

***Etude microtomographique de l'endocrâne de reptiles marins  
(Plesiosauria et Mosasauroida) du Turonien (Crétacé supérieur) du  
Maroc : implications paléobiologiques et comportementales.***

**Thèse soutenue par : Rémi ALLEMAND**

**le 21 novembre 2017**

***Résumé :***

En reflétant une image plus ou moins fidèle du cerveau, l'endocrâne permet d'accéder au système nerveux des espèces fossiles. A partir de spécimens exceptionnellement préservés de mosasaures (Squamata) et de plésiosaures (Sauropterygia), provenant des affleurements turoniens de Goulmima (sud du Maroc), ce travail a pour but de décrire, pour la première fois en détail l'anatomie endocrânienne de ces deux grands clades de reptiles marins du Mésozoïque. Cette étude a pour but d'inférer leurs capacités sensorielles permettant de comprendre leur cohabitation, leurs interactions et leur position au sein du réseau trophique. L'anatomie endocrânienne des squamates actuels, principalement des serpents mais aussi des varans et des amphisbènes, presque inconnus jusqu'à présent, a également été étudiée à des fins comparatives afin d'analyser les relations forme-fonction associées aux endocrânes. La variabilité morphologique de l'endocrâne chez les squamates actuel démontre un signal phylogénétique mais également écologique. De plus, la taille relative de chaque structure endocrânienne révèle des différences de vision et d'olfaction selon les espèces. Parmi les taxons fossiles, la microtomographie a été utilisée pour reconstituer en détail la morphologie crânienne de trois nouveaux spécimens de plésiosaures. Deux de ces spécimens ont été assignés à l'élasmosaure *Libonectes morgani* et le troisième à un polycotyliidé indéterminé. La morphologie 3D de l'endocrâne a été reconstruite pour ces spécimens ainsi que pour le mosasaure basal *Tethysaurus nopcsai*. La morphologie endocrânienne des plésiosaures diffère de celles retrouvées chez les vertébrés éteints et actuels. En se basant sur la taille relative des structures composant leurs endocrânes, le mosasaure *Tethysaurus* et les plésiosaures semblent davantage utiliser la vision que l'olfaction pour interagir avec leur environnement. Ces nouvelles données endocrâniennes, ajoutées aux informations déjà disponibles dans la littérature, suggèrent différents modes de locomotion et techniques de chasse, ce qui leur a probablement permis de coexister à Goulmima en tant que prédateur.

***Abstract :***

As windows into the deep history of neuroanatomy, endocasts may provide information about the central nervous system of fossil taxa. Based on exceptionally preserved specimens of coeval mosasauroids (Squamata) and plesiosaurians (Sauropterygia), from the Turonian outcrops of Goulmima (Southern Morocco), the aim of this work was to describe for the first time in detail the endocranial anatomy of these two major clades of Mesozoic marine reptiles to provide insights about their sensory abilities, and thus to understand their cohabitation, interactions and niche partitioning. The endocranial anatomy of related extant squamates, mainly snakes

but also varanids and amphisbaenians, also almost unknown until now, has been performed for the first time and used for comparative purpose to analyze the form-function relationships associated to endocasts. The analysis of the endocranial variability in extant squamates pointed out that endocasts reflect both phylogenetic and ecological signals, and that the relative size of each endocranial structure can be used to reveal differences in vision and olfaction according to taxa. Among fossil taxa, computed tomography was used to reconstruct in detail the cranial morphology of three unpublished specimens of Plesiosauria. These specimens have been examined and described, two have been referred to the elasmosaurid *Libonectes morgani* and the third one is an indeterminate polycotylid. The 3D morphology of the endocast has been reconstructed for these plesiosaurian specimens and the basal mosasauroid *Tethysaurus nopcsai*. The results show that the endocranial morphology of Plesiosauria differs from that known in other extinct and extant vertebrates. Based on the relative size of the structures composing their endocasts, both the mosasauroid *Tethysaurus* and the plesiosaurians seem to rely more on vision than on olfaction to interact with their environment. However, these new endocast data, added to information already available in the literature suggest different modes of locomotion and hunting techniques, which probably allowed them to coexist in Goulmima as quaternary consumers.

# ***L'ornementation des os dermiques des pseudosuchiens : morphologie, évolution, fonction***

**Thèse soutenue par : François CLARAC**

**le 15 septembre 2017**

## ***Résumé :***

Les pseudosuchiens représentent l'ensemble de la lignée des crocodiliens qui s'est différenciée de celle des dinosaures à partir du Trias inférieur (il y en a environ 250 Ma). A l'origine probablement endothermes et terrestres, les pseudosuchiens sont par la suite devenus ectothermes et certains d'entre eux sont retournés vers un mode de vie semi-aquatique lors de la transition Trias-Jurassique (200 Ma): les néosuchiens (formes encore représentées dans la nature actuelle) et les téléosauridés (disparus depuis le Crétacé). À l'image de certains taxons fossiles comme les « stégocéphales », les pseudosuchiens présentent une ornementation composée de cupules et de sillons à la surface des os dermiques (toit crânien, mandibules et ostéodermes) qui a la particularité de se former par résorption osseuse au sein de ce groupe. L'étude d'os fossilisés et d'os sec par des techniques d'imagerie 3D combinées à des analyses phylogénétiques basées sur des caractères quantitatifs a montré que les formes amphibies présentent un développement accru de l'ornementation. Par la suite, nos analyses histologiques à partir de prélèvements sur des crocodiliens vivants ont montré que ces cupules hébergent des bouquets vasculaires qui seraient possiblement impliqués dans les échanges de chaleurs en phase émergée et semi-émergée ainsi que dans le tampon de l'acidité sanguine pendant les phases émergées (en apnée). Concernant les possibles implications biomécaniques de l'ornementation, les analyses en éléments finis que nous avons effectuées à partir d'ostéodermes scannés en 3D ont montré que la présence d'ornementation n'avait pas d'influence ni sur la résistance mécanique des ostéodermes ni sur leur capacité à conduire la chaleur. Par conséquent, le rôle fonctionnel de l'ornementation serait strictement d'ordre physiologique en lien avec la mise en place d'un réseau sanguin péri-osseux qui faciliterait à la fois les transferts de chaleur entre l'organisme et l'environnement en phase d'exposition et le stockage du lactate dans les os dermiques en phase d'apnée. De plus, la mise en place de l'ornementation pourrait permettre le maintien de l'équilibre homéostatique phospho-calcique via la succession de résorption superficielle et de dépôt secondaires en périphérie des os dermiques suivant la trajectoire ontogénétique de chaque individu (phase de ponte, jeun prolongé...)

## ***Abstract :***

Pseudosuchia is the crocodylian lineage which split up with the dinosaurs since the Early-Triassic (around 250 million years ago). At first probably endothermic and terrestrial, pseudosuchians became secondarily ectothermic and some of them returned to a semi-aquatic lifestyle at the Triassic-Jurassic transition (200 Ma): the neosuchians (still present in current nature) and the teleosaurids (disappeared since the Cretaceous). Like some extinct vertebrate groups (« the stegocephalians »), the pseudosuchians possess a dermal bone ornamentation made of pits and grooves on

the skull roof, the mandibles and the osteoderms but with the particularity to be excavated by resorption. The study of both fossil and dry bones combining 3D-data monitoring and quantitative data-based phylogenetic comparative analyses evidenced that the semi-aquatic forms possess a more excavated bone ornamentation. Further, histological analyses based on living animal sampling have revealed that the ornamentation pits always house a vessel proliferation which may be involved in heat exchanges during emerged and semi-emerged periods as well as acidosis buffering during submerged periods (apnea). Concerning the biomechanical and thermal implications, the finite element analyses performed on 3D-modeled osteoderms have proved that the bone ornamentation does not modify the osteoderm heat conduction nor their mechanical resistance. Consequently, we assess that the functional role of bone ornamentation shall mainly concern physiological implications through the set-up of a blood vessel network on the bone periphery (heat transfers, blood acidosis buffering; as hypothesized by previous authors). Secondly, bone ornamentation may also be involved in phosphor-calcic homeostasis based on the succession of pit resorption and secondary superficial bone deposit in response to the specimen life-long changes (eggshelling, diets.).

# Un nouveau regard cladistique sur l'anatomie comparée, la phylogénie, la systématique et la paléoécologie des rudistes (Bivalvia, Hippuritida)

Thèse soutenue par : Valentin RINEAU

le 29 novembre 2017

## **Résumé :**

Les rudistes bivalves forment un groupe monophylétique qui s'étend dans le registre fossile de 160 à 66 millions d'années. L'objectif de cette thèse est de porter un nouveau regard sur l'histoire évolutive de ce groupe dans le cadre de la théorie cladistique. Dans une première partie sont posées les bases théoriques, méthodologiques et techniques de l'analyse à trois éléments. Le concept de triplet permet de proposer des arguments sur la pertinence des arbres consensus. La méthode d'analyse à trois éléments est ensuite comparée à la méthode de parcimonie grâce à des arguments théoriques et méthodologiques, ainsi que par des simulations basées sur des modèles d'évolution. Dans une seconde partie, nous appliquons la théorie et la méthode à la reconstruction de l'histoire des rudistes. Le genre *Ichthyosarcolites* est révisé, et des analyses statistiques permettent de tester la pertinence des hypothèses d'homologie basée sur la forme de la coquille. Les hypothèses d'homologie sont revues et de nouveaux caractères basés sur les myophores et les canaux palléaux sont formalisés pour l'ensemble des Hippuritida. La nouvelle phylogénie qui en découle est cohérente avec l'âge géologique et permet de raffiner l'histoire évolutive des rudistes au Crétacé. L'étude de couches Cénomaniennes du Bassin Sud-Provençal (Var, France) nous permettent de faire un lien entre l'histoire de la diversification des rudistes et leur paléoécologie.

## **Abstract:**

*The rudist bivalves form a monophyletic group that extends in the fossil record from 160 to 66 million years. The objective of this thesis is to propose new insights at the evolutionary history of this group within the framework of cladistic theory. In the first part, we lay the theoretical, methodological and technical foundations of the three-item analysis. The concept of triplet allows us to propose arguments on the relevance of consensus trees in cladistics. The three-item analysis method is then compared to the method of parsimony using theoretical and methodological arguments, and simulations based on evolutionary models. In a second part, we apply the theory and method to the reconstruction of the rudist history. The genus *Ichthyosarcolites* is reviewed, and statistical analyses are used to test the relevance of homology hypotheses based on shell shape. Hypotheses of homology and new characters based on myophores and pallial canals are tested on the Hippuritida. The new, resulting phylogeny is consistent with known geological occurrences of the group and further our understanding of rudist evolutionary history during the Cretaceous. The study of Cenomanian outcrops of the South Provence Basin (Var, France) allows us to make a link between the history of the diversification of rudists and their paleoecology.*

# ***Morphologie et Fonction des canaux semi-circulaires de l'oreille interne des mammifères souterrains***

**Thèse soutenue par : Charlène SELVA**

**le 30 novembre 2017**

## ***Résumé :***

Le mode de vie souterrain impose des contraintes mécaniques et un environnement sensoriel restreint chez les taupes. L'oreille interne, organe sensoriel qui gère l'équilibre, les mouvements de la tête et l'orientation spatiale joue un rôle primordial dans ce milieu. Ma thèse a pour but de définir quelles caractéristiques anatomiques ou fonctionnelles du système des canaux semicirculaires de l'oreille interne sont typiques de ce mode de vie, apparu indépendamment chez plusieurs clades de mammifères (marsupiaux, xénarthres, eulipotyphles, afrothères, rongeurs). Les analyses statistiques de la morphologie du système des canaux semicirculaires osseux et membraneux montrent qu'il n'y a pas de caractéristique anatomique liée au mode de vie souterrain. Les paramètres fonctionnels de l'organe permettent finalement de différencier les systèmes des canaux semicirculaires des mammifères souterrains des non-souterrains et de conclure que des morphologies différentes peuvent fournir les mêmes fonctions. Ce travail met en lumière une nouvelle adaptation convergente et fonctionnelle du système des canaux semi-circulaires au mode de vie souterrain : les taupes ont une plus grande sensibilité de détection des mouvements de la tête et donc une meilleure orientation spatiale, ce qui compense la perte de la vue.

## ***Abstract :***

The subterranean lifestyle requires mechanical constraints and a restricted sensorial environment in moles. The inner ear, the sense organ that handles balance, head motions and spatial awareness, plays an important role in this milieu. My thesis aims at characterizing which anatomical or functional features of the semicircular duct system of the inner ear are typical for this lifestyle, appeared independently in several clades of mammals (marsupials, xenarthrans, eulipotyphlans, afrotherians, rodents). Statistical analyses of the morphology of the osseous and membranous semicircular duct system show that there are no anatomical features linked to the subterranean lifestyle. The functional parameters of the organ allow ultimately to differentiate the semicircular duct system of the subterranean mammals from the non-subterranean species and to conclude that different morphologies can lead to the same function. This work highlights a clear and new functional convergent adaptation of the semicircular duct system to the subterranean lifestyle: the moles present a higher sensitivity to detect head motions and therefore a better spatial awareness, which compensates the sight loss.