

Systematique et phylogénie des Paramomyidés européens (Éocène - Pléiadapiformes, mammifères)

Thèse soutenue par : Adeline AUMONT

le 30 septembre 2003

Résumé :

La famille des Paramomyidés a une vaste répartition spatio-temporelle (Amérique du Nord, Europe et Asie ; Paléocène inférieur - Eocène moyen). En Amérique du Nord, celle-ci a été bien étudiée (5 genres, 15 espèces ; Paléocène inférieur - Eocène moyen) bien qu'une controverse sur la systématique des Paramomyidés ait été introduit par Ivy et Robinson (1994). En Europe, leur diversité est moindre (1 genre, 4 espèces ; Eocène inférieur à moyen). Les deux premières espèces de Paramomyidés, " Phenacolemur " lapparenti et " P. " fuscus, sont décrites par Russell et ses collaborateurs (1967). Depuis, les découvertes de nouveaux gisements ont permis l'accumulation de matériel inédit, justifiant la présente étude. Les 21 gisements européens étudiés ont livré 667 dents de Paramomyidés. L'analyse des variations morphologiques et biométriques nous a permis de distinguer les variations intraspécifiques des variations interspécifiques. Les diagnoses de Russell et coll. (1967) ne correspondent pas aux variations observées mais les noms des espèces sont toujours valides, de nouvelles diagnoses d'*Arcius lapparenti* et *A. fuscus* sont proposées. Ces espèces sont co-occurrentes dans certaines localités du Bassin Parisien. Elles sont très proches mais les distances morphologique et biométrique entre elles varient d'un gisement à l'autre. Nous supposons qu'*Arcius fuscus* émerge par cladogénèse d'*Arcius lapparenti*. Une analyse cladistique, basée sur 46 caractères dentaires de Paramomyidés européens et nord-américains, est réalisée. Les résultats obtenus sont en accord avec notre hypothèse de cladogénèse. Le genre *Arcius* est bien monophylétique comme le supposait Godinot (1984). Le groupe-frère d'*Arcius* serait *Acidomomys*, genre nord-américain décrit par Bloch et coll. (2002). Des implications biochronologiques sont ensuite proposées notamment pour les gisements du Bassin Parisien.

Abstract :

North American paramomyids have been the subject of many studies since some paleontologists proposed them as sister-group of modern Dermoptera. In Europe, paramomyids have not been as intensely studied. Their first discovery in the Old World was in 1967 when Russell and collaborators described the two endemic species *Arcius lapparenti* and *A. fuscus*, based on scarce teeth. Today, the larger collections of European localities allow a reappraisal of these paramomyids. More than 650 teeth from 21 localities are studied. The high morphological variation and size range described for each locality are interpreted as the co-occurrence of two species. These two species keep their original names, *A. lapparenti* and *A. fuscus*, however new diagnoses are proposed. In some loci, these two species are difficult to differentiate, and in some other younger places, they can be clearly recognized. This pattern is interpreted as a cladogenesis. Morphological and biometrical variations through time are used for biochronology. Hence the biochronological meaning of the paramomyid fossil record is important and it appears to confirm previous biochronological hypotheses. A cladistic analysis is performed based on teeth of European and North American paramomyids. It is congruent with the cladogenetic hypothesis and *Arcius* is shown to be monophyletic. The sister-group of *Arcius* is the North American genus *Acidomomys*.

Différenciation morphologique et moléculaire des Elephantinae (Mammalia, Proboscidea) : statut systématique de l'éléphant d'Afrique de forêt, *Loxodonta africana cyclotis* (Matschie, 1900)

Thèse soutenue par : Régis DEBRUYNE

Le 12 décembre 2003

Résumé :

La thèse se propose de ré-évaluer la différenciation taxinomique à l'intérieur de la sous-famille monophylétique des Elephantinae Gray, 1821. Deux niveaux d'intégration différents sont envisagés. La divergence au sein des éléphants d'Afrique est analysée, entre deux formes lassiquement reconnues comme des sous-espèces : *Loxodonta africana africana* (Blumenbach, 1792), l'éléphant de savane et *Loxodonta africana cyclotis* (Matschie, 1900), l'éléphant de forêt. Cette question est abordée sous l'angle bibliographique, morpho-anatomique et moléculaire. La comparaison des morphotypes révèle qu'une partition morphologique et morphométrique existe entre les cyclotis et les africana, les éléphants de forêt apparaissant comme morphologiquement plus primitifs que leurs homologues de savane : une hétérochronie du développement est mise en évidence (cyclotis retardé par rapport à africana) qui rend compte de la différenciation morphologique des deux formes. La comparaison avec les résultats moléculaires suggère que cette partition morphologique n'est pas associée à une spéciation : la partition moléculaire de deux formes est très incomplète et suggère des croisements récurrents dans la zone de rencontre de leur aire de distribution, responsables d'une forte introgression mitochondriale. Le deuxième niveau d'analyse porte sur la différenciation entre les trois genres d'Elephantinae actuels - éléphants d'Afrique et d'Asie - ou subactuels - mammoth laineux - à partir d'une phylogénie moléculaire incluant des séquences d'ADN ancien de mammoth (dont le mammoth de Lyakhov, MNHN). L'analyse de toutes les séquences nucléotidiques disponibles de mammoths propose de façon unanime un rapprochement des mammoths avec les éléphants d'Afrique. L'hypothèse classique selon laquelle les éléphants d'Asie et les mammoths forment un clade est rejetée à partir des séquences mitochondriales, et des cas de contamination de séquences publiées sont envisagés pour rendre compte de l'apparente polyphylie des séquences de mammoths. La généralisation de l'hypothèse de paedomorphose des éléphants d'Afrique parmi les Elephantinae pourrait expliquer la non congruence des données morphologiques classiques avec les résultats mitochondriaux.

Abstract :

The PhD thesis aims at re-examining the taxonomic differentiation among the monophyletic subfamily Elephantinae GRAY, 1821. Two different integration levels are examined. The divergence among African elephants is analysed, between two forms classically recognized as subspecies: *Loxodonta africana africana* (BLUMENBACH, 1792), the savannah elephant, and *Loxodonta africana cyclotis* (MATSCHIE, 1900), the forest elephant. This issue is revised through bibliography, morphological, anatomical and molecular traits. The comparison of the morphotypes reveals that a morphological and morphometrical division exists between cyclotis and africana, the forest elephants being deemed more primitive than their savannah

relatives: a heterochrony is evidenced (retardation of cyclotis in relation to africana) that accounts for the morphological differentiation of the two forms. The comparison with molecular results suggests that this morphological partitioning is not linked to a speciation event: the molecular partitioning of the two forms is fairly incomplete and suggests recurrent crossing where their ranges intersect, being responsible for a strong mitochondrial introgression. The second level analysed concerns the differentiation between the three genera of extant - African and Asian elephants - or fossil - woolly mammoth - Elephantinae through a molecular phylogeny including sequences of ancient DNA of mammoth (of which the Lyakhov mammoth, MNHN). The analysis of all available nucleotidic sequences of mammoths unambiguously supports a grouping of mammoths with African elephants in a clade. The prevalent hypothesis which conveys that Asian elephants and mammoths form a clade is rejected from mitochondrial sequences and several cases of cross-contamination are assumed for formerly published sequences which account for the apparent polyphyly of the mammoths. The generalization of the paedomorphosis hypothesis of African elephants among Elephantinae could explain the incongruence of classical morphological data and mitochondrial results.

Étude anatomique des genres *Kujdanowiaspis* Stensiö 1942 et *Erikaspis* nov. gen. (Placodermi Arthrodira " Actinolepida ") du Dévonien inférieur de Podolie (Ukraine) : nouvelle proposition de la phylogénie des Arthrodira

Thèse soutenue par : Vincent DUPRET

Le 18 décembre 2003

Résumé :

Le statut phylogénétique des " Actinolepida " (Placodermi Arthrodira) demeurait ambigu. L'étude de matériel du Dévonien inférieur de Podolie (Ukraine) est prétexte à une analyse phylogénétique pour résoudre les relations de parenté entre les Actinolépides et les autres Arthrodirés, les Phyllolepida, Wuttagoonaspis et Antarctaspis. *Kujdanowiaspis podolica* (Brotzen, 1934), *K. buczacziensis* (Brotzen, 1934) et *Erikaspis* nov. gen. *zychi* (Stensiö, 1945) sont décrits anatomiquement, et de nouvelles diagnoses sont proposées. Une attention particulière est portée à la région axillaire du scapulocoracoïde et à un nouvel élément cartilagineux de la colonne vertébrale appelé " suprasynarcual ". Les Actinolepida forment un groupe paraphylétique. Deux clades sont identifiables : la famille des Actinolepididae Gross 1940 et la super-famille des Kujdanowiaspididea Berg 1955. Les Phyllolepida sont le clade-frère des Phlyctaenioidei et sont éloignés phylogénétiquement de Wuttagoonaspis et d'Antarctaspis.

Abstract :

The phylogenetical status of the "Actinolepida" (Placodermi Arthrodira) remained ambiguous. The study of some unpublished material from the Early Devonian of Podolia (Ukraine) has led to a new phylogenetic analysis in order to work out the relationships between the actinolepids and the other arthrodirés, as well as the Phyllolepida, Wuttagoonaspis and Antarctaspis. *Kujdanowiaspis podolica* (Brotzen, 1934), *K. buczacziensis* (Brotzen, 1934) and *Erikaspis* nov. gen. *zychi* (Stensiö, 1945) are the subject of an anatomical description and new diagnoses are proposed. Peculiar attention is paid to the axillar area of the scapulocoracoid, and to a new chondrified element of the vertebral column called "suprasynarcual". The Actinolepida are a paraphyletic group. Two clades are distinguished: the family Actinolepididae Gross 1940 and the super-family Kujdanowiaspididea Berg 1955. The Phyllolepida are sister-group of the Phlyctaenioidei, and are distance from Wuttagoonaspis and Antarctaspis.

Le groupe « Palaeochelys sensu lato - Mauremys » dans le contexte systématique des Testudinoidea aquatiques du Tertiaire d'Europe occidentale. Apports à la biostratigraphie et à la paléobiogéographie.

Thèse soutenue par : Sophie HERVET

le 1^{er} juillet 2003

Résumé :

Parmi les Testudinoidea (sensu Gaffney & Meylan, 1988 ; Chelonii, Cryptodira) aquatiques du Tertiaire d'Europe occidentale, le groupe " Palaeochelys sensu lato α Mauremys " est défini ainsi que celui des " Ptychogasteridae ", ces groupes sont replacés dans leur contexte paléobiogéographique. Les taxons du complexe " Palaeochelys sensu lato α Mauremys " auparavant rapportés à Ocadia, Palaeochelys, Clemmys, Emys...sont redéfinis, de nouveaux taxons sont décrits ainsi que de nouveaux taxons de " Ptychogasteridae ". Le cadre systématique et phylogénétique des Testudinoidea est étudié, les différentes phylogénies proposées (Hirayama, 1985 ; Gaffney & Meylan, 1988) sont critiquées, des hypothèses sont envisagées. Deux analyses de parcimonie sont effectuées avec 30 taxons terminaux du groupe " Palaeochelys sensu lato α Mauremys " et deux extra-groupes (Platysternon megacephalum et Elkemys australis) ; 54 caractères anatomiques de la carapace sont décrits. Une hypothèse alternative de relations phylogénétiques (non informatisée) est proposée à l'issu des résultats obtenus pour ce groupe. Un catalogue actualisé des gisements tertiaires français à chéloniens est donné. La répartition biostratigraphique et paléobiogéographique des différents groupes de chéloniens continentaux est étudiée montrant l'intérêt paléoenvironnemental et paléoécologique de ceux-ci et leurs limites biostratigraphiques.

Abstract :

Among freshwater Testudinoidea (sensu Gaffney & Meylan, 1988; Chelonii, Cryptodira) from the Tertiary of Western Europe, the "Palaeochelys sensu lato - Mauremys" group is defined, as is the "Ptychogasteridae" group, these groups are also re-considered in their paleobiogeographical context. Taxa from the "Palaeochelys sensu lato - Mauremys" complex, previously referred to Ocadia, Palaeochelys, Clemmys, Emys... are redefined, and new taxa are described as well as new taxa of "Ptychogasteridae". The systematics and phylogeny of the Testudinoidea are studied, various phylogenies (Hirayama, 1985; Gaffney & Meylan, 1988) are discussed, new hypotheses are suggested. Two analyses of parsimony are made with 30 terminal taxa for the "Palaeochelys sensu lato - Mauremys" group and two outgroups (Platysternon megacephalum and Elkemys australis); 54 anatomical characters are described. An alternative hypothesis of phylogenetic relationships (not computerized) is proposed. An updated catalogue of the French Tertiary localities bearing chelonians is provided. The biostratigraphic and paleobiogeographical distribution of the various continental chelonian groups is studied, showing the palaeoenvironmental and paleoecological significance of chelonians and the limits of their biostratigraphic significance.

Le passage Jurassique/Crétacé : Événements instantanés, variations climatiques enregistrées dans les faciès purbeckiens français (Boulonnais, Charentes) et anglais (Dorset). Comparaison avec le domaine téthysien

Thèse soutenue par : Johann SCHNYDER

Le 5 juillet 2003

Résumé :

Comme d'autres grandes limites stratigraphiques, le passage Jurassique/Crétacé est caractérisé par un ensemble d'événements : une chute du niveau marin relatif à grande échelle, des variations climatiques et plusieurs cratères d'impact de grande taille.

La chute du niveau marin relatif a conduit en Europe au développement généralisé, au Jurassique terminal/Crétacé basal, de faciès régressifs proximaux, souvent évaporitiques, appelés faciès purbeckiens. Une variation climatique importante est établie par des données géochimiques, paléontologiques et minéralogiques. Elle s'enregistre par un important décalage vers le nord de zones sèches au Jurassique terminal suivi par un retour de conditions plus humides au Crétacé basal. Trois cratères d'impact principaux sont connus à ce jour, en Mer de Barents (Mjølnir), en Afrique du Sud (Morokweng) et en Australie (Gosses Bluff). Récemment, des dépôts sédimentaires particuliers du Boulonnais ont été interprétés comme étant dus à un tsunami, peut-être lié à l'impact de Mjølnir. Assez peu d'études s'étant intéressées aux faciès purbeckiens français du Boulonnais et des Charentes, il a paru judicieux, dans le cadre général des événements marquant une limite stratigraphique, d'entreprendre une étude de ces faciès centrée sur l'évolution climatique et d'examiner l'hypothèse du tsunami et les corrélations proposées avec des niveaux d'autres régions.

L'hypothèse du tsunami est confirmée, mais les équivalences proposées avec d'autres niveaux sont rejetées. Aucune donnée nouvelle ne permet de lier ou non cet événement à l'impact de Mjølnir. Les faciès purbeckiens étudiés sont replacés dans la logique générale de la variation climatique. De manière à étudier cette variation à l'échelle globale, un transect de coupes N-S, allant de l'Angleterre à la Tunisie, avec quelques points orientaux en Russie a été étudié, en intégrant des données variées (minéralogie des argiles, susceptibilité magnétique, abondances relatives des pollens de Classopollis), centrées sur la part détritique terrigène du sédiment. Une courbe des fluctuations des abondances des pollens de Classopollis, interprétée en termes climatiques de l'Oxfordien moyen jusqu'au Berriasien a été établie en France. Une comparaison a été faite avec des données d'éléments traces et d'isotopes stables du carbone dans des coupes pélagiques du Bassin du Sud-Est. L'ensemble des données, comparées avec des données bibliographiques de régions voisines, permet de lier cycle hydrologique et cycle du carbone et variations du niveau marin, au cours de la variation climatique.