

The Rise of Reptiles: 320 Million Years of Evolution, de Hans-Dieter Sues.

Ivan INEICH

Institut de Systématique, Évolution et Biodiversité (ISYEB)

Muséum national d'Histoire naturelle

Sorbonne Université, École Pratique des Hautes Études, Université des Antilles, CNRS - ORCID: 0000-0003-1235-1505

CP 30, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France

Ouvrage - The Rise of Reptiles: 320 Million Years of Evolution, de Hans-Dieter Sues. 2019 – John Hopkins University Press, Baltimore, USA. xi + 385 pages. ISBN 9781421428680. Prix : env. 70 € (relié).

Qui n'a pas rêvé d'avoir sous la main un ouvrage à la fois complet et synthétique, clair et facile d'accès, qui présente, dans un cadre phylogénétique, tous les groupes de Reptiles depuis leur apparition jusqu'à nos jours ?

Ne cherchez plus, c'est exactement ce que propose *The Rise of Reptiles* de Hans-Dieter Sues. En effet, ce livre¹ présente une revue détaillée, sur plus de 300 millions d'années, de l'Histoire évolutive des Reptiles, un groupe qui a réussi à conquérir les milieux terrestres grâce à son embryon protégé par une membrane, l'amnios. Les Reptiles ont alors pu se diversifier et coloniser la majorité des milieux de la surface terrestre, donnant naissance à de nombreuses lignées actuellement éteintes, comme les ichthyosaures et les dinosaures, ou encore présentes comme les tortues, les crocodiles, les lézards et les serpents, et aussi les oiseaux. On y rencontre des formes marines, terrestres et aériennes ainsi que les plus grands animaux terrestres de tous les temps. C'est durant le Mésozoïque (autrefois appelé Ère secondaire), l'ère des Reptiles, que ce groupe a connu son apogée. La fin de cette ère est marquée par l'extinction complète des dinosaures. Plusieurs ouvrages antérieurs de grande qualité ont été consacrés à l'évolution des Reptiles au cours des temps géologiques (principalement Colbert & Germann 1945², Romer 1956³ et Carroll 1988⁴). Toutefois, aucun ne prend en compte, comme celui de Sues le fait, les données récentes qui ont révolutionné la discipline, principalement celles issues d'une meilleure connaissance de la phylogénie du groupe qui s'appuie sur une



THE RISE OF REPTILES



320 MILLION YEARS OF EVOLUTION | HANS-DIETER SUES



énorme quantité de nouveaux fossiles permettant de meilleures définitions des formes connues et la description de plusieurs formes inconnues⁵.

¹ Grand format, 28,8 x 22,7 cm ; épaisseur 2,7 cm.

² Réédité en 1951.

³ Réédité en 1965, 1968, 1976 puis 1997.

⁴ Citons également ici l'ouvrage de Janvier (1973) en langue française, complet mais orienté vers un public moins spécialisé.

⁵ Il faut mentionner ici l'ouvrage très récent de Michael Wayne Caldwell (2020) consacré à l'évolution des serpents uniquement, largement basé sur du matériel fossile et dédié à notre collègue disparu Jean-Claude Rage (1943-2018).

Hans-Dieter Sues est né le 13 janvier 1956 en Allemagne. C'est un scientifique confirmé, paléontologiste, conservateur des collections de Vertébrés fossiles au Muséum national d'Histoire naturelle de la célèbre Smithsonian Institution à Washington. Avant l'ouvrage analysé ici, il co-écrit plusieurs autres livres consacrés à la paléontologie des Vertébrés du Mésozoïque avec Nicholas C. Fraser (par exemple : Fraser & Sues 1994, Sues & Fraser 2010). Ses recherches se déroulent depuis près de quarante années et concernent plusieurs des groupes du présent ouvrage. Outre la rédaction de plus de 150 publications scientifiques, Sues a découvert quelques dinosaures nouveaux et d'autres Vertébrés fossiles du Mésozoïque. C'est sans aucun doute l'une des personnes les plus compétentes pour réaliser une synthèse consacrée à l'histoire évolutive des Reptiles.

L'ouvrage débute par une préface de deux pages suivie d'une phylogénie indentée sur trois pages présentant l'ensemble de la classe Reptilia incluant toutes les lignées actuelles et fossiles, y compris les oiseaux indiqués par le taxon Aves, sans plus de détails. Ces derniers ne seront pas concernés par l'ouvrage.

Le premier chapitre introduit très clairement le groupe des Reptiles dans un cadre temporel avant de présenter les techniques phylogénétiques moléculaires modernes et les principes de la classification zoologique. L'auteur montre l'importance des données issues des fossiles puis présente les principales caractéristiques du crâne des grandes lignées de Reptiles, sans oublier les dents et les vertèbres, des pièces ostéologiques fréquentes dans les gisements fossiles car particulièrement résistantes et donc mieux conservées. Plusieurs schémas et dessins illustrent agréablement le texte, le rendant accessible à un plus large public.

Le second chapitre est consacré à l'œuf et son évolution spectaculaire au sein des Amniotes qui a permis la sortie des eaux et la colonisation des milieux aériens par les Mammifères et les Reptiles, alors totalement affranchis des milieux aquatiques pour leur reproduction. Ce chapitre traite de cette question sur sept pages dans un contexte phylogénétique incluant les Amniotes actuels et fossiles.

Le chapitre 3 présente le groupe frère des Reptilia, les Parareptilia, comprenant les Mesosauridae, le clade totalement aquatique le plus ancien connu

au sein des Amniotes⁶. Ce groupe était présent en Afrique et en Amérique du Sud, confirmant ainsi l'hypothèse d'une connexion passée entre ces deux continents. On trouve aussi dans ce chapitre les Millerettidae et les Procolophonomorpha largement diversifiés en de nombreux clades bien définis.

Le chapitre 4 aborde les prémices de l'évolution des Reptiles modernes. Il décrit les formes les plus primitives au sein des Eureptilia, un clade comprenant principalement les Diapsida, groupe diversifié auquel appartiennent les Sauria (lézards et serpents actuels) et les tortues. Comme dans l'ensemble de l'ouvrage, des dessins de squelettes complets et des photographies en couleur de pièces fossiles illustrent le texte et rendent sa lecture agréable. Il est fréquent que des avis divergents soient exposés mais l'auteur explique clairement sa position tout en analysant les oppositions comme, par exemple, dans la définition du clade Sauria.

Le chapitre 5 traite, sur 29 pages, des Tortues et des formes les plus primitives du groupe rassemblées ici dans le clade des Testudinata qui comprend également les formes actuelles (Testudines). Relativement appauvri avec moins de 400 espèces actuelles, le groupe était bien plus diversifié dans le passé. Les hypothèses phylogénétiques proposées pour les relations des sous-clades au sein des Testudinata sont discutées et matérialisées par un arbre phylogénétique qui illustre la position retenue par l'auteur. L'origine et l'évolution des tortues sont discutées, accompagnées de magnifiques illustrations et d'une hiérarchie très rigoureuse des informations qui suivent l'ordre phylogénétique. On apprend énormément de ces informations, tout en étant émerveillé par la diversité des formes.

Le chapitre 6, sur 32 pages, concerne l'invasion des océans par deux groupes de Reptiles diapsides, les Sauropterygia et les Ichthyosauromorpha, deux lignées qui ont survécu à l'extinction de la fin du Trias. Ce clade marin Mésozoïque, groupe frère des Sauria, comprend également quelques autres reptiles diapsides. Ces animaux étaient abondants durant le Jurassique et le Crétacé. En relation avec la locomotion, la diversification des formes est spectaculaire. L'une des figures (Fig. 6.32) illustre un squelette fossile de *Stenopterygius* sp. en parfait état, mais ce qui est encore plus spectaculaire c'est la forme complète du corps de l'animal qui est conservée grâce à des bactéries particulières ayant permis sa lithification !

⁶ À ne pas confondre avec les Mosasauridae (voir plus loin).

L'important chapitre 7 (55 pages) est dédié aux Lepidosauromorpha, comprenant les Rhynchocephalia, les Squamates et lézards fossiles alliés ainsi que les fameux Mosasaures (Mosasauria). Le groupe monophylétique des Sauria comprend deux branches, Protosauridae, Rhynchosauria, Allokotosauria et Archosauriformes clairement séparés des Rhynchocephalia et Squamata. Tous ces reptiles sauriens présentent un ancêtre commun plus récent avec le sphénodon actuel (Tuatara) et les Squamates plutôt qu'avec les crocodiliens et les oiseaux. Les nombreuses discordances entre les données issues de la morphologie et celles issues des phylogénies moléculaires sont discutées et largement illustrées. Comme dans l'ensemble de l'ouvrage, chaque groupe est clairement défini par son ostéologie et ses synapomorphies⁷, les divergences sur ses relations phylogénétiques sont discutées. Les références bibliographiques, très nombreuses, sont toujours clairement indiquées afin de justifier toutes les affirmations de l'auteur. Les Mosasaures⁸, redoutables prédateurs marins du Crétacé largement répartis sur la planète, dont certains atteignaient au moins 13 m, sont aussi présentés dans ce chapitre. On y apprend que l'étymologie de leur nom provient de la Meuse et signifie littéralement « lézards de la Meuse ». La position phylogénétique de certains groupes actuels quasi-apodes problématiques comme les Dibamidae est abordée, même si aucun fossile n'en est connu. Les groupes actuels de Squamates (Gekkota, Scincomorpha, Anguimorpha, Ophidia⁹) et leur contenu sont présentés dans ce chapitre. Les synapomorphies qui les définissent sont précisées. Le groupe des Ophidia est ici composé des Serpentes, groupe frère du genre fossile *Dinilysia* et ensemble du genre fossile *Najash*. Les formes actuelles et fossiles sont richement illustrées par de nombreuses photographies en couleur de représentants de chaque groupe ou de restes fossiles. Les principales caractéristiques des vertèbres de serpents, pièces fossiles les plus fréquentes et les mieux conservées, font l'objet d'un schéma très informatif. Quelques illustrations montrent clairement le potentiel des fossiles pour révéler des informations sur la biologie d'une espèce. Ainsi la figure 7.61 présente un boa fossile avec dans son estomac un lézard et un fragment d'insecte. Passionnant ! Le boa basal le plus ancien, *Titanoboa*, du Paléocène de Colombie,

est le plus grand serpent connu et devait atteindre 13 mètres de longueur totale. Une photographie présente l'une de ses vertèbres à côté d'une vertèbre d'un Boa constrictor de 3,4 m. La différence de taille est impressionnante. Les travaux de notre collègue paléontologue récemment disparu, Jean-Claude Rage (1943-2018), sont très largement cités dans ce chapitre. Certaines différences marquantes entre les classifications actuelles et celles adoptées par Sues pour les serpents sont sans doute liées à l'absence d'analyses du squelette dans des familles nouvellement définies.

Le chapitre 8, sur 18 pages, présente le groupe fossile des Archosauromorpha comprenant les Archosauria en indiquant, comme à chaque fois, sa phylogénie, sa définition, ses variations au cours du temps et sa composition. Il inclut par exemple les Protosauridae, les Tanystropheidae, les Crocopoda (Rhynchosauria, Allokotosauria et *Prolacerta* + *Teyujagua*), les Choristodera et d'autres formes sans doute à rattacher à ce groupe.

Le groupe des Pseudosuchia, la lignée des crocodiles au sein des Archosaures (oiseaux et crocodiles), est présenté dans le chapitre 9 (32 pages). C'est au sein du groupe des Pseudosuchia que les crocodiles actuels ont pris naissance. La diversification passée des formes dans ce groupe, bien plus importante qu'aujourd'hui, est remarquable.

Le chapitre 10 aborde la lignée de Reptiles Archosaures à l'origine des oiseaux mais sans présenter les dinosaures qui seront traités dans quelques chapitres suivants. Dénommée Avemetatarsalia, elle a quelquefois été appelée Ornithosuchia. On y trouve les très célèbres Ptérosaures, premier groupe d'Amniotes ayant présenté un vol actif mais aussi plusieurs autres clades composés de formes capables de voler. Les dinosaures sont sans aucun doute les Reptiles les plus spectaculaires et les plus populaires parmi les animaux éteints. Ils renferment les plus grands tétrapodes terrestres de tous les temps et leur diversification est tout aussi remarquable que celle des Mammifères du Cénozoïque (autrefois Ère Tertiaire). Il existe actuellement un consensus sur le fait que les oiseaux, groupe le plus diversifié des vertébrés terrestres actuels, descendent d'un

⁷ Le glossaire définit 'synapomorphie' par : « état apomorphique d'un caractère partagé par deux ou plusieurs taxons. Les synapomorphies caractérisent (diagnose) les clades ». Une apomorphie est un caractère évolué, nouveau, qui apparaît dans une lignée.

⁸ Ne pas confondre avec Mésosaures (voir plus haut).

⁹ Ce groupe inclut ici les « Serpentes » mais aussi quelques autres genres fossiles.

petit dinosaure théropode. Le succès évolutif des dinosaures est tout à fait spectaculaire et bien illustré ici.

Toujours dans le même clade du chapitre 10 (Avematatarsalia), le chapitre 11 traite, sur 40 pages, d'un premier groupe de dinosaures (Dinosauria), les Saurischia. On y trouve plusieurs lignées, par exemple les différents clades au sein des Theropoda : *Averostra*, *Tetanurae* et bien entendu les fameux *Tyrannosaurus rex* (Tyrannosauridae) et *Diplodocus* (Diplodocidae). Le chapitre 12 poursuit l'analyse par les Ornithischia, second clade majeur au sein des Dinosauria. Ce sont surtout des herbivores de grande taille du Crétacé tardif qui se sont éteints à la fin du Mésozoïque. On y trouve par exemple *Stegosaurus*, qui possédait de larges plaques vascularisées issues d'ostéodermes qui participaient sans doute à la thermorégulation, comme l'ont montré les travaux de notre collègue Vivian de Buffrénil au Muséum national d'Histoire naturelle. D'autres dinosaures bien connus du grand public appartiennent aussi à ce groupe, *Iguanodon*, *Protoceratops*, et *Triceratops* par exemple. Cette fois encore la diversification des formes est impressionnante dans le groupe et cet ouvrage le montre merveilleusement.

Le chapitre 13 propose sur cinq pages un survol synthétique de l'évolution des reptiles. Un schéma très informatif présente les neuf principales lignées et leur répartition temporelle : quatre sont éteintes (Parareptilia, Ichthyosauromorpha, Sauropterygia et Pterosauria) et cinq actuelles (Testudines¹⁰, Rhynchocephalia, Squamata, Pseudosuchia et les oiseaux (Avialae, Aves) au sein des Dinosauria). L'auteur conclut en affirmant que la diversité actuelle des grandes lignées de Reptiles non aviens est fortement diminuée avec seulement trois clades majeurs qui survivent : les Crocodiliens, les Lépidosauriens (*Sphenodon* et Squamates) et les Tortues. Parmi eux seuls les Squamates sont véritablement diversifiés morphologiquement et écologiquement.

Le chapitre 14 conclut l'ouvrage sur cinq pages. Le futur des Reptiles y est abordé du point de vue d'un paléontologiste, ce qui est assez inhabituel. Les menaces auxquelles les Reptiles sont soumis sont énumérées et les risques d'extinction, bien que variables selon le groupe concerné, ne sont pas nuls. Et de conclure que malgré la survie des Reptiles après trois crises majeures d'extinctions

massives étalées sur plus de 300 millions d'années d'évolution, leur avenir en cohabitation avec les humains est devenu malheureusement incertain. Un glossaire sur cinq pages définit près de 200 termes, suivi par une bibliographie colossale sur 68 pages de 1 641 références, des plus anciennes aux plus récentes. Un index sur 9 pages clôt l'ouvrage. Il répertorie tous les taxons décrits mais s'arrête aux genres, n'incluant pas les espèces. Il ne sera donc pas facile de retrouver un taxon qui change de genre d'ici quelques années sans un minimum de connaissances.

The Rise of Reptiles comprend 236 illustrations en couleur (photographies et schémas de pièces ostéologiques fossiles et reptiles actuels principalement) et 120 en noir et blanc (divers dessins de pièces ostéologiques ou de squelettes complets). Notons toutefois que la quasi-totalité de ces figures ne sont pas localisées géographiquement ce qui me gêne. Savoir si un fossile est asiatique, africain ou américain, par exemple, est important. De plus, malgré cette richesse iconographique, on ne trouve absolument aucune carte de répartition ou de localisation dans tout l'ouvrage. Même la dérive des continents n'est pas illustrée. Ceci semble ahurissant ! C'est une grave lacune. La rareté des informations géographiques se reflète également dans les textes qui sont en grande majorité descriptifs. Ils sont axés sur la présentation minutieuse des pièces ostéologiques, des synapomorphies des clades identifiés et sur les relations phylogénétiques des taxons considérés, n'accordant que peu d'importance à leur répartition et à leur phylogéographie. C'est l'une des principales lacunes de ce livre. Les textes sont clairs mais il est souvent difficile pour le non-spécialiste de savoir où se situe un groupe concerné dans la phylogénie globale des Reptilia. Un petit schéma pour le localiser à chaque fois aurait été utile. J'aurais souhaité avoir plus de subdivisions dans le texte présentant chaque taxon, par exemple « taille », « répartition », « écologie », « habitat », « alimentation ». J'aurais également apprécié un petit résumé à la fin de chaque chapitre.

Malgré ces quelques remarques et regrets, ce livre est une œuvre monumentale qui servira sans aucun doute de référence pour longtemps. C'est un travail colossal qui permet de retrouver l'information cherchée, bref un véritable outil de travail à conserver à portée de main, très proche de son bureau, car il sera utile, très souvent.

¹⁰ *Chelonii Brongniart, 1800 en fait, comme l'ont démontré Bour & Dubois (1984).*

Bour R. & Dubois A. 1984 - Nomenclature ordinale et familiale des tortues (Reptilia). *Stud. Geol. Salmant. Stud. Palaeochel. I, vol especial 1*: 77-86.

BIBLIOGRAPHIE

Caldwell M.W. 2020 – The Origin of Snakes: Morphology and the Fossil Record. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida. xxv + 299 p.

Carroll R.L. 1988 – Vertebrate paleontology and evolution. W.H. Freeman, New York. 698 p.

Colbert E.H. & Germann J.C. 1945 – The dinosaur book: the ruling reptiles and their relatives. American Museum of Natural History, New York, NY. 156 p.

Fraser N.C. & Sues H.-D. 1994 – In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods. Cambridge University Press. 448 p.

Janvier P. 1973 – Le monde des reptiles. Albin Michel. 268 p.

Romer A.S. 1956 – Osteology of the reptiles. University of Chicago Press, Chicago. xxi + 772 p.

Sues H.-D. & Fraser N.C. 2010 – Triassic life on land. The great transition. Columbia University Press. 224 p.