

Géochimie des sédiments du bassin de Cariaco (Venezuela) dans le contexte de la dernière transition glaciaire-interglaciaire. Processus de sédimentation et préservation de la matière organique.

Thèse soutenue par : Mylène AYCARD

le 1er octobre 2004

Résumé :

Parce qu'il est directement sous influence de la zone de convergence intertropicale, avec alternance de deux saisons très marquées, un upwelling se développe, pendant l'hiver boréal, dans les eaux de surface du bassin de Cariaco (Venezuela). La stagnation des eaux de fond associée à une forte production primaire, pendant le fonctionnement optimal de l'upwelling, est à l'origine d'un processus d'eutrophisation conduisant à un dégagement d'H₂S dans la colonne d'eau, sensible à partir de 300 m de profondeur. Cette dynamique s'est mise en place au moment de la remontée du niveau marin à la fin du Dernier Maximum Glaciaire et s'est aggravée au début du Younger Dryas, il y a 12600 ans cal. BP avec le développement des conditions anoxiques dans la tranche d'eau. Le bassin de Cariaco est donc actuellement caractérisé par une forte accumulation de matière organique dans ses sédiments.

L'objectif était de (1) d'analyser les sédiments dans le but de comprendre l'impact des variations climatiques sur les facteurs qui contrôlent le stockage de la matière organique dans le bassin de Cariaco. Et (2) de caractériser les processus de préservation de la matière organique suivant une approche pluridisciplinaire alliant des observations microscopiques à une étude géochimique détaillée (spectroscopique et pyrolytique). Les échantillons étudiés proviennent de la carotte ODP 165 1002C 1H prélevés au cours du Leg 165.

La première partie de cette thèse est consacrée à une analyse géochimique globale des sédiments dans le but de comprendre les facteurs (océanologiques, climatiques et biogéochimiques) qui contrôlent le stockage de la matière organique dans les sédiments du bassin de Cariaco. Les résultats obtenus nous ont permis de faire une reconstitution paléoclimatique à haute résolution des 16 derniers milliers d'années à partir de l'enregistrement de la teneur et du taux d'accumulation du Corg dans le sédiment. Le résultat majeur obtenu est que dans le site exceptionnel du bassin de Cariaco la matière organique se révèle être un marqueur paléoclimatique d'aussi grande qualité que les isotopes stables de l'oxygène.

Une étude géochimique détaillée de la matière organique de cinq échantillons révèle l'origine

essentiellement phytoplanctonique de la matière organique, ainsi qu'une faible contribution d'origine bactérienne, alors que la matière organique dérivée de végétaux supérieurs est négligeable. Un examen détaillé de la matière organique, par une étude spectroscopique, puis pyrolytique, a permis de montrer que le proto-kérogène, ou matière organique insoluble non hydrolysable, est essentiellement constitué de géomacromolécules, ou mélanoidines, formée par une réaction de condensation de matériel dérivé de protéines et de polysaccharides dégradés associées à des lipides fonctionnalisés. Des thermochemolyses TMAH ont également permis de montrer que des protéines avaient été préservées par encapsulation dans la fraction de la matière organique la plus réfractaire. Enfin, le processus de sulfuration naturelle est d'ampleur très modérée, et ce malgré des conditions de sédimentation *a priori* favorables, *i.e.* présence d'une anoxie de la colonne d'eau et intense sulfato-réduction. Cependant, la proportion de composés

organo-soufrés tend à augmenter avec le temps. Ainsi, il apparaît que le processus de sulfuration naturelle se produit sur un intervalle de temps long, à l'inverse de la dégradation-recondensation qui paraît finie même pour l'échantillon le plus récent (ca. 800 ans). Une étude détaillée des composés organo-soufrés a permis d'approcher la cinétique de ces processus, et révèle que les polysaccharides incorporent le soufre plus rapidement que les lipides. En effet, la matière organique sulfurée identifiée dans l'échantillon le plus récent est essentiellement dérivée de carbohydrates. En revanche, la proportion de lipides sulfurés dans les proto-kérogènes tend à augmenter dans les échantillons les plus anciens traduisant une meilleure résistance des lipides à la reminéralisation par rapport aux carbohydrates. La combinaison d'une étude géochimique globale des sédiments bruts, couplée à l'étude géochimique moléculaire approfondie de la matière organique permet de proposer un modèle de dépôt de la matière organique dans cadre climatique parfaitement contraint.

Abstract :

The Cariaco basin is directly under the influence of the intertropical convergence zone (ITCZ), in the present-day climatic pattern. Climate control is induced by the annual north-south migration of the ITCZ. When it is farthest south (boreal winter) strong trade wind induce a strong upwelling. At the end of the Last Glacial Maximum, rapid sea level rise was efficient to establish a direct surface connection between the open sea and the Cariaco Basin, allowing Ekman pumping over the basin. Consequently, increase in productivity and higher rates of organic detritus rain have increased oxygen consumption in the deep water of the Cariaco basin to the point where anoxic conditions have quickly developed since 12.6 ky cal. BP. The Cariaco Basin is indeed known to be the second largest anoxic basin, in the world just after the Black Sea, characterised by a relatively high content of organic matter in the sediments and euxinic (anoxic and sulphidic) conditions in the water column under 300 m. The present study focuses on sediments samples from core 165 1002C 1H recovered by the ODP leg 165.

We first performed a detailed study of the bulk sediments and its organic content to understand the factors controlling the storage of organic matter in the Cariaco Basin sediments. The total organic carbon content and its accumulation rate afforded a high-resolution climatic reconstruction over a time interval (0-16 kys cal. BP) that encompasses the last deglaciation and the Holocene. Our major result is that the organic content in the Cariaco basin mimics the isotopic record of the Greenland ice sheet. Indeed, in the Cariaco basin the organic content was to record paleoclimatic changes as does the oxygen isotopic record.

A detailed study of the organic content of selected samples revealed an autochthonous origin

of the organic matter, with a major contribution of microalgal material and a minor contribution of bacteria while continental organic matter contribution is negligible. The proto-kerogen, i.e. the insoluble and nonhydrolysable organic matter, were examined *via* a combination of microscopic, spectroscopic (FTIR, ¹³C NMR) and pyrolytic (Curie point pyrolysis and TMAH thermochemolysis) methods. These proto-kerogens were chiefly formed *via* the random condensation of degradation products of proteinaceous and polysaccharidic components and of various functionalised lipids, including pigments-derived compounds, condensed to the resulting macromolecular structures. TMAH Thermochemolysis has also revealed the presence of proteinaceous moieties preserved by encapsulation in the macromolecular structure of the refractory organic matter. The natural sulphurisation pathway only afforded a minor contribution, in spite of the conditions prevailing in the water column and the

sediments that correspond to those generally considered as especially favourable to the formation of organic sulphurised compounds. However, the contribution of sulphurised moieties in the proto-kerogens substantially increases with depth due to continued sulphurisation in the considered time interval whereas the degradation-recondensation is almost completed for the youngest samples (ca. 800 years cal. BP). Detailed studies of organic sulphur compounds revealed a major contribution of sulphured carbohydrates in the sulphur-containing moieties of the proto-kerogen of the shallowest sample. In contrast, sulphurised lipids occur in the other proto-kerogens. Moreover, their contribution relative to sulphurised carbohydrates increases with depth, probably due to the high resistance to mineralization of lipids compared to carbohydrates.

The combination of bulk and detailed molecular geochemical detailed studies allows to establish a model for organic matter sedimentation in a highly constraint climatic pattern.

Sédimentation organique profonde associée au système d'upwelling du courant du Benguela (Atlantique sud-est). Facteurs de contrôle à l'échelle de la marge au cours du Quaternaire

Thèse soutenue par : Raphaël BLANKE

le 15 décembre 2004

Résumé:

La marge Sud-Est Atlantique a été le siège d'une accumulation très importante de carbone organique durant les derniers cycles climatiques : les teneurs y sont parmi les plus élevées du monde pour des sédiments océaniques (de 5 à 18-20% à 1000 m de profondeur, de 0,5% à 8% à 3500 m). Ces accumulations sont liées à l'intense activité des cellules d'upwelling associées au système du Courant du Benguela, elles-mêmes fonctions de l'intensité des alizés circulant le long de la côte.

Une étude a été réalisée sur des carottes réparties le long de la marge, entre le Dernier Maximum Glaciaire (DMG) et l'Optimum Climatique Holocène (OCH), *dans le but de comprendre et contraindre les différents facteurs à l'origine de cette importante sédimentation organique profonde*. Les résultats acquis par différentes méthodes (pyrolyse Rock-Eval, spectrométrie Infra Rouge à Transformée de Fourier, observation de lames de palynofaciès...) montrent un enrichissement général du contenu organique des sédiments au DMG par rapport à l'OCH. Cet enrichissement n'est pas homogène, et présente des valeurs maximales à l'aplomb des cellules d'upwelling les plus actives (Lüderitz et Walvis Bay). Il existe une corrélation négative entre le pourcentage de carbone organique total et celui des carbonates, due d'une part à la dilution de la matière organique par la fraction minérale, et d'autre part à la dissolution des carbonates lors de la biodégradation de la matière organique. La distribution de la silice biogène répond plus aux variations de facteurs externes plutôt qu'à la productivité différentielle des cellules d'upwelling. Les études optiques des constituants organiques ont permis l'identification de deux types de matière organique amorphe : un type granulaire, floconneux, et un type gélifié. Le type gélifié est associé aux cellules les plus actives (Lüderitz et Walvis Bay) et caractérisé par un processus de préservation par sulfuration naturelle, le type granulaire, associé à un processus d'adsorption sur des particules argileuses, se rencontre au niveau des cellules relativement moins actives. Ces différents résultats mettent en évidence des modulations de l'enregistrement organique durant la transition DMG/OCH, contrôlées par des processus internes et externes au système d'upwelling. Les deux paramètres majeurs étant la variabilité de l'intensité de la productivité se développant dans la zone photique, et la migration des dépôts lors de la transgression marine associée au réchauffement global. Les processus externes sont principalement liés aux différents apports de masses d'eaux via le Nord (Courant d'Angola) et le Sud (Courant des Aiguilles, Courant Antarctique Intermédiaire). La détermination du potentiel pétrolier de ces sédiments montre que la zone de haute productivité de Lüderitz peut potentiellement être à l'origine du dépôt de roches mères d'hydrocarbures parmi les plus productives au monde. Une comparaison avec un cycle de même nature mais plus ancien (Pléistocène) a été faite après l'étude d'une carotte du leg ODP 175-1084. Les résultats acquis, complétés par des données sur les biomarqueurs, nous ont permis de supposer un type de fonctionnement très différent de celui mis en évidence au Quaternaire terminal. Celui-ci est associé au rôle prépondérant des apports détritiques dans la sédimentation organique et inorganique sur le site de Lüderitz au Pléistocène basal, ainsi qu'à l'existence d'un changement climatique majeur, caractérisé par un pic de productivité associé à des organismes siliceux (diatomées) puis carbonaté (coccolithes).

Le genre *Hymenophyllum* Sm. (Hymenophyllaceae, Filicopsida) : systématique phylogénétique, évolution morphologique et histoire biogéographique

Thèse soutenue par : Sabine HENNEQUIN

le 9 janvier 2004

Résumé :

Le genre *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae, Filicopsida) comprend environ 350 espèces épiphytes dans les forêts humides tropicales ou tempérées. Une étude systématique est conduite en utilisant des données anatomo-morphologiques, cytologiques et moléculaires. Trois méthodes de codage des indels sont également testées. Les résultats impliquent la monophylie d'un genre *Hymenophyllum* incluant les genres monospécifiques problématiques de la famille, ainsi que des taxons précédemment inclus dans le genre frère *Trichomanes*. Les taxons de rang infragénériques classiquement définis ne sont que partiellement retrouvés, remettant en question les différentes classifications du genre. L'étude de l'évolution morphologique permet de ré-évaluer l'importance de certains caractères morphologiques, parfois sous-exploités, et de la cytologie pour la systématique du groupe. Enfin, un scénario biogéographique est proposé en vue d'expliquer la répartition particulière du genre.

Mots-clés : Hymenophyllum, Hymenophyllaceae, phylogénie, évolution morphologique, histoire biogéographique, indels, épiphytisme, indels, rbcL, accD, rbcL-accD, rps4, rps4-trnS.

Abstract :

The genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae, Filicopsida) includes about 350 species growing as epiphytes in wet tropical to temperate forests. A phylogenetic analysis was carried out using morphological, anatomical, cytological, and chloroplast nucleotide sequence data. Three gap-coding methods were tested. The genus *Hymenophyllum* was resolved as monophyletic and includes the problematic segregate genera of the family as well as a few taxa formerly included in the sister genus *Trichomanes*. Although some of the phylogenetic associations that were previously proposed within *Hymenophyllum* s.l., are supported here, many traditionally defined infrageneric taxa are not resolved as monophyletic. Studying the evolution of morphological and cytological characters allowed the re-evaluation of their systematic importance. Finally, a biogeographic scenario is proposed to explain the disjunct distribution patterns observed in the genus.

Keywords : Hymenophyllum, Hymenophyllaceae, phylogeny, morphological evolution, biogeographical history, gaps, epiphytism, rbcL, accD, rbcL-accD, rps4, rps4-trnS.

Etude des crocodyliformes fini Crétacé-Paléogène du bassin des Oulad Abdoun (Maroc) et comparaison avec les faunes africaines contemporaines : systématique, phylogénie et paléobiogéographie.

Thèse soutenue par : Stéphane JOUVE

le 29 juin 2004

Résumé :

Grâce à un intense travail de terrain entrepris au printemps 2000 dans le cadre d'une collaboration entre différents organismes français et marocains, de nombreux restes de **Crocodyliformes** ont été mis au jour dans les dépôts marins phosphatés du **Crétacé** et Paléogène du Bassin **des** Oulad Abdoun du Maroc. Deux taxons ont été trouvés dans ces dépôts, les eusuchiens et les dyrosaures, représentés respectivement par quatre et huit espèces. Parmi les eusuchiens on peut noter la présence de trois gavialoïdes dont un thoracosaur, dont c'est d'ailleurs la première description en Afrique. Une analyse phylogénétique révèle que Thoracosaurus est un taxon monophylétique, et que Maroccosuchus zennaroi, un eusuchien **des** phosphates marocains déjà décrit mais enrichi de nouveau matériel, est le plus primitif **des** tomistominés. Les Dyrosauridae constituent un groupe dont les représentants étaient jusque là très mal connus. Ainsi, une révision taxonomique montre que " Hyposaurus " bequaerti doit être réattribué au genre Congosaurus, que Hyposaurus wilsoni, H. nopcsai et Rhabdognathus rarus sont **des** nomina dubia, et que deux crânes de Rhabdognathus sont attribués à deux nouvelles espèces. Trois nouveaux dyrosauridés **des** phosphates marocains sont décrits, et l'analyse phylogénétique **des** Dyrosauridae dans le contexte **des Crocodyliformes** montre la persistance **des** problèmes liés à la convergence **des** formes longirostres dans les analyses phylogénétiques. La diversité observée dans le Bassin **des** Oulad Abdoun montre une forte diversification au Paléocène, alors que les **crocodyliformes** y sont extrêmement rares au Maastrichtien. Ainsi, n'ont-ils apparemment pas subi l'influence de la crise K-T, mais plutôt profité de la disparition **des** autres reptiles marins pour coloniser la majeure partie de leurs niches écologiques **dès** le Paléocène.

Abstract :

Thanks to an intensive field work undertaken in spring 2000 with the collaboration between various French and Moroccan organisations, numerous **Crocodyliformes** remains has been recovered from the phosphatic marine layers from the Cretaceous and Paleogene of the Oulad Abdoun Basin, Morocco. Two taxa have been found in these deposits, eusuchians and dyrosaurids, represented by four and eight species respectively. Among eusuchians, the occurrence of three gavialoids can be noted. One is a thoracosaur, which are reported for the first time in Africa. A phylogenetic analysis reveals that Thoracosaurus is a monophyletic taxa, and Maroccosuchus zennaroi, a previously described eusuchian from the phosphates of Morocco but completed with new material, is the most primitive tomistomine. Until know, the dyrosaurids formed a poorly known taxa. A taxonomic revision shows that "Hyposaurus" bequaerti should be transferred to Congosaurus, that Hyposaurus wilsoni, H. nopcsai and Rhabdognathus rarus are nomina dubia, and that two skulls

from *Rhabdognathus* are two new species. Three new dyrosaurids from Morocco are described, and a phylogenetic analysis of Dyrosauridae within the **Crocodyliformes** setting shows that convergences due to the longirostrine morphology remain problematic in phylogenetic analyses. The diversity observed in the Oulad Abdoun Basin indicates a strong diversification during the Paleocene, whereas the **Crocodyliformes** were extremely rare during the Maastrichtian. Then, they have apparently not been affected by the K-T crisis, but probably have taken advantage of the other marine reptile disappearance, to colonise the main part of their ecological niches as soon as the Paleocene.

**Neogene Ctenodactylidae, Thryonomyidae, and Zapodidae (Rodentia)
from the Middle East : systematics, phylogeny, biostratigraphy,
palaeogeography, and palaeocology**

Thèse soutenue par : Raquel LOPEZ ANTONANZAS

le 7 septembre 2004

Résumé :

L'étude systématique de spécimens fossiles de trois familles de rongeurs de différents gisements du Miocène du Moyen-Orient a conduit à l'identification de cinq espèces dont quatre nouvelles: *Sayimys assarrarensis* (Ctenodactylidae), *Paraphiomys knolli* (Thryonomyidae) et *Arabosmintus isabellae* (Zapodidae) à As Sarrar (Arabie Saoudite) et *Sayimys giganteus* (Ctenodactylidae) à Hisarcik et Kësekoy (Turquie). Les relations phylogénétiques de ces espèces ont été évaluées par analyses cladistiques et ont permis d'émettre des hypothèses de paléophylogéographie. Cette étude nous fournit un excellent exemple des effets de la tectonique des plaques sur l'histoire d'un groupe animal. L'établissement d'un pont continental entre l'Afro-Arabie et l'Eurasie a rendu possible l'expansion de ces rongeurs sur une vaste étendue et la survenue de phénomènes de spéciation. Au Miocène, des taxons d'origines africaine (*Paraphiomys*) et asiatique (*Sayimys*, *Arabosminthus*) se sont côtoyés sur la plaque arabique.

Abstract :

The systematic study of fossil specimens of three rodent families from different Lower and Middle Miocene sites of the Middle East allowed to identify five species, among which four are new: *Sayimys assarrarensis* (Ctenodactylidae), *Paraphiomys knolli* (Thryonomyidae), and *Arabosmintus isabellae* (Zapodidae) from As Sarrar (Saudi Arabia), and *Sayimys giganteus* (Ctenodactylidae) from Hisarcik and Kësekoy (Turkey). The phylogenetic affinities of these species were evaluated by the mean of cladistic analyses and were used to express palaeophylogeographical hypotheses. This study provides us with an excellent example of the considerable impact of plate tectonics on the history of an animal group. The formation of a land bridge between Afro-Arabia and Eurasia allowed a vast expansion of these rodents and the appearance of speciation events. During the Miocene, taxa of Asian (*Sayimys*, *Arabosminthus*) and African (*Paraphiomys*) origins coexisted on the Arabic plate.

Les ptéraspidiformes (vertebrata, heterostraci) de la formation de Wood Bay (Dévonien inférieur, Spitsberg) : position phylogénétique, implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques

Thèse soutenue par : Vincent PERNEGRE

le 19 octobre 2004

Résumé :

Les Ptéraspidiformes de la Formation de Wood Bay révèlent une forte diversité. Doryaspis comprend 6 espèces; Gigantaspis 4 espèces; Xylaspis et le genre Woodfjordaspis nov. gen. sont monospécifiques. De ce travail sont tirés des assemblages (Ptéraspidiformes), dont le contenu permet des comparaisons avec l'échelle biostratigraphique (divisions fauniques). Une caractérisation de l'échelle lithostratigraphique est comparée à la précédente: le Membre de L'Austfjord est équivalent aux divisions de Sigurdfjellet-Kapp Kjeldsen; Le Membre du Dicksonfjord est équivalent à la division de Keltiefjellet. Les comparaisons avec l'Arctique russe permettent de corréliser les Formations de Spokojnaya (Severnaya Zemlya), des Monts Veselye (Novaya Zemlya) et les divisions de Sigurdfjellet-Kapp Kjeldsen. Ce travail permet la création de la sous-Province paléobiologique à Gigantaspis. L'analyse cladistique amène à revoir la classification, car la monophylie des "Protopteraspididae" n'est plus avérée. Par contre, celle des Protaspididae et Pteraspididae est confirmée. Les Gigantaspididae nov. fam. sont groupe-frère des Protaspididae.

Abstract :

The Pteraspidiformes of the Wood Bay Formation reveals an high diversity. Doryaspis is composed of 6 species ; Gigantaspis 4 species; Xylaspis and Woodfjordaspis nov. gen. are monospecifics. New faunal assemblages are proposed. They are correlated to the faunal divisions of the biostratigraphic scale of the formation. The lithostratigraphic scale is characterised too and compared with the preceding one. The Austfjorden member is equivalent to the Sigurdfjellet-Kapp Kjeldsen divisions, and the Dicksonfjord Member as equivalent to the Keltiefjellet division. Comparisons with the Russian Arctic allow to consider the Spokojnaya Formation (Severnaya Zemlya), the Mount Veselye Formation (Novaya Zemlya) and the Sigurdfjellet-Kapp Kjeldsen divisions (Svalbard) as equivalent. This proposition is completed by new sub-province named: Gigantaspis sub-Province. The cladistic analysis leads to a revision of the admitted classification, and does not support the monophyly of the "Protopteraspididae"; yet it confirms that of the Pteraspididae and Protaspididae. The Gigantaspididae nov. fam. is proposed as the sister-group of the Protaspididae