

**Le « Cetotheriidae » (mammalia, Cetacea, Mysticeti) de la Formation
Pisco (Miocène inférieur - Pliocène inférieur) de la côte péruvienne.
Relations phylogénétiques et affinités des « Cetotheriidae »**

Thèse soutenue par : Virginie BOUETEL

Le 22 avril 2005

Résumé :

Les mysticètes à fanons comprennent généralement quatre familles actuelles et une famille fossile: les Cetotheriidae s.l. Dépourvus des synapomorphies des mysticètes actuels, ces fossiles sont un groupe paraphylétique peu étudié. La description de trois nouveaux taxons fossiles (*Piscobalaena nana* et deux nouveaux genres) de la Formation Pisco (Néogène, Pérou) a mis en évidence de nouveaux caractères morphologiques. Les Balaenopteridae ont une stratégie de nutrition très particulière à laquelle sont associés des caractères morphologiques du crâne et du dentaire. Six taxons fossiles présentent certains de ces caractères. Ils pourraient donc être phylogénétiquement proches des ces derniers et avoir utilisé la même stratégie nutritionnelle. L'analyse cladistique de 54 caractères (crâne, région auditive et dentaire) de 25 taxons suggère que huit des 15 taxons fossiles étudiés forment un clade : les Cetotheriidae s.s. Son groupe-frère comprend les taxons actuels et cinq fossiles.

Abstract :

Baleen mysticetes traditionally comprise four living families and a fifth exclusively fossil family: the Cetotheriidae s.l.. New material (*Piscobalaena nana* and two new genera) from the Neogene Pisco Formation of Peru, yield new morphological data. Balaenopteridae have a peculiar feeding behaviour associated with some morphological characters of the skull and dentary. Six fossil taxa present similar morphologies. Thus they could be phylogenetically close to Balaenopteridae and could have used the same feeding behaviour. The cladistic analysis of 54 characters (skull, auditory area, dentary) of 25 taxa suggests that eight of the 15 studied Cetotheriidae s.l. constitute a clade: the Cetotheriidae s.s. Its sister-group includes the extant taxa and five fossil taxa.

Les premières phases de différenciation des proboscidiens : le rôle du *Barytherium grave* de Libye

Thèse soutenue par : Cyrille DELMER

le 4 octobre 2005

Résumé :

Le genre *Barytherium*, demeuré énigmatique depuis sa découverte dans le Fayûm, en Egypte, au début du 20^{ème} siècle, est ici révisé et sa position vis-à-vis des autres proboscidiens primitifs réévaluée au jour des vastes collections inédites découvertes à Dor El Talha, en Libye, ainsi que de quelques spécimens provenant du Fayûm demeurés inédits.

Comparés à l'holotype égyptien de *Barytherium grave*, ces spécimens présentent trop peu de variation pour être attribués à une nouvelle espèce. Par ailleurs, un dimorphisme sexuel important est mis en évidence chez ce taxon, en particulier au niveau de sa mandibule, lié à un développement variable de la taille des incisives inférieures. Ce travail met en évidence la singularité de l'anatomie de *B. grave*, qui, bien qu'étant le plus ancien proboscidien de taille comparable à celle des éléphants actuels, présente une morphologie et une posture très différente de la morphologie graviportale, aux autopodes sériés et digitigrades, partagée par tous les éléphantiformes. Sa posture apparaît en effet nettement plus cursoriale, avec des autopodes plantigrades et pseudo-sériés. Une posture comparable est retrouvée chez *Numidotherium koholense*, proboscidien primitif de l'Eocène moyen, dont la taille est pourtant significativement plus faible. Cette observation suggère un mode de vie et un habitat nettement différent de celui des éléphantiformes et éléphantoïdes.

Une analyse phylogénétique portant sur 226 caractères anatomiques (22 crâniens, 10 mandibulaires, 100 dentaires et 94 post-crâniens) appliqués aux téthythères primitifs est réalisée. Un biais issu de l'inclusion de l'embrithopode *Arsinoitherium* ainsi que de *Jozaria palustris*, souvent inclus parmi les téthythères, est mis en évidence dans cette analyse à l'aide du calcul d'indice de Bremer partitionnés : la grande divergence de la denture de l'un et la très faible connaissance de l'autre renforcent l'effet de la convergence entre ces taxons et les proboscidiens, voire les éléphantoïdes, brouillant ainsi le signal phylogénétique. Les deux hypothèses équi-parcimonieuses issues de l'analyse de référence incluant 15 taxons (deux taxons externes, un sirénien, un desmostylien, un anthracobunidé et 10 proboscidiens) confirme l'hypothèse de morphologie dentaire lophodonte ancestrale pour l'ordre des proboscidiens, suggérée depuis la découverte de *N. koholense* et *P. escuilliei*. Les deinothères apparaissent par ailleurs phylogénétiquement plus proches des éléphantiformes que des proboscidiens primitifs lophodontes stricts, et ce malgré leur denture très similaire à celle de ces derniers. Le genre *Moeritherium*, longtemps considéré comme le représentant le plus primitif des proboscidiens, se place ici en groupe-frère des éléphantiformes et des deinothères, sa forte ressemblance morphologique avec les siréniens apparaissant donc issue de convergences. Ce bilan des connaissances actuelles sur l'émergence et la diversification des téthythères mettent cependant en évidence la grande incertitude entourant les

relations phylogénétiques des taxons qui le composent, liée à la méconnaissance de leurs représentants les plus primitifs.

Mots clés : Tethytheria, Proboscidea, posture graviportale, analyse cladistique, phylogénie, indices de Bremer partitionnés

Abstract

The genus *Barytherium*, which remained enigmatic since its discovery at the beginning of the 20th century in the Fayûm, Egypt, is here re-evaluated together with its relationship with the other proboscideans, using the extensive and unpublished collections from Dor El Talha, Libya, together with ignored remains from the Fayûm.

Compared to the holotype of *Barytherium grave*, these specimen show insufficient variation to be attributed to a new species, and a strong sexual dimorphism is emphasized, especially on the mandible, related to a differential growth of the lower incisors. The singularity of the morphology of *B. grave* is here demonstrated : although being the oldest proboscideans showing a size close to that of extant Asian elephants, this taxon shows a morphology very different to that graviportal, with serial autopodes, posture shared by all elephantiformes. Its posture appears much more cursorial, with plantigrade and pseudo-serial autopodes, similar to that of *Numidotherium koholense*, a primitive proboscidean from the Middle Eocene of significantly smaller size. These differences suggest a way of life and habitat very different to that of elephantiformes and elephantoids.

A phylogenetical analysis including 226 anatomical characters (22 cranials, 10 mandibulars, 100 dentals and 97 post-cranials) controlled on the primitive téthythère is undertaken. A bias related to the inclusion of the embrithopod *Arsinoitherium* and of *Jozaria palustris*, often regarded as related to téthythères is demonstrated, using partial analyses and partitioned Bremer support: the strong divergence of the dentition of the first and the poor knowledge of the second emphasize the impact of their convergent morphology with the proboscideans, and sometimes the elephantoids, which blur the phylogenetic signal. The two most parsimonious hypotheses obtained in the reference analysis including 15 taxa (two outgroups, one sirenian, one desmostylian, one anthracobunid and 10 proboscideans) confirms the hypothesis of a strictly lophodonte dental ancestral morphotype for the order Proboscidea, which had risen from the discovery of *N. koholense* and *P. escuilliei*. Deinotheres are here closer to elephantiforms than to other strictly lophodont proboscideans, although their dentition appears to be very similar to theirs. More over, the genus *Moeritherium*, long regarded as the most primitive proboscidean, appear here as the sister-group of the elephantiforms and deinothères, its morphology very similar to that of sirenians being therefore regarded as convergent. This evaluation of the current available data of the emergence and diversification of the tethytheres confirms the ambiguity of the relationship between its composing taxa, related to the poor knowledge and sometimes the already derived morphology

La région auditive des métathériens (Mammalia, Metatheria) du Tertiaire inférieur d'Amérique du sud. Incidence sur l'origine phylogénétique et la systématique des Notometatheria (métathériens d'Australie et d'Amérique du sud)

Thèse soutenue par : Sandrine LADEVEZE

le 30 septembre 2005

Résumé :

La systématique des mammifères fossiles est principalement fondée sur les dents, lesquelles résistent bien à la fossilisation au contraire des os du crâne. Toutefois, les périotiques (os pairs de l'oreille) sont plus fréquents que ces derniers, et se sont avérés porteurs de signal phylogénétique significatif. Les gisements paléocènes de Tiupampa (Bolivie) et Itaboraí (Brésil) ont délivré respectivement des crânes de métathériens partiels ou complets, auxquels des périotiques sont associés (attribués aux pucadelphydés *Pucadelphys* et *Andinodelphys*), et de nombreux périotiques de métathériens isolés. Ces deux sites d'une grande richesse sont d'une importance majeure dans la compréhension de l'histoire évolutive des Notometatheria (métathériens d'Amérique du Sud et d'Australie) puisqu'ils représentent les plus anciens assemblages de métathériens sud-américains. Le présent travail consiste à étudier ces périotiques et tenter de les assigner à des taxons définis par leurs restes dentaires.

Des études morphométriques montrent que les proportions des molaires sont corrélées à celles des périotiques, cependant l'attribution d'un périotique isolé à un taxon défini par des dents demeure difficile.

Des analyses de parcimonie ont été menées sur des caractères de la région auditive, et sur la combinaison de caractères dentaires, crâniens et de la région auditive. Deux hypothèses s'affrontent : (i) les Notometatheria auraient divergé de taxons nord-américains et asiatiques, vers la fin du Crétacé, et seraient représentés par les borhyaenoïdes (dont *Mayulestes* de Tiupampa), groupe frère d'un clade regroupant le Type II d'Itaboraí, les pucadelphydés et les Marsupialia ; (ii) les "Notometatheria" seraient polyphylétiques, et une différenciation très précoce du groupe paraphylétique des "borhyaenoïdes" (excluant *Mayulestes*) serait survenue avant la divergence des métathériens du Crétacé laurasiatique des autres "notométathériens". Ces analyses ont également mis en évidence un conflit entre les caractères crâniens (et de la région auditive) et dentaires. La première analyse phylogénétique des métathériens des deux gisements (28 genres) a été conduite sur des caractères dentaires, et aboutit à une topologie faiblement résolue, discutée avec réserve du fait de la forte homoplasie affichée par les caractères dentaires.

Mots clés : *Metatheria, Tertiaire inférieur, Amérique du Sud, périotiques, systématique phylogénétique.*

Systématique phylogénétique du genre *Elaphoglossum* Schott ex J. Sm. (Elaphoglossaceae, Monilophytes) : approches morphologiques, moléculaires, et implications biogéographiques pour la région de l'Océan Indien

Thèse soutenue par : Germinal ROUHAN

le 8 décembre 2005

Résumé :

Elaphoglossum Schott ex J. Sm. (Elaphoglossaceae) est l'un des genres de Monilophytes les plus diversifiés. Il est constitué de plus de 600 espèces qui sont principalement des épiphytes des forêts denses humides tropicales. Cette grande diversité spécifique est paradoxalement associée à une morphologie générale simple et uniforme. Environ 80% des espèces se concentrent dans les Néotropiques.

L'objectif de cette Thèse est de proposer pour la première fois une hypothèse phylogénétique solide qui permette de clarifier la taxinomie du genre. Pour ce faire, des caractères morphologiques et moléculaires ont été analysés pour 123 espèces. Les résultats confirment la monophylie du genre et suggèrent la reconnaissance de 5 clades majeurs bien soutenus : *Lepidoglossa*, *Subulata*, *Squamipedia*, *Elaphoglossum*, *Amygdalifolia*. D'autre part, les résultats phylogénétiques sont utilisés dans une étude biogéographique pour expliquer la distribution actuelle du genre et plus particulièrement l'origine des taxons de l'Océan Indien, deuxième plus important centre de diversité. Compte tenu de l'âge de la radiation estimé ici au Cénozoïque, l'hypothèse avancée soutient qu'il s'est produit de multiples dispersions à longue distance depuis le centre de diversité actuel des Néotropiques vers la région paléotropicale de l'Afrique et de l'Océan Indien. Enfin, les taxons de cette dernière région font l'objet d'un essai de révision taxinomique.

Mots-clés : *Elaphoglossum*, *Elaphoglossaceae*, phylogénie, taxinomie, morphologie, biogéographie, dispersion à longue distance, Océan Indien, *trnL-trnF*, *rps4-trnS*.

Le nannoplancton calcaire au cours du Maastrichtien : aspects paléoécologiques et biostratigraphiques

Thèse soutenue par : Nicolas THIBAUT

le 15 décembre 2005

Résumé :

Une analyse à haute résolution de l'assemblage des nannofossiles calcaires a été réalisée sur 7 sites de différents bassins océaniques pour les basses et moyennes latitudes au Maastrichtien.

Les résultats montrent une évolution paléoécologique de l'assemblage conforme à l'évolution climatique proposée pour cet étage à partir de l'étude des isotopes stables avec deux épisodes de refroidissement marqués par les taxons d'eaux froides et les taxons liés à la fertilité entre 73 et 70Ma et 68,5 et 65,5 Ma. A la fin du Maastrichtien, un épisode de réchauffement intense est enregistré par l'acmé du taxon tropical *M. murus* tandis que l'augmentation de *M. decussata* traduit la mise en places de conditions stressantes.

L'évolution paléoécologique des nannofossiles calcaires au Maastrichtien montre que cet étage était caractérisé par une forte instabilité climatique et environnementale. Ces résultats devront être considérés pour une meilleure compréhension de leur extinction en masse à la limite K-P.