

Développements méthodologiques pour étudier la chronologie de la diversification et de l'extinction des crocodylomorphes depuis le Crétacé. Implications pour les politiques de conservation des crocodiles actuels

Contexte

Les décideurs, que ce soit à l'échelle locale, nationale ou internationale, doivent être éclairés par les scientifiques afin de mettre en place des actions efficaces pour freiner l'érosion de la biodiversité provoquée par les activités anthropiques, notamment par les changements climatiques rapides et de grande amplitude causés par ces activités. Dans ce contexte, il est important d'élucider quels ont été les effets des changements climatiques passés sur l'évolution de la biodiversité au cours des temps géologiques.

A titre d'exemple, le groupe des crocodiles, gavials, caïmans et alligators (Eusuchia, Crocodylia) compte aujourd'hui 26 espèces (Grigg et Kirshner, 2015), parmi lesquelles 7 se trouvent en haut risque d'extinction (<http://www.iucn.org/>; 2015). Ce groupe est inclus dans le clade Crocodylomorpha, contenant plus de 500 espèces éteintes ayant vécu au cours des derniers 250 millions d'années (Mannion et al., 2015). La problématique scientifique centrale du projet est : Quels ont été les effets des facteurs intrinsèques (i.e., paléobiologiques) et extrinsèques (e.g., paléoclimatiques) sur l'évolution de la paléobiodiversité des crocodylomorphes ? En effet, des questions importantes sur les modalités, le tempo et les facteurs de l'évolution de la diversité de ce groupe restent largement en suspens. En particulier, l'impact de la crise Crétacé-Paléogène, de la Grande Coupure (Eocène/Oligocène), et de la crise du Miocène moyen sur les taxons marins et terrestres restent à explorer.

Outre le lien avec les changements paléoclimatiques, quel a été le rôle de la compétition avec d'autres clades de reptiles dans le milieu marin, et dans le milieu terrestre ? Des différences thermométaboliques ont-elles impacté les extinctions et les radiations évolutives des crocodylomorphes ?

Les apports de trois disciplines sont incontournables pour répondre à ces questions: (1) la paléoclimatologie, avec des données à haute résolution temporelle et spatiale (e.g., Zachos et al., 2008); (2) la systématique avec l'élucidation de la structure phylogénétique de la biodiversité passée (e.g., Wilberg, 2015); et (3) la paléontologie avec élucidation de la chronologie de la diversification et la chronologie de l'extinction des groupes. Si les apports de la paléoclimatologie et la systématique ont été conséquents, nos connaissances sur la chronologie de la diversification et des extinctions sont limitées par la qualité du registre fossile et par les méthodes analytiques qui ont été mobilisées.

Les futurs co-directeurs de la thèse ont publié récemment deux contributions qui constituent des progrès significatifs dans le domaine. D'une part, Didier et Laurin (2021) ont développé une méthode permettant de calculer des densités de probabilité pour les âges d'extinction des lignées. D'autre part, Aubier, Jouve, Schnyder et Cubo (2023) ont adapté la méthode des régressions logistiques phylogénétiques pour identifier les facteurs impliqués dans les extinctions différentielles et les diversifications des crocodiles terrestres. Cependant, ces approches sont perfectibles. La méthode développée par Didier et Laurin (2021) considère que les taux d'extinction, de cladogénèse et de fossilisation sont constants alors qu'on sait que ces postulats ne sont pas réalistes. En outre, la méthode proposée par Aubier et al., (2023) est difficile à appliquer parce que les âges d'origine et de disparition de chaque espèce sont mal contraints.

Objectifs

Cette thèse vise à développer une nouvelle approche intégrative incorporant les apports des mathématiques, de la paléontologie et des méthodes phylogénétiques comparées pour dépasser les limites des méthodes proposées récemment par les futures co-directeurs (Didier & Laurin, 2021 ; Aubier, Jouve, Schnyder et Cubo 2023). Les résultats obtenus seront utilisés pour élucider les facteurs explicatifs de l'évolution de la paléobiodiversité des crocodylomorphes. Cela permettra d'éclairer les politiques de la conservation des crocodiles à long terme pour préserver le potentiel évolutif du groupe.

1. Approche mathématique : développement d'une méthodologie permettant la prise en compte de taux de cladogénèse, d'extinction et de fossilisation différentiels par tranche temporelle (les étages géologiques), et par clade (des groupes d'espèces partageant un ancêtre commun hypothétique), lors des calculs des densités de probabilité des âges d'origine et d'extinction des lignées en utilisant le modèle « Fossilized Birth-Death » (FBD). En effet, on observe souvent une augmentation du taux de cladogénèse après les crises (Ezcurra & Butler 2018), le taux d'extinction augmentant logiquement pendant ces crises. D'autre part, ces taux sont également clade-dépendants. A titre d'exemple, partant d'un ancêtre commun qui a vécu il y a 260 millions d'années, les crocodiles actuels comptent seulement 26 espèces (Grigg et Kirshner, 2015) alors que leur groupe frère, les oiseaux, est composé de presque 10 000 espèces (Barrowclough et al., 2016).
2. Approche paléontologique. Compilation d'une base de données stratigraphiques fines incluant toutes les occurrences de crocodylomorphes publiées, les conditions paléoclimatiques locales associées à chaque occurrence, et des caractères paléobiologiques tels que la taille corporelle (utilisant la largeur du crâne comme proxy), le taux métabolique au repos (inféré utilisant la densité de cellules osseuses, leur taille et leur forme) et la taille des globules rouges (estimés à partir des diamètres des canaux vasculaires osseux).
3. Approche phylogénétique comparée. Calcul des densités de probabilité associés aux âges d'extinction des lignées utilisant la méthodologie développée dans l'objectif 1 et la base de données compilée dans l'objectif 2. Utilisation de ces densités de probabilité dans les régressions logistiques phylogénétiques (PLR) avec pour objectif d'expliquer l'extinction différentielle des taxons en lien avec des facteurs intrinsèques (i.e., paléobiologiques) et extrinsèques (e.g., paléoclimatiques).
4. Discussion sur les implications paléobiologiques des résultats obtenus. L'impact des crises biologiques (K/Pg, Grande Coupure, crises miocènes) sur les crocodylomorphes a été très variable selon les milieux (continental ou marin) (Jouve, 2021). Le lien avec les éventuels facteurs explicatifs (changements climatiques, compétition, régime thermométabolique) sont difficiles à évaluer, en partie à cause de l'incertitude sur les temps d'origine et d'extinction des lignées évolutives. Pourtant, ce taxon est idéal pour ce type d'études, de par son registre fossile dense. Les études antérieures ont abordé ces questions à l'aide de méthodes classiques (non-phylogénétiques) de décomptes de taxons placés dans des intervalles temporels relativement grands (typiquement, l'étage géologique). La synergie des approches décrites ci-dessus devraient permettre des avancées importantes dans ce domaine.

Résultats attendus

1. Une corrélation positive entre diversité taxonomique et température
2. Une transgression favorisera la biodiversité des taxons marins, au détriment des terrestres (notosuchiens).
3. Pour les taxons terrestres, un taux d'extinction plus élevé et un taux de cladogénèses légèrement inférieur pendant les crises biologiques, et un rebond des cladogénèses après ces crises
4. L'extinction définitive des notosuchiens pourrait être liée à un refroidissement.
5. Pour les taxons marins, une radiation évolutive pendant le Paléocène, suite à l'extinction d'autres groupes de reptiles marins à la limite K/Pg, jusqu'au début de la radiation évolutive des mammifères marins.
6. Des globules rouges de grande taille, un faible taux métabolique au repos et une basse probabilité d'endothermie chez les crocodylomorphes aquatiques, liés à la conductivité thermique de l'eau (Cubo et al., 2022).

Chronogramme

	Semestre 1	Semestre 2	Semestre 3	Semestre 4	Semestre 5	Semestre 6
Objectif 1 (développement méthodologie)						
Rédaction article méthodologique						
Objectif 2. Elaboration base données stratigr.						
Objectif 3 Analyses utilisant des PLR						
Objectif 4 Discussion paléobiologique des résultats						
Rédaction article sur l'effet de la paléoclimatologie						
Rédaction article effet des facteurs intrinsèques						
Rédaction de la thèse						

Références

- Aubier, P., Jouve, S., Schnyder, J., Cubo, J. 2023. Phylogenetic structure of the extinction and biotic factors explaining differential survival of terrestrial notosuchians at the Cretaceous–Palaeogene crisis. *Palaeontology*, e12638.
- Cubo J., Aubier P, Faure-Brac M., Martet G, Pellarin R, Pelletan I, Sena, MVA 2022. Paleohistological inferences of thermometabolic regimes in Notosuchia (Pseudosuchia: Crocodylomorpha) revisited. *Paleobiology*, 2022, pp.1-11. [10.1017/pab.2022.28](https://doi.org/10.1017/pab.2022.28).
- Barrowclough G. F., Cracraft J., Klicka J., Zink R.M. (2016) How Many Kinds of Birds Are There and Why Does It Matter? *PLoS ONE* 11(11):e0166307.
- Didier G, Laurin M. 2021. Distributions of extinction times from fossil ages and tree topologies: the example of mid-Permian synapsid extinctions. *PeerJ* 9:e12577.
- Ezcurra, M. D. and R. J. Butler. 2018. The rise of the ruling reptiles and ecosystem recovery from the Permo-Triassic mass extinction. *Proceedings of the Royal Society B* 285:20180361.
- Grigg, G., Kirshner, D. 2015. Biology and evolution of crocodylians. Cornell University Press, NY.
- Jouve, S. 2021. Differential diversification through the K-Pg boundary, and post-crisis opportunism in longirostrine crocodylians. *Gondwana Research*, 99, 110– 130.
- Mannion, P. D., Benson, R. B. J., Carrano, M. T., Tennant, J. P., Judd, J. and Butler, R. J. 2015. Climate constrains the evolutionary history and biodiversity of crocodylians. *Nature Communications*, 6, 8438.
- Wilberg E W 2015 What's in an Outgroup? The Impact of Outgroup Choice on the Phylogenetic Position of Thalattosuchia (Crocodylomorpha) and the Origin of Crocodyliformes. *Syst. Biol.* 64(4):621-637.
- Zachos, J. C., Dickens, G. R., Zeebe, R. E. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451, 279–283.