibule de l'holotype YPM.913b (Fig. 8F). Les bords postérieurs de la symphyse se superposent (avec une petite différence due à la réparation d'une partie du bord postérieur gauche à Laversines). Le bord postérieur symphysaire supérieur de Laversines paraît plus trapézoïdal et celui du New Jersey forme un large angle à bords arrondis. Comme les deux bords postérieurs coïncident aux endroits du bord préservés de Laversines (au milieu et à droite), il est estimé que leurs bords partageaient un tel angle court et large à l'avant, en fait soit plus trapézoïdal (Figs 8 ; 10A, F) soit plus anguleux-arrondi (Figs 8 ; 10C-E). Chez *Caretta* le bord postérieur supérieur est anguleux-arrondi chez le jeune, mais la symphyse (s'épaississant en largeur et au bord arrière) a, chez le grand adulte, une forme plus trapézoïdale, se distinguant surtout parce que la mandibule est plus étroite et porte des crêtes osseuses dans l'angle symphysaire postérieur : d'où des branches dentaires plus proches l'une de l'autre pour un crâne moins large pour sa longueur que chez *Euclastes*. Chez *Pacifichelys urbinai* Parham & Pyenson, 2010 (Parham & Pyenson 2010: fig. 7) (groupe informel Euclastes) l'angle est plus largement arrondi à son point de départ chez l'adulte que chez le jeune, coïncidant avec la forme de Laversines considérée comme étant un adulte ; mais la symphyse est relativement plus courte que chez *Eu. wielandi* et *Pa. hutchisoni* (Lynch & Parham 2003) : cette dernière espèce se distingue aussi d'*Eu. wielandi* type par son museau et sa mandibule, notamment renforcés de bourrelets masticateurs. À l'avant, la direction des bords latéraux de la symphyse de Laversines se superpose avec celle d'*Eu. wielandi* ; et de ce fait, les plus complets des spécimens du New Jersey (Fig. 8A, C, D, F) montrent quel contour devait avoir l'avant de celui de Laversines. Chez le spécimen AMNH.30030 du Paléogène

des Phosphates du Maroc, attribué aussi à *Eu. wielandi* (in Hirayama & Tong 2003: fig. 1), la symphyse se superpose aussi à celles du New Jersey mais avec, sur le spécimen massif figuré, la petite échancrure semi-circulaire sur une saillie du bord supérieur (dans l'ensemble trapézoïdal-arrondi), inconnue au New Jersey et à Laversines, et chez tous les autres spécimens d'*Euclastes s.l.* connus du Paléogène du même bassin du Maroc (coll. OCP.DEK/GE).

Par comparaison de la longueur de la symphyse sur la longueur totale de la mandibule de spécimens complets de l'*Euclastes* du Maroc (*Os. emarginatus* in Hirayama & Tong 2003 ; coll. OCP.DEK/GE), d'*Erquelinnesia* d'Erquelinnes IRSNB 1585 (Zangerl 1971) et des adultes de *Caretta*, qui a la plus longue symphyse des actuels (MNHN.RA-AC, MNHN.F.REP118), la mandibule de cet actuel a des branches mandibulaires un tiers plus longues, et en correspondance avec un crâne plus étroit (figures d'actuels in Wyneken 2001). Finalement, les deux échantillons de Laversines et du New Jersey montrent leur identité, justifiant l'attribution de la mandibule de Laversines à *Euclastes*, et en particulier à *Eu. wielandi*.

#### *Euclastes montenati* n. sp. (Figs 9-13 ; Annexe 2)

urn:lsid:zoobank.org:act:4965B4EC-F146-4D98-9CFF-69C4F1E9F05D

ÉTYMOLOGIE. — L'espèce est dédiée à Christian Montenat (1941-2020) d'UniLaSalle-Beauvais, Géosciences (IGAL), pour sa grande contribution à la géologie, sa grande connaissance du terrain dans le monde et particulièrement pour ses travaux sur la bassin de Paris, incluant le Danien de Laversines (Montenat & Merle 2018).

LOCALITÉ TYPE. — Therdonne, Oise (code postal 60628), Hauts-de-France, bassin de Paris, France (Figs 2-6), carrière du Mont Bourguillemont (49°41'36,93"N, 2°16'48,66"E ; alt. 74 m).

ÂGE TYPE. — Paléocène, Thanétien, partie moyenne-supérieure non terminale. Formation de Bracheux, sables du Mont Bourguillemont, niveau inférieur (Fig. 5[4]). La Formation se situe après une période de lacune de dépôts (Sélandien/Thanétien inférieur non distinguable).

DIAGNOSE. — Espèce de petite taille, massive, symphyse relativement large et courte pour sa longueur. Branche dentaire basse au processus coronoïde. Bord postérieur symphysaire s'ouvrant en un très court angle aigu au sommet puis l'angle s'ouvrant ensuite plus largement postérieurement, en arrondi. Foramen dentofaciale majus (foramen mentale) particulièrement gros, bien visible par sa grosse ouverture à l'avant de la fossa masseterica, postérieur au bord postérieur de la symphyse.

MATÉRIEL TYPE. — **Holotype**: ULB-04A21-11, reste de mandibule.

AUTRE MATÉRIEL EN PROVENANCE DU SITE. — Postcrânien : ULB-04A21-12, reste de périphérique du pont, à l'arrière ; ULB-04A21-13, reste de périphérique du pont, médiane ; ULB-04A21-14, neurale postérieure ; ULB-04A21-15, pygale.

#### DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

*Dentaires* ULB-04A21-11 (moulage MNHN.F.BPT53)

État du matériel. Le spécimen consiste en une portion de mandibule comportant une partie du dentaire (dentaires

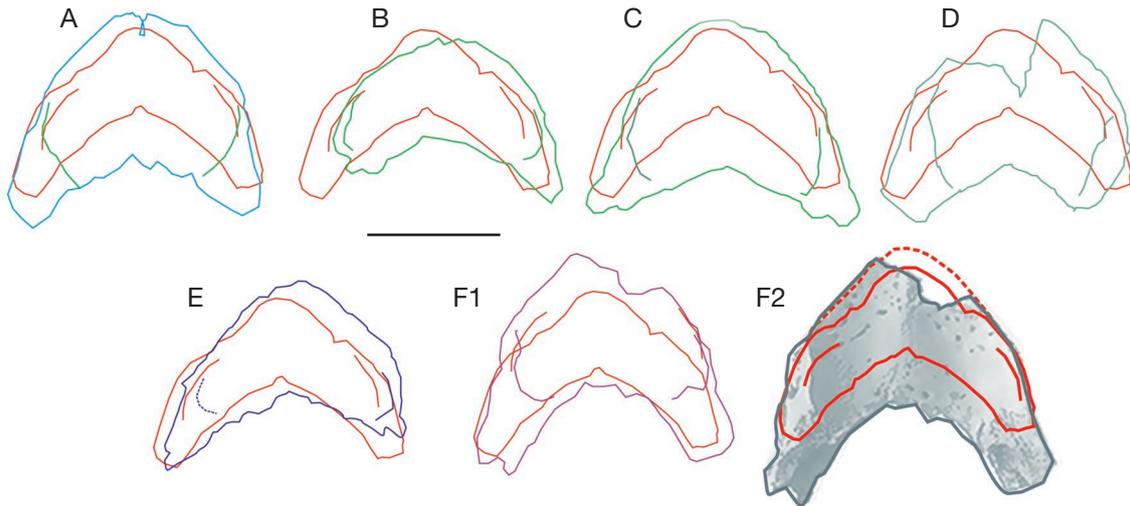


FIG. 10. — Comparaison schématique par superposition du dentaire ULB-04A21-11, holotype d'*Euclastes montenati* n. sp. (traits rouges) sur les dentaires de spécimens d'*Eu. wielandi* du Danien du New Jersey, figurés par Hay (1908) et Zangerl (1953): **A-F**, vues dorsales, sur: **A**, YPM.1001, *Osteopygis emarginatus* in Zangerl (1953: pl. 16, 1d; **traits bleus**); **B**, «*O. chelydrinus* Cope, 1869» in Hay (1908: 136, fig. 3, pl. 28, fig. 3; **traits verts**); **C**, YPM.490, *O. emarginatus* in Zangerl (1953: pl. 16, 1c; **traits verts**); **D**, AMNH.2216, «*O. borealis* Wieland, 1904» in Hay (1908: fig. 170), et *O. emarginatus* in Zangerl (1953: fig. 85, pl. 16, 1b) (**traits violets**); **E**, AMNH.1133, «*Lytoloma angusta* Cope, 1869» in Hay (1908: pl. 28, fig. 5), and *O. emarginatus* in Zangerl (1953: pl. 15, fig. 4) (not «*angusta*») (**traits violets**); **F1**, **F2**, YPM.913b, *O. emarginatus* in Zangerl (1953: pl. 16, 1a), spécimen holotype de l'espèce *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) (accompagnant le museau YPM.913a, figuré sous le nom de *Lytoloma wielandi* in Hay (1908: pl. 28, figs 7-8, pl. 29, fig. 1) (**traits violets**); **F2**, en pointillés, reconstitution du contour de la symphyse d'*Eu. montenati* n. sp.; d'après les figures des spécimens de Hay (1908) et Zangerl (1953). Échelle d'*Eu montenati* n. sp.: 2 cm. Schémas: France de Lapparent de Broin.

fusionnés), partie représentée par la symphyse et les deux branches dentaires, préservées jusqu'à la suture dentaire-coronoïde à gauche et un peu en dessous de cette suture à droite. La partie latéro-antérieure de la symphyse fait défaut, érodé en demi-cercle autour du bombement médian. Une toute petite écornure artefact apparaît à l'arrière médian. La surface de la pièce est altérée au niveau du périoste, surtout latéro-antéro-ventralement (Fig. 9B, D, F), montrant les fines crêtes de la partie lacuno-lamellaire de l'os, s'entremêlant un peu longitudinalement, et ponctuées des forams vasculaires du bec. La surface est nettement moins altérée à la partie supérieure (Fig. 9A).

**Mesures (Tableau 2).** La mandibule était de petite taille par rapport au spécimen attribué à *Euclastes wielandi* de Laversines, étant environ plus petite d'un tiers. Toutefois sa densité osseuse et sa massivité sont bien supérieures et attestent qu'il s'agit d'un adulte.

#### Morphologie comparative

Bien qu'étant très incomplet, le spécimen de mandibule se révèle immédiatement comme étant d'un *Euclastes*, à l'instar du spécimen de Laversines dont il partage une partie essentielle de la morphologie: le bombement longitudinal et la face ventrale plate. La face dorsale montre le même large bombement longitudinal médian épais et arrondi au sommet, encadré de chaque côté de la dépression médiolatérale au pourtour du bec, « en rigoles »; mais la montée de la branche dentaire vers le processus coronoïde est plus rapide, relativement plus courte et plus basse que chez *Eu. wielandi*; la partie de branche dentaire masticatrice antérieure au processus coronoïde est courte pour un Chelonioidea ce qui est un

caractère d'Euclastidae n. fam. La symphyse est ici relativement plus courte qu'à Laversines, et plus massive. À gauche, la suture coronoïde-dentaire est préservée sur le haut de la face médiale interne du dentaire, ne laissant pas de place pour une partie supérieure de coronoïde en un dépassement du processus en hauteur; de même chez certains genres actuels dont le processus coronoïde ne dépasse pratiquement pas le dentaire, tel *Eretmochelys* dont la mandibule est aussi relativement basse. La surface dorsale de Therdonne est peu usée, montrant quelques rainures et quelques forams vasculaires (peu nombreux dans la partie préservée). À droite, l'érosion montre dans une échancrure d'érosion le sillon du canalis alveolaris inferior ouvert dorsalement. Les bords postérieurs supérieur et inférieur de la symphyse sont bien préservés, d'égale longueur. Ils dessinent un large arc de 95°, à contour anguleux légèrement arrondi, non trapézoïdal d'apparence au sommet, à la différence de celui de Laversines. Le périoste de la face ventrale est plus érodé mais sa forme est intégralement préservée: elle est complètement plate comme à Laversines (caractère d'Euclastidae n. fam.). La face latérale est relativement basse au processus coronoïde par rapport au spécimen de Laversines (Fig. 9C par rapport à la Fig. 7C). Par suite de l'érosion du bord latéral du bec, le bombement médian, bien saillant, est très visible artificiellement en vue latérale gauche, contrairement à celui de Laversines dont le bord latéral est intégralement conservé et cache un peu le bombement en vue latérale (Fig. 12A1, B1). La partie antérieure de la fossa masseterica est bien dessinée en arc de cercle, le fossa étant bien enfoncée à l'avant (avec un gros foramen mentale très visible), formant une cuvette vers le bord supéroantérieur de la fossa. Cette disposition est conforme à celle connue d'*Erquelinnesia* de Bracheux (com-



FIG. 11. — *Euclastes montenati* n. sp., plaques de la dossière, Therdonne: **A1-A4**, périphérique du pont (arrière) ULB-04A21-12, en vues: **A1**, externe (dorsale); **A2**, latérale (antérieure ou postérieure); **A3**, interne (ventrale); **A4**, proximale. **B1-B4**, périphérique du pont médiane ULB-04A21-13, en vues: **B1**, externe (dorsale); **B2**, latérale (antérieure ou postérieure); **B3**, interne (ventrale); **B4**, proximale. **C1, C2**, neurale postérieure ULB-04A21-14, en vues: **C1**, dorsale; **C2**, ventrale. **D1, D2**, pygale (partielle), ULB-04A21-15, en vues: **D1**, dorsale; **D2**, ventrale. Échelle: 1 cm. Clichés: Lilian Cazes (CR2P).

mune de Beauvais, Oise) (Fig. 13A3, A5) et d'Erquelines (Belgique) (Dollo 1886: fig. 2; Zangerl 1971: fig. 9B) mais plus prononcée en volume et en enfoncement; elle s'oppose à celle d'*Erquelinesia* de Rollot (Somme) (Fig. 13C), où le foramen est même très petit (Fig. 13B1, B4), sans être délimité par un relief net du contour de la fossa masseterica. Chez *Euclastes wielandi* (mal représenté dans le matériel américain historique et celui rapporté à l'espèce) le foramen varie en taille et en relief du bord de la fossa masseterica: gros et bien délimité chez le spécimen du New Jersey d'Ullmann & Carr (2021), moyen et faiblement délimité sur les spécimens des Phosphates du Maroc, celui figuré d'Hirayama & Tong (2003) et trois spécimens connus sur ce point de la collection OCP.DEK/GE. La position du foramen plus ou moins haut sur la face latérale de la fossa masseterica varie, en partie seulement, avec la hauteur de la branche dentaire: à Laversines, le foramen était situé relativement plus bas que chez l'espèce de Therdonne (Fig. 13D2, E2). Et il est relativement plus haut chez *Erquelinesia* de

Rollot (Fig. 13B), étant moyennement haut chez *Erquelinesia* de Bracheux et d'Erquelines (Fig. 13A, C). Chez les actuels Cheloniidae sa disposition est spécifique avec une petite marge de variabilité, étant situé plus ou moins vers le haut du dentaire au processus coronoïde ou plus près de la mi-hauteur du dentaire: petit à gros et haut placé sur le dentaire chez *Caretta*; petit à moyen et moyennement placé chez *Chelonia*; gros à moyen et haut placé chez *Lepidochelys*; et très petit et haut placé chez *Eretmochelys*. Chez eux, le coronoïde est plus ou moins saillant: peu à non saillant chez *Eretmochelys* (mandibule basse), saillie courte (surtout chez les jeunes) à moyenne chez *Caretta* (dentaire haut), haute saillie chez *Lepidochelys* (dentaire haut) et courte à haute saillie chez *Chelonia* (mandibule à branche dentaire haute presque tout au long en avant du processus, en vue latérale).

Les faces latérales gauche et droite du spécimen de Therdonne montrent à l'avant l'échancrure du sillon du canalis alveolaris inferior érodé, échancrures que l'on voit aussi sur la face antérieure, de chaque côté du bombement médian

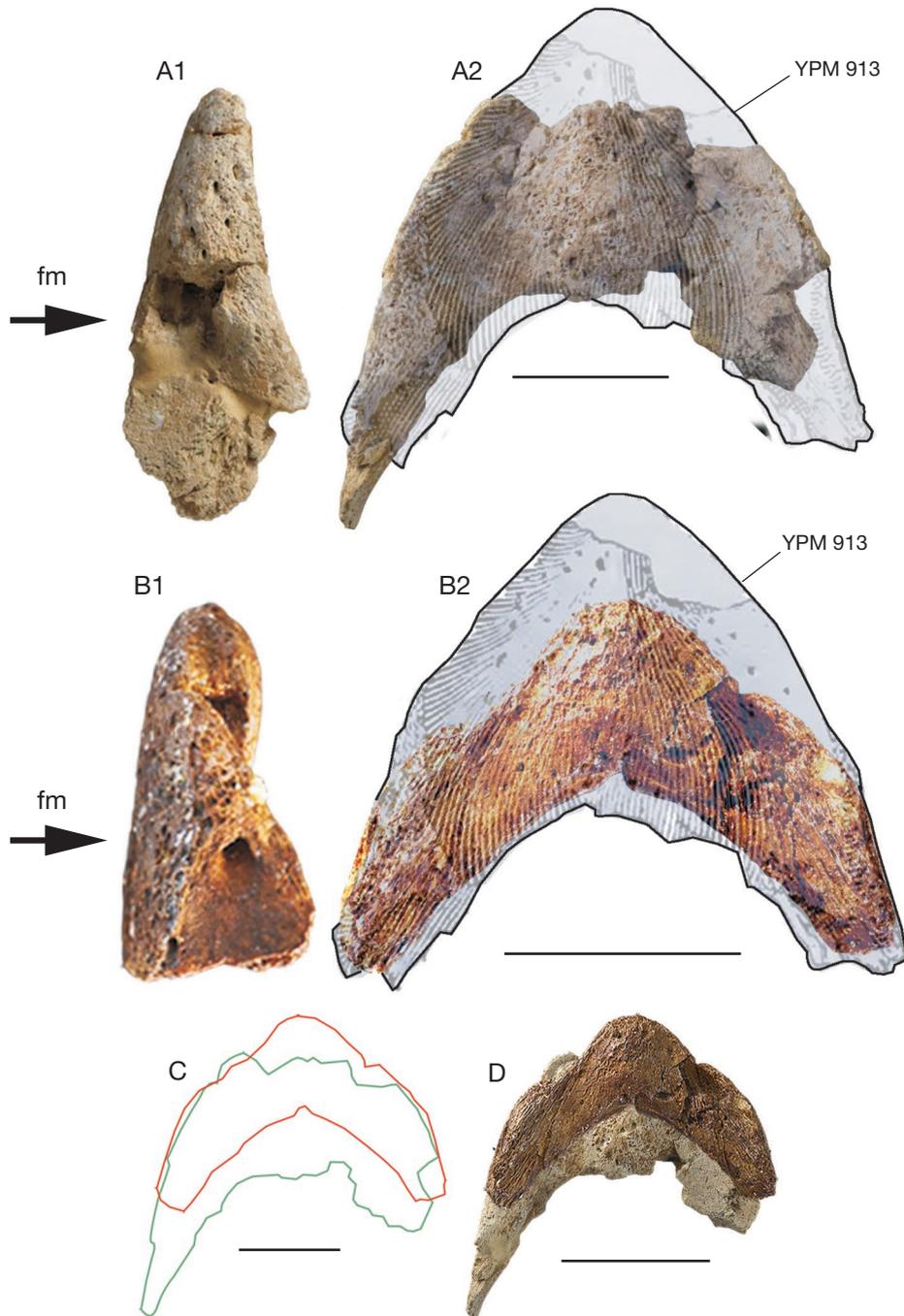


FIG. 12. — Comparaison du dentaire de l'holotype d'*Euclastes wielandi* (Hay, 1908) du New Jersey, YPM.913b (traits noirs), et des deux dentaires d'*Euclastes* de l'Oise (France): **A1, A2**, *Eu. wielandi* de Laversines ULB-04A21-10, en vues: **A1**, latérale gauche; **A2**, dorsale sur *Eu. wielandi* YPM.913b. **B1, B2**, *Eu. montenati* n. sp. de Therdonne ULB-04A21-11, en vues: **B1**, latérale gauche; **B2**, dorsale sur *Eu. wielandi* YPM.913b. **C, D**, *Eu. wielandi* ULB-04A21-10 (traits verts) sur *Eu. montenati* n. sp. ULB-04A21-11 (traits rouges), en vues dorsales. Flèche, indication de la position du foramen dentofaciale majus (fm). Échelle des *Euclastes* de l'Oise: 2 cm. Clichés: Lilian Cazes (CR2P); schémas: France de Lapparent de Broin.

bien saillant. Faces latérale et inférieure sont marquées par l'érosion de la structure superficielle de la couverture osseuse correspondant à la ramphothèque en accentuant les rainures des vaisseaux nutritifs. La face postérieure, intègre, montre le profond sillon du canal de Meckel et de chaque côté le foramen du canalis alveolaris inferior; cette face montre bien la faible hauteur postérieure de la symphyse, régulièrement haute sur toute sa grande largeur (hors bombement vers l'avant)

entre les processus coronoides (Figs 7E; 9E), particulière aux Euclastidae n. fam., comme chez *Eu. wielandi* de Laversines, le bord supérieur étant lisse, et contrairement aux actuels Cheoniidae; chez ces derniers, les branches sont longues et moins distantes entre elles (angle entre les branches étroit), avec un bord supérieur à crêtes, au moins à rugosités marquées chez le jeune, et en vue postérieure les branches s'élèvent régulièrement du milieu vers le processus de chaque côté.

Comme à Laversines, les branches dentaires symphysaires de *Eu. montenati* n. sp. (parties latéropostérieures de la symphyse, ici anguleuse à l'arrière) sont courtes en avant du processus coronoïde par rapport aux Cheloniidae actuels, le milieu du bord postérieur symphysaire étant relativement proche du processus coronoïde, mais relativement un peu plus éloigné que chez les spécimens d'*Euclastes wielandi* de Laversines et du New Jersey; la forme plus ramassée du dentaire de Therdonne jusqu'au processus coronoïde correspond à une symphyse plus courte que chez ces spécimens d'*Eu. wielandi*. Les branches, plus courtes jusqu'au processus coronoïde pour la largeur, se voient sur la Figure 12C, D, en mettant à largeur égale les deux spécimens de l'Oise et en superposant les processus coronoïdes (Figs 8; 10).

Comme à Laversines, la Figure 10A-F montre la superposition en vue dorsale du contour de la mandibule de Therdonne sur celui de six des spécimens d'*Euclastes wielandi* du New Jersey figurés par Hay (1908) et Zangerl (1953), dont la mandibule de l'holotype YPM.913b (en F); de même, est adaptée leur largeur symphysaire à la plus grande largeur de celle de Therdonne dans la zone du processus coronoïde, là où se dessine un arc de cercle: la mandibule de Therdonne est plus courte au processus pour la même largeur au coronoïde, avec un arc de cercle plus court que celui des spécimens du New Jersey. Que l'on place les bords postérieurs symphysaires à la même transversale postérieure ou non, en superposant plus ou moins vers l'avant ou l'arrière les processus, la symphyse est plus courte à largeur égale; même si elle est incomplète à l'avant, la coïncidence ne se fait pas, ni avec la mandibule de Laversines, ni avec celles du New Jersey, contrairement à la mandibule de Laversines avec celles du New Jersey (Fig. 8) et avec celles des Phosphates paléogènes du Maroc. La symphyse plus courte à largeur égale par rapport à celle des *Euclastes wielandi* est montrée sur la Figure 10F2.

#### DISCUSSION SUR LE DENTAIRE

La nouvelle espèce appartient au groupe informel *Euclastes* (voir la diagnose de la famille) notamment par sa symphyse plus courte que celle d'*Erquelinnesia*, son bord postérieur étant antérieur au processus coronoïde et de forme anguleuse; par le foramen mentale étant postérieur au bord postérieur de la symphyse et par la surface symphysaire dorsale ondulée avec un bourrelet médian. La symphyse est plus courte pour sa largeur que chez *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) du New Jersey, représenté sur les figures de Hay (1908), et de Zangerl (1953: pl. 16, fig. 1, sous le nom d'*Os. emarginatus*), dont l'holotype YPM 913b, et de Laversines (Fig. 10) et que chez toutes les autres espèces de la famille (Tableau 1) et le processus coronoïde est plus bas. L'espèce partage avec la mandibule d'*Eu. wielandi* de Laversines (Figs 8; 12) la forme générale de ce bourrelet dorsal symphysaire, largement arrondi sans crêtes postérieures comme chez la plupart des spécimens d'*Eu. wielandi* du New Jersey, dont l'holotype YPM.913b de l'espèce type du genre.

L'holotype d'*Euclastes montenati* n. sp. est un adulte, le spécimen étant plus massif pour une taille un tiers plus petite que celle des adultes d'*Euclastes wielandi* de Laversines et du New Jersey.

DESCRIPTION DU MATÉRIEL POSTCRANIEN (DOSSIÈRE) (Fig. 11) ULB-04A21-12, reste de périphérique du pont, à l'arrière (Fig. 11A); ULB-04A21-13, reste de périphérique du pont, médiane (Fig. 11B); ULB-04A21-14, neurale postérieure (Fig. 11C); ULB-04A21-15, pygale.

#### État du matériel

Les quatre spécimens sont usés, comme roulés à leurs bords. Présence d'une décoration de tortue aquatique, faite de petits forams vasculaires et de très petits sillons fins, issus des forams vasculaires; ici la décoration est très discrète pour une forme marine littorale, par la taille de ces éléments et l'absence de bourrelet entre les sillons.

#### Mesures (en mm)

ULB-04A21-12: largeur sur hauteur 19,5 × 14, épaisseur proximale 9; ULB-04A21-13: largeur sur hauteur 29 × 19, épaisseur proximale 9; ULB-04A21-14: largeur sur hauteur, 19,5 × 16, épaisseur proximale 6; ULB-04A21-15: largeur sur hauteur 16 × 12,5, épaisseur proximale 4,5.

#### Morphologie comparative

Les périphériques ULB-04A21-12 (moulage MNHN.F.BPT54), de fermeture arrière du pont (Fig. 11A); et ULB-04A21-13 (moulage MNHN.F.BPT55), de la partie moyenne du pont (Fig. 11B), sont des plaques du pont parce que, du côté médial de la dossière, elles sont ouvertes en V peu ouvert, en deux bords, pour se joindre du côté dorsal à une pleurale, et de l'autre, ventral, à un processus du plastron. La face médiale (usée) dans l'angle d'ouverture montre un léger creux correspondant à la cavité où se logeait l'extrémité libre de la côte pleurale correspondante, sans suture; les surfaces minces de chaque bord dorsal et ventral des périphériques du pont ne montrent pas de marque de suture: l'extrémité latérale de chaque côte libre de pleurale et le bord latéral de l'englobement dermique de chaque côte ne se suturaient pas avec les périphériques du pont: il y avait (suivant le stade de croissance atteint) des fontanelles ou un espace de contact par tissu (ligamenteux à conjonctif) entre eux, comme chez les Cheloniidae actuels. De même, le bord ventral médial des périphériques du pont ne se suturait pas avec les extrémités digitées des processus du plastron. Ainsi, comme chez tous les Cheloniidae, la jonction dossière-plastron était souple et non rigide suturée. C'est le cas chez *Erquelinnesia* (Zangerl 1953: pl. 24; 1971: pl. 7) et *Euclastes wielandi* spécimen RU-EFP-00004 du New Jersey in Ullmann & Carr (2021). L'écart entre les deux bords médiaux dorsal et ventral des deux périphériques du pont (en V peu ouvert) de Therdonne montre que la dossière était basse, peu élevée par rapport au plan ventral horizontal du plastron.

La neurale hexagonale ULB-04A21-14 (Fig. 11C) (moulage MNHN.F.BPT56) à petits côté latéroantérieurs, courte (faible largeur pour sa longueur), sans marque de sillon transversal de jonction d'écaillés vertébrales (par nature ou par érosion), pouvait être une neurale 7; elle est relativement courte pour sa longueur par rapport à *Erquelinnesia* in Zangerl (1971) et à *Euclastes wielandi* in Ullmann & Carr (2021): le rapport est connu comme variable individuellement ou spécifiquement.

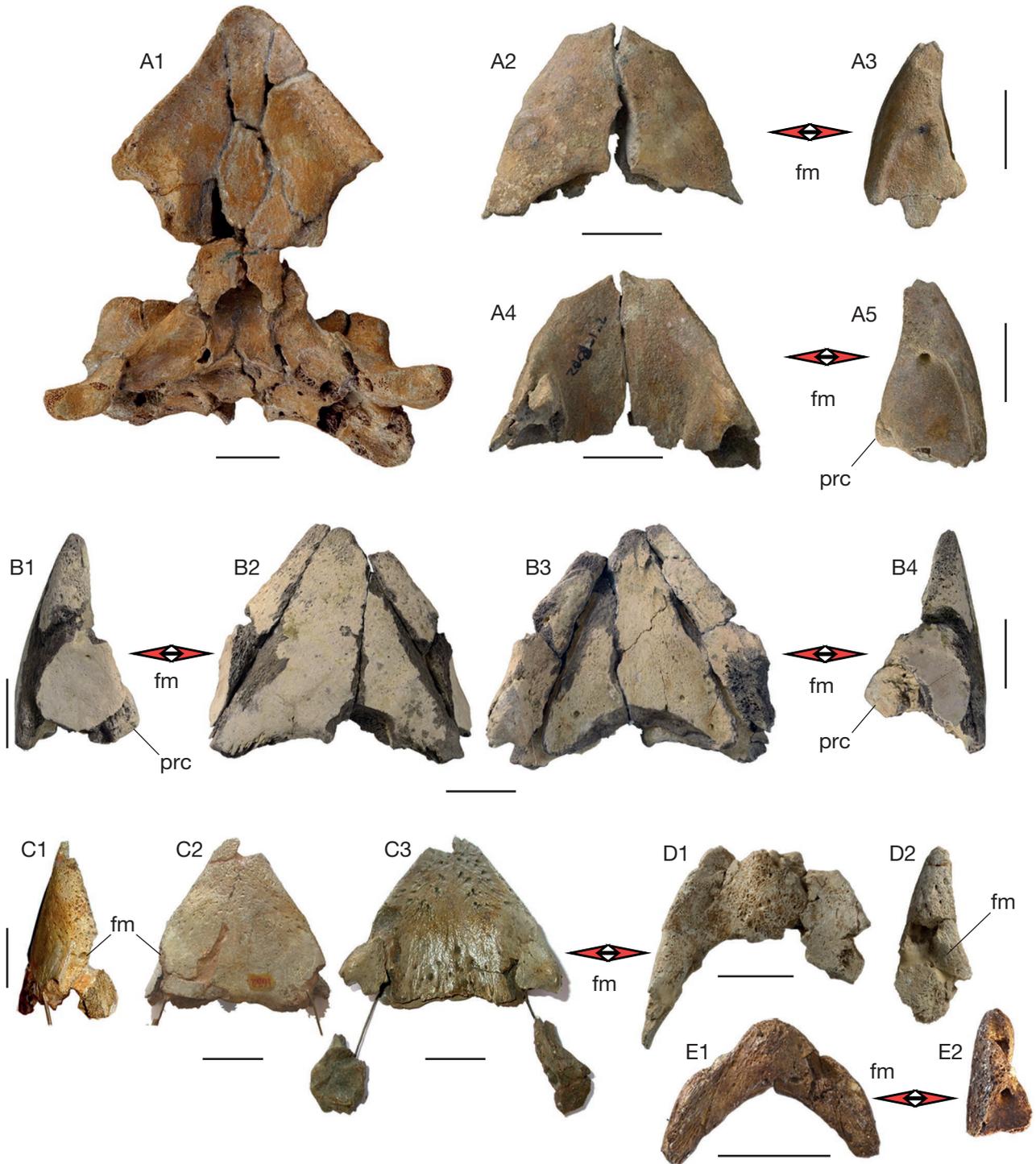


Fig. 13. — Comparaison de la position du foramen majus par rapport au bord postérieur de la symphyse dentaire chez *Erquelinnesia* Dollo, 1887 (position antérieure) et *Euclastes* Cope, 1867 (position postérieure): **A1-A5**, *E. gosseleti* (Dollo, 1887), MNHN.F.BPT60, coll. Paul Ellenberger, du Thanétien de Bracheux, Butte de la Justice (Beauvais, Oise): **A1**, crâne, face ventrale; **A2-A5**, symphyse dentaire, en vues: **A2**, ventrale; **A3**, latérale gauche; **A4**, dorsale; **A5**, latérale droite. **B1-B4**, *Er. gosseleti* (Dollo, 1886) du Thanétien de Rollot (Somme), symphyse dentaire, MNHN.F.BPT46, coll. Morlat, en vues: **B1**, latérale gauche; **B2**, ventrale; **B3**, dorsale; **B4**, latérale droite. **C1-C3**, *Er. gosseleti* du Landénien inférieur (Thanétien) d'Erquelinnes (Belgique) (localité type du taxon), en vues: **C1**, latérale gauche; **C2**, ventrale; **C3**, dorsale (avec fragment de la partie articulaire). **D1, D2**, *Eu. wielandi* (Hay, 1908), ULB-04A21-10 du Danien de Laversines, en vues: **D1**, dorsale; **D2**, latérale gauche. **E1, E2**, *Eu. montenati* n. sp. ULB-04A21-11 du Thanétien de Therdonne, en vues: **E1**, dorsale; **E2**, latérale gauche. Les flèches indiquent la position du foramen mentale (foramen dentaire majus). Abréviations: **fm**, foramen mentale; **prc**, processus coronoïde. Échelles: 2 cm. Clichés: Philippe Loubry (**A**) et Lilian Cazes (**B, D**) (CR2P), France de Lapparent de Broin (**C**).

La pygale ULB-04A21-15 (Fig. 11D) (moulage MNHN.F.BPT57) est relativement étroite par rapport à celle connue d'*Erquelinnesia* et des Toxochelyidae (*s.l.*) Zangerl, 1953 (Hay 1908; Hirayama 2006; Zangerl 1971), davantage étroite comme celle d'*Euclastes wielandi* du New Jersey (spécimen RU-EFP-00004) in Ullmann & Carr (2021).

D'éventuels restes de carapace d'*Euclastes* ne sont pas reconnus comme tels parmi le matériel du New Jersey accompagnant celui, crânien, attribué précédemment à *Osteopygis* ou *Lytoloma* in Hay (1908) et Zangerl (1953). Depuis la redéfinition du genre, ont été particulièrement représentés : la dossière partielle de l'espèce *Mexichelys coahuilaensis* (Brinkman, Aquillon-Martinez, De Leon Dávila, Jamniczky, Eberth & Colbert, 2009); une petite partie antérieure de dossière de *Pacificchelys urbinai* Parham & Pyenson, 2010; une pleurale (et éléments de plastron) de *Pacificchelys hutchisoni* (Lynch & Parham, 2003); une périphérique du pont, une neurale (avec un hyo-hyoplastron) d'*Eu. roundsi* (Weems, 1988); une carapace (dossière et plastron) d'*Euclastes wielandi*, n° RU-EFP-00004, de la Formation Hornerstown du New Jersey (comme le spécimen type de l'espèce), et décrite par Ullmann & Carr (2021) : c'est le meilleur spécimen attribué à *Euclastes* au sens large, reconnu comme tel parmi le matériel américain. De la famille, sont aussi connues plusieurs dossières jeunes et adultes et une partielle adulte d'*Erquelinnesia gosseleti* (Dollo 1903) d'Erquelines (coll. IRSNB dont in Zangerl (1971), et une partie de la dossière d'*Er. gosseleti* de Bracheux (MNHN.F.BPT60).

Les éléments sont du morphotype primitif chélonioïde, vu comme tel par Zangerl chez les Toxochelyidae *s.l.* (Zangerl, 1953) (Zangerl 1969, 1971, 1980), et reconnu comme tel par les auteurs (Parham & Pyenson 2010; Lapparent de Broin *et al.* 2014, 2018) : c'est un morphotype à plastron large pour la dossière avec un pont court, et à processus plastraux courts (Parham 2005), que l'on observe aussi chez *Dollochelys casieri* Zangerl, 1971 et *Dollochelys coatesi* Weems, 1988; ces deux derniers ont été mis en synonymie avec *Catapleura repanda* (Cope, 1868a) par Hirayama (2006) qui en figure quelques éléments et une reconstitution; ce morphotype est aussi celui de *Catapleura ruhoffi* Weems, 1988. Hirayama (2006) a créé le genre *Zangerlchelys* pour *Catapleura arkansaw* Schmidt, 1944. Ullmann & Carr (2021) estiment que *Catapleura* Cope, 1870 est un synonyme junior d'*Euclastes*; leur publication ne fournit pas de justificatif permettant, par une comparaison détaillée, de différencier les caractères attribuables à *Catapleura* et *Dollochelys* pour *Euclastes*. Ce type de plastron à pont court et processus plastraux courts (peu dérivé pour les Chelonioida) (Zangerl 1958, 1980) est aussi celui d'autres taxons de Cheloniidae, ni apparentés aux Euclastidae n. fam., ni aux Cheloniidae euro-africains tertiaires ou actuels, tel le genre *Peritresius* du Maastrichtien des États-Unis (Gentry *et al.* 2018), et aussi tel (avec l'ensemble du squelette de la carapace) *Tasbacka* Nesselov, 1987 du Paléocène du Kazakhstan.

## DISCUSSION

EUCLASTIDAE N. FAM. : PREMIERS REPRÉSENTANTS EUROPÉENS  
Avant la découverte des spécimens d'*Euclastes* de Laversines et de Therdonne, en Europe les seuls restes connus de la famille

présentaient le morphotype Euclastidae n. fam. à plus longue symphyse mandibulaire du groupe informel Erquelinnesia (et non celui d'*Euclastes*) en Belgique, en France et en Grande Bretagne. En Belgique, *Erquelinnesia gosseleti* (Dollo, 1886) (Dollo 1887; Zangerl 1971) provenait du Landénien inférieur (Thanétien) d'Erquelines, Province de Hainaut, Région wallonne près de la frontière française (Fig. 2), dans un niveau littoral, sous-jacent au niveau du Landénien supérieur continental (Yprésien). En France cette espèce est connue par deux spécimens :

Le premier est celui d'*Erquelinnesia gosseleti*, spécimen MNHN.F.BPT60, coll. Paul Ellenberger (Lapparent de Broin 2001, Jalil *et al.* 2009) (Fig. 13) mentionné ci-dessus. Il provient du Thanétien de la Butte de la Justice à Beauvais (ci-dessus, paragraphe « Les sablières de la "Butte de la Justice" à Bracheux [Beauvais] »). Ce taxon y est connu par ce seul spécimen comportant le crâne (incomplet) avec la symphyse de la mandibule (Fig. 13A, B) et quelques restes de la carapace (dossière principalement, entoplastron, fragments divers). L'autre spécimen est la symphyse d'*Erquelinnesia gosseleti* MNHN.F.BPT46, coll. D. Morlat (Fig. 13) provenant de Rollot (Somme) près de Ressons (Oise) (paragraphe ci-dessus : « Les sables thanétiens de l'ancienne carrière de Rollot ») (Figs 2; 3), provenant de la partie supérieure de la carrière. Les deux mandibules se distinguent par la taille du foramen mentale : sur le spécimen de Rollot, il est très petit, pour une mandibule un peu plus grande que celle de Bracheux, et un processus coronoïde un peu plus haut, à coronoïde saillant : deux caractères qui le distinguent à la fois du spécimen de Bracheux et de celui d'Erquelines. Comme il a été montré pour *Erquelinnesia*, la symphyse, plus longue pour sa largeur par rapport à *Euclastes s.l.* (groupe informel Euclastes), s'accompagne d'une position du foramen mentale bien antérieure au bord postérieur de la symphyse, et la surface dorsale de la symphyse est plate sans bombement médial, et sans concavité sur l'os à son pourtour; cependant, le palais des *Erquelinnesia* possède la même ondulation diagnostique familiale (Fig. 13A1) que les *Euclastes s.l.* (convexité latero-antérieure et concavité médiane) pouvant correspondre à une faible convexité médiane de la ramphothèque. Le bord postérieur symphysaire, plus long, plus rectiligne transversalement, est postérieur au processus coronoïde, caractère du groupe informel Erquelinnesia. La taille du foramen mentale est variable chez *Erquelinnesia* comme sur les spécimens du groupe informel Euclastes connus des Phosphates du Maroc (Hirayama & Tong 2003; coll. OCP, ci-dessus et Annexe 1) et ceux des autres taxons du Tableau 1 : variabilité non évaluée précisément (voir ci-dessus). Pour les spécimens des Phosphates du Maroc dont la provenance stratigraphique précise au sein du Paléogène n'est pas toute connue, l'impact de l'âge géologique sur la spéciation n'est pas non plus évalué. Toutefois, la variation intraspécifique ou interspécifique du foramen, même si elle est insuffisamment reconnue sur tous les spécimens, est à corrélérer avec cette variabilité existant chez les actuels, telle entre *Caretta* et *Eretmochelys* (coll. MNHN.REP.AC, MNHN.F.REP) (ci-dessus).

En Grande Bretagne, le taxon *Glossohelys planimentum* (Owen, 1842) (Owen & Bell 1849), de l'Yprésien du London Clay à Harwich (Angleterre) (coll. NHM : Moody 1980) (crânes et mandibules non séparés), est estimé proche d'*Erquelinnesia* (L'apparent de Broin 2001 ; Moody 1980). La mandibule (visible seulement ventralement en place sous le crâne sur les figures) présente une mandibule courte et large, à longue symphyse avec branches dentaires courtes et une face ventrale plate (caractères de la famille). Une certaine globosité du crâne permet de rapprocher ce taxon d'*Erquelinnesia gosseleti* ; mais le crâne paraît plus arrondi, d'une forme relativement plus haute et à museau plus court (non pointu à l'avant : Owen & Bell 1849 : pls 9 et 11) que chez l'espèce *Er. gosseleti*. L'absence de préparation des spécimens ne permet pas d'estimer le degré de développement postérieur du palais secondaire par rapport à cette dernière espèce et d'estimer le détail des caractères de la mandibule.

POSITION DES NOUVEAUX *EUCLASTES* DE L'OISE  
AU SEIN DES EUCLASTIDAE N. FAM.

*Eu. wielandi* de Laversines

Le spécimen est rapporté à *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) par son identité morphologique avec les spéciens du Paléocène (Danien) du New Jersey : YPM 913b, holotype d'*Eu. wielandi* (Hay, 1908), figurés in Hay (1908) et Zangerl (1953) rapportés à cette espèce (Fig. 8), et comme avec ceux, adultes, d'autres spécimens aussi rapportés à l'espèce (Tableau 1). Tous ont une mandibule à symphyse large et longue, pour un crâne large de même, à palais secondaire à choanes reculées atteignant la transversale des fosses palatines, et latéralement, la surface mastrocatrice palatine recouvrant, en partie au moins médialement, les processus ptérygoïdes externes, avec le même degré dans leurs proportions. Le crâne d'*Eu. wielandi* n'est pas aussi développé sur ce point, et en largeur et médialement, que celui du spécimen *Euclastes* sp. de Benguerir (Fig. 14). Celui-ci a un palais secondaire plus grand : plus large et plus long, à bords des choanes en angle aigu et à processus ptérygoïdes externes entièrement recouverts par les surfaces triturantes, sauf une mince bordure externe à droite.

En tant que membre du groupe informel *Euclastes*, la symphyse mandibulaire d'*Eu. wielandi* de Laversines est moins longue que celle d'*Erquelinnesia*, elle n'est pas transversale et elle a sa surface dorsale ondulée ; son foramen mentale est postérieur au bord symphysaire (Fig. 13). Elle se distingue d'*Eu. montenati* n. sp. par sa grande taille relative, sa légèreté, sa symphyse relativement moins large pour sa longueur.

« *Erquelinnesia molaria* Hay 1908 » (Hay 1908 : 160, figs 198, 199) du Danien du New Jersey, comme l'holotype de *wielandi*, la mandibule holotype a été référée à *Euclastes wielandi* par Parham & Pyenson (2010) : seule préservée, la symphyse est d'après Hay (1908) longue (65 mm) et large (comme chez un *Euclastidae* n. fam. du New Jersey d'après la figure) mais le relief n'est pas figuré : la symphyse n'a pas le contour antérieur plus anguleux et le bord postérieur transversal de celle d'*Er. gosseleti* (Dollo, 1886) (Fig. 13A4, B3), mais celle des spécimens YPM.1101 (longueur sym-

physe : c. 53 mm) et YPM.490 d'*Euclastes wielandi* (Fig. 8A, C), ce en quoi elle correspond à l'espèce, conformément à Parham & Pyenson (2010), comme le spécimen de Laversines.

*Eu. montenati* n. sp., adulte, a une symphyse plus anguleuse et courte médialement à l'arrière par rapport à *Eu. wielandi*, comme chez le jeune seul de *Pacificohelys hutchisoni* (Lynch & Parham, 2003) ; l'adulte de cette dernière espèce présente toutefois une symphyse plus longue pour sa largeur (variation d'adulte, comme chez *Caretta* et divers *Euclastes s.l.* spp.), quoiqu'une symphyse tout de même relativement un peu moins longue que celle d'*Eu. wielandi* (Lynch & Parham 2003 : figs 3-4), et un angle entre les branches dentaires plus étroit.

Le bombement médiopostérieur de la symphyse des *Euclastidae* n. fam. de Laversines et Therdonne est semblable à celui de la plupart des spécimens d'*Eu. wielandi* du New Jersey, dont quatre spécimens décrits comme « *Osteopygis emarginatus* » par Zangerl (1953 : pl. 16), et mandibule de l'holotype YPM.913b d'*Eu. wielandi* (Hay, 1908) inclus ; mais la surface apparaît lisse sur le spécimen AMNH.1133, « *Os. emarginatus* » in Zangerl (1953 : pl. 15, fig. 4). Identique à celui de l'holotype est le bombement du spécimen d'*Eu. wielandi* décrit sous le nom d'« *Os. chelydrinus* » (Hay 1908 : pl. 28, fig. 3). La symphyse de « *Lytoloma angusta* » (Hay 1908 : pl. 28, fig. 5) semble érodée et sa surface est peu nette. La surface symphysaire est variable du jeune à l'adulte chez *Pacificohelys urbinai* Parham & Pearson, 2010 : surface légèrement concave lisse avec un faible et court bombement arrondi et de fines minimes crêtes postérieures divergeant vers l'arrière (plus fortes chez le spécimen juvénile). La symphyse d'*Eu. wielandi* RU-EFP-00004 in Ullmann & Carr (2021 : fig. 5) est lisse. *Eu. meridionalis* (De la Fuente & Casadio, 2000), spécimen MCSPv 158 in De la Fuente *et al.* (2009) présente un bombement arrondi sur une mandibule massive, épaissie. La mandibule figurée des Phosphates du Maroc attribuable à *Eu. wielandi*, d'après Parham & Pyenson (2010) (définie comme *Os. emarginatus* in Hirayama & Tong (2003 : text-fig. 1B, C), du Paléogène (non daté précisément), a une symphyse dorsale lisse ; elle se distingue par l'encoche arrondie en U ouvert (entre deux saillies arrondies) du bord médian postéro-supérieur à la différence des autres spécimens de la collection OCP du Paléogène de ces Phosphates (ci-dessus). La symphyse dorsale de l'holotype de *Pacificohelys hutchisoni* (Lynch & Parham, 2003), présente un bourrelet médian arrondi divergeant postérieurement en fines crêtes, en correspondance avec un palais épaissi, boursoufflé avec petits tubercules : ce qui suggère un régime « durophage » renforcé par rapport à *Eu. wielandi*.

Il est possible que les spécimens attribués à *Eu. wielandi* fassent partie d'un « complexe *wielandi* » seulement caractérisant ici la partie museau (comme ceux d'*Erquelinnesia* pour un complexe « *gosseleti* ») : sans postcrânien et matériel crânien complet, il est admis ici de garder ce nom d'espèce « *Euclastes wielandi* » pour l'ensemble New Jersey-Phosphates du Maroc-Laversines à côté des autres espèces et genres reconnus et distingués ici (Tableau 1).



FIG. 14. — *Euclastes* sp. (*Rhetechelys* sp. in Gmira 1995: 105, 106). Maastrichtien de Benguerir, Bassin des Ganntour, Phosphates du Maroc. Crâne MNHN.F.MOC150, coll. Mme Geneviève Termier, en vues: **A**, dorsale; **B**, ventrale; **C**, latérale gauche. Échelle: 5 cm. Clichés: Lilian Cazes (CR2P).

#### LE PALAIS SECONDAIRE: PLACE DES EUCLASTIDAE N. FAM. AU SEIN DES CHELONIOIDEA

La symphyse mandibulaire allongée et élargie des deux espèces d'*Euclastes* de l'Oise correspond à un crâne avec un palais secondaire. Cette structure, très largement présente chez les tortues, comporte des morphotypes qui sont spécifiques des groupes de genres dans les familles.

#### *Distinction « Palais broyeur » « Palais secondaire »*

La possession de la structure « palais secondaire » par un taxon peut correspondre à un animal à régime durophage ou non. Bien des taxons à larges palais broyeurs pour un régime dit « durophage », ne sont pas des formes à palais secondaire osseux (même si une paroi de tissu mou à corné devait couvrir le sillon palatin médian, pour séparer l'arrivée d'air et la nourriture. Ainsi chez certains groupes de pleurodires tels les Podocnemididae Sterogenynini du Tertiaire d'Afrique du Nord et d'Amérique du Nord (Gaffney *et al.* 2011; Pérez-García *et al.* 2017: fig. 1), les Bothremydidae Nigeremydini du Maastrichtien et Paléogène d'Afrique (Gaffney *et al.* 2006; Lapparent de Broin & Werner 1998; Lapparent de Broin *et al.* 2014, 2020; Lapparent de Broin & Guntupalli Prasad 2020), les Geoemydidae actuels (Hirayama 1985), ou encore le Dermochelyoidea *Alienochelys* Lapparent de Broin, Bardet, Amaghaz & Meslouh, 2014 (Maastrichtien des Phosphates du Maroc). Chez tous ceux-ci, contrairement aux Chelonioidea à palais secondaire, le vomer n'est pas abaissé par un pilier médian et aplani ventralement, l'élargissement masticateur prémaxillo-voméro-maxillaire n'intègre pas les palatins: le palatin n'est pas allongé jusqu'au vomer aplani ventralement pour s'y suturer par un minimum de largeur; il n'y a pas de séparation osseuse entre le conduit aérien et

la partie triturante de la cavité buccale; la narine externe peut être reculée jusqu'au-dessus de choanes internes, donc sans longueur de conduit aérien (*Alienochelys* Lapparent de Broin, Bardet, Amaghaz & Meslouh, 2014, comme les autres formes de Protostegidae sans palais secondaire et non broyeuses, *Archelon* (in Wieland 1900) et *Ocepechelon* Bardet, Jalil, Lapparent de Broin, Germain, Lambert & Amaghaz, 2013).

#### *Tortues non Chelonioidea à palais secondaire osseux*

Dès le Jurassique: il en existe, comportant des proportions relatives variables des os constitutifs de la surface triturante variables, sans processus externe saillant ou intégré au palais triturant et sans palais dorsal triturant à bords extroversés: au Jurassique supérieur, l'Eurysternidae *Solnhofia* Gaffney, 1975 (Gaffney 1975; Joyce 2000) (à bords tomiaux verticaux fins); il présente exceptionnellement un contact sutural vomer-palatin, et un étroit vomer abaissé, à côtés des caractères non chelonioides; à partir du Crétacé sont connus les Sandowniidae (in Mateus *et al.* 2009; Meylan *et al.* 2000, Tong & Meylan 2013) (Evers & Benson 2018) (à bords tomiaux verticaux épais), lesquels ont une morphologie particulière du ptérygoïde et de ses contacts ventraux.

#### *Chelonioidea à palais secondaire osseux*

Une amorce de palais secondaire a été reconnue par Gaffney (1975) chez le Toxochelyidae *Ctenochelys* du Crétacé supérieur (Hay 1908; Zangerl 1953), mais il s'y produit sans abaissement ventral complet du vomer et avec à peine un contact ventral sutural ponctiforme palatin-vomer, pour le palatin allongé à l'avant. Un palais secondaire se développe davantage chez les Euclastidae n. fam. et une partie des Cheloniidae *s.l.*, notam-

ment : au Crétacé supérieur chez *Allopleuron hofmanni* et les premiers Euclastidae, puis : les membres suivants dans cette famille (Paléogène au Miocène inclus), *Tasbacka* (Paléocène), les Cheloniidae euro-africains paléogènes (« Eochelyinae »), et les Cheloniidae de la branche miocènes-actuels (précédés de formes oligocènes à crâne mal connu) (Lapparent de Broin 2001 ; Młynarski 1976 ; Zangerl 1958). Le palais secondaire chélonioïdien montre une combinaison ventrale variable des caractères du museau :

- allongement du museau dont le palais par l’allongement des os en avant des choanes internes ;
- recul des choanes internes vers les fosses palatines ;
- allongement de l’arrière de la surface triturante du museau, latéralement : jusqu’à éventuellement sur partie ou tout des processus ptérygoïdes externes, saillants, lesquels se faisant plus ou moins intégrer dans la surface triturante ; ou, au contraire, ces processus restant postérieurs ou écartés de la surface triturante (Cheloniidae *Allopleuron* et paléogènes) et étant repoussés en arrière et réduits en surface (Cheloniidae miocènes-actuels) ;

- et, ce faisant éventuellement (seuls Euclastidae n. fam.), élargissement de la largeur ventrale d’exposition triturante des surfaces prémaxillo-maxillaires et palatines et abaissement de toute la surface palatale par extroversion des bords tomiaux. Corrélativement, un palais secondaire allongé et élargi correspond à une mandibule à symphyse allongée et élargie dans les proportions (variables avec le taxon) de la longueur du palais. Mais l’allongement symphysaire ne se produit pas au-delà de la transversale de l’avant des fosses palatines : le recul des choanes jusqu’aux processus trochléaires otiques d’*Erquelinnesia* ne correspond évidemment pas à l’allongement de la symphyse au-delà de cette limite, c’est-à-dire au-delà du museau ; toutefois chez ce genre, médialement, la mandibule couvrirait mieux transversalement le palais triturant que chez les autres membres de la famille, par son bord symphysaire arrière prolongé, étendu transversalement sur toute sa largeur. (Fig. 13A).

Au stade le plus développé d’abaissement ventral du vomer, les choanes sont complètement masquées de chaque côté du pilier vomérien qui n’est plus visible ventralement : ce qui se produit avec l’agrandissement de la surface triturante voméro-palatine chez les Cheloniidae *Allopleuron* et les taxons paléogènes et néogènes-actuels), comme chez les Euclastidae n. fam., par paliers. Chez ceux-ci, *Euclastes wielandi* du New Jersey (*Osteopygis emarginatus* in Fastovsky 1985), montre encore l’extrémité postérieure du pilier vomérien entre les choanes (Hay 1908 ; Zangerl 1953 ; Fastovsky 1985), contrairement aux spécimens des Phosphates du Maroc rapportés à cette espèce (*Osteopygis emarginatus* in Hirayama & Tong 2003), *Eu. acutirostris* Jalil, Lapparent de Broin, Bardet, Vacant, Bouya, Amaghaz & Meslouh, 2009 et *Euclastes* sp. de Benguerir (Fig. 14).

Donc dès le Crétacé supérieur, et surtout à partir du Maastrichtien, bien avant l’apparition des Cheloniidae *s.s.* miocènes-actuels – qui auront un développement modéré des proportions du palais secondaire –, les Euclastidae n. fam. ont davantage développé ces structures par tous les

paramètres du museau et de sa mandibule : modification de la forme primitive modérément longue pour sa largeur (telle qu’on la connaît chez les Toxochelyidae du Crétacé supérieur, in Zangerl (1953), dépourvus de palais secondaire), par une plus grande largeur par rapport à longueur du crâne et de la symphyse de la mandibule (aux dépens de la partie moyenne du dentaire), extroversion des bords tomiaux, et, en parallèle, variations importantes des proportions du museau antérieur : du plus pointu-étroit à l’avant chez *Eu. acutirostris* Jalil, Lapparent de Broin, Bardet, Vacant, Bouya, Amaghaz & Meslouh, 2009 (Jalil *et al.* 2009 : fig. 2) et *Erquelinnesia* (Fig. 13A1), au plus large pour sa longueur chez *Eu. platyops* ; recul des choanes jusqu’au niveau de l’avant des fosses palatines, et plus en arrière chez *Erquelinnesia*, développement latéropostérieur, à l’arrière des choanes, de la surface triturante, jusqu’à ce que celle-ci couvre en partie les processus ptérygoïdes externes (*Eu. wielandi*), ou totalement (*Euclastes* sp. de Benguerir, Fig. 14). Au départ du développement du palais secondaire au Crétacé supérieur chez divers Chelonioidea, les processus semblent non couverts pas la surface triturante ; tel chez un des plus anciens Euclastidae n. fam. connus, *Mexichelys coahuilaensis* (Brinkman, Aquillon-Martinez, De Leon Dávila, Jamniczky, Eberth & Colbert, 2009) ; et ils resteront peu développés chez *Pacificchelys urbinaei* Parham & Pyenson, 2010 (Tableau 1 ; Annexe 1). De même chez d’autres Chelonioidea paléogènes développant différemment un palais secondaire, les processus ne sont pas recouverts chez l’« Eochelyinae » *Eochelone* Dollo, 1903, de l’Éocène de Belgique (Casier 1968) (Tableau 1 ; Annexe 1), pas plus qu’ils ne sont recouverts chez les Cheloniidae Miocènes-actuels, à processus ptérygoïdes très postérieurs au palais secondaire et au museau, et en voie de réduction latérale (forte à totale).

Chez les Euclastidae n. fam., il y a donc par apomorphie, conjointement à son allongement vers les fosses palatines, un fort élargissement du museau avec aplanissement du palais par l’extroversion des bords tomiaux (Tableau 3), et ce museau occupe un grand volume dans le crâne en largeur et longueur, correspondant à la symphyse mandibulaire la plus longue et la plus large des Chelonioidea, laquelle est ventralement plane et large. L’allongement de la symphyse suit le recul des choanes : la symphyse plus courte médialement d’*Eu. montenati* n. sp. devait correspondre à un museau plus court dans sa largeur par rapport à *Eu. wielandi* et *Eu. sp.* de Benguerir, notamment.

En résumé, en Europe, à côté des Euclastidae, le palais secondaire est apparu plusieurs fois : 1) chez *Allopleuron hofmanni* de Maastricht (références in Lapparent de Broin *et al.* 2018 ; Mulder 2003) ; 2) chez les « Eochelyinae Moody, 1968 » connus à partir de l’Yprésien seulement jusqu’au Bartonien inclus (Annexe 4) ; dont *Puppigerus* Cope, 1870 se détache par un palais secondaire bien plus développé, davantage que chez les Cheloniidae miocènes-actuels ; il est d’un degré de développement proche de celui des Euclastidae n. fam. du groupe informel Euclastes. Chez *Puppigerus* (à mandibule ventrale arrondie et crâne étroit non euclastiens) les choanes atteignent comme chez les Euclastidae n. fam. les

fosses palatines et la surface triturante se développe jusqu'à un recouvrement partiel médial des processus ptérygoïdes externes, mais la mandibule est anguleuse-arrondie ventralement et le crâne est étroit à bords tomiaux verticaux, à la différence des Euclastidae n. fam.; et 3) chez les Cheloniidae, actuels, lesquels se développent mondialement à partir du Miocène moyen-supérieur (Carr 1952: fig. 23; Gaffney 1979; Wyneken 2001). Le plus ancien représentant suffisamment connu par la préservation du crâne est *Trachyaspis* Meyer, 1843 (synonyme junior *Syllomus* Cope, 1896), du Miocène (Burdigalien), à carapace ornementée de sillons et crêtes: le palais a des doubles crêtes particulières et la mandibule crénelée a une symphyse courte (Chesi *et al.* 2007; Hasegawa *et al.* 2005; Lapparent de Broin 2001; Lapparent de Broin *et al.* 2014; Parham & Pyenson 2010). Le palais secondaire des Cheloniidae actuels est moins développé en surface totale que celui des Euclastidae n. fam. et que chez *Puppigerus*, les ptérygoïdes allongés sont étrécis à mi-longueur, et les processus ptérygoïdes externes sont très postérieurs à la surface triturante, étant réduits en ne formant qu'une légère saillie dorsale: soit seulement une très modeste saillie latérale, soit à peine une ondulation du bord chez *Lepidochelys* et *Chelonia* (réduction accompagnée d'un étrécissement médian ptérygoïde postérieur supplémentaire). Les choanes sont relativement antérieures (même les plus reculées, chez *Caretta*). Le palais secondaire des actuels est d'autant plus long que le museau est allongé vers l'avant (prémaxillaires, partie antérieure des maxillaires et du vomer (comme chez *Allopleuron* et *Argillochelys*) antérieurement aux choanes, mais non reculées vers les fosses palatines (contrairement aux Euclastidae n. fam.). La symphyse reste plus courte (la plus longue symphyse des actuels étant celle de *Caretta*). Les Cheloniidae miocènes-actuels ont développé des crêtes osseuses maxillaires et dentaires (contrairement aux Euclastidae n. fam.), avec des rhampothèques cornées renforcées en conséquence et jusque sous le bord ventral symphysaire au milieu; non préservées fossiles, elles laissent leur trace sur l'os par des crêtes; les crêtes moins développées de la mandibule osseuse (non celles de la ramphothèque) se trouvent chez *Caretta*.

La différence principale des taxons chélonioïdes non-Euclastidae n. fam. est la permanence conjointe, primitive: 1) de la forme relativement étroite du crâne au niveau des carrés pour sa longueur médiane (crâne particulièrement étréci à museau pointu chez *Puppigerus*), et de la symphyse mandibulaire; 2) des bords crâniens tomiaux verticaux; et 3) de la symphyse angulo-arrondie ventralement: ni aplatie dorsalement, ni ventralement. La surface triturante de la symphyse mandibulaire est variable par plusieurs points, indépendamment de la famille: soit lisse, allongée et étroite (*Argillochelys*), soit courte et concave (*Eochelone*, *Osonachelus*) soit longue, pointue, large à l'arrière et lisse (chez *Puppigerus*) chez les «*Eochelyinae*», soit courte et crêtée chez *Allopleuron* (Mulder 2003); et, chez les Cheloniidae actuels, elle est plus ou moins large et longue mais toujours crêtée au moins sur la ramphothèque et le bord symphysaire osseux postérieur; cette morphologie symphy-

saire correspond à divers modes alimentaires (Lapparent de Broin *et al.* 2014; Parham & Pyenson 2010) (paragraphe du régime; Lapparent de Broin *et al.* sous presse).

#### *Apports du post-cranien*

Tous ces taxons non-Euclastidae n. fam. à palais secondaire, d'*Allopleuron* aux actuels, présentent un morphotype dossière-plastron dérivé par rapport aux Toxochelyidae et aux Euclastidae n. fam. (Hay 1908; Hirayama 1994-1995; Zangerl 1953, 1969, 1971, 1980). Un nouveau morphotype à plastron étroit pour une carapace allongée (relativement étroite), à pont long et processus plastraux plus longs, est acquis à l'Éocène chez *Eochelone*, *Argillochelys* et *Puppigerus*, pattern qui se maintiendra en évoluant chez les Cheloniidae oligo-miocènes-actuels (Hirayama 1994-1995; Zangerl 1958, 1980). De même, par ailleurs se constitue un pattern très particulier, au Maastrichtien, chez *Allopleuron* (in Mulder 2003), aussi à carapace longue et étroite, mais à dossière et plastron très allégés par la réduction ontogénique de l'ossification des callosités plastrales, pattern repris chez son présumé groupe frère *Osonachelus*; et ce pattern de réduction est très développé chez *Protosphargis veronensis* Capellini, 1884 du Maastrichtien d'Italie (Cigala Fulgosi *et al.* 1980). Chez tous ces taxons non Euclastidae, le développement de la carapace s'accompagne du développement des palettes nataoires (modifications des trochanters proximaux et distaux de l'humérus, détails dans le fort allongement des autres éléments, rigidification de tendons connue chez les actuels etc.) (Hirayama 1994-1995; Zangerl 1958, 1980).

#### COMPARAISONS AVEC D'AUTRES CHELONIOIDEA

##### À PALAIS SECONDAIRE ASSOCIÉS À *EUCLASTES* DANS LES PHOSPHATES DU MAROC

Il s'agit de genres préservés dans le Bassin des Oulad Abdoun et rapportées (Tong & Hirayama 2002, 2008; Tong *et al.* 2012) à *Puppigerus*, *Argillochelys* et *Tasbacka* Nessov (1986, 1987). *Tasbacka ouledabdounensis* Tong & Hirayama, 2002, Thanétien, est plus tardif qu'*Euclastes wielandi* du New Jersey et de Laversines. *Puppigerus* et *Argillochelys* ne sont mentionnés au Maroc qu'à partir de l'Yprésien, comme en Europe, après la période d'arrivée d'*Euclastes wielandi* en France au Danien et Thanétien. Ces genres peuvent témoigner de relations entre le bassin anglo-franco-belge et l'Afrique du Nord, et l'Orient pour *Tasbacka*, dans le courant du Paléogène mais ils sont trop tardifs pour conforter la relation géographique intercontinentale privilégiée ayant permis la possibilité d'arrivée d'*Euclastes wielandi* à Laversines en provenance d'Afrique. Ils ne témoignent pas non plus d'une parenté familiale. Chez les spécimens rapportés à *Argillochelys* et *Tasbacka*, le palais secondaire est constitué par les prémaxillaires, vomer, maxillaires et palatins comme cela a été vu pour les Euclastidae n. fam., *Allopleuron* et les formes tertiaires à actuelles examinés ci-dessus. Les crânes sont plus longs pour leur largeur que chez les Euclastidae n. fam., n'ayant pas la forme en triangle «*casi équilatéral*» du museau, courte pour sa longueur et à méplats latéraux. Le bord tomial du museau est plus

haut et vertical (au lieu de bas, incliné, extroversé chez les Euclastidae n. fam.) et la face dorsale du crâne est plus arrondie (dorsolatéralement). Chez «*Ar.*» *africana* Tong & Hirayama, 2008, le palais est bien plus développé en largeur et en recul des choanes que chez *Ar. cuneiceps* (espèce type du genre, holotype du NHM PV OR 41636, Lydekker 1889) et *Ar. antiqua* (NHM : holotype PV OR 49465, BMNH 32386) Lydekker 1889, Owen & Bell 1849; Owen 1849-1884) (MNHN.F.CGB42) : la morphologie développée d'«*Ar.*» *africana* ne convient pas à ce genre ; le palais comme celui des actuels, n'y atteint pas la transversale des fosses palatines, mais il intégrerait les processus ptérygoïdes externes, semble-t-il (?) placés très en avant près du bord antérieur de ces fosses : le schéma des écailles dorsales n'est pas celui connu chez *Ar. cuneiceps*, *Ar. antiqua* et *Euclastes* (Jalil *et al.* 2009 ; Lapparent de Broin *et al.* 2014 (texte et informations supplémentaires), 2018 (texte et info. suppl.) (voir la diagnose de la famille) et chez le crâne de Benguerir (Fig. 14). Chez le type de *Tasbacka aldabergeni* Nessov, 1987 (Nessov 1986), le crâne est aussi plus allongé et étroit que chez *Euclastes*, à bord tomial vertical ; le palais est plus long postérieurement que chez le précédent taxon, les choanes dépassant un peu le bord antérieur des fosses palatines, la surface triturante intégrant en partie les processus ptérygoïdes externes : ceci se produit d'une manière proche de celle du palais d'*Euclastes wielandi*, mais en plus étroit ; en accord avec le crâne étroit, la mandibule correspondante a une symphyse longue mais étroite, à bords relevés, présente une crête aigue médiale (s'élargissant au bord postérieur), et la face ventrale symphysaire est arrondie, l'écartant de celle des Euclastidae n. fam. De même, le schéma des écailles de *Tasbacka* aussi est différent de celui des taxons cités ci-dessus dont les spécimens des Euclastidae n. fam. du Maroc (Jalil *et al.* 2009 ; Hirayama & Tong 2003). *Tasbacka ouledabdounensis* Tong & Hirayama, 2002, est proche de l'espèce type du genre mais pas non plus apparentée aux Euclastidae n. fam. Seule la morphologie du spécimen de *Puppigerus* des Phosphates du Maroc (Tong *et al.* 2012) est génériquement conforme au *Puppigerus* de la série type de Belgique (coll. IRSNB, dont le lectotype IRSNB 1687) et de Grande Bretagne (Moody 1974) ; l'appartenance de ce spécimen marocain à l'espèce (*sensu* Moody 1974) mérite un réexamen, mais elle appuie la relation intercontinentale Europe-Maroc à l'Yprésien.

#### SPECIMENS INDUMENT ATTRIBUÉS À *EUCLASTES*

*Euclastes douvillei* De Stefano, 1902, du Bassin des Phosphates de Metlaoui à Gafsa (Tunisie), Éocène inférieur, Yprésien. De Stefano a attribué au genre *Euclastes* le crâne MNHN.F. APH29, holotype de l'espèce, dont le palais n'est pas dégagé, mais dont la morphologie externe par sa forme allongée étroite et globuleuse à l'arrière, le distingue des Euclastidae n. fam. Le crâne (avec sa mandibule), d'un autre des spécimens de la collection, provenant du site type, est extérieurement conforme à l'holotype de l'espèce *douvillei* De Stefano, 1902 : il s'agit de l'holotype de *Lytoloma elegans* Bergounioux, 1952 (Bergounioux 1952: pl. 16, fig.

1) MNHN.F.APH39, crâne préparé et figuré par Moody & Buffetaut (1981: pl. 3A-E). Il s'agit d'un Cheloniidae *s.l.*, morphologiquement apparenté, par la forme du crâne et le degré d'évolution du palais secondaire et par la mandibule, à *Eochelone*. L'espèce *douvillei* De Stefano, 1902, est distincte de toute autre, n'appartenant pas aux Euclastidae n. fam. : sa ressemblance avec *Eochelone* peut appuyer l'existence, envisagée avec *Puppigerus*, de la connexion entre l'Afrique du Nord et le bassin anglo-franco-belge à partir de l'Yprésien au moins, mais après l'attestation d'*Euclastes* en France.

#### CONCLUSION SYSTÉMATIQUE SUR LES EUCLASTIDAE N. FAM.

La définition de la nouvelle famille (diagnose) reprend principalement, pour le crâne avec la mandibule, celle de la sous-famille des Osteopyginae in Hirayama & Tong (2003). Deux ensembles de taxons (espèces, genres) se distinguent au sein du « groupe *Euclastes* » de Jalil *et al.* (2009), « clade *Euclastes* » de Parham & Pyenson (2010) : 1) le groupe informel *Euclastes* (ou *Euclastes « s.l. »*) incluant espèces et genres affinis (Tableau 1) à palais secondaire du morphotype général d'*Euclastes wielandi* (chaque taxon avec ses particularités données par les auteurs, dont les proportions relatives museau/mandibule et la variabilité de la couverture triturante des processus ptérygoïdes externes) ; et 2) le groupe informel Erquelinnessia incluant *Glossochelys planimentum*.

La systématique phylogénétique des Chelonioidea est bien loin d'être comprise. Au sein des Chelonioidea (séparés des Dermochelyoidea : Protostegidae et Dermochelyidae), des rassemblements et divisions taxonomiques devront être redéfinis à côté des Toxochelyidae crétacés – paléogènes (*s.l.*), des Euclastidae n. fam., et des Cheloniidae (*s.s.*) oligomiocènes-actuels. Notamment pour situer certains taxons, tels *Allopeuron* et *Osonachelus*, *Protosphargis veronensis*, les « Eochelyinae », ainsi que d'autres Cheloniidae *s.l.*, dont ceux d'Amérique évoqués ici, tel *Peritresius* (Danilov & Moravec 2005 ; Gentry *et al.* 2018 ; Hay 1908 ; Lapparent de Broin 2001 ; Młynarski 1976 ; Zangerl 1953, 1971, 1969, 1980). L'union des Euclastidae n. fam. avec les Toxochelyidae (*s.l.*) serait envisageable mais seulement après redéfinition de ces derniers et si des caractères partagés dérivés étaient mis en évidence. Après Foster (1980), Fastovsky (1985), Parham & Fastovsky (1997), Parham & Pyenson (2010) ; Lapparent de Broin *et al.* (2014b, 2018), les études phylétiques se sont révélées insatisfaisantes, car faisant éclater le « groupe ou clade *Euclastes* », faute de l'inclusion de caractères suffisamment discriminants et de suffisamment de taxons. Notamment pour le palais secondaire qui a été insuffisamment analysé. Aujourd'hui, le nouveau nom d'Euclastidae n. fam., remplaçant celui des Osteopyginae pour une partie de la chimère, est justifié par les caractères donnés dans la diagnose, et en tenant compte de ce qui est connu du squelette post-crânien d'après les études précédentes. Très tôt, dès le Crétacé supérieur (Sénonien inférieur/Campanien supérieur puis



Fig. 15. — Présentation d'un tiroir de la collection stratigraphique historique d'Albert-Auguste de Lapparent (fin 19<sup>ème</sup> siècle) illustrant la diversité de la faune thanétienne de mollusques du site de Bracheux (Beauvais) (Collection UniLaSalle : <https://www.musee-delapparent.com/fr>).

Maastrichtien) les Euclastidae n. fam. se sont manifestés avec un morphotype de museau, analysé ici, différent de celui qui se développe chez tous les autres Chelonioida ; ils représentent un rang taxonomique tout à fait à part, conformément aux études antérieures sur les « Osteopyginae » et leur distinction (Parham 2005 ; Parham & Pyenson 2010), ici assigné au rang familial. À côté d'un crâne à palais très dérivé, il a été montré que beaucoup d'états de caractères des Euclastidae n. fam. sont primitifs dans la superfamille, proches des états connus chez les Toxocheilyidae (dont ils sont distincts par le crâne, dès le Crétacé supérieur). Parmi les caractères de la famille, à côté des éléments postcrâniens plus primitifs, il est essentiel de noter que dès le Crétacé supérieur (Campanien-Maastrichtien), antérieurement dans le temps par rapport aux autres Chelonioida, ce crâne Euclastidae n. fam. a développé un museau à palais secondaire du morphotype global de base des Cheloniidae actuels, mais bien plus développé.

**AUTRE MATÉRIEL DE TORTUE DE THERDONNE ASSOCIÉ À *EUCLASTES MONTENATI* N. SP.**

Sous-ordre PLEURODIRA Cope, 1864  
 Hyperfamille PELOMEDUSOIDES Cope, 1868  
 Superfamille PODOCNEMIDOIDEA Cope, 1868  
 Famille ?cf. BOTHREMYDIDAE Baur, 1891  
 Genus indet.

Species indet.

LOCALITÉ. — Therdonne, département de l'Oise (60628), près de Beauvais ; Hauts-de-France, bassin de Paris, France (Figs 2-6), carrière du Mont Bourguillemont (49°41'36,93"N, 2°16'48,66"E ; alt. 74 m).

ÂGE. — Paléocène, Thanétien, partie moyenne-supérieure non terminale. Formation de Bracheux, sables du Mont Bourguillemont, niveau inférieur, Fig. 5[4]. La Formation se situe après une période de lacune de dépôts (Sélandien? - Thanétien basal).

MATÉRIEL. — Postcrânien : ULB-04A21-16, xiphiplastron droit ; ULB-04A21-17, fragment médian d'hypoplastron droit (Fig. 16A, B) ; moulages MNHN.F.BPT50, BPT51.

#### DESCRIPTION

##### *État du matériel*

Les deux pièces sont incomplètes. La surface du xiphiplastron n'est pas érodée et roulée, contrastant avec celle des pièces de la dossière de l'*Euclastidae* n. fam. *Eu. montenati* n. sp. Une cassure se situe en travers de la suture du pubis. La pointe anale postérieure est incomplète avec une petite partie postérieure manquante de la suture de l'ischion. Sur le fragment médian d'hypoplastron, la partie antérieure avec le processus plastral latéral fait défaut, ainsi qu'un coin latéropostérieur (reconstitution de sa position par rapport au xiphiplastron, Fig. 16C). Sa surface ventrale n'est pas altérée, mais toute une partie de la face dorsale est érodée en biais sur le côté, montrant la couche lamellaire interne.

##### *Mesures (en mm)*

ULB-04A21-16 : largeur antérieure sur longueur : 23 × 24 ;  
ULB-04A21-17 : largeur antérieure sur longueur : 20 × 24.

#### MORPHOLOGIE

##### *ULB-04A21-16 (Fig. 1A1-A3, D)*

Xiphiplastron gauche (moulage MNHN.F.BPT50). Sa surface n'est pas roulée et érodée comme celle des pièces d'*Euclastes*, et l'os est dense et non poreux à lacunaire comme il l'est chez les tortues marines. Il n'y a pas de décoration ventrale de tortue aquatique (à petits foramens vasculaires chacun prolongé en un court sillon, ou à petits sillons dichotomiques), mais une surface finement granuleuse. Le xiphiplastron était plus long que large, étréci à partir du sillon fémoro-anal. Le bord xiphiplastral latéral est très légèrement arrondi au bord postérieur de l'écaille fémorale jusqu'au sillon fémoroanal puis rectiligne, incliné en oblique vers le milieu, au long de l'écaille anale. Le rebord dorsal latéral de l'écaille fémorale est étroit et bas, s'étrécit au sillon fémoroanal à partir duquel le rebord dorsal de l'anale est très étroit. L'encoche anale (incomplète à la pointe) a son bord préservé rectiligne et la partie préservée de l'os permet de la reconstituer rectiligne, large et courte (Fig. 16A3, C). Ventralement, le sillon fémoroanal traverse, rectiligne et obliquement, le xiphiplastron, sous la suture du pubis, parallèlement au bord antérieur de l'os à sa suture avec l'hypoplastron (Fig. 16C). Dorsalement, se trouve la suture ovale du pubis, large relativement (mais non secondairement allongée comme chez les deux espèces du genre *Taphrosphys* (s.l.) du Paléocène du New Jersey et du Maastrichtien du Mont-Aimé) (Broin 1977 ; Gaffney *et al.* 2006 ; Montenat & Merle 2018) ; postérieurement, la suture triangulaire trapue de l'ischion ne contacte pas la suture médiale du xiphiplastron : c'est-à-dire qu'elle ne s'étend pas jusqu'à la ligne médiane, et sa pointe postérieure s'enfile dans la pointe xiphiplastrale plus loin que le fond de la courte encoche anale. Cette suture n'a pas la forme arrondie et la situation au bord de l'encoche anale de ces deux *Taphrosphys* littoraux du New Jersey et du Mont-Aimé.

##### *ULB-04A21-17 (Fig. 16B1, B2, C)*

Fragment médian d'hypoplastron droit (moulage MNHN.F.BPT51). Il est très usé sur les bords mais la surface osseuse ventrale est peu érodée et montre une texture serrée dense, comme celle du xiphiplastron précédent. La partie antérolatérale, où devrait se trouver l'arrondi de la suture avec un mésoplastron, fait défaut et de même la partie postérieure se suturant avec le xiphiplastron. L'os est épaissi comme il se doit dans la zone d'où s'élevait latéralement le processus hypoplastral. Même si l'os est insuffisamment préservé, il appartenait à un plastron relativement étroit pour sa longueur ; le bord latéral est incomplet mais ne paraît pas avoir été arrondi à partir de l'encoche inguinale ; d'après la partie préservée, ce bord avait un rebord latéral dorsal de l'écaille fémorale aussi étroit que sa partie sur le xiphiplastron précédent. La face ventrale montre le sillon abdominofémoral, rectiligne, disposé obliquement à partir du point le plus épaissi, – c'est-à-dire comme il se doit, dans l'angle du départ du processus plastral manquant –, bien visible dans sa partie médiale. La face dorsale porte un gros foramen vasculaire à la hauteur de cet angle et deux autres sur la surface.

L'ensemble des deux os devait faire partie du plastron d'un seul taxon, peut-être d'un seul individu, d'un lobe postérieur relativement étroit pour sa longueur, un peu étréci aux écailles anales, à bord latéral alors rectiligne après un léger arrondi fémoral : c'était une forme un peu dérivée par cet arrondi du lobe postérieur, mais seulement au xiphiplastron jusqu'à l'anale, et à lobe étroit, non développé en largeur vers la ligne longitudinale partant du fond de l'encoche inguinale (lobe étroit) ; et ce taxon était relativement primitif par l'encoche anale courte, large et rectiligne, et par la suture de l'ischion dont la pointe postérieure est engagée dans la pointe anale pour une encoche anale courte.

#### DÉTERMINATION

Un pelvis suturé à la dossière est caractéristique des Pleurodira. Il s'agit à Therdonne d'un matériel trop incomplet pour définir un taxon : mais son importance est grande car c'est le premier pleurodire rapporté sans contestation du Thanétien d'Europe et même du Paléocène, continental ou littoral. À côté de l'appartenance certaine aux pleurodires, la texture dense et la décoration trop fine ne militent pas en faveur d'une forme marine à décoration de bourrelets allongés et sillons accusés de Bothremyidae, ou à décoration polygonale serrée, accusée, du groupe *Taphrosphys* (notamment connu au Mont-Aimé [Marne]), pas plus qu'elle ne conviendrait aux Chelonioidea ; la texture conviendrait plutôt à une forme continentale, d'eau douce à terrestre, peu marquée. Il n'y a pas encore de relai pleurodire connu pour le Paléocène européen entre Crétacé et Éocène. Les Podocnemidoidea d'origine gondwanienne continentale étaient déjà abondants au Crétacé supérieur d'Europe comme au New Jersey, représentés par les Bothremyidae : principalement littorale, cette famille est parfois continentale et, notamment, dans le sud de la France avec les « Foxemydina

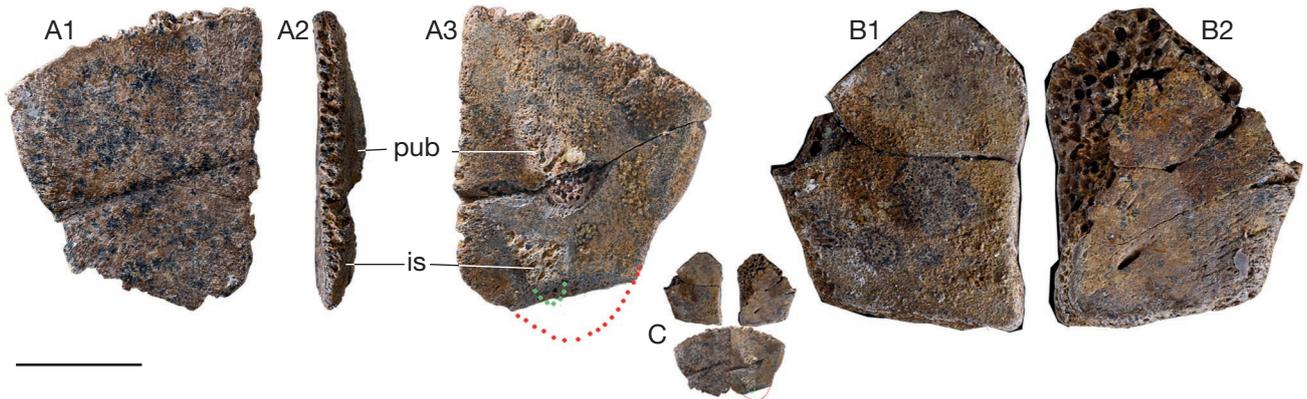


FIG. 16. — Pleurodire *Pelomedusoides*, ?cf. *Bothremydidae* indet., Thanétien, Therdonne: **A1-A3**, ULB-04A21-16, xiphiplastron droit, en vues: **A1**, ventrale; **A2**, bord médial; **A3**, dorsale; **B1, B2**, ULB-04A21-17, partie médiale d'hypoplastron droit, en vues: **B1**, dorsale; **B2**, ventrale. **C**, assemblage didactique des deux fragments. Abréviations: **is**, suture de l'ischion; **pub**, suture du pubis. Échelle: 2 cm. Clichés: Lilian Cazes (CR2P).

Gaffney, Tong & Meylan, 2006 » : le lobe postérieur de la forme de Therdonne, relativement primitif, ne correspond pas à celui du plastron de cette sous-tribu d'après le matériel type de *Foxemys* Tong, Gaffney & Buffetaut, 1998 (Maastrichtien de Fox-Amphoux) et celui, proche (crâne, carapace), de *Polysternon provinciale* (Matheron, 1869) (Campanien inférieur de Fuveau), de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur-Occitanie (Broin 1977; Gaffney *et al.* 2006; Nopcsa 1931), espèces chez qui le lobe postérieur est latéralement arrondi tout au long et l'encoche anale plus profonde et plus arrondie; le lobe postérieur de Therdonne leur correspond seulement par la suture ischiatique non étendue médialement, tandis qu'à la fois les deux sutures du pubis et de l'ischion ne correspondent pas à celles des Taphrosphyini cités ci-dessus. Parmi les *Bothremydidae* éocènes, par ses contours relativement rectilignes et sans profonde encoche anale, ce fragment de lobe postérieur plastral de Therdonne pourrait se comparer à *Palemys bowerbankii* (Owen, 1842) de l'Yprésien du London Clay (Grande Bretagne); bien que placé dans les Foxemydina par Pérez-García (2018a) (sans connaissance du crâne, déterminant): ce qui est connu de son plastron, insuffisamment, ne montre pas les caractères plastraux dérivés des formes de Foxemydina crétaées (citées ci-dessus) et tertiaires (dont « *Chrysemys* » *montolivensis* Roman, 1897, de l'Oligocène, in Broin (1977; Lapparent de Broin *et al.* (2018: suppl. inform. p. 35, S3[3]), ni l'encoche anale et l'inclinaison des bords du lobe des *Bothremydini* (Gaffney *et al.* 2006). Parmi les *Podocnemidoidea*, la sous-famille des *Podocnemididae* *Erymnochelyinae*, connue du Crétacé supérieur à l'actuel d'Afrique-Madagascar (Lapparent de Broin *et al.* 2020), est présente à l'Éocène inférieur (dès l'Yprésien inférieur) à moyen d'Europe, par le genre *Eocenchelus* Pérez-García *et al.* 2017 (littoral): la morphologie du lobe plastral de Therdonne ne convient pas à ce genre. Mais elle pourrait convenir à une forme ancestrale du genre *Neochelys* Bergounioux, 1954 (continental, connu aussi dès l'Yprésien inférieur), par les contours du xiphiplastron et

l'encoche anale courte et rectiligne, s'en distinguant par la suture ischiatique engagée dans la pointe anale et triangulaire trapue. (Broin 1977; Lapparent de Broin *et al.* 2018; Owen & Bell 1849; Pérez-García 2016, 2018a; Pérez-García *et al.* 2017, 2019, 2023; Pérez-García & Chapman 2017; Pérez-García & Lapparent de Broin 2013, 2015; Pérez-García & Smith 2017; Righi & Delfino 2003). Les caractères primitifs préservés du lobe postérieur permettent d'approcher la forme de Therdonne des *Bothremydidae* les plus primitifs, du Crétacé « inférieur-moyen » (Massif des Kem Kem, Maroc) (Gaffney *et al.* 2001, 2006).

#### PALÉOGÉOGRAPHIE ET PALÉOENVIRONNEMENT

##### PRÉSENCE ATTESTÉE D'EUCLASTIDAE N. FAM. EN EUROPE – FAUNE ASSOCIÉE DANS LES LOCALITÉS

La présence des *Euclastidae* n. fam. en Europe est attestée à partir du Danien de Laversines. À cette époque le plateau picard est recouvert par la mer. Dans le bassin de Paris, sa transgression s'est produite du Nord vers le Sud-Est, formant une mer peu profonde bordée de lagunes et de lacs, décrite dans le contexte géologique (Fig. 6) (Montenat & Merle 2018: fig. 177), et formant ainsi un golfe ouvert vers l'Angleterre, et considéré comme séparé par « l'isthme de l'Artois » de la mer du Nord bordant la Belgique et la Hollande, et de là le Danemark et la Suède. Le site de Laversines se situe près du littoral, là où pouvait vivre, c'est-à-dire se nourrir et se reproduire *Euclastes wielandi*, une tortue marine-littorale ne venant à terre que pour pondre sur les berges. Dans le site de Laversines, comme dans les trois autres sites étudiés [voir Annexe 3[S1-S3], se trouvaient des proies potentielles de toutes sortes, à protection contre les prédateurs plus ou moins résistante: « proies invertébrées » (échinodermes, mollusques etc.), vertébrés aquatiques non tétrapodes (poissons cartilagineux et osseux) dont certainement nombre de formes juvéniles et des formes variées planctoniques, des plantes (algues rouges) notamment,

et éventuellement des coraux (voir Graves 1847; Montenat & Merle 2018; paragraphe géologie). Le sédiment terrigène et la faune indiquent que le site n'est pas éloigné du continent, sur le rivage duquel arrivait un (ou des) cours d'eau douce (Fig. 6). Bien peu des vertébrés tétrapodes, susceptibles d'avoir fréquenté le golfe et les estuaires et fleuves y débouchant, ont été fossilisés et préservés de l'érosion à Laversines, à côté de l'Euclastidae n. fam. étudié (Annexe 3[S3]). La quantité réelle de Cheloniidae fréquentant les quatre sites étudiés ici n'est pas connue, contrairement en partie à celle des invertébrés et poissons. La question qui se pose est de savoir si *Euclastes wielandi* fréquentait abondamment le littoral de Laversines ou n'y venait que ponctuellement avec d'autres tétrapodes. À Laversines, à côté de la découverte nouvelle de la tortue *Euclastes*, objet de ce travail, et qui est une vraie tortue marine littorale, la présence occasionnelle de deux tétrapodes aquatiques est mentionnée dans la littérature (Graves 1847: 586): « *Crocodylus* [...] M. Bazin a trouvé dans le calcaire jaunâtre de Laversines, une dent pareille à celle représentée par Faujas (Maestr. p. 18, fig. 10) et des plaques osseuses provenant d'une tête de crocodile ». Dit ainsi (à une époque où le Danien pouvait être intégré dans le Maastrichtien), il pouvait s'agir du longirostre *Thoracosaurus* Leidy 1852, c'est à dire la forme connue de crocodile à dents longues et fines du Maastrichtien de la Montagne Saint-Pierre à Maastricht (*Th. macrorhynchus* in Koken (1888): « *Th. cf. neocesariensis* (De Kay, 1842) » in Mulder (2003), forme littorale comme les Euclastidae n. fam.; et le genre existait aussi au Maastrichtien du Mont-Aimé (*Th. isorhynchus* (Pomel, 1847)), site auparavant parfois considéré comme Danien (Brignon 2017; Montenat & Merle 2018). *Thoracosaurus* était aussi représenté dans le Maastrichtien supérieur-Danien des États-Unis par *Th. neocesariensis* (De Kay, 1842) (Carpenter 1983; Brochu 2004), comme dans le Danien de Suède à Malmö (« *Thoracosaurus scanicus* Troedsson, 1924 ») (Laurent *et al.* 2000). Laversines étant du Paléogène inférieur, il pourrait s'agir aussi de la forme gavialoïde *Eosuchus* sp., telle *Eosuchus lerichei* Dollo, 1907 du Paléocène supérieur de Jeumont (Nord) (Delfino *et al.* 2005), à la frontière belge près d'Erquelinnes (Landénien inférieur, Thanétien) (Annexe 3[S3]), cette forme n'étant cependant nulle part attestée au Maastrichtien ou au Danien contrairement à *Thoracosaurus*. Enfin, et encore moins probablement à cause de l'âge plus ancien de Laversines, ne sont connues les formes longirostres paléogènes éocènes à dents fines, comme il en existait à l'Éocène de Grande Bretagne, France et Belgique (Delfino *et al.* 2005; Jouve 2015), mais apparemment pas encore au Paléocène: la présence de *Thoracosaurus* à Laversines est la plus probable. Comme tortues, Graves (1847: 169) signale la présence à Laversines de *Trionyx* (voir Montenat & Merle 2018); ce taxon n'a pas été retrouvé dans les collections institutionnelles, mais *Trionyx* était bien connu de Graves (notamment par un don d'une carapace de l'Yprésien inférieur au MNHN) de sorte que sa présence, reconnaissable à la décoration bourrelée et sillonnée des plaques de la carapace (Rosenkrantz 1923: fig. 3) est admise ici. Le crocodile longirostre en question et *Trionyx* sont des formes de courants d'eau douce clairs, s'aventurant

dans la mer le long du littoral à partir des estuaires. Les tortues « dites marines » *Euclastes* et *Erquelinnesia*, sont littorales, n'étant pas armées pour la haute mer, d'après le degré modéré de développement de leurs palettes natatoires; elles ne viennent à terre que pour pondre dans le sol du rivage, comme les crocodiles longirostres littoraux, tel *Thoracosaurus*. Tandis que les tortues Trionychidae vivent normalement et se reproduisent en terrain continental, évoluant dans un cours d'eau douce, nichant hors d'eau, au bord des rives; elles sont connues pour s'aventurer le long des côtes, comme les crocodiles longirostres d'eau douce, là où aboutissent les cours d'eau, pour s'y nourrir. Elles peuvent ainsi gagner plus loin sur le littoral de nouveaux cours d'eau douce à investir, portées par les courants côtiers; tel est connu l'invasif des fleuves de l'ouest de l'Afrique, du fleuve Sénégal jusqu'à l'Angola, par la *Trionyx* du Nil, précédemment arrivée en Égypte depuis l'Europe et le Proche Orient, au Pliocène inférieur, par les côtes méditerranéennes (où elle est actuellement connue nageant le long de la côte, de la Turquie à l'Égypte) (Broin 1983; Eiselt 1976; comm. orales de collègues géologues et paléontologues). Les Trionychidae sont pourvus de grandes palettes natatoires antérieures souples permettant une natation littorale soutenue, aidée par les courants, mais ils ne sont pas attestés (pas plus que les Euclastidae n. fam.) comme capables de parcours en haute mer. Précédemment reconnus fossiles au Crétacé inférieur continental, en Amérique du Nord et en Asie, ils ont été considérés comme connus en Europe à partir du Danien du Danemark (Rosenkrantz 1923) dans le Calcaire de Copenhague, Danien supérieur, niveau inférieur au Sélandien (Karl & Lindow 2012; Rosenkrantz 1923). La présence de *Trionyx* et du crocodile longirostre à Laversines (Graves 1847) indique une possibilité de communication littorale avec la côte du Danemark.

Au Thanétien, la transgression marine dans le bassin de Paris s'est produite du Nord vers le Sud (Fig. 6). La mer peu profonde recouvre alors l'Artois et (notamment) la Belgique à Erquelinnes (Fig. 2). C'est ainsi qu'*Erquelinnesia* était présente en continu au Thanétien: à Bracheux (Beauvais, Oise) à la Butte de la Justice, à Rollot (Somme, à la limite Oise-Somme) et jusqu'à Erquelinnes (Belgique, à la frontière franco-belge) (Landénien inférieur, Thanétien) (Annexe 3[S1-S3]), sans présence concomitante d'*Euclastes*. À Bracheux (Annexe 3[S1-S3]), à côté d'*Erquelinnesia* et de très nombreux restes de mollusques tidaux principalement (Graves, 1847), outre notamment quelques foraminifères et autres invertébrés (Fig. 15) (Annexe 3[S1]), les chondrichthyens y sont bien connus (Annexe 3[S2]). Comme vertébré tétrapode (Annexe 3[S3]), seul est mentionné *Trionyx* par Graves (1847: 586). À Rollot, à côté d'*Erquelinnesia* et du peu de mollusques dénombrés à ce jour (Annexe 3[S1-S3]), la faune de vertébrés est connue principalement par des chondrichthyens (Mathis & Moreau 1997) comme à Bracheux; ils sont principalement marins mais nombre d'entre eux (raies et requins), pouvaient remonter les cours d'eau douce – ou en venir, comme l'attestent leurs présences au Thanétien continental du Mont de Berru (coll. MNHN.F.) par exemple.

À Therdonne au Mont Bourguillemont, du fait des apports terrigènes, l'absence d'*Erquelinnesia* et la présence d'*Euclastes*

peut éventuellement s'expliquer par un milieu marin-littoral à faune d'invertébrés pélagiques moins franc que celui nécessaire pour *Erquelinnesia*; lequel se trouve en revanche à Bracheux, Rollot et Erquelinnes (Annexe 3[S1-S3]). Il a été montré ci-dessus que le site représente un environnement d'arrière-plage lié à la transgression thanétienne et que la série marine du Mont Bourguillemont correspond à un passage latéral de faciès avec les sables littoraux francs du site voisin de la Butte de la Justice. À Therdonne et Rollot, les coquilles de mollusques sont minces et très fragiles et leur conservation est très mauvaise. Il en résulte que le recensement des taxons de mollusques pour ces deux sites est incomplet. Pour leur part, les restes de vertébrés de Therdonne sont rares, en partie érodés et roulés. Peut-être les restes de tortues marines-littorales étaient-elles simplement rares dans ce niveau comme à Laversines, ou bien le milieu ne convenait pas à leur fossilisation, pour diverses raisons possibles.

Du point de vue des relations géographiques, la présence d'*Erquelinnesia* à Rollot entre Beauvais et Erquelinnes est très remarquable, montrant l'accès possible en continuité par le littoral en milieu marin franc. Dès le Danien, un accès entre Danemark et Laversines pour les tortues est supposé d'après la présence conjointe de *Trionyx*. Les Euclastidae n. fam. ne sont pas attestés dans le Paléocène du Danemark. D'autres taxons plus récents de Cheloniidae s.l. en ont été décrits, mais mal définis (Karl & Madsen 2012), plus tardifs, en provenance de la Formation Fur, Yprésien inférieur (zone NP 10 supérieure), de l'Ejerslev Moclappit, Isle of Mors, Jutland. D'autre part, la famille des Trionychidae est largement présente, outre au Danemark, très près dans le temps en France et en Belgique, à terre sur le littoral ou vers l'intérieur dans des cours d'eau des sites continentaux du Paléocène occidental: «Montien» de Hainin, «Sélendo-Thanétien» de Menat (Puy-de-Dôme, Auvergne) (Groessens-Van Dyck 1983; Piton 1940), et Thanétien du Mont-de-Berru (Marne, Grand-Est) (Broin 1977); on connaît la propension de *Trionyx* à suivre les côtes, propension aussi valable pour les Euclastidae n. fam. et ces deux familles sont trouvées conjointes à Laversines et Bracheux.

À Therdonne, à côté de mollusques (Annexe 3[S1-S3]), la faune de vertébrés chondrichtyens est moins nombreuse en restes préservés et récoltés, par rapport aux ostéichtyens, lesquels sont éventuellement ambivalents, marins-dulçaquicoles (Annexe 3[S2]) (Dutheil *et al.* 2002): peut-être certains d'entre eux tous étaient-ils plus susceptibles de remonter les fleuves du littoral de la région (comme dit ci-dessus), en plus de la présence de formes purement marines, et ils contribueraient à démontrer la proximité d'un estuaire. De fait, certains tétrapodes continentaux sont présents, non trouvés dans les trois autres sites (Annexe 3[S3]). Sont aussi signalés (Annexe 3[S1]) des restes de flore terrestre (spores) outre les restes d'algues marines. Cela indique la proximité immédiate du continent, milieu de vie de ces tétrapodes (tortue pleurodire, crocodiles et mammifère). En ce qui concerne les crocodiles, quelques onze pièces venant de formes de taille petite ont été récoltées (HM); certaines ne sont pas déterminées: un petit ostéoderme ventral, des dents, dont une dent fine et droite (de type longirostre probable) mais roulée, un jugal (incomplet, un peu

roulé), un petit centrum de vertèbre eusuchien (procoele). Un crocodile dit «longirostre» est représenté par deux dents fines et pointues en bon état; lesquelles peuvent se rapporter au longirostre gavialoïde thanétien *Eosuchus*, comme cela a été mentionné ci-dessus à propos de Laversines, mais plus probablement ici, à cause de l'âge thanétien de Therdonne comme de Jeumont. Ces deux dents proviennent d'une de ces formes qui étaient à l'aise en milieu estuarien-littoral, aussi bien éventuellement que fluviale (suivant le genre) (Delfino *et al.* 2005; Jouve 2015). Quatre autres dents lisses de Therdonne, à émail brillant, sont attribuées à l'eusuchien continental alligatoroïde *Diplocynodon* (Martin *et al.* 2014); une plus grosse et plus arrondie pouvait appartenir à l'eusuchien continental crocodylidé «*Asiatosuchus*» – «*Crocodylus*» «groupe *C. depressifrons* Blainville 1855», comme la dent du site qui a été figurée par Dutheil *et al.* (2002: fig. 4) (Godinot *et al.* 2018). Cet apport souligne les relations du littoral de Therdonne avec le continent au Paléocène supérieur du nord de l'Europe: en témoigne, comme cela a été vu ci-dessus pour les crocodiles et les tortues à Laversines et Bracheux, l'abondant matériel continental du Paléogène du Nord de l'Europe dans la région de Mons – Hainin («Montien-Sélandien») et, au Thanétien, à Vinalmont (Belgique) (localisation Fig. 2), au Mont de Berru (Marne), dans la région de Le Quesnoy, près de Creil (Oise) (Fig. 2) au site du Petit-Pâtis; la relation pouvait se poursuivre vers le sud par les côtes comme plus à l'intérieur à Menat (Piton 1940) en Auvergne et jusque dans les Petites-Pyrénées (Goret *et al.* 2013, d'après une vertèbre procoele de grand crocodile du Thanétien de Martres Tolosane (Haute-Garonne): un possible membre du groupe «*Crocodylus depressifrons*» comme à Vinalmont (Groessens-Van Dyck 1982). L'absence de *Trionyx* à Therdonne étonne mais peut simplement tenir au fait du peu de pièces de tétrapodes préservables dans le site (Broin 1977; Delfino *et al.* 2017; Delfino & Smith 2009; Dutheil *et al.* 2002; Godinot *et al.* 2018; Groessens-Van Dyck 1982, 1983; Martin *et al.* 2014; Smith *et al.* 2014).

À Therdonne, la tortue pleurodire indéterminée, hypothétiquement rapportée aux Bothremydidae, pouvait être aussi bien littorale que continentale; de toute façon, tributaire du sol ferme pour nicher, ce pouvait être une forme d'eau douce entraînée dans l'estuaire comme les Trionychidae: les taxons de la famille des Bothremydidae sont aussi bien dulçaquicoles que littoraux suivant les sites. Sa présence à Therdonne est remarquable puisqu'il s'agit du premier pleurodire Podocnemidoidea paléocène européen. À ce jour, aucun pleurodire n'était connu dans les sites paléocènes continentaux cités ci-dessus de la région franco-belge (Fig. 2) et même d'Europe, en fait. La présence d'un Bothremydidae serait plus plausible (voir ci-dessus) que celle d'un Podocnemididae, étant déjà connus au Crétacé supérieur européen et aussi au Danien du New Jersey, mais par une forme inconnue à ce jour: les deux familles, toutes deux gondwaniennes à la base, à possibilité de répartition littorale, sont largement établies dès l'Yprésien basal en Europe littorale à continentale (Belgique, à Dormaal; France dont le bassin de Paris; Portugal) (Broin 1977; Lapparent de Broin 2001, 2003; Lapparent de Broin

*et al.* 2018 [suppl.]; Owen & Bell 1849; Pérez-García & Lapparent de Broin 2015; Pérez-García 2018a, b; Pérez-García *et al.* 2017).

Enfin, à Therdonne, la présence d'un petit mammifère (Annexe 3[S3]) – par au moins deux restes de dent encore indéterminées (Solé, comm. orale) – s'ajoute aux apports continentaux remarquables dans ce site.

L'examen de l'environnement de ces quatre sites à Euclastidae n. fam. montre qu'*Euclastes*, même s'il était rare dans ces sites, pouvait aussi bien être présent dans le site à faune côtière marine abondante et très richement diversifiée en invertébrés (mollusques, crustacés, coraux, etc. (Annexe 3[S1]) de Laversines, que dans le site à apports terrigènes de Therdonne. En revanche *Erquelinnesia* d'Erquelines ne se trouve en France que dans le site de la Butte de la Justice (Bracheux) (Fig. 15), à faune dans l'ensemble plus franchement marine, et dans celui de Rollot, également plus marin-franc, plus riche en élasmobranches que Therdonne, ces deux derniers sites étant tous deux sans apports terrigènes. De même, en Belgique, *Erquelinnesia*, provient aussi du milieu franchement littoral du Landénien inférieur des sables d'Erquelines, d'un niveau sous-jacent au Landénien supérieur, continental à faune thanétienne du Mont-de-Berru et de Vinalmont (Broin 1977; Groessens-Van Dyck 1983; Zangerl 1971).

#### RÉGIME ALIMENTAIRE DES EUCLASTESISAE N. FAM.

(Figs 7-14; Tableaux 1, 2; Annexe 2)

Si ces tortues Euclastidae n. fam. fréquentaient les sites pour s'y nourrir, et pas simplement pour y pondre, quel pouvait être leur régime alimentaire ? Quel que soit l'environnement, plus marin franc ou plus littoro-continental, elles pouvaient s'y nourrir avec un même mode de prédation propre à la famille, d'après leur grand palais secondaire particulier. Sa présence, avec une longue et large symphyse mandibulaire correspondante, les a fait nommer « groupe durophage » (Parham 2005; Parham & Pyenson 2010); mais la qualification est à examiner de près. La surface importante du palais au museau et de la symphyse mandibulaire est différente de celle des Cheloniidae actuels, à museau plus étroit, tous « durophages francs » par leurs diverses crêtes craniales et mandibulaires importantes, chaque espèce différant dans la famille par une alimentation végétale à animale variée en fait plus ou moins coriace : les crêtes y sont observables sur les maxillaires supérieur et inférieur osseux et en outre sur les ramphothèques correspondantes (becs supérieur et inférieur). Il a été montré la présence chez les Euclastidae n. fam. d'une ondulation convexe du palais (« blunt swelling » in Hirayama & Tong [2003]) entourant la dépression médiane et correspondant, sur le dentaire, à une concavité en rigole encadrant le bombement médian de la symphyse, avec léger relèvement incliné des bords tomiaux maxillaire et dentaire extroversés (Annexe 2). Le palais et la mandibule des Euclastidae n. fam. sont le plus souvent lisses jusqu'au bord tomial extroversé; lequel est coupant le plus souvent, sauf l'exception de l'adulte de *Pacifichelys hutchisoni* (Lynch & Parham, 2003) (Miocène de Californie). Chez cette espèce, le relief du palais de l'holotype est renforcé de petites pointes et elle présente des crêtes symphysaires radiales postérieures marquées sur

la mandibule adulte de l'holotype et sur une autre symphyse adulte, et même de petites crêtes sur une jeune, différant en cela des autres membres du groupe informel Euclastes. Quoi qu'il en soit, la conformation euclastidienne procure une plus large surface de préhension et de rétention des proies dans la bouche que chez les Cheloniidae actuels, permettant une forte compression des proies dans la bouche entre les reliefs alternes opposés, laissant par exemple s'échapper l'eau par les rigoles, avant la déglutition, au bord tomial incliné. Les forams nutritifs très apparents sur les bords du bec indiquent une ramphothèque (bec corné) épaisse pouvant compenser en partie l'absence de fortes crêtes broyeuses osseuses et aidant à la compression des proies, laquelle devait pouvoir être très forte même si les proies n'étaient pas des plus dures. Les surfaces osseuses préservées n'indiquent ainsi pas la présence de crêtes correspondantes sur la ramphothèque comme cela se produit chez les actuels (les ramphothèques ayant des crêtes cornées en saillies plus fortes que celles osseuses correspondantes). Comme chez les actuels, la compression forte est possible car le crâne, couvert à l'arrière, offre un large ancrage des puissants muscles masticateurs venant du cou et coulissant sur la large et très protubérante poulie (processus trochléites otiques) (Fig. 14B), pour aller s'insérer à la mandibule au processus coronoïde, sur la fossa masseterica et sur la face interne. Chez toutes les mandibules paléocènes, la fossa masseterica où s'attachent des muscles de la mandibule est vaste et peu profonde, qu'elle soit marquée par un bourrelet à la limite de la ramphothèque ou non, comme chez les actuels. Le processus coronoïde est faible à modérément élevé et peu à modérément saillant au dessus du dentaire d'après les mandibules d'*Euclastes* et celles assez complètes d'*Erquelinnesia* figurées (d'Erquelines et de Rollot, la plus haute au dentaire) (Fig. 13). Le processus était semble-t-il relativement un peu moins élevé à Therdonne chez *Euclastes montenati* n. sp. La hauteur du processus varie aussi chez les espèces actuelles (Carr 1952; Gaffney 1979; Wyneken 2001) (coll. MNHN. RA.AC), suivant le taxon. Chez eux, le dentaire s'élevant le plus haut au processus coronoïde mais sans le dépasser en saillie, équivalant à sa hauteur chez les Euclastidae, se trouve chez *Caretta* adulte, à régime opportuniste; genre dont la morphologie de la symphyse osseuse, sans la ramphothèque, est la plus proche de celle des *Euclastes* spp. par la longueur et par la surface assez lisse concave, avec une éventuelle faible ligne médiane en relief. Mais la surface du bec est tout de même crestée chez *Caretta* autour du bord postérieur, dès le jeune, et cela correspondait à un palais avec un gros bourrelet osseux autour des choanes. La plus basse mandibule au long du dentaire et au processus coronoïde peu saillant se trouve chez *Eretmochelys*, mais sa symphyse courte est très crestée, postérieurement par un gros triangle osseux en relief, avec un palais avec deux rangées de crêtes fortes, ce genre s'alimentant préférentiellement d'éponges sur les récifs coralliens. *Chelonia mydas*, carnivore opportuniste jeune, devient adulte herbivore de prairies marines; elle a les processus coronoïdes les plus saillants au-dessus du haut dentaire parmi les actuels et avec aussi une grosse crête mandibulaire triangulaire et un palais cresté comme *Eretmochelys*. De ce fait, *Lepidochelys* et *Caretta*

(tous deux à crâne et mandibule également crestés) ont un régime opportuniste, comme probablement les Euclastidae n. fam., mais susceptible d'ingestion de proies plus dures que ces derniers. Ainsi, la morphologie des Euclastidae n. fam., et en particulier ceux de France et de Belgique, indique une puissante compression possible à la fermeture de la bouche, prolongée, pour toutes sortes de proies, sans indiquer de possibilité d'un broyage puissant des proies les plus dures comme chez les espèces actuelles, sauf éventuellement chez *Pacifichehlys hutchisoni*. Les taxons recensés dans les Tableaux S1 et S2 de l'Annexe 3 constituent toutes sortes de proies à carapaces, coquilles, parois ou squelettes plus ou moins fins, mous à durs d'invertébrés, plantes et poissons divers, susceptibles de convenir aux Euclastidae n. fam. L'on ne peut que supposer pour les Euclastidae n. fam. des régimes largement dirigés vers des proies - non définies - variées, les petites pouvant être nombreuses à la fois, saisies en nasse dans le bec, et fortement compressées en purée avant déglutition et expulsion de l'eau.

#### DISPERSION PALÉOGÉOGRAPHIQUE DES TORTUES DES SITES ÉTUDIÉS

##### *Provenance des Euclastidae n. fam. européens paléocènes et du pleurodire de Therdonne (Tableau 1; Annexes 1, 3)*

Le développement des Euclastidae n. fam. était très largement réalisé dès le Crétacé supérieur : dans les Amériques du Nord comme du Sud (Mexique, Chili) sur les côtes de l'océan Pacifique, et sur celles de l'Atlantique, jusqu'en Afrique (Maastrichtien). En Europe, aucun Euclastidae n. fam. n'est signalé avant celui de Laversines au Danien. Il pourrait y avoir eu des sites littoraux crétacés susceptibles de livrer un Euclastidae n. fam. dans les zones émergées de France et d'Iberia (Barrier *et al.* 2018; Blakey 2022) maintenant disparus. Des Chelonioides, Dermochelyoidea et éventuels Cheloniodea, sont connus en Europe dans des sites du Crétacé inférieur et moyen (Bardet *et al.* 1996; Lapparent de Broin 2001; Lapparent de Broin *et al.* 2021), sans Euclastidae n. fam. recensé. Ensuite, sont connus des sites marins-littoraux du Campano-Maastrichtien européen occidental : à ce jour, aucun n'a livré d'Euclastidae n. fam., à l'inverse d'autres Cheloniodea. Tels : la région de Maastricht, Montagne St Pierre du Limbourg, en Hollande, et de Spiennes à Eben-Eymael, Belgique; en Italie la région de Vérone; en Espagne, en Catalogne; et récemment en Provence, du Campanien supérieur de Fox-Amphoux (Var) (coll. MNHN.F. inédits) (Capellini 1884; Castillo-Visa *et al.* 2022; Cigala Fulgosi *et al.* 1980; Danilov & Moravec 2005; Faujas de Saint-Fond 1799; Lapparent de Broin 2001; Młynarski 1976; Mulder 2003; Ubaghs 1879). Chez les Pleurodira, outre les sites Provençaux évoqués parmi d'autres en France et en Espagne, certains sites littoraux du Crétacé supérieur ont livré des Bothremydidae : tels au Portugal au Campanien (Broin 1988 *in* Antunes & Broin 1988) et en France au Maastrichtien, au Mont-Aimé (Broin 1977; Lapparent de Broin *in* Montenat & Merle 2018), mais sans Cheloniodea définis à ce jour. C'est donc au Danien, à Laversines, qu'est attesté le premier Cheloniodea Euclastidae n. fam. d'Europe, avec *Euclastes wielandi*, peu avant ceux du Thanétien, *Eu. montenati* n. sp. de Therdonne et *Erquelinnesia*

de Rollot, Bracheux et Erquelinnes. La répartition mondiale des Euclastidae n. fam., est ainsi déjà largement réalisée dans le monde américain et africain du Crétacé supérieur au Paléocène inclus, mais pas en Europe dans les sites crétacés ayant livré des tortues marines; cela suggère une origine des membres de la famille d'Europe (d'abord reconnue à Laversines), dans un de ces deux mondes au Paléocène ancien - limite Crétacé. L'extension géographique des Euclastidae n. fam. par les côtes a pu se produire, en leurs temps, à la faveur de l'ouverture de l'Atlantique et de la séparation de l'Amérique du Sud et de l'Afrique s'accroissant, l'extension s'étant propagée à la côte occidentale de l'Europe aussi bien qu'à celle orientale des États-Unis : l'espèce de Laversines, *Euclastes wielandi*, peut soit provenir directement du New Jersey (États-Unis), soit de la côte marocaine d'Afrique (Phosphates du Maroc), où elle est mentionnée. Son arrivée n'a pu se réaliser que par la mer, et dépendant de ses capacités en fonction de l'anatomie de tout le squelette de l'individu. Peu de restes de postcrânien sont connus incluant des membres (De La Fuente *et al.* 2009; Foster 1980; Parham & Pyenson 2010; Ullmann & Carr 2021; Weems 1988; Zangerl 1971) (et *Erquelinnesia* MNHN.F.BPT60). Par le degré évolutif et principalement d'après les trochanters de l'humérus encore peu modifiés (Parham & Pyenson 2010; Ullmann & Carr 2021), les palettes natatoires des Euclastidae n. fam. sont encore peu développées par rapport à celles de certains Cheloniidae *s.l.* du Crétacé supérieur (*Allopleuron*) et surtout par rapport aux formes modernes oligocènes à miocènes-actuelles (Hirayama 1994-1995; Zangerl 1958, 1980). Ces dernières ont des palettes natatoires rigidifiées, très développées par la modification des trochanters de l'humérus et son élargissement distal, et par le degré d'allongement des éléments du membre antérieur, celui-ci assurant des mouvements synchrones et permettant la traversée océanique de haute mer, dans les courants idoines. Pour les Euclastidae n. fam., seule une dispersion par le littoral est envisagée.

En France, à Laversines, seule la mandibule appuie l'attribution spécifique à l'espèce *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) : sa morphologie indique le degré évolutif du palais secondaire de cette espèce, représentant le morphotype *Euclastes wielandi* (Hay, 1908). Le nom d'espèce « *emarginatus* » (*wielandi* en fait) a été donné à des spécimens des Phosphates du Maroc par Hirayama & Tong (2003) : le seul figuré est non daté précisément dans le Paléogène, tandis que trois autres spécimens datant, eux, du Danien, ne le sont pas. Le spécimen figuré a le morphotype de l'espèce du New Jersey pour le crâne, mais la mandibule n'a pas tout à fait la même morphologie du bord symphysaire postérieur que l'holotype YPM.913b de l'espèce du New Jersey. Tandis que d'autres spécimens de dentaires de ces Phosphates paléogènes, non précisément datés (coll. OCP) ont le tracé symphysaire de l'holotype et sont conformes à l'*Eu. wielandi* du New Jersey. La variabilité individuelle n'est pas délimitée pour l'espèce mais il a été montré ici que la symphyse de Laversines est aussi conforme à celle de l'holotype du New Jersey. D'autres caractères du squelette, non préservés pour l'espèce (relativement peu connue pour le postcrânien), aux États Unis d'Amérique comme au

Maroc, pourraient montrer que le même morphotype palatin pourrait s'accompagner d'autres variations de caractères que celui de la symphyse, notamment de la carapace, indiquant éventuellement une différenciation « sub »-spécifique, au sein de ce que l'on pourrait désigner pour le moment, par commodité, un « complexe *wielandi* », indiquant une relation américano-africaine déjà établie au Danien.

Au Danien, les deux lieux d'origine géographique possibles de l'espèce *wielandi* de Laversines sont soit le New Jersey, soit le Maroc, l'arrivée s'étant produite seulement par une circulation circum-océanique littorale. Une arrivée en provenance d'Afrique, plus proche, serait plus plausible qu'une provenance du New Jersey, déjà très éloigné au Paléocène ou nécessitant un trajet plus difficile suivant les côtes nordiques orientales des masses américaines fractionnées ; venir de l'Afrique permettrait à la famille un trajet à relais plus directs, par les côtes ibériennes et mésogéennes émergées (Barrier *et al.* 2018 ; Blakey 2022). *Euclastes* était déjà présent et diversifié sur la côte des Phosphates du Maroc dès le Maastrichtien à Benguerir : l'espèce de Laversines aurait pu se diversifier au Maroc plutôt qu'au New Jersey, inversant la relation New Jersey-Maroc paléocène ; ou bien elle est le témoignage du « complexe » *wielandi* commun, déjà diversifié en Amérique comme au Maroc au Maastrichtien.

D'autre part, le Paléogène des Phosphates du Maroc comme celui d'autres sites d'Afrique du Nord, dont les phosphates de Tunisie, a produit d'autres Cheloniidae *s.l.*, incluant des formes du bassin anglo-franco-belge, des « Eochelyinae *sensu* Moody, 1968 » et des taxons possibles apparentés, montrant des relations littorales possibles au cours du Paléogène. Mais les formes considérées préservées datant de l'Yprésien, sont plus récentes que le danien *Euclastes wielandi*. De plus, l'examen a montré que la présence commune d'*Argillochelys s.s.* n'est pas avérée et seul le genre *Puppigerus* est partagé entre le Maroc et l'Europe occidentale à l'Yprésien. Par ailleurs en Tunisie, « *Euclastes* » *dowillei* est aussi un témoin de relations possibles du Nord de l'Afrique avec les Eochelyinae d'Europe occidentale, et aussi à l'Yprésien. Même si toutes les formes européennes et africaines sont insuffisamment définies (Bardet *et al.* 2017 ; Lapparent de Broin *et al.* 2014, 2018 ; Tong & Hirayama 2008 ; Zouhri *et al.* 2017, 2018, 2021) il en est d'apparentées. En fait, la possibilité d'une relation privilégiée entre l'Afrique et l'Europe par les côtes des parties émergées, bordées par l'Atlantique et la Mésogée au Paléogène, n'est attestée qu'après l'arrivée d'*Euclastes* au Danien de France. Mais d'autre part, ces formes européennes-africaines partagées paléogènes, non Euclastidae n. fam., ne sont pas représentées en Amérique du Nord, peut-être déjà trop éloignée pour des contacts circum-océaniques à la portée de tortues littorales, contrairement au Crétacé supérieur.

À côté de la première occurrence en Europe d'*Euclastes*, au Danien de Laversines, un autre fait remarquable pour les Euclastidae n. fam. a été noté : la présence reconnue uniquement en Europe du groupe informel Erquelinnesia en Belgique et en France au Thanétien puis en Angleterre à l'Yprésien. Un autre fait est à noter : l'absence en Europe et

Afrique d'Euclastidae n. fam. après l'Yprésien du London Clay et des Phosphates du Maroc. Dans le bassin anglo-franco-belge littoral élargi à l'Espagne, d'autres Cheloniidae *s.l.* sont représentés après l'Yprésien, dont toujours les « Eochelyinae », par *Eochelone* et *Puppigerus*, et *Osonachelus*, et la branche des Cheloniidae oligo-miocènes-actuels (Baut *et al.* 2021 ; Lapparent de Broin 2001 ; Lapparent de Broin *et al.* 2018 ; Zangerl 1958). Alors que les Euclastidae n. fam. sont, eux, toujours représentés (avec d'autres Cheloniidae *s.l.* américains) jusqu'au Miocène inclus sur la côte américaine du Pacifique.

Pour le présumé Bothremydidae de Therdonne, une arrivée d'une forme du New Jersey (Taphrosphyini ou Bothremydini) n'est pas attestée. Se postulerait, comme pour les Erymnochelyinae (répartis en Afrique du Crétacé à l'actuel), soit une arrivée (par étapes) en provenance d'Afrique avec passage direct des côtes nordiques de l'Afrique à l'Iberia (où la famille est reconnue au Cénomanién) (références in Pérez-García 2018b), soit une arrivée avec relais sur les côtes d'archipels émergés, présents dans la Mésogée et déjà investis dès le Cénomanién par des Bothremydidae, comme par des Chelonioida non Euclastidae n. fam. et des Dermochelyoidea (Bardet *et al.* 2000 ; Lapparent de Broin & Werner 1998 ; Tong *et al.* 2006) (Cartes Campanien inférieur, Maastrichtien et Danien, in Barrier *et al.* 2018).

#### Contribution des auteurs

FLB a coordonné : gestion des données et mise en contact des différents participants du projet. FLB, HM et CG ont contribué à la conceptualisation, à l'acquisition des données, à l'investigation, à l'élaboration des figures et à la rédaction (ébauche initiale, modifications et réponses au reviewers et au rédacteur de la revue). HM et CG ont contribué à l'analyse des échantillons lithologiques. FLB, HM, PB, CG ont contribué à l'élaboration de figures, à la rédaction et à la lecture. « Julie Sierra » a contribué à l'élaboration des figures géologiques.

#### Remerciements

Pour leur assistance lors de nos visites, nos sincères remerciements vont : aux membres de l'OCP de Khouribga, Messieurs Baâdi Bouya, Mbarek Amaghaz et Omar Selloumi ; au Natural History Museum, à Sandra Chapman ; à l'IRSNB, à Annelise Folie et Thierry Smith ; au Museo Nacional de La Plata, à Marcelo De la Fuente et Zulma Gasparini ; pour ses informations sur *Argillochelys*, à Ren Hirayama (Teikyo Heisei University, Chiba). Au MNHN, CR2P, nous remercions vivement : pour les photographies Lilian Cazes et Ph. Loubry ; pour la préparation et les moulages des spécimens de comparaison : Yohan Desprès, Colas Bouillet et Renaud Vacant ; pour l'accès aux collections, Sandra Daillie et Nour-Eddine Jalil ; pour l'aide à la bibliographie, François Linder ; pour les scans, Florent Goussart et Nathalie Poulet-Crovisier. Pour les collections de comparaison MNHN.RA nous remercions Salvador

Bailon et Anne-Marie Ohler. Les deux spécimens fossiles nouveaux ont été numérisés à l'aide d'un scanner surfacique Artec MICRO et reconstruit avec le logiciel Artec Studio 17 Professional. Les maillages 3D ont été optimisés avec le logiciel Geomagic Wrap 2021 (MNHN), cofinancé par le CR2P et l'UMR 7209 AASPE. À UniLaSalle, nos remerciements les plus sincères vont à Julie Sierra pour son travail sur certaines figures. Les moulages d'*Euclastes* de Laversines et Therdonne ont été réalisés par François Chevrier. Nous remercions vivement les réviseurs (Jean-Pierre Gély [ENGIE R&I], et Gérardine Garcia [Paleoprim, Poitiers]) pour leurs nécessaires suggestions de corrections, ainsi que les rédacteurs en chef de *Geodiversitas* (Didier Merle et Sylvain Charbonnier, CR2P) pour l'apport considérable apporté à cet ouvrage par leurs abondantes et pertinentes corrections.

## RÉFÉRENCES

- ANTUNES M. T. & BROIN F. DE 1988. — Le Crétacé terminal de Beira Littoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques; étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra (Unl)* 9: 153-200.
- AUBRY M.-P., THIRY M., DUPUIS C. & BERGGREN W. A. 2005. — The sparnacian deposits of the Paris Basin: a lithostratigraphic classification. *Stratigraphy* 2 (1): 65-100.
- BAIRD D. 1986a. — A skull fragment of the Cretaceous cheloniid turtle *Osteopygis* from the Atlantic Highlands, New Jersey. *The Mosasaur* 3: 47-52.
- BAIRD D. 1986b. — Upper Cretaceous reptiles from the Severn Formation of Maryland. *The Mosasaur* 3: 63-85.
- BARDET N., PEREDA-SUBERBIOLA X. & BADILLET G. 1996. — A primitive chelonoid turtle from the late Cretaceous of Touraine, France. *Bulletin de la Société géologique de France* 167 (2): 257-262.
- BARDET N., CAPPETTA H., PEREDA-SUBERBIOLA X., MOUTY M., AL MALEH A. K., AHMAD A. M., KHRATA O. & GANNOUM N. 2000. — The marine vertebrate faunas from the Late Cretaceous of Syria. *Geological Magazine* 137 (3): 269-290. <https://doi.org/10.1017/S0016756800003988>
- BARDET N. E., GHEERBRANT E., NOUBHANI A., CAPPETTA H., JOUVE S., BOURDON E., PEREDA SUBERBIOLA X., JALIL N.-E., VINCENT P., HOUSSAYE A., SOLÉ F., EL HOUSSAINI DARIF KH., ADNET S., RAGE J.-C., LAPPARENT DE BROIN F. DE, SUDRE J., BOUYA B., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. 2017. — Les vertébrés des phosphates crétaqués-paléogènes (70,6-46,6 Ma) du Maroc, in ZOUHRI S. (éd.), La paléontologie des vertébrés du Maroc. *Mémoires de la Société géologique de France* 180: 355-454.
- BARRIER E., VRIELYNCK B., BROUILLET J.-F. & BRUNET M.-F. 2018. — Paleotectonic reconstruction of the central Tethyan realm. Tectono-Sedimentary-Palinspastic maps from Late Permian to Pliocene. Darius Program: 20 planches.
- BAUR G. 1891. — Notes on some little known American fossil tortoises. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 43: 411-430. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/26358077>
- BAUR G. 1895. — Ueber die Morphologie des Unterkiefers der Reptilien. *Anatomische Anzeiger* 11: 410-415.
- BAUT J.-P. & GENAULT B. 1994. — Contribution à l'étude des élasmodranques du Thanétien (Paléocène) du bassin de Paris. *Belgian Geological Survey, Professional Paper, Élasmodranques et Stratigraphie* 278: 185-259.
- BAUT J.-P., MERLE D., LAPPARENT DE BROIN F. DE, BRISSWALTER G. & PROFICHET P. 2021. — Stratigraphie, vertébrés marins et peuplements associés de gisements disparus du Stampien (Rupélien) du nord du Hurepoix (Essonne, France). *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 58 (2): 2-77.
- BERGOUNIOUX F. M. 1952. — Les Chéloniens fossiles de Gafsa, in ARAMBOURG C. & SIGNEUX J. (éds), Les Vertébrés fossiles des gisements de Phosphates (Maroc-Algérie-Tunisie). *Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc* 92: 377-396.
- BERGOUNIOUX F. M. 1954. — Les Chéloniens fossiles des terrains tertiaires de la Vénétie. *Memorie degli Istituti di Geologia e Mineralogia dell'Università di Padova* 18: 1-115.
- BERGOUNIOUX, F. M. 1956. — Les Reptiles fossiles des dépôts phosphatés sud tunisiens. *Annales des Mines et de Géologie* 15: 1-105.
- BLAINVILLE H. M. DUCROTAY DE 1839-1864. — *Ostéographie ou Description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles pour servir de base à la zoologie et à la géologie*. Quaternatès-Maldentés, J. B. Baillière et fils, Paris, Atlas 4: 93 planches.
- BLAKEY R. 2022. — *Colorado Plateau Geosystems, new Website, Deep Time Maps*. <https://deeptimemaps.com/>
- BLONDEAU A. 1970. — *Carte géologique au 1/50.000, feuille de Compiègne*. Bureau de Recherches géologiques et minières éditions, Orléans 104: 1-16, 1 pl.
- BLONDEAU A. & CAVELIER C. 1970. — *Carte géologique au 1/50.000, feuille de Clermont*. Bureau de Recherches géologiques et minières éditions, Orléans 103: 1-20, 1 pl.
- BLONDEAU A., POMEROL B. & POMEROL C. 1974. — *Carte géologique au 1/50.000, feuille de Beauvais*. Bureau de Recherches géologiques et minières éditions, Orléans 102: 1-30, 1 pl.
- BOUNIOU P. 1981. — Contribution des Cérithidiens *sensu lato* (Prosobranchia) à la stratigraphie du Paléocène d'Europe occidentale et essai de phylogénèse. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 18 (2): 21-33.
- BOUR R. & DUBOIS A. 1986. — Nomenclature ordinale et familiale des Tortues (Reptilia). Note complémentaire. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 55 (3): 87-90.
- BRIAIS J. 2015. — *Le Cénozoïque du bassin de Paris: un enregistrement sédimentaire haute résolution des déformations lithosphériques en régime de faible subsidence*. Thèse de l'Université Rennes 1, Mention: Sciences de la Terre: 1-450.
- BRIGNON A. 2017. — La collecte des vertébrés fossiles au Mont-Aimé (Marne) par le baron de Ponsort (1792-1854). *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 54 (3): 20-44.
- BRINKMAN D., AQUILLON-MARTINEZ M. C., DE LEON DA VILA C. A., JAMNICZY H., EBERTH D. A. & COLBERT M. 2009. — *Euclastes coahuilaensis* sp. nov., a basal cheloniid turtle from the late Campanian Cerro del Pueblo Formation of Coahuila state, Mexico. *Paleobios* 28: 76-88.
- BROCHU C. A. 2004. — A new Late Cretaceous gavialoid crocodylian from eastern North America and the phylogenetic relationships of thoracosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (3): 610-633. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2004\)024\[0610:Anl cgc\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2004)024[0610:Anl cgc]2.0.Co;2)
- BROIN F. DE 1977. — Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, série C, Sciences de la Terre* 38 (1-9): 1-366. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/58317560>
- BROIN F. DE 1983. — 6. Chéloniens, in BLANC-VERNET L., BROIN F. DE, BUFFETAUT E., CAMPS-FABRER H., CARBONEL P., CELLES J.-C., COMMELIN D., COUDE G., DUTOUR O., FABRE J., FAURE M., GAST M., GAYET M., GUERIN C., HILLAIRE-MARCEL C., KELNER-PILLAULT S., MANIERE R., PETIT-MAIRE N., RAIMBAULT M., RISER J., ROGNON P., ROSSO J.-C., SCHULZ E., SERVANT-VILDARY S. & SOULIE-MARSCHE I. (éds), *Sahara ou Sabel? Quaternaire récent du Bassin de Taoudenni (Mali)*. N. Petit-Maire & J. Riser éd., Marseille: 211-233.
- BROIN F. DE 1988. — Étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae), in ANTUNES M. T. & BROIN F. DE (éds), Le Crétacé terminal de Beira Littoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques; étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra (Unl)* 9: 153-200.

- BROIN F. DE & FUENTE M. S. DE LA 1993. — Les tortues fossiles d'Argentine. *Annales de Paléontologie* 79 (3): 169-231.
- BRUGUIERE J. G. 1789-1792. — *Encyclopédie méthodique ou par ordre de matières. Histoire naturelle des vers* 1: i-xviii, 1-344 [Livraison 32, Juin 1789], 345-757 [Livraison 48, 13 Février 1792] Pancoucke, Paris. <https://biodiversitylibrary.org/page/8892006>
- CAPPELLINI G. 1884. — Il chelonio veronese (*Protosphargis veronensis* Cap.) scoperto nei 1852 nel cretaceo superiore presso Santa Anna di Alfaedo in Valpolicella. *Memorie della Reale Accademia dei Lincei, Classe di scienze morali, storiche e filologiche* 18: 291-320.
- CARPENTER K. 1983. — *Thoracosaurus neocariensis* (De Kay, 1842) (Crocodylia: Crocodylidae) from the Late Cretaceous Ripley Formation of Mississippi. *Mississippi Geology* 4 (1): 1-12.
- CARR A. 1952. — *Handbook of Turtles. The Turtles of the United States, Canada, and Baja California*. Cornell University Press, Ithaca, New York, 542 p.
- CASIER E. 1968. — Le squelette céphalique de *Eochelone brabantica* L. Dollo, du Bruxellien (Lutétien inférieur) de Belgique et sa comparaison avec celui de *Chelonia mydas* Linné. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 44 (9): 1-22.
- CASTILLO-VISA O., LUJÁN À. H., GALOBART À. & SELLES A. 2022. — A gigantic bizarre marine turtle (Testudines: Chelonioida) from the Middle Campanian (Late Cretaceous) of South-western Europe. *Science Report* 12 (1): 18322. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-22619-w>
- CHESI F., DELFINO M., VAROLA A. & ROOK L. 2007. — Fossil sea turtles (Chelonii, Dermochelyidae and Chelonioidae) from the Miocene of Pietra Leccese (late Burdigalian-early Messinian), Southern Italy. *Geodiversitas* 29 (2): 321-333. <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/periodiques/geodiversitas/29/2/tortues-marines-fossiles-chelonii-dermochelyidae-et-chelonioidae-du-miocene-de-pietra-leccese-burdigalien-superieur-messinien-inferieur-en-italie-du-sud>
- CIGALA FULGOSI F., KOTSAKIS T., MASSARI F., MEDIZZA F. & SORBINI L. 1980. — *Il giacimento di S. Anna d'Alfaedo, in "I vertebrati fossili italiani"*, Catalogo della Mostra, Verona: 123-127.
- COPE E. D. 1864. — On the Limits and Relations of the Raniformes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 16: 181-183. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/1942777>
- COPE E. D. 1867. — On *Euclastes*, a genus of extinct Cheloniidae. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 19: 39-42. <https://www.jstor.org/stable/4059600>
- COPE E. D. 1868a. — On some Cretaceous Reptilia. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20: 233-242. <https://www.jstor.org/stable/4059901>
- COPE E. D. 1868b. — On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20: 242-300. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/9768391>
- COPE E. D. 1869a. — Synopsis of the extinct Reptilia found in the Mesozoic and Tertiary strata of New Jersey, in COOK G. H. (éd.), *Geology of New Jersey*. New Jersey Geological Survey, Trenton: 733-738.
- COPE E. D. 1869b. — The fossil reptiles of New Jersey. *American Naturalist* 3: 84-91. <https://doi.org/10.1086/270371>
- COPE E. D. 1870. — Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. Part I. *Transactions of the American Philosophical Society* 14: 1-252. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.60482>
- COPE E. D. 1871. — Supplement to the "Synopsis of the extinct Batrachia and Reptilia of North America". *Proceedings of the American Philosophical Society* 12: 41-52. <https://www.jstor.org/stable/981666>
- COPE E. D. 1896. — Sixth contributions to the knowledge of the marine Miocene fauna of North America. *Proceedings of the American Philosophical Society* 35 (151): 139-146. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/26887099>
- COTTEAU G. 1862-1867. — *Paléontologie française. Terrain Crétacé. Tome 7: Échinides réguliers*. Masson, Paris, 892 p.
- D'ORBIGNY A. 1850. — Note sur les fossiles de l'étage Danien. *Bulletin de la Société géologique de France* 2 (7): 126-135.
- DAMOTTE R. 1964. — Contribution à l'étude du "calcaire montien" du bassin de Paris: la faune d'ostracodes. *Bulletin de la Société géologique de France* 7 (6): 349-356.
- DANILOV I. G. & MORAVEC J. 2005. — Schildkröten (Testudines) II (Cheloniidae, Dermochelyidae, Fossile Schildkröten Europas), in BÖME W., UWE F., GROSSENBACHER K., THIESMEIER B. & BISCHOFF W. (éds), *Handbuch der Reptilian und Amphibien Europas*. Vol. 3 (3B). Europarat in Straßburg, Societas Europea Herpetologica (SEH), AULA-Verlag.: 327-448.
- DE CONINCK J., DECKER DE M., HEINZELIN DE J. & WILLEMS W. 1981. — L'âge des faunes d'Erquelines. *Bulletin de la Société belge de Géologie* 90 (2): 121-154.
- DE KAY J. E. 1842. — *Zoology of New York*. White & Visscher, New York, Boston, Albany, 415 p.
- DE LA FUENTE M. S. & CASADÍO 2000. — Un nuevo osteopigino (Chelonii: Cryptodira) de la Formación Roca (Paleoceno inferior) de Cerros Bayos, provincia de La Pampa. *Ameghiniana* 17 (2): 235-246.
- DE LA FUENTE M. S., FERNÁNDEZ M. S., PARRAS A. & HERRERA Y. 2009. — *Euclastes* (De La Fuente & Casadío) (Testudines: Pancheloniidae) from Danian levels of the Jagüel Formation at Cerro Azul, Northern Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 253: 327-339. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2009/0253-0327>
- DELFINO M., MARTIN J. E., LAPPARENT DE BROIN F. DE & SMITH T. 2017. — Evidence for a pre-Petm dispersal of the earliest European crocodyloids. *Historical Biology* 31 (7): 845-852. <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1396323>
- DELFINO M., PIRAS P. & SMITH T. 2005. — Anatomy and phylogeny of the gavialoid crocodylian *Eosuchus lerichei* from the Paleocene of Europe. *Acta Geologica Polonica* 50 (3): 565-580.
- DELFINO M. & SMITH T. 2009. — A reassessment of the morphology and taxonomic status of '*Crocodylus depressifrons* Blainville, 1855 (Crocodylia, Crocodyloidea) based on the Early Eocene remains from Belgium. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 140-167. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00478.x>
- DESHAYES G. P. 1856. — *Description des animaux sans vertèbres découverts dans le bassin de Paris, pour servir de supplément à la description des coquilles fossiles des environs de Paris, comprenant une revue générale de toutes les espèces actuellement connues*. Vol. 1. Baillière, Paris, 80 p.
- DESHAYES G. P. 1861. — *Description des animaux sans vertèbres découverts dans le bassin de Paris, pour servir de supplément à la description des coquilles fossiles des environs de Paris, comprenant une revue générale de toutes les espèces actuellement connues*. Vol. 2. Baillière, Paris, 432 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.51674>
- DESOR E. 1847. — Sur le terrain Danien, nouvel étage de la craie. *Bulletin de la Société géologique de France* 2 (4): 179-182.
- DE STEFANO G. 1902. — *Sui Cheloniani Fossili conservati alla Scuola superiore delle Miniere di Parigi*. Nota prima. *L'Euclastes* douvillei De Stefano dell'Eocene inferiore dell'Africa settentrionale. Francesco Morello, Regio Calabria: 13 p.
- DOLLO L. 1886. — Première note sur les Chéloniens du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique. *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* 4: 75-100.
- DOLLO L. 1887. — On some Belgian fossil reptiles. *Geological Magazine* 4: 392-396. <https://doi.org/10.1017/S0016756800194087>
- DOLLO L. 1903. — *Eochelone brabantica*, tortue marine nouvelle du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique et l'évolution des chéloniens marins. *Bulletin de l'Académie des Sciences de Belgique* 8: 792-801.
- DOLLO L. 1907. — Nouvelle note sur les reptiles de l'Éocène inférieur de la Belgique et des régions voisines (*Eosuchus lerichei* et *Eosphargis gigas*). *Bulletin de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrogéologie* 21: 81-86.
- DUTHEIL D., MOREAU F. & DELHAYE-PRAT V. 2002. — Cycle sédimentaire et vertébrés d'une formation peu connue du Bassin de Paris, l'unité des Sables de Bourguillemont (Oise,

- France) (Paléocène supérieur). *Geodiversitas* 24 (4): 753-764. <https://sciencepress.mnhn.fr/en/periodiques/geodiversitas/24/4/cycle-sedimentaire-et-vertebres-d-une-formation-peu-connnue-du-bassin-de-paris-l-unite-des-sables-de-bourguillemont-oise-france-paleocene-superieur>
- DUTHEIL D., MOREAU F. & DE PLÖEG G. 2006. — Les ichthyofaunes du gisement à ambre de Le Quesnoy (Paléocène et Éocène du bassin de Paris, France). *Cossmanniana* 11 (1-4): 1-1.
- EISELT J. 1976. — Ergebnisse zoologischer Sammelreisen in der Türkei Bemerkenswerte Funde von Reptilien, II. *Annalen des Naturhistorische Museums in Wien* 80: 803-814.
- EVERS S. W. & BENSON B. J. 2018. — A new phylogenetic hypothesis of turtles with implications for the timing and number of evolutionary transitions to marine lifestyles in the group. *Palaeontology* 62 (1): 93-134. <https://doi.org/10.1111/pala.12384>
- FASTOVSKY D. E. 1985. — A skull of the Cretaceous chelonioid turtle *Osteopygis* and the classification of the Osteopyginae. *New Jersey State Museum Investigation* 3: 1-27.
- FAUJAS DE SAINT-FOND B. 1799. — *Histoire naturelle de la Montagne de Saint-Pierre de Maestricht*. Vol. 4. Jansen, Paris, 26 p.
- FOSTER D. E. 1980. — *Osteopygis* sp., a marine turtle from the Late Cretaceous Moreno Formation of California. *PaleoBios* 34: 1-15.
- GAFFNEY E. S. 1975. — *Solnhofia parsonsi*, a new cryptodiran turtle from the Late Jurassic of Europe. *American Museum Novitates* 2576: 1-25. <http://hdl.handle.net/2246/2763>
- GAFFNEY E. S. 1979. — Comparative Cranial Morphology of Recent and Fossil Turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 164 (2): 365-376. <http://hdl.handle.net/2246/565>
- GAFFNEY E. S., ALMEIDA CAMPOS D. DE & HIRAYAMA R. 2001. — *Cearachelys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Early Cretaceous of Brazil. *American Museum Novitates* 3319: 1-20. [https://doi.org/10.1206/0003-0082\(2001\)319<0001:CANSNT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0082(2001)319<0001:CANSNT>2.0.CO;2)
- GAFFNEY E. S. & MEYLAN P. A. 1988. — A phylogeny of turtles, in BENTON M. J. (éd.), *The phylogeny and Classification of the Tetrapods*. Vol. 1. *Amphibians, Reptiles, Birds*. Systematics Association, Clarendon Press, Oxford, Special Volume N 35A, 5: 157-219.
- GAFFNEY E. S., MEYLAN P. A., WOOD R. G., SIMONS E. & ALMEIDA CAMPOS D. DE 2011. — Evolution of the side-necked turtles: the family Podocnemididae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 350: 1-237. <http://hdl.handle.net/2246/6110>
- GAFFNEY E. S., TONG H. & MEYLAN P. A. 2006. — Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300: 1-698. [https://doi.org/10.1206/0003-0090\(2006\)300\[1:EOTSTT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1206/0003-0090(2006)300[1:EOTSTT]2.0.CO;2)
- GAGNAISON C., VAUTIER Y. & PROUDHON B. 2014. — Le Danien du synclinal du Thérain dans l'Oise (France): Laversines et Rochy-Condé. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 51 (4): 49-56.
- GASPARINI Z. & BIRO-BAOCZY L. 1986. — *Osteopygis* sp. (Reptilia, Testudines, Toxochelyidae) turtle fossils in the Quiriquina Formation, Upper Cretaceous, Chile. *Revista Geologica de Chile* 27: 85-90.
- GÉLY J.-P. 2016. — Le Paléogène du bassin de Paris: corrélations et reconstitutions paléogéographiques. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris* 53 (4): 2-13.
- GENTRY A. D., PARHAM J. F., EHRET D. J. & EBERSOLE J. A. 2018. — A new species of *Peritresius* Leidy, 1856 (Testudines: Pan-Cheloniidae) from the Late Cretaceous (Campanian) of Alabama, USA, and the occurrence of the genus within the Mississippi Embayment of North America. *PloS One* 13 (4): e0195651. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195651>
- GMIRA S. 1995. — *Étude des Chéloniens fossiles du Maroc. Anatomie. Systématique. Phylogénie*. CNRS éditions, 140 p. (Cahiers de Paléontologie).
- GODINOT M., LABARRERE H.-P., ERFURT J., LORENZ F., LANGE-BADRE B., LAPPARENT DE BROIN F. DE & VIDALENC D. 2018. — Un nouveau gisement à vertébrés éocènes, Rouzilhac (MP 10-11), dans la série molassique d'Issel (Aude, France). *Revue de Paléobiologie* 37 (1): 143-335.
- GORET B., TÉODORI D. & LEBRUN P. 2013. — Le Crétacé-Paléogène des Petites Pyrénées. Des fossiles en Haute-Garonne et Ariège. *Fossiles – Revue française de Paléontologie* 16: 44-58.
- GRAVES L. 1847. — *Essai sur la topographie géognostique du département de l'Oise*. A. Desjardins, Beauvais, 804 p.
- GRAY J. E. 1831. — *Synopsis Reptilium; or Short Descriptions of the Species of Reptiles*. Part I. *Cataphracta*. Treuttel, Wurtz and Co (ed.), Londres: I-VIII, 1-85.
- GROESSENS-VAN DYCK M. C. 1982. — Note sur les chéloniens et les crocodiles du gisement paléocène de Vinalmont (province de Liège, Belgique). *Bulletin de la Société belge de Géologie* 91 (3): 163-185.
- GROESSENS-VAN DYCK M. C. 1983. — Étude des chéloniens du Montien continental de Hainin (Hainaut, Belgique). *Bulletin de la Société belge de Géologie* 92 (2): 67-76.
- GUILLEVIN Y. 1976. — *Le Montien du bassin de Paris*. Thèse 3<sup>ème</sup> cycle, Université Paris VI, 229 p.
- GUILLEVIN Y. 1977. — Contribution à l'étude des foraminifères du Montien du bassin de Paris *Cahiers de Micropaléontologie* 4: 1-79.
- HANSTEIN R. VON 1879. — *Die Brachiopoden der oberen Kreide von Cifyl. Inaugural – Dissertation zur Erlangung der Doctorwürde*. Philosophische Fakultät der Rheinischen Friedrich, Wilhelms Universität. Carl Georgi, Bonn, 12 p.
- HASEGAWA Y., HIRAYAMA R., KIMURA T., TAKAKUWA Y., NAKAJIMA H. & GUNMA FOSSIL CLUB 2005. — Skeletal restoration of fossil sea turtle, *Syllomus*, from the Middle Miocene Tomioka Group, Gunma Prefecture, Central Japan, B. *Gunma Museum Natural History* 9: 29-64.
- HAY O. P. 1908. — *The Fossil Turtles of North America*. Publications of the Carnegie Institution, Washington D.C., Vol. 75, 568 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12500>
- HIRAYAMA R. 1985. — Cladistic analysis of Batagurine turtles (Batagurinae: Emydidae: Testudinoidea). A preliminary result. *Studia Geologica Salmanticensia*, Volume spécial 1. *Studia Paleocheloniologica* 1: 141-157.
- HIRAYAMA R. 1994-1995. — Phylogenetic systematics of chelonioid sea turtles. *The Island Arc* 3: 270-284.
- HIRAYAMA R. 2006. — Revision of the Cretaceous and Paleogene Sea turtles *Catapleura* and *Dollochelys* (Testudines: Cheloniidae) *PaleoBios* 26 (2): 1-6.
- HIRAYAMA R. & TONG H. 2003. — *Osteopygis* (Testudines, Cheloniidae) from the Lower Tertiary of the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco. *Palaeontology* 46: 85-98. <https://doi.org/10.1111/1475-4983.00322>
- HUTCHISON J. H. & WEEMS R. E. 1998. — Paleocene turtle remains from South Carolina. *Transactions of the American Philosophical Society*, nouvelle série, 88 (4): 165-195. <https://doi.org/10.2307/1006673>
- JALIL N.-E., LAPPARENT DE BROIN F. DE, BARDET N., VACANT R., BOUYA B., AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. 2009. — *Euclastes acutirostris*, a new species of littoral turtle (Cryptodira, Cheloniidae) from the Palaeocene phosphates of Morocco (Oulad Abdoun Basin, Danian-Thanelian). *Comptes Rendus Palevol* 8: 447-459. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2009.03.002>
- JANET G. & BERGERON J. 1833. — Excursions géologiques aux environs de Beauvais. *Mémoires de la Société académique d'Archéologie, Sciences et Arts du Département de l'Oise* 12: 248-272.
- JOUVE S. 2015. — A new basal tomistomine (Crocodylia, Crocodyloidea) from Issel (Middle Eocene; France): palaeobiogeography of basal tomistomines and palaeogeographic consequences. *Zoological Journal of the Linnean Society*. <https://doi.org/10.1111/zoj.12357>
- JOYCE W. G. 2000. — The first complete skeleton of *Solnhofia parsonsi* (Cryptodira, Eurysternidae) from the Upper Jurassic of Germany and its taxonomic implications. *Journal of Paleontology* 74 (4): 684-700. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2000\)074<0684:TFC SOS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2000)074<0684:TFC SOS>2.0.CO;2)

- JOYCE W. G., PARHAM J. F. & GAUTHIER J. A. 2004. — Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78: 989-1013. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2004\)078<0989:DAPFTC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2004)078<0989:DAPFTC>2.0.CO;2)
- KARL H.-V. & LINDOW B. E. K. 2012. — Revision of the paleocene turtles (Reptilia: Testudines) of Denmark. *Studia Palaeocheloniologica* 4 (*Studia Geologica Salmanticensis*) 9: 175-192. <https://revistas.usal.es/historico/index.php/Palaeocheloniologica/article/view/9225>
- KARL H.-V. & MADSEN H. 2012. — *Tasbacka danica* n. sp., a new eocene marine turtle of Denmark (Testudines: Chelonioida). *Studia Palaeocheloniologica* 4, *Studia Geologica Salmanticensis* Vol. espec. 9: 193-204.
- KARL H.-V., TICHY G. & H. RUSCHARK H. 1998. — *Osteopygoides priscus* n. gen. n. sp. und die Taxonomie und Evolution der Osteopygidae (Testudines: Chelonioida). *Mitteilungen der Geologischen und Paläontologischen Landesmuseum Joanneum* 56: 329-350.
- KOENIG K. D. E. 1820-1825. — *Icones fossilium sectiles*. G. B. Sowerby, London. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.157008>
- KOKEN E. 1888. — *Thoracosaurus macrorhynchus* Bl. aus der Tuffkreide von Maastricht. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 40: 754-773.
- LAMARCK J. B. DE 1801. — *Système des animaux sans vertèbres, ou tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux; Présentant leurs caractères essentiels et leur distribution, d'après la considération de leurs rapports naturels et de leur organisation, et suivant l'arrangement établi dans les galeries du Muséum d'Histoire Naturelle, parmi leurs dépouilles conservées; Précédé du discours d'ouverture du Cours de Zoologie, donné dans le Muséum national d'Histoire naturelle l'an 8 de la République*. Auteur & Deterville, Paris: viii + 432 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.14255>
- LAMARCK J. B. DE 1806. — Sur les fossiles des environs de Paris. *Annales du Muséum d'Histoire naturelle de Paris* 8 (1): 156-166. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/14758222>
- LAMARCK J. B. DE 1816. — *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres – présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leurs genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent – précédée d'une introduction offrant la détermination des caractères essentiels de l'animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturels, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie*. Tome 3, Verdière, Paris. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.63986>
- LAMBERT J. 1903. — Description des Échinides crétacés de la Belgique. I. Étude monographique sur le genre *Echinoconys*. *Mémoires du Musée royal des Sciences naturelles de Belgique* 2: 1-151.
- LAPPARENT A.-F. DE 1939. — À propos de l'âge crétaqué du calcaire pisolithique de Vigny (Seine & Oise). *Bulletin de la Société géologique de France* 5: 249-250.
- LAPPARENT DE BROIN F. DE 2000. — African chelonians from the Jurassic to the Present. A preliminary catalog of the African fossil chelonians. *Palaeontologia Africana* 36: 43-82.
- LAPPARENT DE BROIN F. DE 2001. — The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia* 4 (3): 155-216.
- LAPPARENT DE BROIN F. DE 2003. — *Neochelys* sp. (Chelonii, Erymnochelyinae), from Silveirinha, early Eocene, Portugal. *Ciencias da Terra* (UNL) 15: 117-132.
- LAPPARENT DE BROIN F. DE & GUNTUPALLI V. R. PRASAD 2020. — Chelonian Pelomedusoides remains from the Late Cretaceous of Upparhatti (Southwestern India): Systematics and Palaeobiogeographical implications, in GUNTUPALLI V. R. PRASAD (éd.), *Biological Consequences of Plate Tectonics. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer Science & Business Media Publishers: 123-180. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-49753-8\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-030-49753-8_7)
- LAPPARENT DE BROIN F. DE & WERNER C. 1998. — New late Cretaceous turtles from the Western Desert, Egypt. *Annales de Paléontologie* 84 (2): 131-214. [https://doi.org/10.1016/S0753-3969\(98\)80005-0](https://doi.org/10.1016/S0753-3969(98)80005-0)
- LAPPARENT DE BROIN F. DE, BARDET N. AMAGHZAZ M. & MESLOUH S. 2014a. — A strange new chelonoid turtle from the latest Cretaceous Phosphates of Morocco. *Comptes Rendus Palevol* 13: 87-95. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2013.07.008> + Electronic Supp.
- LAPPARENT DE BROIN F. DE, MURELAGA X., FARRÉS F. & ALTIMIRAS J. 2014b. — An exceptional chelonid turtle, *Osonachelus decorata* gen. et sp. nov., from the Bartonian of Catalonia (Spain). *Geobios* 47: 11-132. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2014.02.002> (online supplement).
- LAPPARENT DE BROIN F. DE, MURELAGA X., PEREZ-GARCÍA A., FARRÉS F. & ALTIMIRAS J. 2018. — The turtles from the upper Eocene, Osona County (Ebro Basin, Catalonia, Spain): new material and its faunistic and environmental context. *Fossil Record* 21: 237-284. <https://doi.org/10.5194/fr-21-237-2018> (online supplement).
- LAPPARENT DE BROIN F. DE, CHIRIO L. & BOUR R. 2020. — The oldest erymnochelyine turtle skull, *Ragechelus sabelica* n. gen., n. sp., from the Iullemeden basin, Upper Cretaceous of Africa, and the associated fauna in its geographical and geological context, in STEYER J.-S., AUGÉ M. L. & MÉTALS G. (éds), Memorial Jean-Claude Rage: A life of paleo-herpetologist. *Geodiversitas* 42 (25): 455-484. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2020v42a25>. <http://geodiversitas.com/42/25>
- LAPPARENT DE BROIN F. DE, BRETON G. & RIOULT M. 2021. — Les tortues du Mésozoïque du Havre (France), révisions, définition de *Globochelus lennieri* n. g. n. sp. et nouvelles données sur *Tropidomys langii*, Plesiochelyidae. *Annales de Paléontologie* 107 (1): 102447. <https://doi.org/10.1016/j.annpal.2020.102447>
- LAPPARENT DE BROIN F. DE, MURELAGA X. & VACANT R. (sous presse). — A chelonoid turtle with a long, upward curved, lower jaw beak, Phosphates of Morocco, Paleocene-Eocene transition. *Annales de Paléontologie*.
- LAURENT Y., BUFFETAUT E. & LE LOEUFF J. 2000. — Un crâne de thoracosaurin (Crocodylia, Crocodylidae) dans le Maastrichtien supérieur du sud de la France. *Oryctos* 3: 19-27.
- LEIDY J. 1852. — Description of *Delphinus conradi* and *Thoracosaurus grandis*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 1 (6): 35.
- LEROY A., MOREAU F., PLAZIAT J.-C., PACAUD J.-M., BIGNOT G. & DION M. 2014. — La série marine du Thanétien moyen (Formation des Sables de Châlons-sur-Vesle) à Cauroy-lès-Hermonville (Marne, France). Description et interprétation environnementale de sa sédimentation et de sa faune. *Cossmanniana* 16: 3-119.
- LYDEKKER R. A. 1889. — *Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History)*. Chelonia. Trustees of the British Museum of Natural History, London III, V-XVIII: 1-239.
- LYNCH S. C. & PARHAM, J. F. 2003. — The first record of hard-shelled sea turtles (Cheloniidae *sensu lato*) from the Miocene of California, including a new species (*Euclastes hutchisoni*) with unusually plesiomorphic characters. *PaleoBios* 23 (3): 21-35.
- MATEUS O., JACOBS, L., POLCYN M., SCHULP A. S., VINEYARD D., BUTA NETO A. & TELLES ANTUNES M. 2009. — The oldest African eucryptodiran turtle from the Cretaceous of Angola. *Acta Palaeontologica Polonica* 54 (4): 581-588. <https://doi.org/10.4202/app.2008.0063>
- MARTIN J. E., SMITH T., LAPPARENT DE BROIN F. DE, ESCUILLIÉ F. & DELFINO M. 2014. — Late Paleocene eusuchian remains from Mont de Berru, France and the origin of the alligatoroid *Diplocynodon*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 172: 867-891. <https://doi.org/10.1111/zoj.12195>
- MATHERON P. 1869. — Notice sur les reptiles fossiles des dépôts fluvio-lacustres crétaqués du bassin à lignite de Fuveau. *Mémoires de l'Académie impériale des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Marseille*: 1-39. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k937400q>
- MATHIS S. & MOREAU F. 1997. — Présence d'un aiguillon d'*Heterodontus* (Chondrichthyens) dans le Thanétien de Rollot (Oise). *Cossmanniana* 4 (1-2): 39-44.

- MÉGNIE F., BARTA L., LAURAIN M., LEPLAT J., POMEROL B. & WYNS R. 1980. — Synthèse géologique du bassin de Paris. Stratigraphie et Paléogéographie. 10. Paléocène. *Mémoires du Bureau de Recherches géologiques et minières* 101: 337-350.
- MEYER H. VON 1843. — Molasse des Waad-Landes: Knochen von Schildkröten. Mitteilungen an Prof. Bronn. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde* 1843 (II: Briefwechsel): 698-704.
- MEYER J.-C. 1987. — Le récif danien de Vigny, Géoguide de la Société amicale des géologues amateurs. *Société amicale des Géologues amateurs* 26: 1-72.
- MEYLAN P. A., MOODYR. T. J., WALKER C. A. & CHAPMAN S. D. 2000. — *Sandownia harrisi*, a highly derived trionychoid turtle (Testudines: Cryptodira) from the early Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (3): 522-532. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2000\)020\[0522:SHAHDT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2000)020[0522:SHAHDT]2.0.CO;2)
- MISSIAEN P., QUESNEL F., DUPUIS C., STORME J.-Y. & SMITH T. 2013. — The earliest Eocene mammal fauna of the Erquelines Sand Member near the French-Belgian border. *Geologica Belgica* 16 (4): 262-273. <https://popups.uliege.be/1374-8505/index.php?id=4288>
- MEYNARSKI M. 1976. — Testudines, in KUHN O. (éd.), *Handbuch der Paläoherpetologie*. Vol. 7 (7). G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York: 1-130.
- MONTENAT C. & MERLE D. (COORD.) 2018. — *Stratotype danien*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 480 p (Patrimoine géologique; 9). <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/collections/patrimoine-geologique/stratotype-danien>
- MOODY R. T. J. 1968. — A turtle, *Eochelys crassicostata* (Owen), from the London Clay of the Isle of Sheppey. *Proceedings of the Geological Association* 79 (2): 129-140. [https://doi.org/10.1016/S0016-7878\(68\)80031-8](https://doi.org/10.1016/S0016-7878(68)80031-8)
- MOODY R. T. J. 1974. — The taxonomy and morphology of *Puppigerus camperi* (Gray), an Eocene sea-turtle from northern Europe. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 25 (2): 155-186. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/2239206>
- MOODY R. T. J. 1980. — Notes on some European Palaeogene Turtles. *Tertiary Research* 2 (4): 161-168.
- MOODY R. T. J. 1997. — The paleogeography of marine and coastal turtles of the North Atlantic and Trans-Saharan regions, in CALLAWAY J. M. & NICHOLLS E. L. (eds), *Ancient Marine Reptiles*. Vol. 10. Academic Press, San Diego: 259-277.
- MOODY R. T. J. & BUFFETAUT E. 1981. — Notes on the systematics and palaeoecology of the crocodiles and turtles of the Metlaoui Phosphates (Eocene) of Southern Tunisia. *Tertiary Research* 3 (3): 125-140.
- MULDER E. W. A. 2003. — On the latest Cretaceous tetrapods from the Maastrichtian type area. *Natuurhistorisch Genootschap in Limburg, Maastricht* 44 (1): 1-188.
- MUNIER-CHALMAS F. 1887. — Notes préliminaires sur les assises montiennes du bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France* 3: 85-87.
- NESSOV L. A. 1986. — Some late Mesozoic and Paleocene turtles of Soviet Middle Asia. *Studia Geologica Salmanticensis, Studia Palaeocheloniologica* 2 (1): 7-22.
- NESSOV L. A. 1987. — The Paleogene sea turtles of Southern Kazakhstan and the phylogenetic relationships between the Toxochelyidae and the Cheloniidae. *Palaeontology Journal* 4: 76-86.
- NOPCSA F. 1931. — Sur des nouveaux restes de Tortues du Danien du Midi de la France. *Bulletin de la Société géologique de France* 5<sup>ème</sup> série, 3-4: 223-235.
- OWEN R. 1841. — Description of the remains of six species of marine turtles (Chelones) from the London Clay of Sheppy and Harwich. *Proceedings of the Geological Society of London* 3e part 2 (83): 565-578.
- OWEN R. 1842. — Report on British fossil reptiles. Part II. *British Association for the Advancement of Science*: 60-204.
- OWEN R. 1849-1884. — *A History of British Fossil Reptiles*. Vol. 2. Casell and Company Limited, London, 380 p.
- OWEN R. & BELL T. 1849. — *Monograph on the Fossil Reptilia of the London Clay*. Part I. *Chelonia*. Supplement to the *Eocene Chelonia*. Palaeontographical Society of London, Londres: 77-79.
- PACAUD J.-M. 2007. — Nouveautés nomenclaturales et taxinomiques introduites par Alcide d'Orbigny dans le Prodrome (1850, 1852) pour les espèces du Paléocène et de l'Éocène. *Geodiversitas* 29 (1): 17-85. <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/periodiques/geodiversitas/29/1/nouveautes-nomenclaturales-et-taxinomiques-introduites-par-alcide-d-orbigny-dans-le-prodrome-1850-1852-pour-les-especes-du-paleocene-et-de-l-eocene>
- PARHAM J. F. 2005. — A reassessment of the referral of sea turtle skulls to the genus *Osteopygis* (Late Cretaceous, New Jersey, USA). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 71-77. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2005\)025\[0071:Arotro\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2005)025[0071:Arotro]2.0.CO;2)
- PARHAM J. F. & FASTOVSKY D. E. 1997. — The phylogeny of cheloniid sea turtles revisited. *Chelonian Conservation and Biology* 2 (4): 548-554.
- PARHAM J. F., OTERO R. A. & SUÁREZ M. E. 2014. — A sea turtle skull from the Cretaceous of Chile with comments on the taxonomy and biogeography of *Euclastes* (formerly *Osteopygis*). *Cretaceous Research* 49: 181-189. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.03.004>
- PARHAM J. F. & PYENSON N. D. 2010. — New Sea Turtle from the Miocene of Peru and the Iterative Evolution of Feeding Ecomorphologies since the Cretaceous. *Journal of Paleontology* 84 (2): 231-247. <https://doi.org/10.1666/09-077R.1>
- PÉREZ-GARCÍA A. 2016. — A new turtle confirms the presence of Bothremydidae (Pleurodira) in the Cenozoic of Europe and expands the biostratigraphic range of Foxemydina. *The Science of Nature* 103: 50. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1375-y>
- PÉREZ-GARCÍA A. 2018a. — New insights on the only bothremydid turtle (Pleurodira) identified in the British record: *Palemys bowerbankii* new combination. *Palaeontologia Electronica* 21.2.28A 1-12. <https://doi.org/10.26879/849>
- PÉREZ-GARCÍA A. 2018b. — New information on the Cenomanian bothremydid turtle *Algorachelus* based on new, well-preserved material from Spain. *Fossil Record* 21: 119-135 <https://doi.org/10.5194/fr-21-119-2018>
- PÉREZ-GARCÍA A. 2020. — A European Cenozoic 'Macrobaenid': new data about the Paleocene arrival of several turtle lineages to Europe. *Journal of Vertebrate Paleontology* 40 (4): e1795874. <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1795874>
- PÉREZ-GARCÍA A. & CHAPMAN S. D. 2017. — Identification of Podocnemididae (Pleurodira) in the British record by the first specimen of the coastal *Eocenochelus* recognized outside Continental Europe. *Proceedings of the Geologists' Association* 128 (5-6): 757-763. <https://doi.org/10.1016/j.pgeola.2017.06.001>
- PÉREZ-GARCÍA A. & LAPPARENT DE BROIN F. DE 2013. — A new species of *Neochelys* (Chelonii, Podocnemididae) from the Ypresian (early Eocene) of the south of France. *Comptes Rendus Palevol* 12: 269-277. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2013.05.011>
- PÉREZ-GARCÍA A., DÍAZ-BERENGUER E., BADIOLA A. & CANUDO J. L. 2019. — An unexpected finding: identification of the first complete shell of the Franco-Belgian middle Eocene littoral pleurodiran turtle *Eocenochelus eremberti* in Spain. *Historical Biology* 33 (4): 527-533. <https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1644330>
- PÉREZ-GARCÍA A., GUERRERO A., MARTÍN DE JESÚS S. & ORTEGA F. 2023. — Shell characterization of the youngest valid species of the European Eocene genus *Neochelys* (Pleurodira, Podocnemididae): The Spanish Bartonian, *Neochelys salmanticensis*. *The Anatomical Record*, special issue: 1-20. <https://doi.org/10.1002/ar.25225>
- PÉREZ-GARCÍA A. & LAPPARENT DE BROIN F. DE 2015. — New insights into the anatomy and systematic of '*Papoulemys laurenti*', a representative of *Neochelys* (Chelonii, Podocnemididae) from the early Eocene of the south of France. *Paleontologische Zeitschrift* 89: 901-923. <https://doi.org/10.1007/s12542-015-0259-3>

- PÉREZ-GARCÍA A., LAPPARENT DE BROIN F. DE, MURELAGA X. 2017. — The *Erymnochelys* group of turtles (Pleurodira, Podocnemididae) in the Eocene of Europe: new taxa and paleobiogeographical implications. *Palaeontologia Electronica* 20 (1) 14A: 1-28.
- PÉREZ-GARCÍA A. & SMITH T. 2017. — Identification of the African-European *Erymnochelys* group (Pleurodira, Podocnemididae) in the Belgian fossil record: first finding of *Eocochelys eremberti* outside its type locality. *Fossil Record* 20: 245-251. <https://doi.org/10.5194/fr-20-245-2017>
- PITON L. E. 1940. — Paléontologie du gisement éocène de Menat (Puy-de-Dôme) (flore et faune). *Mémoires de la Société d'Histoire naturelle d'Auvergne* 1: 1-303.
- POMEL A. 1847. — Sur la flore et la faune fossiles du terrain pisolithique. *Archives des Sciences physiques et naturelles* 5: 301-307.
- POMEROL C. 1973. — *Stratigraphie et paléogéographie. Ère cénozoïque (Tertiaire et Quaternaire)*. Doin, Paris (réédition 1995), 57 p.
- POMEROL C. & FEUGUEUR L. (coord.) 1974. — *Guides géologiques régionaux: bassin de Paris (Île-de-France, Pays de Bray)*. Masson et Cie, Paris, 2<sup>ème</sup> édition, 216 p.
- POMEROL C. (coord.), ANDRIEU S., BLONDEAU A., BOURNÉRIAS M., DAMOTTE R., GRUAS-CAVAGNETTO C., LE CALVEZ Y., PERREAU M. & POMEROL B. 1976. — *Carte géologique au 1/50.000<sup>ème</sup>, feuille de Montdidier*. Bureau de Recherches géologiques et minières éditions, Orléans 81: 1-14, 1 pl.
- RIGHI D. & DELFINO M. 2003. — *Erymnochelys* sp.: una tartaruga “malgascia” nel Paleogene della Sardegna, in PAVIA M. & VIOLANTI D. (éds), Riassunti e Programma delle Giornate di Paleontologia 2003, Alessandria, 22-25 maggio 2003: 44.
- ROMAN F. 1897. — Recherches stratigraphiques et paléontologiques dans le Bas-Languedoc. *Annales de l'Université de Lyon* 34: 1-366. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/49075902>
- ROSENKRANTZ A. 1923. — En *Trionyx* fra Craniakalk-blokke i København. *Meddelelser fra Dansk Geologisk Forening* 6 (19): 3-14.
- RÜTIMEYER L. 1873. — Die fossilen Schildkröten von Solothurn und der übrigen Juraformation. *Nouveaux Mémoires de la Société helvétique de Sciences naturelles* 25: 1-185.
- SEELEY H. G. 1871. — XXIX – Note on some Chelonian Remains from the London Clay. *Annals and Magazine of Natural History* (4) 8: 227-233. <https://doi.org/10.1080/00222937108696479>
- SCHMIDT K.P. 1944. — Two new thalassemyid turtles from the Cretaceous of Arkansas. *Field Museum of Natural History, Geological Series* 8: 63-74. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3522>
- SMITH A. G., SMITH D. G. & FUNNELL B. M. 2004. — *Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines*. Cambridge University press, Cambridge, 112 p., 30 pls.
- SMITH T., QUESNEL F., DE PLÖEG G., DE FRANCESCHI D., MÉTAIS G., DE BAST E., SOLÉ F., BOURA A., CLAUDE J., DUPUIS C., GAGNAISON C., IAKOVLEVA A., MARTIN J., MAUBERT F., PRIEUR J., ROCHE E., STORME J.-Y., THOMAS R., TONG H., YANS J. & BUFFETEAU E. 2014. — First Clarkfortian equivalent Land Mammal Age in the latest Paleocene basal Sparnacian facies of Europe: fauna, flora, paleoenvironnement and (bio) stratigraphy. *Plos One* 9 (3): e93249. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086229>
- SUKHANOV V. B. 1964. — Podklass Testudinata [Subclass Testudinata], in ORLOV Y. A. (éd.), *Osnovy Paleontologii. Zemnovodnye, Presmykayushchiyesya i Ptitsy* [Fundamentals of Paleontology. Amphibians, Reptiles and Birds] [en russe]. Nauka, Moscow: 354-438.
- STAESCHE K. 1929. — Schildkrötenreste aus der oberen Kreide Patagoniens. *Palaeontographica* 72: 103-123.
- STEVENS C. 1913. — Étude du Landénien supérieur dans le Hainaut. *Annales de la Société géologique de Belgique* 41 (1): 1-30.
- THIRY M., AUBRY M.-P., DUPUIS C., SINHA A., STOTT L. D. & BERGGREN W. A. 2006. — The Sparnacian deposits of the Paris Basin:  $\delta^{13}\text{C}$  isotope stratigraphy. *Stratigraphy* 3 (2): 119-138.
- TONG H. & HIRAYAMA R. 2002. — A new species of *Tasbacka* (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Paleocene of the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 5: 277-294. <https://doi.org/10.1127/njgpm/2002/2002/277>
- TONG H. & HIRAYAMA R. 2008. — A new species of *Argillochelys* (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco. *Bulletin de la Société géologique de France* 179 (6): 623-630. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.179.6.623>
- TONG H. & MEYLAN P. 2013. — Morphology and relationships of *Brachyopsemys tingitana* gen. et sp. nov. from the Early Paleocene of Morocco and recognition of the New Eucryptodiran Turtle Family: Sandownidae, in BRINKMAN D. B. *et al.* (éds), *Morphology and Evolution of Turtles, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer Nature: 187-212 [https://doi.org/10.1007/978-94-007-4309-0\\_13](https://doi.org/10.1007/978-94-007-4309-0_13)
- TONG H., HIRAYAMA R., MAKHOUL E. & ESCUILLIÉ F. 2006. — *Rhinochelys* (Chelonioida: Protostegidae) from the Late Cretaceous (Cenomanian) of Nammoura, Lebanon. *Atti della Società italiana di scienze naturali e del Museo civico di storia naturale di Milano* 147 (1): 113-138.
- TONG H., HIRAYAMA R. & TABOUELLE J. 2012. — *Puppigerus camperi* (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Ypresian (Early Eocene) of Ouled Abdoun basin, Morocco. *Bulletin de la Société géologique de France* 183 (6): 635-640. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.183.6.635>
- TROEDSSON G. T. 1924. — On crocodilian remains from the Danian of Sweden. *Lunds Universitets Arsskrift* 20: 1-75.
- UBAGHS C. 1879. — *Description géologique et paléontologique du sol du Limbourg, avec catalogue général des fossiles du terrain crétacé, coupe de la superposition des couches et description de quelques grands vertébrés de la Craie supérieure de Maastricht*. Romen, Ruremonde, 275 p. <https://lib.ugent.be/catalog/rug01:001654815>
- ULLMANN P. V. & CARR E. 2021. — *Catapleura* Cope, 1870 is *Euclastes* Cope, 1867 (Testudines: Pan-Cheloniidae): synonymy revealed by a new specimen from New Jersey. *Journal of Systematic Palaeontology* 19 (7): 491-517. <https://doi.org/10.1080/1472019.2021.1928306>
- VAN BELLEN R. C. 1946. — Foraminifera from the middle Eocene in the southern part of the Netherlands Province of Limburg. *Mededelingen van de Geologische Stichting C*, 5 (4): 1-144.
- VAUTIER Y. (coord.), MONTENAT C., DAS GRACAS E., BARRIER P., GAGNAISON C., GRANSAC L. & PROUDHON B. 2021. — *Pour visiter... le patrimoine naturel de l'Oise*. UniLaSalle ed., Beauvais: 1-208.
- WEEMS R. E. 1988. — Paleocene turtles from the Aquia and Brightseat formations, with a discussion of their bearing on sea turtle evolution and phylogeny. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101 (1): 109-145. <https://www.biodiversitylibrary.org/page/34645790>
- WIELAND G. R. 1900. — The Skull, Pelvis and probable relationships of the Huge turtle of the genus *Archelon* from the Fort Pierre Cretaceous. *American Journal of Science*, ser. 4, 9: 231-257. <https://doi.org/10.2475/ajs.s4-9.52.237>
- WIELAND G. R. 1904. — Structure of the Upper Cretaceous turtles of New Jersey: *Adocus*, *Osteopygis* and *Propleura*. *American Journal of Sciences* s4-17 (98): 112-142. <https://doi.org/10.2475/ajs.s4-17.98.112>
- WYNEKEN J. 2001. — *The Anatomy of Sea Turtles*. U.S. Department of Commerce NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-470, 172 p. <https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/8502>
- WYNS R., PERREAU M., LE CALVEZ Y. & DAMOTTE R. 1981. — Le Thanétien supérieur de Bachivillers (Oise): Paléocologie et environnement paléogéographique. *Bulletin d'Information des Géologues du bassin de Paris* 18 (4): 47-52.
- YASUKAWA Y., HIRAYAMA R. & HIKIDA T. 2001. — Phylogenetic Relationships of Geoemydine Turtles (Reptilia Bataguridae). *Current Herpetology* 20 (2): 105-133. <https://doi.org/10.5358/hsj.20.105>

- ZANGERL R. 1953. — The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part 4, The turtles of the family Toxochelyidae. *Fieldiana, Geological Memoirs* 3 (4): 1-277. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.7198>
- ZANGERL R. 1958. — Die oligocänen Meerschilkröten von Glarus. Schweiz. *Palaeontologische Abhandlungen* 73: 1-56.
- ZANGERL R. 1969. — The Turtle Shell, in GANS G. (éd.), *Biology of the Reptilia*. Academic press, London, New York 1: 311-339.
- ZANGERL R. 1971. — Two toxochelyid sea turtles from the Landenian sands of Erquelinnes (Hainaut) of Belgium. *Mémoire de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique* 169: 1-32.
- ZANGERL R. 1980. — Patterns of Phylogenetic Differentiation in the Toxochelyid and Cheloniid Sea Turtles. *American Zoologist* 20: 585-596. <https://doi.org/10.1093/icb/20.3.585>
- ZOUHRI S., GINGERICH P., ADNETH S., BOURDON B., JOUVE S., KHALLOUFI B., AMANE A., ELBOUDALI N. S., RAGE J.-C., LAPPARENT DE BROIN F. DE, KAOUKAYA A. & SEBTI S. 2018. — Middle Eocene vertebrates from the sabkha of Gueran, Atlantic coastal basin, Saharan Morocco, and their peri-African correlations, *Comptes Rendus Geoscience* 3413: 310-318. <https://doi.org/10.1016/j.crte.2018.06.006>
- ZOUHRI S., GINGERICH P., KHALLOUFI B., BOURDON E., ADNETH S., JOUVE S., ELBOUDALI N., AMANE A., RAGE J.-C., TABUCE R. & LAPPARENT DE BROIN F. DE 2021. — Middle Eocene vertebrate fauna from the Aridal Formation, Sabkha of Gueran, southwestern Morocco, in STEYER J.-S., AUGÉ M. L. & MÉTAIS G. (eds), Memorial Jean-Claude Rage: A life of paleo-herpetologist. *Geodiversitas* 43 (5): 121-150. <https://doi.org/10.5252/geodiversitas2021v43a5>. <http://geodiversitas.com/43/5>
- ZOUHRI S., KHALLOUFI B., BOURDON E., LAPPARENT DE BROIN F. DE, RAGE J.-C., M'HAÏDRAT L., GINGERICH P. D. & ELBOUDALI N. 2017. — Marine vertebrate fauna from the late Eocene Samlat Formation of Ad-Dakhla, southwestern Morocco. *Geological Magazine* 155 (7): 1596-1620. <https://doi.org/10.1017/S0016756817000759>

*Soumis le 17 juillet 2023;  
 accepté le 29 mai 2024;  
 publié le 19 juin 2025.*

ANNEXE 1. — Liste des taxons d'Euclastidae n. fam. du Tableau 1, avec références des auteurs. Hyperfamille Chelonioides Opperl, 1811, superfamille Chelonioida Opperl, 1811, famille Euclastidae n. fam.

## AMÉRIQUE DU NORD

### ÉTATS-UNIS

- Euclastes* Cope, 1867 : Formation Vincentown, Paléocène supérieur, Thanétien, New Jersey.
- Euclastes platyops* Cope, 1867 (Cope 1867: 41) : Formation Vincentown, Paléocène supérieur, Thanétien. Hurffsville, Camden County, New Jersey. Crâne ANSP 10187 (Hay 1908: 127, pl. 28, fig. 23).
- Euclastes* sp., *Osteopygis* sp. in Baird (1986b) : Severn Formation. Maastrichtien. Maryland.
- Euclastes* sp., *Osteopygis* sp. in Foster (1980) d'après Lynch & Parham (2003) : Maastrichtien supérieur ou Danien ? Formation Moreno, Californie.
- Euclastes wielandi* (Hay, 1908) ["*Osteopygis emarginatus* Cope 1868"], in errore p. 147 : Basal Navesink Greensand, Formation Hornerstown, précédemment Maastrichtien : Paléocène Danien, New Jersey (États-Unis). Crâne YPM.913a et symphyse mandibulaire, holotype accompagné du museau YPM.913b. Nombreux spécimens du New Jersey (mentions dans cet article, dont symphyses mandibulaires (Figs 8 ; 10) (Hay 1908 ; Zangerl 1953).
- Euclastes* sp. in Baird (1986a) : Basal Navesink Greensand, niveau basal, Maastrichtien inférieur, New Jersey (ou Danien ?).
- Euclastes wielandi* : *Osteopygis emarginatus* Cope, in Weems (1988) : Pamumkey Group, Formation Brightseat, Danien inférieur, Hampton Mall, Prince Georges County, Maryland.
- Euclastes roundsi* (Weems, 1988) : *Osteopygis roundsi* Weems, 1988 : Pamumkey Group, Formation Aquia, Piscataway Member, Thanétien inférieur. Pamunkey River bluffs, Virginia.
- Euclastes* sp. : *Osteopygis emarginatus* Cope, 1868 in Hutchison & Weems (1998) : Formation Williamsburg (Black Mingo Group), Paléocène supérieur, Kingstree locality, Williamsburg County, Caroline du Sud.
- Pacifichelys* Parham & Pyenson, 2010 : *Pacifichelys hutchisoni* (Lynch & Parham, 2003) : *Euclastes hutchisoni* Lynch and Parham, 2003. LACM locality 3162, Sharktooth Hill, Kern County, Round Mountain, Silt member, Formation Temblor, Miocène moyen (Barstovien), Californie.

### MEXIQUE

- Mexichelys* Parham & Pyenson, 2010 : *Mexichelys coahuilaensis* (Brinkman, Aquillon-Martinez, de Leon Davila, Jamniczky, Eberth & Colbert, 2009) : *Euclastes coahuilaensis* Brinkman, Aquillon-Martinez, de Leon Davila, Jamniczky, Eberth & Colbert, 2009, Campanien supérieur, Formation Cerro del Pueblo, état de Coahuila.

## AMÉRIQUE DU SUD

### PÉROU

- Pacifichelys* Parham & Pyenson, 2010 : *Pacifichelys urbinai* Parham & Pyenson, 2010, Miocène, Pisco Basin, Sud Pérou.

### CHILI

- Euclastes* sp. : *Osteopygis* sp. in Gasparini & Biro-Baoczky (1986), Maastrichtien, Formation Quiriquina, Quiriquina Lirquén Province et "*Osteopygis* aff. *sculptus*" in Karl *et al.* 1998 (non *Osteopygis sculptus* Staesche, 1929 [Staesche 1929: pl. 17], du Paléocène de Punta Peligro, Argentine, lequel est un pleurodire Chelidae : Broin & De La Fuente 1993 ; Parham & Pyenson 2010), et *Euclastes* sp. de Cocholgué, Formation Quiriquina, Maastrichtien supérieur, in Parham *et al.* (2014).

### ARGENTINE

- Euclastes/Pampaemys meridionalis* De la Fuente & Casadio, 2000 : *Pampaemys meridionalis* De la Fuente & Casadio, 2000, Formation Roca, Paléocène inférieur, Danien, Cerros Bayos, Province de La Pampa ; devenu *Euclastes meridionalis* (De La Fuente & Casadio, 2000) in De La Fuente, Fernández, Parras & Herrera, 2009. Formation Jagüel, Danien, Cerro Azul, Patagonie du Nord.

## EUROPE

### BELGIQUE

- Erquelinnesia* Dollo, 1887 : Landénien inférieur, Paléocène supérieur, Thanétien. Erquelinnes, Limbourg (Figs 2 ; 5), pour *Pachyrhynchus* Dollo, 1886, préemployé.
- Erquelinnesia gosseleti* (Dollo, 1886) pour *Pachyrhynchus gosseleti* Dollo, 1886. Landénien inférieur, Paléocène supérieur, Thanétien Erquelinnes, Limbourg. Squelettes : crânes, mandibules, postcrânien (carapaces, membres, ceintures, vertèbres caudales) (Zangerl 1971) (coll. IRSNB, dont IRSNB 1632, mandibule ; Fig. 13C).

### FRANCE

- Euclastes wielandi* (Hay, 1908), cet article. Paléocène inférieur, Danien, Laversines, Beauvais (Oise, code postal 60355), bassin de Paris (Figs 2-5), ULB-04A21-10, reste de mandibule (dentaires) (Figs 7 ; 8 ; 12 ; 13 ; Annexe 2). Moulage MNHN.F.BPT52.
- Euclastes montenati* n. sp., cet article, Paléocène supérieur, Thanétien, Therdonne, Beauvais (Oise, 60057), bassin de Paris (Figs 2-5). ULB-04A21-11, reste de mandibule (dentaires) (Figs 9 ; 10 ; 12 ; 13 ; Annexe 2), ULB-04A21-11 à 15, restes de postcrânien (carapace) (Fig. 11). Moulages MNHN.F.BPT53, BPT54, BPT55, BPT66, BPT57.
- Erquelinnesia gosseleti* (Dollo, 1886). Paléocène supérieur, Thanétien. Butte de la Justice à Bracheux, Beauvais (Oise, 60057) bassin de Paris (Figs 2-5). MNHN.F.BPT60, crâne et reste de mandibule (symphyse dentaire) (Fig. 13) et carapace partielle.
- Erquelinnesia gosseleti* (Dollo, 1886). Paléocène supérieur, Thanétien. Rollot (Somme, (80678), bassin de Paris (Figs 2-5). MNHN.F.BPT46, coll. D. Morlat, symphyse mandibulaire (Fig. 13).

## Annexe 1. — Suite.

ANGLETERRE (GRANDE-BRETAGNE), COLL. NHM (Moody 1980) *Glossochelys* Seeley, 1871. London Clay, Yprésien, Harwich: *Glossochelys planimentum* (Owen, 1842) pour *Chelone planimentum* Owen, 1842 (Owen 1849-1884: pls 18, 19), *Chelone crasscostata* Owen, 1849 (Owen 1849-1884: pls 20, 21). London Clay, Yprésien, Harwich. Problème d'une correspondance évoquée (Lapparent de Broin 2001) entre la carapace *Chelone harvicensis* Woodward, 1830 et le crâne *Chelone planimentum*: «*Neurochelys harvicensis*» (Woodward, 1830) in Moody (1980) (Moody 1997).

## AFRIQUE

## MAROC, PHOSPHATES DU MAROC

*Euclastes* sp. : pour *Rhetechechelys* sp. in Gmira 1995. Maastrichtien, Bassin des Gantour, Benguerir. MNHN.F.MOC150, coll. G. Termier, crâne (Fig. 14).

*Euclastes wielandi* (Hay, 1908): *Osteopygis emarginatus* in Hirayama & Tong 2003. Paléocène (matériel AMNH et MDE: 4 crânes, 3 mandibules dont 1 fig.), Bassin des Oulad Abdoun. *Euclastes* cf. *wielandi* (Hay, 1908): Maroc, Bassin des Oulad Abdoun, Sidi Chennane. Spécimens de mandibules inédites: Paléogène, Yprésien, coll. OCP.DEK/GE7082 (avec crâne). Paléogène, Paléocène à Yprésien: coll. OCP.DEK/GE7085-65 (avec crâne); et GE708-66, 66x, 497A, 497B, Nx, mandibules (sans crâne). Coll. MNHN.F.APH40, crâne; MNHN.F.APH41 crâne partiel.

?*Euclastes wielandi* (Hay, 1908): *Osteopygoides priscus* in Karl et al. 1998, âge non défini, Paléogène présumé, Bassin des Oulad Abdoun, Khouribga, crâne.

*Euclastes acutirostris* Jalil, Lapparent de Broin, Bardet, Vacant, Bouy, Amaghaz & Mesloulh, 2009. Paléocène, Danien-Thané-tien, Bassin des Oulad Abdoun, Khouribga, Sidi Chennane, sillon II. Coll. OCP. DEK/GE408, crâne.

ANNEXE 2. — Modèles numériques d'*Euclastes*. Scans des moulages des originaux, coll. ULB : ULB-04A21-10-stl, *Euclastes wielandi*, moulage de la mandibule MNHN.F.BPT52, <https://doi.org/10.18563/journal.m3.267> (<https://morphomuseum.com/specimenfiles/send-file-specimenfile/1709/e4d7b958>); ULB-04A21-11-stl, *Euclastes montenati* n. sp. moulage de la mandibule MNHN.F.BPT53, <https://doi.org/10.18563/journal.m3.267> (<https://morphomuseum.com/specimenfiles/send-file-specimenfile/1711/b599888c>), Florent Gousset et Nathalie Poulet-Crovisier, scanner Artec MICRO (cofinancé par le CR2P et l'UMR 7209 AASPE). Modèles photogrammétriques des originaux, coll. ULB : ULB-04A21-10-stl, *Euclastes wielandi*, <https://doi.org/10.18563/journal.m3.267> (<https://morphomuseum.com/specimenfiles/send-file-specimenfile/1708/e3987680>); ULB-04A21-11-stl, *Euclastes montenati* n. sp., <https://doi.org/10.18563/journal.m3.267> (<https://morphomuseum.com/specimenfiles/send-file-specimenfile/1710/1551d4d6>), Réjanne Le Bivic et Maxime Denis, laboratoire numérique APEX (UniLaSalle, Beauvais).

ANNEXE 3. — Tableaux des faunes associées dans les quatre sites étudiés.

ANNEXE 3, TABLEAU S1. — Liste des invertébrés et flores : Laversines (**Lav.**), d'après Graves (1847) (astérisque), Montenat & Merle (2018); La Justice (**La J.**), d'après Graves (1847), Pomerol & Feugueur (1974), et les données des collections paléontologiques d'UniLaSalle (Beauvais), actualisé par Wyns *et al.* (1981), Pacaud (2007), et Leroy *et al.* (2014); Therdonne (**Ther.**), d'après Dutheil *et al.* (2002), actualisé par Wyns *et al.* (1981), Pacaud (2007) et Leroy *et al.* (2014); Rollet (**Rol.**), d'après Mathis & Moreau (1997) et Pomerol & Feugueur (1974), actualisé par Wyns *et al.* (1981), Pacaud (2007) et Leroy *et al.* (2014).

Taxon	Localités			
	Lav.	La J.	Ther.	Rol.
<b>Bivalves</b>				
<i>Arca galliennei</i> *	+	-	-	-
<i>Arca laevis</i>	-	+	-	-
<i>Arca serrata</i> *	+	-	-	-
<i>Arca vendinensis</i> *	+	-	-	-
<i>Annomia</i> sp.	-	-	-	+
<i>Bucardium bazini</i>	-	+	-	-
<i>Bruetia inaequalis</i>	-	+	-	-
<i>Caestocorbula regulbiensis</i>	-	+	-	-
<i>Cardium vindinense</i> *	+	-	-	-
<i>Corbicula veneriformis</i>	-	+	-	-
<i>Corbula striatina</i>	-	+	-	-
<i>Corbula obliquata</i>	-	+	-	-
<i>Corbula angulata</i>	-	+	-	-
<i>Crassatella bellovacensis</i>	-	+	-	-
<i>Crassatella scutellaria</i>	-	+	-	-
<i>Crassatella galliennei</i> *	+	-	-	-
<i>Crassatella ligeriensis</i> *	+	-	-	-
<i>Cucullaea incerta</i>	-	+	-	-
<i>Cucullaea crassatina</i>	-	+	+	+
<i>Cyprina scutellaria</i>	-	+	+	-
<i>Cyprina ligeriensis</i> *	+	-	-	-
<i>Cyrena angustidens</i>	-	+	-	-
<i>Cyrena difficilis</i>	-	+	-	-
<i>Cyrena crenularis</i>	-	+	-	-
<i>Cyrena intermedia</i>	-	+	-	-
<i>Cytherea obliqua</i>	-	+	-	-
<i>Cytherea orbicularis</i>	-	+	-	-
<i>Cytherea proxima</i>	-	+	-	-
<i>Diplodonta ingens</i>	-	+	-	-
<i>Dosiniopsis fallax</i>	-	-	-	+
<i>Dreissena antiqua</i>	-	+	-	-
<i>Exogyra inflata</i> *	+	-	-	-
<i>Fimbria davidsoni</i>	-	-	-	+
<i>Lentidium antiquum</i>	-	+	-	-
<i>Lima carolina</i>	+	-	-	-
<i>Lima dujardini</i> *	+	-	-	-
<i>Lucina scalaris</i>	-	+	-	-
<i>Lucina campaniensis</i> *	+	-	-	-
<i>Lucina turoniensis</i> *	+	-	-	-
<i>Meretrix</i> sp.	-	-	-	+
<i>Myoconcha creatacea</i> *	+	-	-	-
<i>Nemocardium edwardsi</i>	-	+	-	-
<i>Nucula levesquei</i>	-	+	-	-
<i>Orthocardium trifidum</i>	-	+	-	-
<i>Ostrea eversa</i>	-	+	-	-
<i>Ostrea bellovacina</i>	-	+	+	+
<i>Ostrea conirostris</i> *	+	-	-	-
<i>Ostrea heteroclita</i>	-	+	-	-
<i>Ostrea resoupinata</i>	-	+	-	-
<i>Pectunculus terebratulis</i>	-	+	-	-
<i>Phacoides concentricus</i>	-	-	-	+
<i>Pholadomya plicata</i>	-	+	-	-
<i>Psammobia consobrina</i>	-	+	-	-
<i>Spondylus aonis</i>	+	-	-	-
<i>Teredo</i> sp.	-	+	-	-
<i>Venericardia multicostata</i>	-	+	-	-
<i>Venericardia pectuncularis</i>	-	+	+	+
<i>Woodia profunda</i>	-	+	-	-
<i>Scaphopodes</i>	-	-	-	-
<i>Dentalium nitidum</i>	-	+	-	-
<b>Gastéropodes</b>				
<i>Ampullaria problematica</i>	-	+	-	-
<i>Cerithium goniophorum</i>	-	+	-	-
<i>Cerithium brimonti</i>	-	+	-	-
<i>Cerithium catalaunense</i>	-	+	-	-
<i>Cerithium consobrinum</i>	-	+	-	-
<i>Cerithium obesum</i>	-	+	-	-
<i>Cerithium semicostatum</i>	-	+	-	-
Cerithidea (Danien)	+	-	-	-
<i>Emarginula sanctae</i> *	+	-	-	-
<i>Emarginula guerangeri</i> *	+	-	-	-
<i>Ficula smithi</i>	-	+	-	-
<i>Haustator bellovacinus</i>	-	+	+	+
<i>Infundibulum cretaceum</i> *	+	-	-	-
<i>Melanopsis sodalis</i>	-	+	-	-
<i>Nerita semilugubris</i>	-	+	-	-
<i>Neritina gratiosa</i>	-	+	-	-
<i>Pleurotomaria galliennei</i> *	+	-	-	-
<i>Pterodonta guerangeri</i> *	+	-	-	-
<i>Pseudoliva fissurata</i>	-	+	-	-
<i>Sigatica abducta</i>	-	+	+	+
<i>Tomatellaea parisiensis</i>	-	+	-	-
<i>Trochus basterosti</i> *	+	-	-	-
<i>Turbo rothomagensis</i> *	+	-	-	-
<i>Turritella circumdata</i>	-	+	-	-
<i>Turritella compta</i>	-	+	+	+
<i>Turritella hybrida</i>	-	+	-	-
<i>Voluta deperdita</i> *	+	-	-	-
<i>Voluta depressa</i>	-	+	-	-
<b>Céphalopodes</b>				
<i>Nautilus laevigatus</i> *	+	-	-	-
<b>Foraminifères</b>				
Anomaliniidae	-	+	-	-
Polymorphinidae	-	+	-	-
<i>Globulina gibba</i>	-	-	-	+
<i>Conicovalvulina keijzeri</i>	+	-	-	-
<i>Guttulina</i> sp.	-	-	-	+
<i>Discorbis</i> sp.	-	-	-	+
<i>Cibicides</i> sp.	-	-	-	+
<b>Ostracodes</b>				
Formes indéterminées	+	-	-	+
Crustacés décapodes	-	-	-	-
<i>Carpilius</i> sp. *	+	-	-	-
<i>Callianassa faujasii</i> *	+	-	-	-
<b>Cnidaires</b>				
Coraux indéterminés	+	+	-	-
<i>Astrea arachnoides</i> *	+	-	-	-
<i>Astrea geminata</i> *	+	-	-	-
<i>Astrea geometrica</i> *	+	-	-	-
<i>Astrea rotula</i> *	+	-	-	-
<i>Astrea textilis</i> *	+	-	-	-
<i>Astrea velamentosa</i> *	+	-	-	-
<i>Astrea gyrosa</i> *	+	-	-	-
<i>Gorgonia bacillaris</i> *	+	-	-	-
<i>Heliopora blainvilliana</i> *	+	-	-	-
<i>Lithodendron gibbosum</i> *	+	-	-	-
<i>Manon tubuliferum</i> *	+	-	-	-
<i>Tragos hippocastanum</i> *	+	-	-	-
<i>Tragos deforme</i> *	+	-	-	-
<i>Turbinolia excavata</i> *	+	-	-	-

ANNEXE 3, TABLEAU S1. — Suite.

Taxon	Localités				Taxon	Localités			
	Lav.	La J.	Ther.	Rol.		Lav.	La J.	Ther.	Rol.
<b>Echinodermes</b>					<b>Brachiopodes</b>				
<i>Asterias quinqueloba</i> *	+	-	-	-	<i>Crania nodulosa</i> *	+	-	-	-
<i>Stereocidaridorschammeri</i>	+	-	-	-	<i>Terebratulavovata</i> *	+	-	-	-
<b>Bryozoaires</b>					<b>Annélides</b>				
Formes indéterminées	+	+	+	+	<i>Serpulagordialis</i> *	+	-	-	-
<i>Celleporagothica</i> *	+	-	-	-	<i>Serpulaverecta</i> *	+	-	-	-
<i>Celleporacrustulenta</i> *	+	-	-	-	<b>Flore (pollens, spores, algues)</b>				
<i>Celleporapavonia</i> *	+	-	-	-	<i>Nulliporaracemosa</i> * A	+	-	-	-
<i>Ceroporanomolopora</i> *	+	-	-	-	<i>Microcoryphoeus</i> sp.	-	-	-	+
<i>Ceroporamadreporeacea</i> *	+	-	-	-	<i>Triatriopollenites</i> sp.	-	-	-	+
<i>Ceroporaverticillata</i> *	+	-	-	-	<i>Sporopollis</i> sp.	-	-	-	+
<i>Escharacyclostoma</i> *	+	-	-	-	Rhodophyceae indet. A	+	-	-	-
<i>Escharapyriformis</i> *	+	-	-	-					
<i>Lichenopora creatacea</i> *	+	-	-	-					
<i>Reteporalichenooides</i> *	+	-	-	-					

ANNEXE 3, TABLEAU S2. — Liste des chondrichthyens et ostéichthyens : Laversines (**Lav.**), d'après Graves (1847) (astérisque) et Montenat & Merle (2018) ; La Justice (La J.), d'après Dutheil et al. (2002) et Dutheil et al. (2006) ; Therdonne (**Ther.**), d'après Dutheil et al. (2002) ; Rollet (**Rol.**), d'après Baut & Genault (1994) et Mathis & Moreau (1997).

Taxon	Localités				Taxon	Localités			
	Lav.	La J.	Ther.	Rol.		Lav.	La J.	Ther.	Rol.
<b>Chondrichthyens</b>					<b>Ostéichthyens</b>				
« <i>Carcharias</i> » <i>vicenti</i>	-	-	-	+	Albuliformes indet.	-	-	+	-
<i>Abdounia minutissima</i>	-	+	-	+	Lepisosteidae	-	-	+	-
<i>Abdounia</i> sp.	-	+	-	-	Scombridae	-	-	+	-
<i>Anomotodon novus</i>	-	+	+	+	Sparidae	-	-	+	-
<i>Brachicarcharias lerichei</i>	-	+	-	-	Téléostéens indet.	-	-	-	+
<i>Burnhamia</i> sp.	-	-	+	+					
<i>Carcharias hopei</i>	-	+	+	+					
Chimaeridae indét.	-	-	+	+					
<i>Coupatanzia boujoi</i>	-	+	-	-					
<i>Delpitoscyllium africanum</i>	-	+	-	-					
<i>Galeorhinus</i> sp.	-	-	-	+					
<i>Glueckmanontodus heinzeli</i>	-	+	-	-					
<i>Heterodontus lerichei</i>	-	+	-	+					
<i>Heterotorpedo</i> sp.	-	+	-	-					
<i>Hypolophodon sylvestris</i>	-	+	-	+					
<i>Hypotodus robustus</i>	-	-	-	+					
<i>Hypotodus verticalis</i>	-	+	+	-					
<i>Isurolamna inflata</i>	-	+	-	+					
<i>Jaekelotodus heinzeli</i>	-	+	-	+					
<i>Lamna lerichei</i>	-	-	-	+					
<i>Megasqualus orpiensis</i>	-	+	+	+					
<i>Mustelus biddlei</i>	-	+	-	+					
<i>Myliobatis dixoni</i>	-	+	-	+					
<i>Myliobatis</i> sp.	-	+	+	-					
<i>Nennerotodus</i> sp.	-	+	-	-					
<i>Notidanodon loozi</i>	-	+	-	+					
<i>Odontaspis winkleri</i>	-	+	-	+					
<i>Otodus obliquus</i>	-	+	+	+					
<i>Pachygaleus lefevrei</i>	-	+	-	+					
<i>Palaeohypotodus rutoti</i>	-	+	-	+					
<i>Paleogaleus vicenti</i>	-	+	+	+					
<i>Paraorthacodus eoceanicus</i>	-	+	+	+					
<i>Physogaleus secundus</i>	-	+	+	+					
<i>Pristis</i> sp.	-	+	-	-					
<i>Rhinobatos</i> sp.	-	+	-	+					
<i>Scyliorhinus</i> sp.	-	+	-	+					
<i>Squalus minor</i>	-	+	-	+					
<i>Squatina prima</i>	-	+	+	+					
<i>Striatolamia striata</i>	-	+	+	+					
<i>Sylvestrilamna teridiens</i>	-	+	-	-					
<i>Oxyrhina mantelli</i> *	+	-	-	-					
Chondrychthies indet.	+	-	-	-					

ANNEXE 3, TABLEAU S3. — Liste des tétrapodes : Chéloniens, Laversines, d'après Graves (1847) (astérisque); La Justice, d'après Graves (1847) (astérisque), Lapparent de Broin (2001) et par la présente étude; Therdonne, par la présente étude; Rollot, Lapparent de Broin (2001) et par la présente étude; Crocodyliens: d'après Dutheil *et al.* (2002) et par la présente étude. Mammifères: Therdonne, Solé (2023) (communication orale).

Taxon	Localités			
	Laversines	La Justice	Therdonne	Rollot
Tétrapodes				
Chéloniens				
cf. <i>Bothremydidae</i> indet.	–	–	+	–
<i>Trionyx</i> sp.*	+	+	–	–
<i>Euclastes montenati</i> n. sp.	–	–	+	–
<i>Erquelinnesia gosseleti</i>	–	+	–	+
<i>Euclastes wielandi</i>	+	–	–	–
Crocodyliens				
Crocodylien brévirostre: « <i>Asiatosuchus</i> » groupe <i>depressifrons</i> sp.	–	–	+	–
Crocodylien brévirostre: <i>Diplocynodon</i> sp.	–	–	+	–
Crocodylien longirostre: <i>Eosuchus</i> sp. ?	–	–	+	–
Crocodylien longirostre: <i>Thoracosaurus</i> sp.?	+	–	–	–
Mammifères				
Taxon indéterminé	–	–	+	–

ANNEXE 4. — «*Eochelyinae*» Moody, 1968 de l'Éocène européen : principales références.

*Argillochelys* Lydekker, 1889, Yprésien, London Clay, Île de Sheppey, Grande Bretagne in Lydekker 1889; Owen (1849-1884); Owen & Bell (1849) (Figures);  
*Argillochelys cuneiceps* (Owen, 1849) in Owen (1849-1884); Lydekker (1889);  
*Ar. antiqua* (Koenig, 1825) in Owen (1849-1884); Owen & Bell (1849); Lydekker (1889);  
*Eochelone* Dollo, 1903, Lutétien-Priabonien d'Europe occidentale;  
*Eo. brabantica* Dollo, 1903 in Casier (1968); Lutétien du Brabant, Bruxelles, Belgique (Figures);  
*Eo. athersuchi* (Moody, 1980), Bartonien, Barton Clay (bed C, Barton Cliff, Hampshire), Grande-Bretagne: pro «*Argillochelys*» *athersuchi* Moody, 1980 (Lapparent de Broin *et al.* 2018) (Figures);  
*Eochelone* sp., Bartonien (Auversien), Sognolles, Méry-sur-Oise (Val d'Oise) NHN.F.REP.F.133, coll. Sénan in Lapparent de Broin (2001). Lynch & Parham (2003); Parham & Pyenson (2010); Lapparent de Broin *et al.* (2018);  
*Eochelone voltregana* Lapparent de Broin, Murelaga, Pérez-García, Farrés & Altimiras, 2018, Éocène supérieur, Prabonien, Santa Cecília de Voltregà, Bassin de l'Èbre, Catalogne (Espagne) (Figures);  
*Puppigerus* Cope, 1871, Yprésien-Lutétien, Grande Bretagne et Belgique;  
*Puppigerus camperi* (Gray, 1831), Yprésien de Grande Bretagne (Île de Sheppey, London Clay), et Lutétien, Bruxellien de Bruxelles, Belgique in Moody (1974); Owen (1849-1884), Owen & Bell (1849) (Figures).