

Compétition et évolution des mammifères prédateurs en Amérique du Sud : comparaison des performances prédatrices

Contexte

Les mammifères marsupiaux montrent une grande diversité écologique qu'il est particulièrement aisé à étudier vu le nombre d'espèces recensées (~334 ; Nowak, 2005) dans ce clade, par comparaison avec leur groupe-frère placentaire (> 3000). Par ailleurs, leur registre fossile et leur histoire évolutive particulièrement bien documentés en font un modèle idéal pour les études d'évolution écologique et morphologie fonctionnelle.

Les marsupiaux actuels proviennent d'une radiation ancienne et florissante en Amérique du Sud, juste postérieure à la crise Crétacé-Tertiaire (environ 65 Ma, Muizon et al., 2018), qui se caractérise par la suprématie et la diversité des formes hyper-prédatrices (sparassodontes). Des dizaines de millions d'années plus tard, les marsupiaux connaissent un déclin et les formes hyper-prédatrices disparaissent au bénéfice de leurs analogues placentaires (Carnivora), nouvellement arrivés sur le continent (The Great Interchange, ~3 millions d'années). Les causes du déclin des marsupiaux en Amérique du Sud sont toujours source de débat : les sparassodontes ont-ils disparu suite à une compétition avec les carnivores placentaires ou à des changements environnementaux ou les deux ?

Malgré une réduction de leur diversité taxonomique et écologique par rapport au début du Cénozoïque, les marsupiaux représentent encore aujourd'hui un élément important de la faune néo-tropicale, notamment avec les Didelphidae (opossums), la plus grande famille de marsupiaux aux Amériques. Les marsupiaux sud-américains sont particulièrement diversifiés (10g à 2 kg, arboricoles / terrestres / semi-aquatiques, frugivores / insectivores / carnivores / opportunistes) et ubiquitaires. On les retrouve à travers les zones Néartiques et Néo-tropicales, dans un grand éventail d'habitats : déserts, forêts tropicales, prairies, montagnes, forêts tempérées, et à proximité de l'homme.

Exemple de méga-prédateurs fossiles en Amérique du Sud :



Tigres à dents de sabre placentaire (*Smilodon*, en haut) et marsupial (*Thylacosmilus*, en bas)



Ours marsupial (*Paraborhyaena*)

Marsupiaux carnivores actuels :



Sarigue aux quatre yeux (*Philander opossum*)

Souris marsupiale (*Marmosa murina*)

Cette diversité écologique se reflète par exemple dans le régime alimentaire et le mode de prise de nourriture. Encore peu d'études se prêtent à la quantification des performances biomécaniques lors de la prise de nourriture chez les marsupiaux. Cette dernière décennie, des chercheurs s'y sont intéressés par des analyses en éléments finis (FEA) chez les formes hypercarnivores pour tenter d'expliquer de possibles compétitions entre analogues marsupiaux et placentaires (particulièrement entre le thylacine et le dingo en Océanie) (e.g., Wroe et al. 2007, 2013). Toutefois, ces travaux ne sont pas valides pour comparer les comportements mécaniques des éléments du complexe crânio-mandibulaire. En effet, ils ne se fondent sur aucun modèle biologique pertinent et proposent des modèles fictifs sans données sur les propriétés mécaniques de l'os. Le but de ce travail de thèse sera donc de pallier ces biais en établissant un vrai modèle biomécanique. Le calcul numérique par éléments finis permettra d'évaluer quels sont les effets des pressions mécaniques et des contraintes physiques qui s'exercent sur les os du complexe crânio-mandibulaire (images CT en 3D). A terme, il s'agira d'examiner les comportements structuraux de caractères anatomiques spécifiques, ou de comparer les comportements mécaniques de différentes morphologies de la même structure squelettique et ainsi de tester des hypothèses biomécaniques chez des taxons actuels et fossiles. Le crâne présente une morphologie tellement complexe qu'il est difficile de dire exactement comment il est déformé pendant la prise de nourriture, d'autant que sa morphologie est également adaptée à beaucoup d'autres fonctions (e.g. Ravosa et al. 2000).

Travail de thèse

Données anatomiques et structurales de l'appareil masticateur (crâne, mandibule, et musculature associée)

→ données **brutes** (dissections, ostéologie, mesures directes des forces de morsure) ou **numériques** (scans surfaciques, technologie tomographique :CT-scans, Synchrotron – pour la plupart acquises).

Espèces échantillonnées (voir détail plus bas)

→ actuel : plusieurs espèces de marsupiaux sud-américains dont le régime alimentaire est contrasté

→ fossile : spécimens suffisamment complets pour l'étude. Sparassodontes et carnivores dont la plupart des spécimens (crânes et mandibules si présentes) ont déjà été scannés

1- **Variation intra- et inter-spécifique de la morphologie de l'appareil masticateur.** Cette étude portera sur deux espèces écologiquement analogues : les souris marsupiales actuelle (*Marmosa murina*) et fossile (*Pucadelphys andinus*, ~64,8 Ma, Bolivie, une trentaine d'individus recensés ; Ladevèze et al., 2011). Des analyses statistiques multivariées de la morphologie des crânes et mandibules permettront d'évaluer les variations morphologiques au sein des deux espèces, mais aussi entre ces deux espèces et les autres marsupiaux actuels sud-américains (échantillonnage exhaustif à finaliser, régime alimentaire contrasté), puis d'en comparer les patrons de variation.

2- **Description de l'anatomie de l'appareil masticateur.** Cette étape de dissections et de documentation des caractéristiques des muscles et de leur insertion sur l'os est indispensable pour établir notre modèle biomécanique auquel seront liées les forces de morsure et les propriétés élastiques de l'os.

3- **Mise en place du modèle biomécanique pour les analyses en éléments finis (FEA).**

Est-il possible de prédire la force de morsure chez l'actuel, et si oui, l'inférence de forces de morsure et de régimes alimentaires associés chez les fossiles nous permet-elle de reconstruire les paléocologies (réseaux trophiques) et les niveaux de compétitions entre prédateurs ?

Pour répondre à cette question biologique, nous utiliserons une méthodologie des Sciences de l'Ingénieur : la FEA. Ces analyses pourront être conduites avec des outils de calcul dits de « micro-finite element » (Christen et al. 2014) permettant de prendre en compte un maximum d'information disponible dans les images CT (répartition spécifique de l'os cortical et trabéculaire).

Le **modèle biomécanique des muscles masticateurs** se fondera sur plusieurs espèces actuelles chez lesquelles l'étudiant modélisera l'os, les muscles, les forces et insertions musculaires associées et enfin les forces de morsure.

L'étude de la **micro-anatomie du tissu et des tests mécaniques sur l'os** permettront de définir les propriétés élastiques de l'os. Les résultats seront inédits : il n'existe à ce jour aucune donnée sur les propriétés biomécaniques des os chez les marsupiaux.

La FEA utilisera toutes ces données et reconstruira les contraintes et les déformations s'appliquant sur le crâne et la mandibule durant la prise de nourriture.

Modèle biomécanique { Peut-on prédire les forces de morsure ?
Quelle est la réponse des différents éléments du crâne à la prise de nourriture et mastication ?

→ Inférence chez des animaux actuels et fossiles

→ Test des scénarios de compétition entre prédateurs fossiles sud-américains

La validation de notre modèle chez l'actuel est un pré-requis indispensable pour étudier les fossiles. Les résultats obtenus constitueront une base solide pour reprendre les études antérieures des spécialisations à la carnivorie chez les mammifères et tester les scénarios de compétition.

Ce projet novateur et interdisciplinaire permettra de mieux dessiner le paysage paléo-écologique par une meilleure appréhension du mode de vie et des réseaux trophiques chez les animaux éteints.

Faisabilité

Dissections, mesures des forces de morsure sur l'actuel : nous avons six spécimens frais disponibles pour dissection (*Marmosa murina*, *Philander opossum*, *Gracilinanus emiliana*, *Marmosops parvidens*,

Micoureus demerarae, *Monodelphis touan*), et pour quatre nous disposons de mesures des forces de morsure (collaboration A. Herrel, MECADEV). Via nos collaborateurs en Amérique du Sud (Guyane, Argentine, Brésil), nous sommes assurés de pouvoir collecter de nouveaux spécimens et notamment des espèces « rares » car difficiles à collecter (e.g., monito del monte *Dromiciops gliroides*).

Morphométrie géométrique sur crânes et mandibules numérisés en 3D : nous disposons d'une quarantaine de scans d'actuels (surfaciques, CT, Synchrotron) et d'autres seront à effectuer pendant la thèse (par exemple pour les espèces dont nous n'avons que le scan du crâne). Les CT scans se feront à la plateforme AST-RX du MNHN et pourront être financés par l'ATM blanche du MNHN (appel en septembre, à défaut financement par l'équipe de NB et SL (CR2P)). Les espèces fossiles potentiellement compétitrices (sparassodontes versus félidés, principalement) ont déjà été scannées pour la plupart.

FEA, données microtomographiques : nous limiterons ce type d'analyse à 3 ou 4 espèces actuelles et 4 espèces fossiles par contrainte de temps. Les outils de calculs en éléments finis et les calculateurs existent au LIB, où ils sont actuellement utilisés dans des travaux de recherche en orthopédie et en paléontologie.

Positionnement du sujet au sein des deux laboratoires

Ce projet s'inscrit parfaitement dans les problématiques abordées par l'équipe Formes, Structures et Fonctions (FOSFO) de l'UMR 7207 (CR2P), dont le leitmotiv est de mieux cerner les mécanismes évolutifs et les innovations tant anatomiques que physiologiques responsables de l'émergence et de la radiation des groupes de vertébrés (e.g., Solé & Ladevèze, 2017). L'étudiant.e bénéficiera d'un contexte local très favorable et unique au monde, tant du point de vue technique/méthodologique (CT Scan, plateformes 3D, modélisation mécanique...) que scientifique (collections zoologiques et paléontologiques du MNHN, compétences et réseau de collaborations au sein de l'UMR 7207).

Les analyses mécaniques utilisant les méthodes de calcul numérique se feront au LIB (Laboratoire d'Imagerie Biomédicale, CNRS, UPMC, INSERM), avec l'équipe «Bone Quality», qui est reconnue au niveau international pour ses contributions dans le domaine de la biomécanique osseuse. Les travaux de l'équipe contribuent à l'amélioration des méthodes de diagnostic et de traitement des pathologies. Une partie des recherches, qui se positionne en amont des aspects cliniques, vise à comprendre les phénomènes d'adaptation des propriétés mécaniques de l'os à la fonction dans des situations normales et pathologiques (Granke et al. 2015 ; Rohrbach et al. 2015 ; Cai, 2018). La collaboration avec le MNHN s'inscrit parfaitement dans le cadre de ces travaux.

Références bibliographiques

- Cai, X., Brenner, R., Peralta, L., Olivier, C., Gouttenoire, P.-J., Peyrin, F., Cassereau, D., Laugier, P. & Grimal, Q. (2018). Homogenization of cortical bone reveals that the organization and shape of pores marginally affect elasticity. *Journal of the Royal Society Interface*, in print.
- Christen, P., Ito, K., Galis, F., & van Rietbergen, B. (2015). Determination of hip-joint loading patterns of living and extinct mammals using an inverse Wolff's law approach. *Biomechanics and modeling in mechanobiology*, 14(2), 427-432.
- Granke M., Grimal Q., Parnell W.J., Raum K., Gerisch A., Peyrin F., Saïed A. & Laugier P. (2015). To what extent can cortical bone millimeter-scale elasticity be predicted by a two-phase composite model with variable porosity? *Acta Biomater*, 12:207-215.
- Ladevèze S, Muizon C de, Beck RM, Germain D & Cespedes-Paz R. (2011). Earliest evidence of mammalian social behaviour in the basal Tertiary of Bolivia. *Nature* 474: 83-86.
- de Muizon, C., Ladevèze, S., Vignaud, R., Selva, C. & Goussard, F. (2018). *Allqokirus australis* (Sparassodonta, Metatheria) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia) and the rise of the metatherian carnivorous radiation in South America. *Geodiversitas*, 40(3), 363-460.
- Nowak, R. M. (2005). *Walker's marsupials of the world*. JHU Press.
- Ravosa, M. J., Noble, V. E., Hylander, W. L., Johnson, K. R., & Kowalski, E. M. (2000). Masticatory stress, orbital orientation and the evolution of the primate postorbital bar. *Journal of Human Evolution*, 38(5), 667-693.
- Rohrbach, D., Grimal, Q., Varga, P., Peyrin, F., Langer, M., Laugier, P., & Raum, K. (2015). Distribution of mesoscale elastic properties and mass density in the human femoral shaft. *Connective tissue research*, 56(2), 120-132.
- Solé, F., & Ladevèze, S. (2017). Evolution of the hypercarnivorous dentition in mammals (Metatheria, Eutheria) and its bearing on the development of tribosphenic molars. *Evolution & Development*, 19(2), 56-68.
- Wroe, S., Chamoli, U., Parr, W. C., Clausen, P., Ridgely, R., & Witmer, L. (2013). Comparative biomechanical modeling of metatherian and placental saber-tooths: a different kind of bite for an extreme pouched predator. *PLoS One*, 8(6), e66888.
- Wroe, S., Clausen, P., McHenry, C., Moreno, K., & Cunningham, E. (2007). Computer simulation of feeding behaviour in the thylacine and dingo as a novel test for convergence and niche overlap. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1627), 2819-2828.