

Radiolaires jurassiques et crétacés de la couverture sédimentaire des ophiolites d'Arménie. Paléontologie et biostratigraphie

Thèse soutenue par : ASATRYAN Gayane

le 8 juillet 2010

Résumé :

Les ophiolites d'Arménie représentent les vestiges d'un domaine océanique téthysien situé entre l'Eurasie et le microcontinent Sud-Arménien. Les Radiolaires sont pratiquement les seuls fossiles préservés dans la couverture sédimentaire des ophiolites et ils peuvent ainsi apporter des contraintes temporelles précieuses sur leur évolution volcanique et géodynamique.

Le potentiel biochronologique des 137 morpho-espèces documentées dans cette étude a été appliqué sur huit affleurements clefs de radiolarites qui se trouvent en contact stratigraphique avec des laves ophiolitiques.

Les associations de radiolaires obtenues dans la zone ophiolitique de Vedi établissent que l'activité volcanique sous-marine a commencé au Bajocien (ou un peu avant) et a continué au moins jusqu'à l'Oxfordien supérieur/Kimméridgien inférieur.

Les âges obtenus dans la zone ophiolitique de Sevan établissent que la majorité des laves sous-marines se sont mises en place entre le Bajocien-Bathonien et l'Hauterivien-Aptien inférieur. Des tuffites intercalées aux radiolarites témoignent d'une activité volcanique subaérienne qui a eu lieu essentiellement durant le Jurassique supérieur (Oxfordien moyen à Berriasien inférieur). Des roches carbonatées d'eau peu profonde, déposées probablement au cours du Jurassique supérieur sur des îlots volcaniques océaniques, sont à l'origine des blocs de calcaires métriques qui ont glissé au sein des radiolarites, datées essentiellement du Crétacé inférieur.

Enfin, des radiolarites intercalées avec des laves alcalines suggèrent que l'événement de panache mantellique, mis en évidence par des auteurs précédents, a eu lieu au cours du Callovien-Kimméridgien inférieur.

Mots-clefs: Radiolaires, radiolarites, ophiolites, Arménie, Petit Caucase, Téthys

Abstract :

Jurassic and Cretaceous Radiolaria from the sedimentary cover of ophiolites in Armenia. Palaeontology and biostratigraphy

The ophiolite zones of Armenia represent the relics of a Tethyan oceanic realm that was situated between Eurasia and the south-Armenian Block, a micro-continent detached from Gondwana during the Late Palaeozoic – Early Mesozoic time. Radiolaria are in practice the only fossils preserved in the sedimentary cover of ophiolite complexes and they can thus provide important time constraints for their volcanic and geodynamic evolution. Two main ophiolitic zones are recognised in the Lesser Caucasus and they are linked to the evolution of the Neotethys ocean: 1) the Sevan-Akera zone, situated in the East and South-east of Lake Sevan, is the main suture zone 2) the Vedi ophiolitic unit, a large tectonic klippe, crops out in the South-east of the capital city Yerevan.

The biochronological potential of 137 radiolarian morphospecies documented in the present study was applied on eight key outcrops of radiolarites that are in direct stratigraphic contact with ophiolitic lavas.

The radiolarian assemblages obtained in the Vedi ophiolite zone establish that the submarine volcanic activity started during the Bajocian (or slightly earlier) and continued until at least the late Oxfordian/early Kimmeridgian.

The ages obtained in the Sevan ophiolitic zone suggest that the majority of submarine lavas were placed between the Bajocian-Bathonian and the Hauterivian-early

Aptian. Tuffites intercalated with radiolarian cherts are the record of a subaerial volcanic activity that took place essentially during the Late Jurassic (mid Oxfordian to early Berriasian). Shallow-water carbonate rocks, which probably accumulated during the Late Jurassic on oceanic volcanic islands, are the source of metric limestone blocks that slipped into radiolarian chert sequences, which are mainly early Cretaceous in age. Finally, radiolarites intercalated with alkaline lavas suggest that the mantle plume event, established by previous authors, took place during the Callovian-early Kimmeridgian.

Key-words: Radiolaria, radiolarites, ophiolites, Armenia, Lesser Caucasus, Tethys

Diversité microanatomique et histologique des os longs chez les tétrapodes : inférences paléobiologiques

Thèse soutenue par : Aurore CANOVILLE

le 22 novembre 2010

Résumé :

La relation entre la microanatomie osseuse et le mode de vie des tétrapodes (aquatique, amphibie, terrestre, aérien) a fait l'objet de nombreuses publications. Néanmoins, ces relations morpho-fonctionnelles ont souvent été établies sur des observations qualitatives. Nous avons donc tenté de poser les bases d'une microanatomie osseuse comparative quantifiée et statistiquement validée. Plus de 400 lames minces d'os longs d'une centaine d'espèces de tétrapodes actuels ont été analysées. Ces travaux confirment la relation entre la microanatomie et l'habitat chez les tétrapodes, et révèlent également la présence d'un signal phylogénétique significatif dans nos données. Les modèles mathématiques d'inférence du mode de vie ont un taux de succès élevé. Ces modèles ont été appliqués à 11 taxons permotriasiques dont le mode de vie est controversé dans la littérature.

Les sources potentielles d'erreurs et les limites d'application de nos modèles ont été évaluées. L'étude de séries de croissance osseuse chez le manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) nous a permis de mettre en évidence la variabilité intraspécifique et ontogénétique de la structure osseuse et d'en identifier les causes. Enfin, l'évolution des adaptations microanatomiques et histologiques lors du retour au milieu aquatique a été étudiée dans la lignée phylétique bien documentée des Sireniens. La pachyostose et l'ostéosclérose apparaissent indépendamment et peuvent être secondairement perdues chez certaines espèces. Toutefois, ces adaptations microanatomiques semblent précéder les changements morphologiques lors du retour au mode de vie aquatique. Ce résultat renforce la valeur heuristique de la microanatomie osseuse en paléoécologie.

Mots clés : microanatomie osseuse, mode de vie, tétrapodes, paléoécologie, biologie comparative, inférences, pachyostose, ostéosclérose, évolution

Taxonomie des ostracodes du Permien de Thaïlande centrale, nord orientale et occidentale: implications paléoenvironnementales et paléobiogéographiques

Thèse soutenue par : Anisong CHITNARIN

Le 7 mai 2010

Résumé :

Quinze coupes et deux localités de calcaires du Permien inférieur à moyen terminal appartenant au Groupe de Loei, Groupe de Saraburi et au Calcaire de Sai York (dans les régions de Loei, Petchabun, Nakhon Sawan-Lopburi et Kanchanaburi) ont été étudiées. Les calcaires qui ont été échantillonnés et traités par acétolyse à chaud, renferment de nombreux ostracodes. Ils appartiennent à 196 espèces et 41 genres. 29 espèces sont connues avec d'autres régions, 167 sont endémiques. Les assemblages d'ostracodes, comprenant des Bairdioidea, Kloedenellidae, Kirkbyidae, Hollinellidae, Paraparchitidea, Cytherideidae, Cavellinidae, Pachydomellidae, Aparchitidea, Coelonellidae et Polycopidae, sont typiquement des espèces marines peu profondes dans des environnements marins marginaux à de plate-forme externe. Les concentrations en oxygène dans l'eau, évaluées à partir des pourcentages d'ostracodes filtreurs vs détritivores, seraient approximativement de l'ordre de 5ml/l pour toutes les coupes. Vingt neuf espèces d'ostracodes sont reconnues dans d'autres régions de la Paléo-Téthys. Ces espèces sont benthiques et leurs larves ont le même mode de vie. L'indice de provincialisme suggère des relations étroites avec la Tunisie, la Chine du Sud, la Grèce, l'Oman, l'Italie, la Hongrie et Israël, en ordre décroissant. Les relations avec l'Amérique du Nord sont faibles. Les ostracodes peuvent avoir été transportés vers des régions éloignées par des courants de surfaces de l'est vers l'Ouest de la paléo-Téthys au cours du Permien. La présence d'espèces communes entre les régions de Loei, Phetchabun, et Nakhon Sawan-Lopburi suggèrent que les calcaires des groupes de Loei et de Saraburi se sont déposés dans des environnements marins peu profonds, peu éloignés les uns des autres, où les faunes d'ostracodes benthiques pouvaient se déplacer ou migrer.

Mots-clés : Ostracodes, Permien, Thaïlande, paléoécologie, paléoenvironnement, paléobiogéographie

Abstract :

Fifteen sections and two localities of Early to late Middle Permian limestones belonged to Loei Group, Saraburi Group, and Sai Yok Limestone (in Loei, Phetchabun, Nakhon Sawan-Lopburi, and Kanchanaburi areas) were investigated. Limestones were collected and processed by the hot acetolysis which yielded many ostracods. They are belonged to 196 species and 41 genera of which 29 species are known from other places, 167 species are endemic. The ostracod assemblages including Bairdioidea, Kloedenellidae, Kirkbyidae, Hollinellidae, Paraparchitidea, Cytherideidae, Cavellinidae, Pachydomellidae, Aparchitidea, Coelonellidae, and Polycopidae are typical shallow marine species from marginal marine to exterior platform environments. Oxygen concentration is approximately 5ml/l at all sections according to percentage of filter-feeding and deposit-feeding ostracods. Twenty-nine

ostracod species known from other Permian sites within Paleotethys region are benthic inhabitants and their larvae have the same way of life. Provincialism Index suggests close relationships with Tunisia, South China, Greece, Oman, Italy, Hungary, Israel, in decreasing order. The relationships with North American species are low. The ostracods could be carried to the remote sites by surface paleocurrents from east to west in Paleotethys realms during the Permian. Presence of common species between Loei, Phetchabun, and Nakhon Sawan-Lopburi areas suggest that limestones of Loei and Saraburi Groups were deposited in shallow marine environments not far from each other where benthic ostracod fauna was able to travel or migrate.

Intérêt systématique de l'étude des motifs colorés résiduels chez les mollusques du Cénozoïque d'Europe

Thèse soutenue par : Bruno CAZE

le 15 avril 2010

Résumé :

Les coquilles de gastéropodes et bivalves actuels (Mollusca) portent des motifs colorés très diversifiés souvent utilisés pour l'identification des espèces. Chez les fossiles, l'enregistrement de ces motifs est rare. Si les motifs colorés disparus peuvent être révélés fiablement sur les coquilles cénozoïques exposées à la lumière UV (Olsson 1967), très peu de travaux de Systématique ont utilisé cette approche (seulement 188 espèces analysées).

Pour déterminer si les motifs colorés fossiles visibles sous UV sont porteurs d'un signal biologique, nous procédons en 3 étapes.

1. Distribution au cours du Cénozoïque : 404 espèces de gastéropodes et 40 de bivalves (14000 spécimens), provenant de 159 sites fossilifères d'Europe (8 pays) et de 14 des 18 étages du Cénozoïque, sont testées. Leur étude démontre que les motifs résiduels sont très fréquents dans le registre fossile (341 espèces positives) et potentiellement observables quelque soit le paléoenvironnement associé (milieu dulçaquicole, lagunaire, littoral).

2. Distribution au sein des grands clades de Gastropoda : L'observation des motifs chez 233 espèces de gastéropodes lutétiens (appartenant à 61 familles de gastéropodes marins) offre une vue d'ensemble de leur immense diversité et permet de mener une réflexion sur les mécanismes à l'origine de leur formation. L'appréhension de ces mécanismes donne lieu à une description rigoureuse et formalisée et à une première classification de 35 types de motif élémentaire.

3. Application à l'étude systématique de deux familles : L'étude des variations intraspécifiques des Seraphsidae et interspécifiques des Ampullinidae indique que les motifs colorés résiduels revêtent un signal biologique et évolutif et qu'ils constituent un outil diagnostique cohérent et essentiel pour les travaux à venir sur la biodiversité et l'évolution des gastéropodes cénozoïques.

*MOTS-CLÉS : *Mollusca, Cénozoïque, Europe, lumière UV, motif coloré résiduel, pigments, mécanisme d'incorporation, Systématique.

Abstract :

Recent gastropod and bivalve shells (Mollusca) present very diverse colour patterns frequently used for species identification. In the fossil record, the preservation of these patterns is rare. If the missing colour patterns can be reliably revealed on Cenozoic shells exposed to UV light (Olsson 1967), very few works of Systematics have used this approach (only 188 analyzed species).

To determine if the fossil colour patterns visible under UV carry a biological signal, we proceed in 3 stages.

1. Distribution during the Cenozoic: 404 species of gastropods and 40 of bivalves (14000 specimens), from 159 fossil sites in Europe (8 countries) and 14 of the 18 Cenozoic stages, are tested. Their study demonstrates that residual patterns are very common in the fossil record (341 positive species) and potentially observable whatever the associated palaeoenvironment (freshwater, lagoon, littoral environments).

2. Distribution within the major clades of Gastropoda: The observation of the patterns

of 233 Lutetian gastropod species (belonging to 61 families of marine gastropods) provides an overview of their huge diversity and helps to reflect on the mechanisms behind their formation. The understanding of these mechanisms gives rise to a rigorous and formalized description and to a first classification of 35 elementary pattern types.

3. Application to the systematic study of two families: The study of the intraspecific variations of Seraphsidae and of the interspecific variations of Ampullinidae indicates that the residual colour patterns have a biological and evolutionary signal and that they constitute a consistent diagnostic tool essential for future works on biodiversity and evolution of the Cenozoic gastropods.

KEY-WORDS: Mollusca, Cenozoic, Europe, UV light, residual colour pattern, pigments, incorporation mechanism, Systematics.

Diversification initiale des amniotes: l'apport des amniotes français

Thèse soutenue par : Jocelyn FALCONNET

le 15 avril 2010

Résumé :

La radiation initiale des amniotes se produisit durant l'intervalle Carbonifère tardif-Permien précoce, en un temps où la formation de la Pangée générait de grands changements dans la paléogéographie, les paléoclimats et les paléoenvironnements. La plupart des amniotes alors vivaient dans la région paléoéquatoriale, dominée alors par la Chaîne centrale pangéenne, comme en France où des amniotes ont été collectés dans les bassins d'Autun, Blanzey-Montceau, Rodez, Saint-Affrique et Lodève et dans le horst de La Serre, formés au sein de l'orogène susmentionné. Bien que rares, les amniotes français apportent des informations essentielles sur l'évolution des faunes tétrapodes pendant le Paléozoïque tardif. La redescription des synspsides clepsydroidés montre que *Stereorachis dominans* et *S. blanziacensis* sont valides et que l'assignement générique du second est douteux. Sa position phylogénétique au sein des eupélycosaures est irrésolue en raison d'une forte homoplasie affectant les caractères de la dentition et des mâchoires dont l'évolution est plus complexe que présupposé. Par ailleurs, *Neosaurus cynodus* et du nouveau matériel sont décrits ici comme des synspsides sphénacodontidés indéterminés. L'assemblage associé au nouveau matériel suggère que les communautés lacustres nordaméricaines - où les sphénacodontidés dominaient - étaient similaires en Europe pendant le Permien précoce. Enfin, une nouvelle espèce de parareptile bolosauridé de la limite Carbonifère/Permien du bassin d'Autun est décrite. Sa dentition, adaptée à la plantivorie, souligne ses affinités avec *Belebey* du Permien moyen russe et chinois plutôt qu'avec ses parents du Permien précoce allemand et américain. Le bolosauridé français étant l'un des plus vieux connus à ce jour, cela signifie que les parareptiles se sont diversifiés précocement et ont eu distribution paléoéquatoriale dès leur apparition dans le registre fossile. Le rôle essentiel joué par les processus allométriques et ontogénétiques dans l'évolution précoces des amniotes est illustrée ici par les sphénacodontidés. Des traits du museau et du squelette vertébral, largement utilisés pour la taxonomie et phylogénie, se sont avérés dépendant en partie de la taille et/ou de l'âge. Les proportions vertébrales sont en particulier corrélées avec la taille générale, comme démontré par des analyses statistiques. Le patron de diversification des amniotes précoces a été revu grâce aux nouvelles données obtenues en comparant leur biogéographie, étendue temporelle et parentés. Les amniotes firent l'expérience d'une diversification globale marquée lors d'une période de chaleur et d'aridité croissante après un épisode glaciaire. Ils formaient une faune paléoéquatoriale homogène sans provincialisme, les différences locales résultant de préférences paléoécologiques. L'évolution précoce des amniotes a donc été déclenchée par l'évolution de la Pangée et les changements climatiques et géographiques conséquents, mais aussi par les spécialisations alimentaires, les préférences paléoécologiques et les processus allométriques et ontogénétiques, bien illustrés par les faunes amniotiques françaises carbonifères et permienne.

Abstract :

The initial radiation of amniotes occurred during the Late Carboniferous to Early Permian interval, at a time when the formation of Pangea was generating major changes in paleogeography, paleoclimates, and paleoenvironments. Most amniotes known lived then in the Paleoequatorial region, dominated by the Central Pangean Mountain Rang, as in France where amniotes have been collected in the Autun, Blanzey-Montceau, Rodez, Saint-Affrique, and Lodève basins and in the La Serre Horst area, formed within the aforementioned orogen. Although rare, French amniotes bring essential information on the evolution of tetrapod fauna during the Late Paleozoic. The redescription of French clepsydroid synapsids shows that *Stereorachis dominans* and *S. blanziacensis* are valid and that the generic assignment of the second is doubtful. Its phylogenetic position within eupelycosaur is unresolved due to strong homoplasy affecting characters of the dentition and jaws of which the evolution is therefore more complex than previously thought. Besides, *Neosaurus cynodus* and new material are described here as indeterminate sphenacodontid synapsids. The assemblage associated to the new material suggests that North America lake communities – in which sphenacodontids were dominant – were similar in Europe during the Early Permian. Finally, a new bolosaurid parareptile species is described from the Carboniferous/Permian boundary of the Autun Basin. Its dentition, adapted to plantivory, underlines its close affinities with the Middle Permian Russian and Chinese *Belebey* rather than with its relatives from the German and American Early Permian. The French bolosaurid being one of the oldest known so far, this means that parareptiles diversified early and that they had a Paleoequatorial distribution as soon as they appeared in the fossil record. The essential role played by allometric and ontogenetic processes in early amniote evolution is illustrated here by sphenacodontids. Features of the snout and vertebral skeleton, extensively used for taxonomy and phylogeny, turned out to be partly size and/or age-dependent. Vertebral proportions are in particular correlated with overall size as demonstrated by statistical analyses. The diversification pattern of early amniotes has been reviewed using the new data obtained by comparing their biogeography, temporal ranges, and relationships. Amniotes experienced a marked global diversification during a period of increasing warmth and aridity after a glacial episode. They formed a homogenous Paleoequatorial fauna without provincialism, local differences resulting from paleoecological preferences. Early amniote evolution was therefore triggered by Pangea evolution and its climatic and geographic consequences, but was also influenced by dietary specializations, paleoecological preferences, and allometric and ontogenetic processes, well illustrated in French Carboniferous and Permian amniote faunas.

Extinctions et reconquêtes lors des événements de la limite Permien-Trias: les Ostracodes (Crustacea)

Thèse soutenue par : Marie-Béatrice FOREL

le 25 novembre 2010

Résumé :

La transition entre le Permien et le Trias est marquée par des changements fondamentaux, aussi bien évolutifs qu'écologiques, pour les organismes. Après l'extinction ayant éradiqué plus de 90% des espèces marines, les biotopes montrent une longue période de récupération qui s'étale sur tout le Trias inférieur. Bien que les mécanismes exacts de cette extinction restent disputés, l'anoxie des eaux marines aurait joué un rôle prépondérant. La remontée de ces eaux anoxiques et sursaturées en bicarbonates sur les plates-formes serait à l'origine de dépôts microbiens atypiques à la base du Griesbachien (zone H. parvus). Ces microbialites ont été très longtemps considérées comme ne contenant aucune faune associée. Plusieurs sites de la Paléo-Téthys et de la bordure cathaysienne de la Panthalassa ont été échantillonnés pour l'étude des ostracodes dans des zones à différentes bathymétrie avec ou sans dépôts microbiens.

Les ostracodes, microcrustacés benthiques marins, ont eux aussi beaucoup souffert de ces événements et montrent des faunes très appauvries voire inexistantes à la base du Trias. Leur récupération semble complète dans l'Anisien supérieur. D'importants assemblages d'ostracodes sont ici mis en évidence au sein des microbialites. Cette association semble traduire la bonne ressource alimentaire que constituent les bactéries (bacterial stripping) et l'activité photosynthétique assurée par ces dernières. Les caractéristiques des assemblages d'ostracodes montrent malgré tout l'influence du stress environnemental (abondance forte, diversité faible, variabilité intraspécifique). L'évolution de la taille des ostracodes des assemblages du Permien supérieur à la base du Griesbachien met en évidence la miniaturisation des formes dans les microbialites. Elles se regroupent dans des séries ontogéniques, indiquant qu'il s'agit ici de stades larvaires et non d'individus adultes. Les microbialites sont donc interprétées comme des milieux refuges au rôle tampon entre les conditions environnementales et les ostracodes. Les ostracodes des microbialites sont majoritairement des formes de milieux stables et non stressés (Bairdioidea) indiquant que les eaux de fond n'étaient ni anoxiques ni même dysoxiques sur ces zones de plate-forme et que les microbialites sont indépendantes de la bathymétrie dans les limites de la zone photique.

Les conditions paléoenvironnementales montrent des disparités pendant tout le Trias inférieur en fonction des régions paléogéographiques. La présence des microbialites à la base du Griesbachien masque les conditions circulatoires. Au Griesbachien supérieur, un upwelling d'eaux oxygénées est mis en évidence sur la face du Bloc de Chine du Sud baignée par la Panthalassa. Les faunes du Diénérien montrent des conditions plus délétères dans la Néo-Téthys que dans la Panthalassa. Au Smithien, la Paléo-Téthys apparaît comme moins oxygénée et plus stressante que la Néo-Téthys et la Panthalassa. Finalement, le Spathien et l'Anisien montrent à nouveau des conditions nettement compartimentées. Les reconstructions paléobiogéographiques mettent en évidence des liens continus entre la Panthalassa et la Paléo et Néo-Téthys tout au long du Permien terminal – Trias inférieur.

Révision de l'ichthyofaune du Crétacé supérieur du Jbel Tselfat, Maroc

Thèse soutenue par : Bouziane KHALLOUFI

le 20 octobre 2010

Résumé :

Le gisement du Jbel Tselfat consiste en une série d'affleurements ponctuels de schistes bitumineux, datés du Crétacé supérieur, au nord du Maroc. La faune décrite comprend 21 taxon d'actinoptérygiens et un genre de sélacien. Dans le cadre de cette thèse, la révision de 12 taxons est proposée, à partir de matériel conservé en collection et de spécimens inédits récoltés lors de missions de terrain en 2008 et 2009. Les descriptions anatomiques ont permis de confirmer la position du genre *Paravinciguerria* au sein des Stomiatiformes, dont il constitue le plus ancien représentant connu. *Idrissia* et *Kermichthys* restent considérés comme des Teleostei *incertae sedis* et *Protostomias*, auparavant perçu comme un Stomiatiformes ou un Protacanthopterygii, est laissé en position incertaine au sein des Euteleostei. Le genre *Clupavus* est considéré comme un Otophysi *incertae sedis*. Ces cinq genres ont été intégrés dans une analyse cladistique regroupant 8 taxons actuels mais les résultats ne sont pas significatifs en raison de leur important taux d'incomplétude. Leur position n'apparaît soutenue que par une combinaison de caractères très homoplastiques ou par des caractères correspondant à des données manquantes dans le codage et donc optimisés lors de l'analyse.

La position des genres *Elopopsis* et *Tingitanichthys* a été confirmée au sein des Pachyrhizodontoidei. La révision des autres genres (*Armigatus*, *Belonostomus*, *Davichthys*, *Ichthyotringa* et *Tselfatia*) n'a pas conduit à une modification de leur position au sein des Actinopterygii.

L'analyse pétrographique et géochimique d'échantillons de roche collectés sur le terrain permet de reconstituer le milieu de dépôt comme un environnement marin calme et profond, sous des conditions anoxiques à euxiniques. Cette reconstitution est proche de celle précédemment suggérée par d'autres auteurs en fonction de l'assemblage faunique retrouvé.

En l'absence de microfossiles, l'âge du gisement est estimé par une approche intuitive fondée sur la présence d'espèces communes au sein d'un échantillonnage de sites datés du Cénomaniens au Turonien. Les résultats suggèrent pour le Jbel Tselfat un âge proche des sites de Cinto Euganeo et de Floreste, en Italie, datés de la limite Cénomano-Turonien. Les données issues de l'analyse des roches associent les dépôts à l'Océan Anoxic Event 2, un événement de dépôt massif de sédiments riches en matière organique, à la limite Cénomano-Turonien, confirmant l'âge proposé.

Phylogeny of the limbed vertebrates with special consideration of the origin of the modern amphibians

Thèse soutenue par : David MARJANOVIC

Le 19 novembre 2010

Résumé :

Malgré des décennies de recherche intensive, les origines des grenouilles, crapauds et rainettes (anoures et proches parents éteints : Salientia), des salamandres et tritons (urodèles et proches parents éteints : Caudata), des gymnophiones, et des albanerpétontidés (éteints) restent débattues. Trois groupes d'hypothèses persistent dans la littérature : Premièrement, les taxons mentionnés pourraient faire les parties d'un clade (Lissamphibia, un groupe apical dont les albanerpétontidés pourraient faire partie ou être le groupe-frère), qui pourrait se trouver parmi les temnospondyles paléozoïques, faisant des lépospondyles du même âge des amniotes-souche (hypothèse temnospondyle/HT). Deuxièmement, la position phylogénétique des lissamphibiens pourrait être parmi les lépospondyles ; dans ce cas-là, les temnospondyles seraient des tétrapodes-souche (hypothèse lépospondyle/HL). Comme alternative, les anoures et les urodèles pourraient être des temnospondyles tandis que les gymnophiones seraient des lépospondyles (hypothèse de polyphylie/HP). J'ai essayé de discriminer entre ces alternatives de façon directe (par analyse phylogénétique) et indirecte (la HP suggère une date de divergence bien plus ancienne entre les grands clades d'amphibiens modernes que la HT et aussi la HL). Trois méthodes de datation, en partie nouvelles, soutiennent une date permienne, compatible avec la HT et la HL mais non avec la HP. Ces méthodes sont : un arbre de synthèse calibré dans le temps, compilé et analysé à l'aide de nouveaux logiciels ; une data-tion moléculaire de divergences avec plusieurs points de calibration ayants des âges maxi-maux contraints ; et un calcul d'intervalles de confiance sur la date d'origine d'un clade – cette dernière méthode est indépendante de la phylogénie et utilise uniquement des données stratigraphiques. Les trois hypothèses ont toutes été soutenues récemment par des analyses phylogénétiques. Ayant effectué des changements à trois matrices de données qui soutenaient la HT ou la HP pour les rendre congruentes avec la littérature descriptive et des observations personnelles, ordonné des caractères potentiellement continus, fusionné des caractères corrélés, et codé des caractères influencés par l'ontogenèse comme inconnus chez des spécimens morphologiquement immatures, je trouve que ces matrices (incluant la plus grande publiée, qui avait soutenu la HT) soutiennent la HL lors d'une réanalyse. Ceci correspond à des résultats antérieurs indiquants que de petits changements à un jeu de données peuvent causer des différences majeures entre les arbres résultants. La HT n'est qu'un peu moins parcimonieuse que la HL dans deux d'entre elles, mais la HP est beaucoup moins parcimonieuse selon les trois matrices. La position phylogénétique des albanerpétontidés reste instable.

Abstract :

Despite decades of intensive research, the origins of the frogs incl. toads (Salientia), of the salamanders incl. newts (Caudata), and of the caecilians (Gymnophiona), together with that of the extinct Albanerpetontidae, remain controversial. Three

groups of hypotheses persist in the literature: First, the aforementioned taxa could form a clade (Lissamphibia, a crown-group of which Albanerpetontidae may be a member or the sister-group), which could be nested among the Paleozoic temnospondyls, making the coeval lepospondyls stem-amniotes (temnospondyl hypothesis/TH). Second, Lissamphibia could belong among the lepospondyls; in this case, the temnospondyls would be stem-tetrapods (lepospondyl hypothesis/LH). Alternatively, the frogs and the salamanders may be temnospondyls while the caecilians may be lepospondyls (polyphyly hypothesis/PH). I have tried to discriminate between these alternatives both directly (by phylogenetic analysis) and indirectly (the PH predicts a much older divergence date between the modern amphibians than the age implied by the TH as well as the LH). Three partly novel dating methods support a Permian date, compatible with the TH and the LH but not the PH. These methods are: a time-calibrated supertree compiled and analyzed with new software; molecular divergence dating with several calibration points that have maximum age constraints; and calculation of confidence intervals on the time of origin of a clade – this latter method is independent of the phylogeny and uses stratigraphic data only. All three hypotheses have been supported by recently published phylogenetic analyses. Having made changes to three data matrices that supported the TH or the PH to make them congruent with the descriptive literature and personal observations, ordered potentially continuous characters, merged correlated characters, and scored ontogeny-affected characters as unknown in morphologically immature specimens, I find that these matrices (including the largest one published to date, which had bolstered the TH) support the LH upon reanalysis. This agrees with previous findings that small changes to a data matrix can cause large differences between the resulting trees. The TH is only a little less parsimonious than the LH in two of them, but the PH is much less parsimonious in all three. The phylogenetic position of Albanerpetontidae remains unstable.

Les premiers placentaires carnassiers européens (Oxyaenodonta, Hyaenodontida et Carnivora) : origine, évolution, paléoécologie et paléobiogéographie ; apport des faunes de l'Eocène Inférieur du Bassin de Paris

Thèse soutenue par : Floréal SOLÉ

le 8 juin 2010

Résumé :

La thèse porte sur l'étude des mammifères placentaires carnassiers (Hyaenodontida, Oxyaenodonta et Carnivora) de l'Eocène inférieur (MP7-MP10) d'Europe. L'essentiel du matériel étudié est dentaire et provient du Bassin de Paris.

Le diphyllétisme des « Creodonta » est confirmé : ils sont séparés en Hyaenodontida et Oxyaenodonta. Les Hyaenodontida européens sont connus par vingt-cinq espèces. Cinq espèces demeurent indéterminées. Quatre nouveaux genres de Hyaenodontida ont été créés. Les Oxyaenodonta sont connus par deux genres en Europe. Chacun de ces genres est connu par une espèce déterminée et une espèce indéterminée. Les Carnivora européens sont connus par sept espèces représentant cinq genres. Quatre espèces sont indéterminées. Pour la première fois, des carnivores sont décrits en Europe dans des localités (Jibou, Roumanie ; Petit Patis, France) datant du Paléocène supérieur.

L'étude phylogénétique des premiers Hyaenodontida met en évidence l'existence de cinq grands clades : Limnocyoninae, Koholiinae, Proviverra-like « Proviverrinae », Prototomus-like « Proviverrinae » et Arfia-like « Proviverrinae ».

L'analyse phylogénétique des premiers carnivores met en cause le concept des Carnivoramorphia. La présence de carnassières en P4 et M1 chez les Viverravidae et les Carnivora semble être convergente. Le concept de « Miacidae » est abandonné.

L'étude des mammifères carnassiers a permis de mieux cerner les échanges fauniques ayant eu lieu en Laurasie et en Afrique aux alentours de la limite Paléocène-Eocène. Les Carnivora apparaissent probablement en Asie durant le Paléocène et se dispersent 1) au Paléocène supérieur (d'Asie vers l'Europe et d'Asie vers l'Amérique du Nord) et 2) à la limite Paléocène-Eocène d'Asie vers l'Amérique du Nord via l'Europe. Les Hyaenodontida apparaissent en Afrique durant le Paléocène et se dispersent 1) d'Afrique vers l'Asie durant le Paléocène supérieur (Limnocyoninae) et 2) lors de la limite Paléocène-Eocène d'Afrique vers l'Europe (Proviverra-like « Proviverrinae ») et l'Amérique du Nord via l'Europe (Prototomus-like « Proviverrinae » et les Arfia-like « Proviverrinae »). Les Oxyaenodonta, d'origine nord-américaine, se dispersent d'Amérique du Nord vers l'Europe lors de la limite Paléocène-Eocène.

Les mammifères carnassiers sont utilisés pour discuter les niveaux-repères MP du Paléocène supérieur et de l'Eocène inférieur. Les localités du Petit Patis et de Jibou représenteraient un équivalent du Clarkforkien nord-américain. Un changement faunique se produit entre les niveaux MP7 (Dormaal, Belgique) et MP8+9 (Avenay, France) avec la disparition des Oxyaenodonta, Prototomus-like « Proviverrinae » et Arfia-like « Proviverrinae » d'Europe.

Ce changement faunique a permis une radiation des Proviverra-like « Proviverrinae » en Europe. Au début de l'Eocène inférieur les guildes de carnassiers sont équivalents en Europe (MP7) et en Amérique du Nord (Wa0-Wa1). A la fin de

l'Eocène inférieur, les guildes en Europe (MP10) sont similaires à celles du MP7, alors que celles connues en Amérique du Nord (Br1) correspondent à des carnassiers plus lourds qu'en Europe. Le changement faunique qui se produit entre les niveaux MP7 et MP8+9 a retardé l'apparition de mammifères carnassiers de très grande taille en Europe.

Mots-clefs : Hyaenodontida, Oxyaenodonta, Carnivora, Paléocène, Eocène, Europe, Bassin de Paris