

py Morphologie et taxonomie de l ichtyosaure Temnodontid inférieur du golfe du Luxembourg.

Auteur : Laboury, Antoine

Promoteur(s) : Fischer, Valentin; Parmentier, Eric

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

Année académique : 2018-2019

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/7284>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
FACULTÉ DES SCIENCES
DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE, ÉCOLOGIE, ÉVOLUTION

MÉMOIRE DE FIN D'ÉTUDES

Morphologie et taxonomie de l'ichtyosaure
Temnodontosaurus du Jurassique inférieur du
Golfe du Luxembourg

Laboury Antoine



Promoteur : Prof. Valentin Fischer
Co-promoteur : Prof. Eric Parmentier

Année académique : 2018 - 2019

Remerciements

Je tiens tout d'abord à adresser un remerciement particulier à mon promoteur, Valentin Fischer, pour sa disponibilité, sa bonne humeur, ses précieux conseils avisés ainsi que sa passion contagieuse pour les reptiles marins du Mésozoïque. Ce travail fut une aventure palpitante dans laquelle nos échanges furent, pour moi, des moments extrêmement enrichissants. Je mesure la chance qui m' a été donnée d'être le premier à avoir travaillé sur le spécimen TU885 et pour cela, je remercie vivement mon promoteur ainsi que le mnhnL.

Je remercie tous les membres de l'EDDy lab et plus particulièrement Rebecca Bennion pour les nombreux scans et photos d'ichthyosaures fournis et sans qui, l'holotype d'*Ichthyosaurus zetlandicus* n'aurait jamais été intégré dans de ce travail. Des remerciements indispensables vont à Valentin Jamart et Narimane Chatar pour leur joie de vivre et les excellents moments passés en leur présence.

Je remercie Ben Thuy, Matt Riley, Annelise Folie et plus particulièrement Robert Weiss pour leur accueil des plus agréables au sein de leurs institutions respectives et pour avoir inspecter le matériel nécessaire à la réalisation du mémoire.

Je remercie Alexandra Ferette pour son implication dans le travail et pour avoir cru en moi tout au long de cette année. En plus d'elle, j'adresse des remerciements à mon entourage, spécialement à mes parents pour leur soutien moral même dans les moments de doutes.

Table des matières

1. Introduction	1
2. Les ichtyosaures	2
2.1 Généralités.....	2
2.2 Phylogénie	4
2.3 Transition Trias – Jurassique et ichtyosaures du Jurassique inférieur	7
2.4 Le genre <i>Temnodontosaurus</i>	8
3. Contexte géologique	11
3.1 Bordure du Bassin de Paris, Luxembourg	11
3.2 Whitby Mudstone Formation	12
4. Matériel et méthode	14
4.1 Description systématique.....	14
4.2 Analyses phylogénétiques	14
4.2.1 Matrice de caractères	14
4.2.2 Analyses en <i>maximum parsimony</i>	15
4.2.3 Analyse en <i>bayesian inference</i>	16
4.2.4 Calibration des arbres	16
4.3 PCoA et analyse en cluster	16
5. Description systématique	19
5.1 Description de TU885	19
5.1.1 Holotype, stratum typicum, locus typicus	19
5.1.2 Nouveau matériel référé	19
5.1.3 Diagnose amendée	19
5.1.4 Description.....	22
5.2 Redescription de l’holotype de <i>Ichthyosaurus zetlandicus</i> (Seeley, 1880)	27
5.2.1 Horizon et localité.....	27
5.2.2 Redescription de l’holotype	29
6. Analyse des résultats.....	36
6.1 <i>Implied weighting maximum parsimony</i>	36
6.2 Bayesian inference	38
6.3 PCoA basée sur la morphologie de crânes	39
6.4 Analyse en cluster	42
7. Discussion	44
8. Conclusions	50
9. Bibliographie.....	52
Annexes.....	60

Résumé

Ayant sillonné les mers durant la majeure partie du Mésozoïque, les ichtyosaures suscitent l'intérêt des paléontologues depuis près de 200 ans car ils furent les premiers tétrapodes à évoluer vers une morphologie semblable à celle des téléostéens. Cependant, leur phylogénie connaît encore actuellement de nombreuses incertitudes, en particulier pour le clade post-triassique Neoichthyosauria dont la position exacte des genres les plus basaux est encore controversée. Parmi ces derniers, le genre *Temnodontosaurus* connaît une systématique incertaine, nécessitant une révision en profondeur des espèces le composant. La description d'un nouveau spécimen du Toarcien inférieur du Luxembourg appartenant vraisemblablement à ce genre ainsi que celle de l'holotype d'*Ichthyosaurus zetlandicus*, référé comme synonyme de *T. acutirostris*, révèle de nouveaux caractères permettant de préciser les relations phylogénétiques des néoichthyosauriens basaux. Les analyses effectuées en intégrant *I. zetlandicus* montrent que malgré une architecture crânienne relativement similaire à celle de *T. acutirostris*, cette espèce serait plus proche de *T. trigonodon* au sein de *Temnodontosaurus* avec qui elle partagerait de nombreuses synapomorphies dont certaines seraient uniques au clade formé entre les deux. Cependant, des différences de taille et de rapports calculés sur des éléments crâniens entre *I. zetlandicus* et *T. trigonodon* suggèrent que celles-ci soient deux espèces distinctes. Quant à *T. acutirostris*, ce dernier ferait en fait partie de la famille Stenopterygiidae, démontrant le caractère polyphylétique de *Temnodontosaurus*.

Abstract

Having furrowed seas for most of the Mesozoic, ichthyosaurs have attracted the interest of paleontologists for nearly 200 years as they were the first tetrapods to have evolved to a morphology similar to that of teleosts. However, their phylogeny is still experiencing many uncertainties, especially for the post-Triassic Neoichthyosauria clade whose exact position of the most basal genera is still controversial. Among these, the genus *Temnodontosaurus* knows an uncertain systematics, requiring a thorough revision of the species composing it. The description of a new specimen of the Lower Toarcian of Luxembourg likely belonging to this genus as well as that of the holotype of *Ichthyosaurus zetlandicus*, referred to as a synonym of *T. acutirostris*, reveals new characters making it possible to specify the phylogenetic relations of the basal neoichthyosaurians. The analyzes carried out by integrating *I. zetlandicus* show that despite a cranial architecture relatively similar to that of *T. acutirostris*, this species would be closer to *T. trigonodon* within *Temnodontosaurus* with which it would share many synapomorphies some of which would be unique to the clade formed between these two. However, differences in size and calculated ratios of cranial elements between *I. zetlandicus* and *T. trigonodon* suggest that these are two distinct species. As for *T. acutirostris*, the latter is

in fact part of the Stenopterygiidae family, demonstrating the polyphyletic character of Temnodontosaurus.

1. Introduction

Le Mésozoïque est traditionnellement catalogué comme étant « l'Ere des dinosaures ». Cependant, cet erathème est également marqué par l'invasion et la domination de reptiles au sein des océans (Motani, 2009). Parmi les clades inféodés au milieu aquatique, les ichtyosaures furent les organismes les plus surprenants morphologiquement. D'apparence proche de celle des lézards actuels au départ (Motani et al 2014), ils devinrent les premiers tétrapodes à adopter une morphologie convergente avec les Téléostéens (McGowan, 1991 ; Motani, 2005, 2009 ; Lingham-Soliar & Plodowski 2007). Grâce à un nombre important d'adaptations telles qu'un corps fusiforme, la formation de véritables palettes natatoires ainsi que d'une nageoire caudale bien développée, de larges yeux ou encore l'ovoviviparité, les ichtyosaures furent l'un des deux clades de reptiles marins ayant dominé l'essentiel du Mésozoïque avec les sauroptérygiens (Motani, 2009).

La transition Trias/Jurassique représente une période déterminante au sein de l'évolution des ichtyosaures. En effet, cette dernière est accompagnée d'une importante perte de diversité et de disparité jamais retrouvée par la suite au Jurassique et au Crétacé (Dick & Maxwell, 2015 ; Thorne *et al.*, 2011). L'apparition du clade Neoichthyosauria se faisant probablement au Rhétien, le Jurassique inférieur est marqué par l'établissement rapide de nombreux genres assez proches phylogénétiquement, ainsi que l'apparition d'un clade dérivé au sein de Neoichthyosauria et regroupant les ichtyosaures rapides à nage thunniforme, Thunnosauria (Motani, 1999). Ainsi, la position des espèces caractérisées comme néoichthyosauriens basaux n'est généralement pas bien définie et la séquence d'acquisition des caractères entre les parvipelviens primitifs et ces néoichthyosauriens basaux reste incertaine.

L'un des genres emblématiques du Jurassique inférieur d'Europe est à *Temnodontosaurus*. De grande taille, les espèces de ce genre furent les apex prédateurs de leur milieu (Maisch, Hungerbühler, 1997; McGowan, 1994, 1996 ; Sander, 2000). Probablement due à une systématique instable rendant *Temnodontosaurus* polyphylétique et nécessitant une révision, sa position phylogénétique n'est pas déterminée avec précision au sein de Neoichthyosauria (Fischer *et al.*, 2013 ; Moon, 2017).

Dès lors, ce travail visera à fournir une description détaillée d'un nouveau spécimen du Toarcien inférieur du Luxembourg (TU885) ainsi que de l'holotype d'*I. zetlandicus* avec lequel une forte ressemblance avec TU885 est suspectée. Actuellement, *I. zetlandicus* est référé comme synonyme de *Temnodontosaurus acutirostris* dont la position systématique est encore incertaine (Maisch, 2010). Cette analyse descriptive permettra d'amorcer une révision de la systématique de *Temnodontosaurus*. Un autre objectif sera également de tester la position phylogénétique et la monophylie de ce genre. Une meilleure compréhension des relations phylogénétiques entre les néoichtyosauriens basaux favorisera une meilleure compréhension de l'acquisition des synapomorphies propres à ce clade et ainsi de mieux comprendre la transition entre les formes triassiques et les ichtyosaures du Jurassique inférieur.

2. Les ichtyosaures

2.1 Généralités

Au cours des temps géologiques, le Mésozoïque peut être défini comme l'âge des reptiles. Ces organismes dominèrent l'ensemble des milieux terrestres, aériens ou marins. Même si la colonisation des mers débute timidement au Permien avec organismes appartenant au clade Parareptilia tels que les mésosauridés (Modesto, 2006) ce n'est qu'à partir du Trias inférieur qu'une radiation intense de diapsides se déroule au sein d'écosystèmes marins (Benton *et al.*, 2013 ; Chen *et al.*, 2014 ; Jiang *et al.*, 2016 ; Li *et al.*, 2001 ; Motani, 2009). En effet, cette invasion s'est déroulée en parallèle avec une amélioration des paramètres physico-chimiques des océans, devenus presque inhabitables depuis l'extinction de masse de la fin du Permien (Fu *et al.*, 2016; Motani *et al.*, 2017). Les ichtyoptérygiens et les sauroptérygiens furent les deux clades ayant dominé l'ensemble de Mésozoïque pendant plus de 150 millions d'années (Motani, 2009). Ainsi, la radiation initiale des ichtyoptérygiens se serait déroulée dès le tout début du Trias, plus précisément durant le Smithien (Motani *et al.*, 2017) et leur disparition remonterait quant à elle à la limite Cénomaniens-Turonien, approximativement 30 million d'années avant l'extinction de masse de la fin du Crétacé (Fischer *et al.*, 2016).

Historiquement, le premier crâne d'ichtyosaure décrit comme tel par Home (1814) fut découvert par Mary et Joseph Anning en 1810 à Lyme Regis, situé sur la côte sud-ouest de l'Angleterre (Home, 1814). Cependant, d'autres fossiles appartenant au clade des ichtyosauriens furent trouvés durant les deux siècles précédents, sans réelle connaissance de l'identité de ceux-ci (Delair, 1969). Il fut admis initialement par Home que ce crâne était celui d'un crocodile mais fut par la suite classé dans un genre nommé *Proteosaurus* (Home, 1819). Ce nom, bien qu'ayant la priorité sur *Ichthyosaurus* en tant que nom générique fut oublié notamment à cause de sa rare utilisation (McGowan & Motani, 2003). Après révision taxonomique, ce crâne appartiendrait actuellement à l'espèce *Temnodontosaurus platyodon* (McGowan & Motani, 2003).

Clade assez disparate morphologiquement, les ichtyosaures ou ichtyoptérygiens, au sens large, représentent des créatures atypiques au sein de l'évolution de par leur convergence évolutive avec les Téléostéens. Ils peuvent cependant être classés en trois grandes classes morphologiques (Figure 1) (Motani, 2005). La première comprend les ichtyosaures dits « basaux » du Trias inférieur dont le corps rappelle celui d'un « lézard » muni de nageoires et possédant encore des traits évoquant certaines formes de diapsides terrestres (Motani, 2005). La seconde représente les formes intermédiaires entre les primitives et celles parfaitement adaptées au milieu océanique. Stratigraphiquement, ces formes transitoires furent présentes durant le Trias moyen et supérieur (Moon, 2017 ; Motani, 2005). La dernière classe regroupe les espèces au corps hydrodynamique. Ces dernières apparaissent dès la fin du Trias et appartiennent presque exclusivement au clade des Parvipelvia (Motani, 2005). En effet, les

parvipelviens possédaient un corps plus large et robuste, un aileron dorsal, une nageoire caudale bien développée permettant une nage de plus en plus thunniforme, une réduction du nombre de vertèbres cervicales ainsi que des yeux de grande taille augmentant leur efficacité lors de la chasse (McGowan, 1994 ; Motani, 2000, 2005, 2009 ; Fischer *et al.* 2014). Par comparaison directe avec parvipelviens, les espèces du Trias inférieur et moyen, de taille relativement modeste (ne dépassant généralement pas 3m) ne possédaient pas de tels yeux et une architecture leur permettant de coloniser des milieux plus profonds (Massare & Callaway, 1990). Ceux-ci ne possédant pas de nageoire caudale bien arquée et de larges vertèbres, leur mode de locomotion devaient plus s'apparenter à une nage anguilliforme, leur permettant ainsi de se déplacer avec une plus grande manœuvrabilité dans des milieux à faible profondeur (Massare & Callaway, 1990 ; Motani, 2000). Concernant les nageoires, la transformation des membres antérieurs et postérieurs des parvipelviens est fortement avancée, résultant de la présence de véritables palettes natatoires marquées par la présence de nombreux éléments (hyperphalangie) larges, uniformes et juxtaposés les uns aux autres mais également par une hyperdactylie (Massare & Callaway, 1990 ; McGowan, 1972 ; McGowan & Motani, 2003 ; Motani, 2005 ; Sander, 2000). Chez les formes plus basales, les éléments constituant les nageoires conservent un aspect allongé et différencié tandis que celles des espèces présentes au Trias supérieur possèdent quant à elles une configuration intermédiaire (Massare & Callaway, 1990).

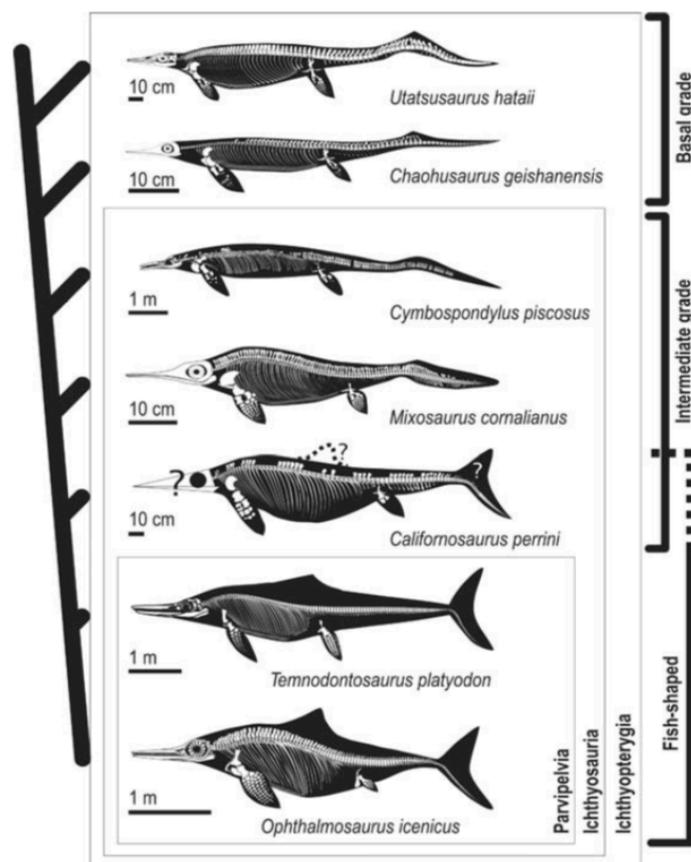


Figure 1 : Bauplan des clades ichthyosauriens placés au sein d'une phylogénie simplifiée (Motani, 2005).

2.2 Phylogénie

La classification des ichtyosaures est un sujet d'étude investigué depuis de longues années. En effet, les premières tentatives ont été entreprises dès la fin du XIX^e siècle par Kiprijanoff (1881), Baur (1887) ou encore par Lydekker (1889). Le premier critère établi ségrégait les ichtyosaures sur base de leurs nageoires, créant ainsi la formation de deux sous-groupes, les latipinnés et les longipinnés. La différence entre les deux réside dans le fait que les longipinnés possèdent des membres antérieurs et postérieurs de tailles égales, longs et étroits tandis que les latipinnés sont marqués par des membres plus courts et larges, composés de nombreux éléments sans entailles et par une réduction des membres postérieurs par rapport au antérieurs (Kiprijanoff, 1881 ; Mazin 1982). Baur (1887) quant à lui, décida de classer les espèces connues en trois familles distinctes : Mixosauridae, Ichthyosauridae et Ophthalmosauridae dont les noms sont toujours valides actuellement. Ce n'est qu'un siècle plus tard que la première analyse cladistique vit le jour (Mazin, 1982). Se basant sur une matrice composée de 54 espèces et 14 caractères et de précédant travaux suite à la découverte de l'espèce *Grippia longirostris* (Mazin, 1981), cette analyse met en évidence l'imbrication d'un ensemble de sous-clades et permet la reconsidération taxonomique de familles auparavant valides (Moon, 2017). D'autres analyses voient le jour dans la même décennie (Callaway, 1989) mais la phylogénie des ichtyosaures pris une nouvelle tournure dès la fin du siècle précédent (Moon, 2017). En effet, les analyses de Motani (1999), Maisch & Matzke (2000) et Sander (2000) fournissent des topologies d'arbres au sein desquelles, des groupes monophylétiques tels que les mixosauridae et les néoichtyosauriens sont présents (Moon, 2017). Cependant, certains clades aujourd'hui monophylétiques se retrouvent paraphylétiques au sein de ces analyses (Shastasauridae, Griipidae) (Maisch & Matzke, 2000 ; Moon, 2017). Par la suite, les résultats des analyses phylogénétiques ne varièrent globalement de ces précédents résultats que par l'ajout de nouveaux taxa ou par focalisation sur des clades spécifiques comme sur les parvipelviens par exemple (Fischer et al., 2013). Actuellement, la plupart des recherches concerneraient principalement l'étude du clade des ichthyosauromorphes, le taxon frère des ichtyosaures et la position phylogénétique de ces derniers au sein des vertébrés grâce aux trouvailles de nombreux spécimens datant du Trias inférieur en Chine (Benton *et al.*, 2013 ; Chen *et al.*, 2014 ; Ji *et al.*, 2016 ; Motani *et al.*, 1998, 2017). En effet, la position exacte des ichtyosaures au sein des diapsides est encore incertaine à ce jour mais il semblerait toutefois qu'ils soient exclus du clade des sauriens (Caldwell, 1996 ; Chen *et al.*, 2014 ; Motani, 1999, 2000, 2005 ; Motani *et al.*, 1998, Sander, 2000). Cependant, comme cité plus haut, il a récemment été admis que le groupe le plus proche phylogénétiquement du clade Ichthyosauria serait les ichtyosauromorphes représentés majoritairement par les hupehsuchiens (Benton *et al.*, 2013 ; Chen *et al.*, 2014, Moon, 2017).

La dernière analyse phylogénétique en date est celle réalisée par Moon (2017) (Figure 2), utilisant la méthode d'inférence bayésienne sur une matrice de 104 OTUs. Au sein de l'arbre consensus, certains clades semblent très bien résolus et possèdent un pourcentage de crédibilité important. Le premier est le clade Ichthyoperygia (Owen, 1859). Celui-ci englobe tous les ichtyosaures au sens strict et exclut ainsi les ichtyosauriformes (Motani *et al.*, 2015) étant le

clade le plus primitif comprenant exclusivement les espèces dites « basales » (*Sclerocormus parviceps* ou encore les espèces du genre *Chaohusaurus* par exemple) comme cité précédemment. Parmi les ichtyoptérygiens, nous retrouvons effectivement d'autres clades très stables présents à différents étages. Ainsi, au sein de l'analyse de Moon et de celles précédemment citées, les clades Mixosauridae (Baur, 1887) et Shastasauria (Motani, 1999) sont systématiquement retrouvés et bien résolus. Apparaissant respectivement au Trias moyen et Trias supérieur (McGowan & Motani, 2003), ceux-ci contiennent des espèces appartenant au groupe des « morphologies intermédiaires » marquées ainsi par une acquisition progressive des caractères possédés par les parvipelviens (Moon, 2017). Au sein du clade Ichthyopterygia, Neoichtyosauria (Sander, 2000) et Ophthalmosauridae (Baur, 1887) possèdent une forte valeur de crédibilité. Le premier fut érigé de manière à englober l'ensemble des ichtyosaures post-triassiques tandis que le deuxième comprend l'ensemble des espèces du Jurassique moyen jusqu'à la fin du Cénomaniens à l'exception de l'espèce *Malawania anachronus* (Fischer *et al.*, 2013). Cependant, au sein de l'arbre consensus, Neoichtyosauria et Ophthalmosauridae sont chacun marqués par une polytomie.

L'analyse de Moon met ainsi en évidence qu'au sein de la phylogénie des ichtyosaures, de nombreuses relations ne sembleraient pas suffisamment stables, que des incertitudes règneraient quant à la radiation de certains clades au sein des parvipelviens et que certains genres seraient para-ou polyphylétiques (Moon, 2017). Ces complications, dues à des variations de position de certains OTUs proviendraient principalement de mauvaises descriptions de spécimens ainsi que de caractères inadéquats ou nécessitant une révision (Moon, 2017).

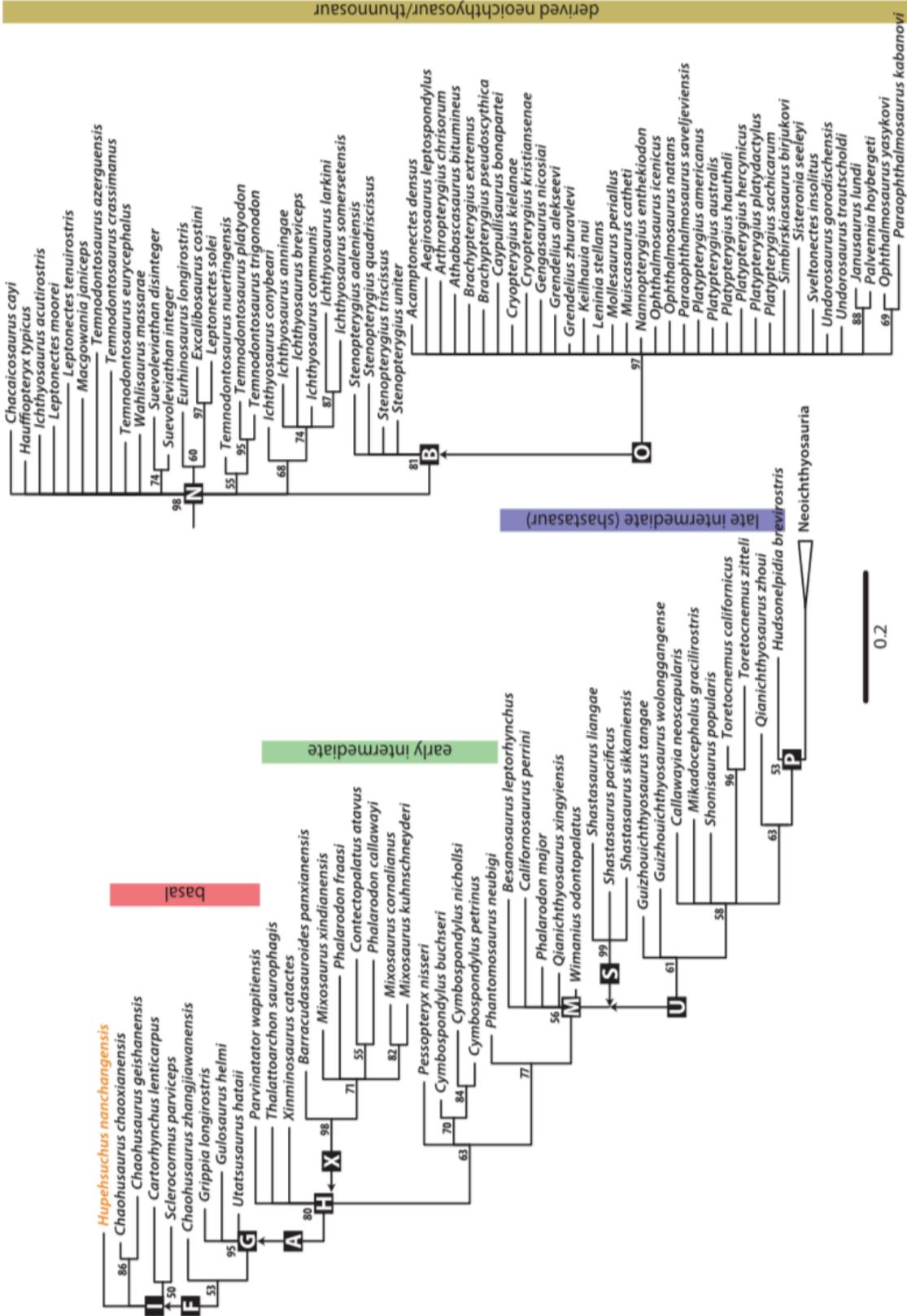


Figure 2 : Phylogénie du clade Ichthyosauria de Moon (2017) produite par la méthode *bayesian inference*. Les valeurs représentent la crédibilité de chaque clade est représentée aux nœuds correspondants. Abréviations : A, Ichthyosauria; B, Baracromia; F, Ichthyosauriformes; G, Ichthyopteria; H, Huenosauria; I, Ichthyosauromorpha; M, Merriamosauria; N, Neiochthosauria; O, Ophthalmosauridae; P, Parvipelvia; S, Shastasauria; U, Euichthosauria; X, Mixosauridae.

2.3 Transition Trias – Jurassique et ichtyosaures du Jurassique inférieur

Lorsque nous nous penchons sur l'ensemble du règne des ichtyosaures, il semblerait que la limite Trias-Jurassique ait joué un rôle déterminant dans l'évolution morphologique et écologique de ce clade. En effet, l'enregistrement fossile a permis le développement de l'inférence selon laquelle cette limite serait caractérisée par une chute de la diversité et de la disparité morphologique chez les ichtyosaures (Fischer *et al.*, 2014; Dick & Maxwell, 2015; Martin *et al.*, 2015; Massare & Callaway, 1990; Thorne *et al.*, 2011). Le Trias est effectivement le système du Mésozoïque au sein duquel ces diversités et disparités furent maximales (Thorne *et al.*, 2011). D'après la morphologie des rostres, des dents mais aussi des inférences quant à la taille des organismes, il semblerait que les ichtyosaures du Trias occupaient des niches écologiques relativement variées, notamment avec des formes côtières à dentition broyeuse comme les mixosauridés ou des formes géantes dépassant les 20m de long comme *Shonisaurus sikkanniensis* (Dick & Maxwell, 2015; Fröbisch *et al.*, 2013 ; Martin *et al.*, 2015; Massare & Callaway, 1990; Thorne *et al.*, 2011).

Durant la transition entre le Trias et le Jurassique eut lieu un goulot d'étranglement majeur concernant la diversité et disparité des ichtyosaures (Dick & Maxwell, 2015; Fischer *et al.*, 2014; Martin *et al.*, 2015; Massare & Callaway, 1990; Motani, 2005; Thorne *et al.*, 2011). Seuls les parvipelviens, apparaissant au Norien, au sein d'écosystèmes dominés par des shastasauridés de grande taille (Nicholls & Manabe 2004; Fischer *et al.*, 2014; Thorne *et al.*, 2011) auraient réussi à passer la limite Trias-Jurassique. Ceux-ci se seraient diversifiés rapidement en plusieurs lignées différentes dès l'apparition du clade des néoichthyosauriens durant le Rhétien (Fischer *et al.*, 2013). Cette transition est donc accompagnée par la perte de nombreuses formes ainsi que de stratégies alimentaires pour ne garder que celle des prédateurs pélagiques dont les parvipelviens sont les représentants (Dick & Maxwell, 2015; Motani, 2005; Thorne *et al.*, 2011). Cependant, il se pourrait que cet événement soit plus complexe qu'il n'y paraît. Nous pourrions avoir une vision biaisée de cette transition entre le Trias et le Jurassique dû à un enregistrement fossile de mauvaise qualité pour la fin du Trias (Fischer *et al.*, 2014). En effet, il a généralement été admis que les shastasauridés se seraient éteints dès la fin du Norien et que les parvipelviens auraient dominé les écosystèmes par la suite (Motani, 2005) mais de récentes trouvailles dans des sédiments du Rhétien ainsi que du Jurassique inférieur attestent de la présence de membres de cette famille (*Shonisaurus* typiquement) dans ces étages géologiques (Fischer *et al.*, 2014; Martin *et al.*, 2015). Cela pourrait donc signifier que la transition entre les formes typiques du Trias et les néoichthyosauriens se serait déroulée dans un intervalle de temps plus long et serait moins abrupte que pensé précédemment (Martin *et al.*, 2015).

La radiation des néoichthyosauriens prend dès lors place au début du Jurassique inférieur où les ichtyosaures adoptent une position de prédateurs marins dominants (Thorne *et al.*, 2011). Cette série est par conséquent marquée par une nouvelle augmentation de la diversité malgré une disparité qui reste inférieure à celle rencontrée lors du Trias (Dick & Maxwell,

2015; Thorne et al., 2011). En effet, il semblerait que lors de la perte de certains écotypes chez les ichtyosaures, ceux-ci ne réapparaissent plus par la suite, comme c'est notamment le cas pour les stratégies alimentaires (Dick & Maxwell, 2015). De nombreux sites présents dans le nord de l'Europe occidentale, principalement dans le sud de l'Angleterre et de l'Allemagne, ont permis la description de divers genres tels que *Temnodontosaurus*, *Stenopterygius*, *Ichtyosaurus*, *Suevoleviathan*, *Eurhinosaurus*, *Excalibosaurus*, *Leptonectes*, *Wahlisaurus*, et *Protoichthyosaurus* (Godefroit, 1992; Moon, 2017; Motani, 2005; Thorne et al., 2011; Lomax et al., 2018). Les localités anglaises contiennent principalement des sédiments du Lias inférieur dominés par des fossiles appartenant au genre *Ichtyosaurus* tandis que les allemandes datent du Toarcien et sont quant à elles, dominées par le genre *Stenopterygius* (Sander, 2000). Les spécimens fossilisés retrouvés à Holzmaden ont fourni de précieuses informations sur la morphologie des ichtyosaures, notamment par la préservation sous forme de film carboné du contour du corps (McGowan & Motani, 2003; Motani, 2005) mais également sur leur mode de vie, comme le célèbre fossile d'un *Stenopterygius* attestant de leur ovoviviparité (Godefroit, 1995; Motani, 2005; Sander, 2000).

Morphologiquement, l'ensemble des parvipelviens (néoichthyosauriens) partage de nombreuses synapomorphies et forme dès lors un clade relativement homogène par comparaison directe avec les ichtyosaures plus primitifs du Trias, ce qui vient renforcer son origine monophylétique (Sander, 2000). Les parvipelviens sont caractérisés par une réduction du pelvis ainsi que par cette morphologie hydrodynamique évoquée précédemment (Motani, 1999, 2005; Sander, 2000) mais d'autres caractères leur sont propres. Pour n'en citer que certains, au niveau crânien par exemple, la position du foramen pinéal se trouve ancrée entre les frontaux, le supratemporal est de taille plus importante, la dentition homogène est de type aulacodonte, c'est-à-dire placée au sein de rainure (Sander, 2000). Le squelette postcrânien est quant à lui encore plus uniforme, principalement en ce qui concerne les nageoires ainsi que les ceintures scapulaire et pelvienne (Sander, 2000).

2.4 Le genre *Temnodontosaurus*

Parmi les ichtyosaures ayant vécu au Jurassique inférieur, ceux appartenant au genre *Temnodontosaurus* furent les plus grands, atteignant probablement jusqu'à 9 m voir plus (Maisch, Hungerbühler, 1997; McGowan, 1994, 1996a ; Sander, 2000). Les spécimens attribuables à ce genre sont retrouvés dans de nombreuses localités en Europe de l'ouest situées en Angleterre, en Allemagne, en France et au Luxembourg (Godefroit, 1994; Maisch & Matzke, 2000; Martin et al., 2012). Ces derniers furent les prédateurs les plus imposants de leurs écosystèmes et leurs grandes dents possédant des carènes ont permis l'inférence selon laquelle leur régime alimentaire comprendrait des vertébrés (Godefroit, 1995; Martin et al., 2012; Massare, 1987; McGowan 1996; Thorne et al., 2011). Des vertèbres de trois juvéniles appartenant au genre *Stenopterygius* ont effectivement été retrouvées au sein de la cavité gastrique d'un spécimen de *T. trigonodon* retrouvé en Allemagne (Böttcher, 1989). Cependant, grâce à la découverte de *T. azerguensis*, Martin et al. (2012) ont pu proposer l'hypothèse selon laquelle *Temnodontosaurus* constituerait l'un des genres les plus disparates écologiquement au

sein des ichtyosaures. Cette espèce possédant un fin rostre fortement allongé, édenté ainsi qu'un carré réduit devait posséder une moindre force de morsure suggérant un régime alimentaire composé principalement de céphalopodes ce qui contraste avec celui des larges prédateurs des autres membres du clade (Martin *et al.*, 2012). De plus, malgré des yeux relativement petits par rapport à la taille maximale de leur corps (Godefroit, 1995; Maisch, Hungerbühler, 1997; Maisch, 2002; Martin & al., 2012; McGowan, 1994; Sander, 2000), les membres de *Temnodontosaurus* sont connus pour avoir néanmoins les globes oculaires les plus grands du règne animal, leur diamètre pouvant atteindre jusqu'à 26 cm (Motani, 2000).

Temnodontosaurus fut pour la première fois décrit par Lydekker (1889) en se servant comme espèce type d'*Ichtyosaurus platyodon* dont Conybeare fit la diagnose en 1822 (McGowan, 1974). Ce n'est que dans les années septante que McGowan les classa au sein d'une nouvelle famille adoptant le nom de Temnodontosauridae (1974). Malgré une révision de la diagnose du genre proposée (McGowan, 1996) car la plupart des synapomorphies seraient en réalité plésiomorphiques ou non-informatives, le genre *Temnodontosaurus* posséderait des caractères permettant de les distinguer du reste des espèces du Jurassique inférieur. Au niveau crânien, *Temnodontosaurus* possède des orbites de taille relativement modeste par rapport la taille de la mâchoire (orbital ratio < 0.21), des maxillaires allongés, s'étendant antérieurement au-delà des narines (premaxillary ratio < 0.43), celles-ci étant assez imposantes (narial ratio > 0.45) (McGowan, 1974; McGowan, 1996a; McGowan & Motani, 2003; Sander, 2000;). Ce caractère relatif aux maxillaires représenterait un caractère autapomorphique chez les néoichthyosauriens non-thunnosauriens (Martin *et al.*, 2012). De plus, leur basioccipital possède une aire extracondylaire largement développée et est caractérisé par un processus antérieur du basioccipital (Godefroit, 1993), celui-ci étant assez petit (McGowan & Motani, 2003). Il semblerait qu'au fil de l'évolution des ichtyosaures, on assiste à une réduction de ce dernier, passant de fortement développé chez les formes du Trias, à absent à partir des spécimens du Jurassique moyen (McGowan & Motani, 2003). Concernant le palais des espèces composant *Temnodontosaurus*, celui-ci est marqué par un basisphénoïde possédant une paire de foramens carotidiens séparés par un parasphénoïde dont le processus cultriformis est majoritairement formé par une forte quille ventrale (Maisch & Matzke, 2000). De plus, les dents coniques, relativement petites par rapport au crâne sont possèdent deux ou trois carènes (Sander, 2000). Leurs nageoires possèdent également des caractères permettant de les identifier. Les antérieures et postérieures, de dimension égale (longipinné) comprennent de nombreux éléments de forme hexagonale (Martin *et al.*, 2012), ceux du bords d'attaque possédant chacun une encoche (McGowan, 1996; McGowan & Motani, 2003; Sander, 2000) et possèdent trois doigts primaires.

Même si les relations phylogénétiques au sein des ichtyosaures ont fluctué ces dernières années, il est admis dans la totalité des analyses suffisamment détaillées que *Temnodontosaurus* fait partie du large clade des néoichthyosauriens (Ji *et al.*, 2016; Moon, 2017; Motani, 1999; Sander, 2000; Fischer *et al.*, 2013) dont l'outgroup généralement utilisé dans les analyses est *Mikadocephalus gracilirostris* (Fischer *et al.*, 2013). Le clade des néoichthyosauriens fut érigé dans l'optique de classer l'ensemble des ichtyosaures post-triassiques au sein d'un clade monophylétique (Sander, 2000) et est donc très proche en terme de synapomorphies de celui

des parvipelviens contenant, lui, quelques espèces du Trias : *Hudsonelpidia brevirostris* et *Macgowania janiceps*, (Moon, 2017). Comme cité précédemment, la base du clade des néoichthyosauriens serait vraisemblablement marquée par une polytomie difficilement solvable au sein de laquelle les genres *Eurhinosaurus*, *Leptonectes*, *Temnodontosaurus*, *Suevoleviathan* ainsi qu'*Excalibosaurus* comprendraient les organismes les plus basaux. De plus, au sein de l'analyse phylogénétique de Moon (2017), il apparaît que le genre *Temnodontosaurus* soit polyphylétique au sein de ce clade bien que trois de ses espèces (*T. platyodon*, *T. trigonodon* et *T. nuertingensis*) puissent à elles seules, former un clade monophylétique. Il semble cependant clair que les espèces référées actuellement ou par le passé à *Temnodontosaurus* occupent une position assez basale au sein des néoichthyosauriens, n'appartenant pas au clade plus dérivé Thunnosauria, comprenant des organismes plus dérivés. (Moon, 2017; Motani, 1999).

La systématique du genre *Temnodontosaurus* a largement varié au cours du temps. Cela s'explique en partie par l'abandon du genre *Leptopterygius* et son remplacement par *Leptonectes* (McGowan, 1996b). En effet, ce dernier érigé en 1922 par Huene se trouva plutôt être un genre « fourre-tout » au sein duquel des espèces de grandes tailles sans synapomorphies apparentes y furent intégrées (McGowan, 1996b). Ainsi, l'espèce actuelle *T. platyodon* décrite par Lydekker (1889) fut renommée *Leptopterygius platyodon* lors de l'établissement de ce genre (Huene, 1922) de même que *T. trigonodon* dont l'appartenance au genre *Leptopterygius* dura jusqu'à la réassignation d'une partie de ses espèces au sein de *Leptonectes* (McGowan, 1996b). En parallèle, certaines espèces ayant appartenu au genre *Leptopterygius* furent ultérieurement reclassées dans *Temnodontosaurus* (Godefroit, 1994) pour être par la suite attribués à un autre genre, comme ce fut le cas pour *Suevolevithan disinteger* (Maisch, 1998). Ces exemples mettent en évidence les difficultés rencontrées au sein de la taxonomie des néoichthyosauriens basaux dues à des fossiles mal préservés ainsi qu'à des convergences évolutives et écologiques. Actuellement, *Temnodontosaurus* comptent six espèces valides qui ne sont autres que *T. platyodon*, *T. eurycephalus*, *T. trigonodon*, *T. crassimanus*, *T. azerguensis*, *T. nuertingensis* et *T. acutirostris* (Maisch, Hungerbühler, 1997; Martin & al., 2012; McGowan & Motani, 2003; Maisch, 2010). Comme cité précédemment, la diagnose du genre *Temnodontosaurus* s'est faite à partir de *T. platyodon* même si la faible préservation des spécimens ne permet pas de connaître avec une bonne précision cette espèce réduisant ainsi le niveau de confiance de cette dernière (McGowan & Motani, 2003). D'ailleurs, la grande variation des spécimens au sein cette espèce résulterait plus d'une classification erronée d'organismes de grande taille que d'une variation intra-spécifique (McGowan & Motani, 2003). Par exemple, après ré-examen de matériel préalablement décrit comme des espèces différentes, McGowan (1974) considère l'espèce *T. risor* comme des individus juvéniles de *T. platyodon*. Il semblerait que l'intégration de *T. acutirostris* au sein du genre soit également controversée (Maisch, 2010). L'holotype décrit comme *acutirostris* fut classé dans divers genres tels que *Leptonectes*, *Stenopterygius* et *Temnodontosaurus* au cours de ces 50 dernières années (Maisch, 2010; Maisch & Matzke, 2000; McGowan, 1974; McGowan & Motani, 2003) et ne figure dans presque aucune analyse phylogénétique. Maisch (2010) décida de retirer cette espèce du genre *Temnodontosaurus* en raison d'un matériel utilisé comme holotype (NHMUK 14553) mal décrit (McGowan & Motani, 2003; Owen, 1881) et dont le doigt le plus allongé de la nageoire, composé de plus de 25 phalanges (McGowan & Motani, 2003) représenterait un

caractère autapomorphique. Ainsi, au sein de l'analyse phylogénétique de Moon (2017), *acutirostris* est référé au genre *Ichthyosaurus*, en attendant une révision plus complète de sa taxonomie.

3. Contexte géologique

3.1 Bordure du Bassin de Paris, Luxembourg

Le spécimen étudié TU885 provient du Grand-Duché de Luxembourg. Il fut plus trouvé à Schouweiler, localité située à proximité de Basharage et Sanem, localités connues pour leur abondance en fossiles d'insectes mais aussi de vertébrés marins (Johnson *et al.*, 2014 ; Vincent *et al.*, 2017). Les sédiments présents dans la partie sud-ouest du pays datent du Jurassique inférieur et plus précisément du Toarcien (Hermoso *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2018; Vincent *et al.*, 2017). Ces derniers correspondraient à la bordure du Bassin de Paris. Les couches contenant les fossiles sont la Formation des Schistes de Carton, globalement contemporaine des Posidonienschiefer localisées en Allemagne (Hermoso *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2018; Vincent *et al.*, 2017). Les affleurements de ces gisements luxembourgeois sont principalement composés de shales (parfois appelés schistes) noirs (black shales) au sein desquels sont intercalés occasionnellement quelques calcaires nodulaires (Figure 3) (Hermoso *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2018; Röhl *et al.*, 2001; Vincent *et al.*, 2017). De nombreux fossiles conservés en trois dimensions et pour la plupart toujours articulés sont retrouvés au sein de ces couches (Vincent *et al.*, 2017). Conservé en 3D, le spécimen TU885 provient de l'un de ces nodules carbonatés. Le dépôt de schistes noirs est caractéristique d'environnements anoxiques ou fortement dysoxiques. Au Toarcien, la plateforme nord-ouest européenne, de faible profondeur d'eau (Röhl *et al.*, 2001), fut effectivement marquée par un important épisode anoxique, le T-OAE (Toarcian oceanic anoxic event), permettant la formation d'un dépôt riche en matières organiques (Hermoso *et al.*, 2014; Jenkyns, 1988; Johnson *et al.*, 2018; Röhl *et al.*, 2001). Grâce à ces conditions, les fossiles au sein de ces sédiments, en particulier ceux présents au sein du lagërsatten d'Holzmaden, furent remarquablement bien préservés, probablement dû à la mise en place d'un voile bactérien protégeant de la décomposition (Godefroit, 1994; Röhl *et al.*, 2001). Biostratigraphiquement, les schistes noirs Grand-Duché de Luxembourg peuvent être assignés à la zone à ammonite *Harpoceras serpentinum*, elle-même subdivisée en deux sous-zones étant caractérisées respectivement par la présence d'*Eleganticerias elegantulum* et *Harpoceras falciferum* (Hermoso *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2018; Vincent *et al.*, 2017).

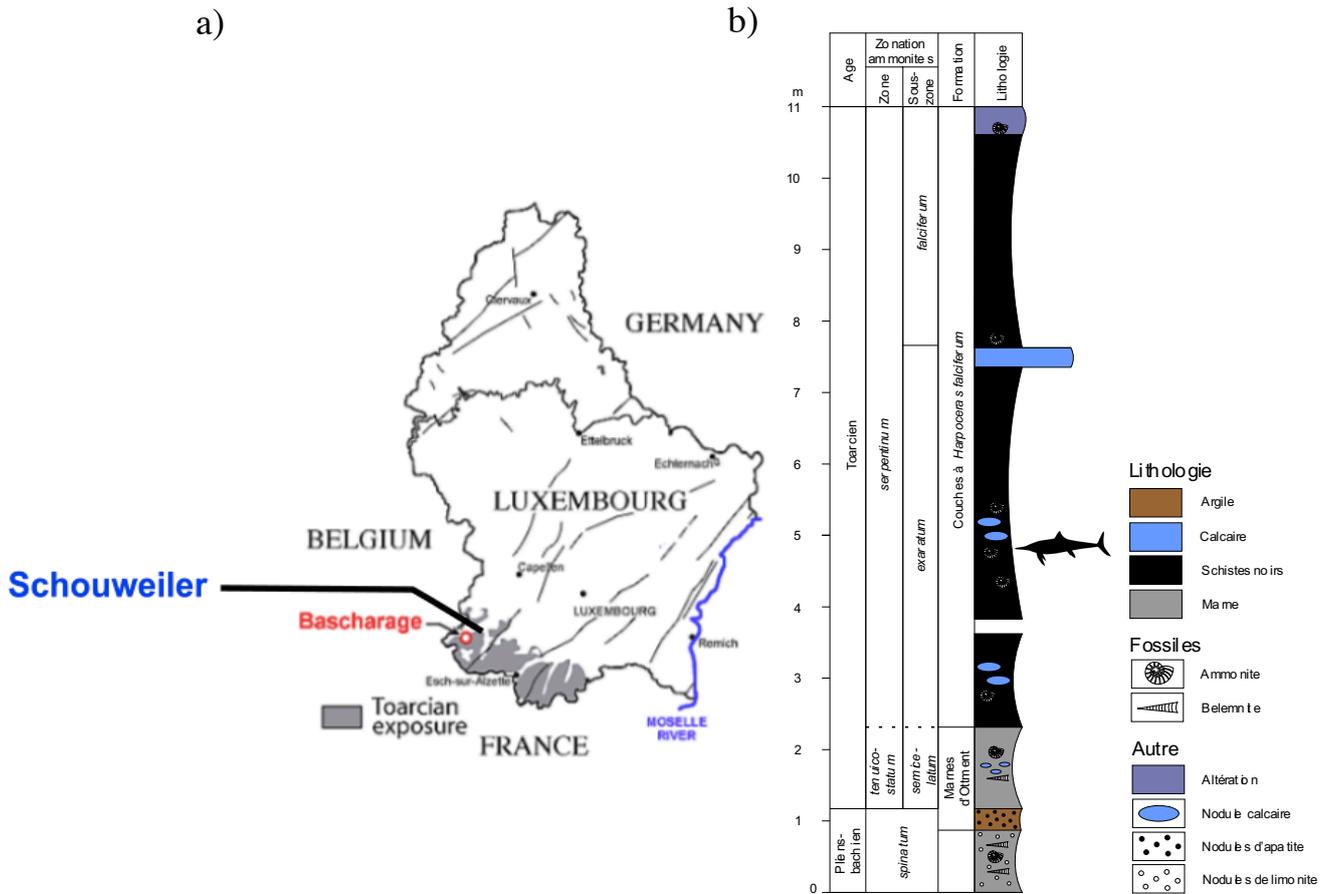


Figure 3 : a) Carte du Luxembourg avec localisation du site d'étude. b) log associé au site d'étude (modifié d'après Hermoso *et al.* (2014))

3.2 Whitby Mudstone Formation

Bien que sa localisation précise ne soit pas connue, l'holotype d'*I. zetlandicus* fut découvert dans le nord-est de l'Angleterre, à proximité de la ville de Whitby. Les bancs retrouvés au niveau de cette localité appartiennent à la *Whitby Mudstone Formation* (Figure 4) (Powell, 2010). Large de 105m, celle-ci est composée principalement de mudstones gris-foncés et pour la plupart stratifiés (Hodges *et al.*, 2004 ; Powell, 2010). Cette formation peut être divisée en deux membres, le *Mulgrave Shale Member* et l'*Alum Shale Member* (O'Sullivan & Martill, 2017 ; Powell, 2010). Le premier est dominé par des schistes bitumineux comprenant des nodules sidéritiques ou pyritiques ainsi que de nombreuses ammonites tandis que la deuxième est composée de schistes limoneux à bandes entrelacées avec des couches contenant des concrétions calcaires ou sidéritiques (Hodges *et al.*, 2004 ; O'Sullivan & Martill, 2017 ; Powell, 2010). Le spécimen d'*I. zetlandicus* aurait vraisemblablement été retrouvé dans le *Main Alum Shale Bed*, une des subdivisions du deuxième membre de la formation de Whitby. En effet, selon Benton & Spencer (1995), tous les fossiles récoltés proviendraient de cette subdivision. L'*Alum Shale Member* se serait apparemment déposé dans des eaux peu profondes, marquées par un fond légèrement anoxique (Hodges *et al.*, 2004). Cependant, des

interrogations subsistent quant au caractère permanent ou saisonnier de cette anoxie mais également quant à son lieu de production, à savoir sous l'interface eau-sédiment ou au-dessus (Sælen *et al.*, 2000).

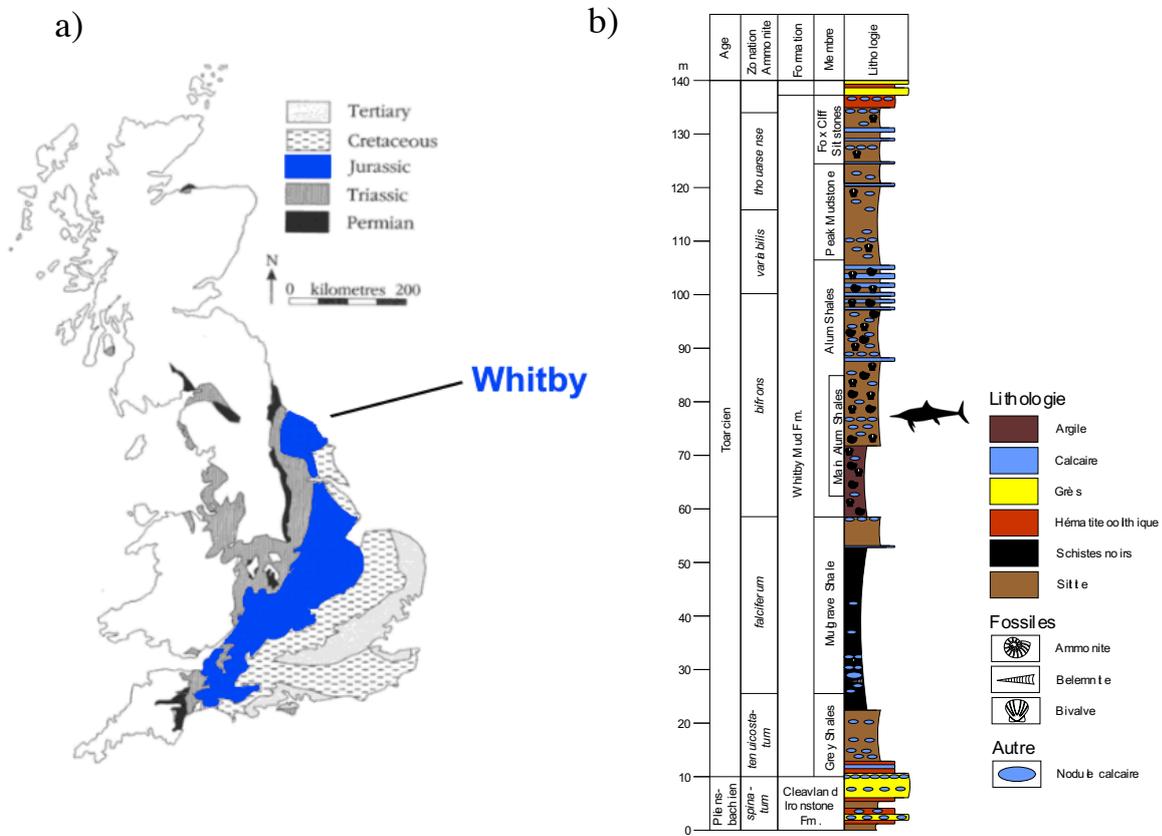


Figure 4 : a) Carte schématique avec mise en évidence les dépôts du Jurassique d'Angleterre et localisation du site d'étude (modifié d'après Benton & Spencer (1995)). b) log associé au site d'étude (modifié d'après Hesselbo & Jenkins (1995)).

4. Matériel et méthode

4.1 Description systématique

Le matériel étudié consiste en deux crânes à savoir TU885 (Figures 5, 6 et 7) et CAMSM J35176 (Figures 8, 9 et 10) appartenant respectivement au musée national d'histoire naturelle du Luxembourg (MnhnL) et au musée des sciences de la Terre de Sedgwick (CAMSM) de l'université de Cambridge. Ces deux spécimens ont été préalablement scannés (scans surfaciques 3D) par des membres du laboratoire. Datant tous les deux du Toarcien inférieur, le spécimen TU885 provient de la formation des Schistes cartons tandis que le spécimen CAMSM appartiendrait très probablement au Whitby Mudstone Formation (Voir points 3.1 et 3.2). En plus de ceux-ci, une observation de structures osseuses de deux spécimens de *T. platyodon*, IRSNB R122 et IRSNB R123, provenant de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (IRSNB) a également été effectuée. La description complète de ces structures est reprise au sein de la publication de Godefroit (1993).

4.2 Analyses phylogénétiques

4.2.1 Matrice de caractères

Dans le but de réaliser une analyse phylogénétique, la matrice utilisée comme base a été réalisée par Fischer *et al.* (2016). Afin de se concentrer principalement sur les espèces du Jurassique inférieur, cette matrice fut simplifiée de manière à ôter la majeure partie des espèces du Jurassique moyen et du Crétacé pour n'en garder que *Stenopterygius aalensis*, *Chacaicosaurus cayi*, *Ophthalmosaurus icenicus*, *Caypullisaurus bonapartei*, *Sveltonectes insolitus* et *Platypterygius australis*. Trois espèces ont été ajoutées à la matrice, à savoir *Ichthyosaurus zetlandicus*, *Temnodontosaurus azerguensis* ainsi que *Temnodontosaurus acutirostris*. De plus, l'espèce *Temnodontosaurus trigonodon*, déjà présente quant à elle au sein de la matrice, fut codée pour l'ensemble des caractères sur base du spécimen SMNS15950. Grâce aux informations récoltées par l'étude des spécimens IRSNB R122 et IRSNB R123, une révision du codage de l'espèce *Temnodontosaurus platyodon* a également été effectuée. La matrice présente au sein de la publication de Fischer *et al.* (2016) ne comptant que 89 caractères, les caractères 90-97 proviennent d'une modification réalisée par V. Fischer de cette dernière (Fischer, in prep). De plus, sur base de l'observation de caractères présents sur les spécimens TU885 et CAMSM J35176, les caractères 98-100 ont été ajoutés à la matrice (annexe 2). La matrice compte au final 23 espèces pour 100 caractères discrets. En effet, chaque état d'un caractère d'un spécimen est représenté par la valeur 0, 1 ou 2 plus rarement, 0 étant l'état le plus primitif et 2 le plus dérivé. Les « ? » présents dans la matrice témoignent l'incapacité à observer un caractère sur le matériel fossile correspondant.

4.2.2 Analyses en *maximum parsimony*

Les données ont été encodées au sein de la matrice via le programme Mesquite (Maddison & Maddison, 2018) puis ont été traitées grâce au programme d'analyse phylogénétique TNT (v1.5). Ce programme permet l'obtention de cladogrammes par utilisation de la méthode du *maximum parsimony* (Goloboff *et al.*, 2008). La parcimonie en tant que telle est un principe scientifique général stipulant que les solutions les plus faciles sont souvent les plus correctes. Dans ce contexte, les arbres sélectionnés sont ceux qui tendent à minimiser le nombre de changements d'états pour l'ensemble des caractères des espèces au sein de la base de données et donc au cours de leur évolution (Mount, 2008). Par la suite, les arbres ayant obtenus les meilleurs scores grâce à cette technique, sont regroupés au sein d'un arbre consensus qui résume l'information apportée par chacun. Cela se traduit par des branches bien résolues lorsque les arbres possèdent la même information et par des polytomies lorsque les relations entre les OTUs varient au sein de ceux-ci. L'outgroup choisi pour ces analyses est l'espèce la plus primitive de la matrice, *Mikadocephalus gracilirostris*, ayant vécu au Trias moyen. Au niveau des paramètres du logiciel, l'analyse a été effectuée en appliquant un ratchet de 200 itérations, une contrainte positive en forçant les néoichthyosauriens de la matrice à former un clade monophylétique ainsi qu'un *branch swapping* utilisant la technique du TBR. Le Tree Bisection and Re-connection est une méthode permettant de scinder en deux un arbre et de greffer la partie coupée sur un nœud ou une branche de la partie restante. Grâce à ces nouvelles topologies, le TBR augmente la probabilité de trouver l'arbre le plus parcimonieux, caractérisé ainsi par le plus petit score possible. Afin de vérifier la fiabilité des nœuds, un calcul du support de Bremer également été effectué en examinant les arbres comportant au maximum cinq étapes supplémentaires par rapport aux arbres les plus parcimonieux. Le support de Bremer est une valeur chiffrée dont le score reflète le nombre de pas supplémentaires avant de retrouver une topologie d'arbre au sein de laquelle le nœud d'intérêt n'est plus présent. Dans les gammes de longueurs des arbres obtenus chez les ichtyosaures, une valeur de 3 caractérise un groupe relativement stable tandis qu'une valeur de 5 témoigne d'un clade qui est hautement résistant aux topologies suboptimales.

Une analyse supplémentaire toujours en parcimonie a été réalisée mais cette fois-ci en modifiant le poids attribué à chaque caractère présent au sein de la matrice. En effet, la méthode *implied weighting*, reposant sur une pondération des caractères proportionnellement à leur homologie, permettrait d'obtenir des résultats de meilleure qualité grâce à une minimisation de l'impact des caractères homoplasiques lors d'une analyse cladistique (Goloboff, 2013). Au sein du programme, le coefficient ou constante de concavité k resta inchangé, conservant ainsi la valeur 3. Cette constante permet donc de modifier l'importance de la pondération des caractères homoplasiques. Plus sa valeur diminue, plus le poids alloué aux caractères homoplasiques sera élevé et plus ces derniers seront pris en compte. L'utilisation de cette méthode est pertinente puisqu'il a été démontré que des analyses en parcimonie en *implied weighting* étaient capables de fournir des arbres porteurs d'autant d'information que des arbres fournis par des méthodes probabilistes telles que l'inférence bayésienne ou le maximum de vraisemblance (Goloboff *et al.*, 2017 ; Smith, 2019).

4.2.3 Analyse en *bayesian inference*

Parallèlement, une analyse utilisant la méthode *bayesian inference* a également été menée sur la même matrice. En phylogénie, l'inférence bayésienne consiste à déterminer la probabilité postérieure d'un arbre, à savoir la probabilité que ce celui-ci soit juste, compte tenu d'une fonction de vraisemblance et d'une probabilité *a priori*, selon l'utilisation de la technique MCMC (Monte Carlo Markov Chain) (Huelsenbeck et al., 2001 ; Delsuc & Douzery, 2004). Dans le cas de ce travail, la probabilité *a priori* est représentée par l'estimation des périodes d'apparition de chaque espèce de la matrice, c'est-à-dire, par les dates minimales et maximales des étages au sein desquels ceux-ci sont apparus (annexe 7). L'entièreté des paramètres et leur explication sont reprises dans l'annexe 8.

4.2.4 Calibration des arbres

Les arbres phylogénétiques produits en *maximum parsimony* plus haut ont été par la suite calibrés dans le temps (Figures 10 et 11). Cette étape s'est déroulée au sein du logiciel R studio. Le script repris est une version modifiée de celui de V. Fischer et intègre les packages *geoscale* (Bell, 2015), *strap* (Bell & Lloyd, 2015), *devtools* (Wickham *et al.*, 2019), *ape* (Paradis & Schliep, 2018), *paleotree* (Bapst, 2012) et enfin *readxl* (Wickham & Bryan, 2019). La première méthode de calibration choisie est celle de *l'equal*. Cette dernière permet de positionner les nœuds de l'arbre à des distances égales par rapport à l'outgroup. Pour cela, sont nécessaires les dates de début et de fin des étages au sein desquels les espèces de l'arbre ont vécu. La deuxième méthode de calibration utilisée est l'algorithme modifié d'Hedman, permettant de positionner les nœuds d'un arbre en fonction de sous-groupes frères consécutifs plus anciens, prenant ainsi le rôle d'outgroup (Hedman, 2010 ; Lloyd *et al.*, 2016). Comme *M. gracilirostris* ne possède aucun taxa frère plus ancien, un outgroup fictif datant du tout début du Trias inférieur a été intégré au sein du modèle. L'algorithme modifié d'Hedman requiert également une limite inférieure à ne pas dépasser Cette limite stipule qu'aucun nœud de l'arbre à calibrer ne peut à priori se situer avant cette dernière ; elle a été fixée à la base du Carbonifère car correspondant aux premières divergences au sein des amniotes.

4.3 PCoA et analyse en cluster

Une analyse en coordonnées principales (PCoA) a été menée afin de visualiser la diversité morphologique de spécimens appartenant au genre *Temnodontosaurus* par rapport à des spécimens d'autres genres d'ichtyosaures phylogénétiquement proches (Tableau 1). Pour ce faire, différents rapports reposant exclusivement sur des mesures crâniennes ont été utilisés. Ces derniers proviennent de la littérature mais d'autres ont également été pensés dans le cadre de ce travail (Tableau 2) (McGowan, 1972 ; McGowan & Motani, 2003).

Famille	Genre	Espèce	Références du spécimen	Age	Institution
Macgowaniidae	<i>Macgowania</i>	<i>janiceps</i>	TMP20091210001	Norien	RTMP
Temnodontosauridae	<i>Ichthyosaurus</i>	<i>zetlandicus</i>	CAMSM J35176	Toarcien inférieur	CAMSM
	<i>Temnodontosaurus</i>	<i>trigonodon</i>	SMNS 15950	Toarcien	SMNS
	<i>Temnodontosaurus</i>	<i>trigonodon</i>	TB 1	Toarcien	SMNS
	<i>Temnodontosaurus</i>	<i>platyodon</i>	SMNS17650	Hettangien-Sinémurien	SMNS
	<i>Temnodontosaurus</i>	<i>platyodon (risor)</i>	NHMUK43971	Hettangien-Sinémurien	NHMUK
	<i>Temnodontosaurus</i>	<i>platyodon (risor)</i>	NHMUK R311	Hettangien-Sinémurien	NHMUK
	<i>Temnodontosaurus</i>	<i>acutirostris</i>	R972	Toarcien	
Stenopterygiidae	<i>Stenopterygius</i>	<i>quadricissus</i>	TU904	Toarcien	MnhnL
Ichthyosauridae	<i>Ichthyosaurus</i>	<i>communis</i>	NHMUK PVR1162	Hettangien-Pliensbachien	NHMUK

Tableau 1 : Matériel fossile utilisé pour l'analyse en coordonnées principales. Abbréviation des institutions : **RTMP**: Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Drumheller, Alberta, Canada, **CAMSM** : Sedgwick Museum of Earth Sciences, Cambridge University, Cambridge, UK, **SMNS**: Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Germany, **NHMUK**: Natural History Museum UK, **MnhnL**: Musée d'histoire naturelle, Luxembourg.

L'ensemble des mesures prises sur les différents spécimens ont été réalisées grâce au logiciel Meshlab (Cignoni et al. , 2008) sur des modèles préalablement scannés (scans surfaciques 3D). Meshlab permet effectivement de calculer la distance entre deux points positionnés situés sur les modèles avec une précision de 0.001mm. Les spécimens étant généralement positionnés de profil, ces distances ont été mesurées sur la face visible. Cependant, pour les crânes préservés en trois dimensions, une moyenne des mesures de chaque structure en double a été effectuée. L'analyse en coordonnées principales a ensuite été exécutée au sein du logiciel R studio. Celle-ci a requis l'utilisation de la fonction `pcoa` du package `ape` (Paradis *et al.*, 2004), sur une matrice de distance entre les différents spécimens, calculée en amont grâce à la fonction `dist`. Les résultats sont visualisés grâce à la fonction `ggplot` du package `ggplot2` (Wickham, 2009). De plus, une analyse en cluster a été réalisée sur cette matrice de distance grâce à la fonction `hclust`.

Caractère	Description
Fenêtre temporale-orbite	Rapport entre le diamètre de la fenêtre temporale et le diamètre de l'orbite.
Région post-orbitaire-orbite	Rapport entre la longueur de la région post-orbitaire et le diamètre de l'orbite.
Narine-orbite	Rapport entre la longueur de la narine externe et le diamètre de l'orbite.
Narine-fenêtre temporale	Rapport entre la longueur de la narine externe et le diamètre de la fenêtre temporale.
Rapport orbital	Rapport entre le diamètre de l'orbite et la longueur de la mâchoire.
Rapport du rostre	Rapport entre la longueur du rostre et la longueur de la mâchoire.
Rapport prémaxillaire	Rapport entre la longueur du prémaxillaire et la longueur de la mâchoire.
Rapport prénarien	Rapport entre la longueur de la partie antérieure à la narine et la longueur de la mâchoire.

Tableau 2 : Caractères utilisés pour l'analyse en coordonnées principales et description de ceux-ci.

5. Description systématique

5.1 Description de TU885

PALEONTOLOGIE SYSTEMATIQUE

Ordre ICHTHYOSAURIA De Blainville 1835

HUENEOSAURIA Maisch & Matzke 2000

LONGIPINNATI Von Huene 1948

MERRIAMOSAURIA Motani 1999

Infraordre EUICHTHYOSAURIA Motani 1999

PARVIPELVIA Motani 1999

Sous-ordre NEOICHTHYOSAURIA Sander 2000

Famille TEMNODONTOSAURIDAE McGowan 1974

Genre TEMNODONTOSAURUS Lydekker 1889

Espèce ICHTHYOSAURUS ZETLANDICUS Seeley (1880)

5.1.1 Holotype, stratum typicum, locus typicus

CAMSM J35176, un crâne partiel du Toarcien inférieur de la Whitby Mudstone Formation, Jurassique inférieur, Yorkshire du Nord (Angleterre). Le spécimen est conservé au musée des sciences de la Terre de Sedgwick situé à Cambridge, Angleterre (voir redescription ci-après).

5.1.2 Nouveau matériel référé

TU885, un crâne partiel de la formation des Schistes cartons, Toarcien inférieur, bordure du Bassin de Paris (Grand-Duché du Luxembourg).

5.1.3 Diagnose amendée

Les spécimens TU885 (Figures 5, 6 et 7) et CAMSM J3576 (Figures 8, 9 et 10) sont assimilables à la même espèce. Malgré l'état de préservation partiel du spécimen TU885, celui-ci possède plusieurs caractéristiques communes avec l'holotype d'*I. zetlandicus*. Les pariétaux de chaque matériel, d'aspect bombé, sont marqués antérieurement par la présence de ces processus recouvrant une partie des frontaux ainsi que par la présence de crêtes médiales sur la majorité de leur longueur. De plus, ces spécimens possèdent tous les deux des postfrontaux caractérisés l'apparition de crêtes médio-latérales au niveau des marges antérieures des fenêtres temporales. Concernant leurs faces postérieures, les condyles des carrés sont massifs, forts développés et adoptent un aspect réniforme. Leurs stapèses possèdent quant à eux une tête proximale massive, en contact avec le basioccipital, et un « shaft » légèrement incurvé. De plus, les deux spécimens possèdent un basioccipital dont le condyle se trouve bien différencié de la surface extracondyloïde qui s'étend ventralement où le bord est marqué par une entaille (voir

les planches I et II au sein de l'annexe 15). Néanmoins, des différences entre les deux spécimens sont également notables. Il semblerait également que les pariétaux de l'holotype d'*I. zetlandicus* soient moins bombés que ceux du spécimen TU885 et que son foramen pinéal adopte une forme plus ovale comparé à celui plus proéminent de TU885. Au niveau de leurs faces ventrales, malgré une morphologie similaire concernant leurs basisphénoïdes, ces structures différeraient quant au nombre de foramens carotidiens présents sur ces structures. Ainsi, celui de TU885 serait vraisemblablement marqué par un seul foramen tandis qu'aucun n'est visible sur le basisphénoïde d'*I. zetlandicus*. Par comparaison des mesures des différentes structures homologues sur les deux matériaux fossiles, celles-ci sont fort similaires et les variations des dimensions entre celles-ci, ne dépassant pas l'ordre des 20mm approximativement, paraissent négligeables vu leurs dimensions globales respectives (tableau 3). En conclusion, compte tenu de l'état de conservation du matériel retrouvé au Luxembourg et vu le nombre important de caractères communs ainsi que la concordance des mesures des différentes structures crâniennes, TU885 et CAMSM J35176 appartiennent très certainement à la même espèce, à savoir *Ichthyosaurus zetlandicus*.

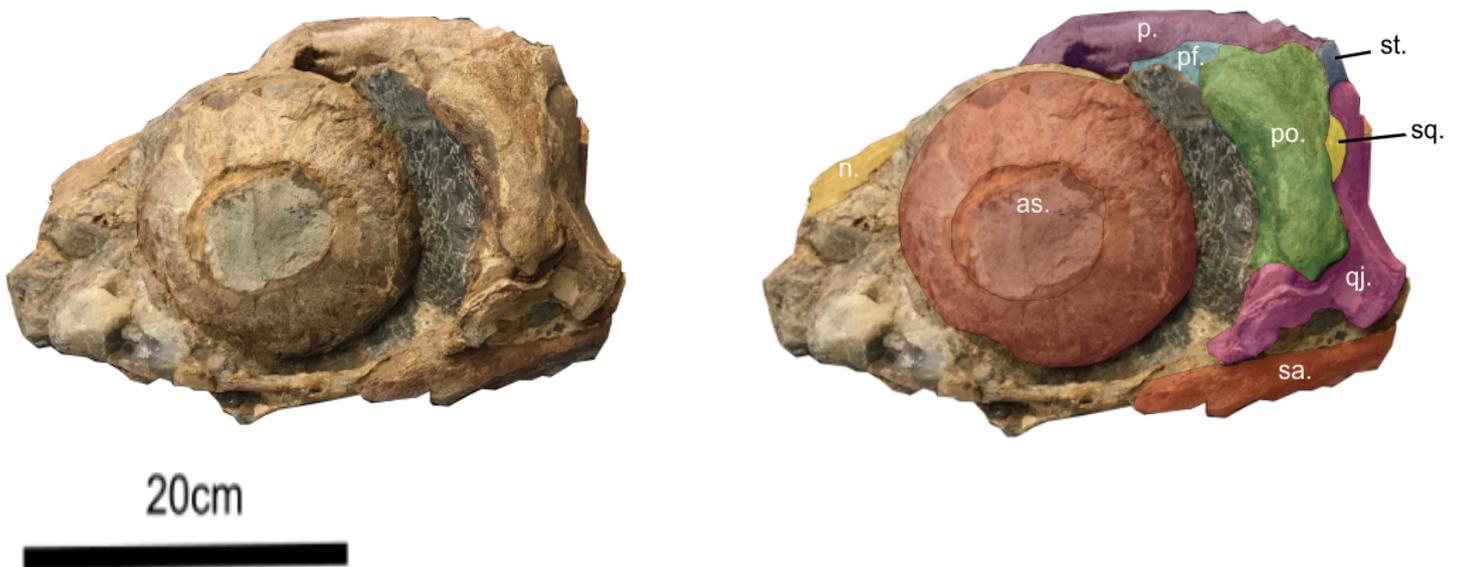


Figure 5 : Crâne du spécimen TU885 : vue latérale gauche. Abréviations : as.= anneau sclérotique ; qj.= quadratojugal ; n.= nasal ; p.= pariétal ; pf.= postfrontal ; po. = postorbitaire ; sa. = surangulaire ; sq. = squamosal ; st. = supratemporal.

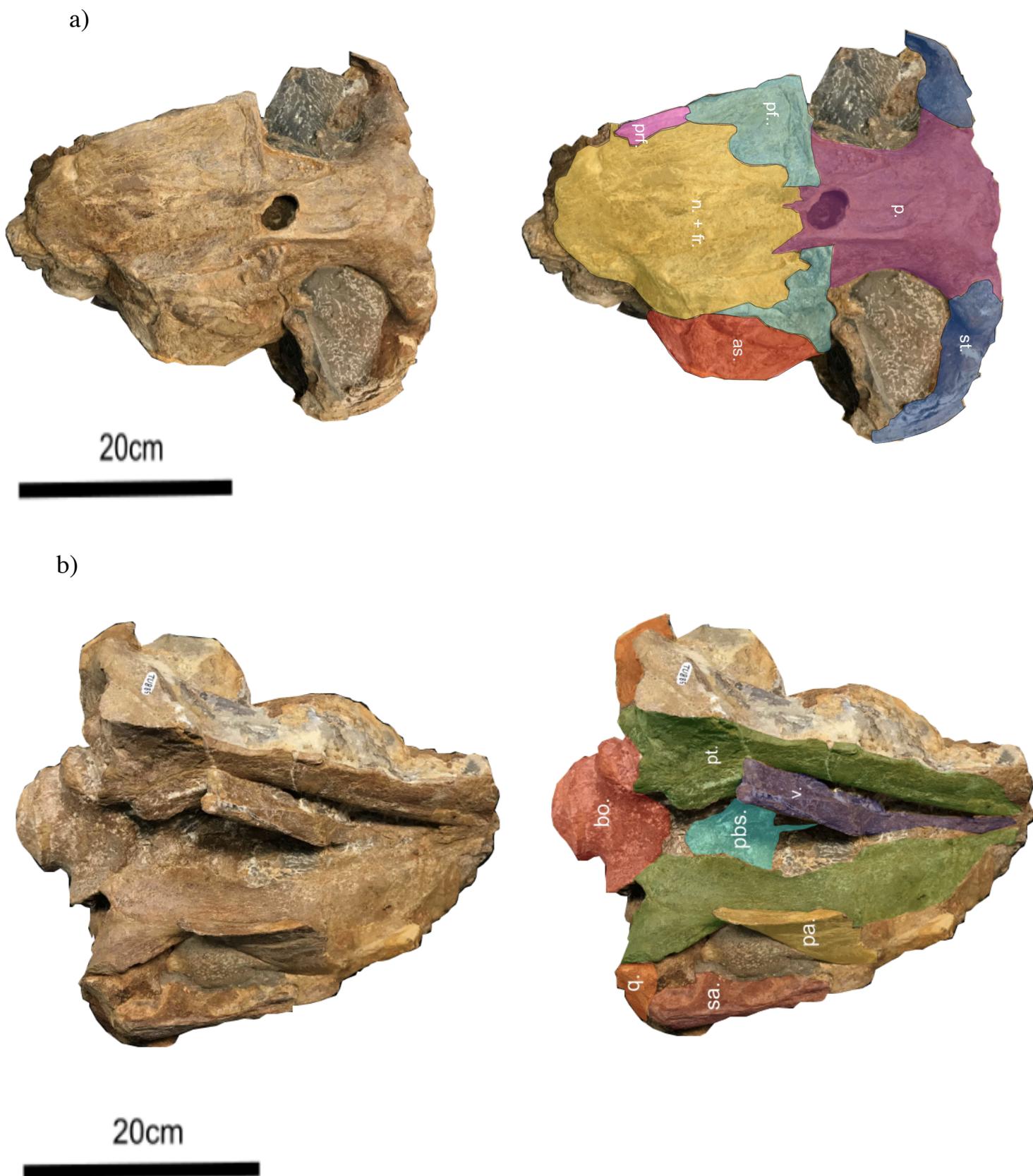


Figure 6 : Crâne du spécimen TU885 : a) vue dorsale ; b) vue ventrale. Abréviations : as. = anneau sclérotique ; bo. = basioccipital ; fr. = frontal ; n. = nasal ; q. = carré ; p. = pariétal ; pa. = palatin ; pbs. = parabasisphénoïde ; pf. = postfrontal ; prf. = préfrontal ; pt. = ptérygoïde ; sa. = surangulaire ; st. = supratemporal ; v. = vomère.

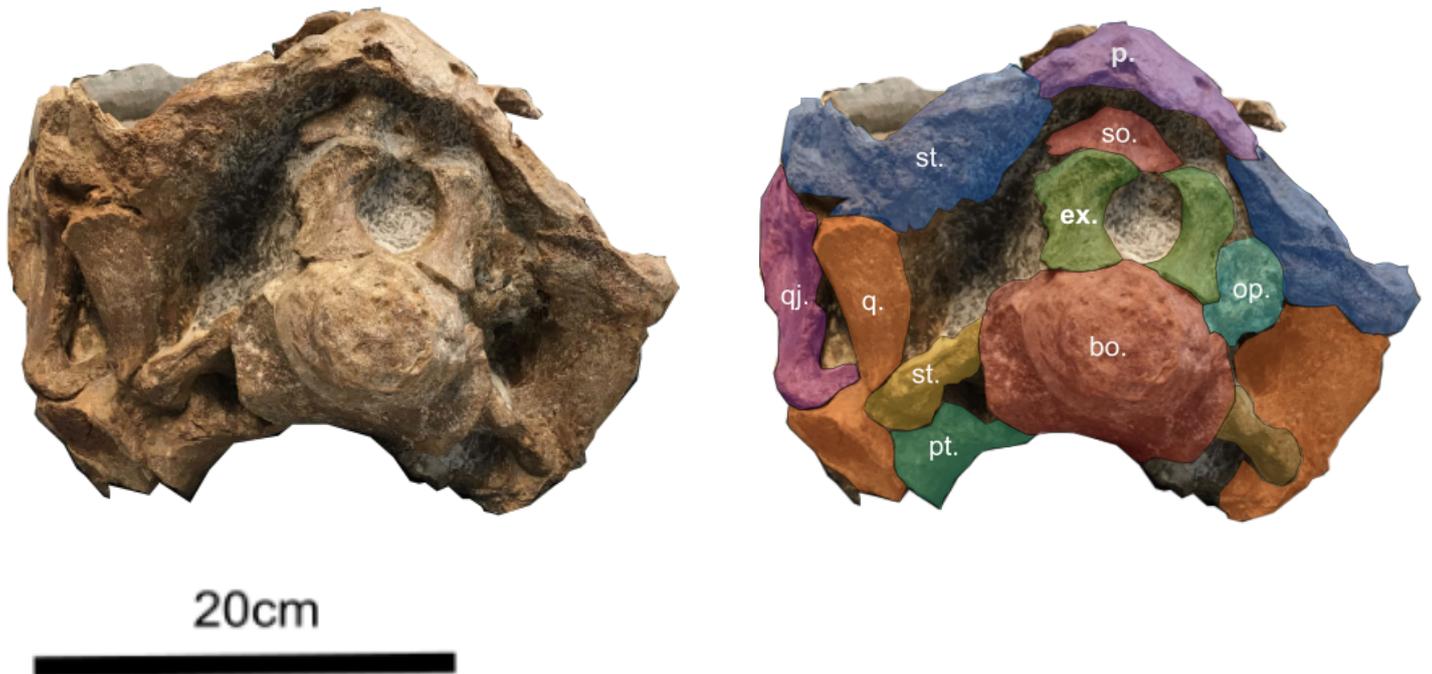


Figure 7 : Crâne du spécimen TU885 en vue postérieure Abréviations : bo. = basioccipital ; ex. = exoccipital ; q. = carré ; qj. = quadratojugal ; op. = opisthotique ; p. = pariétal ; pt. = ptérygoïde ; s. = stapèse ; so. = supraoccipital ; st. = supratemporal.

5.1.4 Description

Ce spécimen, se compose exclusivement de la partie crânienne postérieure au rostre et mesure 382,7mm (Figures 5, 6 et 7). En raison de son état de conservation, les ouvertures telles que les orbites ou fenêtres supratemporales ne sont pas complètement délimitées et certaines structures osseuses sont incomplètes ou déplacées comme c'est le cas au niveau de la face ventrale pour le vomère droit et le palatin gauche. De plus, cela étant fort marqué au niveau de la face dorsale, certaines sutures entre les os ne sont pas visibles rendant ainsi ardue la détermination des structures apparentées. Mis à part la non-préservation de l'opisthotique gauche, seule la face postérieure est complètement préservée et en bon état.

Le **quadratojugal** est présent sur la face latérale gauche du spécimen et formerait l'armature de la région post-orbitaire du crâne. Il possède des facettes d'articulation postéro-ventrales avec le carré, dorsales avec le supratemporal et ventrales avec jugal, bien que celui-ci soit absent. Le quadratojugal se trouve être assez étroit au niveau de la surface d'articulation avec le carré mais semble s'élargir par la suite, adoptant donc une forme globalement en éventail. La facette de contact avec le carré est très développée et adopte une forme concave. Celle en contact avec le jugal est convexe et s'avère adopter la forme de ce dernier. Le post-orbitaire se superpose sur les parties antérieures et dorsales du quadratojugal, sur plus de la

moitié de celui-ci. Le supratemporal, quant à lui, semble lui aussi se superposer dorsalement sur le quadratojugal mais uniquement sur une faible partie.

La partie postérieure du **surangulaire** est présente sur ce spécimen et est située sous le jugal. Très fragmentaire, la facette de contact avec le condyle du carré est préservée et adopte une forme convexe, s'insérant ainsi sur la facette latérale concave de ce dernier.

Le **postorbitaire** préservé n'est présent que sur la face latérale gauche et possède une forme globalement arquée même si ce dernier n'est pas complet. La crête orbitale latérale semble scinder cette structure en deux parties distinctes. La première se situant au niveau de la partie antérieure, est moins large et forme exclusivement la marge postérieure de l'orbite tandis que la seconde participe à la formation de la région post-orbitaire avec le quadratojugal. Il se pourrait qu'un fragment du squamosal soit également en contact avec le bord postérieur de cette structure osseuse. L'extrémité de celui-ci serait alors digitée. Dorsalement, le postorbitaire est en contact avec le supratemporal mais vu son état fragmentaire au niveau de cette partie, il n'est pas possible de déterminer s'il participe à la formation de la marge latérale externe de la fenêtre temporale ou si la partie postérieure du postfrontal vient se superposer dessus.

Les **pariétaux** forment véritablement le plafond de la boîte crânienne du spécimen. Une particularité de ces longs os robustes est leur aspect bombé, se marquant principalement au niveau de leurs bords latéraux. Ceux-ci forment exclusivement la marge médiale des fenêtres temporales. La suture entre ces deux os est visible sur toute leur longueur et atteint le foramen pinéal. Celui-ci est complètement formé par les pariétaux et semble assez proéminent par rapport au reste de la boîte crânienne. Postéro-latéralement à ce foramen, le pariétal gauche est marqué par la formation d'une longue crête pariétale assez large. Une crête est également présente sur le pariétal droit mais est plus modeste que la précédente. Antérieurement à ce foramen, chaque pariétal possède un processus venant se superposer aux frontaux. Latéralement à ce foramen, les pariétaux seraient en contact avec les postfrontaux. Au niveau de la partie postérieure, les pariétaux semblent s'élargir et les sutures entre ceux-ci et les supratemporaux sont facilement identifiables. De plus, il semblerait que deux foramens soient présents sur la partie postérieure de ces structures.

Les **supratemporaux** sont des structures arquées, situées au niveau de l'extrémité postérieure du crâne. Ces os robustes mais incomplets sur ce spécimen participent exclusivement à la formation des marges postérieures mais contribuent également aux marges latérales des fenêtres temporales bien que ces dernières ne soient pas complètement délimitées. En plus de leur jonction médiale avec les pariétaux, les supratemporaux seraient en contact antéro-latéralement avec le postorbitaire et le quadratojugal. Dorsalement, ils participent à la formation de la marge latéro-dorsale du crâne et leurs extrémités latérales est en contact avec les lames occipitales des carrés ainsi qu'avec le processus paroccipitalis de l'opisthotique du côté droit.

Les **frontaux** positionnés antérieurement par rapport aux pariétaux, occupent dorsalement une position centrale sur ce spécimen. Ils s'étendent effectivement de l'extrémité

antérieure du foramen pinéal à l'extrémité antérieure de l'anneau sclérotique gauche. Les frontaux semblent assez étroits et la suture entre eux, visible au niveau de leur partie antérieure, est dans le prolongement direct de celle délimitant les deux pariétaux. Cependant, au vu de la difficulté d'apercevoir les sutures avec les nasaux, il n'est pas possible de déterminer de manière plus précise leur aspect.

Les **postfrontaux**, tous deux préservés sur le spécimen, sont fragmentaires même si celui de droite est plus complet que son homologue gauche. Le processus postérieur de chaque postfrontal est absent, la conséquence étant la non fermeture des fenêtres temporales. Leur délimitation n'est pas aisée car les sutures avec les structures voisines autres que les pariétaux ne sont que difficilement identifiables. Il semblerait cependant que les postfrontaux soient partiellement recouverts antérieurement par deux processus des nasaux. Le contact entre les postfrontaux et les pariétaux est par contre nettement plus visible. Ces derniers semblent chacun former une crête médio-latérale, au niveau de la marge antérieure des fenêtres temporales. Ces crêtes sont également incomplètes mais celle de droite, en meilleur état de préservation, nous permet de voir leur démarcation du reste de la boîte crânienne. En vue latérale, le postfrontal droit participe à la formation de la marge dorsale de l'orbite. Cependant, le manque d'information inhérent à l'état de conservation du matériel ne permet pas de préciser davantage son implication au sein de cette dernière. Il semblerait tout de même former au moins la moitié de cette marge.

Le **préfrontal** est un os difficilement distinguable sur ce spécimen. Conservé uniquement du côté droit, les sutures dorsales avec le nasal, le lacrymal ne sont que difficilement identifiables tandis que la suture avec le postfrontal est plutôt rectiligne. En vue latérale, le préfrontal participe également à la formation de la marge dorsale de l'orbite mais son implication semble toutefois être plus restreinte que le postfrontal.

Le **lacrymal**, également présent uniquement du côté droit est très fragmentaire, surtout au niveau de sa partie ventrale. Cependant, la partie dorsale restante permet l'inférence selon laquelle sa participation à la formation de la marge antérieure de l'orbite serait exclusive. Sa suture avec le préfrontal ne semble pas être rectiligne adopterait une forme plutôt fuselée mais reste difficilement distinguable.

Les **nasaux** sont également laborieux à délimiter, notamment par leur fragmentation importante et par la difficulté à apercevoir les sutures. Ils s'étendraient néanmoins des processus antérieurs des pariétaux jusqu'à l'extrémité antérieure du matériel fossile. Comme mentionné plus haut, chaque nasal posséderait postérieurement deux processus venant se superposer sur la partie antéro-dorsale de leur postfrontal respectif. Dû à l'uniformité entre les structures présentes sur la surface dorsale, il ne semble pas aisé de déterminer si les nasaux sont en contact ou non avec les pariétaux.

Le **supraoccipital** est mal conservé sur ce spécimen. En effet, son aspect donne l'impression qu'un déplacement vers la région antérieure du crâne serait produit. Il se

retrouverait donc « englué » au sein de la matrice minérale l'entourant. Cet os semble assez aplati dorso-ventralement et posséderait de toute évidence un contact avec le pariétal, même si cela n'est pas mis en évidence sur ce spécimen. Le contact avec les exoccipitaux est toujours visible et se ferait via des facettes concaves. Plusieurs foramens sont visibles sur le supraoccipital dont deux latéraux et un plus central.

Les **exoccipitaux** sont tous les deux entièrement conservés et se situent au niveau de la face postérieure du crâne. Ces deux os symétriques forment grâce à leurs bords médiaux concaves les marges latérales du *foramen magnum*. Le contact avec le supraoccipital se fait via la face dorsale, fortement convexe dont l'inclinaison augmente latéralement tandis que la facette de contact avec le basioccipital, se situe au niveau de l'extrémité ventrale et est moins convexe que la précédente. Cependant, celle-ci posséderait une forme polygonale. Les bords latéraux des exoccipitaux sont fortement concaves et de taille nettement plus petite que celle les bords médiaux. Ils correspondraient aux foramens jugulaires. Un seul foramen est cependant présent sur la face postérieure de chaque exoccipital et permettrait le passage du nerf hypoglosse (Godefroit, 1993).

Le **basioccipital** est la structure centrale de la face postérieure du crâne. De forme arrondie, ce dernier est assez large, robuste et possède deux zones distinguables. Le condyle, structure proéminente et circulaire, possède au niveau de sa région dorsale deux facettes faiblement concaves de contact avec les exoccipitaux et forme entre ces dernières le plancher du *foramen magnum*. De plus, ce plancher semble être marqué par l'apparition d'une crête mésio-dorsale assez peu proéminente. La surface extracondyloïde, de forme elliptique, est nettement différenciée du condyle par une dépression bien marquée et se prolonge ventralement vers le basisphénoïde. Les facettes de contact avec les opisthotiques adoptent une forme concave et sont situées dorsalement, sous les facettes exoccipitales. Les facettes de contact avec les stapèses sont concaves que les précédentes et positionnées quant à elles plus latéralement. Ventralement, la surface extracondyloïde, en contact avec les ailes médiales des ptérygoïdes, est assez développée et serait marquée par une entaille. Comme la face antérieure du basioccipital n'est pas visible sur ce spécimen, il n'est pas possible de savoir s'il possède ou non un processus antérieur.

Les **stapèses** sont tous les deux présents également postérieurement et entièrement conservés. Cependant, de par sa meilleure préservation, seule l'aspect du stapèse du gauche sera détaillé. Ce dernier est caractérisé tout d'abord par un « shaft » dont le bord ventral adopte une forme concave tandis que le bord dorsal ne montre pas de courbure apparente. Il semblerait qu'une crête soit présente sur sa face postérieure. Si l'on suit la direction latéro-médiale, cette crête se dirigerait progressivement vers l'extrémité dorsale du shaft. En prolongation directe du shaft, nous retrouvons latéralement une large facette d'articulation avec le carré et médialement une facette de contact concave avec la surface extracondyloïde du basioccipital au niveau de la tête proximale assez massive. L'extrémité latérale s'articule sur le condyle du carré et elle adopte une forme plutôt ovoïde.

Seul l'**opisthotique** droit est préservé sur ce spécimen ce spécimen. Son faible état de conservation dû à un renfoncement au sein du crâne ne permet pas de déterminer avec précision sa forme. Cependant, il s'avère que celui-ci est en contact avec l'exoccipital droit, le basioccipital ainsi qu'avec le supratemporal droit. Latéro-dorsalement, le processus paroccipitalis assez court, vient au contact de ce supratemporal et grâce à une facette concave. Les deux autres facettes médiales, de taille inférieure à la précédente et faiblement convexes, sont moins bien mises en évidence mais semblent relativement proches.

Les deux **carrés** sont conservés sur le spécimen et seules leurs faces postérieures sont visibles. Comme pour les stapèses, en raison d'une meilleure préservation, la description de ces structures se fera sur base du carré gauche. En vue postérieure, seuls le condyle et la lamelle occipitale sont visibles. Le condyle, extrêmement bien développé, adopte un aspect réniforme et semble se terminer dorsalement en pointe. Toutes ses facettes d'articulation sont bien développées et les 4 structures osseuses en contact avec lui ne sont autres que le quadratojugal, le stapèse, le surangulaire et le ptérygoïde. La facette de contact du condyle avec le quadratojugal épouse la forme de la base de ce dernier. La partie postérieure du surangulaire s'insère quant à elle, sur la face ventrale de ce condyle tandis que le ptérygoïde et le stapèse possèdent des facettes de contact avec son bord médial, respectivement au niveau ventral et dorsal. La lamelle occipitale est la continuation directe du condyle. Ventralement, elle est également en contact le stapèse tandis qu'elle possède dorsalement un contact avec la partie postéro-ventrale du supratemporal. De plus, cette lamelle semble être marqué par des striations sur l'ensemble de sa longueur.

Le **basisphénoïde**, situé au sein de l'espace interptérygoïde, n'est malheureusement pas bien conservé sur ce spécimen. Comme pour l'opisthotique ou le supraoccipital, il semblerait que cette structure se soit également enfoncée au sein du crâne. Néanmoins plusieurs éléments sont distinguables. Relativement courte mais large, le basisphénoïde possède une extrémité postérieure convexe, en contact avec le basioccipital, tandis que l'extrémité antérieure est faiblement concave. Le basisphénoïde serait également en contact avec les ptérygoïdes via des processus basiptérygoïdaux dont seulement une esquisse du gauche serait visible. Malgré son état de conservation, il est possible de voir que le basisphénoïde ne posséderait qu'un foramen carotidien, postérieurement par rapport au parasphénoïde.

Le **parasphénoïde** quant à lui, vient se positionner sur la partie antérieure du basisphénoïde et est majoritairement constitué du *processus cultriformis*. Ce dernier possède l'apparence d'une tige relativement étroite mais tout de même assez longue puisqu'elle atteint la jonction des deux ptérygoïdes. Antérieurement, le parasphénoïde serait caractérisé par une fine crête, positionnée dans la prolongation directe du *processus cultriformis*.

Les **ptérygoïdes** sont tous les deux préservés sur le spécimen mais leur véritable forme est difficile à circonscrire tant les sutures avec les autres structures sont difficiles à apercevoir. Postérieurement, chaque ptérygoïde possède deux ailes. La plus externe est la plus développée et possède une facette concave permettant le contact avec le bord médial du condyle du carré tandis que la seconde, de taille plus modeste vient au contact de la partie ventrale de la surface

extracondyalaire du carré. De plus, ceux-ci délimitent une cavité interptérygoïdale de taille relativement importante, synapomorphie propre au clade des Parvipelvia. Les extrémités antérieures des ptérygoïdes sont difficilement déterminables de par l'homogénéité des textures et la non-différenciation des structures. Il semblerait néanmoins qu'ils se rejoignent au niveau de l'extrémité antérieure du *processus cultriformis*.

La partie antérieure du **vomère** droit est également présente en vue palatine. Celle-ci se situe au sein de la cavité interptérydoïdale et viendrait se fixer antérieurement sur le *processus cultriformis*. Lors de la diagenèse, il semblerait qu'un déplacement se soit déroulé pour cette partie du vomère, expliquant ainsi son positionnement sur le spécimen. Celui-ci devrait en effet occuper une position plus antérieure.

La région postérieure du **palatin** est préservée du côté gauche et positionnée latéralement par rapport au ptérygoïde. Celle-ci ressort nettement par rapport au reste des structures formant la région palatine. Sa partie antérieure vient se positionner en amont du surangulaire ce qui suggère comme pour le vomère, que le palatin aurait subi un déplacement lors de la diagenèse du spécimen.

5.2 Redescription de l'holotype de *Ichthyosaurus zetlandicus* (Seeley, 1880)

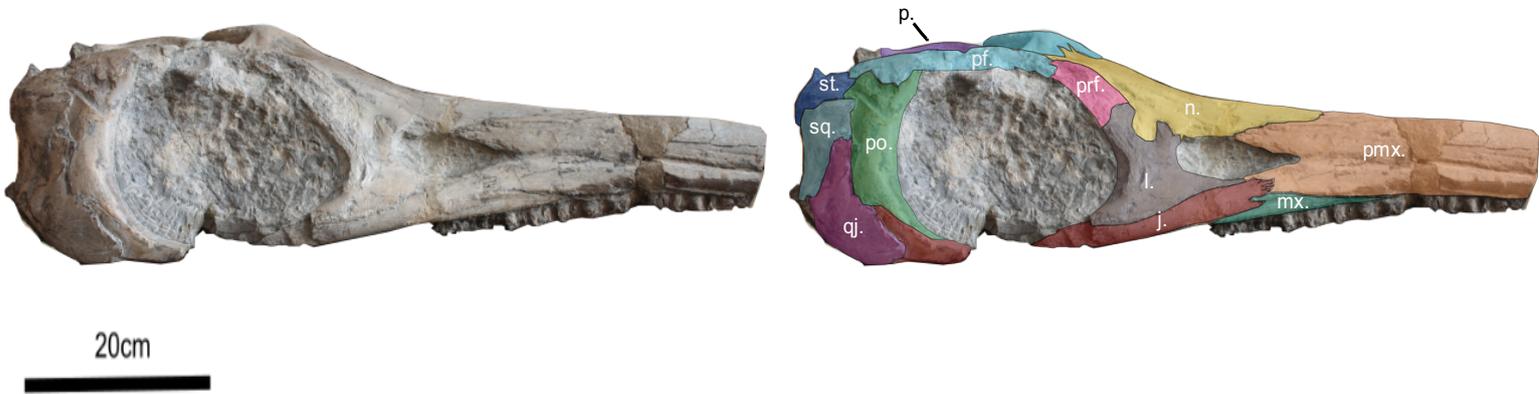
5.2.1 Horizon et localité

Toarcien inférieur, Whitby Mudstone Formation, Yorkshire du Nord (Angleterre) (Seeley, 1880).



Figure 8. Crâne du spécimen CAMSM J35176 : vue latérale gauche. Abréviations : f. = frontal ; j. = jugal ; l. = lacrymal ; mx. = maxillaire ; n. = nasal ; p. = pariétal ; pmx. = prémaxillaire ; pf. = postfrontal ; prf. = préfrontal ; po. = postorbitaire ; q. = carré ; qj. = quadratojugal ; sq. = squamosal ; st. = supratemporal.

a)



b)

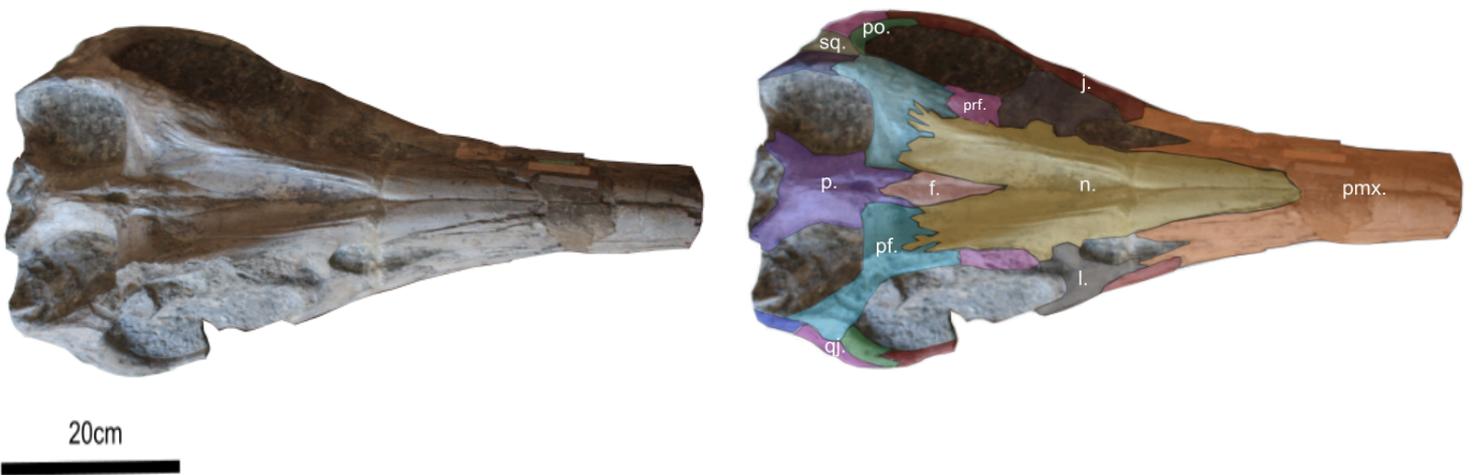


Figure 9 : Crâne du spécimen CAMSM J35176 : a) vue latérale gauche ; b) vue dorsale. Abréviations : f. = frontal ; j. = jugal ; l. = lacrymal ; mx. = maxillaire n. = nasal ; p. = pariétal ; pf. = postfrontal ; pmx. = prémaxillaire ; po. = postorbitaire ; prf. = préfrontal ; q. = carré ; qj. = quadratojugal ; sq. = squamosal ; st. = supratemporal.

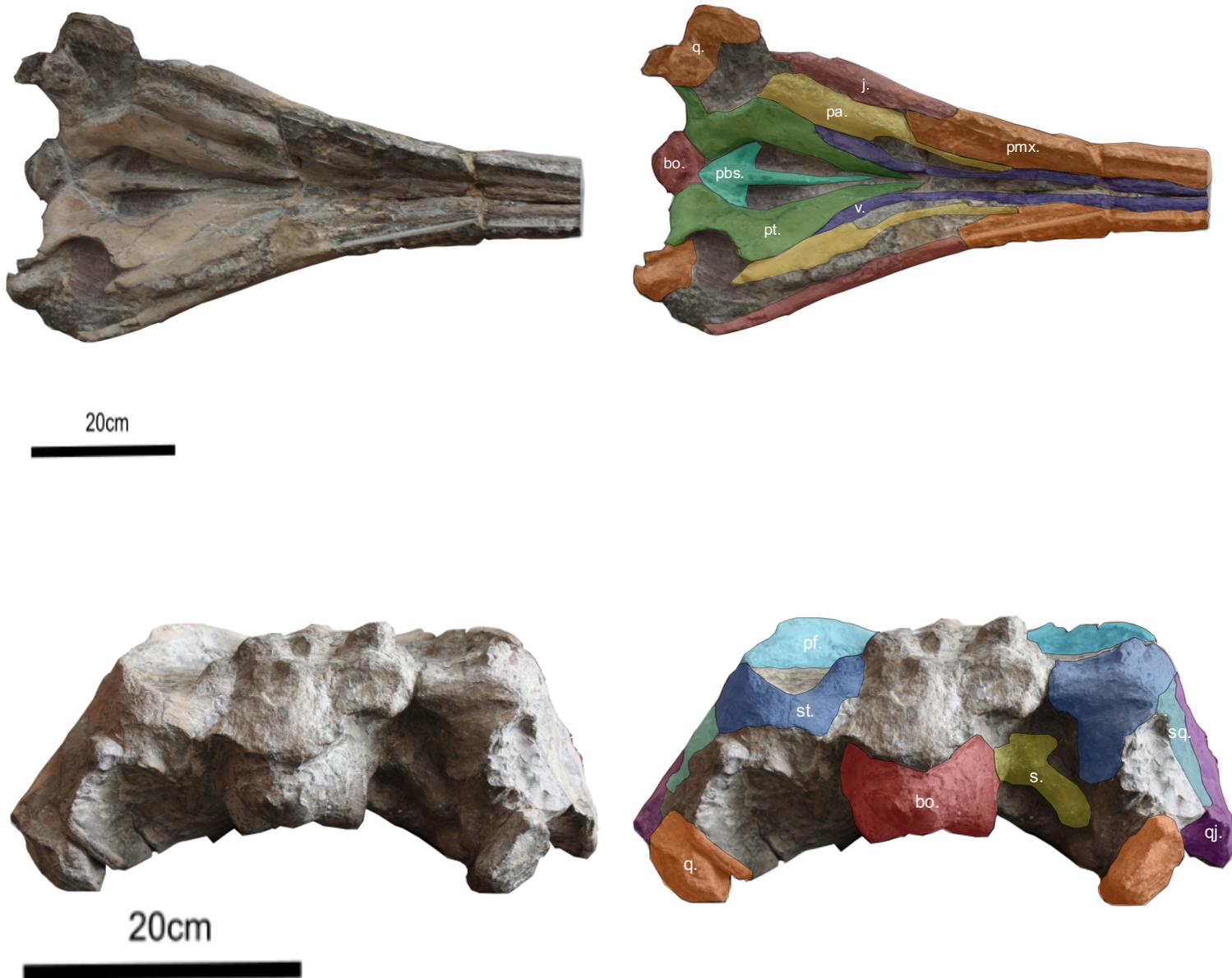


Figure 10 : Crâne du spécimen CAMSM J35176 : a) vue ventrale ; b) vue postérieure. Abréviations : bo. = basioccipital ; j. = jugal ; pf. = postfrontal ; po. = postorbitaire ; q. = carré ; qj. = quadratojugal ; pa. = palatin ; pbs. = parabasisphénoïde ; pmx. = prémaxillaire ; pt. = ptérygoïde ; s. = stapèse ; sq. = squamosal ; st. = supratemporal ; v. = vomère.

5.2.2 Redescription de l'holotype

Ce fossile (Figures 8, 9 et 10), pour la première fois décrit par Seeley en 1880, mesure presque 700mm de long et est formé exclusivement par la partie supérieure du crâne, la mâchoire étant effectivement absente. Le bout du rostre semble avoir été scindé après découverte du spécimen. Les anneaux sclérotiques n'ont pas été conservés et la partie

supérieure de l'arrière crâne étant dégradée, l'extrémité postérieure des pariétaux est absente, de même que le supraoccipital, les exoccipitaux ainsi que la partie supérieure du basioccipital.

Les deux **prémaxillaires** sont tous les deux présents sur ce spécimen bien que leurs extrémités antérieures n'aient pas été conservées. Assez robustes, ils forment majoritairement le rostre et quelques dents mal préservées sont présentes au niveau de leurs bords ventraux. La section transversale du rostre permet de voir que les dents sont insérées au sein des prémaxillaires. Dorsalement, leurs parties postérieures sont recouvertes par les extrémités antérieures des nasaux tandis que ventralement, les prémaxillaires sont en contact avec le maxillaire. Latéralement, les prémaxillaires sont caractérisés par la présence des processus supranarialis et subnarialis qui interviennent respectivement dans la formation de la moitié des marges dorsales et ventrales des narines. La suture du processus supranarialis avec le nasal est légèrement digitée tandis que le processus subnarialis est recouvert par l'extrémité antérieure du jugal. Il semblerait également que ce processus soit en contact avec l'extrémité antérieure du lacrymal.

Les **maxillaires**, tous deux présents sur les faces latérales sont des structures graciles et relativement allongés sur ce spécimen. En effet, ils s'étendent beaucoup plus antérieurement que les narines et l'épaisseur de leurs extrémités antérieures est fortement réduite. Des dents mal conservées sont présentes sur l'entièreté du bord inférieur de ceux-ci. Ces maxillaires sont également caractérisés par l'absence de processus narialis, signifiant que ceux-ci ne participent pas à l'élaboration de la marge ventrale de la narine. Postérieurement, leurs extrémités dorsales sont recouvertes par les marges antérieures des jugaux, excluant ainsi un éventuel contact avec les lacrymaux.

Les **lacrymaux**, situés entre les orbites et les narines, possèdent une forme rappelant celle d'une « hachette » Seeley (1880). Leurs bords postérieurs forment exclusivement les marges antérieures des orbites et participent également de manière modeste aux marges ventrales de ceux-ci. Dorsalement, les lacrymaux sont en contact postérieurement avec les préfrontaux via une facette légèrement digitée alors que l'extrémité antérieure est marquée par un processus dorsal également pointu, superposant une partie du nasal. Les bords antérieurs des lacrymaux, caractérisés par une concavité marquée, forment l'entièreté de la marge postérieure des narines mais sont aussi impliqués dans la formation de la moitié de leurs marges ventrales. Les bords ventraux de ces structures sont quant à eux plutôt convexes comme les dorsaux et exclusivement en contact avec les jugaux.

Les **jugaux** sont des structures osseuses très allongées et relativement graciles, s'étendant approximativement de la moitié du postorbitaire jusqu'au processus subnarialis du maxillaire. Chacun est marqué par une émargination au niveau de son extrémité antérieure. La plus grande partie de cette émargination se positionnerait entre le quadratojugal et le postorbitaire, s'insérant sur l'extrémité antérieure de ce dernier tandis que la deuxième, de taille réduite par rapport à la première et occuperait une position ventrale, en contact seulement avec le quadratojugal. Concernant les orbites, les jugaux formeraient presque exclusivement l'ensemble de leurs marges ventrales car comme cité précédemment, les lacrymaux y

contribuent également de manière modeste. La partie antéro-orbitaire des jugaux, en contact dorsalement avec les lacrymaux, se termine par une extrémité fortement digitée qui recouvrirait la partie postérieure des maxillaires et des processus subnarialis.

Les **quadratojugaux** semblent former l'armature des régions post-orbitaires de ce spécimen. Ils apparaissent comme étant assez larges, surtout au niveau de leurs parties ventrale mais également assez hauts puisque leurs extrémités dorsales seraient vraisemblablement en contact avec les postfrontaux. Les parties antérieures des quadratojugaux sont en contact avec les postorbitaires et jugaux alors que les parties postérieures le sont avec les squamosaux et les condyles des carrés. Les facettes de contact des quadratojugaux avec ces derniers sont très bien développées, largement concaves et épousent donc une configuration qui leur est complémentaire. Concernant les postorbitaires, il semblerait que leurs extrémités postérieures soient en partie recouvertes par les bords des quadratojugaux.

Les **squamosaux** sont des structures relativement imposantes au sein des régions postorbitaires du spécimen et adoptent une forme triangulaire. Ces derniers s'inséreraient intégralement sur les faces latérales des quadratojugaux, le contact entre ces différents os étant largement étendu. De plus, les squamosaux sont en contact dorsalement avec les extrémités postérieures des postfrontaux mais également avec les extrémités antérieures des supratemporaux dont les sutures communes sont assez étendues. De plus, le très bon état de conservation de la face latérale gauche du spécimen soulignerait un léger recouvrement du postfrontal par l'extrémité dorsale du squamosal.

Les **postorbitaires** possèdent une forme arquée et semblent assez robustes. Leurs bords antérieurs concaves forment exclusivement les marges postérieures des orbites. De plus, ils sont en contact avec les processus postérieurs des postfrontaux dorsalement alors que ventralement, les postorbitaires possèdent des sutures communes avec les jugaux ainsi qu'avec les quadratojugaux. Sur ce matériel, les postorbitaires ne possèdent pas de crêtes orbitaires bien marquées mais il semblerait qu'une délimitation des parties participant à la formation des orbites soit tout de même présente. Que ce soit dorsalement ou ventralement, les postorbitaires paraissent se prolonger finement, respectivement sous les postfrontaux et sur le bord dorsal des jugaux. Chez ce spécimen, les quadratojugaux excluent un éventuel contact entre les postorbitaires et les supratemporaux, du moins superficiellement.

Les **nasaux** sont les structures osseuses les plus imposantes présentes sur ce spécimen. Malheureusement leurs extrémités antérieures ne sont pas visibles mais elles se situeraient au niveau du consolidant permettant l'adhésion du rostre et se termineraient de manière lancéolée. La suture entre ces nasaux est bien visible sur toute leur longueur et chacun est marqué par la présence d'une crête, s'étendant de l'extrémité postérieure jusqu'à la moitié de la narine. Postérieurement, chaque nasal possède deux processus se superposant au postfrontaux. Le premier ne possédant aucune digitation, se situe médialement en contact exclusivement avec postfrontal et excluant ainsi un possible contiguïté entre les nasaux et les pariétaux. Le deuxième se situe quant à lui plus latéralement et est marqué par une digitation à trois doigts.

Latéralement, les nasaux semblent former des ailes peu étendues participant à la formation de la marge dorsale de la narine et en contact avec le lacrymal.

Les **frontaux** sur ce spécimen sont des structures lancéolées et assez petites. Situés entre les nasaux et les pariétaux, ils posséderaient une morphologie assez élancée pour finir antérieurement en « pointe ». Postérieurement, les frontaux sont recouverts latéralement par des processus antérieurs assez allongés des pariétaux et ne participent pas à la formation du foramen pinéal. Latéralement, ces frontaux sont en contact avec les postfrontaux mais ne possèdent pas de *processus temporalis* permettant d'atteindre les fenêtres temporales.

Relativement bien conservés sauf au niveau postérieur, les **pariétaux** sur ce spécimen possèdent également un aspect bombé. La suture entre les deux est aisément distinguable et semble être circonscrite par deux crêtes médiales dont les extrémités évasées atteindraient les postfrontaux. Les sutures avec les supratemporaux se font quant à elles latéralement, au niveau de la partie postérieure et adoptent une configuration sinusoïdale. La concavité des bords latéraux donne aux pariétaux un aspect relativement élargi postérieurement. De plus, ces bords forment intégralement les marges médiales des fenêtres temporales tandis que les bords antérieurs, plus courts, participent à la formation d'un tiers des marges antérieures de celles-ci approximativement. Concernant le foramen pinéal, celui-ci est formé dans sa totalité par les pariétaux. Comme cité précédemment, en plus de contacts avec les postfrontaux, les parties antérieures des pariétaux se terminent respectivement en deux processus qui recouvrent postérieurement les frontaux.

Les **supratemporaux**, fortement arqués forment exclusivement d'une part les marges postérieures des fenêtres temporales mais interviennent également dans l'élaboration des moitiés postérieures des marges latérales de ces dernières. Ils sont donc latéralement en contact avec les processus postérieurs des postfrontaux, avec les squamosaux et dorsalement avec les pariétaux. Concernant le supratemporal droit, ce dernier est marqué par la présence de partie descendante formant véritablement la marge latérale de la face postérieure du crâne. Au niveau de cette partie, le supratemporal est en contact avec la lame occipitale du carré et est marqué par un bord médial concave, censé recevoir la facette d'articulation du processus paroccipitalis l'opisthotique.

Les **postfrontaux** sont des structures relativement imposantes, présentes sur les faces dorsales et latérales du spécimen. Cependant, seul celui de gauche est entièrement préservé. Antérieurement, il est en partie recouvert par les processus du nasal gauche et sa suture avec le préfrontal n'est malheureusement pas bien conservée mais semble tout de même ondulée, voire légèrement digitée. Concernant l'orbite, le bord latéral du postfrontal contribuerait à la formation de plus de la moitié de sa marge dorsale. Au niveau des marges antérieures des fenêtres temporales formées entièrement par les postfrontaux, celles-ci sont caractérisés par la présence de crêtes médio-latérales, celle de droite étant incomplète. De plus, les processus postérieurs des postfrontaux participent à l'élaboration des moitiés antérieures des marges latérales de ces fenêtres approximativement. Postérieurement les postfrontaux sont donc en contact avec l'ensemble des os de la région post-orbitaire : les supratemporaux, les

postorbitaires qu'ils recouvrent légèrement, les squamosaux ainsi que les quadratojugaux. Les structures adjacentes antérieurement sont quant à elles, les nasaux, les frontaux, les pariétaux et les préfrontaux.

Entièrement conservé sur la partie gauche de la face dorsale, le **préfrontal** est une structure relativement modeste par rapport aux autres et est située entre le lacrymal et le postfrontal. Latéralement, il participe à la formation d'approximativement un tiers de la marge dorsale de l'orbite. Dû à la préservation du matériel, son extrémité latérale aurait été endommagée et ne peut donc pas être caractérisée. Dorsalement, son bord médial est en contact sur toute sa longueur avec le nasal gauche. Son extrémité antérieure, en contact avec le lacrymal, semble être relativement rectiligne et serait même marquée par un processus s'étendant entre celui-ci et le nasal. De plus, le préfrontal ne possède pas de *processus narialis*, ce qui exclut sa participation dans la formation de la narine. Sa suture postérieure avec le postfrontal est quant à elle digitée et plus étendue.

Le **basioccipital** se situe au centre de la face postérieure de ce spécimen et est malheureusement incomplet. En effet, la partie dorsale du condyle n'est pas préservée, nous empêchant ainsi d'observer sa relation avec les exoccipitaux. Néanmoins, le condyle paraît être relativement proéminent et nettement distinct de la surface extracondyloire. Cette dernière, assez peu développée latéralement, semble par contre s'étendre ventralement. Les facettes de contact destinées aux opisthotiques et aux stapèses y sont assez peu et faiblement concaves. Latéralement, le contact entre le basioccipital et le stapèse droit est visible tandis que ventralement, ce sont les ptérygoïdes et le basisphénoïde qui sont contigus avec la surface extracondyloire de celui-ci. Cette dernière est bien développée au niveau de ce bord ventral qui est notamment marqué par une entaille.

Seul des deux encore présents sur le spécimen, le **stapèse** droit semble avoir subi une modification d'orientation concernant son extrémité médiale. Celle-ci se trouve effectivement dans une position plus dorsale qu'elle ne devrait l'être. Son shaft, assez robuste, est légèrement concave dorso-ventralement et se termine latéralement par une large facette ovoïde de contact avec le carré droit. Du côté médial, la tête proximale assez massive du stapèse possède une facette de contact avec le basioccipital qui semble épouser la forme de ce dernier, étant ainsi marquée par une forte concavité.

Les **carrés** ne sont tous les deux que partiellement préservés. Seuls quelques fragments des lamelles occipitales sont présents et englobés dans de la matrice minérale. Leurs sutures dorsales avec les supratemporaux et latéralement pour le carré droit avec le stapèses sont néanmoins visibles. Les condyles des carrés, localisés aux extrémités ventro-latérales de la face postérieure, sont mieux conservés et assez volumineux. D'aspect réniforme, les bords dorso-latéraux adoptent une forme complémentaire aux facettes de contact des quadratojugaux et sont donc largement convexes. Les facettes plus concaves ventralement de chaque condyle serviraient vraisemblablement à accueillir les surangulaires. Toujours ventralement, les ailes latérales des ptérygoïdes viennent également au contact des extrémités médiales des condyles.

Les deux **ptérygoïdes** sont entièrement préservés sur ce spécimen et situés au sein de la face ventrale. Imposants, ils forment la base de la région palatine. Postérieurement, les ptérygoïdes forment deux ailes, une latérale et une médiale, respectivement en contact avec les condyles des carrés et avec la face ventrale du basioccipital. Il semblerait que les ailes latérales soient plus développées que les médiales. Ces ptérygoïdes semblent posséder une forme « typique » pour ces structures et sont dès lors marqués par une forte concavité au niveau des moitiés postérieures des bords latéraux. Les bords médiaux concaves eux aussi, délimitent entre eux un grand espace interptérygoïdal. Latéralement, les ptérygoïdes sont en contact avec les palatins mais également avec les vomères plus antérieurement. De plus, aucun processus postpalatin n'est présent sur les ptérygoïdes. Situées au niveau des narines internes, il semblerait que les extrémités antérieures des ptérygoïdes se rejoignent au niveau de la moitié de la longueur du spécimen.

Les deux **palatins** sont les structures osseuses situées latéralement par rapport aux ptérygoïdes. D'assez grande taille et relativement élancés, les parties les plus concaves des bords médiaux forment les marges latérales des narines internes. Les parties antérieures des palatins sont considérablement amincies et se prolongent antérieurement et leurs extrémités arrivent au contact des vomères.

Les **vomères**, structures assez minces et allongées se situent entre les palatins et les ptérygoïdes. Plus larges postérieurement où ils forment les marges médiales des narines internes, ceux-ci s'étendent sous forme de fines tiges médiales jusqu'à l'extrémité antérieure du spécimen. Au niveau de ces parties antérieures, les vomères sont en contact avec les extrémités des palatins ainsi qu'avec les parties ventrales des maxillaires et prémaxillaires.

Le **basisphénoïde**, situé sur la face ventrale au sein de l'espace interptérygoïdal, est entièrement préservé. Adoptant une forme de « croissant de lune » et assez robuste, son bord antérieur est concave tandis que le postérieur, en contact avec la partie ventrale de la surface extracondyloïde, est fortement réduit. Cette réduction serait due à une superposition des parties médio-postérieures des ptérygoïdes sur le basisphénoïde. Les processus basiptérygoïdaux sont également occultés par les ptérygoïdes et aucun foramen carotidien n'est visible. Depuis son extrémité postérieure, le basisphénoïde est recouvert centralement par le parasphénoïde.

Le **parasphénoïde**, se situant également au sein de l'espace interptérygoïdal, est une structure assez longue et principalement composée par le *processus cultriformis*, relativement robuste. Le parasphénoïde s'étend de l'extrémité postérieure du basisphénoïde jusqu'à la moitié de la longueur de la face ventrale approximativement, n'atteignant cependant pas la réunion des ptérygoïdes.

Mesures	TU885	CAMSM J35176
Diamètre orbite	-	204.01
Longueur fenêtre temporale	146.74	165.39
Longueur narine	-	111.51
Longueur pariétal	152.22	173.14
Largeur lacrymal	-	51.10
Longueur prémaxillaire	-	506.79
Longueur maxillaire	-	219.26
Largeur région post-orbitaire	89.14	107.72
Longueur basisphénoïde	64.90	70.18
Longueur du jugal	-	346.35
Hauteur du basioccipital	102.08	-
Largeur du basioccipital	109.97	90.11
Largeur du condyle du basioccipital	78.09	65.62
Hauteur exoccipital	47.19	-
Longueur stapèse	45.41	57.27
Longueur rostre (estimation)	-	697.55
Longueur mâchoire (estimation)	-	990.75
Longueur rostre – marge ant. Narine (estimation)	-	544.05

Tableau 3 : Ostéométrie et dimensions des ouvertures des spécimens TU885 et CAMSM J35176. Mesures en mm.

6. Analyse des résultats

6.1 Implied weighting maximum parsimony

L'analyse phylogénétique en *maximum parsimony* selon la méthode d'*implied weighting* nous fournit au final un seul arbre étant le plus parcimonieux (Figure 11). Sa longueur, en utilisant la technique du *Tree Bisection Re-connection* pour le *branch-swapping*, est de 17,58. La topologie de l'arbre infère de manière globale sur une évolution progressive des neoichthyosauriens en clades imbriqués les uns dans les autres, avec une bonne congruence stratigraphique, bien que l'espèce *Malawania anachronus*, n'appartenant pas à la famille Ophthalmosauridae, aurait vécu au Crétacé inférieur (Fischer *et al.*, 2013). Cependant, certains clades se retrouvent être paraphylétiques ou polyphylétiques : *Stenopterygius* et *Temnodontosaurus*. Concernant les espèces du genre *Temnodontosaurus*, *T. azerguensis* est positionné comme étant l'OTU frère du clade Thunnosauria tandis que *T. acutirostris* se situe quant à lui, dans un clade qui pourrait prendre le nom de Stenopterygiidae et même plus précisément dans le genre *Stenopterygius*. Les synapomorphies permettant de regrouper cette espèce à cette famille sont une bifurcation des éléments de la nageoire pectorale au niveau du 4^{ième} doigt, une large surface de contact entre le postorbitaire et le supratemporal, la présence d'un processus antéromédial sur le coracoïde, une contribution glénoïdienne réduite de la scapula et plus petite que la facette coracoïdienne ainsi qu'un processus acromial proéminent de la scapula. Cette relation entre *T. acutirostris* et *S. quadricissus* est également mise en évidence dans l'arbre *consensus strict* où ces deux espèces forment un clade monophylétique (annexe 4).

Au niveau des autres espèces habituellement référées à *Temnodontosaurus*, *T. platyodon* semble être l'espèce la plus basale tandis que *T. eurycephalus* serait plus dérivé et représenterait l'OTU frère du clade englobant le reste des néoichthyosauriens. Dans cette analyse, seuls *I. zetlandicus* et *T. trigonodon* forment un ensemble monophylétique parmi ce genre, conformément la topologie de l'arbre *consensus strict* (annexe 4). En effet, ceux-ci partagent de nombreuses synapomorphies telles que la présence de crêtes médio-latérales au niveau des fenêtres supratemporales, une crête pariétale jumelée ainsi qu'un jugal recouvrant la partie ventro-médiale du maxillaire et se terminant postérieurement par une émargination. Ce nombre important de synapomorphies non-homoplasiques explique donc bien leur regroupement au sein de l'arbre. Un autre groupe monophylétique au sein de cette topologie est le clade composé des deux espèces *Excalibosaurus costini* et *Leptonectes tenuirostris*. Ensemble, ils formeraient une version réduite du clade Leptonectidae, et constituant le groupe de néoichthyosauriens le plus primitif. Un fait intéressant est que dans cette analyse, *Hauffiopteryx typicus* et *Malwania anachronus* sortent du clade *Thunnosauria* défini comme étant le clade regroupant *Ichtyosaurus communis*, *Stenopterygius quadricissus* et tous leurs ancêtres (Motani, 1999) alors que ces derniers s'y retrouvent dans l'arbre consensus selon la méthode de *maximum parsimony* de Fischer *et al.* (2013). Finalement, les OTUs les plus dérivées seraient *Sveltonectes insolitus*,

Platypterygius australis et *Caypullisaurus bonapartei*, représentant le clade Platypterygiinae (sensu Fischer *et al.*, 2012).

La calibration de l'arbre dans le temps selon l'algorithme Hedman permet quant à elle de constater que l'apparition des néoichtyosauriens remonterait au Norien et qu'une diversification importante se serait très rapidement déroulée jusqu'à l'Héttangien.

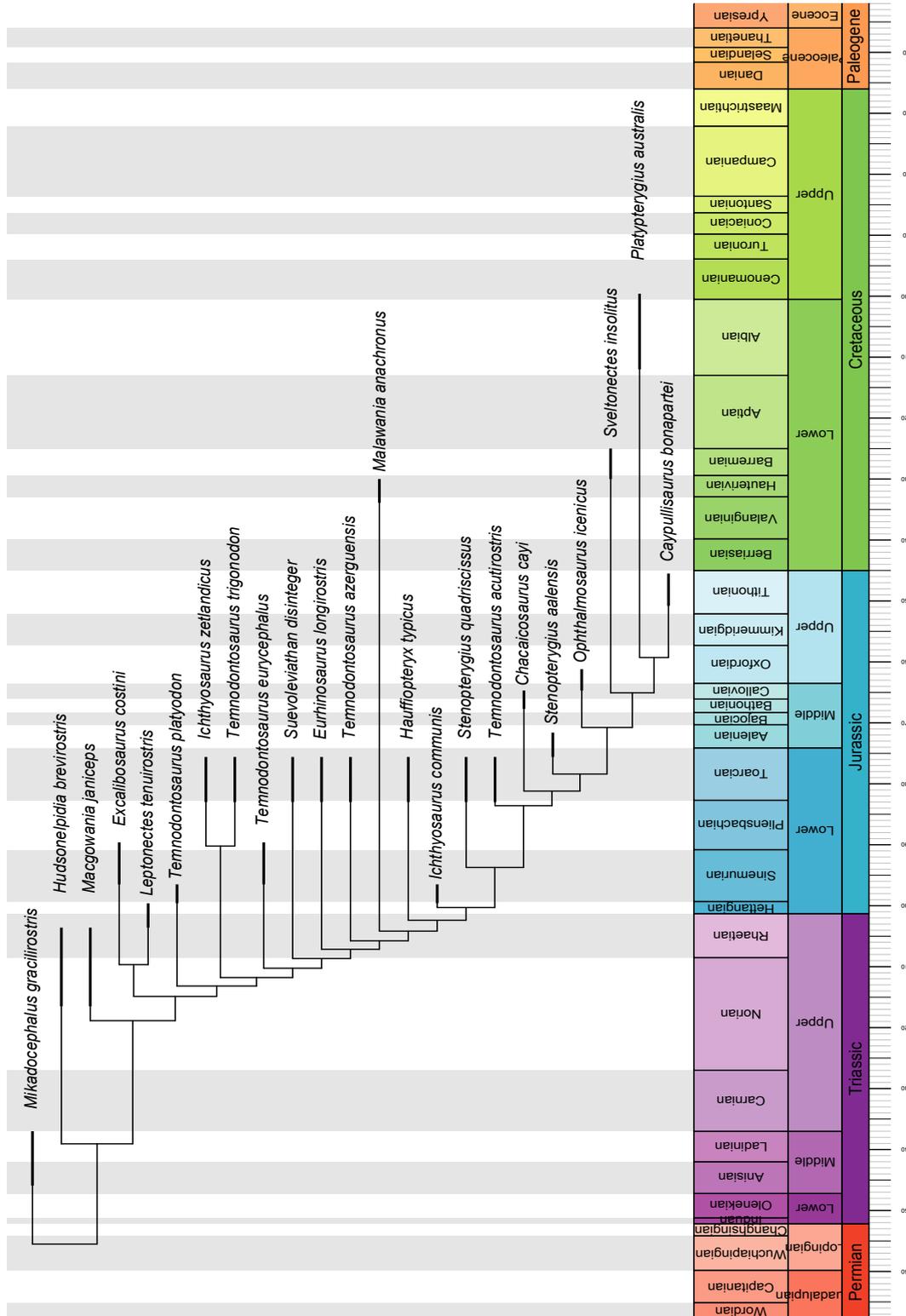


Figure 11 : Phylogénie proposée du clade Parvipelvia en *maximum parsimony* selon la méthode *implied weighting* et calibrée sur l'échelle des temps géologiques. Les longueurs de branches ont été calculées par l'algorithme d'Hedman.

6.2 Bayesian inference

Le maximum clade credibility tree de l'inférence bayésienne permet d'obtenir un arbre dont la topologie diffère de l'analyse réalisée en *maximum parsimony* selon la méthode *implied weighting* (Figure 12). Un des changements au sein de celle-ci est l'intégration de *M. janiceps* au sein des néoichthyosauriens malgré une faible valeur de crédibilité (20%). Généralement considéré comme *stem-base* de ce clade, il posséderait un ancêtre commun avec le reste des espèces plus dérivé que *Temnodontosaurus* toujours considéré comme polyphylétique compte tenu seulement de la position de *T. acutirostris*. En effet, ce dernier formerait quant à lui un clade monophylétique avec *Stenopterygius quadricissus* (valeur de crédibilité de 49%) et appartiendrait donc à la famille Stenopterygiidae et plus précisément à *Stenopterygius*, comme c'était le cas pour les analyses en *maximum parsimony*. Au sein de ce genre, *I. zetlandicus* et *T. trigonodon* forment toujours un clade monophylétique qui apparaît dans cette analyse comme extrêmement stable (valeur de crédibilité de 96%) et dont l'OTU le plus proche est désormais *T. azerguensis* à la place de *T. platyodon*. En effet, ce dernier occuperait ici la position la plus basale du clade.

Les relations phylogénétiques au sein des néoichthyosauriens présentent également des divergences par rapport à la précédente analyse. Tout d'abord, *Excalibosaurus costini* ne forme plus un clade monophylétique avec *Leptonectes tenuirostris* mais bien avec *Eurhinosaurus longirostris* qui occupait une position plus dérivée au sein de l'arbre en *implied weighting*. Actuellement, ces espèces forment le clade Leptonectidae (Maisch, 2010). Les deux méthodes diffèrent donc sur les relations des espèces au sein de cette famille. La position d'*Ichthyosaurus communis* est également modifiée puisqu'il représentait l'OTU frère de la famille Stenopterygiidae en *maximum parsimony* (Figure 11) et que maintenant, cette position est occupée par *Hauffiopteryx typicus* appartenant ainsi au clade *Thunnosauria*. De plus, Stenopterygiidae forme toujours une famille paraphylétique mais cette fois-ci, *Malawania anachronus* semble avoir y avoir été inclus et appartiendrait ainsi au clade Baracromia défini comme étant le clade comprenant l'ancêtre de *Stenopterygius quadricissus*, *Ophthalmosaurus icenicus* et leurs descendants (Fischer *et al.*, 2013). Il occuperait ainsi une position plus dérivée que dans la précédente analyse. Enfin, les deux OTUs les plus dérivées au sein de cette topologie sont *Platypterygius australis* et *Sveltonectes insolitus*, cela signifiant que *Caypullisaurus bonapartei* occupe dans cette analyse une position plus basale et ne forme pas de clade monophylétique avec *Platypterygius australis*. Ces trois espèces constituent le clade extrêmement robuste Platypterygiinae comme dans l'analyse précédente.

Toujours par comparaison avec la topologie de l'arbre précédent, il semblerait que la méthode *bayesian inference* prône une radiation plus graduelle pour les néoichthyosauriens. Le clade Neoichthyosauria serait effectivement apparu au Carnien et sa radiation se serait déroulée principalement au Norien et Rhétien. De plus, le clade Baracromia émergeant au Pliensbachien en *maximum parsimony* apparaît ici plus tôt, au Sinémurien.

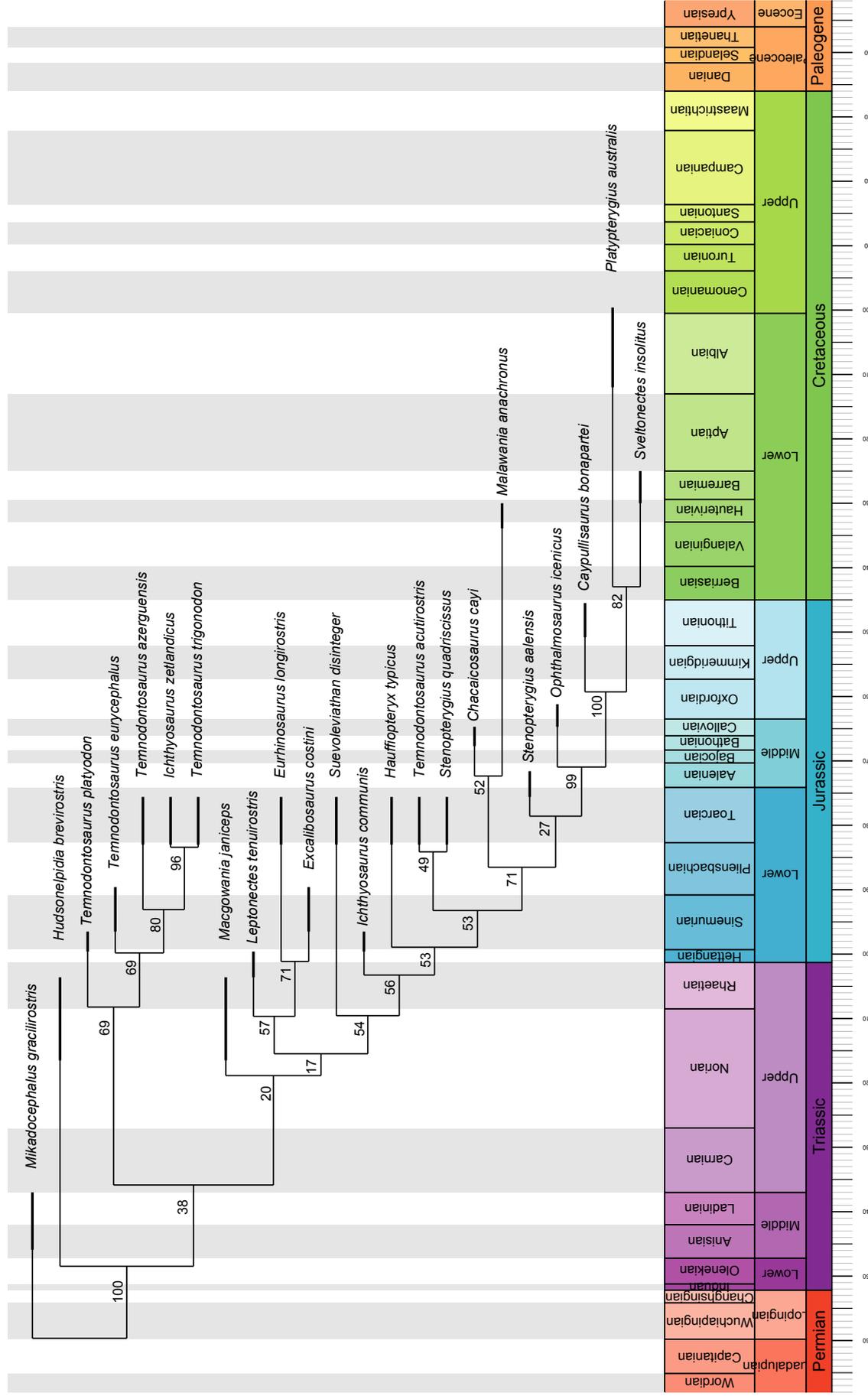


Figure 12 : Phylogénie proposée pour le clade Parvipelvia selon la méthode *bayesian inference* et calibrée sur l' échelle des temps géologiques. Les longueurs de branches ont été calculées par l' algorithme d' Hedman. Les valeurs des probabilités postérieures (en %) sont indiquées aux nœuds correspondants.

6.3 PCoA basée sur la morphologie de crânes

L'analyse en coordonnées principales comptabilise au total 6 axes principaux dont les deux premiers expliquent respectivement 41.8% et 17.8%, donc 59.6 % de la variance totale. De plus, la fonction `envfit` a permis de déterminer la contribution de chaque rapport sur les deux premiers axes. La coordonnée principale 1 représenterait principalement l'influence des rapports de la taille des fenêtres temporales et des régions post-orbitaires sur la dispersion des individus au sein de cette analyse (Tableau 4). La corrélation de ces variables avec l'axe 1 étant négative, cela signifie que les spécimens corrélés positivement à cet axe présentent une réduction du diamètre des fenêtres temporales et de la largeur de la région post-orbitaire par rapport au diamètre des orbites. La deuxième coordonnée principale semble fortement expliquer l'influence des six autres rapports sur cette dispersion, celles-ci étant toutes corrélées positivement à l'axe 2 (**N/O, N/FT, rapport orbitaire, rapport rostral, rapport du prémaxillaire, rapport préarial**) (Tableau 4).

Variables	Axe 1	Axe 2	R ²	P valeur
Rapport FT/O	-0.79838	-0.60215	0.8315	0.41667
Rapport PO/O	-0.56772	0.82322	0.9997	0.04167
Rapport N/O	-0.54413	-0.83900	0.9909	0.25000
Rapport N/FT	-0.01242	-0.99992	0.6229	0.62500
Rapport orbitaire	-0.07721	-0.99701	0.9559	0.25000
Rapport du rostre	-0.38180	-0.92424	0.9921	0.16667
Rapport prémaxillaire	-0.34263	-0.93947	0.9853	0.12500
Rapport préarial	-0.37055	-0.92881	0.9959	0.12500

Tableau 4 : Influence de chaque variable sur les axes de la PCoA donnée par la fonction `envfit` avec les p-valeurs associées.

Comme le rostre du spécimen de grand intérêt dans ce travail *Ichthyosaurus zetlandicus* n'est pas complet, une estimation de la taille de ce dernier a été effectuée sur base de sa position taxonomique et d'hypothèses phylogénétiques concernant cette espèce. Cela permet ainsi d'évaluer de manière plus précise sa relation avec les autres spécimens. Comme ce spécimen sans estimation de la taille du rostre se retrouve isolé au sein de la PCoA, si l'on ne tient compte exclusivement que de *I. zetlandicus_CAMSM_J35176_(estimation)* pour CAMSM J35176, alors les deux individus les plus éloignés au sein de la matrice de distance sont

T.trigonodon_TB_1 et M.janiceps_TMP20091210001. Les plus proches quant à eux sont les spécimens T.platyodon_SMNS17650 et T.acutirostris_R972 (annexe 13).

La PCoA (Figure 13) met tout d'abord en évidence le fait qu'en plus d'une dispersion apparente, les spécimens de la famille Temnodontosauridae montrent une corrélation négative ou nulle avec l'axe 1 à l'exception de *T. platyodon NHMUKR311*, faiblement corrélé positivement à celui-ci. Au sein de cette famille, les deux spécimens de *T. trigonodon* possèdent les valeurs les plus faibles concernant cette coordonnée principale 1 et sont donc caractérisés par des fenêtres supratemporales et une région post-orbitaire de grande taille par rapport aux orbites. De plus, trois spécimens du genre *Temnodontosaurus* : *T.acutirostris_R972*, *T.platyodon_SMNS17650* et *I.zetlandicus_CAMSM_J35176_(estimation)*, relativement proches, semblent former un ensemble avec assez distinct du reste des spécimens de l'analyse avec *S.quadricissus_TU904*. Cela montre d'une part qu'*I. zetlandicus*, classé comme synonyme de *T. acutirostris*, posséderait de nombreuses similarités morphométriques au niveau crânien avec ce dernier et d'autre part, que le spécimen adulte de *T. platyodon* se retrouve assez éloigné des formes juvéniles que sont les spécimens *NHMUKR311* et *NHMUK43971*, ces dernières étant assez proches entre elles. L'estimation de la taille du rostre d'*Ichthyosaurus zetlandicus* a ainsi permis de rapprocher celui-ci du reste des espèces du genre. Son éloignement initial dans la PCoA serait donc dû à un manque de données le concernant plutôt qu'à des différences morphométriques avec le reste des espèces référées à *Temnodontosaurus*. Les deux derniers spécimens, à savoir *I.communis_NHMUKPVR1162* et *M.janiceps_TMP20091210001* sont quant à eux corrélés positivement à l'axe 1, comme *S.quadricissus_TU904* et sont tous les deux très proches.

Analyse en coordonnées principales

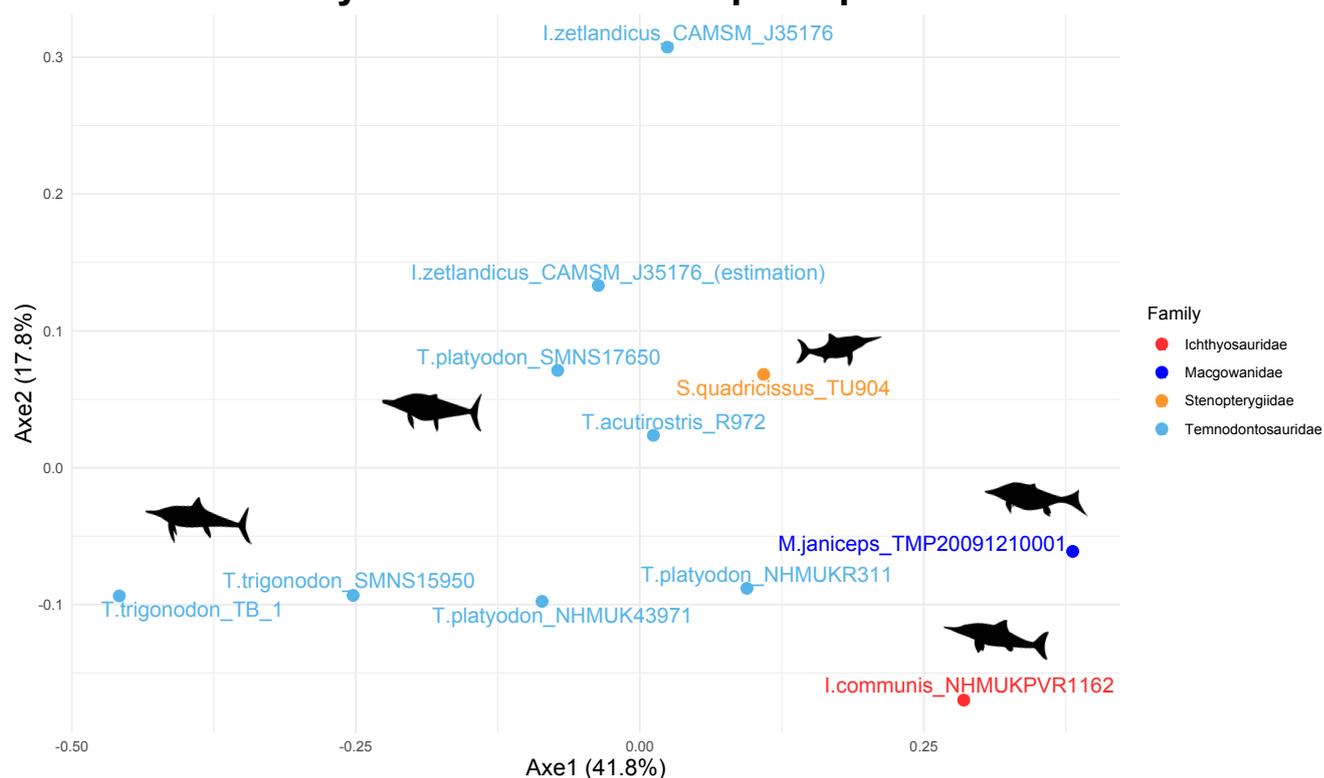


Figure 13 : PCoA basée sur les spécimens du tableau 2, en y intégrant le spécimen CAMSM J35176 dont les longueurs du rostre et de la mâchoire ont été estimées. L'analyse est basée sur le calcul des rapports définis au sein du tableau 1.

6.4 Analyse en cluster

Le dendrogramme (Figure 14), illustrant également les relations de distances entre les spécimens, permet de ségréger ces derniers en trois groupes distincts. Le premier est tout d'abord constitué des trois espèces du genre *Temnodontosaurus* bien séparées des autres, à savoir *T.acutirostris_R972*, *T.platyodon_SMNS17650* et *I.zetlandicus_CAMSM_J35176_(estimation)*, comme cité précédemment. Au sein de ce noyau de départ viennent s'ajouter deux espèces, *S.quadricissus_TU904* et *T.platyodon_NHMKR311*.

Le deuxième groupe présent dans le dendrogramme est seulement composé des deux spécimens *I.communis_NHMKPVR1162* et *M.janiceps_TMP20091210001*. Ce résultat concorde avec les observations faites lors de la découverte de l'espèce *Macgowania janiceps*. En effet, ce dernier partagerait des caractéristiques communes avec des formes du Jurassique inférieur, si bien qu'il fut initialement intégré au genre *Ichthyosaurus* (McGowan, 1996b). Il n'est donc pas étonnant de voir un cluster exclusivement composé de ces deux spécimens.

Le troisième groupe est exclusivement formé par des espèces appartenant au genre d'intérêt. Ce groupement reprend les deux spécimens de *T. trigonodon* ainsi que le spécimen *T.platyodon_NHMUK43971*. *T.trigonodon_SMNS15950* et *T.trigonodon_TB_1* ne sont pas les spécimens les plus proches au sein de ce groupe puisque *T.trigonodon_SMNS15950* et *T.platyodon_NHMUK43971* semblent plus proches. La position de ce dernier spécimen montre que l'espèce *T. platyodon* est assez éparpillée au sein du dendrogramme. En effet, les deux autres spécimens sont également éloignés au sein du premier groupe.

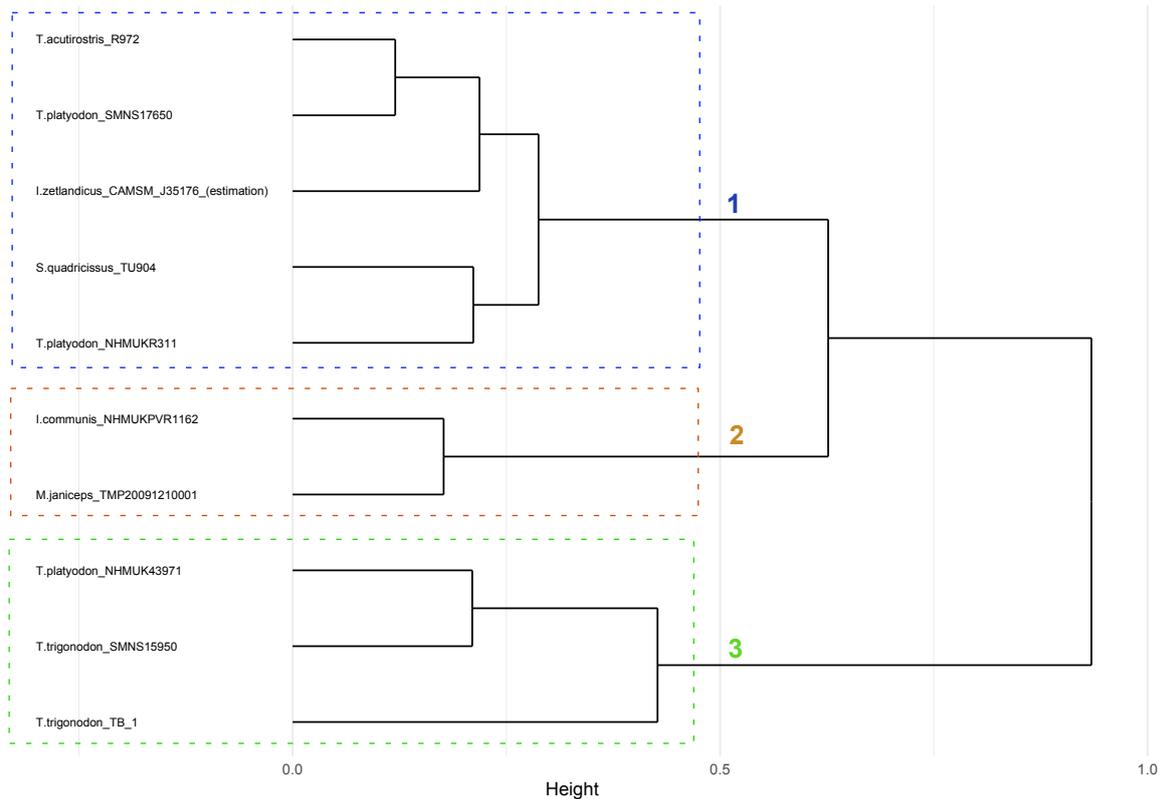


Figure 14 : Analyse par dendrogramme en cluster basée sur le calcul des rapports définis au sein du tableau 1. Les valeurs représentent les différents clusters présents dans dendrogramme.

7. Discussion

L'étude descriptive des deux spécimens d'intérêt, appartenant *Ichthyosaurus zetlandicus* permet principalement d'actualiser la diagnose de cette espèce par l'ajout de caractères ou par modifications de descriptions déjà réalisées au préalable sur l'holotype CAMSM J3576 (Lydekker, 1889 ; Seeley, 1880). Ensuite, l'analyse phylogénétique permet quant à elle de redéfinir sa position au sein du clade Ichthyopterygia et de préciser sa relation avec *Temnodontosaurus*.

Considérée initialement comme une espèce à part entière par Seeley (1880), la comparaison avec *T. acutirostris* arriva assez rapidement et selon l'époque, les seuls caractères permettant de les distinguer furent les formes du rostre et des fenêtres supratemporales (Lydekker, 1889). Par la suite, *I. zetlandicus* fut caractérisé comme synonyme de *T. acutirostris*, principalement sur base du fait qu'ils provenaient du Toarcien de la même localité (Whitby, Angleterre) et sans prendre en compte d'éventuelles différences entre des rapports mesurés (e.g : rapport N/O) (Maisch, 2010 ; McGowan, 1974, McGowan & Motani, 2003). Cependant, la position systématique de *T. acutirostris* n'est actuellement pas claire et a beaucoup varié au cours du temps. Décrite par Owen (1840), elle fut intégrée dans divers genres tels que *Leptopterygius*, *Leptonectes*, *Stenopterygius* ou encore *Temnodontosaurus* (Hungerbühler & Sachs, 1996, Maisch & Matzke, 2000 ; McGowan, 1974). Selon McGowan (1974) l'hypothèse la plus probable serait l'intégration de *T. acutirostris* au sein de *Stenopterygius* et la seule différence entre avec *S. quadriscissus* serait la taille, *T. acutirostris* étant, trois fois plus petite, sur base de la longueur des mâchoires. Cependant, l'holotype de *T. acutirostris* aurait été perdu (McGowan, 1974). Cela aurait eu pour conséquence l'ajout d'une incertitude supplémentaire. Il se trouve que l'holotype de *T. acutirostris* fut en réalité relocalisé au Musée d'histoire naturelle de Londres dans un état endommagé (Chapman & Doyle, 2002). Actuellement, cette espèce est référée au genre *Temnodontosaurus* (McGowan & Motani, 2003). Cependant, un doute persiste quant à son insertion au sein de ce clade (Maisch, 2010). En effet, *T. acutirostris* posséderait des caractères crâniens plaidant pour son intégration à *Temnodontosaurus* mais dans ce cas, la configuration des nageoires pectorales représenterait une autapomorphie parmi ce genre (Maisch, 2010). Selon Maisch (2010), comme cette espèce ne fut trouvée qu'en Grande-Bretagne, il se pourrait qu'elle forme un genre à part entière et actuellement non défini.

Les résultats des analyses phylogénétiques vont à l'encontre de l'inférence selon laquelle *I. zetlandicus* représenterait un synonyme de *T. acutirostris*. Ces deux espèces sont relativement éloignées dans l'ensemble des topologies présentées. *Temnodontosaurus acutirostris* apparaît effectivement comme plus dérivé par rapport aux autres membres de *Temnodontosaurus*. Le fait que les arbres *consensus strict* (annexe 4) et en *bayesian inference* placent *T. acutirostris* espèce comme OTU frère de *S. quadriscissus* et que l'analyse en parcimonie et poids impliqués l'intègre également dans le genre *Stenopterygius* est un argument en faveur de l'hypothèse de McGowan (1974). La distinction avec les autres membres de *Temnodontosaurus* s'explique majoritairement par la morphologie des coracoïdes et des

nageoires pectorales. Les nageoires de *T. acutirostris* sont marquées principalement par l'ajout d'un doigt supplémentaire par rapport aux autres espèces de *Temnodontosaurus*, une bifurcation des éléments au niveau du 4^{ième} doigt, par l'absence d'un espace entre le radius et l'ulna (Lydekker, 1889) tandis que celles des autres espèces ne possèdent pas ces caractères plus dérivés.

Concernant *I. zetlandicus*, ce dernier occupe une position plus basale que *T. acutirostris* et se retrouve au sein du clade *Temnodontosaurus*. Chaque analyse confirme sa relation phylogénétique avec *T. trigonodon*. Celle-ci semble très stable (valeur de crédibilité de 96% en *bayesian inference*) malgré une faible valeur de support de Bremer au sein de l'arbre *consensus* (étant de 1). Cette stabilité proviendrait de caractères autapomorphiques propres à ce clade au sein de *Temnodontosaurus* et même du reste du clade Ichthyopterygia. Les trois derniers caractères de la matrice, à savoir la présence de crêtes pariétales, de crêtes médio-latérales ainsi qu'un jugal se terminant postérieurement par une émargination, permettent clairement de les regrouper, puisqu'aucune autre espèce de la matrice ne possède ceux-ci. Il semble donc qu'*I. zetlandicus* et *T. trigonodon* soient très proches phylogénétiquement.

Comme le spécimen CAMSM J35176 est plus complet et mieux conservé que TU885, une comparaison a donc été réalisée avec différents spécimens de *T. trigonodon* dont les deux premiers sont ceux présents dans l'analyse en coordonnées principales. Le spécimen SMNS15950 (annexe 15, planche II) est pratiquement complet et provient du musée d'histoire naturelle de Stuttgart, Allemagne. Outre les trois autapomorphies citées plus haut, ces deux individus partagent de nombreuses autres caractéristiques communes. Premièrement au niveau du rostre, les deux spécimens sont caractérisés par un maxillaire très allongé antérieurement ainsi que par un lacrymal large dont la partie dorsale est assez bien développée. Antérieurement, le jugal recouvre quant à lui la partie postérieure du maxillaire pour arriver au contact du prémaxillaire au niveau de la narine où son extrémité est digitée. De plus, d'autres synapomorphies sont également visibles sur la face dorsale des deux crânes. En effet, ces spécimens possèdent des frontaux assez petits, lancéolés, recouverts postérieurement par des processus des pariétaux.

L'holotype de *T. trigonodon* TB1, deuxième individu utilisé pour cette comparaison, permet également de discerner de nouveaux éléments non visibles sur le spécimen SMNS15950. Ainsi, comme chez CAMSM J35576, le basioccipital posséderait également une entaille au niveau de la partie ventrale de l'aire extracondylaire du basioccipital et les postfrontaux semblent recouverts antérieurement par des processus digités des nasaux. Toujours concernant les postfrontaux, la présence des crêtes médio-latérales vient renforcer l'utilité de cette particularité comme caractère permettant de regrouper les deux espèces. Cependant, un élément jamais observé chez SMNS15950 et CAMSM J35576 mais bien présent chez TB1 est un chevauchement du jugal par la partie ventrale du lacrymal.

Ensuite, le spécimen WRZD 443 provenant du Werkforum Rohrbach Zement Dotternhausen, Germany, posséderait une architecture de la région post-orbitaire fortement similaire à celle de CAMS J35576, marquée à nouveau par un jugal caractérisé postérieurement par cette émargination, par un squamosal triangulaire ainsi que par une absence de contact entre le supratemporal et le postorbitaire (Maisch & Hungerbühler, 2001).

Finalement, le dernier spécimen MB.R.2878.3 décrit par Maisch (2002) comporte des éléments du l'arrière-crâne. *Ichthyosaurus zetlandicus* et ce dernier possèdent des opisthotiques marqués par des processus paroccipitalis courts et robustes, des stapèses dont le shaft, également robuste et concave au niveau des deux bords, est directement prolongé par la tête médiale très massive. Malgré tout, une différence importante est visible au niveau du basisphénoïde. Le spécimen MB.R.2878.3 posséderait deux foramens carotidiens subdivisés par le parasphénoïde tandis qu'un seul foramen est présent chez TU885 et aucun n'est visible chez CAMSM J3576. L'existence d'une paire de foramens carotidiens représente un caractère partagé seulement par *Temnodontosaurus*, au sein de Neoichthyosauria, et les ichtyosaures du Trias moyen et supérieur (Maisch, 2002 ; Maisch & Matzke, 2000). La présence d'un seul foramen chez *I. zetlandicus* offre ainsi plusieurs informations intéressantes. La première est son intégration au clade Neoichthyosauria (comme en témoigne les analyses phylogénétiques). La seconde est que ce caractère permettrait de le distinguer de *T. trigonodon*. Enfin, l'intégration de cette espèce dans *Temnodontosaurus* pourrait signifier qu'au sein de ce genre, le caractère relatif au jumelage ou non des foramens carotidiens pourrait être polymorphique.

Par comparaison avec les spécimens IRSNB R122 et IRSNB R123, auparavant décrits en détail (Godefroit, 1993), de nombreuses dissemblances distingueraient *I. zetlandicus* et *T. platyodon*. Premièrement, la partie postérieure du jugal du spécimen IRSNB R123 serait assez différente de celle de CAMSM J35176 et ne serait pas marquée par la présence de cette émargination caractéristique. Le lacrymal apparaît moins massif et son bord dorsal ne semble pas former l'entièreté du bord postérieur de la narine. Concernant le basioccipital, sa surface extracondylaire ne serait ni aussi développée ventralement ni marquée à ce niveau par une encoche. De plus, il apparaît que ses facettes d'articulations seraient plus développées que chez TU885 ou CAMSM J35176. Finalement, une dernière différence assez importante est la présence d'une paire de foramens carotidiens sur le basisphénoïde du spécimen IRSNB R123 alors qu'*I. zetlandicus* n'en aurait à priori qu'un seul.

Ces différentes comparaisons indiquent vraisemblablement que les formes et agencements de nombreuses structures osseuses tendent à être communs entre *I. zetlandicus* et *T. trigonodon*, permettant d'inférer sur le fait que ces espèces doivent être très proches. Cependant, la taille des crânes et structures osseuses de ceux-ci diffèrent largement. Les crânes des spécimens appartenant à *T. trigonodon* mesurent plus d'1.5m tandis que l'estimation de la longueur du rostre de l'holotype d'*I. zetlandicus* nous permet d'envisager une taille approximative ne dépassant pas le mètre (Tableau 5). Le spécimen TB1 est effectivement beaucoup plus imposant que CAMSM J35176 puisque la longueur de la mâchoire du premier est de plus d'1.9m alors que celle du second n'est que 990mm. Cette tendance se marque de la même manière également

pour le diamètre des orbites, fenêtres supratemporales et narines. Les dimensions sont donc nettement plus importantes chez les deux spécimens de *T. trigonodon* que chez *I. zetlandicus*.

Des différences sont également mises en évidence par l'analyse en coordonnées principales. Le spécimen CAMSM J35176 se trouve effectivement assez éloigné des deux spécimens de *T. trigonodon* et par contre, nettement plus proche de *T. acutirostris*. Bien que certains rapports calculés pour *I. zetlandicus* ne sont que des estimations dues à l'état incomplet de son rostre, cette tendance se révèle être une nouvelle preuve appuyant l'hypothèse de deux espèces distinctes. De plus, un des rapports permettant de discriminer *I. zetlandicus* de *T. trigonodon* est celui calculé entre la longueur de la région postorbitaire et le diamètre de l'orbite (**PO/O**). En effet, sa valeur pour CAMSM J35176 est de 0.53 alors que celles de SMNS15950 et de TB1 valent respectivement 0.81 et 0.94. Cependant, vu la distance assez importante entre le spécimen adulte de *T. platyodon*, SMNS17650 et les deux spécimens juvéniles de cette espèce, NHMUK43971 et NHMUKR311, l'hypothèse qu'*I. zetlandicus* soit une forme juvénile n'est pas à exclure, bien que les arrière-crânes de TU885 et CAMSMS J35176 sont marqués par de l'os mature et non du cartilage, suggérant la maturité ostéologique (Fischer, conversation personnelle ; Kear & Zammit 2014).

Concernant *T. acutirostris*, sa faible distance avec *S. quadriscissus* au sein de cette analyse confirmerait la relation inférée par McGowan (1974) et mise en évidence par les analyses phylogénétiques, stipulant que ces deux espèces sont assez proches morphologiquement et phylogénétiquement. Ainsi, la morphologie des nageoires pectorales, des coracoïdes ainsi que la morphologie du crâne apparaissent comme des critères permettant de classer *T. acutirostris* dans *Stenopterygius*. Cependant, le fait que ce dernier soit plus proche de SMNS17650 que du spécimen TU904 dans l'analyse en cluster vient nuancer l'affirmation de cette hypothèse et la présence de TU904 dans le premier cluster suggère que les morphologies crâniennes des genres *Stenopterygius* et *Temnodontosaurus* seraient relativement proches. Le rapprochement d'espèces appartenant à *Stenopterygius* et *Temnodontosaurus* au sein de la PCoA ainsi que dans l'analyse en cluster met en évidence un important effet de convergences évolutives au niveau crânien, le résultat étant une architecture globalement similaire entre des clades phylogénétiquement éloignés. L'analyse en cluster met également en évidence la dispersion de *Temnodontosaurus* dans deux clades distincts et relativement bien séparés. Le résultat paraît surprenant dans la mesure où les spécimens du genre paraissent plus proches d'*I. communis* et de *M. Janiceps* que de *T. trigonodon*. Il semble donc que la taille démesurée des structures crâniennes de *T. trigonodon* suffise à le séparer du reste des espèces.

	TU885	CAMSM J35176	SMNS 15950	TB 1
Mesures	<i>I. zetlandicus</i>	<i>I. zetlandicus</i>	<i>T. trigonodon</i>	<i>T. trigonodon</i>
Diamètre orbite	-	204.01	250.53	304.81
Longueur fenêtre temporale	146.74	165.39	219.56	350.24
Longueur narine	-	111.51	125.92	208.53
Longueur pariétal	152.22	173.14	252.37	
Largeur lacrymal	-	51.10	96.79	111.53
Longueur prémaxillaire	-	506.79	587.829	875.20
Longueur maxillaire	-	219.26	302.21	378.88
Largeur région post-orbitaire	89.14	107.72	202.06	268.93
Longueur basisphénoïde	64.90	70.18	106.36	-
Longueur du jugal	-	346.35	512.57	593.70
Hauteur du basioccipital	102.08	-	-	-
Largeur du basioccipital	109.97	90.11	-	-
Largeur du condyle du basioccipital	78.09	65.62	-	-
Hauteur exoccipital	47.19	-	-	-
Longueur stapèse	45.41	57.27	71.02	-
Longueur rostre	-	697.55	1051.19	1341.90
Longueur mâchoire	-	990.75	1625.70	1910.61
Longueur rostre – marge ant. narine	-	544.05	831.11	1048.28

Tableau 5 : Comparaison des mesures prises sur les quatre spécimens TU885 ; CAMSM J35176 ; SMNS 15950 ; TB 1. Mesures en mm.

De manière plus générale, concernant les résultats de l'analyse cladistique, les topologies différentes des arbres témoignent de l'instabilité des relations phylogénétiques entre les néoichthyosauriens. Les positions de la plupart des OTUs fluctuent entre l'analyse en *maximum parsimony* utilisant la méthode des poids impliqués et celle réalisée en *bayesian inference*. Le calcul du support de Bremer (annexe 4) ainsi que celui des valeurs de crédibilité (figure 12) mettent en évidence que les seuls clades assez stables, sont Parvipelvia, Ophthalmosauridae, Platypterygiinae. Les deux polytomies et la quantité importante de faibles valeurs du support de Bremer au sein de l'arbre consensus en *maximum parsimony* (annexe 4) fournissent également une preuve quant à l'instabilité que peuvent avoir les positions des différents OTUs, cela étant particulièrement vrai pour les espèces basales du clade Neoichthyosauria. De plus, l'appartenance de *M. janiceps* au sein de ce dernier et son caractère plus dérivé que *Temnodontosaurus* en *bayesian inference* est un résultat assez surprenant. Le clade Neoichthyosauria ne serait par conséquent plus composé exclusivement d'espèces post-triassiques comme précisé lors de sa création (Sander, 2000). Cependant, la faible valeur de crédibilité du clade incluant *M. janiceps* remet en cause son intégration au sein des néoichthyosauriens. L'ajout de nouveaux caractères, la rédéfinition de caractères existants ainsi qu'un examen approfondi des spécimens pourraient vraisemblablement améliorer la compréhension des relations phylogénétiques entre les différents néoichthyosauriens.

Concernant le genre *Temnodontosaurus*, les différents arbres sont porteurs d'informations assez différentes. En effet, selon la méthode *maximum parsimony*, il serait polyphylétique et n'occuperait pas la position la plus basale au sein du clade Neoichthyosauria comme cela fut inféré auparavant et mis en évidence dans l'analyse en *bayesian inference* (Fischer, 2013 ; Fischer *et al.* 2016 ; Moon, 2017 ; Sander, 2000). A Dans le cas où *T. azerguensis* sortirait de ce genre et appartiendrait au clade *Thunnosauria*, cela pourrait remettre en cause l'hypothèse selon laquelle *Temnodontosaurus* formerait un des genres les plus disparates écologiquement parmi les ichtyosaures (Martin *et al.*, 2012). Cependant, la haute valeur de la crédibilité du clade constitué d'*I. zetlandicus*, *T. trigonodon* et de *T. azerguensis* en *bayesian inference* apporte une preuve pertinente quant à l'intégration de ce dernier à *Temnodontosaurus*. De plus, cette dernière méthode probabiliste contraste avec le *maximum parsimony* dans ce travail par la suggestion d'une origine monophylétique de ce genre si l'on ne tient plus compte de *T. acutirostris*.

Compte tenu des informations recueillies dans ce travail, il semblerait donc approprié de modifier les positions d'*I. zetlandicus* et de *T. acutirostris* au sein de la taxonomie des néoichthyosauriens. *Ichthyosaurus zetlandicus* n'étant vraisemblablement pas un synonyme de *T. acutirostris*, il devrait être transféré à *Temnodontosaurus* tandis que *T. acutirostris* nécessiterait d'être extrait de ce genre. Il devrait soit être placé au sein d'un genre à nomenclature ouverte qui se situerait phylogénétiquement proche de *Stenopterygius*, soit dans ce genre. A propos d'*I. zetlandicus*, un élément important à mentionner est que la découverte d'un spécimen hors Angleterre permet d'élargir son aire de répartition puisque cette espèce n'avait été retrouvée auparavant que dans ce pays (Seeley, 1880).

Un dernier point intéressant à noter concerne le changement de position de CAMSM J35176 lorsque la longueur de son rostre est estimée au sein de la PCoA. Sans cette estimation, le spécimen se retrouve isolé des autres et cet éloignement pourrait conduire à de mauvaises interprétations quant à son intégration ou non à *Temnodontosaurus*. Cet exemple souligne donc le problème lié à la conservation partielle de certains matériaux fossiles et sur de potentiels biais que cette fragmentation peut engendrer concernant la dispersion des espèces (Butler *et al.*, 2012). La position peu stable de *T. azerguensis* est également due à son état de conservation partiel. En effet, le peu de caractères crâniens visibles signifie que sa position phylogénétique se base principalement sur des caractères postcrâniens, caractérisés par nombreuses polymorphies au sein des néoichthyosauriens et étant ainsi peu informatifs.

8. Conclusions

La découverte dans des sédiments datant du Toarcien inférieur luxembourgeois d'un crâne fossile de grande taille d'ichtyosaure a permis de se pencher sur le genre *Temnodontosaurus*. Après examen de ce spécimen et sur base de nombreuses caractéristiques morphologiques communes, il se trouve que ce dernier appartiendrait à l'espèce *I. zetlandicus* et modifierait ainsi l'aire de répartition de ce dernier, jusqu'alors cantonné à l'Angleterre. Cette espèce, décrite par Seeley (1880) est actuellement référée comme synonyme de *T. acutirostris*, sur base de caractéristiques peu détaillées (Maish 2010, McGowan, 1974, McGowan & Motani, 2003).

Les différentes analyses phylogénétiques effectuées démontrent qu'*I. zetlandicus* et *T. acutirostris* seraient en réalité deux espèces distinctes. Bien que l'analyse en coordonnées principales et l'analyse en cluster regroupe *T. acutirostris* avec une partie des espèces de *Temnodontosaurus*, les analyses phylogénétiques mettent en évidence que cette espèce serait plus dérivée que les autres espèces du genre et appartiendrait vraisemblablement à la famille Stenopterygiidae (McGowan, 1974). Ces analyses valident la position d'*I. zetlandicus* au sein de *Temnodontosaurus* et celui-ci se placerait comme OTU frère de *T. trigonodon*. Morphologiquement très proches, ces deux espèces forment un clade distinct du reste de l'analyse par la présence de trois autapomorphies. Ce clade formerait ainsi un ensemble stable au sein de *Temnodontosaurus*. Cependant, les différences de taille ainsi que de rapports concernant principalement le diamètre des orbites, des fenêtres supratemporales et la longueur des régions post-orbitaires permettent de les distinguer.

La localisation phylogénétique de *T. acutirostris* ainsi que d'autres espèces du genre met quant à elle en évidence le caractère polyphylétique de *Temnodontosaurus* dont la position elle-même ne semble pas clairement définie au sein du clade Ichthyopterygia. En effet, les différentes méthodes d'analyses phylogénétiques fournissent des topologies d'arbre relativement différentes, la conséquence directe étant une incertitude quant aux positions relatives des différents taxa au sein de l'arbre des néoichthyosauriens. Néanmoins, les

descriptions et analyses de ce mémoire contribuent à la stabilisation de la taxonomie complexe des ichtyosaures du Jurassique inférieur.



9. Bibliographie

- Baur, G. (1887). On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. *American Naturalist*, 21, 837–840.
- Bapst, D. W. (2012). paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods Ecol. Evol.* 3: 803-807. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00223.x
- Bell, M. A. (2015). geoscale: Geological Time Scale Plotting. R package version 2.0. <https://CRAN.R-project.org/package=geoscale>
- Bell, M. A., Lloyd, G. T. (2014). strap: Stratigraphic Tree Analysis for Palaeontology. R package version 1.4. <https://CRAN.R-project.org/package=strap>
- Benson, R. B. J., Butler, R. J., Lindgren, J., & Smith, A. S. (2010). Mesozoic marine tetrapod diversity: mass extinctions and temporal heterogeneity in geological megabiases affecting the vertebrates. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277, 829–834. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1845>
- Benton MJ, Spencer PS. (1995). Fossil reptiles of Great Britain. Joint Nature Conservation Committee, Geological Review Series, Vol. 10. London: Chapman and Hall; 386 pp.
- Benton, M. J., Zhang, Q., Hu, S., Chen, Z.-Q., Wen, W., Liu, J., ... Choo, B. (2013). Exceptional vertebrate biotas from the Triassic of China, and the expansion of marine ecosystems after the Permo-Triassic mass extinction. *Earth-Science Reviews*, 125, 199–243. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2013.05.014>
- Böttcher, R. (1989). Über die Nahrung eines *Leptopterygius* (Ichthyosauria, Reptilia) aus dem süddeutschen Posidonienschiefer (Unterer Jura) mit Bemerkungen über den Magen der Ichthyosaurier. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B* (Vol. 131).
- Butler, R. J., Brusatte, S. L., Andres, B., & Benson, R. B. (2012). How do geological sampling biases affect studies of morphological evolution in deep time? A case study of pterosaur (Reptilia: Archosauria) disparity. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(1), 147-162. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01415.x>
- Caldwell, M. W. (1996). Ichthyosauria: A preliminary phylogenetic analysis of diapsid affinities. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie - Abhandlungen*, 200(3), 361–386. <https://doi.org/10.1127/njgpa/200/1996/361>
- Callaway, J. M. (1989). Systematics, phylogeny, and ancestry of Triassic ichthyosaurs. Unpublished PhD thesis, University of Rochester, 204 pp.

- Chapman, S. D. & Doyle, A. M. (2002): An Initial Investigation into the Acquisition and Conservation History of the Fossil Marine Reptile *Stenopterygius acutirostris* (OWEN) from the Upper Liassic near Whitby, Yorkshire, England. – Published online under [http://www.preparator.org/2002/chapman_ doyle/chapman_ doyle-001.htm](http://www.preparator.org/2002/chapman_doyle/chapman_doyle-001.htm)
- Chen, X., Motani, R., Cheng, L., Jiang, D., & Rieppel, O. (2014). The Enigmatic Marine Reptile *Nanchangosaurus* from the Lower Triassic of Hubei, China and the Phylogenetic Affinities of Hupehsuchia. *PLoS ONE*, 9(7), e102361.
- Cignoni, P., Callieri, M., Corsini, M., Dellepiane, M., Ganovelli, F., & Ranzuglia, G. (2008). MeshLab: an Open-Source Mesh Processing Tool. *Computing* (Vol. 1). <https://doi.org/10.2312/LocalChapterEvents/ItalChap/ItalianChapConf2008/129-136>
- Conybear, W. D. (1822). Additional notices on the fossil genera *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus*. *Transactions of the Geological Society of London* 1: 103-123.
- Delair, J. B. (1969). A history of the early discoveries of Liassic ichthyosaurs in Dorset and Somerset (1779-1835). *Proceedings of the Dorset Natural History and Archaeological Society*, 90, 1–9.
- Delsuc, F., & J P Douzery, E. (2004). Les méthodes probabilistes en phylogénie moléculaire : (2) L’approche bayésienne.
- Dick, Daniel G. , Maxwell, E. E. (2015). The evolution and extinction of the ichthyosaurs from the perspective of quantitative ecospace modelling. *Biological Conservation*, 11.
- Fischer. V., Appleby R. M., Naish, D., Listen, J., Ridding. J. B., Brindley, S., & Godefroit, P. (2013). A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters*, 9(4), 20130021. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0021>
- Fischer, V., Bardet, N., Benson, R. B. J. J., Arkhangelsky, M. S., & Friedman, M. (2016). Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nature Communications*, 7, 10825. <https://doi.org/10.1038/ncomms10825>
- Fischer, V., Cappetta, H., Vincent, P., Garcia, G., Goolaerts, S., Martin, J. E., ... Valentin, X. (2014). Ichthyosaurs from the French Rhaetian indicate a severe turnover across the Triassic – Jurassic boundary. *Naturwissenschaften*, 101, 1027–1040. <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1242-7>
- Fischer, V., Maisch, M. W., Naish, D., Kosma, R., Liston, J., Joger, U., ... Appleby, R. M. (2012). New ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European Lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic-Cretaceous boundary. *PLoS ONE*, 7(1), e29234. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029234>

- Fröbisch, N. B., Fröbisch, J., Sander, P. M., Schmitz, L., & Rieppel, O. (2013). Macropredatory ichthyosaur from the Middle Triassic and the origin of modern trophic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(4), 1393–1397. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216750110>
- Fu, W., Jiang, D., Montañez, I. P., Meyers, S. R., Motani, R., & Tintori, A. (2016). Eccentricity and obliquity paced carbon cycling in the Early Triassic and implications for post-extinction ecosystem recovery. *Scientific Reports*, 6, 27793. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/srep27793>
- Godefroit, P. (1992). Présence de *Leptopterygius tenuirostris* (Reptilia, Ichthyosauria) dans le Lias de Lorraine belge. *Bulletin de l'Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de La Terre*, 62, 163–170.
- Godefroit, P. (1993). Les grands ichthyosaures sinemuriens d' Arlon. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 63: 25-71.
- Godefroit, P. (1994). Les reptiles marins du Toarcien (Jurassique inférieur) belgo-luxembourgeois. *Mémoires Pour Servir à l'Explication Des Cartes Géologiques et Minières de La Belgique*, 39, 98.
- Godefroit, P. (1995). Biodiversité des reptiles marins du Jurassique inférieur belgo-luxembourgeois. *Bulletin de La Société Belge de Géologie*, 104(1–2), 67–76.
- Goloboff, P. A. (2014). Extended implied weighting. *Cladistics*, 30(3), 260–272. <https://doi.org/10.1111/cla.12047>
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774–786. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- Goloboff, P. A., Torres, A., & Arias, J. S. (2018). Weighted parsimony outperforms other methods of phylogenetic inference under models appropriate for morphology. *Cladistics*, 34(4), 407–437. <https://doi.org/10.1111/cla.12205>
- Hedman, M. M. (2010). Constraints on clade ages from fossil outgroups. *Paleobiology*, 36(1), 16–31. <https://doi.org/DOI: 10.1666/0094-8373-36.1.16>
- Hermoso, M., Delsate, D., Baudin, F., Le Callonnec, L., Minoletti, F., Renard, M., & Faber, A. (2014). Record of Early Toarcian carbon cycle perturbations in a nearshore environment: the Bascharage section (easternmost Paris Basin). *Solid Earth*, 5(2), 793–804. <https://doi.org/10.5194/se-5-793-2014>
- Hodges, P., Simms, M., & Page, K. (2004). 1. British Lower Jurassic stratigraphy: an introduction (pp. 28–37).
- Home, E. (1814). XXVIII. Some account of the fossil remains of an animal more nearly allied to fishes than any of the other classes of animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 104, 571–577. <https://doi.org/10.1098/rstl.1814.0029>

- Home, E. (1819). XIII. An account of the fossil skeleton of the *Proteosaurus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 109, 209–211. <https://doi.org/10.1098/rstl.1819.0015>
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F., Nielsen, R., & Bollback, J. P. (2001). Bayesian Inference of Phylogeny and Its Impact on Evolutionary Biology. *Science*, 294(5550), 2310 LP-2314. <https://doi.org/10.1126/science.1065889>
- Huene, F. R. (1922). Die ichthyosaurier des Lias und ihre zusammenhänge. Berlin: Gebrüder Borntraeger. Retrieved from <file://catalog.hathitrust.org/Record/001995915>
- J.E Martin, P. Vincent, G. Suan, T. Sharpe, P. Hodges, M. Williams, C. Howells, V. F. (2015). A mysterious giant ichthyosaur from the lowermost Jurassic of Wales. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60(4), 837–842.
- Jenkyns, H. C. (1988). The early Toarcian (Jurassic) anoxic event; stratigraphic, sedimentary and geochemical evidence. *American Journal of Science*, 288(2), 101–151. <https://doi.org/10.2475/ajs.288.2.101>
- Ji, C., Jiang, D.-Y., Motani, R., Rieppel, O., Hao, W.-C., & Sun, Z.-Y. (2016). Phylogeny of the Ichthyopterygia Incorporating Recent Discoveries from South China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(1). Retrieved from <https://doi.org/10.1080/02724634.2015.1025956>
- Jiang, D.-Y., Motani, R., Huang, J.-D., Tintori, A., Hu, Y.-C., Rieppel, O., ... Zhang, R. (2016). A large aberrant stem ichthyosauriform indicating early rise and demise of ichthyosauromorphs in the wake of the end-Permian extinction. *Scientific Reports*, 6, 26232. <https://doi.org/10.1038/srep26232>
- Johnson, M. M., Young, M. T., Brusatte, S. L., Thuy, B., & Weis, R. (2018). A catalogue of teleosauroids (Crocodylomorpha: Thalattosuchia) from the Toarcian and Bajocian (Jurassic) of southern Luxembourg. *Historical Biology*, 1–16. <https://doi.org/10.1080/08912963.2018.1427090>
- Kear, B. P., & Zammit, M. (2014). In utero foetal remains of the Cretaceous ichthyosaurian *Platypterygius*: ontogenetic implications for character state efficacy. *Geological Magazine*, 151(1), 71–86. <https://doi.org/10.1017/S0016756813000113>
- Kiprijanoff, V.A. (1881): Studien über die fossilen Reptilien Russlands. I. Theil: Gattung Ichthyosaurus KÖNIG aus dem severischen Sandstein oder Osteolith der Kreide-Gruppe. – Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St Pétersbourg, (7), 28: 1–103.
- Li, J. L., J. Liu, and C. Li. (2001). Triassic marine reptiles from China. *Albertiana* 26:19-23.
- Lingham-Soliar, T., & Plodowski, G. (2007). Taphonomic evidence for high-speed adapted fins in thunniform ichthyosaurs. *Naturwissenschaften*, 94, 65–70.

- Lloyd G. T., D. W. Bapst D. W., Friedman M., K. E. Davis K. E. (2016). Probabilistic divergence time estimation without branch lengths: dating the origins of dinosaurs, avian flight and crown birds. *Biology Letters*, 12(11), 20160609. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0609>
- Lomax, D. R., Evans, M., & Carpenter, S. (2018). An ichthyosaur from the UK Triassic – Jurassic boundary: A second specimen of the leptonectid ichthyosaur *Wahlisaurus massarae* Lomax 2016. *Geological Journal*, 1–8. <https://doi.org/10.1002/gj.3155>
- Lydekker, R. (1888). Note on the classification of the Ichthyopterygia with a notice of two new species. *Geological Magazine Third Series*, 5, 309–314.
- Lydekker, R. (1889). Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in British Museum (Natural History). Part II. containing the orders Ichthyopterygia and Sauropterygia. London: Printed by Orders of the Trustees of the British Museum, London.
- Maddison, W. P. and D.R. Maddison. (2018). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.51 <http://www.mesquiteproject.org>
- Maisch, M. W. (1998). A new ichthyosaur genus from the Posidonia Shale (Lower Toarcian, Jurassic) of Holzmaden, SW-Germany with comments on the phylogeny of post-Triassic ichthyosaurs. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie, Abhandlungen*, 209(1), 47–78.
- Maisch, M. W. (2002). A braincase of *Temnodontosaurus* cf. *trigonodon* (von THEODORI, 1843) (Ichthyosauria) from the Lower Jurassic of Germany.pdf. *Geologica et Palaeontologica*, 36, 115–122.
- Maisch, M. W. (2010). Phylogeny, systematics, and origin of the Ichthyosauria – the state of the art. *Palaeodiversity*, 3, 151–214.
- Maisch, M. W., Hungerbühler, A. (1997). Revision of *Temnodontosaurus nuertingensis* (v. HUENE, 1931), a large ichthyosaur from the Lower Pliensbachian (Lower Jurassic) of Nürtingen, South Western Germany. *Stuttgarter Beiträge Zur Naturkunde*, 248, 1–11.
- Maisch, M. W., & Hungerbühler, A. (2001). New evidence for a discrete supratemporal bone in the Jurassic Ichthyosaur *Temnodontosaurus*. *Historical Biology*, 15, 335–345.
- Maisch, M. W., & Matzke, A. T. (2000). *The Ichthyosauria*. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B* (Vol. 298).
- Martin, Jeremy E. , Fischer, V. , Vincent, P. , Suan, G. (2012). A longirostrine *Temnodontosaurus* (ichthyosauria) with comments on Early Jurassic ichthyosaur niche partitioning and disparity. *Palaeontology*, 55(5), 995–1005.
- Massare, J. A., & Callaway, J. M. (1990). The affinities and ecology of Triassic ichthyosaurs. *Geological Society of America Bulletin*, 102(4), 409–416. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1990\)102<0409](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1990)102<0409)

- Mazin, J.-M. (1981). *Grippia longirostris* Wiman, 1929, un Ichthyopterygia primitif du Trias inférieur du Spitsberg. *Bulletin de la Muséum National de Histoire Natural, Paris*, 3, 317–348.
- Mazin, J.-M. (1982). Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. *Geobios*, 6, 85–98.
- McGowan, C. (1972). Evolutionary trends in longipinnate ichthyosaurs, with particular reference to the skull and forefin. *Life Sciences Contributions Toronto : Royal Ontario Museum*, 83: 1-38. Retrieved from <https://www.biodiversitylibrary.org/item/111449>
- McGowan, C. (1974). A Revision of the Longipinnate Ichthyosaurs of the Lower Jurassic of England , with Descriptions of Two New Species (Reptilia : Ichthyosauria). *Life Sciences Contributions*, 97, 1–37.
- McGowan, C. (1991). An ichthyosaur forefin from the Triassic of British Columbia exemplifying Jurassic features. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 28(10), 1553–1560.
- McGowan, C. (1994). *Temnodontosaurus risor* is a juvenile of *T. platyodon* (Reptilia : Ichthyosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(4), 472–479. <https://doi.org/10.1080/02724634.1995.10011573>
- McGowan, C. (1996a). Giant ichthyosaurs of the Early Jurassic. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 33, 1011–1021.
- McGowan, C. (1996b). The taxonomic status of *Leptopterygius* Huene, 1922 (Reptilia : Ichthyosauria). *Canadian Journal of Earth Sciences*, 33, 439–443.
- McGowan, C., & Motani, R. (2003). *Handbook of Paleoherpetology. Part8. Ichthyopterygia.*
- Moon, B. C. (2017). A new phylogeny of ichthyosaurs Reptilia Diapsida. *Journal of Systematic Palaeontology*, 17(2), 129–155.
- Motani, R. (1999). Phylogeny of the Ichthyopterygia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(3), 473–496. <https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011160>
- Motani, R. (2000). Jurassic Seas. *Scientific American*, 53–59.
- Motani, R. (2005). Evolution of Fish-Shaped Reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in Their Physical Environments and Constraints. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 33, 395–420. <https://doi.org/10.1146/annurev.earth.33.092203.122707>
- Motani, R. (2009). The evolution of marine reptiles. *Evolution: Education and Outreach* 2:224-235
- Motani, R., Jiang, D.-Y., Chen, G.-B., Tintori, A., Rieppel, O., Ji, C., & Huang, J.-D. (2015). A basal ichthyosauriform with a short snout from the Lower Triassic of China. *Nature*, 517, 485–488. <https://doi.org/10.1038/nature13866>
- Motani, R., Minoura, N., & Ando, T. (1998). Ichthyosaurian relationships illuminated by new primitive skeletons from Japan. *Nature*, 393, 255–257.

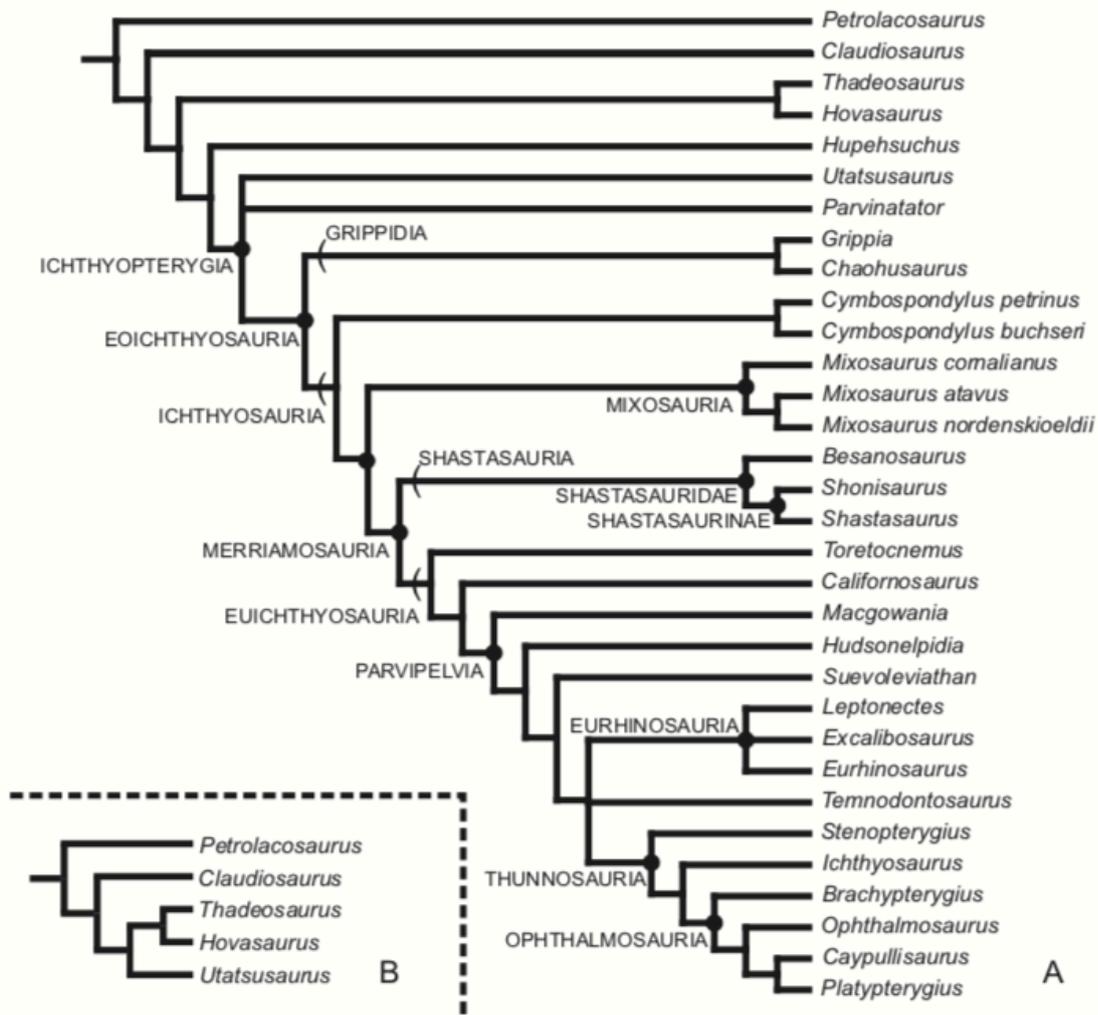
- Motani, R., Jiang, D., Tintori, A., Ji, C., & Huang, J. (2017). *Pre-versus post-mass extinction divergence of Mesozoic marine reptiles dictated by time-scale dependence of evolutionary rates*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* (Vol. 284). <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0241>
- Mount, D. W. (2008). Maximum Parsimony Method for Phylogenetic Prediction. CSH Protocols, 2008, pdb.top32. <https://doi.org/10.1101/pdb.top32>
- O'Sullivan, M., & Martill, D. M. (2017). The taxonomy and systematics of *Parapsicephalus purdoni* (Reptilia: Pterosauria) from the Lower Jurassic Whitby Mudstone Formation, Whitby, U.K. *Historical Biology*, 29(8), 1009–1018.
- Owen, R. (1840). Report on British fossil reptiles. Part I. – Report of the British Association for the Advancement of Science, Birmingham, 9: 43–126.
- Owen, R. (1859). On the orders of fossil and recent Reptilia, and their distribution in time. Report of the British Association for the Advancement of Science, 29, 153–166.
- Owen, R. (1881). A Monograph of the Fossil Reptilia of the Liassic Formations. Part III. Palaeontographical Society, London. (Ichthyopterygia, pp. 83-134.)
- Paradis E. & Schliep K. (2018). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* xx: xxx-xxx.
- Powell, J. (2010). Jurassic sedimentation in the Cleveland Basin: A review. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 58, 21–72. <https://doi.org/10.1144/pygs.58.1.278>
- Röhl, H.-J., Schmid-Röhl, A., Oschmann, W., Frimmel, A., & Schwark, L. (2001). The Posidonia Shale (Lower Toarcian) of SW-Germany: an oxygen-depleted ecosystem controlled by sea level and palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165(1), 27–52. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(00\)00152-8](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00152-8)
- Sælen, G., Tyson, R. V, Telnæs, N., & Talbot, M. R. (2000). Contrasting watermass conditions during deposition of the Whitby Mudstone (Lower Jurassic) and Kimmeridge Clay (Upper Jurassic) formations, UK. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 163(3), 163–196. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(00\)00150-4](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(00)00150-4)
- Sander, P. M. (2000). Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Palaontologische Zeitschrift*, 7(1/2), 1–35.
- Seeley, H. G. (1880): On the skull of an *Ichthyosaurus* from the Lias of Whitby, apparently indicating a new species (*I. Zetlandicus*, SEELEY), preserved in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. – *The Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 36: 635–647.
- Smith, M. R. (2019). Bayesian and parsimony approaches reconstruct informative trees from simulated morphological datasets. *Biology Letters*, 15(2), 20180632. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0632>

- Thorne, P. M., Ruta, M., & Benton, M. J. (2011). Resetting the evolution of marine reptiles at the Triassic-Jurassic boundary. *PNAS*, *108*(20), 8339–8344. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018959108>
- Vincent, P., Weiss, R., Kronz, G., & Delsate, D. (2017). *Microcleidus melusinae*, a new plesiosaurian (Reptilia, Plesiosauria) from the Toarcian of Luxembourg. *Geological Magazine*, *156*(1), 99–116. <https://doi.org/DOI: 10.1017/S0016756817000814>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wickham, H. and Bryan, J.(2019). *readxl: Read Excel Files*. R package version 1.3.1. <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>
- Wickham, H., Hester, J., and Chang, W. (2019). *devtools: Tools to Make Developing R Packages Easier*. R package version 2.1.0. <https://CRAN.R-project.org/package=devtools>

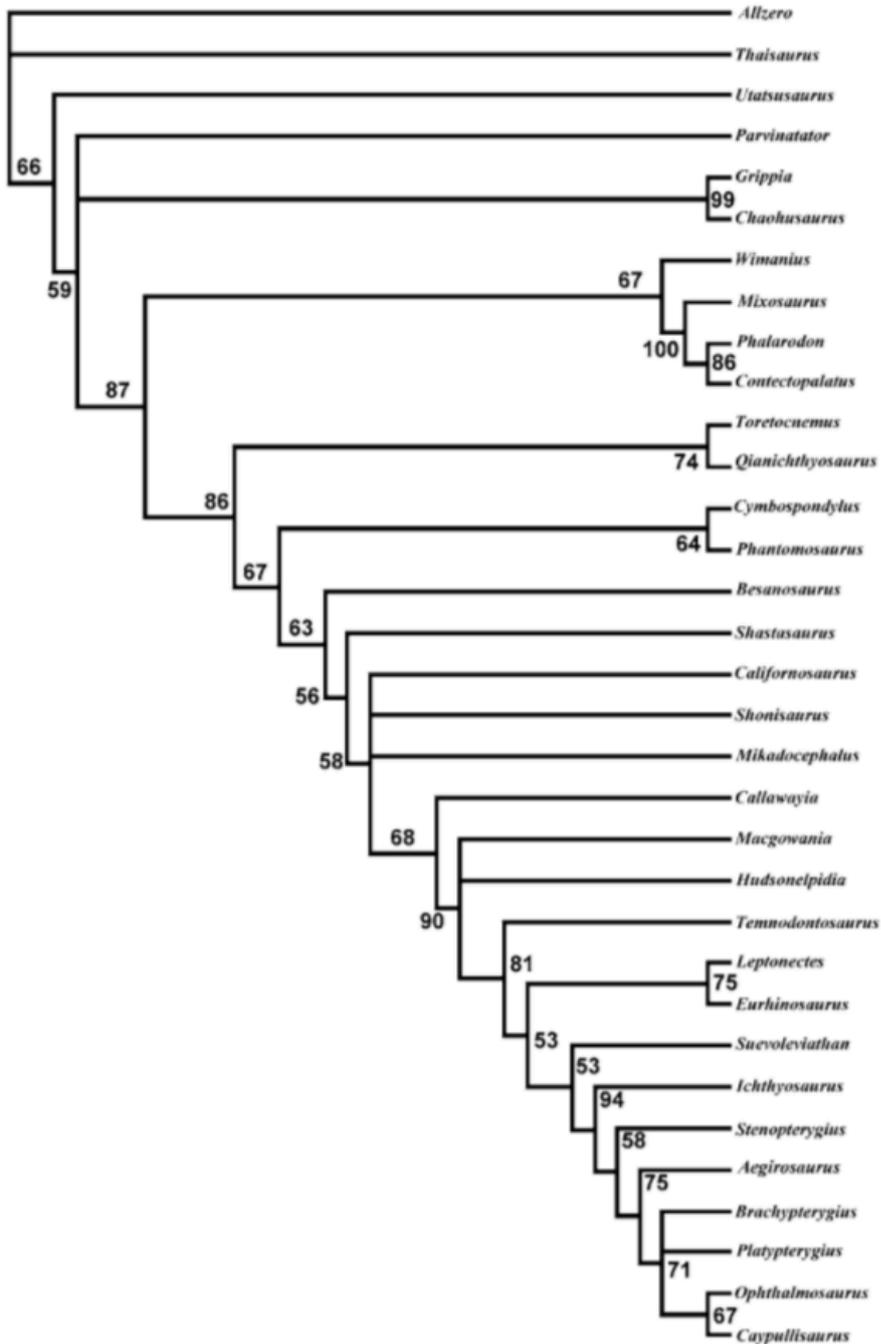
Annexes

Annexe 1 : Phylogénies du clade Ichthyopterygia mentionnées.

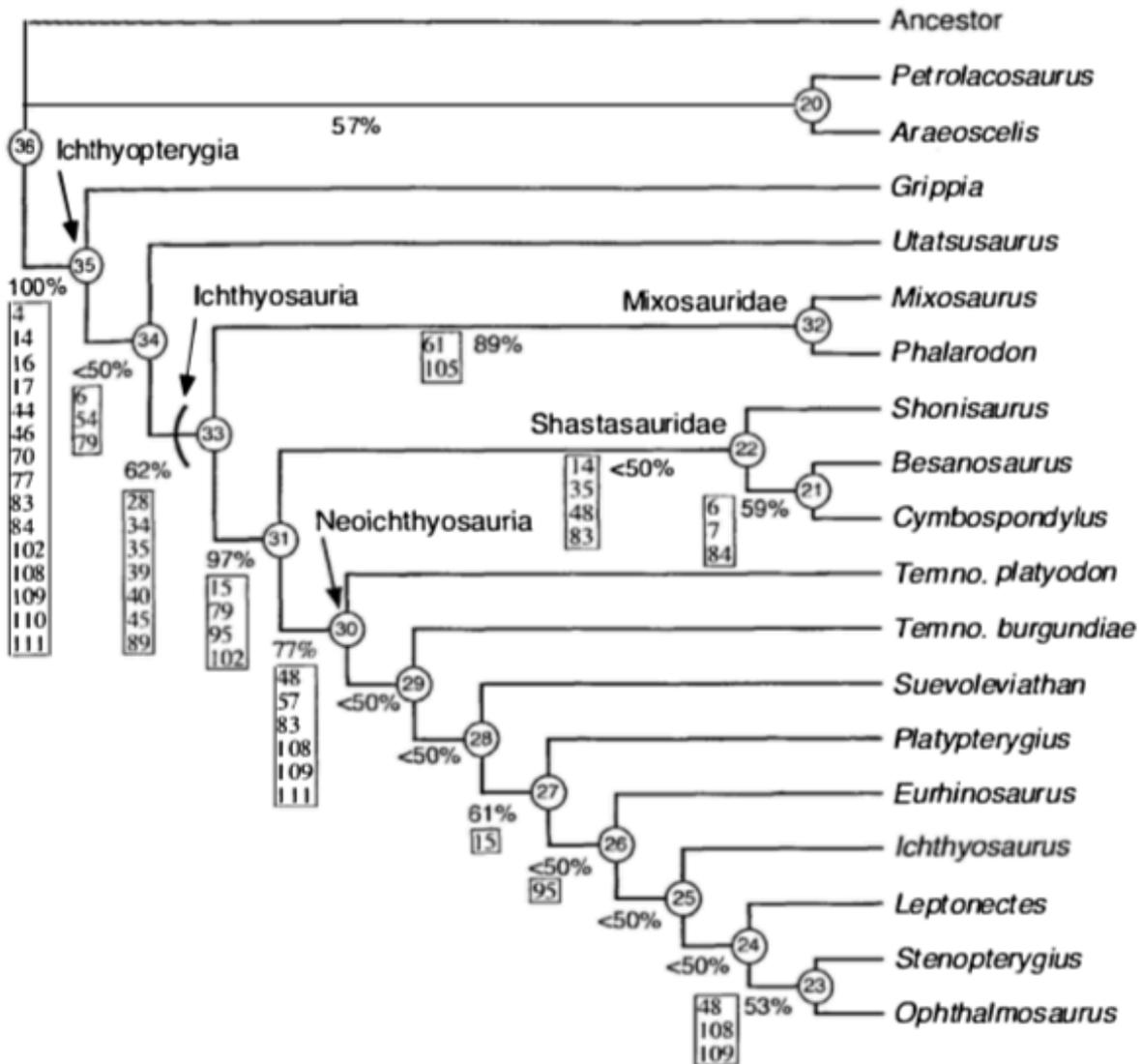
a) Phylogénie proposée par Motani (1999).



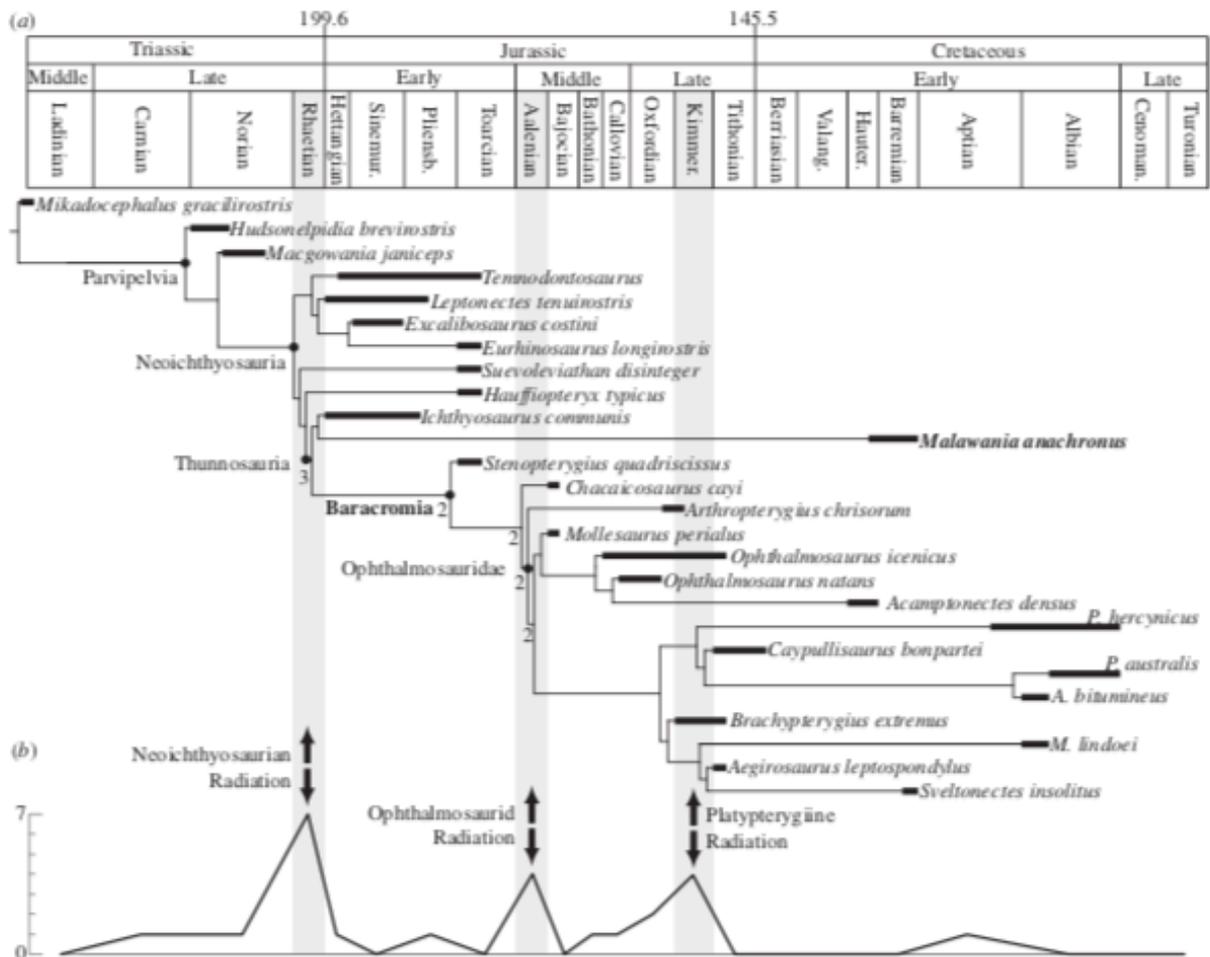
b) Phylogénie proposée par Maisch & Matzke (2000). Les valeurs chiffrées représentent les valeurs de bootstrap de chaque clade.



c) Phylogénie proposée par Sander (2000). Les pourcentages représentent les valeurs de bootstrap de chaque nœud tandis que les nombres encadrés représentent les numéros des synapomorphies de chaque clade.



d) Phylogénie proposée par Fischer et al. (2013). Les valeurs du support de Bremer supérieures à 1 sont affichées aux branches correspondantes. La cladogénèse du dessous indique les trois radiations du clade Parvipelviens aux étages correspondants.



Annexe 3 : Caractères de la matrice avec description des différents états. Voir Fischer *et al.* (2016) pour plus de précision.

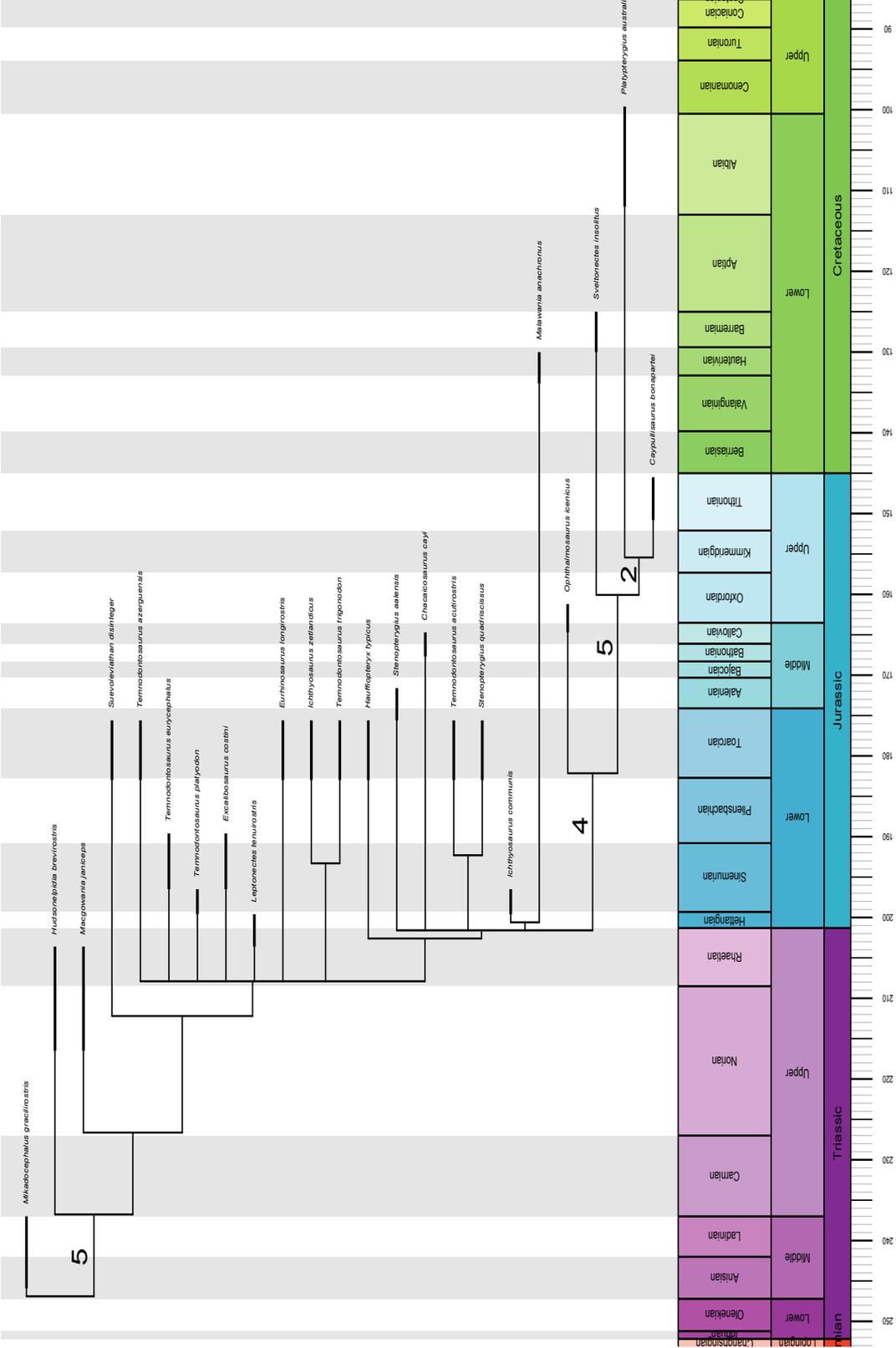
	Character/ State	State 0	State 1	State 2
1	Crown striation	Present	Reduced	Absent
2	Base enamel	No	Yes	
3	Root section	Rounded	Quadrangular	
4	Deep grooves on root	Yes	No	
5	Overbite	No	Yes	
6	Pmx supranarialis pr	Present	Absent	
7	Pmx Subnarial process	Ends anterior to posterior end of naris	Reaches posterior end of naris	
8	Pt Process postpal. pterygo	Absent	Present	
9	Mx ant. process	Ends way anterior to the anterior border of naris	Reduced	
10	Mx External exposure	large (similar to the exposure of the pmx subnarialis process thickness)	reduced	nearly absent
11	Premaxilla-lacrimal contact ventral to bony naris	No	Yes	
12	Naris size	Large, > 1/2 orbit diameter	Small << 1/2 orbit diameter	
13	Naris divided by naso-maxillary	No	Yes	
14	Na narialis process	Absent	Present	Long process contacting mx or not
15	Prf narialis process	Absent because clear nasal-lacrimal contact posterodorsal to naris	Present	
16	La-Prf suture	Smooth	Strongly interdigitating	
17	Jugal ant. margin	between Mx & Lac	Fan covers Mx	
18	Jugal ant. margin II	ends before an. margin lacrimal	reaches it or ends anterior to it	
19	Prf-Pa contact	No	Yes	
20	Frontal pr. temporalis	No	Yes	

21	Postfrontal anterior half	Unpaired	Bifurcated in a medial and anterolateral processes	
22	ST-PO contact	Present	Absent	
23	PF-PO contact	Short	Broad	
24	Ant. parietal-ST contact	Absent	Present	
25	Pa Sagittal eminence	Present	Absent	
26	ST-Stapes contact	No	Touches Stapes	
27	STF reduction	No	Yes	
28	Sq shape	Squared	Triangular	lost
29	Qj exposure	Large	Small, covered	
30	Lower Temporal arch	Present	Lost	
31	Q Reduced occipital lamella	Occipital lamella present	Occipital lamella absent or reduced resulting in a transversely and anteroposteriorly short compared to the massive ventral end	
32	Basipterygoid processes	Barely protruding	Large wings	
33	Bo extracondylar area	Wide	Reduced	Extremely reduced
34	Bo peripheral groove	No	Yes incomplete	Complete
35	Bo peg	Present	Absent	
36	Bo ventral notch	Yes	No	
37	Bo opisthotic facets	Flat	Prominent	
38	Paraoccip opistho. shape	No, stout	Yes, elongated and slender	
39	Stapedial shaft in adults	Thick	Slender and gracile in posterior aspect	
40	Stapes head size	Small	Large	
41	Supraoccipital shape	Round, small ventral notch	U-shaped with deep notch	
42	Angular lateral exposure	Small	Extensive	
43	Anterior caudals height	<3.5	> 4	
44	Fluke centra lat. compress.	Laterally compressed	Rounded	
45	A-A neural	Fused	Not fused	
46	Apical chevrons	Present	Lost	
47	Dorsal rib head	Single head	Double head	
48	Rib cross-section	Round	8	
49	Ossified haemapophyses	Yes	No	
50	Tail size	Long	Small	
51	Lunate tail fin	No	Yes	
52	Coracoid shape in adults	Round	Anteroposteriorly elongated	
53	Anterior process coracoid	Absent	Present	
54	CO anterior notch	Present	Reduced or absent	
55	Sc glenoid	Extensive	Reduced	

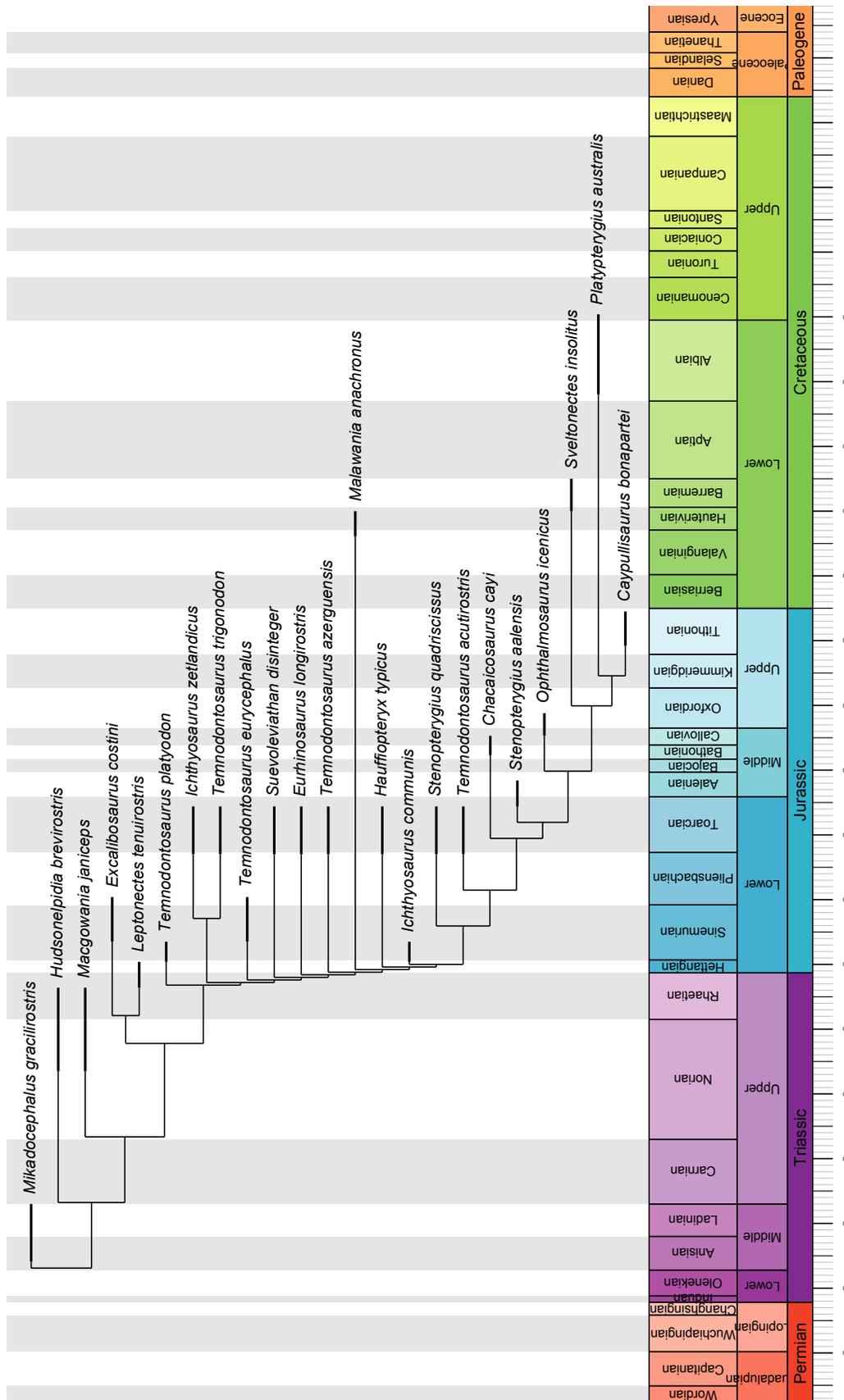
56	Sc acromion	Absent	Present	
57	Plate-like dorsal troch	No	Yes	
58	Hu DPC	Absent	Present triangular	Present enormous
59	Hu prox/distal ends	Distal wider	Equal or prox. wider	
60	Hu AAEF	Absent	Present	Present and facet
61	Post deldefected UI facet	No	Yes	
62	Hu/it contact	Absent	Present	
63	Leading edge facet Hu	Marked bump	None	
64	PAE	Absent	Present	Present and facet
65	Ulna post. edge	Round and not tapering	tapering and concave	
66	Ra/UI spatium interosseum	Yes	No	
67	Pisiform	Absent	Present	
68	Notching anterior edge forefin	Notched	Straight	
69	Preaxial access. digits	Absent	One	2 full digits, not distal elements
70	Postaxial access. Digits	No	One digit	Two digits
71	Longi/Lati	Longi: MC4 is distal to ulnare	Lati: MC4 is anterodistal to ulnare	
72	Flat prox. Elements	Flat	Thick	
73	Compact epi-mesopodium			
74	Tightly packed rectangular phalanges	No	Yes	
75	Digital bifurcation	Absent	Present	
76	Loss of V digit	Yes of reduced to small floating elements	No	
77	Paired fin ratio	<1	>>1 (forefin longer)	
78	Is-Pu fusion	Absent	Fused foramina	Fused no foramina
79	Is shape	Plate-like	Rod-like	
80	Illium shape 1	Straight anterior margin	Pointed process	
81	Illium shape 2	Proximal expanded	Rib-like	
82	Fe trochanters	Absent	Present	
83	Wide distal femur blade	Yes	No	
84	Fe/As contact	No	Yes	
85	Fe AAE	No element	Yes element	
86	Ti/FI interosseum space	Yes	No	

87	Hindfin notches	Yes	No	
88	Postaxial digits hindfin	Absent	Present	
89	Tightly packed rectangular hind fin phalanges			
90	Root ridges 90°	Absent	Present	
91	Dental carinae	No	Yes	
92	Heterodonty	Clearly present, strong difference in the height/basal diameter ratio of the crown along the jaw	Slight	
93	Rostrum straight	Yes	No, bended	
94	Tooth row position	Co-planar with glenoid fossa	Set markedly dorsal to glenoid fossa	
95	Lacrimal participation to external naris	No	Yes	
96	Propodial distal facets	Barely visible, the surface is rounded	Clearly defined facets	
97	Radius shape	Bulky	Anteroposteriorly elongated, with nealy parallel proximal and distal facets	
98	Medio-lateral crest anterior to supratemporal fenestra	Absent	Present	
99	Process in the posterior part of jugal	Absent	Present	
100	Crests on parietals	Absent	Present	

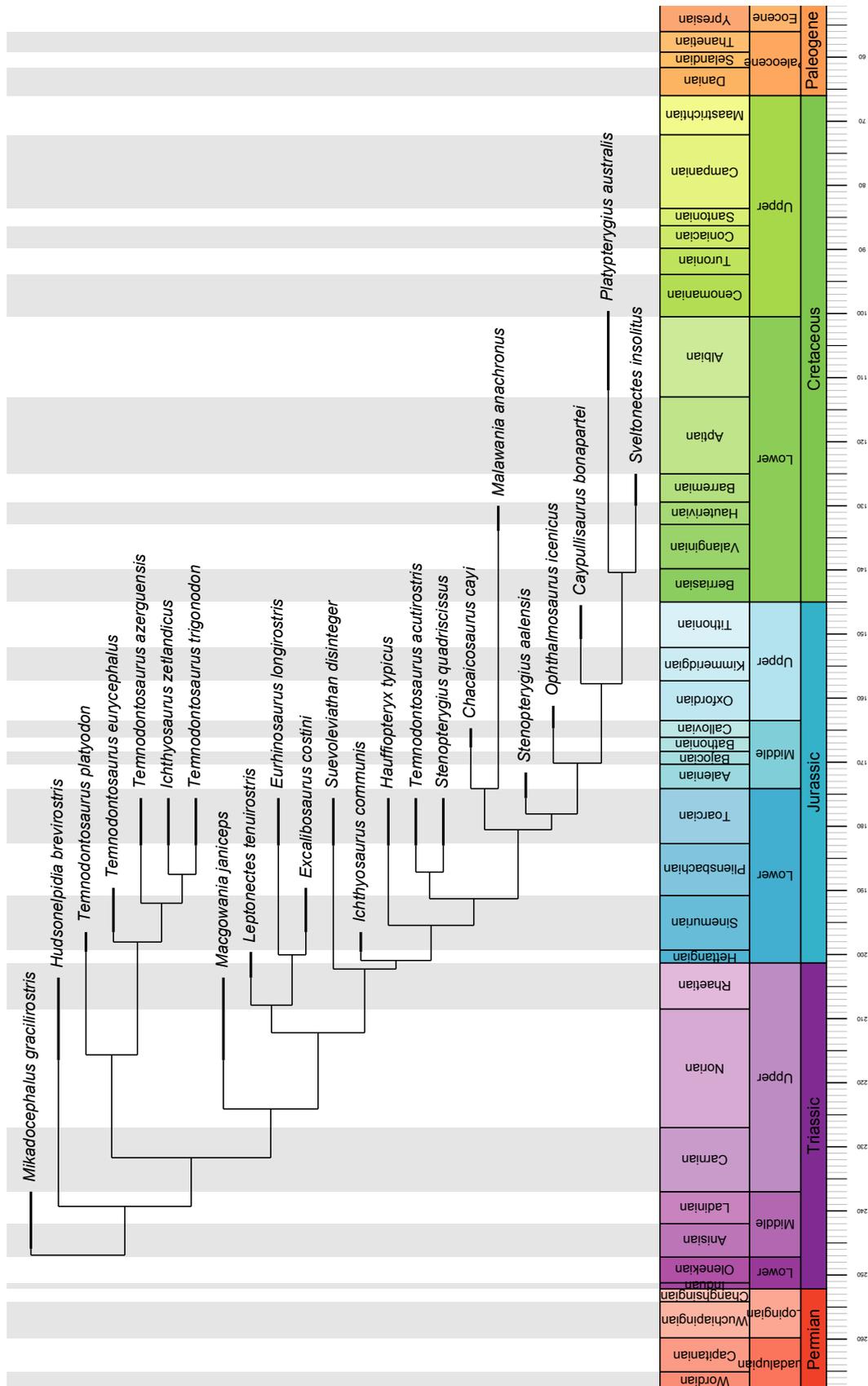
Annexe 4: Arbre consensus strict calibré selon la méthode *equal*. Cet arbre reprend l'information de 20 arbres longs de 190 étapes. Les valeurs de support de Bremer supérieures à 1 sont indiquées aux nœuds correspondants.



Annexe 5 : Arbre en *maximum parsimony* selon la méthode *implied weighting* calibré selon la méthode *equal*.



Annexe 6 : Arbre phylogénétique en *bayesian inference* selon la calibré selon la méthode *equal*.



Annexe 7 : Prior pour l'analyse en *bayesian* inference : dates de début et fin des étages auxquels apparaissent les espèces en millions d'années.

TAXA	Date de début de l'étage d'apparition des espèces	Date de fin de l'étage d'apparition des espèces
Mikadocephalus_gracilirostris	245.9	237
Hudsonelpidia_brevirostris	216.5	203.6
Macgowania_janiceps	216.5	203.6
Leptonectes_tenuirostris	203.6	199.6
Excalibosaurus_costini	196.5	189.6
Temnodontosaurus_platyodon	199.6	196.5
Ichthyosaurus_zetlandicus	183	175.6
Temnodontosaurus_acutirostris	183	175.6
Temnodontosaurus_trigonodon	183	175.6
Temnodontosaurus_eurycephalus	196.5	189.6
Suevoleviathan_disinteger	183	175.6
Eurhinosaurus_longirostris	183	175.6
Temnodontosaurus_azerguensis	183	175.6
Malawania_anachronus	133.9	130
Hauffiopteryx_typicus	183	175.6
Ichthyosaurus_communis	199.6	196.5
Stenopterygius_quadricissus	183	175.6
Chacaicosaurus_cayi	167.7	164.7
Stenopterygius_aalensis	175.6	171.6
Ophthalmosaurus_icenicus	164.7	161.2
Sveltonectes_insolitus	130	125
Platypterygius_australis	112	99.6
Caypullisaurus_bonapartei	150.8	145.5

Annexe 8 : Paramètres de l'analyse en *bayesian inference*.

1. Paramètres des priors

- `symdirihyperpr=fixed(infinity)`

Définit les priors pour les fréquences stationnaires des états pour les données morphologiques. L'argument « infinity » stipule que le dirichlet prior est fixé de telle sorte que tous les états de caractère ont la même fréquence.

- `Brlenspr=clock:fossilization`

Spécifie la distribution de la probabilité du prior sur les longueurs de branches.

L'option `Clock : fossilization` permet d'utiliser une horloge morphologique sur un set de données composé de fossiles, qui par essence, va manquer une grande série de taxa et de lignées, car non fossilisées.

- `Samplestrat=fossiltip`

Définit la stratégie d'échantillonnage des espèces de l'analyse. L'argument « fossiltip » stipule que les taxa fossiles sont échantillonnés à taux constant et une fois qu'une lignée est morte, celle-ci ne produira plus de descendants.

- `Nodeagepr=calibrated`

Spécifie les hypothèses concernant l'âge des nœuds de l'arbre. L'option alternative ('nodeagepr = calibré') dérive une distribution de probabilité a priori sur les âges des terminaisons et des nœuds intérieurs à partir des paramètres de calibrage.

- `clockratepr=lognorm(-7.5, 2.45)`

Spécifie les hypothèses concernant le taux de substitution au sein de l'arbre. L'argument `lognorm` spécifie une distribution log-normale avec une moyenne des valeurs de log de -7.5 et un écart-type des valeurs de log de 2.45. Le caractère totalement éteint des ichtyosaures fait qu'il n'est pas possible d'obtenir des valeurs de base empiriquement ; des valeurs communément utilisées sur d'autres sets de données fossiles sont alors utilisées.

- `Clockvarpr=igr`

Spécifie le type d'horloge utilisé. L'argument « igr » permet l'utilisation d'un modèle d'horloge relâchée où le taux évolution évolue selon un modèle de Poisson composé (Huelsenbeck *et al.*, 2000)

- Igrvarpr=exponential(3)

Spécifie les priors pour l'horloge relâchée. La valeur 3 pour l'exponentielle est arbitraire et a déjà été utilisée dans des publications antérieures, comme exp(1), ou exp(10). Comme pour le clock rate, le caractère totalement éteint des ichtyosaures fait qu'il n'est pas possible d'obtenir des valeurs de base empiriquement ; des valeurs communément utilisées sur d'autres sets de données fossiles sont alors utilisées.

2. Paramètres des chaînes de Markov

- MCMC temp=0.1

Spécifie les paramètres de la MCMC sans démarrer la chaîne.

- ngen= 100000000

Définit le nombre de cycles. Ici, 100 millions de cycles ont été effectués.

- mcmcdiagn=yes

Détermine si les ratios d'acceptation des transferts et des swaps seront imprimés dans un fichier.

- stoprule=yes

Argument « yes » : arrêt de la chaîne avant le début du nombre déterminé de générations si le diagnostic de convergence tombe en dessous de la valeur d'arrêt.

- stopval=0.008

Définit la valeur critique pour le diagnostic de convergence topologique.

- relburnin=yes

Argument « yes » : une partie des valeurs échantillonnées sera ignorée comme burnin lors du calcul du diagnostic de convergence.

- burninfrac=0.25

Détermine la fraction des échantillons qui seront jetés lorsque les diagnostics de convergence sont calculés.

- printfreq=5000

Spécifie le nombre de fois que les informations sur la chaîne sont imprimées à l'écran.

- `samplefreq=1000`

Ceci spécifie la fréquence d'échantillonnage de la chaîne de Markov.

- `nchains=4`

Définit le nombre de chaînes sont exécutées pour chaque analyse pour la variante MCMCMC. La valeur par défaut est 4: 1 chaîne du froid et 3 chaînes chauffées.

- `nruns=4`

Définit le nombre d'analyses indépendantes lancées simultanément.

- `savebrlens=yes`

Annexe 9: Code permettant la calibration des arbres phylogénétiques (exemple basé sur l'arbre consensus strict en *maximum parsimony*).

```
#packages required#
source("http://www.graemetlloyd.com/pubdata/functions_7.r")
install.packages(c("geoscale", "strap"))
library(strap)
install.packages("devtools")
library(devtools)
install_github("graemetlloyd/Claddis")
library(Claddis)
library(ape)
library(paleotree)
library(readxl)
library(strap)

#Temporal data for ichthyosaurs#
trees_ichthyos<-read.nexus("Arbres_Parcimonie_consensus.nex")
ranges_ichthyos<-read.table("calibration5.txt",header=TRUE)
row.names(ranges_ichthyos)<-ranges_ichthyos[,1]
ranges_ichthyos<-ranges_ichthyos[,-1]

#EQUAL method#
consensus_full<-consensus(trees_ichthyos)
ts_full<-
timePaleoPhy(consensus_full,timeData=ranges_ichthyos,type="equal",
vartime =1)
geoscalePhylo(ladderize(ts_full,right=TRUE),ranges_ichthyos,cex.ts=0.5,cex.tip=0.3)

#Hedman method: function from G.T. Lloyd#
tip_ages <- rowMeans(ranges_ichthyos)
outgroup_ages <- c(252,251) #Two fictional outgroups from the
earliest and Early Triassic
hedman <- Hedman.tree.dates(trees_ichthyos, tip_ages,
outgroup_ages, t0 = 358, resolution = 1000, conservative =
TRUE) #t0 = base Carboniferous
TStree <- hedman$tree
geoscalePhylo(ladderize(TStree,right=TRUE),ranges_ichthyos)
```

Annexe 10 : Code utilisé pour l'analyse en coordonnées principales et l'analyse en cluster.

```
# Required packages #
library(ape)
library(Claddis)
library(vegan)
library(paleotree)
library(pvclust)
library(ggplot2)
library(plotly)
library(ggdendro)
library(readxl)
library(disprity)
library(MASS)
library(KernSmooth)
library(psych)
library(ggrepel)

#Dataset importation and setting up#
data_ichthyosaurs <-
read.table("data_ichthyosaurs_corr.txt",header=TRUE,fill =
TRUE) #I modified the file to remove all spaces in column
names
group<-read.table("group_2.txt",header=TRUE)
rownames(data_ichthyosaurs) <- data_ichthyosaurs[,1]
data_ichthyosaurs <- data_ichthyosaurs[,-1] #place taxa as
rownames instead of a variable
data_ichthyosaurs_Family<- cbind (group, data_ichthyosaurs)
attach(data_ichthyosaurs_Family)

#Distance matrix and PCoA#
dist_ichthyosaurs<-dist(data_ichthyosaurs[,-1])
pcoa_ichthyosaurs<-pcoa(dist_ichthyosaurs)
pcoa_ichthyosaurs$vectors
envfit(pcoa_ichthyosaurs$vectors, data_ichthyosaurs,na.rm =
TRUE)
pcoa_vectors<-
as.data.frame(pcoa_ichthyosaurs$vectors,row.names =
rownames(data_ichthyosaurs)) #changed the rownames argument
pcoa_vectors12 <- pcoa_vectors[,c(1,2),dim(pcoa_vectors)[2]]
#focus sur les deux premiers axes.
pcoa_vectors12 <- as.data.frame(pcoa_vectors[,1:2])
pcoa_to_plot<-pcoa_vectors12; pcoa_method<-"PCOA"
100*(round(pcoa_ichthyosaurs$values[1,"Rel_corr_eig"],digits=3
))
100*(round(pcoa_ichthyosaurs$values[2,"Rel_corr_eig"],digits=3
))
```

```

#Graph#
pcoa_fig<-ggplot(data = pcoa_vectors12,aes(x = Axis.1, y =
Axis.2,color=data_ichthyosaurs_Family$Family))+
  theme_minimal()+
  scale_color_manual(values=c('#ff2e2e','#0000ff',
'#ff952c','#56B4E9'))+
  geom_point(size=3, alpha=1)+
  ggtitle("Analyse en coordonnées principales")+
  xlab("Axe1 (41.8%)" )+
  ylab("Axe2 (17.8%)" )+
  theme(plot.title = element_text(color="black",size=24,
face="bold",hjust=0.5),axis.title.x=
element_text(color="black",size=14, face="plain",hjust=0.5),
axis.title.y= element_text(color="black",size=14,
face="plain",vjust=0.5))+

geom_text_repel(aes(label=row.names(data_ichthyosaurs),size=1)
)+
  scale_size(guide=FALSE)
pcoa_fig
ggsave(
filename="PCoA_5",device="pdf",units="mm",width=240,height=240
)

#Dendrogram based on the distance matrix#
data_ichthyosaurs2<-data_ichthyosaurs[-1,]
dist_ichthyosaurs2<- dist(data_ichthyosaurs2)
dendro<-hclust(dist_ichthyosaurs2,method="ward.D2")
labs <- label(dendro_data(dendro))
cluster <- ggplot(segment(dendro_data(dendro)))+
  theme_minimal()+
  geom_segment(aes(x=x, y=y, xend=xend, yend=yend))+
  geom_text(data=labs, aes(x=x, y=y-0.3, label=label,
hjust=0), size=2.5) +
  scale_color_manual(values=c('#ff2e2e','#0000ff',
'#ff952c','#56B4E9'))+
  labs(title=paste("Cluster dendrogram"), y="Height",x="")+
  expand_limits(y=c(1.1*max(dendro$height),-
0.4*max(dendro$height)))+
  scale_x_continuous(breaks=NULL)+
  coord_flip() +
  theme(legend.position="top")
cluster

```

Annexe 11 : Tableau des valeurs des rapports de chaque espèce de l'analyse en coordonnées principales.

TAXA	Ratio_FT/O	Ratio_PO/O	Ratio_N/O	Ratio_N/FT	Orbital_ratio	Snout_ratio	Premaxillary_ratio	Prenarial_ratio
<i>I.zetlandicus_CAMSM_J35176</i>	0.81	0.53	0.54	0.67	NA	NA	NA	NA
<i>I.zetlandicus_CAMSM_J35176 (estimation)</i>	0.81	0.53	0.54	0.67	0.19	0.72	0.49	0.58
<i>T.acutirostris_R972</i>	NA	0.55	0.41	NA	0.17	0.69	0.43	0.54
<i>T.trigonodon_SMNS15950</i>	0.88	0.81	0.50	0.57	0.15	0.65	0.36	0.51
<i>T.trigonodon_TB_1</i>	1.08	0.94	0.64	0.60	0.15	0.72	0.45	0.57
<i>T.platyodon_SMNS17650</i>	0.64	0.60	0.5	0.75	0.17	0.70	0.43	0.55
<i>T.platyodon_NHMK43971</i>	NA	0.69	0.42	NA	0.20	0.60	0.39	0.43
<i>T.platyodon_NHMKR311</i>	NA	0.54	0.32	NA	0.20	0.63	0.50	0.50
<i>S.quadriricissus_TU904</i>	0.62	0.43	0.40	0.65	0.20	0.70	0.51	0.60
<i>M.janiceps_TMP20091210001</i>	0.54	0.28	0.33	0.60	0.28	0.57	NA	0.38
<i>I.communis_NHMKPVR1162</i>	NA	0.39	0.28	NA	0.28	0.57	0.42	0.45

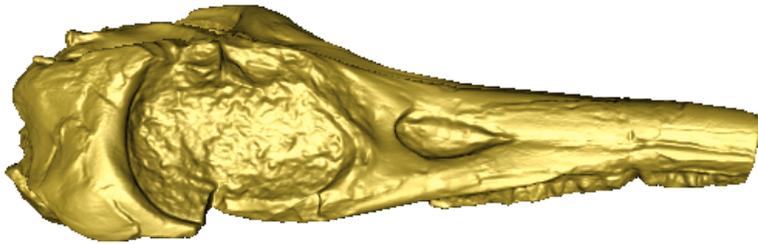
Annexe 12 : Tableau mesures prises sur les spécimens de l'analyse en coordonnées principales.

TAXA	Diamètre orbite	Diamètre fenêtre supratemporale	Longueur narine	Largueur région post-orbitaire	Longueur prémaxillaire	Longueur rostre	Longueur mâchoire	Longueur partie du rostre antérieure aux narines
<i>I.zetlandicus</i> _CAMSM_J35176	204.01	165.39	111.51	107.72	-	-	-	-
<i>I.zetlandicus</i> _CAMSM_J35176_(estimation)	204.01	165.39	111.51	107.72	506.79	697.59	990.75	544.05
<i>T.acutirostris</i> _R972	116.31	-	48.43	63.90	276.65	466.21	675.17	363.49
<i>T.trigonodon</i> _SMNS15950	250.53	219.56	125.92	202.06	587.83	1051.19	1625.70	831.11
<i>T.trigonodon</i> _TB_1	304.81	350.24	208.53	268.93	875.20	1341.90	1910.61	1048.28
<i>T.platyodon</i> _SMNS17650	222.13	145.25	110.14	134.09	641.65	1056.21	1509.66	835.63
<i>T.platyodon</i> _NHMUK43971	137.60	-	57.83	94.79	277.50	418.87	697.02	302.02
<i>T.platyodon</i> _NHMUKR311	165.13	-	53.45	90.56	327.92	505.42	808.184	403.43
<i>S.quadricissus</i> _TU904	123.25	76.79	49.63	52.44	313.79	432.34	620.43	369.45
<i>M.janiceps</i> _TMP20091210001	149.74	81.50	49.33	42.17	-	305.73	536.71	204.83
<i>I.communis</i> _NHMUKPVR1162	75.94	-	21.44	29.94	113.59	156.59	272.48	123.30

Annexe 13 : Matrice de distance entre les spécimens de la PCoA. La valeur de la paire des organismes les plus similaires est représentée en vert tandis que la valeur de la paire la plus dissimilaire est représentée en rouge.

T.trigonodon_TB_1	I.aetlandicus_CAMSM_J35176	T.trigonodon_SMN515950	T.trigonodon_TB_1	T.platyodon_SMN517650	T.platyodon_NHMUKK43971	T.platyodon_NHMKRR311	T.acutirostris_R972	S.quadricissus_TU904	M.janiceps_TMP20091210001	I.communis_NHMUKPVRI162
0.6534524	0.2323790	0.0000000	0.3991240	0.4197221	0.5719557	0.4921382	0.8643687	0.8416650	0.7536135	
I.communis_NHMUKPVRI162	0.5524491	0.5457564	0.7536135	0.3918333	0.3713489	0.2239792	0.2366432	0.1652271	0.0000000	
M.janiceps_TMP20091210001	0.5100654	0.6398307	0.8416650	0.4969742	0.5102940	0.3590822	0.2641338	0.0000000	0.1652271	
T.trigonodon_SMN515950	0.4582576	0.0000000	0.2323790	0.2930870	0.1965112	0.3862857	0.6125357	0.6398307	0.5457564	
T.platyodon_NHMKRR311	0.4120073	0.3862857	0.5719557	0.2395830	0.2424871	0.0000000	0.1496663	0.3590822	0.2239792	
T.platyodon_NHMKRR311	0.3741657	0.1965112	0.4197221	0.2197726	0.0000000	0.2424871	0.2224110	0.5102940	0.3713489	
S.quadricissus_TU904	0.2645751	0.6125357	0.8643687	0.3377869	0.4878524	0.2544602	0.2252776	0.0000000	0.2366432	
T.acutirostris_R972	0.2460691	0.3121164	0.4921382	0.1122497	0.2224110	0.1496663	0.0000000	0.4289056	0.3001111	
T.platyodon_SMN517650	0.1734935	0.2930870	0.3991240	0.0000000	0.2197726	0.2395830	0.1122497	0.4969742	0.3918333	
I.aetlandicus_CAMSM_J35176	0.0000000	0.4582576	0.6534524	0.1734935	0.3741657	0.4120073	0.2460691	0.5100654	0.5524491	

Annexe 14 : Scans des spécimens utilisés pour la PCoA.



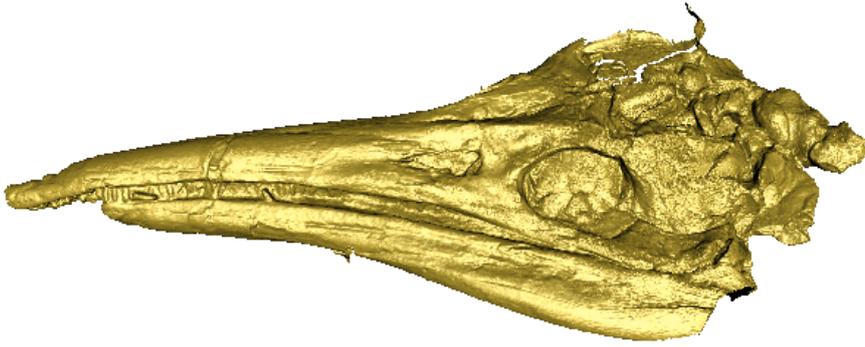
I. zetlandicus
CAMSM J352176



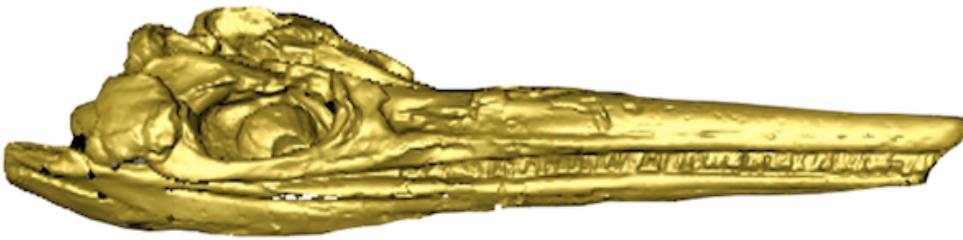
T. acutirostris
R972



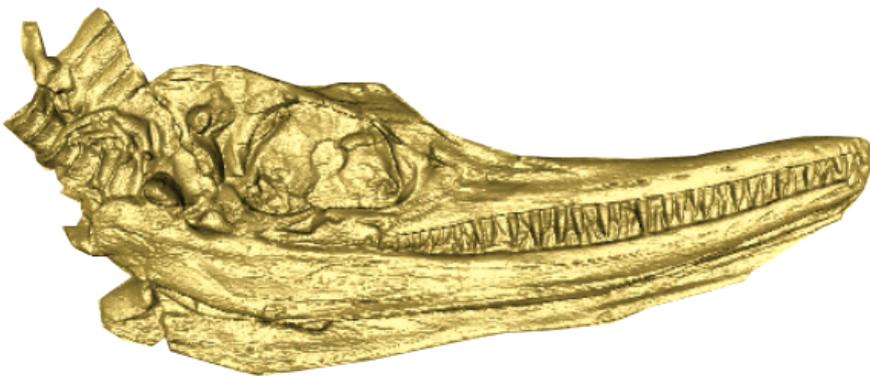
T. trigonodon
SMNS 15950



T. trigonodon
TB 1



T. platyodon
SMNS17650



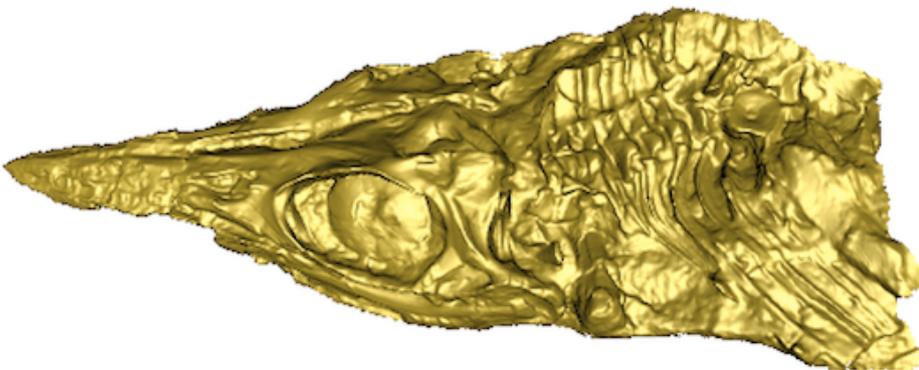
T. platyodon (risor)
NHMUK43971



T. platyodon (risor)
NHMUKR311



S. quadriscissus
TU904



M. janiceps
TMP20091210001



I. communis
NHMUKPVR1162

Annexe 15 : Planches

Planche I
Spécimen TU885

Fig. 1 – Détail de la fenêtre supratemporale droite.

Fig. 2 – Pariétaux et foramen pinéal.

Fig. 3 – Carré gauche.

Fig. 4 – Opisthotique gauche.

Fig. 5 – Basioccipital.

Fig. 6 – Parabasiphénoïde.

Fig. 1



Fig. 2

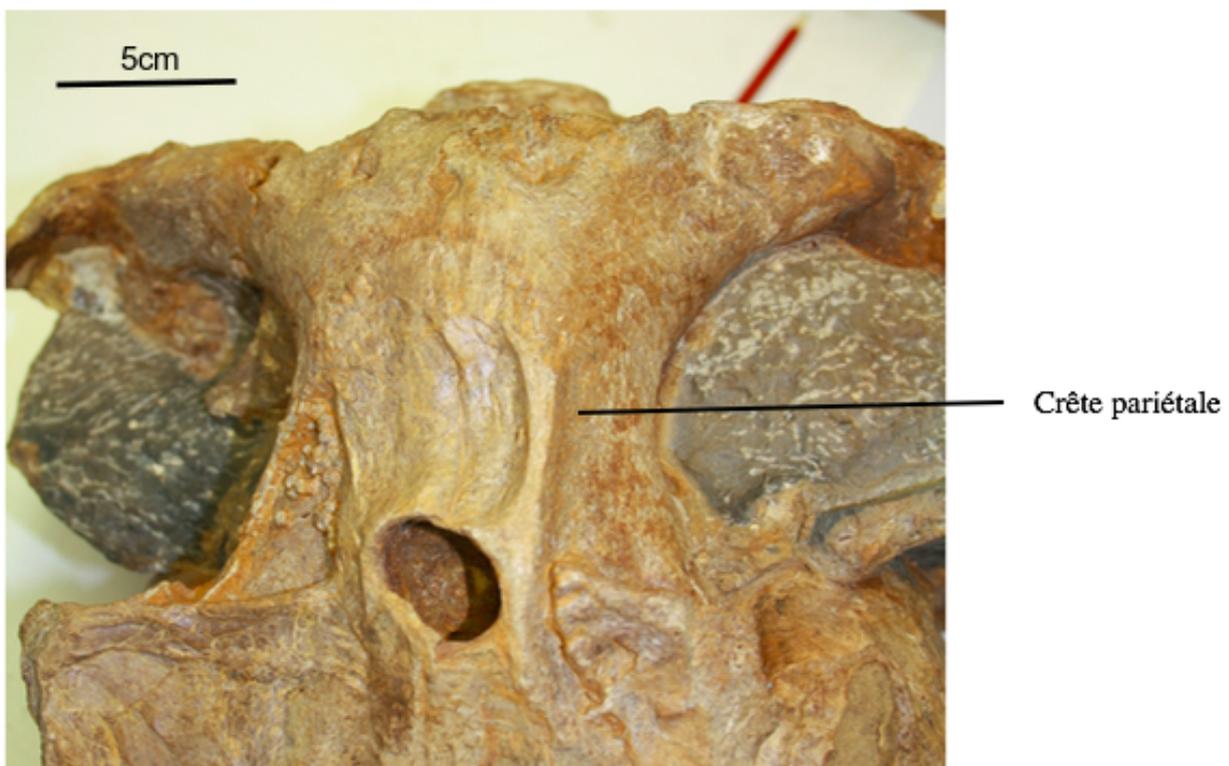


Fig. 3

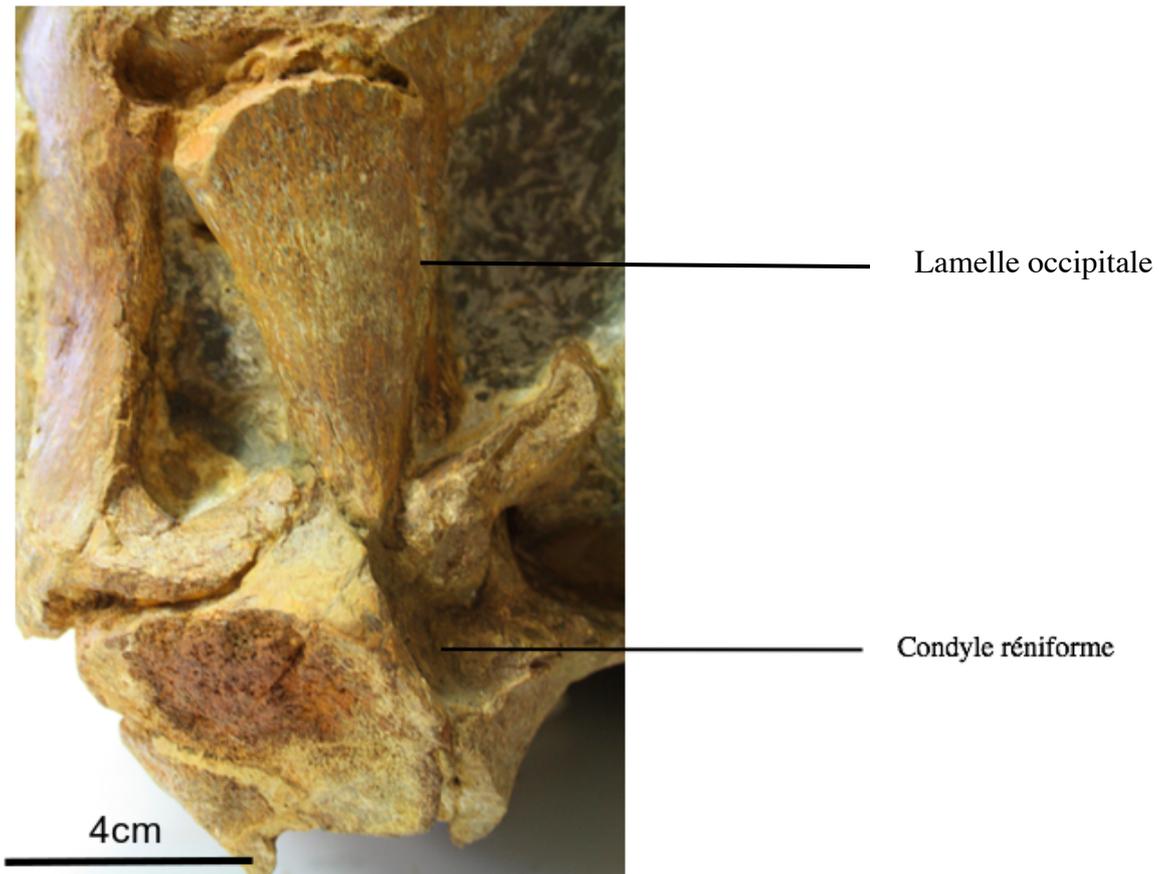


Fig. 4

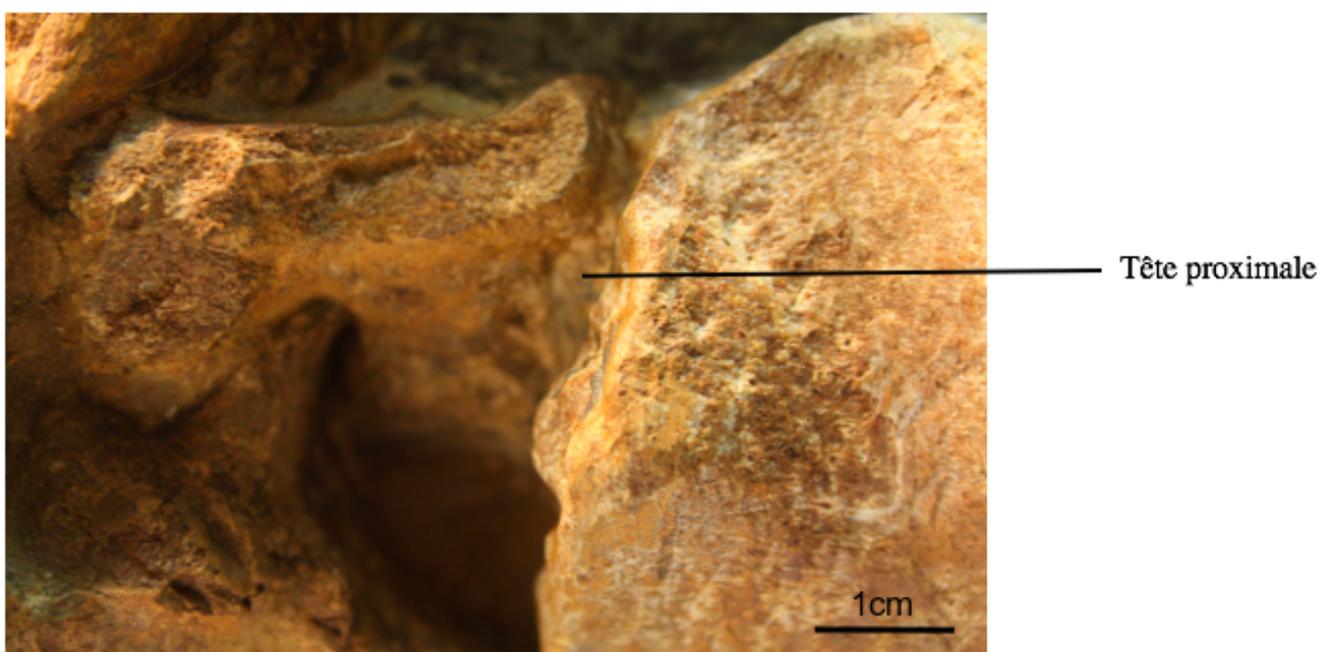


Fig. 5

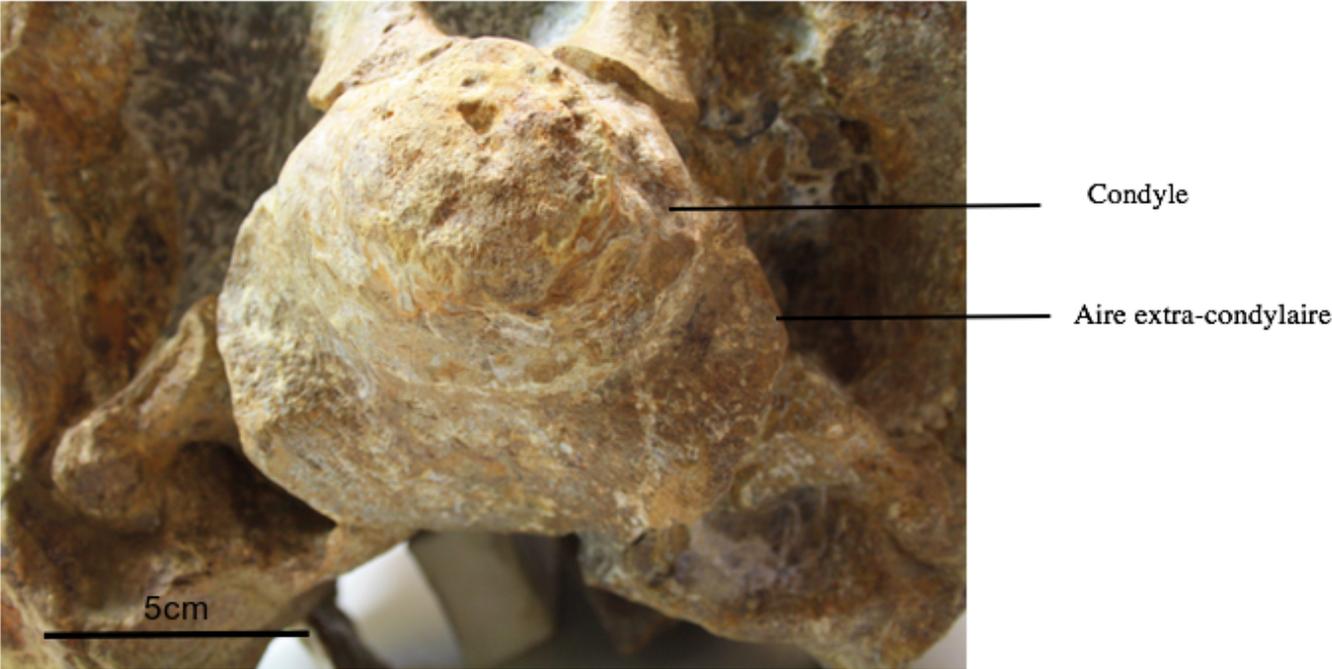


Fig. 6

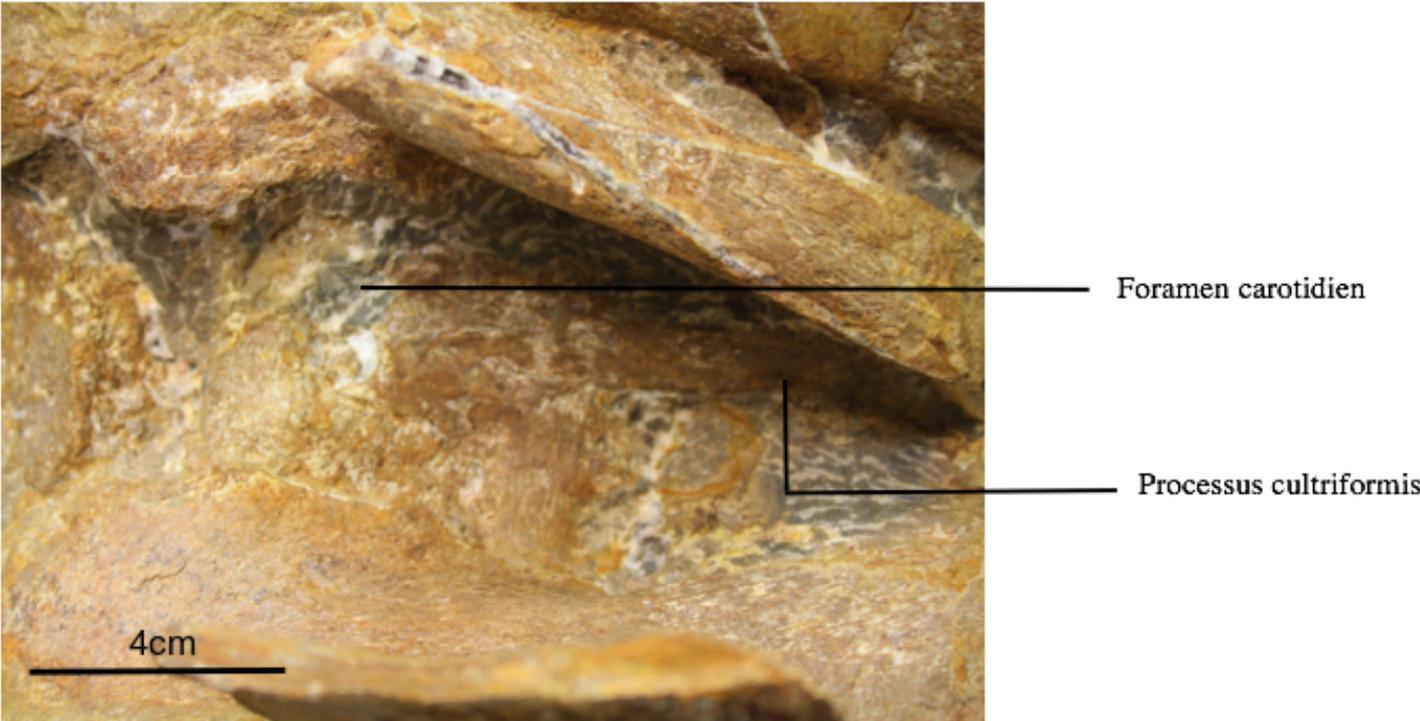


Planche II
I. zetlandicus
CAMSM J35176

Fig. 1 – Détail de la fenêtre supratemporale.

Fig. 2 – Pariétaux et foramen pinéal.

Fig. 3 – Carré gauche.

Fig. 4 – Stapèse droit.

Fig. 5 – Basioccipital.

Fig. 6 – Parabasisphénoïde.

Fig. 7 – Jugal gauche.

Fig. 1

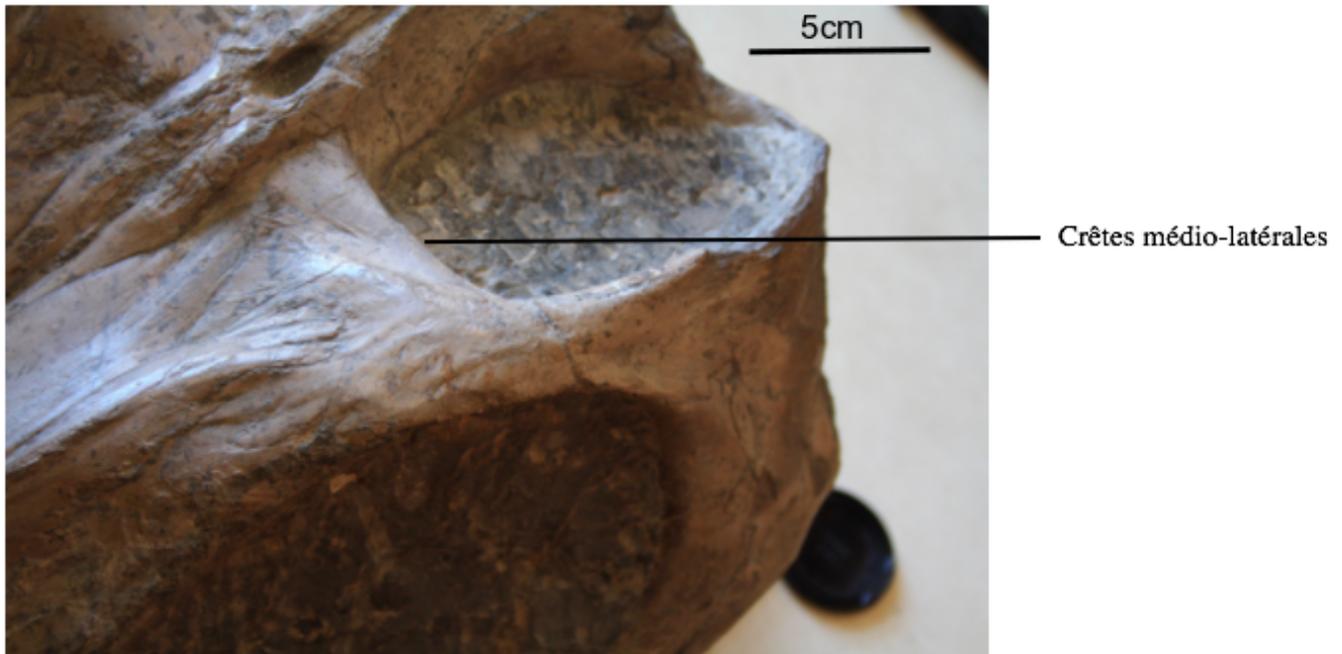
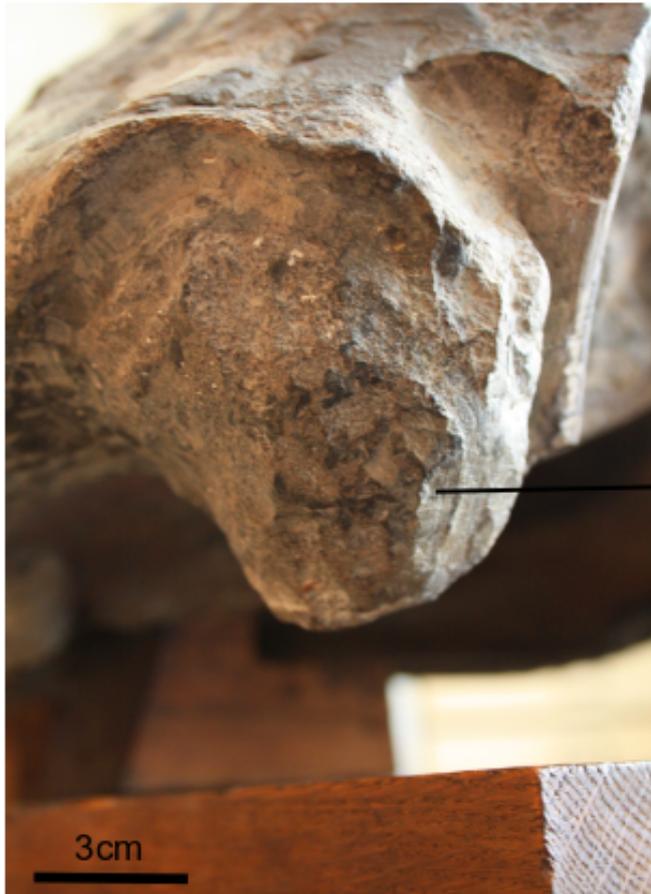


Fig. 2



Fig. 3



Condyle

Fig. 4



Tête proximale

Fig. 5

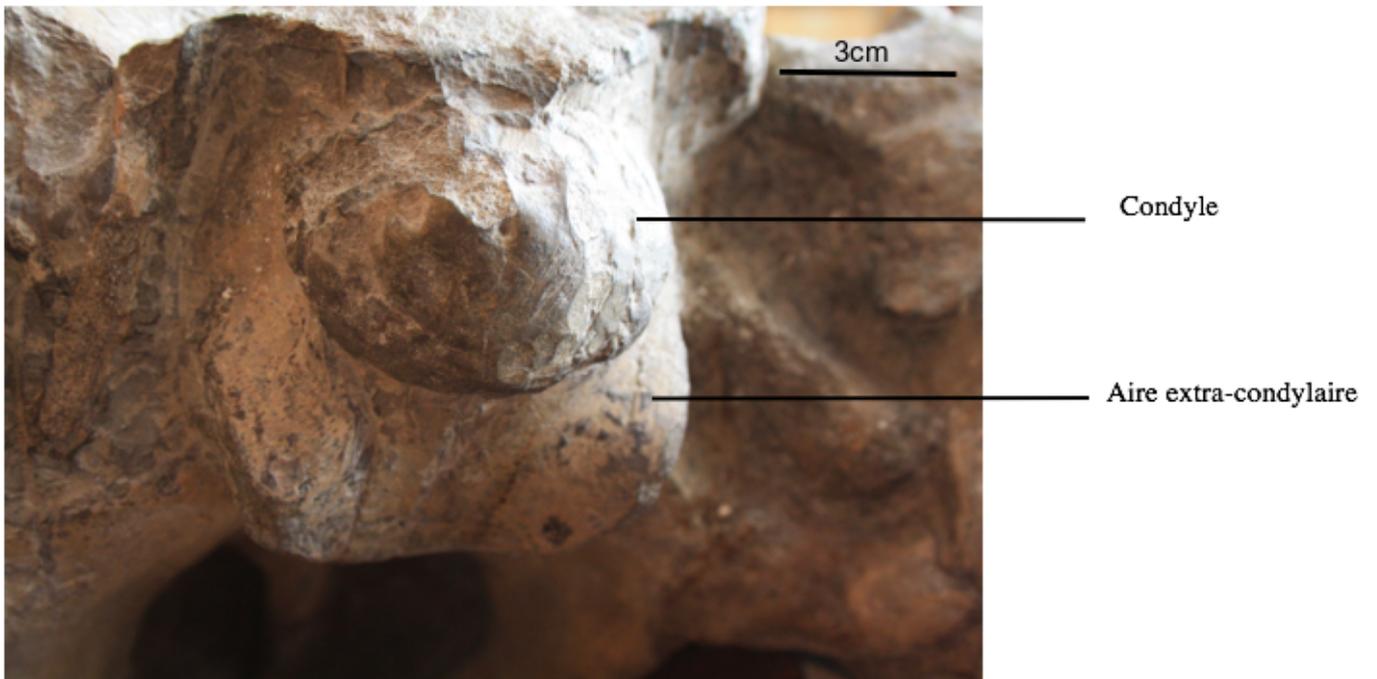


Fig. 6



Fig. 7



Emargination du
jugal

Planche III
T. trigonodon
SMSN15950

Fig. 1 – Crâne en vue latéro-dorsale.

Fig. 2 – Squelette post-crânienne.

Fig. 3 – Nageoire pectorale gauche.

Fig. 4 – Nageoire pelvienne gauche.

Fig. 1



Fig. 2



Fig. 4

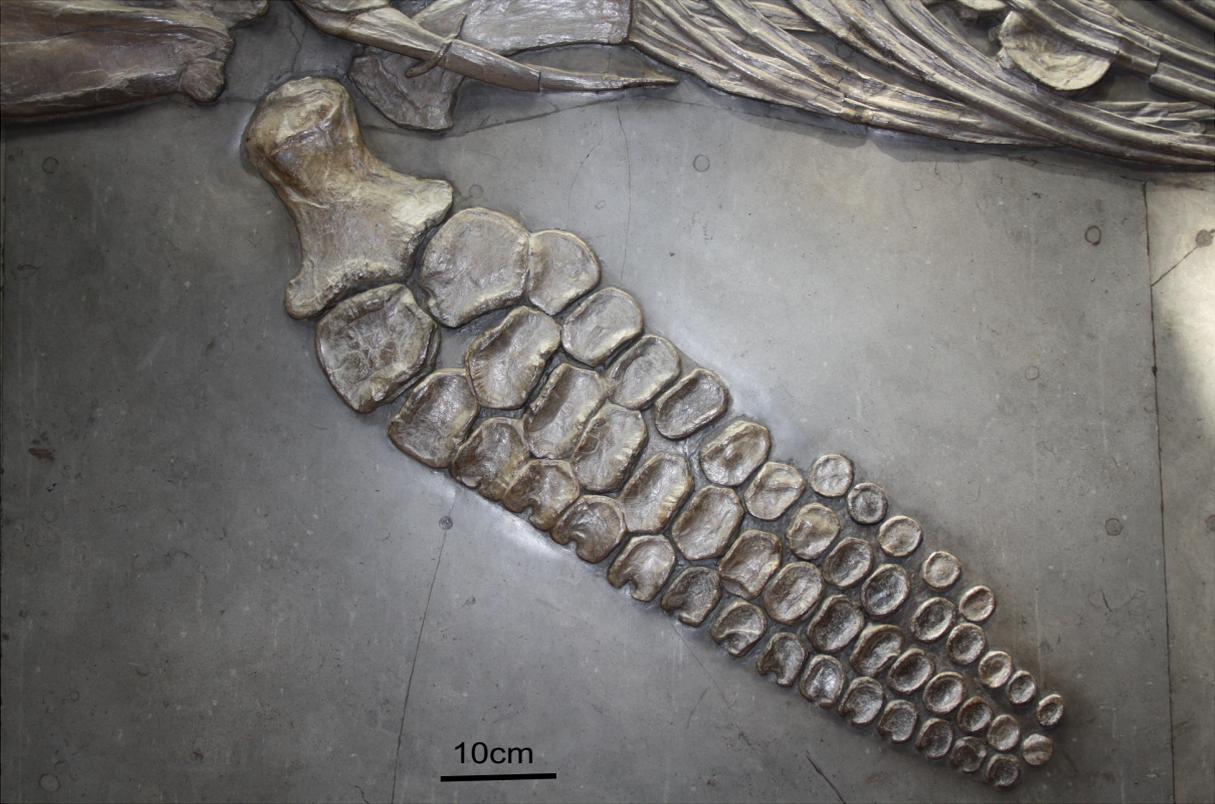


Fig. 5

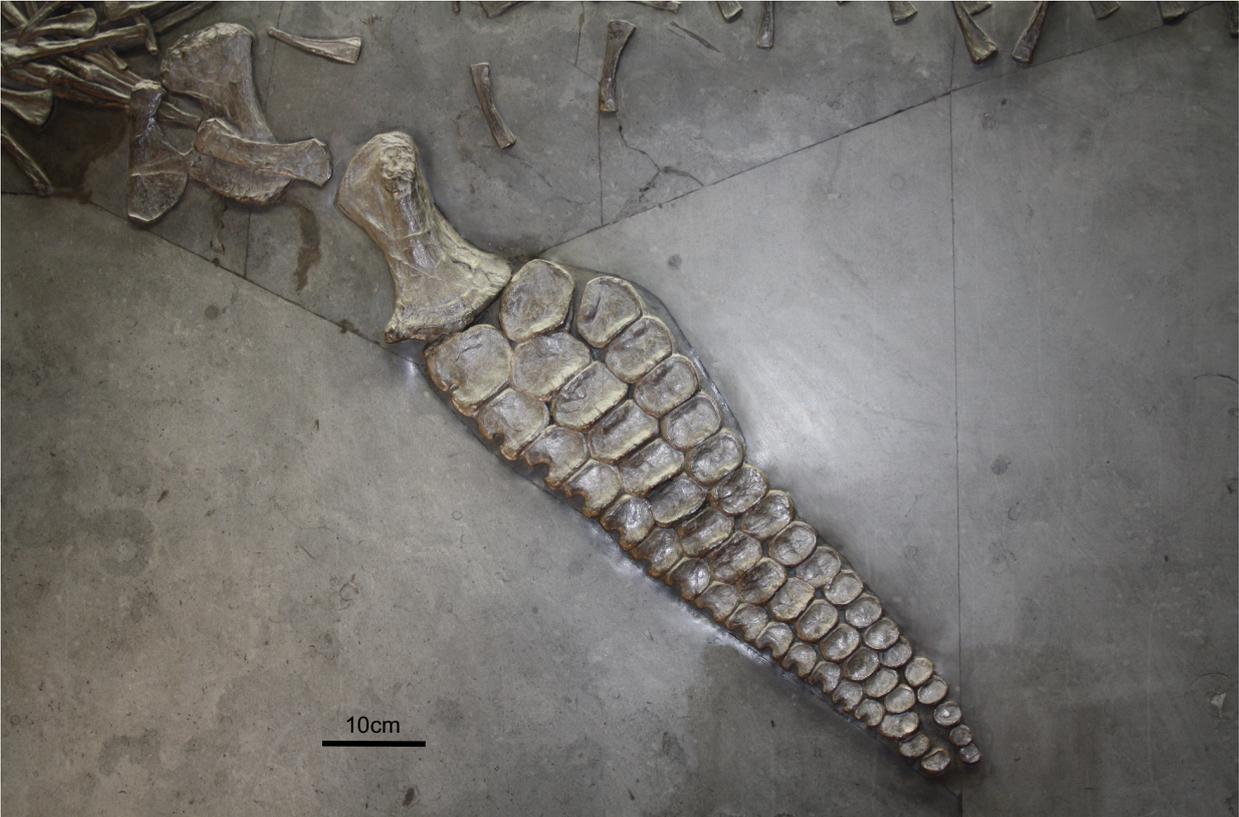


Planche IV
T. trigonodon
TB 1

Fig. 1 – Crâne en vue latérale.

Fig. 1

