

Paléobiologie et paléoenvironnements au Miocène inférieur : Apport des rongeurs aux corrélations inter-régionales en Afrique sub-saharienne

Thèse soutenue par : Laura BENTO DA COSTA

Le 15 décembre 2020

Résumé :

Depuis de nombreuses années, les rongeurs sont largement étudiés pour la diversité de leur écologie et de leurs adaptations locomotrices variées allant d'espèces fouisseuses jusqu'à planeuses. Cette diversité est représentée dans le registre fossile, notamment par les restes abondants retrouvés dans les gisements du Miocène inférieur de Napak (Karamoja, Ouganda) et de Grillental, Elisabethfeld et Langental (Sperrgebiet, Namibie) et qui forment le coeur de cette thèse. Plusieurs espèces provenant de ces sites ont été étudiées: *Paranomalurus bishopi*, *Paranomalurus walkeri* (Anomaluridae), *Nonanomalurus soniae* (Nonanomaluridae) et *Renefossor songhorensis* (Renefossoridae) présents seulement à Napak, et les espèces namibiennes *Bathyergoides neotertiarius* (Bathyergidae) et *Diamantomys luederitzi* (Diamantomyidae), cette dernière représentée dans les deux régions. Après avoir actualisé la systématique de ces taxons, les analyses morphométriques discriminantes ont permis la prédiction de leur comportement locomoteur, lié à des adaptations claires au niveau du crâne, humérus, ulna et fémur. Ces dernières sont liées à la stabilisation et mobilité des membres, les arboricoles privilégiant une mobilité plus accrue pour le déplacement dans les arbres ou le planage, tandis que les terrestres et fouisseurs favorisent une stabilisation du membre. Ainsi, ces analyses montrent des espèces spécialistes, avec celles du genre *Paranomalurus* prédites comme planeuses, *Nonanomalurus soniae* majoritairement arboricole, et *Bathyergoides neotertiarius* montrant des adaptations au fouissage. *Diamantomys luederitzi* est considérée comme une espèce généraliste comme le suggère son répertoire locomoteur varié. La variabilité de ces comportements locomoteurs souligne une hétérogénéité des environnements ougandais et namibien Miocène, mise aussi en évidence par les analyses isotopiques des $\delta^{13}C$ et $\delta^{18}O$ réalisées sur leur émail dentaire. En effet, l'analyse de leurs groupements carbonates indique un milieu ouvert à dominance de plantes C3 avec la présence d'îlots boisés, caractérisé par une savane arborée, confirmé par les modes locomoteurs de ces espèces, adaptées à des niches écologiques variées. Ces rapports isotopiques couplés aux comparaisons avec les grands mammifères indiquent un environnement plus humide et/ou à température moins élevées qu'aujourd'hui dans les localités namibiennes et ougandaises ; la région namibienne étant moins humide et potentiellement plus chaude que l'Afrique de l'Est au Miocène inférieur.

Abstract :

For several years, rodents have been actively studied because of their ecological diversity, showing various locomotor adaptations ranging from fossorial to gliding species. This diversity is represented in the fossil record by abundant remains found in the lower Miocene sites of Napak (Karamoja, Uganda) and Grillental, Elisabethfeld and Langental (Sperrgebiet, Namibia). This study focusses on several species from these sites: *Paranomalurus bishopi*, *Paranomalurus walkeri* (Anomaluridae), *Nonanomalurus soniae* (Nonanomaluridae) and *Renefossor songhorensis* (Renefossoridae) found in the Ugandan sites, and the Namibian species

Bathyergoides neotertiarius, and *Diamantomys luederitzi* (Diamantomyidae) the latter of which is represented in both areas. After updating the systematics of these species, discriminant morphometric analyses allowed prediction of their locomotor behaviour, linked to clear adaptations in the skull, humerus, ulna and femur ensuring stabilization or increase of mobility of the limbs: the arboreals privilege the mobility of their movements in the trees or when gliding, while the terrestrials and fossorials favour stabilization of the limbs. Thus, these analyses highlight specialist species, such as those of the genus *Paranomalurus* predicted as gliders, *Nonanomalurus soniae* principally arboreal and *Bathyergoides neotertiarius* showing fossorial adaptations. In contrast, *Diamantomys luederitzi* shows a variety of locomotor repertoires, and is considered to be a generalist. The locomotor variability indicates environmental heterogeneity in Uganda and Namibia, highlighted also by the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ analyses carried out on their dental enamel. Indeed, the analysis of the carbonates shows an open environment with a C3-plant dominated vegetation, with the presence of woodland patches, characterizing a wooded savannah in both areas. These isotopic ratios, when coupled with the comparisons isotope ratios of large mammals, indicate a more humid and/or cooler environment in the Ugandan and Namibian sites than occurs in these countries today, with the Namibian being less humid and/or having a higher temperature than the East African during the lower Miocene.

La disparité, une métrique unifiée pour comparer les réponses de la biodiversité aux crises passées et actuelles : un test avec les ailes de libellules

Thèse soutenue par : Isabelle DEREGNAUCOURT

Le 17 décembre 2020

Résumé :

Les organismes ont été, au cours du temps, fortement affectés par cinq crises majeures et les activités humaines mènent à une sixième. Il est difficile de comparer ces extinctions grâce à la richesse spécifique, en partie à cause de biais d'échantillonnage. La disparité, visant à quantifier la diversité morphologique, peut-être une approche pertinente. Le contraste entre la diversité taxonomique et morphologique a été utilisé pour étudier les propriétés des extinctions dans le registre fossile. La disparité a toutefois été rarement appliquée à la biologie de la conservation. Nous étudions, ici, l'impact sur la disparité des ailes d'Odonata (1) de l'artificialisation de l'occupation des sols et (2) de l'extinction de masse Permo-Triassique. Pour quantifier la morphologie alaire, nous avons élaboré un patron de base d'homologies de nervation alaire applicable aux espèces actuelles et fossiles. Nous avons, ensuite, utilisé la morphométrie géométrique et élaboré un set de landmarks et de semi-landmarks optimale. L'impact de l'artificialisation a été étudié sur des sites en Ile-de-France. L'artificialisation et la perte d'espèces n'a pas d'impact significatif sur la disparité, ce qui supporte un scénario d'extinction non-sélective sur la morphologie. Rien n'indique que la morphologie alaire puisse aider à identifier des espèces spécialistes ou généralistes. Aucune différences significatives n'ont été observées entre la disparité et la diversité du Permien et du Trias. Des morphologies extrêmes perdues durant le Permien ont pu être compensées par de nouvelles morphologies extrêmes durant le Trias. Etant donné la résolution temporelle, les effets de la perte et récupération d'espèces ne peuvent être distingués. Les crises actuelles pourraient être comparables, dans leurs effets, aux extinctions de masses passées. Cependant, les données sur les actuelles devraient être élargies à toutes les espèces recensées à travers le monde et la résolution de l'échantillonnage fossile affinée.

Abstract:

Organisms through time have been strongly affected by five major crises and human activities are leading to a sixth one. It is difficult to compare these extinctions using species richness, due, in part, to sampling biases. Disparity, aiming at quantifying morphological diversity, might be a relevant approach. The contrast between morphological and taxonomic diversity has been used to address properties of extinction events in the fossil record. Disparity has, however, rarely been applied in conservation biology. Here we investigated the impact on Odonata wing disparity (1) of land cover artificialization and (2) of the Permo-Triassic mass extinction. To quantify wing morphology, we assessed a basic pattern of wing venation homologies applicable to extant and fossil species. We then used a morphometric geometric approach and elaborated an optimal set of landmarks and sliding semi-landmarks. Impact of artificialization has been investigated on sites in Ile-de-France. Artificialization and loss of species do not significantly impact disparity. This support a scenario of a non-morphologically selective extinction. We did not found evidence that wing morphology might help recognition of specialized or generalist species. No significant differences

between disparity and diversity of the Permian and the Triassic were observed. Extreme morphologies lost in the Permian may have been compensated with new extreme morphologies during the Triassic. Given the temporal resolution, effects of species loss and recovery cannot be distinguished. Current crises could be comparable in their effects to past mass extinction. However, data on extant should be broadened to all the species monitored worldwide and resolution of fossil sampling refined.

***Phylogeny and Evolution of the Forcipulatacea
(Neoasteroidea, Echinodermata)***

Thèse soutenue par : Marine FAU

Le 2 octobre 2020

Résumé :

Les Forcipulatacea forment l'un des principaux clades d'étoile de mer actuelles (Asteroidea) avec environ 400 espèces actuelles, mais possèdent un registre fossile assez restreint. De récentes recherches ont démontré que des caractères morphologiques phylogénétiquement informatifs peuvent être définis avec succès pour les échinodermes, à partir de l'analyse comparative des éléments squelettiques (ossicules) en utilisant la forme des ossicules, les articulations entre ces ossicules et les marques laissées par les tissus mous. Cela permet l'analyse conjointe de taxons actuels et éteints. Le premier chapitre de cette thèse décrit l'ontogenèse post-métamorphique de l'espèce *Zoroaster fulgens*. L'étude de cette série ontogénétique a permis de décrire de nouveaux caractères morphologiques, et d'avoir une meilleure compréhension de l'homologie entre les différentes structures trouvées sur les ossicules de *Z. fulgens* en particulier, ainsi que pour les Forcipulatacea en général (i.e. insertions musculaires et zones d'articulation). Le deuxième chapitre décrit l'anatomie de 29 espèces actuelles de Forcipulatacea, qui a permis de définir 115 caractères morphologiques, ce qui en fait la plus grande matrice de caractères / taxons assemblée à ce jour pour ce groupe. L'analyse phylogénétique révèle que les principaux groupes sont monophylétiques: Asteriidae, Brisingida, Stichasteridae et Zoroasteridae. Des synapomorphies morphologiques sont proposées pour ces clades, et les homologies et les convergences entre ces différents clades sont discutées. Les deux derniers chapitres se concentrent sur l'étude des Forcipulatacea Mésozoïque. Cinq taxons datant du jurassique et un taxon datant du crétacé sont réévalués et redécrits, ainsi que de nouvelles observations anatomiques suivies de diagnostics corrigés sont fournies pour quatre autres espèces. La position phylogénétique de ces fossiles est inférée grâce à la matrice présentée dans le chapitre 2. L'analyse de ces fossiles a permis d'effectuer l'analyse phylogénétique basée sur les données morphologiques la plus complète pour ce groupe à ce jour. Les résultats suggèrent une diversification précoce des Forcipulatacea, durant le Jurassique. Les Forcipulatacea mésozoïques présentent des combinaisons de caractères uniques qui les distinguent des taxons actuels. Les Forcipulatacea étaient plus diversifiés durant le Mésozoïque que ce qui était admis dans la littérature jusqu'à présent, la présente étude remet en question les connaissances que l'on a de l'histoire évolutive de ce clade majeur.

Abstract:

Forcipulatacea is one of the main clades of extant Asteroidea (also called sea stars or starfish), with approximately 400 described extant species, but a relatively sparse fossil record. Recent research demonstrated that phylogenetically informative morphological characters can successfully be defined in echinoderms from the comparative analysis of skeletal elements (ossicles), using ossicle shape, articulations among ossicles, and marks left behind by soft tissues. This allows for the joint analysis of extant and extinct taxa. The first chapter of this thesis describes the post-metamorphic ontogeny of the forcipulatacean species *Zoroaster fulgens*. The study of this ontogenetic series allows

for the description of new morphological characters and a better understanding of the homology of ossicle structures found in the ossicles of *Z. fulgens* in particular, and other forcipulatacean sea stars in general (i.e. muscle insertions and articulation areas). The second chapter describes the anatomy of 29 extant forcipulatacean asteroids, followed by the definition of 115 morphological characters, resulting in the largest character/taxon matrix assembled to date for Forcipulatacea. Subsequent phylogenetic analysis recovers the main groups as monophyletic: Asteroiidae, Brisingida, Stichasteridae, and Zoroasteridae. Morphological synapomorphies are proposed for these clades and homologies and convergences between different clades are discussed. The last two chapters focus on the study of Mesozoic forcipulataceans. Five Jurassic and one Cretaceous taxon are reappraised and new anatomical observations with emended diagnoses are provided for four others. The phylogenetic position of these fossils is investigated using the character/taxon matrix from chapter 2. The reanalysis of these fossils permits performing the most comprehensive phylogenetic analysis based on morphological data for this group to date. The results suggest an early diversification of the Forcipulatacea, during the Jurassic. Mesozoic forcipulataceans exhibit a unique combination of characters that distinguish them from extant taxa. The early diversity of the Forcipulatacea was greater than previously thought and challenges existing perceptions of the evolutionary history of this major clade.

De la vie à la pierre : Préservation exceptionnelle d'arthropodes marins fossiles

Thèse soutenue par : Clément JAUVION

Le 29 septembre 2020

Résumé :

Le registre fossile est incomplet et ne rend pas réellement compte de la biodiversité ancienne. Certains gisements à préservation exceptionnelle sont riches en organismes « mous » rarement fossilisés. La tomographie à rayons X a révélé des structures biologiques remarquables (oeufs, organes internes) nous permettant, par exemple, de reconstituer des traits reproductifs chez les Polychelida (Decapoda) du site jurassique de La Voulte-sur-Rhône. Les causes d'une telle préservation restant mal connues, les analyses in situ de la composition minéralogique d'arthropodes fossiles nous ont permis de reconstituer les processus de fossilisation au sein du même site et d'un site crétacé du Liban. Nous montrons ainsi que la biodégradation est primordiale dans la fossilisation, et que le mode de préservation s'explique par la précipitation autour du fossile d'une concrétion (fossiles en volume) ou non (fossiles plats). Nous discutons de l'effet des microenvironnements et des microorganismes associés.

***Paléobiodiversité, évolution et paléobiogéographie des vertébrés
mésozoïques africains et gondwaniens : apport des gisements du Maroc
oriental***

Thèse soutenue par : Maxime LASSERON

Le 3 novembre 2020

Résumé :

L'évolution des vertébrés continentaux au Jurassique supérieur et au cours de la transition Jurassique – Crétacé reste mal connue et peu documentée. Cela est encore plus frappant pour les faunes du Gondwana, en particulier celles d'Afrique. Il s'agit pourtant d'une période pivot qui voit d'importants bouleversements paléogéographiques et l'apparition des grands clades modernes de vertébrés terrestres. La découverte, dans le synclinal d'Anoual (Oriental, Maroc), de nouveaux sites fossilifères, à Guelb el Ahmar (Jurassique moyen) et à Ksar Metlili (Jurassique supérieur – Crétacé inférieur), comble ces lacunes dans les archives fossiles et permet un nouveau regard sur cette période. Ces faunes de microvertébrés sont les plus riches et les plus diversifiées du Mésozoïque gondwanien. Ces deux sites ont livré plus de 53 000 microrestes identifiés de vertébrés continentaux. Notre étude systématique décrit et identifie 53 espèces distinctes à Ksar Metlili et 27 à Guelb el Ahmar, dont une des plus riches associations de micromammifères d'Afrique et du Gondwana. Les listes fauniques sont révisées et augmentées de quatre nouvelles espèces de mammifères et trois nouveaux cynodontes non mammaliaformes, ainsi que de potentielles nouvelles espèces de lépidosaures rhynchocéphales, d'amphibiens albanerpétontidés et de dinosaures hétérodontosauridés. Les rhynchocéphales présents à Guelb el Ahmar et à Ksar Metlili, tout comme les albanerpétontidés, pourraient appartenir à une même lignée évolutive, persistant au Maroc entre le Jurassique moyen et le Jurassique supérieur. Une analyse phylogénétique préliminaire des mammifères « dryolestoides » inclut pour la première fois les espèces de ce groupe décrites à Ksar Metlili. Elle suggère leur appartenance à un groupe monophylétique, confirmant les données morphologiques, et nous conduit à les classer au sein des Donodontidae, dont nous fournissons une diagnose éendue. Elle suggère aussi une parenté des Donodontidae avec les Zatheria, en cohérence avec le registre fossile africain, renouvelant la question de l'origine des Zatheria. Cette thèse met aussi en lumière l'ancienneté et une diversité significative du registre fossile mésozoïque africain des premiers Zatheria, ce qui ouvre des perspectives quant à l'histoire évolutive et paléobiogéographique des mammifères modernes (Theria). L'essentiel de la diversité des sites du synclinal d'Anoual est représenté par moins de 5% des éléments identifiés, le reste appartenant à un cortège de quelques taxons subautochtones. Des dendrogrammes de similitudes mettent en lumière une forte ressemblance entre les faunes des deux sites, qui questionne l'âge du site de Ksar Metlili, auparavant considéré comme berriasien. Des comparaisons fauniques à large échelle avec d'autres sites de la transition Jurassique – Crétacé et la présence de taxons reliques conduisent à proposer un faciès purbeckien et un âge Tithonien – Berriasien pour Ksar Metlili, ainsi qu'une réinterprétation de la limite Jurassique – Crétacé à la limite Berriasien – Valanginien. Les affinités paléobiogéographiques des microvertébrés d'Anoual révèlent une histoire paléobiogéographique complexe, liée à des événements de dispersion trans-

téthysiens récurrents, à une importante composante pangéenne et à l'existence d'un provincialisme africain ou intra-africain dès la transition Jurassique – Crétacé.

Towards extreme gigantism: Long bone inner and outer adaptations in sauropodomorph dinosaurs

Thèse soutenue par : Rémi LEFEBVRE

Le 8 décembre 2020

Résumé :

Plusieurs groupes de vertébrés ont atteint des tailles gigantesques et présentent des particularités, internes comme externes, au niveau de la structure des os des membres, en lien avec leur poids massif. Les sauropodes représentent le cas le plus extrême de gigantisme. Ces dinosaures quadrupèdes dotés de membres colonnaires font partie d'un clade plus large, les sauropodomorphes, dont les premiers représentants étaient plus petits et bipèdes. Le plan d'organisation des sauropodes est associé à une série de caractéristiques au niveau des os des membres, dont la séquence évolutive d'apparition et le lien avec le gigantisme restent flous. Le présent travail a visé à déterminer les caractéristiques externes et internes des os longs des membres des sauropodomorphes associées à l'évolution du gigantisme des Sauropodomorpha, ainsi que leur implication dans la locomotion et le support du poids. L'ensemble de la variation de forme des humérus, radius, ulna, fémur, tibia et fibula a été quantifiée au moyen de la morphométrie géométrique en trois dimensions. Une évaluation préliminaire de l'impact de la taphonomie effectuée au sein du genre Plateosaurus a permis de discuter et ainsi minimiser l'influence de ce paramètre. L'analyse de la variation de forme des os longs des membres au sein des sauropodomorphes suggère une évolution différentielle des membres des sauropodes. Alors que les caractéristiques du membre antérieur des sauropodes apparaissent de façon abrupte, celles caractérisant le membre postérieur apparaissent plus progressivement au sein des sauropodomorphes. L'analyse en trois dimensions de la microanatomie des os longs des membres du sauropode Nigersaurus a montré la présence d'une spongiosa remplissant la région médullaire, comme chez les autres quadrupèdes massifs. Cependant, contrairement à beaucoup de ces taxons, Nigersaurus n'a pas des os à cortex épais. L'analyse comparative d'un plus grand nombre de sauropodes a mis en avant une variabilité microanatomique inattendue. Les caractéristiques internes et externes des os longs des membres des sauropodes sont quelque peu inattendues compte tenu du gigantisme atteint par nombre d'entre eux, comparativement aux spécialisations osseuses observées chez les autres quadrupèdes massifs. Des caractéristiques, telles que la columnarité ou la pneumatocité du squelette ont pu être prédominantes pour le support du poids, plutôt que la robustesse des os, avec un accroissement de la masse en fonction de la taille moindre que chez d'autres quadrupèdes. L'approche intégrative proposée ici sert de base pour des études sous-jacentes de la diversité des sauropodes, qui aideront à mieux comprendre l'évolution d'un tel cas extrême de gigantisme, jamais atteint par aucun autre groupe.

Abstract:

Several terrestrial groups of vertebrates reached gigantic sizes, showing inner and outer limb particularities related to their heavy weight. Sauropoda represent the most extreme case of gigantism. These quadrupedal dinosaurs with columnar limbs belong to a larger clade, Sauropodomorpha, the early representatives of which were smaller and bipedal. The sauropod bauplan is associated with a series of features of the limb

bones, whose evolutionary sequence of appearance and link with gigantism remain unclear. The present work aims to determine the external and internal features occurring in sauropodomorph limb long bones with the evolution of gigantism in Sauropodomorpha, and their implication in locomotion and weight-bearing. The whole shape variation of the humerus, radius, ulna, femur, tibia, and fibula was quantified using three-dimensional geometric morphometrics. A preliminary assessment of the impact of taphonomy performed in the genus *Plateosaurus* allowed to discuss and then minimize the influence of this parameter. The analysis of the shape variation of the limb long bones across sauropodomorphs suggests a differential evolution of the sauropod limbs. While the features characterizing the sauropod forelimb appear abruptly, those characterizing the sauropod hindlimb appear more progressively in sauropodomorphs. The three-dimensional study of the microanatomy of the limb long bones of the sauropod *Nigersaurus* showed the presence of a spongiosa filling the medullary area, as in other heavy taxa. However, conversely to most of them, *Nigersaurus* does not show a thick cortex. The overview of a larger number of sauropods highlighted an unexpected microanatomical variability. The inner and outer features of sauropod limb long bones are somewhat unexpected given the gigantism reached by many of them, as compared to osseous specializations encountered in other massive quadrupeds. Features such as columnarity and skeletal pneumaticity may have been predominant for weight bearing, rather than bone robustness, with mass not increasing as strongly with size as in other quadrupeds. The integrative approach proposed here is the basis for further investigations of sauropod diversity, helping in understanding the evolution of such extreme case of gigantism never reached by any other group.

Adaptation morphologique des os longs à la graviportalité chez les Rhinoceroidea

Thèse soutenue par : Christophe MALLET

Le 20 novembre 2020

Résumé :

Chez les vertébrés terrestres, la forme des os des membres est influencée notamment par des contraintes fonctionnelles, comme la nécessité de résister aux contraintes de charge dues à la gravité. Ceci conduit, chez des quadrupèdes pesant plusieurs centaines de kilos, à des modifications morphologiques des os des membres pour éviter l'écrasement. De telles modifications architecturales liées à un poids élevé ont été qualifiées de "graviporteuses". Les Rhinoceroidea présentent un intérêt particulier pour l'étude des modifications morphologiques des os des membres liées à la masse corporelle, car ils sont représentés par cinq espèces actuelles et des dizaines de genres fossiles, certains faisant partie des mammifères terrestres les plus lourds qui aient jamais existé. Plusieurs occurrences indépendantes d'augmentation de la masse corporelle sont observées dans cette superfamille, ce qui rend pertinente l'étude de la variation de la forme en fonction du poids au sein de ce groupe. Ce travail explore la variation de la forme des os longs des membres en relation avec la masse et les proportions du corps chez les Rhinoceroidea au cours de leur histoire évolutive, afin de mieux comprendre comment le squelette se modifie pour répondre aux exigences fonctionnelles d'une locomotion coordonnée et au support d'un poids élevé. Pour ce faire, j'ai utilisé une approche de morphométrie géométrique 3D pour qualifier et quantifier la forme des six os composant le stylopode et le zeugopode. L'exploration de la variation et de la covariation de la forme des os longs par rapport à la masse corporelle et à l'héritage évolutif chez les rhinocéros modernes a été complétée par l'étude de nombreux représentants fossiles couvrant une large gamme de poids et de proportions corporelles en tenant compte de l'histoire évolutive du groupe. Mes travaux mettent en évidence une augmentation de la robustesse des os commune à tous les rhinocéros lourds. Le développement des insertions des muscles extenseurs et la présence probable de systèmes de blocage passif des articulations des épaules et des genoux chez les taxons lourds permettent de mieux résister à la flexion causée par le poids du corps. Mes résultats montrent que les os des membres antérieurs sont plus influencés par la variation de la masse corporelle que ceux des membres postérieurs, probablement en raison de la proportion différente de la masse corporelle qu'ils supportent et de leurs rôles respectifs de freinage et de propulsion. La forme des os du stylopode est liée à la fois à l'héritage évolutif et à la masse corporelle, tandis que celle du zeugopode est surtout associée au degré de brachypodie (c'est-à-dire à la longueur relative des membres). La fibula présente des patrons de variation de forme très particuliers, dominés par les variations intraspécifiques, ce qui pose la question de son rôle fonctionnel dans le support du poids. La variation de forme chez les Rhinoceroidea est porteuse d'un double signal, avec des aspects uniformes partagés par toutes les espèces lourdes couplés à des spécificités dans les différents taxons, correspondant à la multiplicité de construction des membres observée dans la superfamille. En plus des modifications liées à une forte masse, la plupart des Rhinoceroidea conservent des caractéristiques de quadrupède coureur tout en présentant différentes façons de soutenir une masse élevée, remettant en question la définition classique de la graviportalité principalement basée sur les éléphants. Cela

souligne la nécessité de redéfinir la graviportalité en mettant en évidence les caractéristiques répétées potentiellement liées à ce phénomène dans chaque groupe présentant des occurrences indépendantes de masse élevée.

Abstract:

In terrestrial vertebrates, the shape of the limb bones is influenced, among other factors, by functional constraints, notably the need to resist loading stresses due to gravity. This led, in quadrupeds weighting hundreds of kilograms, to morphological modifications of the limb bones to avoid crushing. Such architectural modifications related to a heavy weight have been historically qualified as “graviportal”. Rhinocerotidae are of particular interest to study the morphological changes of the limb bones related to body mass, as they are represented by five extant species and dozens of fossil genera, some being among the heaviest land mammals that ever existed. Several independent occurrences of an increase of body mass are observed in this superfamily, making it relevant to study the variation of shape in relation to weight. This work explores the shape variation of the limb long bones relatively to body mass and body proportions among Rhinocerotidae along their evolutionary history, in order to better understand how the skeleton modifies to meet the functional requirements of a coordinated locomotion and the support of a heavy weight. To do so, I used a 3D geometric morphometrics approach to qualify and quantify the shape of the six bones composing the stylopodium and zeugopodium of a sample of modern and fossil specimens. The exploration of the long bone shape variation and covariation in relation to body mass and to the evolutionary legacy in modern rhinos has been completed by the study of numerous fossil representatives to cover a large range of weight and body proportions, taking into account the evolutionary history of the group. My work highlights an increase of bone robustness common to all heavy rhinos. The development of the insertions for powerful extensor muscles and the likely presence of passive-stay apparatuses at shoulder and knee joints in heavy rhino taxa allow to better resist flexion caused by loading forces. My results show that forelimb bones are more influenced by body mass variation than hind limb ones in Rhinocerotidae, likely due to the different proportion of body mass that they support and to their distinct respective roles of brake and propulsion. The shape of the stylopodium bones is simultaneously related to evolutionary legacy and body mass, while that of the zeugopodium is mostly associated with the degree of brachypody (i.e. relative limb length). The fibula is the only bone showing puzzling patterns of shape variation dominated by intraspecific variations, which questions its functional role in weight bearing. The shape variation in Rhinocerotidae carries a dual signal with uniform aspects shared by all heavy species coupled with specific features in the different taxa, corresponding to the multiplicity of limb constructions observed in the superfamily. In addition to modifications related to heavy weight, most Rhinocerotidae retain features of running quadrupeds while displaying different ways to sustain a high mass, questioning the classical definition of graviportalité mainly based on elephants. This highlights the necessity to redefine graviportalité by highlighting what are the repeated features potentially linked to it in each group with independent occurrences of heavy weight.

Etude morpho-fonctionnelle des nageoires paires du coelacanthe actuel *Latimeria* - Considération sur les modalités de la terrestrialisation des vertébrés

Thèse soutenue par : Rohan MANSUIT

Le 12 novembre 2020

Résumé :

Les coelacanthes (Actinistia) forment un clade de sarcoptérygiens seulement représentés de nos jours par un genre *Latimeria*, et qui est considéré comme le groupe-frère du clade dipneustes + tétrapodes. De par leur position phylogénétique et leur mode de vie, ils sont considérés comme un bon modèle pour étudier la sortie des eaux des vertébrés et le passage des nageoires aux pattes. Il est cependant nécessaire d'avoir une bonne compréhension de son anatomie squelettique et musculaire avant de pouvoir faire toute inférence sur la sortie des eaux. L'étude du développement des nageoires paires a montré un développement similaire à celui des autres vertébrés, avec les nageoires pelviennes qui se forment plus tardivement que les nageoires pectorales. Tout comme chez les dipneustes, les éléments radiaux pré-axiaux se mettent en place par la fragmentation du mésomère associé, de façon précoce dans le développement. Nous avons également pu mettre en évidence le développement progressif d'une ossification superficielle de la ceinture pelvienne, dans sa partie antérieure, associée à un système trabéculaire. Le système trabéculaire et l'ossification superficielle permettent de renforcer la ceinture pelvienne cartilagineuse, et ainsi de résister aux importantes contraintes musculaires qui s'exercent sur cette partie. L'étude de l'anatomie musculaire a permis de mettre en évidence la grande complexité musculaire des nageoires, par rapport à ce qui était déjà connu. La nageoire pelvienne semble de plus avoir une organisation musculaire plus plésiomorphique que la nageoire pectorale, puisque la majorité des muscles pelviens vont de la ceinture pelvienne aux rayons des nageoires, similaire à ce qui se retrouve chez les actinoptérygiens. En revanche, les muscles de la nageoire pectorale s'insèrent majoritairement sur les éléments endosquelettiques, comme pour les dipneustes et les tétrapodes. De plus, la nageoire pectorale est plus puissante que la nageoire pelvienne, ce qui semble indiquer un rôle plus important pour la locomotion du coelacanthe. L'étude de la mobilité articulaire des nageoires a montré que la nageoire pectorale a une plus grande mobilité que la nageoire pelvienne. Cette diminution de la mobilité au niveau de la nageoire pelvienne semble être lié à la morphologie particulière des mésomères de la nageoire, et de la position proximo-latérale des éléments radiaux pré-axiaux pelviens. Enfin, nous avons mené une étude préliminaire sur l'évolution de l'architecture musculaire au cours de la sortie des eaux des vertébrés. Il apparaît que les pattes ont une masse et développent une force plus importante que les nageoires chez les poissons, nécessaire pour produire la force nécessaire à la propulsion sur le substrat. Les poissons en revanche se propulsent principalement par leur nageoire caudale, et ne nécessitent donc pas de nageoires puissantes. Enfin, nous avons montré que les membres postérieurs des tétrapodes sont plus puissants que les nageoires pelviennes des poissons, relatif aux membres et nageoires pectoraux. Ce résultat supporte l'idée d'un changement locomoteur durant la sortie des eaux des vertébrés, vers un mode de propulsion postérieur.

Phylogeny, paleobiogeography, and paleophysiology of the Triassic dicynodonts (Therapsida, Anomodontia): contributions of the Laotian and Moroccan forms

Thèse soutenue par : Chloé OLIVIER

Le 25 février 2020

Résumé :

Les dicynodontes sont des organismes emblématiques de la période Permien-Trias (P-Tr), du fait de leur survie à la plus grande crise biologique de l'histoire de la Terre, à la fin du Permien. Bien que fortement impactés par cette crise, ils se sont largement diversifiés durant le Trias moyen. Ils représentaient les herbivores dominants de leurs écosystèmes. Cependant, les changements environnementaux majeurs survenus au Trias supérieur (Carnien), ont fortement affecté la diversité et l'abondance des dicynodontes. Ils ont finalement disparu à la fin du Trias. L'évolution des dicynodontes triasiques ainsi que les conditions de leur résilience et de leur extinction restent peu connues. Ce travail a porté sur les dicynodontes du Laos et du Maroc, avec pour objectifs une meilleure connaissance des relations phylogénétiques, de la paléobiogéographie, et de la paléophysologie des dicynodontes du Trias.

La mise en évidence de deux nouvelles espèces du Trias inférieur au Laos (*Counillonia superoculis* et *Repelinosaurus robustus*) montre que la résilience post-crise des dicynodontes semble avoir été plus précoce que précédemment supposée. L'analyse phylogénétique réalisée a placé *Repelinosaurus* au sein des Kannemeyeriiformes et *Counillonia* au sein des Dicynodontidae, ce dernier ajoutant un groupe supplémentaire de dicynodontes à la liste des survivants à la crise P-Tr. Cependant, les relations phylogénétiques des formes laotiennes ne sont pas consensuelles. Un thermométabolisme élevé aurait été l'élément déterminant pour expliquer la survie des dicynodontes. Or les modèles paléophysologiques construits, dans nos études, à partir de variables histologiques ont inféré un haut taux métabolique chez des dicynodontes aussi bien triasiques que permien (n'ayant pas survécu à la crise P-Tr), ce qui réfute l'hypothèse précédente. Ils supposeraient également une acquisition unique de l'endothermie mammalienne chez les Synapsida, au moins au Permien moyen, au niveau du nœud des Neotherapsida.

La présence des dicynodontes au Laos (situé sur le bloc indochinois) apporte de nouveaux éléments sur le débat actuel concernant paléogéographie de l'Asie du Sud-Est. En effet, l'âge des dicynodontes du Laos et le mode de vie terrestre des dicynodontes suggèrent une connexion terrestre entre le bloc indochinois et la Pangée, au moins dès la fin Permien-début Trias, très probablement via les blocs sud- et nord-chinois.

Un matériel post-crânien abondant et inédit attribué aux dicynodontes a été décrit et la taxonomie des dicynodontes marocains (*Moghreberia nmachouensis*, *Azarifeneria robustus* and *A. barrati*) a été révisée. Cette étude a montré que l'espèce *Moghreberia nmachouensis*, la plus abondamment représentée dans le bassin d'Argana, est une espèce valide et clairement distincte du genre nord-américain *Placerias*, auquel elle était précédemment fréquemment attribuée comme synonyme junior. De plus, contrairement aux études précédentes, *Moghreberia* a été retrouvée groupe-frère du genre polonais *Lisowicia*. La révision du matériel attribué à *Azarifeneria* n'a pas montré de caractères diagnostiques le distinguant des autres genres triasiques. Cependant, un second morphotype, au moins, distinct du genre *Moghreberia*, a été

mis en évidence dans le matériel postcrânien sur la base de sa forte robustesse. La grande taille de *Moghreberia* et surtout celle de ce deuxième morphotype ont confirmé l'hypothèse de l'augmentation de la taille corporelle des dicynodontes au cours du Trias.

Abstract:

Dicynodonts represent emblematic Permian-Triassic (P-Tr) taxa that survived the most severe biotic crisis in Earth's history, at the end of the Permian. While they were strongly impacted, they highly diversified during the Middle Triassic. They form a major component of the herbivorous fauna in their ecosystems. However, the major Late Triassic (Carnian) environmental changes deeply affected the diversity and abundance of dicynodonts. They finally became extinct at the end of Triassic. The evolution of the Triassic dicynodonts and the patterns of their Triassic diversification and extinction still unclear. This work focused on Laotian and Moroccan dicynodonts and aims to enhance our knowledge on the phylogeny, paleobiogeography, and paleophysiology of the Triassic dicynodonts.

The discovery of two new species (*Counillonia superoculis* and *Repelinosaurus robustus*), in the Early Triassic of Laos supported a rapid and earlier post-crisis recovery of dicynodonts. *Repelinosaurus* is recovered within *Kannemeyeriiformes* and *Counillonia* within *Dicynodontidae*. The latter assignment involves an additional group of dicynodonts surviving the P-Tr crisis. However, the phylogenetic relationships of the Laotian forms appear non-consensual. A high termometabolism has been proposed as the main cause to explain their survivorship beyond the crisis. Paleophysiological models built on the basis of histological features inferred a high metabolism in both Permian and Triassic dicynodonts, which thus refuted the previous hypothesis. They moreover support a unique acquisition of the mammalian endothermy within *Synapsida* occurring at least during middle Permian, at the *Neotherapsida* node.

The presence of dicynodonts in Laos, in the Indochina Block, provides new data on the current debate on the paleogeography of South East Asia. The stratigraphic age of the Laotian dicynodonts and the terrestrial lifestyle of dicynodonts consequently suggest a terrestrial connection between the Indochina Block and Pangea at least in late Permian-Early Triassic, most likely via the South and North China blocks.

An abundant and unpublished post-cranial material of dicynodonts from Morocco (Argana Basin), was described and the taxonomy of the Moroccan dicynodonts (*Moghreberia nmachouensis*, *Azarifeneria robustus* and *A. barrati*) was revised. The species *Moghreberia nmachouensis*, the mostly represented form in the Argana Basin, is proved to be a valid taxon clearly distinct from the North American *Placerias* to which it was previously assigned as a junior synonym. Moreover, contrary to all previous studies, *Moghreberia* is recovered sister-taxa of the Polish *Lisowicia* rather than to *Placerias*. The revision of the available material of *Azarifeneria* did not emphasize any significant diagnostic characters distinguishing it from other Triassic dicynodonts. However, a second morphotype in the postcranial material, distinct from *Moghreberia*, has been highlighted on the basis of its robustness. The large size of *Moghreberia* and the hypothetical second new taxon confirmed the increase of the body size in dicynodonts during the Triassic.