

## *Loi de Wolff et terrestrialisation : adaptation structure / fonction*

Thèse soutenue par : **Martial PLASSE**

Le 26 novembre 2019

### **Résumé :**

Le mode de vie des tétrapodes éteints est souvent difficile à évaluer sans adaptations morphologiques évidentes, comme des palettes natatoires. Selon l'hypothèse de l'adaptation fonctionnelle de l'os, l'architecture de l'os trabéculaire s'adapte avec précision aux chargements physiologiques. Les études précédentes ont déjà montré une relation claire entre l'architecture trabéculaire et le comportement locomoteur, principalement chez les mammifères et les oiseaux. Toutefois, le lien entre l'architecture trabéculaire et le mode de vie a rarement été étudié. Ici, l'architecture trabéculaire de différents reptiles a été mise en relation avec une large variabilité de modes de vie (aquatique, amphibie, terrestre). Les humeri de squamates, de tortues et crocodyliens ont été scannés par micro-tomographie à rayons X. L'analyse de volumes sphériques extraits de la métaphyse proximale de ces humeri a montré un signal phylogénétique significatif pour un seul des paramètres trabéculaires mesurés. Les analyses discriminantes linéaires suggèrent une bonne séparation des modes de vie selon les espaces morphologiques. De plus, une nouvelle méthode a permis d'estimer des chargements articulaires à partir de modèles d'éléments finis, issus de têtes humérales entières de tortues. Des biais liés aux fixations de ces modèles et à la forme de ces articulations ont été identifiés. Des chargements différents ont été calculés entre les nages et la marche de tortues amphibies. Enfin, les locomotions de deux tortues fossiles ont été inférées. Grâce à ces deux méthodes, l'architecture trabéculaire semble être un outil efficace pour inférer le mode de vie et la locomotion de tétrapodes éteints, spécialement ceux impliqués dans la terrestrialisation ou les retours au milieu aquatique.

### **Abstract:**

The lifestyle of extinct tetrapods is often difficult to assess when clear morphological adaptations, such as swimming paddles are absent. According to the hypothesis of bone functional adaptation, the architecture of trabecular bone adapts sensitively to physiological loadings. Previous studies have already shown a clear relation between trabecular architecture and locomotor behavior, mainly in mammals and birds. However, the link between trabecular architecture and lifestyle has rarely been examined. Here, trabecular architecture of different clades of reptiles has been correlated with a wide range of lifestyles (aquatic, amphibious, terrestrial). Humeri of squamates, turtles and crocodylians have been scanned with X-ray computed microtomography. The analysis of spherical volumes extracted from the proximal metaphyses of these humeri showed a significant phylogenetic signal for one of measured trabecular parameters. Linear discriminant analyses suggest a good separation of lifestyles in the morphological spaces. Furthermore, a new method allowed to estimate articular loadings for finite elements models from entire humeral heads of turtles. Biases related to fixations of these models and to their articular shapes has been identified. Different loadings has been calculated between the swimming and the walking of amphibious turtles. Finally, locomotions of two fossil turtles have been inferred. Thanks to these two methods, the trabecular architecture seems to be an

effective tool to infer the lifestyle and the locomotion of extinct tetrapods, especially those involved in the terrestrialization and returns to aquatic environment.

## ***Taphonomie de l'assemblage de macrorestes fossiles de vertébrés du Lagerstätte d'Angeac-Charente (Crétacé inférieur, Charente, France)***

**Thèse soutenue par : Lee ROZADA**

**Le 4 juin 2019**

### **Résumé :**

Les opportunités de reconstituer l'écologie et les comportements d'individus et d'espèces de vertébrés éteints sont rares. Plusieurs grands assemblages de vertébrés fossiles datant de la fin du Jurassique au début du Crétacé fournissent des informations sur la biodiversité et les communautés de vertébrés terrestres. Cependant, à l'exception du Lagerstätte de Las Hoyas (Crétacé inférieur, Espagne), les fossiles de ces assemblages ont été retrouvés sur un large éventail géographique, stratigraphique et/ou temporel. Cette thèse présente les résultats d'une étude taphonomique, couplée avec des données néotaphonomiques, paléontologiques, ichnologiques, sédimentologiques et géochimiques, de l'assemblage de macrorestes fossiles de vertébrés du site du Crétacé inférieur d'Angeac-Charente, situé dans l'Ouest de la France. Neuf campagnes de fouilles menées depuis 2010 ont permis de récolter plusieurs milliers de macrorestes de vertébrés appartenant à 16 taxons différents, auxquels viennent s'ajouter d'abondants microrestes appartenant à 27 taxons de vertébrés supplémentaires, plusieurs centaines de coprolithes de termites et de vertébrés riches en inclusions végétales et osseuses, des centaines de remplissages naturels d'empreintes de dinosaures, de nombreux restes de végétaux, des moules de mollusques bivalves et gastropodes, ainsi que des ostracodes. L'ensemble sédimentaire est dominé par des argiles de décantation interrompues par des dépôts localisés de plus haute énergie (cours d'eau, inondation) déposé dans un environnement de zone humide de type marécage. De nombreuses figures de déformations synsédimentaires formées en milieu liquide sont conservées sous forme de « scènes figées ». Des empreintes attribuées à l'ichnogène *Deltapodus* et conservées sous forme de remplissages de dépôt direct ont été produites par un groupe multigénérationnel de stégosaures. De nombreuses empreintes de sauropodes sont conservées en 3-D ou en 4-D sous forme de remplissages de profondeurs variables. L'assemblage osseux est multitaxique, très diversifié et comprend des taxons terrestres, amphibiens et aquatiques d'eau douce. Il contient une combinaison de macrofossiles et microfossiles et s'est formé de manière complexe, avec l'intervention de multiples processus d'origine biologique, écologique et physique. Il est dominé par les dinosaures, en particulier une nouvelle espèce d'ornithomimosaur non-ornithomimidé, dont de nombreux restes résultent d'une mort en masse d'un troupeau multigénérationnel dominé par des juvéniles et subadultes. D'abondants restes de sauropodes ont été transportés sur une plus ou moins grande distance avant d'être déposés sur le site. De nombreuses traces de morsure à la surface des restes de carapaces appartenant à plusieurs individus de tortues *Pleurosternon bullockii* résultent du comportement de prédation du crocodylomorphe *Goniopholis*, avec l'utilisation de la technique « casse-noix ». Les modifications osseuses post-dépositionnelles, comme la désarticulation, les déplacements, réorientations, fractures et traces de surface, résultent principalement de l'intense piétinement par les dinosaures. Le Lagerstätte d'Angeac-Charente ouvre une fenêtre d'une résolution spatiale et temporelle exceptionnellement fine sur un

écosystème terrestre ouest-européen du tout début du Crétacé dont les organismes étaient en interaction directe entre eux et avec leur environnement.

***Abstract: Taphonomy of the assemblage of vertebrate fossil macroremains of the Lagerstätte of angeac-charente (lower cretaceous, charente, france)***

Opportunities to reconstruct the ecology and behaviour of individuals of extinct vertebrate species are rare. Several large assemblages of fossil vertebrate dating from the late Jurassic to the early Cretaceous provide information on biodiversity and terrestrial vertebrate communities. However, with the exception of the Lagerstätte of Las Hoyas (Lower Cretaceous, Spain), the fossils of these assemblages have been found over a wide geographical, stratigraphic and/or temporal range. This PhD thesis presents the results of a taphonomic study, coupled with neotaphonic, paleontological, ichnological, sedimentological and geochemical data, of the assemblage of vertebrate fossils macro-remains from the Lower Cretaceous site of Angeac-Charente, located in the western France. Nine excavation campaigns carried out since 2010 allowed to collect thousands of vertebrate macroremains belonging to 16 different taxa, to which are added abundant microremains belonging to 27 additional vertebrate taxa, hundreds of termite and vertebrate coprolites rich in plant and bone inclusions, hundreds of natural casts of dinosaur tracks, numerous plant remains, bivalve and gastropod casts, as well as ostracods. The sedimentary assemblage is dominated by settling clays interrupted by localized deposits of higher energy deposited in a swampy wetland environment. Many syndepositional deformations formed in liquefied sediments are preserved as "frozen scenes". Tracks attributed to the ichnogenre *Deltapodus* and preserved as direct deposit infills were produced by a multigenerational group of stegosaurs. Many sauropod footprints of various depths are stored in 3-D or 4-D. The bone assemblage is multitaxic, highly diversified and includes terrestrial as well as freshwater amphibian and aquatic taxa. It contains a combination of macrofossils and microfossils and has been formed in a complex way, with the intervention of multiple processes of biological, ecological and physical origin. It is dominated by dinosaurs, especially a new species of non-ornithomimid ornithomimosaur, many of whom remain resulting from a catastrophic mass death of a multigenerational herd dominated by juveniles and subadults. Abundant sauropod remains were transported by water currents over various distance before their deposit on the site. Many bite marks on the surface of shell remains belonging to several *Pleurosternon bullockii* turtle individuals result from the predatory behaviour of the crocodylomorph *Goniopholis*, with the use of the "nutcracker" technique. Post-depositional bone modifications, such as disarticulation, displacements, reorientations, fractures, fissures and surface marks, result mainly from intense trampling by dinosaurs. The Angeac-Charente Lagerstätte opens a window of exceptionally fine spatial and temporal resolution on a western European terrestrial ecosystem from the very beginning of the Cretaceous whose organisms interacted directly with each other and with their environment.

## ***Morphologie foliaire des angiospermes et (paléo)climat : apports des collections historiques***

**Thèse soutenue par : Mélanie Tanrattana**

**Le 11 décembre 2019**

### ***Résumé :***

La feuille des angiospermes a une importance particulière de part sa fonction première : la photosynthèse. L'architecture foliaire peut être définie comme la description quantitative et qualitative d'une feuille. Cette architecture est le produit de différents facteurs : climatique, mécanique, physiologique et phylogénétique. La relation la plus documentée est celle qui existe entre l'architecture foliaire et le climat dans l'actuel. Cette relation est utilisée par les paléobotanistes afin de reconstruire le paléoclimat continental depuis plus d'un siècle. Ce projet de thèse s'intéresse à l'utilisation des collections historiques pour reconstruire le paléoclimat et améliorer les interprétations paléoclimatiques, notamment en explorant l'influence de la phylogénie sur la morphologie foliaire. Le premier volet de cette thèse est consacré à la reconstruction paléoclimatique de différentes localités tout au long du Cénozoïque, grâce à la méthode Climate Leaf Analysis Multivariate Program (CLAMP). Les résultats obtenus sont cohérents avec la littérature existante et basés sur différents proxies marins et terrestres, et ce à différents moments-clés du Cénozoïque. Cette étude montre également que les collections historiques représentent un matériel adéquat pour l'utilisation de méthodes de reconstruction paléoclimatique basées uniquement sur la morphologie des feuilles. Le second volet de cette thèse est une étude pilote visant à étudier et quantifier l'influence de la phylogénie et du climat sur la morphologie foliaire, au sein d'un genre modèle *Cinnamomum* Schaeff. (Lauraceae), grâce aux collections d'herbier numérisées. Après exploration des méthodes disponibles pour acquérir des données morphologiques à partir des herbiers numérisés, l'étude de la morphologie foliaire chez *Cinnamomum* a montré que celle-ci est influencée d'une part par la phylogénie pour les traits liés à la nervation, et d'autre part par les conditions climatiques, pour les traits liés à la forme et à la taille des feuilles. Ces résultats sont en faveur d'une convergence morphologique au sein du genre et soutiennent l'inclusion de celui-ci dans les méthodes morphologiques telle que CLAMP. Néanmoins, l'absence de signal phylogénétique pour les traits liés à la forme et à la taille des feuilles de *Cinnamomum* montre également que l'influence de la phylogénie sur la morphologie foliaire est variable au sein des angiospermes. Des travaux de même type sur d'autres taxons non-apparentés dans le futur permettraient de mieux comprendre l'influence de la phylogénie sur la morphologie foliaire au sein des angiospermes, et de pouvoir ajuster les méthodes de reconstruction paléoclimatique. Finalement, ces travaux montrent l'utilité des herbiers numérisés pour l'étude de la relation morphologie foliaire – climat – phylogénie, à l'échelle d'un genre.