

Master Sciences Technologies Santé
Mention Sciences de la Terre et des Planètes, Environnement
Parcours Paléontologie, Sédimentologie, Paléoenvironnements

Stage de recherche Master 2

**Thermophysiole des Metriorhynchidae via
l'analyse isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$)**

par

SEON Nicolas



Encadrement :

AMIOT Romain, CR, UMR-CNR 5276, LGL-TPE, Université Claude Bernard Lyon 1
LECUYER Christophe, PU, UMR-CNR 5276, LGL-TPE, Université Claude Bernard Lyon 1
MARTIN Jérémy, CR, UMR-CNR 5276, LGL-TPE, Université Claude Bernard Lyon 1

**UMR-CNR 5276 Laboratoire de Géologie de Lyon :
Terre, Planètes, Environnement**

Informations destinées à la Bibliothèque des Sciences de la Terre

Date de soutenance orale : 12 juin 2018

Mots-clés (5 maximum) : Metriorhynchidae, Crocodylomorpha, thermophysiole, géochimie, isotope de l'oxygène

Université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Normale Supérieure de Lyon

- 2018 -

Table des matières

Résumé	3
Abstract	4
Introduction	5
Généralités sur les Metriorhynchidae	7
<i>Origine et phylogénie</i>	7
<i>Quelques caractères anatomiques et évolution</i>	9
<i>Extinction</i>	10
Indices sur la thermophysiologie des Metriorhynchidae	10
<i>Régimes alimentaires et comportements associés</i>	11
<i>Reproduction</i>	12
<i>Morphologie</i>	13
<i>Histologie</i>	14
<i>Paléobiogéographie</i>	15
Matériel	18
Méthodes	21
<i>Protocole d'analyse isotopique de l'oxygène des phosphates d'apatite</i>	21
<i>Protocole d'analyse isotopique de l'oxygène des carbonates d'apatite</i>	23
Résultats	24
<i>Reproductibilité des mesures, calibration et résultats</i>	24
<i>Influence de la diagénèse</i>	29
Discussion	31
<i>Estimation des paléotempératures des eaux marines de surface</i>	31
<i>Approche de la thermophysiologie des Metriorhynchidae</i>	32
Conclusion et perspectives	41
Remerciements	43
Références bibliographiques	44
Annexes	49

Titre : Thermophysiology des Metriorhynchidae via l'analyse isotopique de l'oxygène ($\delta^{18}\text{O}$)

Mots-clefs : Metriorhynchidae, Crocodylomorpha, thermophysiology, géochimie, isotope de l'oxygène

Résumé

Lors du refroidissement global opérant du Jurassique supérieur au Crétacé inférieur (161,2 à 133,9 Ma), les Metriorhynchidae, un groupe de crocodiles très bien adapté à la vie marine persiste tandis que les Teleosauridae, leur groupe frère disparaît. Une des hypothèses concernant leur occurrence post-Jurassique met en jeu une thermophysiology différente de celle actuellement connue chez les crocodiles (i.e ectotherme poïkilotherme). Les indices morphologiques, histologiques et paléogéographiques ne semblant pas aboutir à un consensus strict, le développement des méthodes d'analyses des isotopes de l'oxygène durant ces dernières années ouvre une nouvelle fenêtre pour tenter de répondre à cette problématique. En effet, comme l'on montré différentes études, le caractère thermodépendant du fractionnement isotopique de l'oxygène peut nous renseigner sur la température de formation d'une dent ou d'un os et ainsi aborder la thermophysiology d'organismes disparus. Pour cette raison, les compositions isotopiques de l'oxygène des phosphates et des carbonates de l'hydroxyapatite dentaire ont été mesurées. Les données isotopiques apportées par cette étude, sont situées entre celles d'animaux ectothermes poïkilothermes (Teleosauridae) et endothermes homéothermes (Ichthyosauria, Plesiosauria) et semblent indiquer une endothermie chez ces crocodiles du Jurassique. En revanche, le caractère homéotherme consistant à maintenir une température corporelle constante chez un individu semble peu efficace. Cette stratégie de thermorégulation impliquant la capacité à produire de la chaleur leur a probablement conférer un avantage, ceci ayant permis aux Metriorhynchidae de franchir la limite Jurassique-Crétacé en les rendant moins dépendant de leur environnement.

Title: Thermophysiology of Metriorhynchidae through oxygen isotopic analysis ($\delta^{18}\text{O}$)

Keywords: Metriorhynchidae, Crocodylomorpha, thermophysiology, geochemistry, oxygen isotope

Abstract

During the global cooling occurring at the late Jurassic and early Cretaceous (161.2 à 133.9 Myr), the Metriorhynchidae, a group of crocodiles very well adapted to marine life persists while the sister group (the Teleosauridae) disappears. One of the hypotheses concerning their post-Jurassic occurrence implies a different strategy of thermoregulation from that currently known in crocodiles. Morphological, histological and paleogeographic clues do not seem to lead to a strict consensus, the development of oxygen isotope analysis methods in recent years opens a new window to try to answer this problem. Indeed, as shown in different studies, the temperature dependence of the oxygen isotope fractionation can tell us about the thermophysiology of extinct organisms. For this reason, the oxygen isotopic composition of the phosphates and carbonates of the dental hydroxyapatite were measured. The isotopic values of oxygen given by this study, situated between those of poikilothermic ectothermic animals (Teleosauridae) and homeothermic endotherms (Ichthyosauria, Plesiosauria), seem to indicate an endothermy in these Jurassic crocodiles. On the other hand, the homeothermic character seems to be absent in these organisms. This thermoregulation strategy involving the ability to produce heat has probably allowed them to cross the Jurassic-Cretaceous boundary by making the Metriorhynchidae less dependent on their environment.

Introduction

Les crocodiles sont aujourd'hui connus pour être des organismes ectothermes poïkilothermes c'est-à-dire produisant peu de chaleur corporelle et régulant leur température corporelle via une régulation comportementale. Ces animaux apparaissent de ce fait comme très dépendants au milieu environnant pour maintenir leurs fonctions vitales. Cela contraint leur distribution géographique latitudinale mais également temporelle, notamment lors d'événements froids ayant eu lieu au cours de l'histoire de la Terre. En 2014, Martin et al., se sont intéressés aux facteurs influençant la diversité des crocodylomorphes marins durant le Mésozoïque et le Cénozoïque. Pour la majorité des familles de crocodiles marins, la température semble être un facteur limitant. Les diversités génériques et spécifiques covarient avec les températures océaniques. En effet, lorsque les températures des eaux de surfaces marines sont élevées nous observons une forte diversité, en revanche lorsque ces températures diminuent, il apparaît une chute de la diversité voire des disparitions taxinomiques. Toutefois, une famille persiste lors du refroidissement à la limite Jurassique-Crétacé, les Metriorhynchidae (Fitzinger, 1843 ; **Figure 1**). Il apparaît alors légitime de se demander pourquoi les Metriorhynchidae perdurent lors de cette période de baisse des températures océaniques de surface.

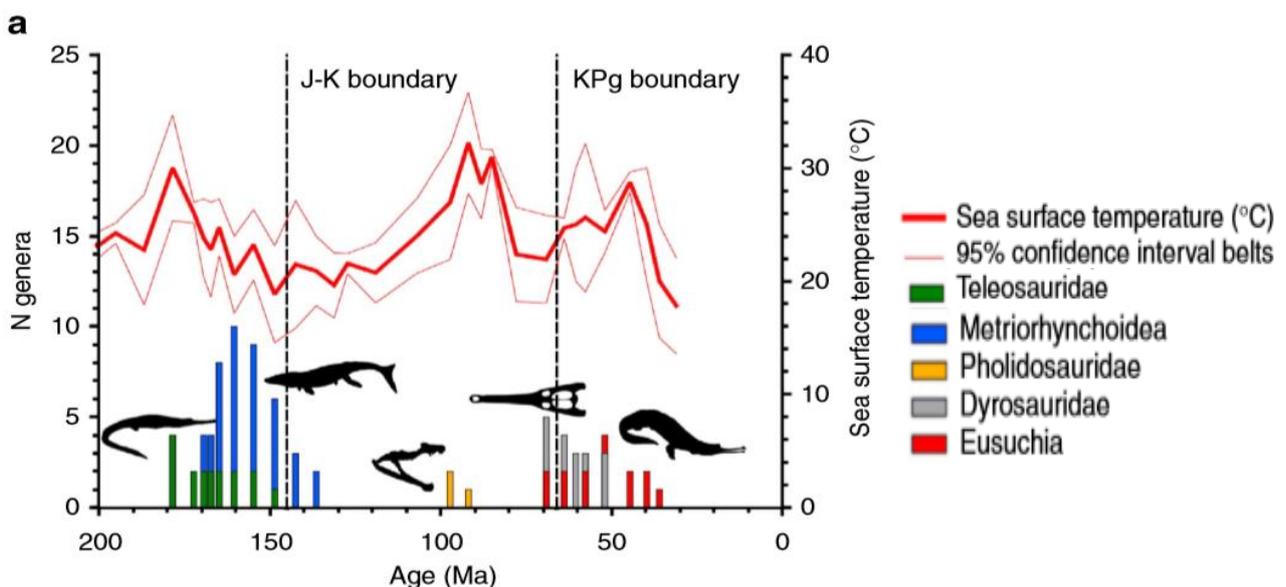


Figure 1 : Diversité générique des Crocodylomorpha en fonction des températures océaniques de surface au cours des 200 derniers millions d'années, d'après (Martin et al., 2014).

Les Metriorhynchidae, très bien adapté à la vie aquatique, ont longtemps intrigué les paléontologues et ont par conséquent, fait l'objet de nombreux travaux sur leur paléoécologie mais relativement peu concernant leur thermophysologie. L'idée de cette étude est de tester l'hypothèse selon laquelle les Metriorhynchidae eurent possédé une thermophysologie différente de celle des autres crocodylomorphes en supposant que cette-ci leur ait conféré un avantage non négligeable lors des événements froids. Différentes méthodes existent pour déterminer la thermophysologie d'organismes disparus. Dans notre cas, il s'agira d'étudier la composition isotopique de l'oxygène de l'hydroxyapatite dentaire. Les valeurs obtenues seront ensuite interprétées à l'aide du modèle établi par Bernard et al., (2010) qui a déjà permis de mettre en évidence l'endothermie et le caractère homéotherme d'autres reptiles marins du Mésozoïque (en général (e.g) Ichthyosauria, Plesiosauria ; **Figure 2**).

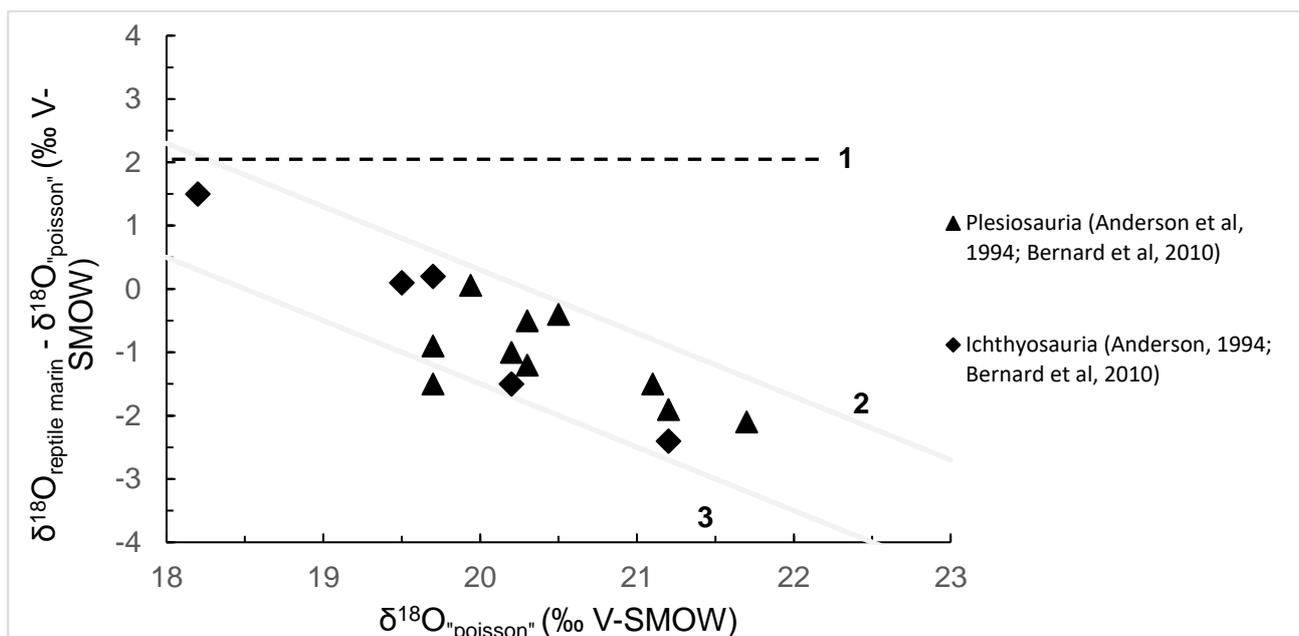


Figure 2 : Variation de la différence du $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ des reptiles marins et des « poissons » (Chondrichthyes et Actinopterygii) en fonction du $\delta^{18}\text{O}$ « poissons ». En estimant que la droite (1) symbolise un reptile marin ectotherme poikilotherme dont la température corporelle est égale à l'eau environnante avec un enrichissement en ^{18}O de 2 ‰ de l'eau corporelle. Les droites grises modélisent un reptile marin endotherme possédant une température corporelle entre 36 (2) et 40 °C (3) avec un enrichissement de l'eau corporelle à 2 ‰ avec respectivement un $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ de 0 et -1 ‰. Données tirées de (Anderson et al, 1994 et Bernard et al, 2010). Figure modifiée d'après (Bernard et al., 2010).

Généralités sur les Metriorhynchidae

Origine et phylogénie

Les Metriorhynchidae appartiennent à la sous-classe des Diapsida et plus particulièrement au super-ordre des Crocodylomorpha (**Figure 3**). Tout comme les crocodylomorphes actuels, les Metriorhynchidae possédaient deux fenêtres temporales séparées par la jonction post-orbitaire - squamosal. Leur appartenance au clade des Thalattosuchia avec les Teleosauridae comme groupe frère est actuellement non débattue même si elle a suscité de nombreuses interrogations dans le passé. En effet, lors de la découverte des premiers spécimens, les Metriorhynchidae ont souvent été associés aux Mosasauridae du fait de leurs ressemblances morphologiques notamment par l'intermédiaire de la perte des ostéodermes.

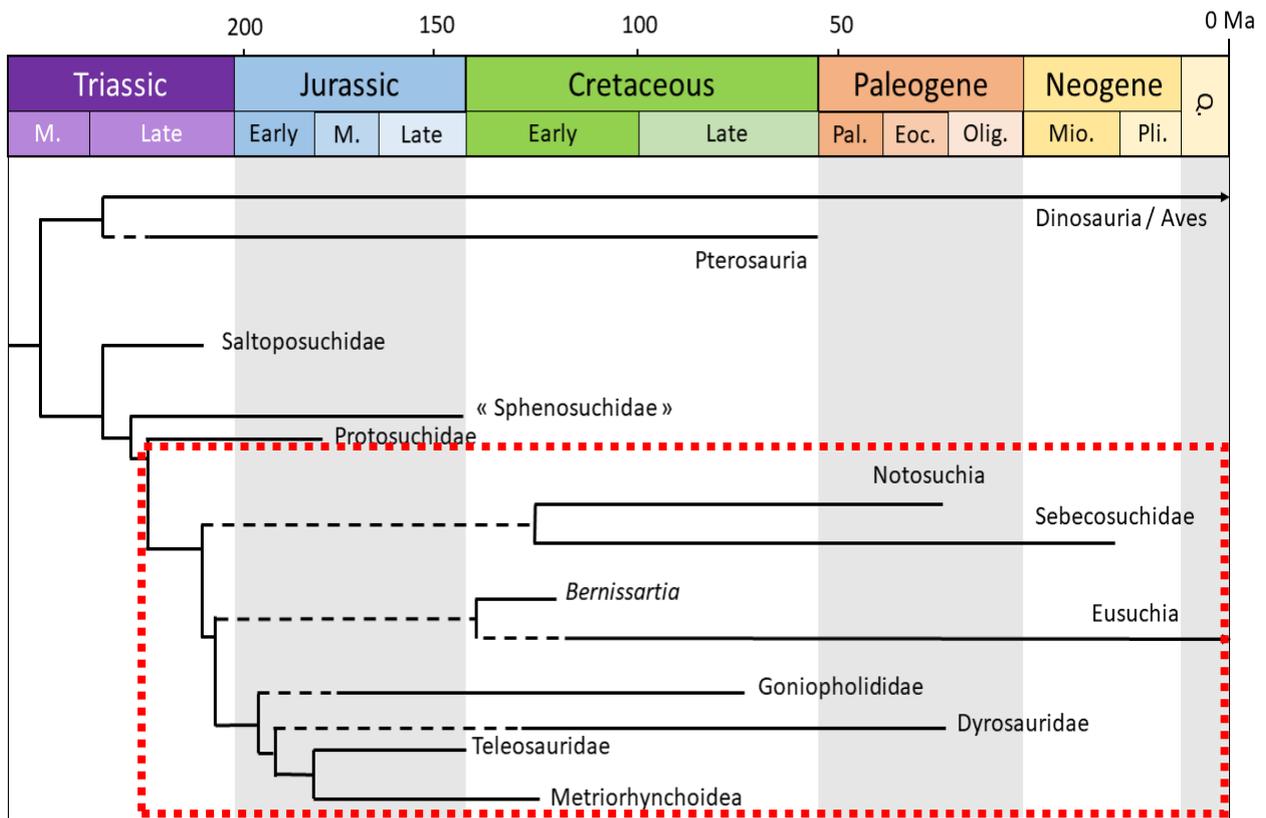


Figure 3 : Arbre phylogénétique des Archosauria avec en encadré rouge l'ordre des Crocodylia. Figure modifiée d'après (Benton, 2014).

Les restes étant fragmentaires, les études phylogénétiques (Young et al., 2011, 2010; Young and de Andrade, 2009) reposent principalement sur des caractères morphologiques du crâne et des membres. Ces dernières ont abouti à un consensus au sein de la communauté scientifique notamment sur les relations au sein de la famille des Metriorhynchidae (**Figure 4**).

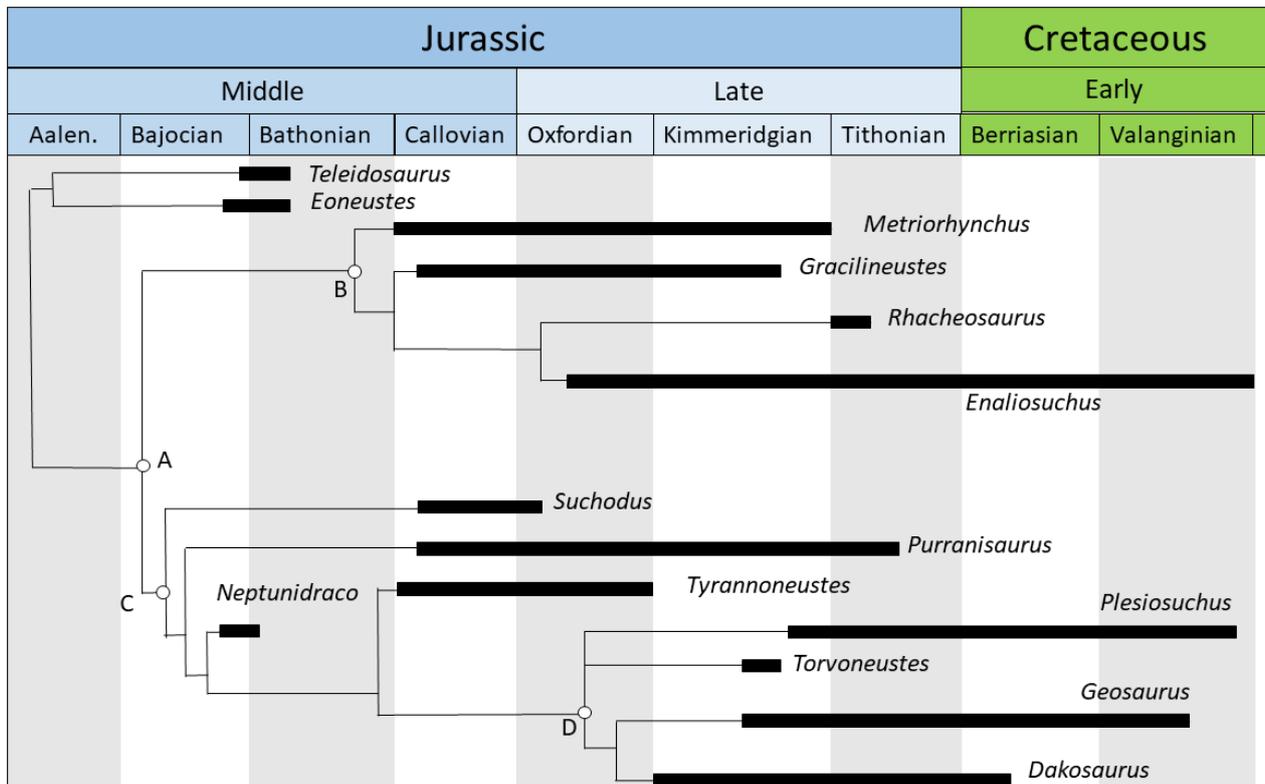


Figure 4 : Arbre phylogénétique utilisant la méthode bootstrapping calibré dans le temps d'après (Young et al., 2010, 2011 ; Benton, 2014). A : Metriorhynchidae, B :Metriorhynchinae, C :Geosaurinae, D :Geosaurini.

Les Metriorhynchidae sont connus par des restes fossilisés retrouvés en Europe, en Argentine, au Chili et au Mexique entre le Bajocien et le Valanginien (Young et al., 2010 ; Frey et al., 2002 ; Bardet et al., 2014 ; Chiarenza et al., 2015) et ont historiquement été séparés en deux groupes selon la longueur de leur rostre. Le groupe des Longirostrine, pour les individus dont la longueur du rostre représentait plus de 70% de la longueur du crâne et celui des Brevisrostrine lorsqu'elle ne représentait que la moitié ou moins. Aujourd'hui, ces deux groupes correspondent respectivement aux sous-familles des Metriorhynchinae et des Geosaurinae.

Quelques caractères anatomiques et évolution

Les Metriorhynchidae sont les crocodylomorphes se démarquant le plus du « Bauplan » des crocodiles (**Figure 5**) (Fitzinger, 1843). En effet, ce groupe d'archosauromorphes entièrement adapté à la vie aquatique possède des caractères très facilement identifiables. Parmi eux figurent une queue hypocerque, un humérus et une ceinture pelvienne réduits, la présence d'anneaux sclérotiques ainsi que la perte à la fois de la fenêtré mandibulaire externe et des ostéodermes. De plus, nous observons la transformation des membres chiridiens en véritables palettes natatoires. À partir de cette morphologie présente chez les taxa basaux (e.g *Neptunidraco*) ont émergé des morphologies beaucoup plus adaptées à la vie pélagique via l'extension du rostre et la remontée des narines externes chez *Enaliosuchus macrospondylus*, un organisme du Crétacé inférieur démontrant cette hyperspécialisation des Metriorhynchidae.

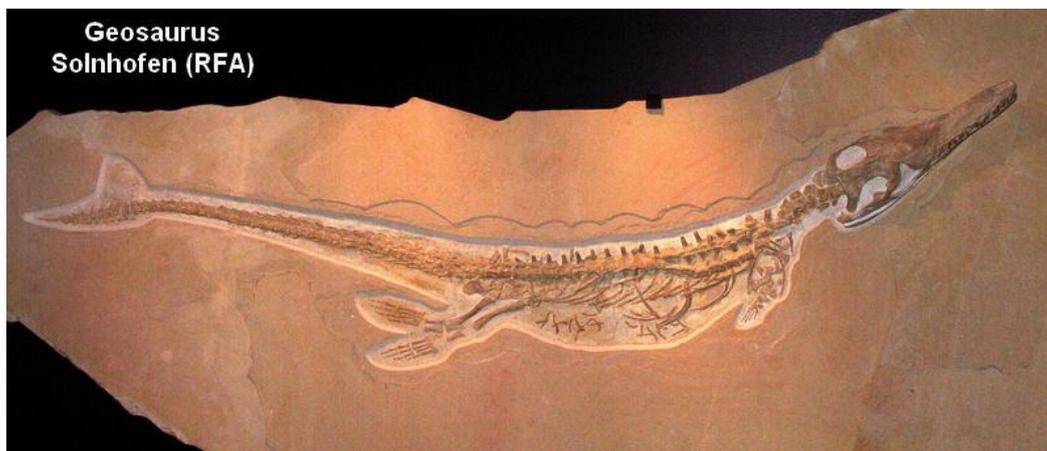
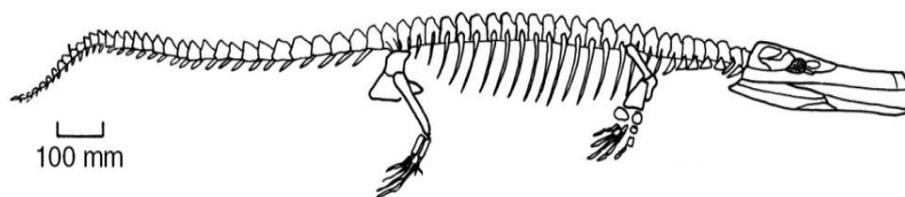


Figure 5 : En haut, une reconstitution d'un squelette de *Metriorhynchus superciliosus* (Benton, 2014); en bas un spécimen appartenant au genre *Geosaurus* sp. retrouvé dans les calcaires lithographiques de Solnhofen en Allemagne (The Houston Museum of natural science ;"What a Croc! | BEYONDbones," n.d.).

Extinction

Concernant l'extinction de ce clade, peu de choses sont actuellement connues. Comme expliqué précédemment et contrairement aux Teleosauridae, les Metriorhynchidae perdurent après la limite Jurassique-Crétacé (Martin et al., 2014; Chiarenza et al., 2015). Cependant, la découverte d'un possible « Teleosauridae » (Fanti et al., 2016) dans le Valanginien vient jouer les troubles-fête. Néanmoins, la proximité de terrains oxfordiens et l'utilisation de certains taxa pour la biostratigraphie pourraient potentiellement remettre en cause cette étude (J.Martin, comm. perso).

Pour tenter d'expliquer la disparition de ces crocodiliens différentes hypothèses ont été formulées durant les dernières décennies. Parmi elles, l'augmentation de la compétitivité au niveau des ressources vis-à-vis des premiers mosasauroids (Young et al., 2010) paraît la moins probable du fait de leur petite taille et leur nage peu efficace (Massare, 1988; Bardet et al., 2014). La seconde, toujours associé aux ressources alimentaires et à la prédation, s'appuie sur l'hypothèse selon laquelle la radiation évolutive des Téléostéens présentant de bonnes capacités natatoires aurait pu rendre la chasse des Metriorhynchidae plus compliquée. Ceci est notamment connu pour les Hybodontes lors de l'apparition des premiers requins modernes avatagés par la calcification des centres vertébraux (Cuny, 2013). La dernière hypothèse quant à elle repose sur des paramètres abiotiques comme les cycles de transgression-régression à l'échelle globale et la baisse des températures téthysiennes. Cependant, la présence de quatre genres au Crétacé (*Enaliosuchus*, *Dakosaurus*, *Geosaurus* et *Plesiosuchus*) et les conclusions données par les travaux de Martin et al. (2014) montrent les limites de cette hypothèse. En conclusion, la ou les raisons de leur disparition restent encore débattues.

Indices sur la thermophysiole des Metriorhynchidae

La physiologie est l'étude des fonctions des êtres vivants : comment ils se nourrissent, se déplacent et plus généralement comment ils se maintiennent en vie. Sur un animal mort, les structures réalisant les différentes fonctions citées précédemment peuvent être observées. De plus, certaines caractéristiques morphologiques et comportementales peuvent nous permettre de remonter aux stratégies thermorégulatrices, un des volets de la physiologie.

Régimes alimentaires et comportements associés

Dans le registre fossile des Metriorhynchidae, il existe une grande diversité de morphologies dentaires et donc par inférence de comportements alimentaires. Ceci pourrait notamment expliquer la grande diversité taxonomique durant le Jurassique supérieur (Young et al., 2010). Alors que les Metriorhynchidae basaux (e.g *Neptunidraco*) semblent être généralistes et opportunistes en raison de la possession de carènes (gilde « percer » et/ou « couper » de Massare, (1987)), les formes les plus dérivées dans la sous famille des Metriorhynchinae sont quant à elles plus spécialisées dans la piscivorie (gilde « percer » (Massare, 1987; Young and de Andrade, 2009) ; **Figure 6**). Ces différentes interprétations sont appuyées par la découverte de crochets de céphalopodes, des rostres de bélemnites et des écailles accompagnées de dents de « poissons » (Chondrichthyes et Actinopterygii) dans certaines cavités gastriques de Metriorhynchinae. Ceci dit certains taxa appartenant à cette sous-famille comme *Metriorhynchus* possèdent des dents comprimées latéralement permettant de couper et percer des proies plus grandes et plus dures qu'elles comme en atteste, la découverte de nombreuses dents cassées et marques de prédation de *Metriorhynchus* sur des plésiosaures (Forrest, 2003).

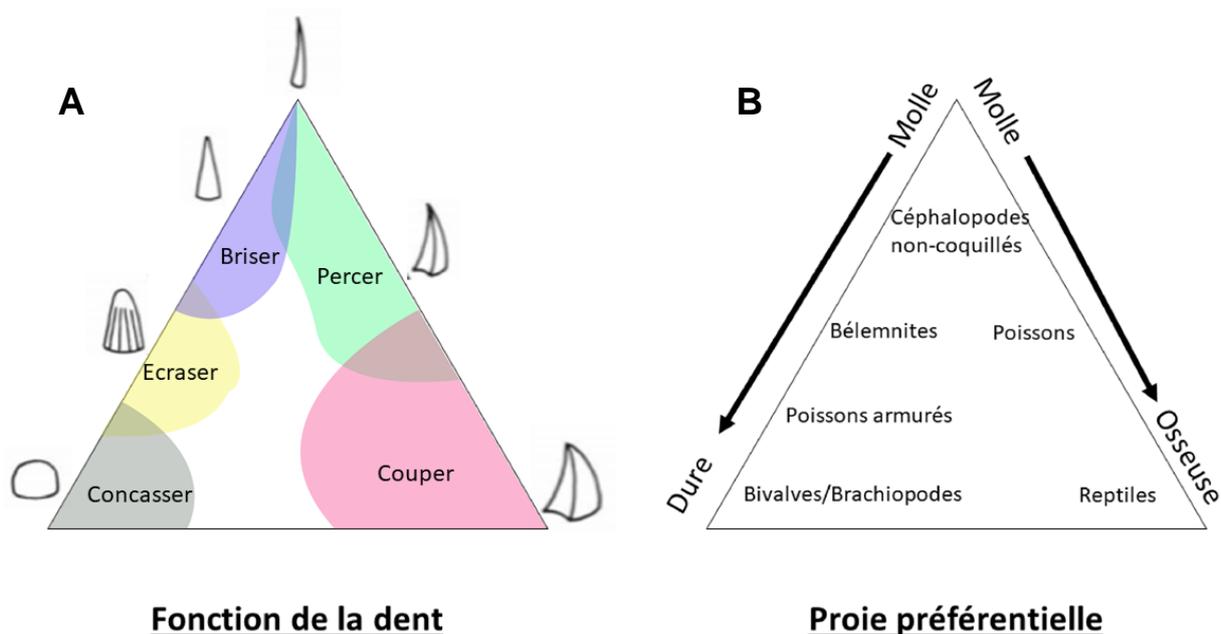


Figure 6 : **A** : espace morphologique des couronnes dentaires chez les reptiles marins ; **B** : proies associées aux différentes morphologies, d'après (Massare, 1987).

À noter aussi, l'étonnante présence de restes du ptérosaure *Rhamphorhynchus* sp. dans un contenu stomacal de *Metriorhynchus* sp. en Angleterre, supposant que ces crocodiles marins pouvaient également se nourrir de carcasses flottantes et ainsi paraître comme plus opportunistes qu'ils ne le semblent (Martill, 1986).

Au sein des Geosaurinae, les genres *Dakosaurus* et *Geosaurus* possèdent tous deux une dentition coupeuse présentant une zyphodontie généralement associée à un régime alimentaire hypercarnivore (Andrade et al., 2010). Cette morphologie dentaire est très efficace pour couper, à la manière d'un couteau à viande. Elle est notamment présente chez beaucoup de carnivores au sommet des chaînes trophiques (Massare, 1987; Andrade et al., 2010). Toutes ces morphologies associées à des comportements alimentaires différents pourraient être à l'origine du partitionnement de la niche écologique au sein des reptiles marins et ainsi permit la diversité des Metriorhynchidae au Jurassique supérieur (Young et al., 2010).

Ces comportements alimentaires sont de plus, tous associés à la prédation. La prédation peut se présenter sous deux formes, l'embuscade ou la poursuite. Dans un environnement marin ouvert, il est difficile d'imaginer que ces organismes eurent la possibilité de se cacher pour ensuite capturer leurs proies. Par conséquent, la chasse par poursuite paraît la plus probable. Néanmoins, la chasse par poursuite implique un effort long et intense et fait appel à des capacités natatoires nécessitant un métabolisme élevé contrairement à la chasse par embuscade. Ainsi, ceci pourrait laisser penser à un métabolisme différent chez les Metriorhynchidae de celui des crocodiles actuels.

Reproduction

La stratégie de reproduction des Metriorhynchidae demeure encore inconnue. Contrairement à d'autres reptiles marins eux aussi adaptés à la vie pélagique (e.g ichtyosaures, nothosaures), aucune preuve directe n'a aujourd'hui été retrouvée. Toutefois, des travaux s'étant penchés sur la question utilisent des caractères histomorphologiques pour tenter de répondre à cette problématique (Young et al., 2010; Herrera et al., 2017). L'observation du réarrangement des os composant la ceinture pelvienne impliquant pourrait constituer une preuve en accord avec la viviparité observé chez les nothosaures vivipares (Cheng et al., 2004).

D'autres part, si nous supposons que la stratégie reproductrice des Metriorhynchidae nécessite la ponte d'œufs ces derniers auraient été dans l'obligation de se déplacer hors de l'eau afin de pondre leurs œufs à l'air libre. Or, la morphologie des membres et la faible densité osseuse du fémur et de l'humérus chez les Metriorhynchidae rendent cette stratégie de reproduction quasi improbable. En revanche, aucun indice ne semble refuter la viviparité chez les Metriorhynchidae si ce n'est leur position phylogénétique au sein des archosaures. Néanmoins, il est important de stipuler que de nombreuses transitions oviparité-viviparité ont eu lieu au cours du temps. Par conséquent, supposer une viviparité chez les Metriorhynchidae ne semble pas aberrant.

Morphologie

Outre les caractères remarquables énoncés précédemment (queue hypocerque, transformation des membres chiridiens) une perte des ostéodermes est observée. Ces éléments osseux formant le squelette externe des crocodiliens actuels auraient selon l'étude de Seidel (1979) une fonction non négligeable dans la thermorégulation. De ce point de vue, la perte de ces éléments squelettiques superficiels entraîne par inférence la perte de leur utilité physiologique actuelle (Young et al., 2010).

D'autres modifications morphologiques moins frappantes mais toutes aussi importantes sont à noter au niveau du crâne. En effet, les Metriorhynchidae présentent une perte de la fenêtre mandibulaire externe (Frey et al., 2002; Young et al., 2012) (**Figure 7**). Chez les crocodylomorphes actuels tout comme les Teleosauridae cette fenêtre mandibulaire externe sert de point d'attache aux muscles pseudotemporalis et intramandibulaire (Dodson, 1975) permettant aux individus de maintenir la gueule ouverte. Ce comportement appelé « mouth-gaping » (Diefenbach, 1975) est utilisée chez les crocodiles pour la thermorégulation de l'organisme visant à augmenter ou à diminuer la température corporelle (Diefenbach, 1975 ; Downs et al., 2008). Par conséquent, l'absence de cette fenêtre mandibulaire externe et donc du « mouth-gaping » pourrait impliquer une stratégie thermorégulatrice différente chez les Metriorhynchidae (Young et al., 2010).

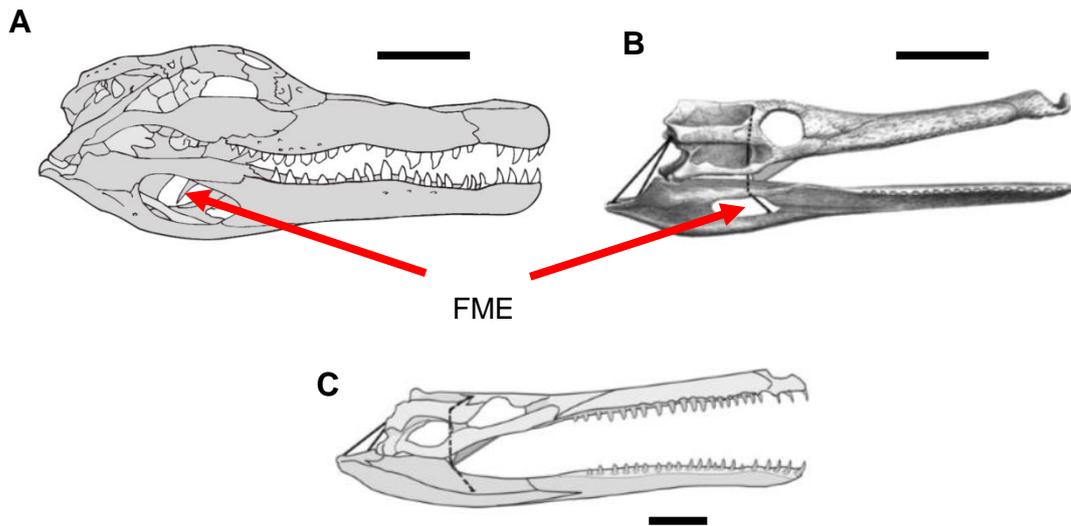


Figure 7 : Comparaison entre un crâne d' (A) *Alligator mississippiensis* d'après Kardong (2002), (B) d'un Teleosauridae et (C) d'un Metriorhynchidae. FME : fenêtre mandibulaire externe. Echelle = 10 cm.

Histologie

De nombreuses coupes osseuses sur les Thalattosuchia (De Ricqlès, 1976; De Buffrénil and Mazin, 1989) ont été réalisées depuis les premiers travaux réalisés par Kiprijanoff (1880) dans le cadre d'études histologiques de l'endosquelette des reptiles. Un réseau vasculaire dense et des os composés de fibres parallèles ont été observés chez les Thalattosuchia. On observe comme chez les Dyrosauridae, Mesosuchia et crocodiles actuels, des stries de croissance (Hua and De Buffrenil, 1996) ressemblant à celles retrouvées chez les organismes ectothermes poïkilothermes. Toutefois, ce type de stries de croissance a aussi été observé chez des mammifères (Perrin and Myrick, 1980) et certains oiseaux (Castanet, 1980). Un remodelage significatif est à signaler au niveau des canaux de Havers, caractère que l'on retrouve notamment chez les cétacés, plésiosaures et ichtyosaures.

Le matériel squelettique superficiel actuel chez les crocodylomorphes est quant à lui composé d'ostéodermes. Ces pièces osseuses sont très bien vascularisées (Witzmann et al., 2010) et permettent aux artérioles d'affleurer à la surface du corps de l'animal sans être menacées de destruction. Combiné avec la thermorégulation comportementale bien connue chez les reptiles actuels, ceci permet d'augmenter la capacité de transfert de chaleur via la conduction chez les organismes ectothermes poïkilothermes (Seidel, 1979;

Clarac et al., 2018). Par conséquent, la perte des ostéodermes chez les Metriorhynchidae et l'absence de consensus sur le matériel endosquelettique soulèvent de nombreuses interrogations concernant leur thermophysologie.

Paléobiogéographie

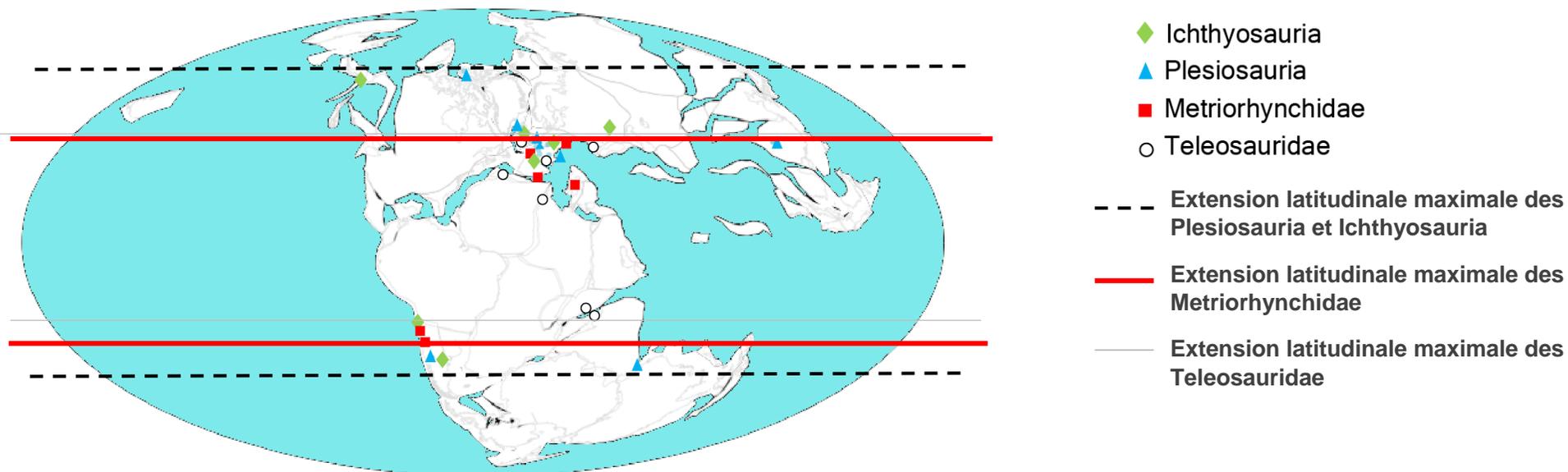
Il est possible d'estimer la stratégie de thermorégulation d'un taxon en regardant sa répartition géographique. Les mécanismes d'assimilation de l'oxygène par les « poissons » et par les tétrapodes marins actuels montrent quelques différences. Les « poissons » utilisent le dioxygène dissous dans l'eau ; le flux d'eau important au niveau des branchies permet d'assurer un approvisionnement convenable en dioxygène de l'organisme. Cela leur permet notamment de maintenir un métabolisme élevé dans des eaux froides. Malgré l'environnement froid, il existe plusieurs stratégies chez les Téléostéens qui permettent de faire face au ralentissement de l'activité enzymatique à basse température notamment en accumulant des molécules antigel (Clarke, 2003). Les tétrapodes marins en revanche, assimilent le dioxygène par la respiration pulmonée. Ce mécanisme d'assimilation limite la gamme de température de vie des tétrapodes. En effet, plus les températures sont basses, plus le besoin en oxygène est important pour garder un taux métabolique de base permettant le bon déroulement des réactions chimiques se produisant au sein de l'organisme (Williams et al., 2001).

Les températures de surfaces océaniques varient avec la latitude, il est par conséquent possible d'estimer la stratégie de thermorégulation d'un taxon en observant sa répartition géographique. En utilisant les travaux de Bardet et al., (2014) et les données disponibles de la PalaeoBiology DataBase (Mai 2018), les occurrences des reptiles marins dans le registre fossile ont été répertoriées sur deux cartes paléogéographiques du Jurassique. Les aires de répartition des Ichthyosauria et Plesiosauria sont très vastes, plaidant ainsi en faveur d'une stratégie de thermorégulation endotherme-homéotherme. L'aire de répartition des Metriorhynchidae au Jurassique moyen et supérieur semble être restreinte vis-à-vis des ichtyosaures et des plésiosaures. En revanche, en comparaison avec celle des Teleosauridae considérés comme des organismes ectothermes-poïkilothermes, nous remarquons que la répartition des Metriorhynchidae est plus vaste. Ceci est notamment frappant lors du Jurassique supérieur caractérisé par une diminution des températures océaniques (**Figure 8**). Ainsi, la présence d'un métabolisme

intermédiaire peut être supposée. À noter aussi que de la majorité des découvertes est située sur le pourtour de l'océan Téthysien berceau des Metriorhynchidae. Leur extension vers les hautes latitudes de l'hémisphère sud notamment au Jurassique supérieur s'est ensuite réalisée via l'ouverture du couloir hispanique (Bardet et al., 2014). Toutefois, le biais d'échantillonnage humain à cause des conditions climatiques ou géopolitiques (Antarctique, Sibérie, Canada...) est également à prendre en compte.

En résumé, les travaux effectués durant les trente dernières années ont permis d'en connaître davantage sur cette famille de crocodylomorphes. Les Metriorhynchidae étaient des organismes très bien adaptés à la vie pélagique comme peut le démontrer leur morphologie. Il semblerait qu'à l'image des autres reptiles marins du Jurassique, les Metriorhynchidae eurent été au sommet de la chaîne trophique. Différents indices se basant sur la morphologie, la reproduction et la répartition paléogéographique font pencher la balance en faveur d'une stratégie de thermorégulation différente de celle connue chez les crocodiles actuels. A l'heure actuelle, de nombreuses études ont permis de déterminer la thermophysologie d'organismes disparus en utilisant les isotopes de l'oxygène (Fricke and Rogers, 2000; Amiot et al., 2004; Bernard et al., 2010). La suite de ce travail consistera à utiliser cette approche afin d'aborder sur la thermophysologie de ces crocodiles du Jurassique.

Jurassique moyen



Jurassique supérieur

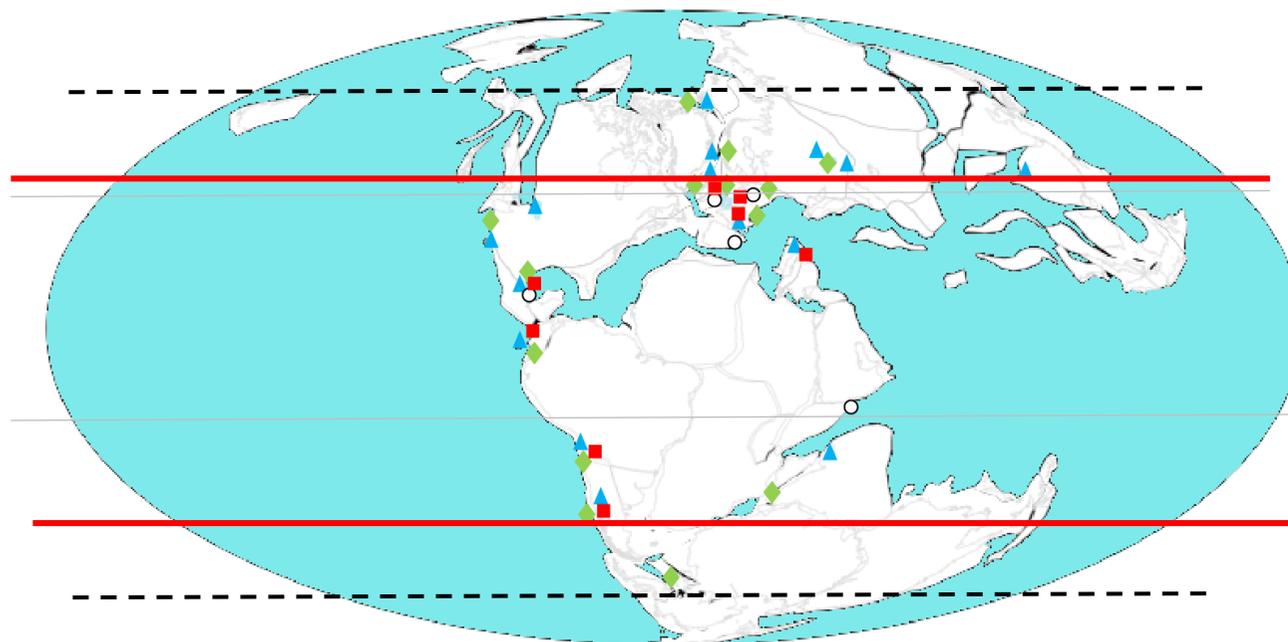


Figure 8 : Répartition paléogéographique des différents groupes de reptiles marins durant le Jurassique moyen et supérieur.

Matériel

Les restes fossilisés analysés dans cette étude sont exclusivement représentés par des dents et proviennent de cinq sites différents. La période de temps couverte s'étale du Bathonien (\approx -167,7 Ma) au Kimméridgien inférieur (\approx -150,8 Ma). L'identification des spécimens est généralement faite au niveau générique et parfois jusqu'à l'espèce. Les échantillons les plus anciens proviennent du Bathonien de Cintheaux (**Figure 9**), une commune située dans le Nord-Ouest de la France où seulement deux échantillons ont été analysés : une dent de Teleosauridae et une autre d'*Asteracanthus ornatissimus*. Toujours dans le Nord-Ouest de la France, 12 spécimens du Callovien provenant des falaises des Vaches Noires situées à Villers-Sur-Mer ont été analysés. Ces falaises, affleurant sur 4 kilomètres entre Houlgate et Villers-sur-Mer, sont connues pour avoir livrées de nombreux restes de vertébrés. Le niveau fossilifère principal d'où proviennent les dents d'*Ischyodus* sp, *Planohybodus* sp et *Metriorhynchus* sp sont les Marnes de Dives qui couvrent la fin du Callovien supérieur (fin de la Zone à Lamberti). Les restes de vertébrés comprenant Metriorhynchidae, Ichtyosauridae, Plesiosauridae ainsi que de Chondrichthyes et d'Actinopterygii sont des éléments que l'on retrouve abondamment dans ces marnes grises (Courville, 2011). Les Marnes de Dives intègrent quelques bancs calcaires ne présentant aucune forme récifale. Par conséquent, l'environnement sédimentaire des Marnes de Dives correspondrait à un environnement côtier assez profond situé entre les limites d'action des vagues de beau temps et de tempêtes.

D'autres échantillons d'âge callovien provenant des Carrières des Lourdines à proximité de Poitiers ont été récupéré. Ce lot est composé de restes de Chondrichthyens *Asteracanthus ornatissimus* et *Planohybodus* sp, de *Metriorhynchus* sp ainsi que de Teleosauridae appartenant au genre *Steneosaurus*. Les spécimens ont été récupéré dans un sédiment de nature crayeuse témoignant d'un environnement probablement lagunaire peu profond et calme durant cette période. À noter la présence de restes de végétaux terrestres (Barale et al., 1974) synonyme de proximité à la côte. Le troisième lot d'échantillon provient de l'Oxford Clay Formation située au Sud de l'Angleterre. Cette formation s'étend du Callovien moyen à l'Oxfordien inférieur et est caractérisée par un faciès argileux déposé en mer épérique d'une profondeur située entre 30 et 50 m couvrant une majorité de l'Europe du Nord pendant le Jurassique (Hudson and Martill, 1991). Les roches fossilifères de l'Oxford Clay d'Angleterre sont thermiquement immatures, assez

riches en matière organique et contiennent de nombreux organismes en très bon état de préservation, que ce soit des invertébrés (brachiopodes, céphalopodes, bivalves...) ou vertébrés (*Hybodus obtusus*, *Hypsocormus* sp., plésiosaures, *Ophthalmosaurus* sp. et Metriorhynchidae). La présence de faune benthique et endobenthique suggère que les fonds n'étaient pas anoxiques (Hudson and Martill, 1991).

Le dernier lot d'échantillon nous vient de la Zone à Cymodoce des Kimmeridge Clay. Il se compose de Chondrichthyens avec les genres *Asteracanthus*, *Hybodus*, et *Planohybodus* ainsi que d'Actinoptérygiens : *Gyrodus* et *Lepidotes*. À cette faune ichthyenne s'ajoute des Ichtyosauridae, des Metriorhynchidae, un spécimen du genre *Pliosaurus* ainsi que *Steneosaurus* sp. . Suite à divers travaux et notamment celui de Brookfield (1978) l'environnement de dépôt a été déterminé. La zone à Cymodoce correspondrait à un environnement relativement calme entrecoupé par des périodes plus dynamiques caractéristique d'un environnement lagunaire. De plus, la présence de végétaux ainsi que de reptiles terrestres indique une certaine proximité à la côte.

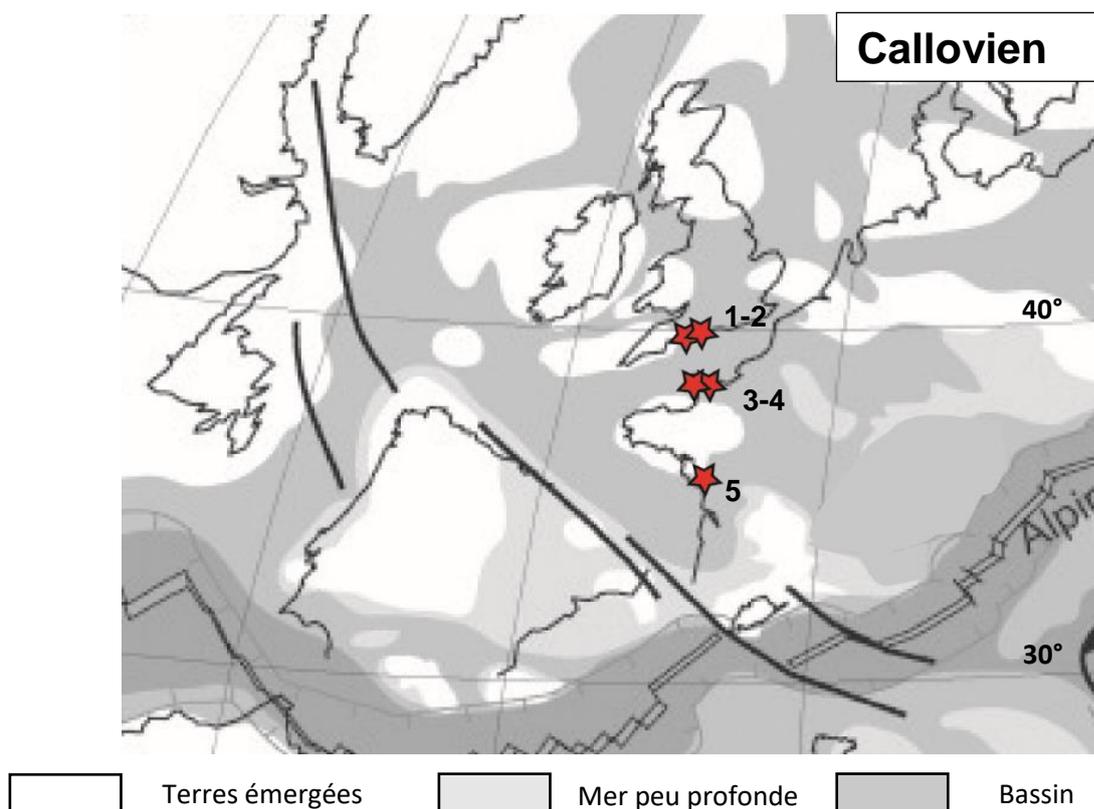


Figure 9 : Carte paléogéographique de l'Europe au Callovien avec la position des gisements étudiés, 1 : Kimmeridge Clay, 2 : Oxford Clay, 3 : Falaises des Vaches Noires, 4 : Cintheaux, 5 : Carrière des Lourdines. Carte d'après (Rais et al., 2007).

Les valeurs isotopiques de l'oxygène mesurées par Anderson et al., (1994) et Bernard et al. (2010) seront ajoutées à nos analyses afin d'étoffer notre base de données. Les données de (1994) proviennent d'échantillons récoltés dans la « Peterborough area » située dans le Dorset (Angleterre) et datées du Callovien inférieur. Les travaux de (Anderson et al., (1994) et Martill et al., (1994) ont permis de démontrer la présence d'un réseau trophique complet dans un environnement calme présentant quelques niveaux à tempestites (accumulations *Gryphea*, *Melagrinnella* et *Bositra*). De plus, la présence d'une dizaine d'espèces de dinosaures corrobore avec l'interprétation d'un environnement significativement proche de la côte. Concernant celles de Bernard et al. (2010), les restes de plésiosaures et d'ichtyosaures proviennent de différents gisements jurassiques et crétacés d'Europe et du Maroc.

Méthodes

L'émail dentaire est composé à environ 95% d'un tissu très fortement minéralisé nommé hydroxyapatite ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$) (Pasteris et al., 2008). L'oxygène est présent sur deux groupements : le groupement phosphate (PO_4^{3-}) et le groupement hydroxyle (OH^-). Le groupement phosphate peut parfois être substitué par le groupement carbonate (CO_3^{2-}) ou sulfate (SO_4^{2-}). Dans notre cas, les compositions isotopiques des groupements phosphates et carbonates seront mesurées.

Protocole d'analyse isotopique de l'oxygène des phosphates d'apatite

Le protocole utilisé dans cette étude est celui de Crowson et al., (1991), modifié par Lécuyer et al., (1993). L'hydroxyapatite provenant de l'émail et parfois de la dentine a été récupérée sous forme de poudre en utilisant une microperceuse ©Dremel le long de l'axe de la dent de l'apex à la racine pour éviter toutes variations saisonnières. 30mg de cette poudre ont été dissous dans 2 mL d'acide fluorhydrique à 2 mol/L pendant 24h. Le résidu CaF_2 formé à l'issue de cette réaction est ensuite séparé du surnageant contenant les ions PO_4^{3-} par centrifugation. La solution contenant les ions phosphates est par la suite neutralisée à l'aide de 2,2 mL d'une solution de KOH à 2M à laquelle nous ajoutons 2,5 mL d'une résine échangeuse d'ions (Amberlite™ IRN-78). La capture des ions phosphate par cette résine dure 24h au terme desquelles un test d'indicateur coloré au molybdène de vanadium est réalisé afin de vérifier que les ions PO_4^{3-} ne sont plus en solution. La résine est ensuite rincée trois fois à l'eau doublement déionisée. L'élution des ions se fait à l'aide d'une solution de nitrate d'ammonium (NH_4NO_3) pendant 4 heures (h) puis la résine est tamisée. Au terme de l'élution suit l'étape ayant pour but la précipitation des cristaux de phosphate d'argent (Ag_3PO_4) se déroulant en 7h dans des erlenmeyers placés à 68°C au sein d'un bain thermostaté. Auparavant, 0,5 mL de NH_4OH et 15 mL de nitrate d'argent (AgNO_3) ont été ajoutés. Pendant les six premières heures de précipitation, environ 2 mL d' H_2O_{dd} sont ajoutés toutes les 15 minutes afin de garder un volume constant. Les cristaux d' Ag_3PO_4 de couleur généralement doré sont filtrés et mis à l'étuve à 48°C pendant 4h puis sont récupérés dans des piluliers.

Onze séries de chimies ont été réalisées durant ce stage, chaque série se déroule sur une semaine permettant de traiter 8 échantillons et 2 standards internes NBS 120c (phosphorite du Miocène de Floride, USA). De ce fait 83 échantillons ont été traités

suivant ce protocole. Pour chaque échantillon, 5 aliquotes composés de 280-320 μg d' Ag_3PO_4 et de 350-450 μg de graphite ont été mélangé dans des capsules d'argent. Les analyses isotopiques pratiquées sur ces aliquotes ont été réalisées au Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés (LEHNA) à l'Université Claude Bernard (UMR-5023) en suivant la technique d'EA-Py-CF-IRMS (Elementary Analysis–Pyrolysis–Continuous Flow–Isotopic Ratio Mass Spectrometer) développée par Lecuyer et al., (2007); Fourel et al., (2011). Les capsules d'argent contenant le mélange sont pyrolysées afin de réduire l' Ag_3PO_4 en monoxyde de carbone (CO), molécule dont le rapport $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ est mesuré. La réduction en CO du mélange Ag_3PO_4 et graphite se fait par pyrolyse via un analyseur élémentaire varioPYROcube™ (**Figure 10**) couplé à un spectromètre de masse IsoPrime™.

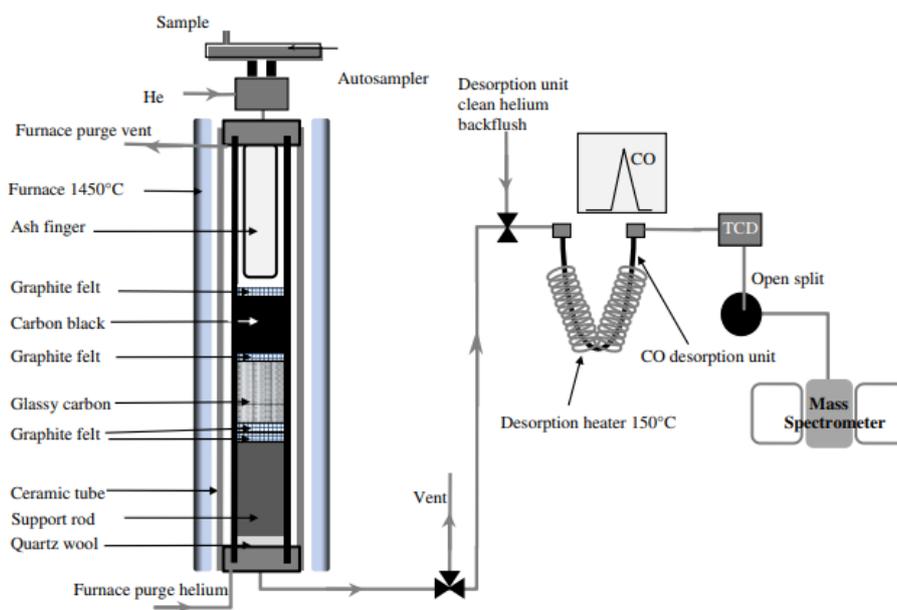


Figure 10 : Dispositif de pyrolyse et de chromatographie type « purge and trap » utilisés dans l'étude, figure d'après (Fourel et al., 2011).

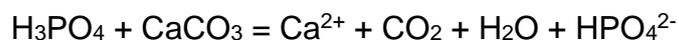
Protocole d'analyse isotopique de l'oxygène des carbonates d'apatite

Les poudres sont traitées selon le protocole établi par Koch et al., (1997). Entre 9 et 10 mg de poudre sont pesées à laquelle nous ajoutons de l'eau de javel (NaOCl) à 3,5 %, avec des proportions de 1 mL pour 40 mg. Cette étape visant à éliminer les restes potentiels de matière organique dure 24 h. Ensuite, trois à quatre rinçages sont effectués à l'eau doublement déionisée. De l'acide acétique à 0,1 % équivalent au volume de NaOCl ajouté est effectué dans le but de dissoudre les hypothétiques recristallisations de calcite secondaire. Une seconde série de rinçage est ensuite réalisée après 24 h de réaction. Les poudres sont finalement mises à l'étuve pendant 48 h et récupérées dans des piluliers.

74 échantillons ont été analysés en utilisant ce procédé, pour chaque échantillon deux aliquotes de 2 mg ont été pesés et mesurés. Les mesures isotopiques des échantillons ont été calibrées et corrigées via différents standards interne (Marbre de Carrare : $\delta^{18}\text{O}_{\text{V-PDB}} = -1,841 \text{ ‰}$) et externes (NBS 18 : $\delta^{18}\text{O}_{\text{V-PDB}} = -23 \text{ ‰}$), NBS 120c : $\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = 21,7 \text{ ‰}$). Les valeurs obtenues dans le référentiel V-PDB sont transformées en V-SMOW via l'équation de Coplen (1995) :

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{V-SMOW}} = 1,03086 \times \delta^{18}\text{O}_{\text{V-PDB}} + 30,86$$

Les analyses ont-elles aussi été effectuées au LEHNA à l'aide d'un IsoFlow™ associé à un spectromètre de masse Precision™ de la société Elementar UK Ltd. La méthode consiste à ajouter de l'acide phosphorique à notre poudre dentaire afin de produire du CO₂ qui sera ensuite mesuré à l'aide du spectromètre de masse.



La réaction est complète et conservative n'entraînant donc aucun fractionnement. La réaction se faisant également à température constante (90 °C) il est facile de corriger les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ du CO₂ mesuré puisque nous connaissons le coefficient de fractionnement (α) pour cette température.

Résultats

Reproductibilité des mesures, calibration et résultats

Les valeurs isotopiques mesurées sont exprimées selon la notation δ :

$$\delta^{18}O (\text{‰}) = \left(\frac{\left(\frac{^{18}O}{^{16}O} \right)_{\text{échantillon}}}{\left(\frac{^{18}O}{^{16}O} \right)_{\text{standard}}} - 1 \right) \times 10^3$$

Ces données sont ensuite calibrées par rapport au V-SMOW (Vienna Standard Mean Ocean Water) pour l'oxygène et le V-PDB (Vienna Pee Dee *Belemnitella americana*) pour le carbone. Pour vérifier la validité de nos mesures, le standard NBS 120c ainsi qu'un standard interne CAL-1 précipité au laboratoire ont été analysés avec nos échantillons. Les standards internes insérés au sein de nos chimies servent à vérifier qu'aucun fractionnement n'ait eu lieu durant la précipitation des cristaux d' Ag_3PO_4 . Le standard NBS 120c est une phosphorite naturelle provenant du Miocène de Floride. La valeur moyenne obtenue dans notre étude est de $21,72 \pm 0,46 \text{ ‰}$ ($n = 20$), la valeur réelle étant de $21,7 \text{ ‰}$ (V-SMOW). Les points de calibration fournis par des standards encadrent nos données, et permettent de corriger nos valeurs (**Figure 11**).

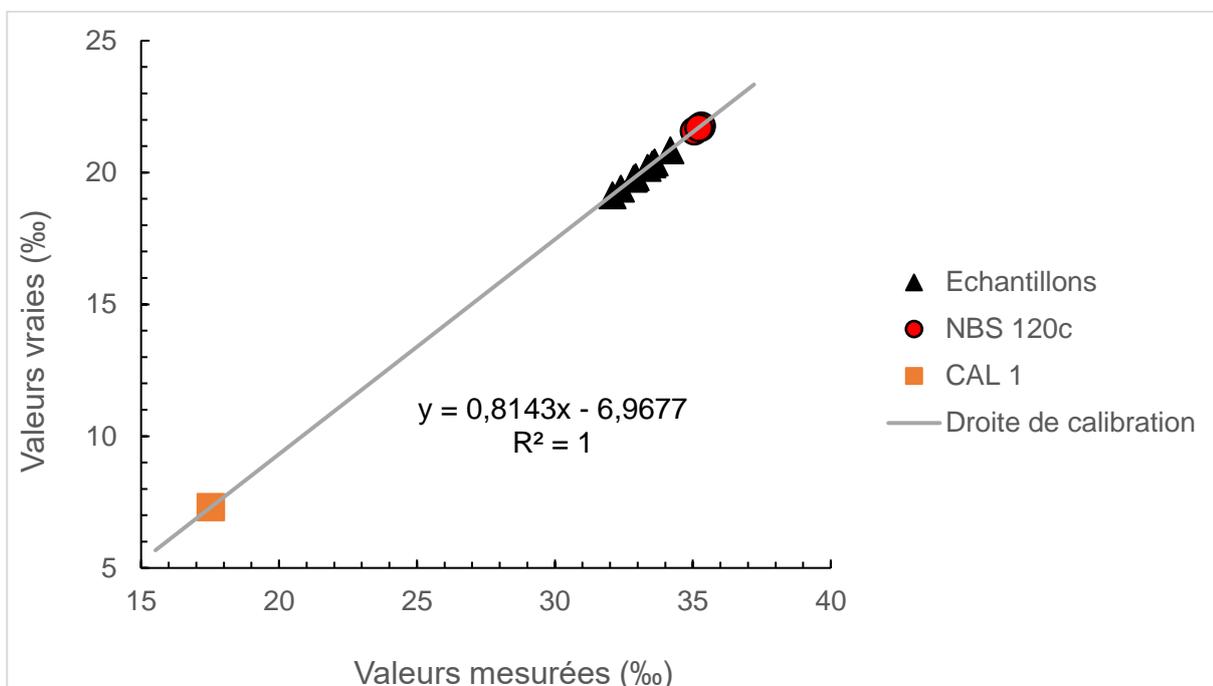


Figure 11 : Exemple de correction des valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ pour une série de chimie.

Tableau 1 : données isotopiques de l'oxygène.

Taxa	#Sample	Material type	Locality		Stage	$\delta^{18}\text{O}$ (‰ V-SMOW)					Reference
			Formation	Country		PO_4^{3-}		CO_3^{2-}		%CO ₃	
						Mean	SD	Mean	SD		
<i>Cretalamna</i>	-	Enameloid	Oulad Abdoun	Morocco	Late Maastrichtian	21,0	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Cretalamna</i>	-	Enameloid	Oulad Abdoun	Morocco	Late Maastrichtian	19,7	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Squalicorax</i>	-	Enameloid	Oulad Abdoun	Morocco	Late Maastrichtian	19,5	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Fish	-	Enameloid	Oulad Abdoun	Morocco	Late Maastrichtian	21,5	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Fish	-	Bone	Oulad Abdoun	Morocco	Late Maastrichtian	19,7	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Elasmosauridae	-	Enamel	Oulad Abdoun	Morocco	Late Maastrichtian	20,5	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Elasmosauridae	-	Enamel	Oulad Abdoun	Morocco	Late Maastrichtian	19,6	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Elasmosauridae	-	Enamel	Oulad Abdoun	Morocco	Late Maastrichtian	19,4	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Squalicorax</i>	-	Enamel	-	Asen, Sweden	Early Campanian	21,5	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Squalicorax</i>	-	Enamel	-	Asen, Sweden	Early Campanian	20,0	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Fish	-	Enamel	-	Asen, Sweden	Early Campanian	22,0	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Carcharias</i>	-	Enamel	-	Asen, Sweden	Early Campanian	20,8	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Plesiosaur	-	Enamel	-	Asen, Sweden	Early Campanian	19,3	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Plesiosaur	-	Enamel	-	Asen, Sweden	Early Campanian	19,9	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Squalicorax</i>	-	Enamel	-	Ullstorp, Sweden	Early Campanian	20,8	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Squalicorax</i>	-	Enamel	-	Ullstorp, Sweden	Early Campanian	20,1	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Fish	-	Enamel	-	Ullstorp, Sweden	Early Campanian	21,2	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Fish	-	Enamel	-	Ullstorp, Sweden	Early Campanian	19,8	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Plesiosaur	-	Enamel	-	Ullstorp, Sweden	Early Campanian	20,1	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Plesiosaur	-	Enamel	-	Ullstorp, Sweden	Early Campanian	20,1	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Fish	-	Enamel	-	Dover station, Australia	Late Albian	19,7	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Elasmosauridae	-	Enamel	-	Dover station, Australia	Late Albian	18,1	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Elasmosauridae	-	Enamel	-	Dover station, Australia	Late Albian	18,3	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Saurocephalus</i>	-	Bulk	-	Cambridge, UK	Late Albian	20,2	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Saurocephalus</i>	-	Bulk	-	Cambridge, UK	Late Albian	20,3	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Platypterygius</i>	-	Enamel	-	Cambridge, UK	Late Albian	18,5	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Platypterygius</i>	-	Enamel	-	Cambridge, UK	Late Albian	18,7	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Platypterygius</i>	-	Enamel	-	Cambridge, UK	Late Albian	19,0	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Polyptychodon</i>	-	Enamel	-	Cambridge, UK	Late Albian	18,8	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Polyptychodon</i>	-	Bulk	-	Cambridge, UK	Late Albian	19,6	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Amiiformes	K-AMI1	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,3	0,3	25,5	0,0	4,6	This study
Amiiformes	K-AMI2	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,7	0,2	24,5	0,3	4,6	This study
Amiiformes	K-AMI3	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	19,3	0,2	-	-	-	This study
<i>Asteracanthus sp.</i>	K-AST1	Enameloid	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	21,1	0,2	-	-	-	This study
<i>Asteracanthus sp.</i>	K-AST2	Enameloid	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	18,6	0,2	25,3	0,0	2,5	This study
<i>Asteracanthus sp.</i>	K-AST3	Enameloid	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	19,2	0,2	-	-	-	This study
<i>Brachypterygius sp.</i>	K-BRA1	Enamel	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	19,5	0,3	25,4	0,0	7,2	This study
<i>Geosaurus sp.</i>	K-GEO1	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,0	0,1	24,9	0,2	5,2	This study
<i>Geosaurus sp.</i>	K-GEO2	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,2	0,1	25,4	0,4	7,3	This study
<i>Gyrodus cuvieiri</i>	K-GYR1	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	19,9	0,3	26,5	0,0	2,3	This study
<i>Gyrodus cuvieiri</i>	K-GYR2	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,5	0,1	26,2	0,2	2,0	This study
<i>Gyrodus cuvieiri</i>	K-GYR3	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	19,6	0,4	24,6	0,1	3,1	This study
<i>Hybodus obtusus</i>	K-HYB1	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,3	0,3	25,1	0,1	7,1	This study
<i>Hybodus obtusus</i>	K-HYB2	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,0	0,1	24,9	0,0	6,4	This study
<i>Hybodus obtusus</i>	K-HYB3	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	19,8	0,2	25,0	0,0	6,3	This study
<i>Hypsocormus sp.</i>	K-HYP1	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	21,8	0,2	25,4	0,1	5,9	This study
<i>Hypsocormus sp.</i>	K-HYP2	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,9	0,2	-	-	-	This study

<i>Hypsocormus sp.</i>	K-HYP3	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,7	0,3	25,2	0,1	6,4	This study
Ichtyosaur	K-ICH1	Enamel and dentine	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	19,5	0,2	25,3	0,1	6,6	This study
Ichtyosaur	K-ICH2	Enamel and dentine	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	19,4	0,3	24,5	0,0	5,0	This study
<i>Lepidotes sp.</i>	K-LEP1	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,7	0,2	26,0	0,2	2,9	This study
<i>Lepidotes sp.</i>	K-LEP2	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,3	0,1	26,2	0,1	4,3	This study
<i>Lepidotes sp.</i>	K-LEP3	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,2	0,3	25,6	0,1	4,6	This study
Metriorhynchid	K-MPT1	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	21,0	0,1	25,3	0,1	5,5	This study
Metriorhynchid	K-MPT2	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,3	0,1	25,2	0,0	6,6	This study
Metriorhynchid	K-MT11	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,5	0,1	24,7	0,2	5,8	This study
Metriorhynchid	K-MT12*	Enamel and dentine	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,3	0,1	26,2	-	5,7	This study
Metriorhynchid	K-MT21	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,9	0,3	25,8	0,1	4,7	This study
Metriorhynchid	K-MT22	Enamel and dentine	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	19,9	0,1	25,6	0,2	6,9	This study
<i>Planohybodus sp.</i>	K-PLA1	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	21,3	0,3	25,4	0,1	7,3	This study
<i>Planohybodus sp.</i>	K-PLA2	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	21,5	0,1	25,1	0,1	6,9	This study
<i>Planohybodus sp.</i>	K-PLA3	Bulk	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,3	0,2	-	-	7,1	This study
<i>Pliosaurus kevani</i>	K-PLI	Enamel and dentine	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,0	0,1	24,1	0,5	5,4	This study
<i>Steneosaurus sp.</i>	K-STE1	Enamel and dentine	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,6	0,3	25,5	0,1	6,0	This study
<i>Steneosaurus sp.</i>	K-STE2	Enamel	Lower Kimmeridge Clay	Portland Harbour, Dorset, England	Kimmeridgian	20,8	0,2	26,1	0,1	5,5	This study
<hr/>											
<i>Lepidotes sp.</i>	-	Scale	-	Westbury, UK	Early Kimmeridgian	19,5	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Lepidotes sp.</i>	-	Scale	-	Westbury, UK	Early Kimmeridgian	19,6	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Lepidotes sp.</i>	-	Scale	-	Westbury, UK	Early Kimmeridgian	19,4	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Lepidotes sp.</i>	-	Scale	-	Westbury, UK	Early Kimmeridgian	19,6	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Ophthalmosaurus ?</i>	-	Bulk	-	Westbury, UK	Early Kimmeridgian	20,0	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Ophthalmosaurus ?</i>	-	Bulk	-	Westbury, UK	Early Kimmeridgian	19,2	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<hr/>											
<i>Sphenodus sp.</i>	-	Bulk	-	Crussol, France	Middle Oxfordian	19,6	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<i>Sphenodus sp.</i>	-	Enamel	-	Crussol, France	Middle Oxfordian	21,0	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Plesiosaur	-	Enamel	-	Crussol, France	Middle Oxfordian	19,1	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<hr/>											
Fish	-	Bulk	-	Bourgogne, France	Early Oxfordian	21,1	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Ichtyosaur	-	Bulk	-	Bourgogne, France	Early Oxfordian	18,8	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
Plesiosaur	-	Bulk	-	Bourgogne, France	Early Oxfordian	19,3	-	-	-	-	Bernard et al, 2010
<hr/>											
<i>Hybodus obtusus</i>	O-HYB1	Bulk	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,4	0,1	25,4	0,1	5,9	This study
<i>Hybodus obtusus</i>	O-HYB2*	Bulk	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	21,3	0,3	26,9	0,3	4,1	This study
<i>Hybodus obtusus</i>	O-HYB3**	Bulk	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,1	0,4	24,8	0,3	3,5	This study
<i>Hybodus obtusus</i>	O-HYB4	Bulk	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	21,0	0,2	25,5	0,0	6,5	This study
<i>Hybodus obtusus</i>	O-HYB5	Bulk	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	21,0	0,2	26,4	0,1	4,8	This study
<i>Hypsocormus sp.</i>	O-HYP1	Enameloid	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,3	0,3	-	-	-	This study
<i>Hypsocormus sp.</i>	O-HYP2	Enameloid	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	19,7	0,1	24,9	0,1	6,2	This study
<i>Hypsocormus sp.</i>	O-HYP3*	Enameloid	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,5	0,1	27,8	-	5,4	This study
<i>Hypsocormus sp.</i>	O-HYP4	Bulk	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,2	0,2	26,0	0,1	4,4	This study
<i>Hypsocormus sp.</i>	O-HYP5	Enameloid	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,5	0,1	25,4	0,2	5,1	This study
<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	O-MET1*	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	21,2	0,3	26,4	-	5,2	This study
<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	O-MET2	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,6	0,3	-	-	6,6	This study
<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	O-MET3	Enamel and dentine	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,9	0,3	26,4	0,0	6,0	This study
<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	O-MET4	Enamel and dentine	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,7	0,1	26,1	0,0	6,1	This study
<i>Metriorhynchus superciliosus</i>	O-MET5	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,0	0,2	25,3	0,0	6,5	This study
<i>Ophthalmosaurus sp.</i>	O-OPH1	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	18,7	0,1	25,1	0,2	-	This study
<i>Ophthalmosaurus sp.</i>	O-OPH2*	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	18,9	0,2	25,3	-	6,1	This study
<i>Ophthalmosaurus sp.</i>	O-OPH3	Enamel and dentine	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	18,6	0,2	25,6	0,1	4,0	This study
<i>Ophthalmosaurus sp.</i>	O-OPH4*	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	19,0	0,3	25,4	0,8	6,7	This study
Plesiosaur	O-PLE1	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	19,7	0,3	25,7	0,2	4,4	This study
Plesiosaur	O-PLE2	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	18,3	0,3	-	-	4,0	This study

Plesiosaur	O-PLE3	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,0	0,1	26,1	0,2	4,8	This study
Plesiosaur	O-PLE4	Enamel and dentine	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,9	0,2	27,3	0,1	3,9	This study
<i>Tyrannoneustes lythrodictikos</i>	O-TYR1	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	21,1	0,2	25,9	0,2	5,7	This study
<i>Tyrannoneustes lythrodictikos</i>	O-TYR2	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,4	0,1	25,3	0,3	5,5	This study
<i>Tyrannoneustes lythrodictikos</i>	O-TYR3	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	19,8	0,1	25,6	0,1	5,2	This study
<i>Tyrannoneustes lythrodictikos</i>	O-TYR4*	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	20,4	0,2	26,0	-	7,6	This study
<i>Tyrannoneustes lythrodictikos</i>	O-TYR5*	Enamel	Oxford Clay	Dorset, England	Late Callovian - Early Oxfordian	19,2	0,2	25,5	0,4	6,1	This study
<hr/>											
<i>Ischyodus sp.</i>	C-ISC1	Enameloid	-	Vaches Noires cliffs, Villers-sur-mer, France	Callovian	20,5	0,1	24,8	0,0	12,9	This study
<i>Ischyodus sp.</i>	C-ISC3	Enameloid	-	Vaches Noires cliffs, Villers-sur-mer, France	Callovian	20,9	0,2	26,4	0,3	13,6	This study
<i>Planohybodus sp.</i>	C-PLA1	Bulk	-	Vaches Noires cliffs, Villers-sur-mer, France	Callovian	21,1	0,0	26,9	0,2	-	This study
<i>Planohybodus sp.</i>	C-PLA2	Bulk	-	Vaches Noires cliffs, Villers-sur-mer, France	Callovian	21,2	0,1	26,5	0,3	4,6	This study
<i>Planohybodus sp.</i>	C-PLA3*	Bulk	-	Vaches Noires cliffs, Villers-sur-mer, France	Callovian	20,4	0,2	26,6	-	-	This study
<i>Metriorhynchus sp.</i>	C-MET1	Enamel	-	Vaches Noires cliffs, Villers-sur-mer, France	Callovian	20,5	0,3	27,9	0,0	4,7	This study
<i>Metriorhynchus sp.</i>	C-MET2	Enamel	-	Vaches Noires cliffs, Villers-sur-mer, France	Callovian	21,3	0,1	27,6	0,1	5,3	This study
<i>Metriorhynchus sp.</i>	C-MET3	Enamel	-	Vaches Noires cliffs, Villers-sur-mer, France	Callovian	21,2	0,2	27,6	0,0	5?	This study
<i>Metriorhynchus sp.</i>	C-MET4	Enamel	-	Vaches Noires cliffs, Villers-sur-mer, France	Callovian	21,0	0,2	27,8	0,0	5,7	This study
<i>Metriorhynchus sp.</i>	C-MET5	Enamel	-	Vaches Noires cliffs, Villers-sur-mer, France	Callovian	21,3	0,1	27,0	0,2	5,9	This study
<hr/>											
<i>Asteracanthus ornatissimus</i>	P-AST	Enamel	-	Les Lourdines quarries, Poitiers, France	Middle Callovian	19,0	0,2	-	-	-	This study
<i>Metriorhynchus sp.</i>	P-MET1	Enamel	-	Les Lourdines quarries, Poitiers, France	Middle Callovian	19,3	0,3	26,4	0,0	-	This study
<i>Metriorhynchus sp.</i>	P-MET2	Enamel	-	Les Lourdines quarries, Poitiers, France	Middle Callovian	19,6	0,2	26,1	0,1	5,0	This study
<i>Planohybodus sp.</i>	P-PLA1	Bulk	-	Les Lourdines quarries, Poitiers, France	Middle Callovian	19,8	0,1	26,6	0,3	2,5	This study
<i>Planohybodus sp.</i>	P-PLA2*	Bulk	-	Les Lourdines quarries, Poitiers, France	Middle Callovian	20,2	0,2	27,1	-	2,5	This study
<i>Planohybodus sp.</i>	P-PLA3*	Bulk	-	Les Lourdines quarries, Poitiers, France	Middle Callovian	19,7	0,3	26,9	-	3,5	This study
<i>Steneosaurus sp.</i>	C-STE1	Enamel	-	Les Lourdines quarries, Poitiers, France	Middle Callovian	20,7	0,4	27,3	0,1	4,6	This study
<i>Steneosaurus sp.</i>	C-STE2	Enamel	-	Les Lourdines quarries, Poitiers, France	Middle Callovian	21,0	0,1	27,1	0,1	4,8	This study
<hr/>											
<i>Leedsichtys sp.</i>	-	Gill ray	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	20,5	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Steneosaurus</i>	-	Tooth	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	19,8	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Steneosaurus</i>	-	Vertebra centrum	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	20,1	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Metriorhynchus</i>	-	Tooth	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	19,0	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Ophthalmosaurus</i>	-	Cervical vertebra	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	18,6	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Ophthalmosaurus</i>	-	Jaw bone	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	17,3	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Ophthalmosaurus</i>	-	Thoracic centrum	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	20,1	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Ophthalmosaurus</i>	-	Fore-paddle digit	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	20,1	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Cryptoclidus</i>	-	Tooth	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	20,6	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Liopleurodon</i>	-	Tooth root	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	20,1	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Lepidotes</i>	-	Bone	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	20,3	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Lepidotes</i>	-	Scales	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	19,9	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Pchymylus</i>	-	Dental plate	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	19,9	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Asteracanthus</i>	-	Tooth	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	20,4	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<i>Hybodus</i>	-	Fine spine	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	19,6	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
Hybodont shark	-	Cartilage	Oxford Clay	Peterborough area, England	Early Callovian	19,0	-	-	-	-	Anderson et al., 1994 (+0,4‰)
<hr/>											
<i>Asteracanthus sp.</i>	B-AST	Enamel	-	Cintheaux (14), France	Bathonian	20,0	0,1	-	-	-	This study
Teleosauridae indet.	B-CRO*	Enamel	-	Cintheaux (14), France	Bathonian	21,6	0,2	28,3	-	5,3	This study
<hr/>											
<i>Hybodus sp.</i>	-	Enamel	-	Sorel, France	Early Sinemurian	19,7	-	-	-	-	Bernard, 2010
Plesiosaur	-	Enamel	-	Sorel, France	Early Sinemurian	18,8	-	-	-	-	Bernard, 2010
<hr/>											
<i>Colobodus</i>	-	Enamel	-	Monte San Giorgio, Switzerland	Anisian	18,2	-	-	-	-	Sharp et al, 2000
<i>Mixosaurus</i>	-	Enamel	-	Monte San Giorgio, Switzerland	Anisian	19,9	-	-	-	-	Sharp et al, 2000
Ichthyosaur	-	Enamel	-	Monte San Giorgio, Switzerland	Anisian	19,4	-	-	-	-	Sharp et al, 2000

* Only one measure for $\delta^{18}\text{O}_{\text{CO}_3}$

° Standard deviation higher than 0,30

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ entre les taxa varient assez fortement d'un gisement à l'autre allant de 18,3 ‰ pour un plésiosaure de l'Oxford Clay à 21,8‰ pour un spécimen d'*Hypsocormus* sp. des Kimmeridge Clay (**Tableau 1**). Pour ce qui est des différences intrataxa et notamment pour les Metriorhynchidae, nous avons une moyenne de $20,5 \pm 0,6$ ‰ avec une gamme allant de 19,2 ‰ (O-TYR5, *Tyrannoneustes lythrodectikos*) à 21,3 ‰ (C-MET2, *Metriorhynchus* sp.). La gamme de variation pour les ichtyosaures est quant à elle plus réduite $19,1 \pm 0,4$ ‰ (de 18,6 à 19,3 ‰) tandis qu'elle est plus importante pour les plésiosaures $19,5 \pm 0,8$ ‰ (de 18,3 à 20,9 ‰). À noter que pour chaque gisement, les différences de $\delta^{18}\text{O}$ entre individus d'un même taxon sont relativement faibles mis à part pour *Asteracanthus* sp. des Kimmeridge Clay, *Tyrannoneustes lythrodectikos* et les plésiosaures des Oxford Clay.

Les variations de $\delta^{18}\text{O}$ pour les « poissons » associés sont plus importantes que pour les reptiles marins. Ceci dû à une écologie différente. Par conséquent, il est important d'en savoir un maximum sur l'écologie de nos « poissons » afin de contraindre au maximum les températures des eaux de surfaces de nos différents gisements. En effet, considérer dans nos calculs de paléotempératures des organismes nectobenthiques ou euryhalins entraînerait une surestimation de nos températures océaniques (**Tableau 2**).

Tableau 2 : Ecologie des « poissons » et reptiles marins.

Taxon	Ecologie	
<i>Asteracanthus ornatissimus</i>	Euryhalin	Nectonique durophage
<i>Ischyodus</i>	Marin	Nectobenthique durophage
Amiiformes	Marin	Nectonique carnivore
<i>Gyrodus cuvieri</i>	Marin	Nectonique carnivore/durophage
<i>Lepidotes</i>	Euryhalin	Nectonique carnivore
<i>Hybodus obtusus</i>	Marin	Nectonique carnivore
<i>Hypsocormus</i>	Marin	Nectonique carnivore
<i>Planothybodus</i>	Euryhalin	Nectonique carnivore
<i>Brachypterigyus</i>	Marin	Nectonique carnivore
<i>Ophthalmosaurus</i>	Marin	Nectonique carnivore
<i>Pliosaurus kevani</i>	Marin	Nectonique carnivore
<i>Geosaurus</i>	Marin	Nectonique carnivore
<i>Metriorhynchus</i>	Marin	Nectonique carnivore
<i>Tyrannoneustes lythrodectikos</i>	Marin	Nectonique carnivore
<i>Steneosaurus</i>	Semi-aquatique marin /eau douce	Carnivore

Influence de la diagénèse

Bien que l'émail dentaire soit considérée comme plus robuste face à l'altération diagénétique comparé à la dentine ou l'os (Zazzo et al., 2004a, 2004b), il n'est pas non plus épargné. L'altération se réalise principalement par échange isotopique ou bien précipitation secondaire de carbonate et peut ainsi altérer le signal primaire et biaiser nos interprétations paléoclimatiques, paléoécologiques ou thermophysologiques. Concernant l'émail dentaire, les cristaux d'apatite sont de grandes tailles et agencés de manière compacte (Kohn and Cerling, 2002) limitant ainsi les possibilités d'altération. Ceci réduit énormément les risques d'altération de notre matériel. Cependant, il est important de noter que les échanges isotopiques sur le groupement phosphate par voie microbienne sont possibles en raison de son utilité dans les voies métaboliques (Zazzo et al., 2004a).

D'autres études se sont elles aussi focalisées sur l'influence de la diagénèse sur le signal isotopique (Kolodny et al., 1996; Lecuyer et al., 1999; Zazzo et al., 2004a, 2004b). De ces travaux ont émergé différentes méthodes ayant pour but de mettre en évidence une altération du signal isotopique par la diagénèse comme l'enrichissement en terres rares intermédiaires par rapport aux eaux océaniques (Reynard et al., 1999) ainsi que la comparaison des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des phosphates et des carbonates (Iacumin et al., 1996; Zazzo et al., 2004b) (**Figure 12**). Dans le cadre de ce stage, nous avons opté pour la seconde méthode et utilisé le pourcentage de carbonates contenu dans l'hydroxyapatite. Les valeurs obtenues pour l'oxygène des carbonates et des phosphates semblent être concordantes avec un signal originel puisque les données semblent s'insérer dans la tendance actuelles et fossiles (Kolodny et al., 1983; Vennemann et al., 2001). De plus, la proportion de carbonates (<10 %) plaide aussi en faveur d'une préservation d'un signal primaire.

Ajouté à cela, si l'on suit les recommandations donnée par Lecuyer et al., (2003) certaines valeurs isotopiques peuvent paraître douteuses et être écartées si la quantité d' Ag_3PO_4 récupérée lors du protocole chimique n'excède pas 60 % de la valeur théorique. Ce ne fut le cas sur aucun de nos échantillons. Cependant, les valeurs deux de nos échantillons de *Planohyodus* sp. (P-PLA1 et P-PLA2) sont à utiliser avec précautions du fait de la coloration rougeâtre lors de l'ajout de KOH lors de l'étape de neutralisation. Ceci indiquerait la présence d'oxydes métalliques (FeO), une manifestation de la diagénèse sur l'hydroxyapatite.

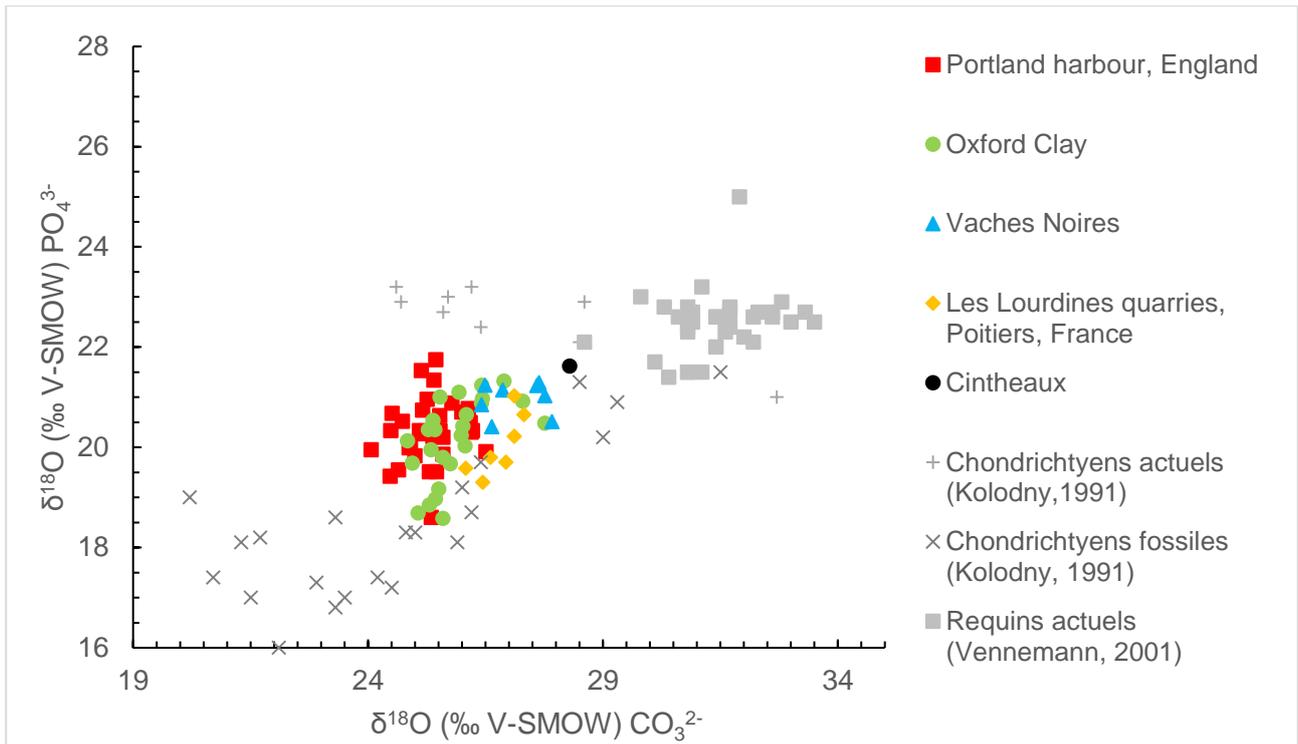


Figure 12 : Variation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ en fonction du $\delta^{18}\text{O}_{\text{carbonate}}$, l'oxygène de ces deux groupements provient du même réservoir de base (l'eau corporelle). Par conséquent, une corrélation indique que le signal originel est préservé.

Ces méthodes ne permettent pas explicitement d'affirmer ou d'infirmer la présence de processus diagénétiques mais en ajoutant le fait que les valeurs intra-taxa soient relativement proches entre les gisements, cela permet d'affirmer que nous avons une préservation du signal originel. Ceci étant principalement dû à l'utilisation privilégiée de l'émail lors de notre échantillonnage.

Discussion

Estimation des paléotempératures des eaux marines de surface

Les « poissons » sont capables de réaliser l'ostéogénèse sur une gamme de température assez étendue. Le flux d'eau important au niveau de leurs branchies contribue à ce que leur $\delta^{18}\text{O}$ corporel soit égal au $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer environnante. La précipitation de l'hydroxyapatite se faisant à la température de l'eau il est possible grâce au $\delta^{18}\text{O}$ du phosphate de l'émail dentaire de remonter aux paléotempératures océaniques via l'équation établie en 2013 par Lécuyer et al. en utilisant une estimation de $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer :

$$T(^{\circ}\text{C}) = 117,4 - 4,5 \times (\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}) \quad (1)$$

Il faut tout de même noter l'existence de Chondrichthyes (Goldman, 1997; Ferrón, 2017) et d'Actinopterygii (e.g. *Lampris guttatus*) endothermes (Wegner et al., 2015) dont le $\delta^{18}\text{O}$ de l'émailloïde dentaire ne reflète pas la composition isotopique et la température de l'eau mais la composition isotopique de l'eau et de la température corporelle de l'animal. La comparaison des valeurs isotopiques des différents taxa dont la coexistence dans la même tranche d'eau est supposée, ne montre aucune différence significative ni entre les taxa ni entre les gisements étudiés. Par conséquent, nous pouvons utiliser le genre *Ischyodus* même si ce taxon possède un mode de vie necto-benthique. Le calcul de nos paléotempératures a été établi en utilisant préférentiellement les taxons connus pour être strictement marins et en évitant *Asteracanthus*, lorsque cela était possible. En effet, l'étude de Leuzinger et al., (2015) a permis de démontrer le comportement euryhalin chez ces organismes. Concernant les autres taxa euryhalins de notre jeu de données, les valeurs ne semblent pas être différentes des valeurs de taxa strictement marins. Par conséquent, ces données ont été utilisées pour le calcul des paléotempératures.

Comme vu précédemment, il est nécessaire de fixer une valeur de $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ pour le calcul des températures océaniques. Le Jurassique est généralement considéré comme une époque « greenhouse », c'est-à-dire qu'il n'y avait pas de calottes glaciaires à la surface de la Terre. De ce fait, prendre un $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de -1 ‰ pour le calcul de nos paléotempératures semble judicieux bien que certaines études ont supposées l'existence de périodes froides pouvant entraîner la présence de calottes glaciaires notamment au Jurassique supérieur (Price, 1999). Toutefois, le $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ n'est pas homogène à l'échelle

globale puisqu'à des latitudes tropicales (e.g de 30° à 35°) le bilan évaporation-précipitation entraîne en moyenne une augmentation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de 1 ‰. Tous nos gisements étant situés entre 30 et 35°N il semble raisonnable d'utiliser comme (Lécuyer et al., 2003; Pucéat et al., 2003), un $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ de 0 ‰ (**Figure 13**).

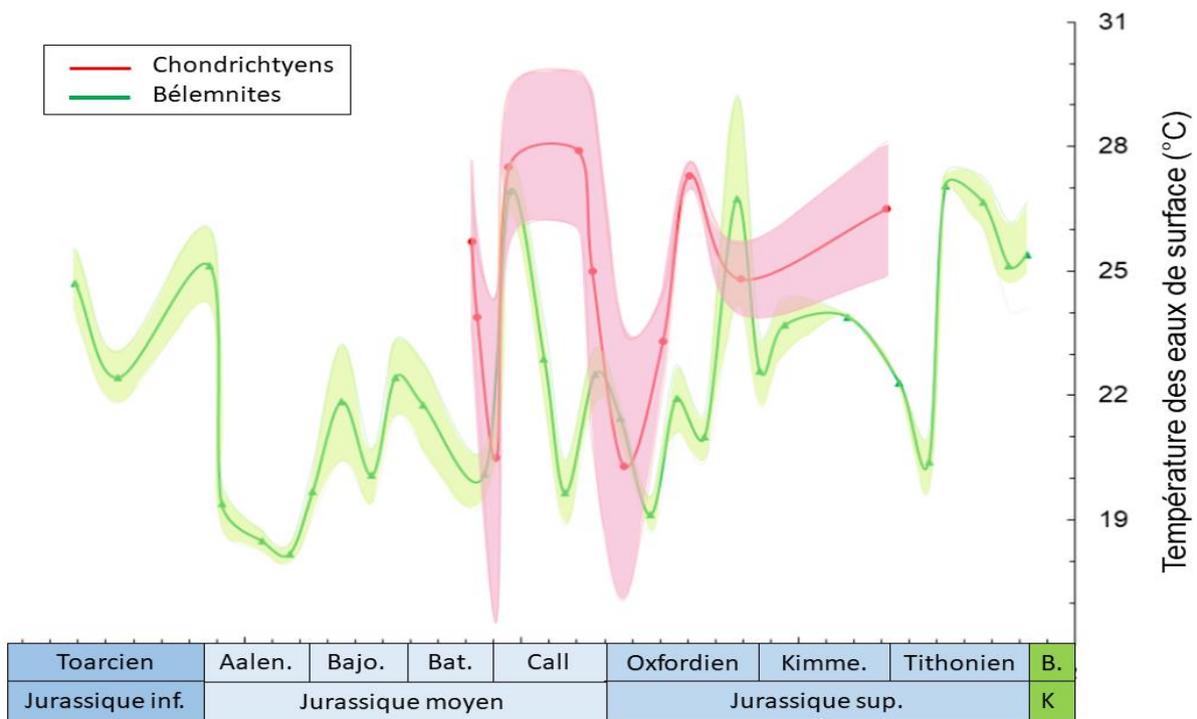


Figure 13 : Reconstitution des paléotempératures de la marge Nord-Ouest de l'océan Téthys du Toarcien au Berriasien. Compilation de données de Anderson et al. (1994); Brigaud et al. (2008); Jenkyns et al. (2012); Nunn and Price (2010); Padden et al. (2001); Price (1999) et Wierzbowski, (2004). Les températures ont été calculées à partir des équations de Grossman and Ku, (1986) pour les bélemnites et de Lécuyer et al. (2013) pour les restes de « poissons ».

Approche de la thermophysologie des *Metriorhynchidae*

Déterminer la thermophysologie des organismes disparus par l'analyse isotopique de l'oxygène est depuis les années 1990 un des volets les plus étudiés de la biologie animale avec notamment les premiers travaux sur les dinosaures (Barrick and Showers, 1994; Barrick et al., 1999; Fricke and Rogers, 2000; Amiot et al., 2004, 2006). Différentes approches ont été élaborées pour tenter de répondre à ce sujet, la première consiste à comparer les rapports isotopiques de l'oxygène de l'hydroxyapatite des os composant le tronc et ceux des extrémités des membres (Barrick and Showers, 1994). Ceci sous-entend qu'un organisme endotherme posséderait des différences de température moins

marquées qu'un organisme ectotherme. Cette méthode est tout à fait réalisable au niveau technique mais nécessite un squelette quasi-complet et dont les os n'aient pas été affectés par la diagénèse puisque ce processus tendrait à homogénéiser les valeurs isotopiques. Dans notre cas, le matériel disponible étant uniquement composé de dents, cette première méthode est inapplicable. La seconde méthode quant à elle repose sur la comparaison du $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail dentaire entre organismes endothermes et ectothermes. Cette méthode utilisée par Bernard et al., (2010) a permis de démontrer l'endo-homéothermie chez les Plesiosauria et les Ichthyosauria du Mésozoïque. Nous tenterons d'utiliser cette approche qui se base sur un modèle tracé dans un espace $\delta^{18}\text{O}_{\text{reptile marin}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{poisson}}$ en fonction du $\delta^{18}\text{O}_{\text{poisson}}$. Ce modèle nécessite une large gamme de $\delta^{18}\text{O}_{\text{poisson}}$ pour avoir un résultat significatif. Deux choix sont alors possibles, soit l'utilisation de gisements situés à différentes latitudes, soit il faut jouer sur la temporalité des gisements. Les occurrences latitudinales des Metriorhynchidae étant très restreintes, le second choix semble le plus pertinent puisque le $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$ et donc $\delta^{18}\text{O}_{\text{poisson}}$ ont varié au cours du Jurassique.

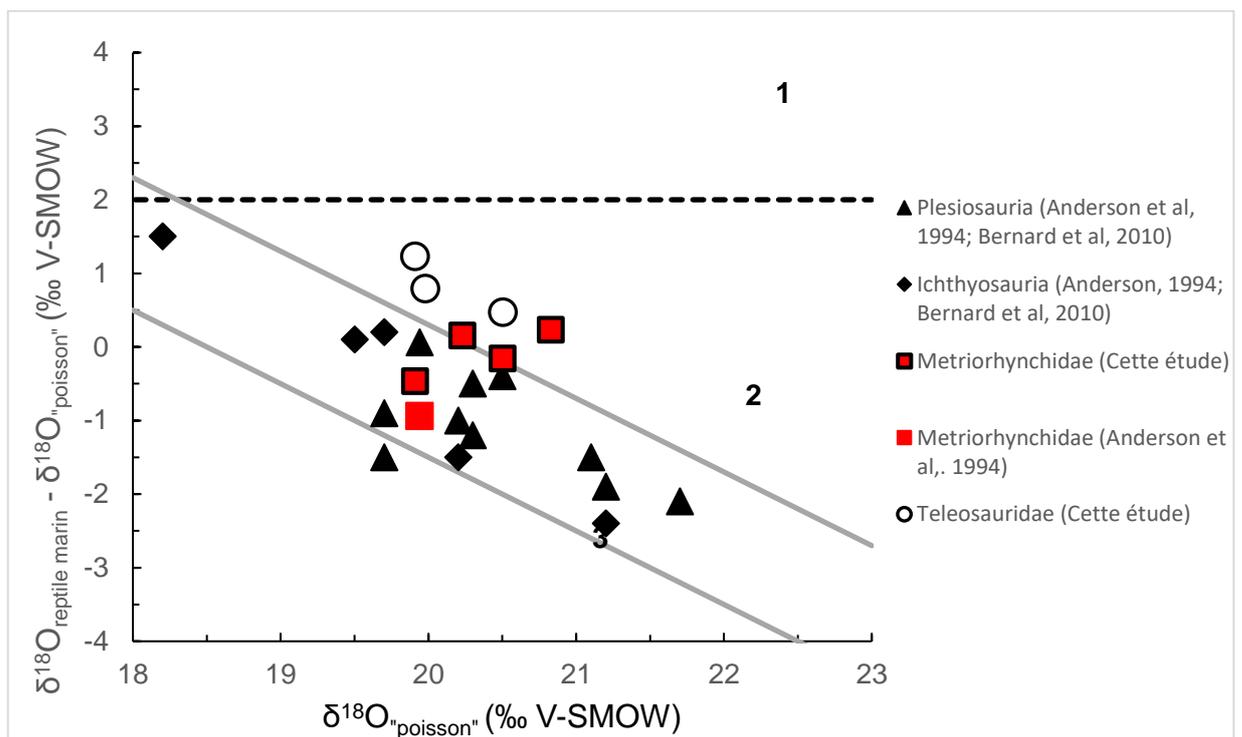


Figure 14 : Variation de la différence du $\delta^{18}\text{O}$ entre les reptiles marins et les « poissons » en fonction du $\delta^{18}\text{O}_{\text{poisson}}$ en estimant que la droite (1) symbolise un reptile ectotherme poïkilotherme dont la température corporelle est égale à l'eau environnante. Les droites grises modélisent un reptile endotherme possédant une température corporelle entre 36 (2) et 40°C (3) avec un enrichissement de l'eau corporelle à 2 ‰ avec respectivement un $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ de 0 et -1 ‰. En noir les données de la bibliographie (Anderson et al., 1994; Bernard et al., 2010) et en rouge les données de cette étude.

Malheureusement, cette troisième méthode est elle aussi inutilisable car la gamme de $\delta^{18}\text{O}_{\text{poisson}}$ est trop restreinte pour avoir quelque chose de significatif (**Figure 14**). Ainsi aucune conclusion ne pourra être donnée avec cette mise en forme de nos résultats.

Contrairement aux organismes endothermes homéothermes, une des principales caractéristique des individus ectothermes poïkilothermes est que la température de formation de leurs dents et donc leur $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ va varier en fonction de la température du milieu environnant. Par conséquent, nous avons donc décidé de comparer les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des phosphates de nos Metriorhynchidae avec celles d'organismes ectothermes poïkilothermes (Teleosauridae) et de deux taxa endothermes homéothermes contemporains (Plesiosauria, Ichthyosauria) (**Figure 15**).

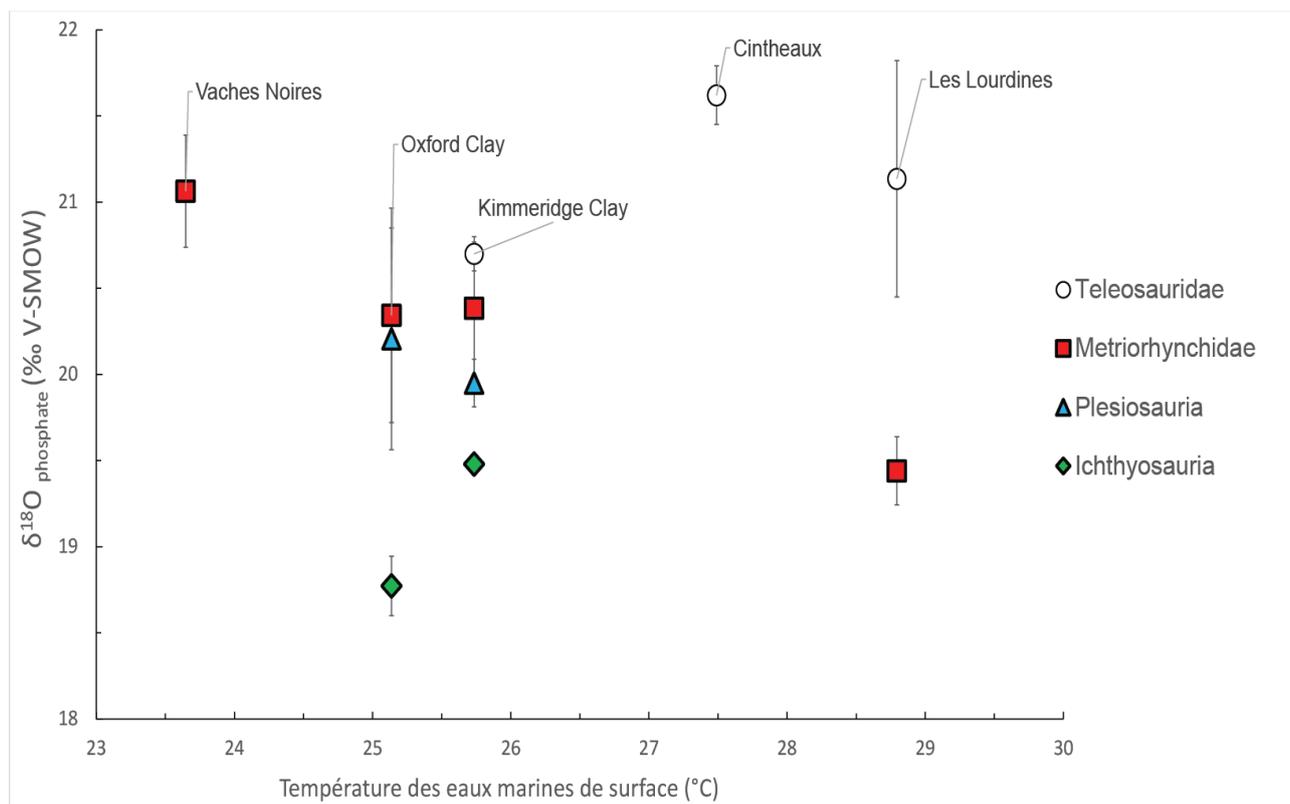


Figure 15 : $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ des reptiles marins en fonction de la température du milieu calculé d'après le $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ des « poissons » strictement marins avec un $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ de 0‰ via l'équation proposée par (Lécuyer et al., 2013).

En se basant sur la position relative des différents taxa à une température donnée nous pouvons voir que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ des Metriorhynchidae sont

systématiquement comprises entre celles des Ichthyosauria / Plesiosauria et celles des Teleosauridae laissant supposer un métabolisme intermédiaire.

En ajoutant les données déjà publiées, nous constatons que quelle que soit la température du milieu environnant les ichthyosaures et les plésiosaures gardent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ relativement restreintes (entre 18,6 et 20,3 ‰) (**Figure 16**). Cette stabilité au niveau des compositions isotopique est le reflet de l'homéothermie admise chez ces taxa. Si nous adaptions et appliquons l'équation (1) aux reptiles marins des Kimmeridge Clay :

$$T \text{ (}^\circ\text{C)} = 117,4 - 4,5 \times (\delta^{18}\text{O}_p - \delta^{18}\text{O}_{\text{eau corp}}) \quad \text{avec } \delta^{18}\text{O}_{\text{eau corp}} = \delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}} + \text{enrichissement}$$

Nous pouvons voir que pour une eau à 26,4 °C et de composition isotopique 0‰, un ichthyosaure et un plésiosaure ont respectivement une température corporelle moyenne de 38,7 °C et 36,6 °C en supposant un enrichissement de l'eau corporelle en ^{18}O de 2 ‰. Cet enrichissement de 2 ‰ représente le bilan des flux d'oxygène entrants et sortants chez les crocodiles actuels (Amiot et al., 2007). Par conséquent, les dents de ces reptiles marins se forment à une température plus élevée que celle du milieu environnant. De ce fait nous tombons en accord avec les conclusions données par Bernard et al., (2010) inférant un métabolisme endotherme homéothermes chez ces reptiles marins du Mésozoïque.

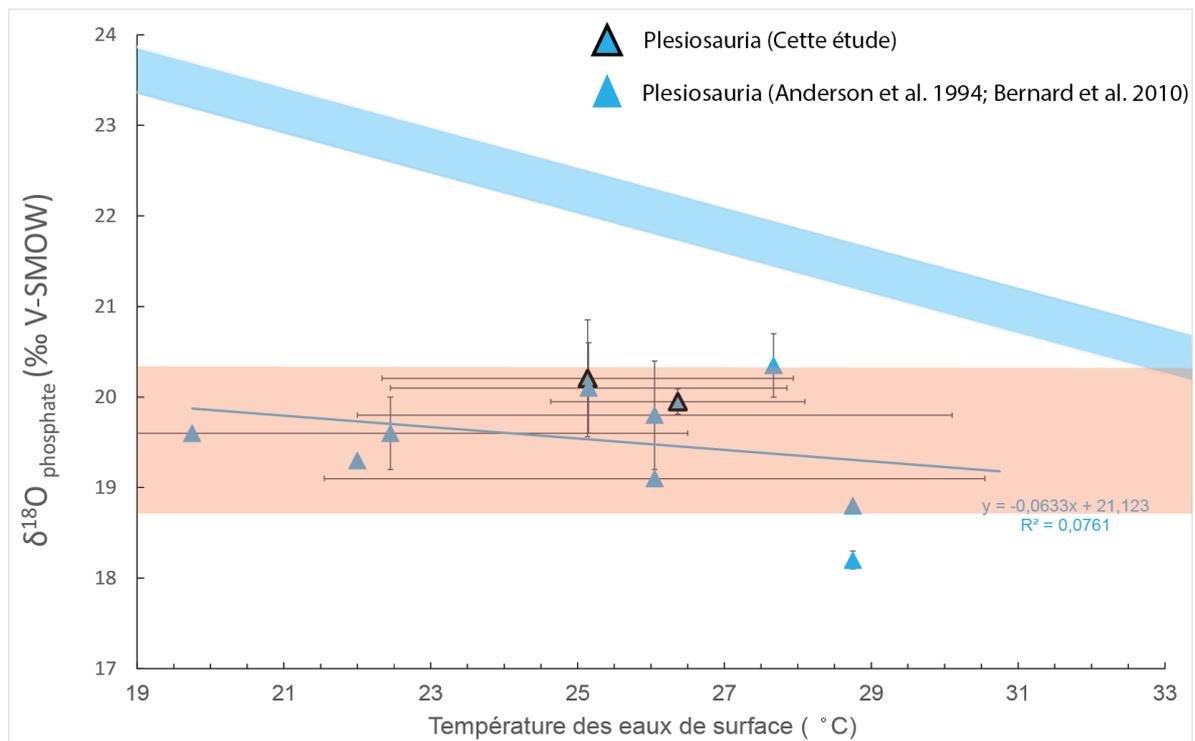
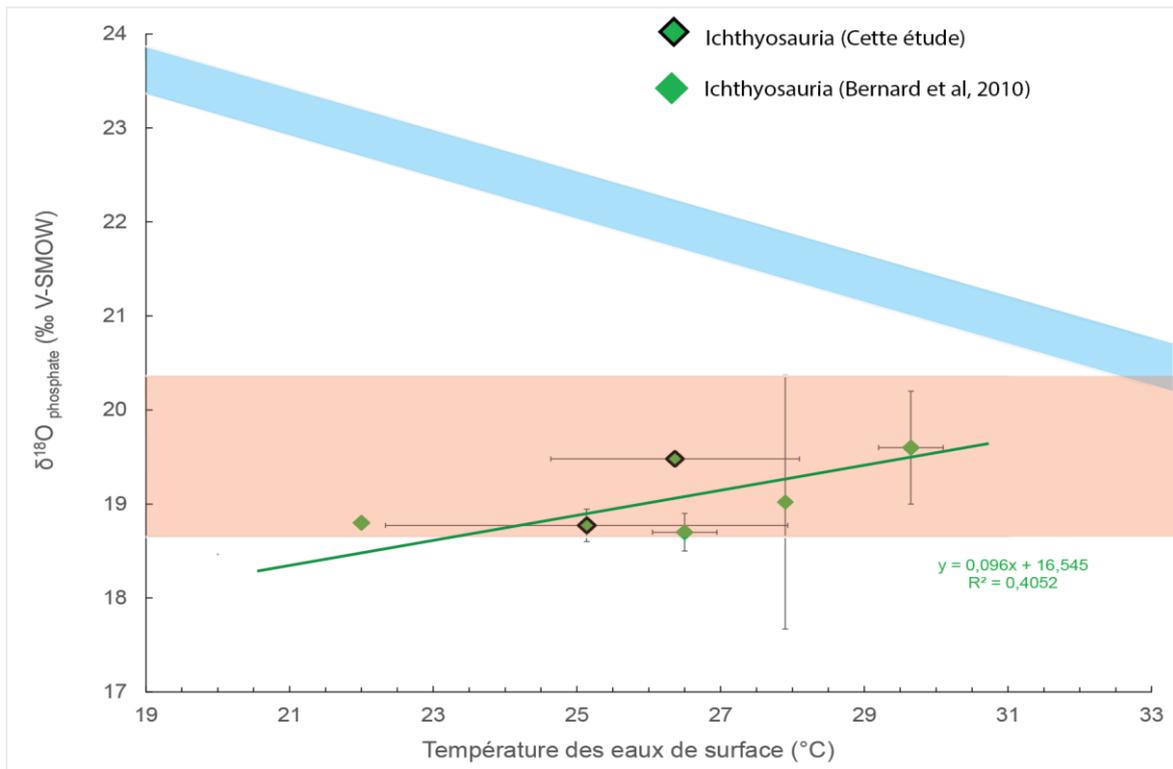


Figure 16 : En haut : Variation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ des ichtyosaures en fonction de la température des eaux océaniques de surface, en bas : Variation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ des plésiosaures en fonction de la température des eaux océaniques de surface. Le fond bleu correspond à un reptile ectotherme poïkilotherme avec un enrichissement de l'eau corporelle en ^{18}O de 2 ‰. Le fond rouge modélise un reptile endotherme homéotherme avec une température corporelle comprise entre 36 et 40 °C.

Dans les mêmes conditions que précédemment, un Teleosauridae des Kimmeridge Clay aurait une température corporelle de 33,2 °C et un Metriorhynchidae de 34,7 °C. Néanmoins, la valeur calculée pour les Teleosauridae est à utiliser avec précaution puisqu'en appliquant l'équation de fractionnement des crocodiles (Amiot et al., 2007), nous ne sommes pas à l'abri d'un apport d'eau douce pour ce gisement (**Tableau 3**).

Tableau 3 : Calcul du $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ via l'équation de fractionnement des crocodiles (Amiot et al., 2007)

Localité	Teleosauridae		Metriorhynchidae	
	$\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ calculé	$\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$	$\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ calculé
Kimmeridge Clay, England	20,7	-2,2	20,4	-2,4
Oxford Clay, England	-	-	20,3	-2,4
Carrière des Lourdines, France	21,1	-1,8	19,4	-3,2
Cintheaux, France	21,6	-1,4	-	-
Falaises des Vaches Noires, France	-	-	21,1	-1,9

En effet, nous obtenons un $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ de -2,2 ‰ ce qui est en dessous des valeurs moyennes rencontrées pour des eaux strictement marines (e.g -2 à +2 ‰). Ceci n'est pas étonnant puisque de nombreux restes de dinosaures et de végétaux terrestres ont été retrouvés dans ce gisement, probablement transportés par un réseau fluvial important. En s'intéressant d'avantage au milieu de vie des Teleosauridae dans le registre fossile nous nous apercevons que certains restes ont été retrouvés dans des environnements estuariens voire même d'eau douce (Buffetaut, 1982; Vignaud, 1995). L'occupation du milieu estuarien des Teleosauridae peut donc potentiellement biaiser nos estimations de température corporelle puisque l'eau douce possède un $\delta^{18}\text{O}$ plus négatif que celui des eaux marines. Cela entraîne une surestimation des températures lorsque nous appliquons

l'équation de Lécuyer et al., (2013). De nombreuses données isotopiques sont disponibles dans la littérature au sujet des Teleosauridae, mais elles sont inutilisables dans cette étude à cause de l'apport d'eau douce au sein des environnements de dépôt (Billon-Bruyat et al., 2005) prouvé à la fois par les contenus paléontologiques et les compositions isotopiques du $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$.

Il est important de stipuler que lorsque nous appliquons l'équation de fractionnement des crocodiles aux Metriorhynchidae, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ sont significativement plus négatives que celles trouvées pour les Teleosauridae (**Tableau 3**). Ce $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ calculé très négatif serait marqueur d'un environnement d'eau douce ou du moins saumâtre. Ceci apparaît aberrant puisque toutes les occurrences actuellement connues pour les Metriorhynchidae sont strictement marines. De plus, mis à part les Kimmeridge Clay, aucun autre gisement ne semble être influencé par des apports d'eaux douces. Pour expliquer ces valeurs très basses de $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$, deux raisons sont possibles, il existe, soit une différence de thermophysiologie entre les deux taxa, soit une différence d'écologie. La première hypothèse semble être la plus probable. En effet, le gisement de la carrière des Lourdines présente un $\Delta\delta^{18}\text{O}_{\text{Teleosauridae-Metriorhynchidae}}$ de 1,7 ‰, cette valeur est bien trop importante pour n'être due qu'à une différence d'écologie entre un organisme semi-aquatique et un autre strictement aquatique. Néanmoins, ce facteur possède quand même une influence non négligeable. De ce fait, il n'est pas aberrant de supposer qu'il existe bel et bien une différence de thermophysiologie entre ces deux taxa de crocodiles marins, qui serait responsable de la différence entre $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ des Teleosauridae et des Metriorhynchidae.

En se focalisant sur le gisement de la carrière des Lourdines qui comme vu précédemment, ne présente aucun apport d'eau douce significatif, nous obtenons une température corporelle moyenne pour les Metriorhynchidae de 38,9°C soit environ 7°C de plus que pour les Teleosauridae (31,4°C), dans une eau aux alentours de 27,8°C et de $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ à 0 ‰ (**Figure 15**).

Par conséquent, sur la base de données que nous possédons et aux vues des températures de formation des dents, nous constatons que les Metriorhynchidae possèdent une température corporelle plus élevée que celle de leur groupe frère les Teleosauridae. Ces observations témoignent donc en faveur d'une endothermie chez les Metriorhynchidae. Cependant il faut noter l'enrichissement en ^{18}O du groupement

phosphate de l'hydroxyapatite des Metriorhynchidae lorsque la température des eaux marines de surface diminue. En effet, un Metriorhynchidae occupant une eau aux alentours de 24 °C aura une température corporelle inférieure à celle d'un autre individu dans une eau à 28 °C. Cela suppose des difficultés au niveau de la rétention de la chaleur corporelle chez ces organismes (**Figure 17**). La stratégie de thermorégulation déduite de ces observations correspondrait à une stratégie endotherme poïkilotherme sur la base des données acquises dans cette étude. L'existence d'une famille de crocodylomorphes à « sang chaud » n'est pas quelque chose de totalement aberrant puisque cette hypothèse est soutenue par des études histologiques (Legendre et al., 2013, 2016) et morphologiques (Seymour et al., 2004) qui ont démontré que les premiers archosaures (*Euparkeria*, *Proterosuchus* et *Postosuchus*...) étaient probablement endothermes (Legendre et al., 2013). La stratégie de thermorégulation ectotherme poïkilotherme actuellement connue chez les crocodiles est probablement apparue secondairement notamment chez les organismes utilisant la chasse par embuscade.

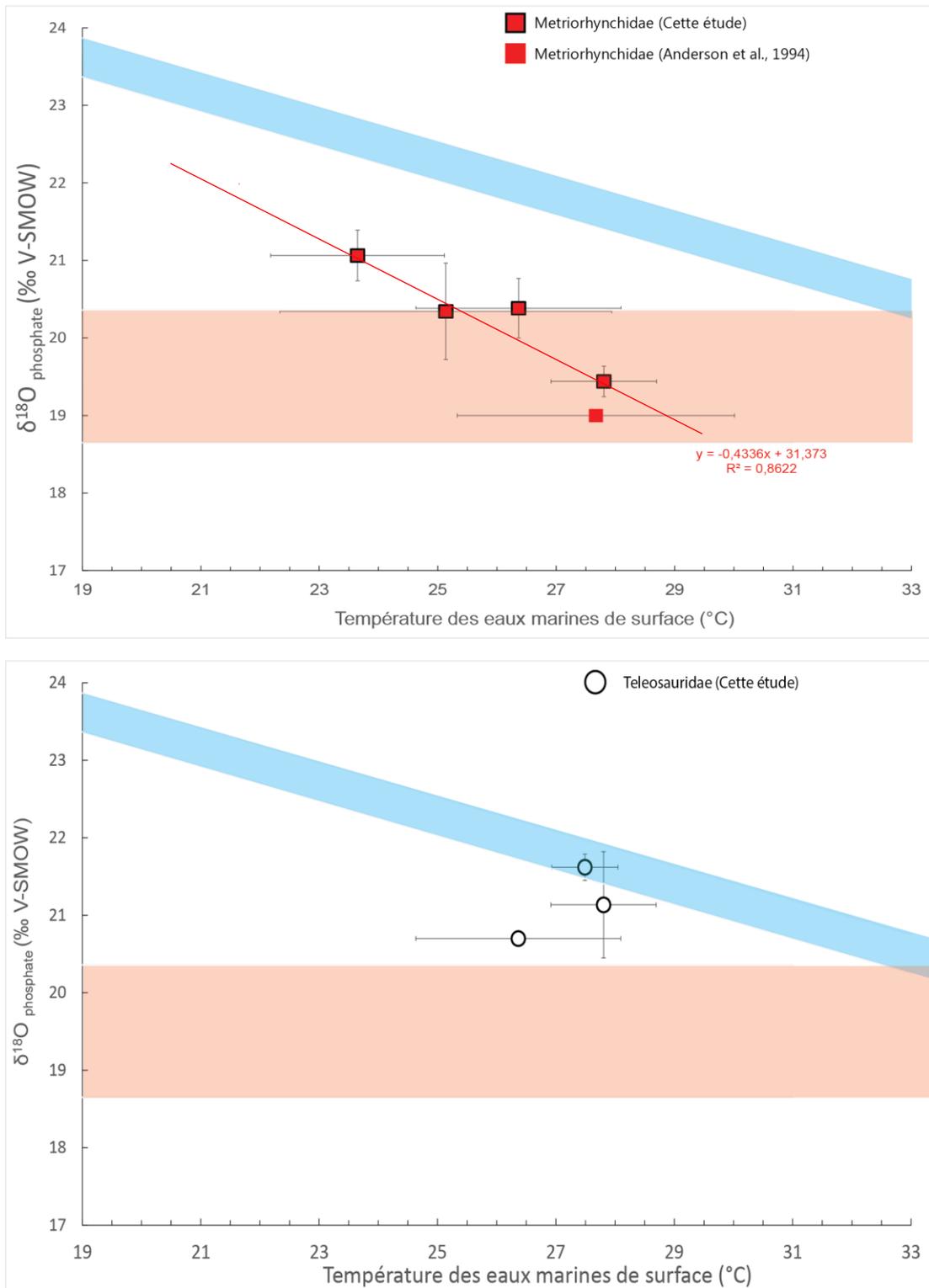


Figure 17 : En haut : Variation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ des Metriorhynchidae en fonction de la température des eaux océaniques de surface, en bas : Variation du $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ des Teleosauridae en fonction de la température des eaux océaniques de surface. Le fond bleu correspond à un reptile ectotherme poïkilotherme avec un enrichissement de l'eau corporelle en ^{18}O de 2‰. Le fond rouge modélise un reptile endotherme homéotherme avec une température corporelle entre 36 et 40°C.

Conclusion et perspectives

Les Metriorhynchidae forment un groupe de crocodiles marins très bien adaptés à la vie marine. Leur occurrence post Jurassique supérieur, contrairement à leur groupe frère les Teleosauridae a soulevé des interrogations sur leur physiologie. Différents éléments morphologiques, histologiques et paléobiogéographiques supposent une thermorégulation différente de celle des crocodylomorphes actuels. L'apport des analyses isotopiques de l'oxygène dans cette étude ouvre de nouvelles perspectives sur cette hypothèse. La comparaison des valeurs isotopiques du phosphate biogénique des Metriorhynchidae montre que ces valeurs de $\delta^{18}\text{O}_{\text{phosphate}}$ étaient systématiquement intermédiaires comparées à celles d'individus ectothermes poïkilothermes (Teleosauridae) et endothermes homéothermes (ichthyosaures et plésiosaures). Sur la base des données acquises durant ces six mois nous pouvons conclure que les Metriorhynchidae avaient une température corporelle supérieure à celle des Teleosauridae témoignant ainsi d'une endothermie chez les Metriorhynchidae. En revanche, il faut noter une certaine dépendance à la température du milieu environnant puisque la température corporelle d'un Metriorhynchidae diminue lorsque la température du milieu environnant diminue. Nous pouvons alors supposer que ces crocodiles marins du Jurassique étaient endothermes poïkilothermes.

Afin de rendre cette étude plus robuste, nous attendons encore un échantillon de Teleosauridae du gisement des Falaises des Vaches Noires de Villers-sur-Mer et un autre d'*Enaliosuchus macrospodylus* (Metriorhynchinae) daté du Valanginien de Barret-le-Bas (Hautes-Alpes, France). Ce spécimen est tout particulièrement important pour l'aboutissement de notre étude puisqu'au Crétacé inférieur les températures marines de surface étaient plus basses que celles présentées durant le Jurassique supérieur. Si l'enregistrement du signal isotopique est originel, nous aurons un point significativement différent (**Figure 18**). Avec ce point, il sera possible de déterminer si nos Metriorhynchidae sont endothermes poïkilothermes ou bien endothermes homéothermes et calculer dans ce second cas leur température corporelle moyenne. Si ce point nous permet d'inférer une stratégie thermorégulatrice endotherme homéotherme, la température corporelle de ces organismes pourrait être située entre 31,6 et 38,9 °C, en considérant comme chez les crocodiles actuels un enrichissement de l'eau corporelle en ^{18}O de 2 ‰. Le Teleosauridae de Villers-sur-Mer permettrait quant à lui d'avoir un second gisement non influencé par des

apports d'eaux douces pour comparer les compositions isotopiques en oxygène de Metriorhynchidae et de Teleosauridae. Ainsi, nous accepterons ou rejetterons l'hypothèse selon laquelle les Teleosauridae sont des organismes ectothermes poïkilothermes avec un enrichissement de leur eau corporelle en ^{18}O d'environ 2 ‰ (**Figure 18** ; droite noire pointillée).

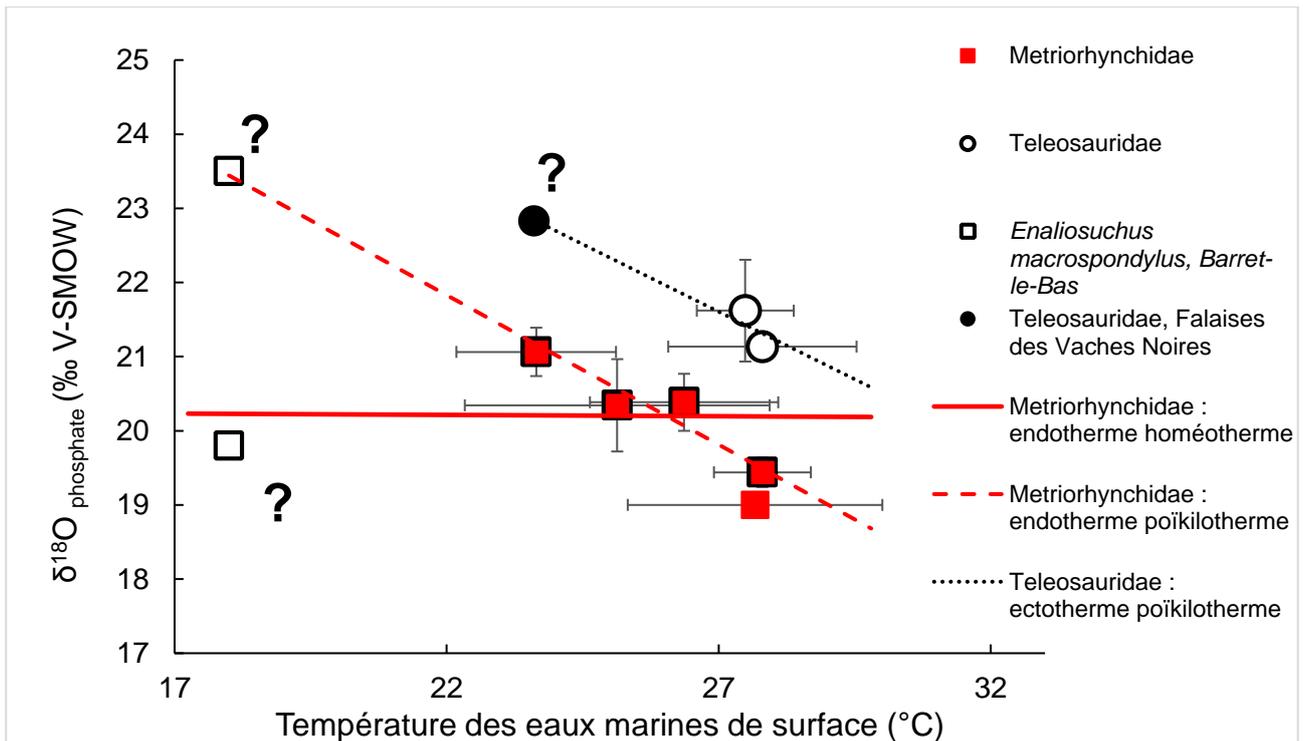


Figure 18 : Modélisation des différents cas auxquels nous pourrions être confrontés avec l'apport du spécimen de Metriorhynchidae de Barret-le-Bas.

Remerciements

Je tenais à remercier mon directeur de stage Romain Amiot ainsi que Christophe Lécuyer et Jérémy Martin pour m'avoir proposé ce sujet de stage qui m'a permis d'approfondir mes connaissances sur les organismes marins du Jurassique. Mes remerciements vont également à toutes les personnes ayant participé de près ou de loin à l'aboutissement de ce stage notamment Heather Middleton, Mark Young (University of Edinburgh), Elisabeth et Gérard Pennetier, Laurent Picot (PaléoSpace de Villers-sur-Mer) et Xavier Valentin (Université de Poitiers) pour le don du matériel. Sans oublier, François Fourel pour son aide technique et ses explications concernant les analyses isotopiques.

Je remercie tout le personnel du R5 et plus particulièrement Gilles Cuny pour son aide sur l'identification et toutes les discussions que nous avons pu avoir concernant les spécimens étudiés. Je ne peux conclure ce mémoire sans remercier mes camarades du R5 (Antoine Boutier mon colocataire de bureau, Thibault Clauzel et Marie Linglin) et R3 (Ségolène Riamon), pour ces moments de convivialité ne rendant ce stage de Master 2 que meilleur.

Références bibliographiques

- Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Escarguel, G., Fluteau, F., Martineau, F., 2006. Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in Cretaceous dinosaurs. *Earth and Planetary Science Letters* 246, 41–54.
- Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Fluteau, F., Legendre, S., Martineau, F., 2004. Latitudinal temperature gradient during the Cretaceous Upper Campanian–Middle Maastrichtian: $\delta^{18}\text{O}$ record of continental vertebrates. *Earth and Planetary Science Letters* 226, 255–272.
- Amiot, R., Lécuyer, C., Escarguel, G., Billon-Bruyat, J.-P., Buffetaut, E., Langlois, C., Martin, S., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2007. Oxygen isotope fractionation between crocodylian phosphate and water. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243, 412–420.
- Anderson, T.F., Popp, B.N., Williams, A.C., Ho, L.-Z., Hudson, J.D., 1994. The stable isotopic records of fossils from the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK: palaeoenvironmental implications. *Journal of the Geological Society* 151, 125–138.
- Andrade, M.B. de, Young, M.T., Desojo, J.B., Brusatte, S.L., 2010. The evolution of extreme hypercarnivory in Metriorhynchidae (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) based on evidence from microscopic denticle morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 1451–1465.
- Barale, G., Cariou, E., Radureau, G., 1974. Étude biostratigraphique et paléobotanique des gisements de calcaire blanc callovien au nord de poitiers. *Geobios* 7, 43–xxv.
- Bardet, N., Falconnet, J., Fischer, V., Houssaye, A., Jouve, S., Suberbiola, X.P., Perez-García, A., Rage, J.-C., Vincent, P., 2014. Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Research* 26, 869–887.
- Barrick, R.E., Fischer, A.G., Showers, W.J., 1999. Oxygen isotopes from turtle bone: applications for terrestrial paleoclimates? *Palaios* 186–191.
- Barrick, R.E., Showers, W.J., 1994. Thermophysiology of *Tyrannosaurus rex*: evidence from oxygen isotopes. *Science* 265, 222–224.
- Benton, M., 2014. *Vertebrate palaeontology*. John Wiley & Sons.
- Bernard, A., Lécuyer, C., Vincent, P., Amiot, R., Bardet, N., Buffetaut, E., Cuny, G., Fourel, F., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2010. Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles. *Science* 328, 1379–1382.
- Billon-Bruyat, J.-P., Lécuyer, C., Martineau, F., Mazin, J.-M., 2005. Oxygen isotope compositions of Late Jurassic vertebrate remains from lithographic limestones of western Europe: implications for the ecology of fish, turtles, and crocodylians. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 216, 359–375.
- Brigaud, B., Pucéat, E., Pellenard, P., Vincent, B., Joachimski, M.M., 2008. Climatic fluctuations and seasonality during the Late Jurassic (Oxfordian–Early Kimmeridgian) inferred from $\delta^{18}\text{O}$ of Paris Basin oyster shells. *Earth and Planetary Science Letters* 273, 58–67.
- Brookfield, M.E., 1978. The use of coarse fraction analysis in paleoenvironmental interpretation: Upper Oxfordian and lower Kimmeridgian (Jurassic) sediments in Dorset, England. *Sedimentary Geology* 20, 249–280.
- Buffetaut, E., 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodyliens mésosuchiens. *Société géologique de France*.
- Castanet, J., 1980. Quelques remarques sur la méthode squelettochronologique chez les vertébrés supérieurs (oiseaux et mammifères). *Bull. Soc. Zool. France* 105, 371–376.
- Cheng, Y., Wu, X., Ji, Q., 2004. Triassic marine reptiles gave birth to live young. *Nature* 432, 383.

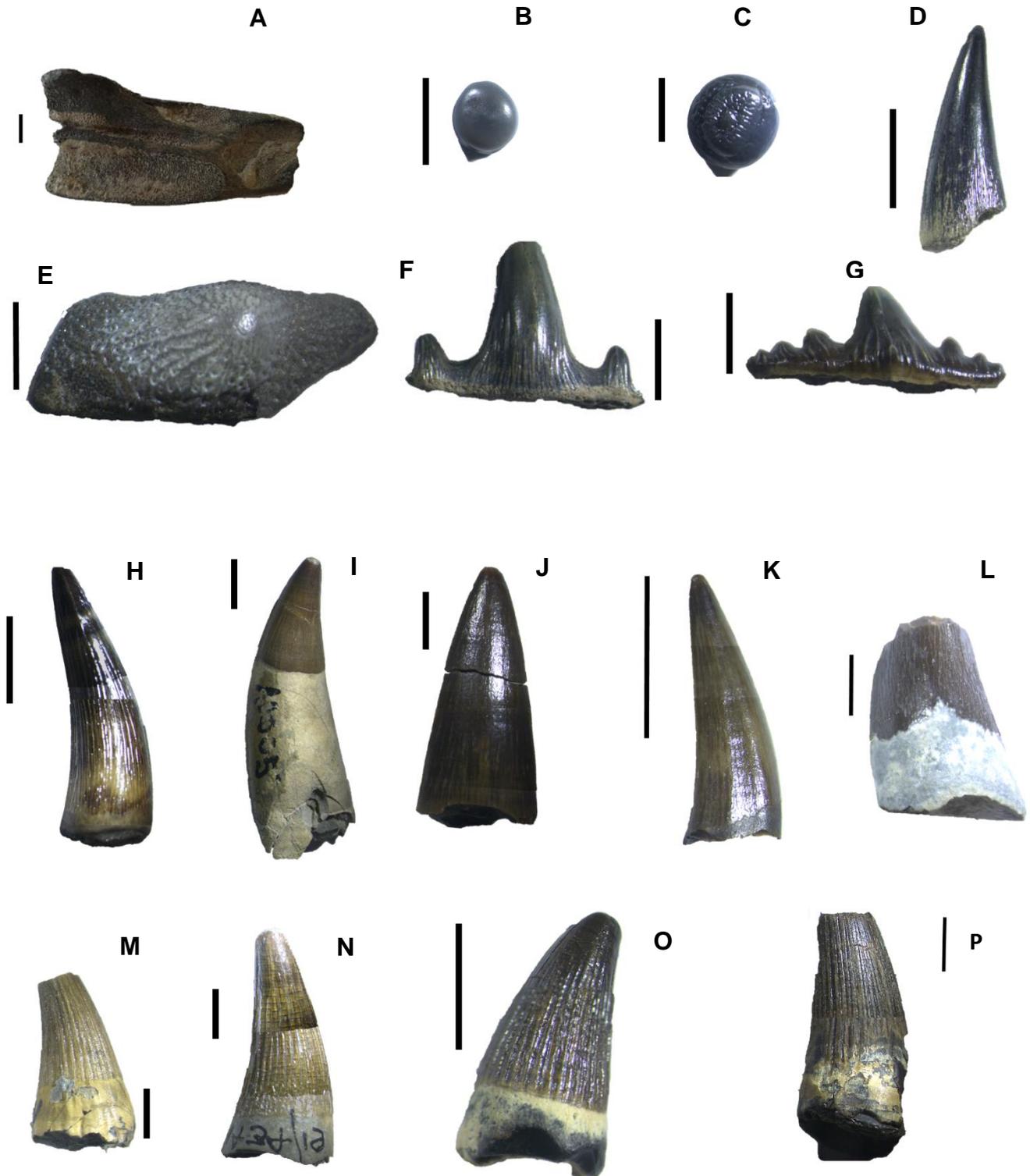
- Chiarenza, A.A., Foffa, D., Young, M.T., Insacco, G., Cau, A., Carnevale, G., Catanzariti, R., 2015. The youngest record of metriorhynchid crocodylomorphs, with implications for the extinction of Thalattosuchia. *Cretaceous Research* 56, 608–616.
- Clarac, F., De Buffrénil, V., Cubo, J., Quilhac, A., 2018. Vascularization in ornamented osteoderms: Physiological implications in ectothermy and amphibious lifestyle in the crocodylomorphs? *The Anatomical Record* 301, 175–183.
- Clarke, A., 2003. Evolution and low temperatures, in: *Evolution on Planet Earth*. Elsevier, pp. 187–207.
- Coplen, T.B., 1995. Discontinuance of SMOW and PDB. *Nature* 375, 285.
- Crowson, R.A., Showers, W.J., Wright, E.K., Hoering, T.C., 1991. Preparation of phosphate samples for oxygen isotope analysis. *Analytical chemistry* 63, 2397–2400.
- Cuny, G.G.R., 2013. *Requins: De la préhistoire à nos jours* From prehistory to modern days. Belin.
- Czaplewski, J.J., n.d. PBDB Navigator [WWW Document]. URL <https://paleobiodb.org/navigator/> (accessed 5.28.18).
- De Buffrénil, V., Mazin, J.-M., 1989. Bone histology of *Claudiosaurus germaini* (Reptilia, Claudosauridae) and the problem of pachyostosis in aquatic tetrapods. *Historical Biology* 2, 311–322.
- De Ricqlès, A., 1976. On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance. *Morphology and biology of reptiles* 3, 123–149.
- Diefenbach, C. da C., 1975. Thermal preferences and thermoregulation in Caiman crocodilus. *Copeia* 530–540.
- Dodson, P., 1975. Functional and ecological significance of relative growth in Alligator. *Journal of Zoology* 175, 315–355.
- Downs, C.T., Greaver, C., Taylor, R., 2008. Body temperature and basking behaviour of Nile crocodiles (*Crocodylus niloticus*) during winter. *Journal of Thermal Biology* 33, 185–192.
- Fanti, F., Miyashita, T., Cantelli, L., Mnasri, F., Dridi, J., Contessi, M., Cau, A., 2016. The largest thalattosuchian (Crocodylomorpha) supports teleosaurid survival across the Jurassic-Cretaceous boundary. *Cretaceous Research* 61, 263–274.
- Ferrón, H.G., 2017. Regional endothermy as a trigger for gigantism in some extinct macropredatory sharks. *PloS one* 12, e0185185.
- Forrest, R., 2003. Evidence for scavenging by the marine crocodile Metriorhynchus on the carcass of a plesiosaur. *Proceedings of the Geologists' Association* 114, 363–366.
- Fourel, F., Martineau, F., Lécuyer, C., Kupka, H.-J., Lange, L., Ojeimi, C., Seed, M., 2011. $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratio measurements of inorganic and organic materials by elemental analysis–pyrolysis–isotope ratio mass spectrometry continuous-flow techniques. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 25, 2691–2696.
- Frey, E., Buchy, M.-C., Stinnesbeck, W., López-Oliva, J.G., 2002. *Geosaurus vignaudi* n. sp. (Crocodyliformes: Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the Late Jurassic (Tithonian) of central-east Mexico (State of Puebla). *Canadian Journal of Earth Sciences* 39, 1467–1483.
- Fricke, H.C., Rogers, R.R., 2000. Multiple taxon–multiple locality approach to providing oxygen isotope evidence for warm-blooded theropod dinosaurs. *Geology* 28, 799–802.
- Goldman, K.J., 1997. Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*. *Journal of Comparative Physiology B* 167, 423–429.
- Grossman, E.L., Ku, T.-L., 1986. Oxygen and carbon isotope fractionation in biogenic aragonite: temperature effects. *Chemical Geology: Isotope Geoscience Section* 59, 59–74.

- Herrera, Y., Fernandez, M.S., Lamas, S.G., Campos, L., Talevi, M., Gasparini, Z., 2017. Morphology of the sacral region and reproductive strategies of Metriorhynchidae: a counter-inductive approach. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106, 247–255.
- Hua, S., De Buffrenil, V., 1996. Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16, 703–717.
- Hudson, J.D., Martill, D.M., 1991. The Lower Oxford Clay: production and preservation of organic matter in the Callovian (Jurassic) of central England. Geological Society, London, Special Publications 58, 363–379.
- Iacumin, P., Bocherens, H., Mariotti, A., Longinelli, A., 1996. Oxygen isotope analyses of co-existing carbonate and phosphate in biogenic apatite: a way to monitor diagenetic alteration of bone phosphate? *Earth and Planetary Science Letters* 142, 1–6.
- Jenkyns, H.C., Schouten-Huibers, L., Schouten, S., Sinninghe Damsté, J.S., 2012. Warm Middle Jurassic–Early Cretaceous high-latitude sea-surface temperatures from the Southern Ocean. *Climate of the Past* 8, 215–226.
- Kardong, K.V., 2002. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. McGraw-Hill New York.
- Kiprijanoff, V., 1880. Über fossile Fische des Moskauer Gouvernements. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* 55, 1–7.
- Koch, P.L., Tuross, N., Fogel, M.L., 1997. The effects of sample treatment and diagenesis on the isotopic integrity of carbonate in biogenic hydroxylapatite. *Journal of Archaeological Science* 24, 417–429.
- Kohn, M.J., Cerling, T.E., 2002. Stable isotope compositions of biological apatite. *Reviews in mineralogy and geochemistry* 48, 455–488.
- Kolodny, Y., Luz, B., Navon, O., 1983. Oxygen isotope variations in phosphate of biogenic apatites, I. Fish bone apatite—rechecking the rules of the game. *Earth and Planetary Science Letters* 64, 398–404.
- Kolodny, Y., Luz, B., Sander, M., Clemens, W.A., 1996. Dinosaur bones: fossils or pseudomorphs? The pitfalls of physiology reconstruction from apatitic fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 126, 161–171.
- Lécuyer, C., Amiot, R., Touzeau, A., Trotter, J., 2013. Calibration of the phosphate $\delta^{18}\text{O}$ thermometer with carbonate–water oxygen isotope fractionation equations. *Chemical Geology* 347, 217–226.
- Lécuyer, C., Bogey, C., Garcia, J.-P., Grandjean, P., Barrat, J.-A., Floquet, M., Bardet, N., Pereda-Superbiola, X., 2003. Stable isotope composition and rare earth element content of vertebrate remains from the Late Cretaceous of northern Spain (Laño): did the environmental record survive? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 193, 457–471.
- Lécuyer, C., Fourel, F., Martineau, F., Amiot, R., Bernard, A., Daux, V., Escarguel, G., Morrison, J., 2007. High-precision determination of $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ratios of silver phosphate by EA-pyrolysis-IRMS continuous flow technique. *Journal of Mass Spectrometry* 42, 36–41.
- Lécuyer, C., Grandjean, P., O’Neil, J.R., Cappetta, H., Martineau, F., 1993. Thermal excursions in the ocean at the Cretaceous–Tertiary boundary (northern Morocco): $\delta^{18}\text{O}$ record of phosphatic fish debris. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 105, 235–243.

- Lécuyer, C., Grandjean, P., Sheppard, S.M., 1999. Oxygen isotope exchange between dissolved phosphate and water at temperatures ≤ 135 C: inorganic versus biological fractionations. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63, 855–862.
- Lécuyer, C., Picard, S., Garcia, J.-P., Sheppard, S.M., Grandjean, P., Dromart, G., 2003. Thermal evolution of Tethyan surface waters during the Middle-Late Jurassic: Evidence from $\delta^{18}\text{O}$ values of marine fish teeth. *Paleoceanography* 18.
- Legendre, L.J., Guénard, G., Botha-Brink, J., Cubo, J., 2016. Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in Archosaurs. *Systematic biology* 65, 989–996.
- Legendre, L.J., Segalen, L., Cubo, J., 2013. Evidence for high bone growth rate in Euparkeria obtained using a new paleohistological inference model for the humerus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33, 1343–1350.
- Leuzinger, L., Kocsis, L., Billon-Bruyat, J.-P., Spezzaferri, S., Vennemann, T., 2015. Stable isotope study of a new chondrichthyan fauna (Kimmeridgian, Porrentruy, Swiss Jura): an unusual freshwater-influenced isotopic composition for the hybodont shark *Asteracanthus*. *Biogeosciences* 12, 6945–6954.
- Martill, D.M., 1986. The diet of *Metriorhynchus*, a Mesozoic marine crocodile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1986, 621–625.
- Martill, D.M., Taylor, M.A., Duff, K.L., Riding, J.B., Bown, P.R., 1994. The trophic structure of the biota of the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK. *Journal of the Geological Society* 151, 173–194.
- Martin, J.E., Amiot, R., Lécuyer, C., Benton, M.J., 2014. Sea surface temperature contributes to marine crocodylomorph evolution. *Nature Communications* 5, 4658.
- Massare, J.A., 1988. Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation. *Paleobiology* 14, 187–205.
- Massare, J.A., 1987. Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7, 121–137.
- Nunn, E.V., Price, G.D., 2010. Late Jurassic (Kimmeridgian–Tithonian) stable isotopes ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) and Mg/Ca ratios: new palaeoclimate data from Helmsdale, northeast Scotland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 325–335.
- Padden, M., Weissert, H., de Rafelis, M., 2001. Evidence for Late Jurassic release of methane from gas hydrate. *Geology* 29, 223–226.
- Pasteris, J.D., Wopenka, B., Valsami-Jones, E., 2008. Bone and tooth mineralization: why apatite? *Elements* 4, 97–104.
- Perrin, W.F., Myrick, A.C., 1980. Growth of Odontocetes and Sirenians: Problems in Age Determination: Proceedings of the International Conference on Determining Age of Odontocete Cetaceans [and Sirenians], La Jolla, California, September 5-19, 1978. International Whaling Commission.
- Price, G.D., 1999. The evidence and implications of polar ice during the Mesozoic. *Earth-Science Reviews* 48, 183–210.
- Pucéat, E., Lécuyer, C., Sheppard, S.M., Dromart, G., Reboulet, S., Grandjean, P., 2003. Thermal evolution of Cretaceous Tethyan marine waters inferred from oxygen isotope composition of fish tooth enamels. *Paleoceanography* 18.
- Rais, P., Louis-Schmid, B., Bernasconi, S.M., Weissert, H., 2007. Palaeoceanographic and palaeoclimatic reorganization around the Middle–Late Jurassic transition. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 251, 527–546.

- Reynard, B., Lécuyer, C., Grandjean, P., 1999. Crystal-chemical controls on rare-earth element concentrations in fossil biogenic apatites and implications for paleoenvironmental reconstructions. *Chemical Geology* 155, 233–241.
- Seidel, M.R., 1979. The osteoderms of the American alligator and their functional significance. *Herpetologica* 375–380.
- Seymour, R.S., Bennett-Stamper, C.L., Johnston, S.D., Carrier, D.R., Grigg, G.C., 2004. Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution. *Physiological and Biochemical Zoology* 77, 1051–1067.
- Vennemann, T.W., Hegner, E., Cliff, G., Benz, G.W., 2001. Isotopic composition of recent shark teeth as a proxy for environmental conditions. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 65, 1583–1599.
- Vignaud, P., 1995. Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mésozoïque: systématique phylogénétique, paléoécologie, biochronologie et implications paléogéographiques (PhD Thesis). Poitiers.
- Wegner, N.C., Snodgrass, O.E., Dewar, H., Hyde, J.R., 2015. Whole-body endothermy in a mesopelagic fish, the opah, *Lampris guttatus*. *Science* 348, 786–789.
- What a Croc! | BEYONDbones [WWW Document], n.d. URL <http://blog.hmns.org/2010/06/what-a-croc/> (accessed 5.28.18).
- Wierzbowski, H., 2004. Carbon and oxygen isotope composition of Oxfordian–Early Kimmeridgian belemnite rostra: palaeoenvironmental implications for Late Jurassic seas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203, 153–168.
- Williams, T.M., Haun, J., Davis, R.W., Fuiman, L.A., Kohin, S., 2001. A killer appetite: metabolic consequences of carnivory in marine mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 129, 785–796.
- Witzmann, F., Scholz, H., Mueller, J., Kardjilov, N., 2010. Sculpture and vascularization of dermal bones, and the implications for the physiology of basal tetrapods. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160, 302–340. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00599.x>
- Young, M.T., Bell, M.A., De Andrade, M.B., Brusatte, S.L., 2011. Body size estimation and evolution in metriorhynchid crocodylomorphs: implications for species diversification and niche partitioning. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163, 1199–1216.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., De Andrade, M.B., Desojo, J.B., Beatty, B.L., Steel, L., Fernández, M.S., Sakamoto, M., Ruiz-Omeñaca, J.I., Schoch, R.R., 2012. The cranial osteology and feeding ecology of the metriorhynchid crocodylomorph genera *Dakosaurus* and *Plesiosuchus* from the Late Jurassic of Europe. *PLoS One* 7, e44985.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Ruta, M., de Andrade, M.B., 2010. The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 158, 801–859.
- Young, M.T., de Andrade, M.B., 2009. What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany. *Zoological Journal of the Linnean Society* 157, 551–585.
- Zazzo, A., Lécuyer, C., Mariotti, A., 2004a. Experimentally-controlled carbon and oxygen isotope exchange between bioapatites and water under inorganic and microbially-mediated conditions. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 68, 1–12.
- Zazzo, A., Lécuyer, C., Sheppard, S.M., Grandjean, P., Mariotti, A., 2004b. Diagenesis and the reconstruction of paleoenvironments: A method to restore original $\delta^{18}\text{O}$ values of

Annexes



Annexe 1 : Planche photo des différents taxa utilisés dans cette étude. (A) *Ischyodus* sp., (B) *Lepidotes* sp., (C) *Gyrodus cuvieri*, (D) *Hypsocormus* sp., (E) *Asteracanthus ornatissimus*, (F) *Planchybodius* sp., (G) *Hybodius obtusus*, (H) *Steneosaurus* sp., (I) *Metriorhynchus superciliosus*, (J) *Tyrannoneustes lythrodektikos*, (K) *Geosaurus* sp., (L) Teleosaurid indéterminé, (M) et (O) Ichthyosaurid indéterminé, (N) Plesiosaurid indéterminé, (P) *Ophthalmosaurus* sp. . Echelle = 0.5 cm.