

# Anatomie fonctionnelle du retour au milieu aquatique chez *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada)

Thèse soutenue par : Eli AMSON

le 15 septembre 2014

## **Résumé :**

Il a été effectué dans le cadre de cette thèse une étude de la microstructure interne, de l'histologie et de la morphologie générale du squelette postcrânien de *Thalassocnus*. Ce genre de « paresseux gravigrade » est connu de cinq espèces, principalement trouvées dans les niveaux néogènes de la Formation Pisco. De précédentes études l'interprétèrent comme semi-aquatique à aquatique. L'analyse de la microstructure interne ainsi que la morphologie générale des côtes incluse dans cette étude a corroboré la précédente interprétation, puisque ostéosclérose et pachyostose ont été reconnues chez *Thalassocnus*. De plus, ces adaptations au milieu aquatique sont plus marquées chez les espèces récentes du genre que chez les espèces anciennes, ce qui permet d'estimer le tempo de leur acquisition. Grâce à la caractérisation de son histologie, une côte isolée, initialement considérée comme appartenant à un dugongidé singulier, a été réassignée à une espèce récente de *Thalassocnus*. Après la dernière occurrence des siréniens (ca. 9 Ma), *Thalassocnus* était le seul occupant de la zone adaptative des mégaherbivores aquatiques de la côte péruvienne.

L'étude de la morphologie générale des membres antérieur, postérieur, et du squelette axial postcrânien offre un nombre conséquent de caractères pouvant être interprétés comme des morphoclines orientés des espèces anciennes de *Thalassocnus* aux espèces récentes. Le membre antérieur de *Thalassocnus* est court, et caractérisé par des doigts spécialisés. De plus, les espèces récentes du genre sont caractérisées par un avant-bras trapu et plat, une large rangée proximale du carpe, et des métacarpes courts. En plus du pagayage, il est supposé que le membre antérieur était impliqué dans la marche subaquatique. La fonction présumée du membre antérieur de *Thalassocnus* diffère de celle des siréniens, puisque qu'il est vraisemblable qu'elle incluait une activité relative à l'obtention directe de nourriture, comme l'ameublissement du substrat et/ou le déracinement des rhizomes d'angiospermes marines. Le membre postérieur de *Thalassocnus* est caractérisé par une petite aile iliaque, un fémur gracile comportant un col bien marqué, une rotule en forme de goutte d'eau, un tibia long et grêle, un tuber calcis triangulaire et le développement proximal du processus latéral du cinquième métatarse. Les espèces récentes de *Thalassocnus* se démarquent par la légère réduction de membre dans son ensemble, suggérant une diminution de sa fonction de support. Un complexe de caractères suggère l'acquisition d'une plantigradie secondaire chez les espèces récentes de *Thalassocnus*, ce qui est interprété comme cohérent avec la pratique de marche subaquatique. Enfin, le squelette axial postcrânien de *Thalassocnus* est caractérisé par une apophyse épineuse de C7 basse, la position particulièrement crâniale de la vertèbre diaphragmatique, le grand nombre de vertèbres caudales, et par la conservation de la longueur crâniocaudale de ces dernières jusqu'à Ca19. De plus, *Thalassocnus* se démarque par la morphologie des processus transverses des vertèbres caudales, ceux-ci étant bien développés dans les directions transverse et crâniocaudale, et pour les dernières vertèbres caudale, systématiquement percés ou

échancrés. Les espèces récentes du genre diffèrent des espèces anciennes par l'orientation ventrale des surfaces articulaires crânielles de l'atlas et par des apophyses épineuses des vertèbres thoracolombaires dont l'apex est peu développé. Ces apophyses sont également plus fortement inclinées caudalement et plus courtes craniocaudalement. Enfin, les espèces récentes de *Thalassocnus* montrent des apophyses articulaires des vertèbres thoracolombaires particulièrement concavoconvexes. Le rachis particulièrement rigide de *Thalassocnus* est possiblement lié à l'activité de fouissage inférée chez ce genre. Les particularités du squelette axial postcrânien sont compatibles avec une réduction de l'occupation du milieu terrestre, et la pratique de la marche subaquatique. L'inclinaison ventrale de la tête chez les espèces récentes de *Thalassocnus* est probablement liée à l'activité de broutage sur le fond. En ayant eu pour conséquence le refroidissement des eaux au large de la côte ouest de l'Amérique du Sud, il est proposé que la formation de l'Isthme de Panama pourrait être à l'origine de l'extinction de *Thalassocnus*.

Mots clés : Adaptation au milieu aquatique ; mammifère marin ; *Megatheria* ; membre antérieur ; membre postérieur ; ostéosclérose ; squelette axial postcrânien.

# **Les Polychelida, un groupe de crustacés énigmatiques : systématique, histoire évolutive, paléoécologie et paléoenvironnements**

**Thèse soutenue par : Denis AUDO**

**le 24 septembre 2014**

## ***Résumé :***

Les Polychelida sont des crustacés décapodes dont la particularité la plus marquante est d'avoir de quatre à cinq paires de pinces. La première paire, plus grande que les autres, peut être très allongée chez certaines espèces. Ils sont également reconnaissables à leur carapace aplatie dorsoventralement.

Les Polychelida sont connus dès le Trias supérieur. Ils sont très diversifiés au Jurassique et sont abondants dans les célèbres gisements du Jurassique supérieur de Bavière (ex. Solnhofen). Cette importante diversification n'est observée qu'en Europe occidentale. Dans les sédiments du Crétacé, leur présence est anecdotique. Bien qu'ils paraissent absents au Cénozoïque, ils vivent toujours dans la nature actuelle mais à très grande profondeur (jusqu'à 5000 m). Pour cette raison, leur mode de vie reste méconnu.

La première espèce de Polychelida est décrite en 1817. Par la suite, de nombreuses études descriptives s'accumulent. Cependant, aucune synthèse n'est proposée sur la classification du groupe jusqu'aux travaux d'Oppel (1862) puis de Van Straelen (1925) qui n'apportent des clarifications systématiques que sur les taxons du Jurassique d'Europe. En l'absence de révision plus récente et de reconsidération du système descriptif, la vision d'ensemble du groupe est brouillée et sa diversification est difficilement appréciable.

Récemment, deux analyses phylogénétiques ont permis de retracer des relations de parenté au sein des Polychelida. Néanmoins elles présentent le défaut d'inclure trop peu de taxons fossiles (4 à 6 espèces fossiles pour 62 connues). Afin d'améliorer notre compréhension de la diversification des Polychelida fossiles, ma thèse s'articule autour de quatre objectifs : (1) clarifier la systématique du groupe en révisant toutes les espèces à partir du matériel type et de spécimens inédits ; (2) proposer une analyse phylogénétique incluant de nombreux taxons fossiles ; (3) apporter des données inédites sur la paléobiologie, la paléoécologie et les paléoenvironnements ; (4) esquisser l'histoire évolutive du groupe.

Mon étude systématique se veut la plus exhaustive possible. Elle se fonde sur 560 spécimens répartis initialement dans 76 espèces, 17 genres, 5 familles et 1 superfamille. La révision du matériel ancien et l'étude du matériel inédit m'ont amené à décrire 8 nouvelles espèces, 10 nouveaux genres, 2 nouvelles sous-familles, 2 nouvelles familles et 1 nouvelle superfamille. Par ailleurs, 20 espèces ont été mises en synonymie et 2 ont été exclues des Polychelida. Ainsi, je reconnais l'existence de 62 espèces fossiles réparties dans 27 genres, 7 familles et 2 superfamilles. Ce résultat est exploité dans une analyse phylogénétique incluant 37 espèces fossiles et 4 espèces actuelles. Il s'agit de l'analyse la plus complète jamais réalisée à ce jour sur les Polychelida.

Par ailleurs, j'ai pu mettre en évidence l'existence d'un dimorphisme sexuel chez certaines espèces qui s'exprime par exemple au niveau de la première paire de pinces. J'ai pu distinguer des modes de vie variés avec des espèces nageuses et d'autres fouisseuses.

J'ai également pu esquisser l'histoire évolutive des Polychelida en soulignant l'importance des modifications ontogénétiques. Enfin, j'ai identifié plusieurs phases d'extinction dont la plus importante se situe à la fin du Jurassique. De plus, j'ai démontré que les Polychelida vivaient au départ dans des milieux profonds (ex. bassins) puis, qu'à plusieurs reprises, ils ont colonisé des milieux peu profonds (ex. plates-formes).

***La faune continentale d'arthropodes aquatiques du Famennien  
(Dévonien supérieur) de Strud, Belgique : taxonomie, paléoécologie et  
taphonomie par imagerie 2D synchrotron***

**Thèse soutenue par : Pierre GUERIAU**

**le 30 octobre 2014**

***Résumé :***

Les dépôts continentaux de Strud (Dévonien supérieur, Belgique) sont plutôt connus pour leur flore et leur faune de vertébrés très diversifiées, mais ils ont également livré une faune d'arthropodes remarquablement bien conservée. Cette dernière comprends le supposé insecte *Strudiella devonica*, mais également plusieurs crustacés et euryptérides continentaux, probablement d'eau douce. Ainsi, cette thèse décrit le crustacé décapode *Teallicaris walloniensis* qui documente la plus ancienne occurrence d'un décapode continental ; le nouvel angustidontidé *Schramidontus labasensis* qui renseigne sur l'origine des décapodes ; ainsi qu'une communauté de crustacés branchiopodes ressemblant très fortement à son équivalent actuel, se composant d'un notostracé, d'un anostracé et d'un spinicaudate, ce qui suggère que l'écosystème des mares temporaires est le biote continental le moins modifié de tous les temps. Par ailleurs, j'ai étudié la préservation exceptionnelle de ces fossiles à l'aide de techniques de spectro-imagerie. Mis à part quelques spinicaudates présentant des tissus mous phosphatisés, des analyses au microscope électronique à balayage couplées à de la spectrométrie par énergie dispersive de rayons X (MEB-EDS) ont révélé que ces arthropodes fossiles ne consistent qu'en d'extrêmement fins dépôts d'origine organique. Les distributions d'éléments traces comme le strontium, l'yttrium et les terres rares qui sont couramment utilisés dans les études paléo-environnementales et taphonomiques ont été étudiées grâce à l'imagerie de fluorescence X utilisant le rayonnement synchrotron. Dans une approche analytique exploratoire, j'ai également travaillé sur des actinoptérygiens et des décapodes fossiles provenant d'un gisement à conservation exceptionnelle marocain daté du Crétacé supérieur. Le contraste observé entre les différentes distributions élémentaires améliore prodigieusement la discrimination entre les éléments squelettiques, le sédiment encaissant et les tissus mous minéralisés, ouvrant ainsi d'exaltantes perspectives pour les recherches paléo-environnementales, ainsi que pour la compréhension des processus de fossilisation. Enfin, la spéciation chimique du cérium a été étudiée à micro-échelle grâce à la spectrométrie d'absorption des rayons X et grâce à la collecte de cartes de spéciation. Ces résultats préliminaires nous renseignent sur les processus de fossilisation, sur le contexte diagénétique ainsi que sur les conditions d'oxydo-réduction lors de l'enfouissement des animaux dans les deux gisements fossilifères.

***Abstract :***

The continental deposits of Strud (Late Devonian, Belgium) are well known for their highly diversified flora and vertebrate fauna, but they have also yielded an outstandingly well-preserved arthropod fauna. The latter includes the putative insect *Strudiella devonica*, but also several continental – probably freshwater – crustaceans and eurypterids. This dissertation describes the early decapod crustacean

*Tealliocaris walloniensis* that documents the earliest occurrence of continental decapod, the new angustidontid *Schramidontus labasensis* that give insight into the origin of Decapoda, and a modern-like community of branchiopod crustaceans including a notostracan, an anostracan and a spinicaudatan, which suggests that the temporary pond ecosystem is the least modified widespread continental biota ever. I have further investigated on the exceptional preservation of these fossils using spectro-imaging techniques. Except a few spinicaudatans exhibiting phosphatized soft-tissues, scanning electron microscopy energy-dispersive X-ray (SEM-EDX) spectroscopy reveals that these arthropods essentially consist of extremely thin deposits of organic origin. Trace elemental distributions, particularly strontium, yttrium and rare earth elements (REEs) that are used in palaeoenvironmental and taphonomic studies, have been investigated using synchrotron X-ray fluorescence (XRF) mapping. In an analytic prospective approach I have worked on well-preserved fossil fishes and shrimps from the Upper Cretaceous of Morocco. The observed contrasting elemental distributions greatly improve the discrimination of skeletal elements material from both the sedimentary matrix and mineralized soft tissues, and open up thrilling prospects for palaeoenvironmental research and for a better understanding of long-term fossilization processes. Finally, the speciation of cerium has been studied at microscale using microscopic X-ray absorption near edge spectroscopy ( $\mu$ -XANES) and speciation maps. Preliminary results inform on the microscale fossilization, diagenesis and redox conditions of burial in both fossil sites.